

Kenneth V. Kardong



Cuarta edición

# Vertebrados

Anatomía comparada,  
función y evolución

Mc  
Graw  
Hill

McGRAW - HILL • INTERAMERICANA





# Vertebrados

Anatomía comparada, función y evolución

Kenneth V. Kardong, Ph.D.

Washington State University

Edición española a cargo de

Prof. Pascuala Pardo Martínez  
Universidad Complutense de Madrid



MADRID • BOGOTÁ • BUENOS AIRES • CARACAS • GUATEMALA • LISBOA  
MÉXICO • NUEVA YORK • PANAMÁ • SAN JUAN • SANTIAGO • SÃO PAULO  
AUCKLAND • HAMBURGO • LONDRES • MILÁN • MONTREAL • NUEVA DELHI • PARÍS  
SAN FRANCISCO • SYDNEY • SINGAPUR • ST. LOUIS • TOKIO • TORONTO



# Vertebrados

cuarta edición

Anatomía comparada, función y evolución

Richard C. Snyder

Kenneth V. Kardong, Ph.D.

Washington State University

Edición española a cargo de

Prof. Fernando Pardos Martínez  
Universidad Complutense de Madrid



MADRID • BOGOTÁ • BUENOS AIRES • CARACAS • GUATEMALA • LISBOA  
MÉXICO • NUEVA YORK • PANAMÁ • SAN JUAN • SANTIAGO • SÃO PAULO  
AUCKLAND • HAMBURGO • LONDRES • MILÁN • MONTREAL • NUEVA DELHI • PARÍS  
SAN FRANCISCO • SYDNEY • SINGAPUR • ST. LOUIS • TOKIO • TORONTO



**Director de la edición española:**

Fernando Pardos Martínez  
Profesor del Departamento de Zoología  
Universidad Complutense de Madrid

**Traducción:**

Jesús Benito Salido  
Profesor del Departamento de Zoología  
Universidad Complutense de Madrid

Juan Baustista Jesús Lidón  
Profesor del Departamento de Zoología  
Universidad Complutense de Madrid

Fernando Pardos Martínez  
Profesor del Departamento de Zoología  
Universidad Complutense de Madrid

**VERTEBRADOS: Anatomía comparada, función y evolución**

No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, su tratamiento informático, la transmisión de ninguna otra forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del copyright.

Derechos reservados © 2007, respecto de la cuarta edición en inglés, segunda en español, por

**McGRAW-HILL-INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S. A. U.**

Edificio Valrealty  
c/ Basauri, 17, 1.ª planta  
28023 Aravaca (Madrid)

Primera edición en español: 1999

ISBN: 978-84-481-5021-1  
Depósito legal: M. 495-2007

Traducido de la cuarta edición en inglés de la obra:  
**VERTEBRATES: Comparative anatomy, function, evolution**  
Kenneth V. Kardong  
ISBN: 0-07-252830-3  
Copyright © 2006 by The McGraw-Hill Companies, Inc.  
Todos los derechos reservados

Compuesto en: GAAP Editorial, S. L.  
Impreso en: Edigrafos, S. A.

IMPRESO EN ESPAÑA - PRINTED IN SPAIN





# Contenido

*Dedicado con placer y gratitud a*

*T. H. Frazzetta*

*quien, como yo, recuerda con cariño a*

*Richard C. Snyder*

Tipos de estudiantes	2
El diseño de la enseñanza	3
Un diseño para el futuro	5
EL SISTEMA CIRCULATORIO	445
El proceso que subyace al control	4
Tipos de control	4
Regulación	5
EL SISTEMA DIGESTIVO	454
Control de la ingestión	6
Hacia la adaptación	6
Selección de alimentos	7
EL SISTEMA UROGENITAL	578
Control de la urina	8
Control de la reproducción	9
EL SISTEMA ENDOCRINO	585
Control de la hormona	10
Control de la hormona	10
EL SISTEMA NERVIOSO	618
Control de la actividad	14
Control de la actividad	14
ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS	670
Control de la actividad	15
Control de la actividad	16
CONCLUSIONES	706
Control de la actividad	20
Control de la actividad	21
Control de la actividad	22
Control de la actividad	22

CAPÍTULO 1	INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 2	EL DISEÑO BIOLÓGICO	2
CAPÍTULO 3	HISTORIA DE LOS VESTIBULOS	3
CAPÍTULO 4	EL DISEÑO BIOLÓGICO	4
CAPÍTULO 5	CICLO VITAL	5
CAPÍTULO 6	ORIGEN DE LOS ORGANOS	6
CAPÍTULO 7	TEJIDOS Y SISTEMAS	7
CAPÍTULO 8	SISTEMA ESQUELÉTICO	8
CAPÍTULO 9	EL CRANEO	9
CAPÍTULO 10	SISTEMA ESQUELÉTICO	10
CAPÍTULO 11	EL ESQUELETO AXIAL	11
CAPÍTULO 12	SISTEMA ESQUELÉTICO	12
CAPÍTULO 13	EL ESQUELETO APENDICULAR	13



# Contenido abreviado

<b>CAPÍTULO 1</b>		<b>CAPÍTULO 10</b>	
INTRODUCCIÓN	1	EL SISTEMA MUSCULAR	365
<b>CAPÍTULO 2</b>		<b>CAPÍTULO 11</b>	
ORIGEN DE LOS CORDADOS	47	EL SISTEMA RESPIRATORIO	406
<b>CAPÍTULO 3</b>		<b>CAPÍTULO 12</b>	
HISTORIA DE LOS VERTEBRADOS	80	EL SISTEMA CIRCULATORIO	445
<b>CAPÍTULO 4</b>		<b>CAPÍTULO 13</b>	
EL DISEÑO BIOLÓGICO	125	EL SISTEMA DIGESTIVO	496
<b>CAPÍTULO 5</b>		<b>CAPÍTULO 14</b>	
CICLO VITAL	158	EL SISTEMA UROGENITAL	538
<b>CAPÍTULO 6</b>		<b>CAPÍTULO 15</b>	
TEGUMENTO	209	EL SISTEMA ENDOCRINO	585
<b>CAPÍTULO 7</b>		<b>CAPÍTULO 16</b>	
SISTEMA ESQUELÉTICO: EL CRÁNEO	234	EL SISTEMA NERVIOSO	618
<b>CAPÍTULO 8</b>		<b>CAPÍTULO 17</b>	
SISTEMA ESQUELÉTICO: EL ESQUELETO AXIAL	289	ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS	663
<b>CAPÍTULO 9</b>		<b>CAPÍTULO 18</b>	
SISTEMA ESQUELÉTICO: EL ESQUELETO APENDICULAR	320	CONCLUSIONES	706



# Contenido

Prefacio xv

## CAPÍTULO I

### INTRODUCCIÓN 1

#### MORFOLOGÍA COMPARADA DE LOS VERTEBRADOS 1

- Tipos de estudiantes 2
- El diseño de los vertebrados. forma y función 3
- Un diseño perfecto 3

#### ANTECEDENTES HISTÓRICOS. LA EVOLUCIÓN 3

- El proceso que subyace al cambio 4
- Linneo 4
- Naturalistas 5
- J-B. de Lamarck 5
  - Caracteres adquiridos 6
  - Hacia la perfección 6
- Selección natural 7
- A. R. Wallace 7
- Charles Darwin 8
- Críticas y controversia 9

#### ANTECEDENTES HISTÓRICOS. MORFOLOGÍA 9

- Georges Cuvier 10
- Richard Owen 10

#### ¿POR QUÉ NO EXISTEN ELEFANTES VOLADORES? 13

#### CONCEPTOS MORFOLÓGICOS 14

- Semejanzas 14
- Simetría 14
- Segmentación 16

#### MORFOLOGÍA EVOLUTIVA 17

- Función y papel biológico 18
- Preadaptación 18
- La evolución como remodelación 20

#### FILOGENIA 20

- Sobre arbustos y tallos de judías 20
- Simplificación 21
- Patrones de filogenia 22
- Grados y clados 22

#### PALEONTOLOGÍA 27

- Fosilización y fósiles 27
- Recuperación y restauración 30
- Del animal al fósil 33
- Datación de los fósiles 35
  - Estratigrafía 35
  - Fósiles indicadores 35
  - Datación radiométrica 35
  - Épocas geológicas 35

#### HERRAMIENTAS DEL OFICIO 39

- El interrogante 39
- La función 40
- El papel biológico 43

#### RESUMEN 45

## CAPÍTULO 2

### ORIGEN DE LOS CORDADOS 47

#### FILOGENIA DE LOS CORDADOS 47

#### CARACTERÍSTICAS DE LOS CORDADOS 49

- Notocorda 49
- Hendiduras faríngeas 51
- Endostilo o glándula tiroideas 52
- Cordón nervioso tubular y dorsal 52
- Cola postanal 52
- Esquema corporal de los cordados 52

#### PROTOCORDADOS 53

- Hemicordados 54
  - Enteropneustos: «gusanos bellota» 55
  - Pterobranquios 57
  - Afinidades filogenéticas de los hemicordados 58
- Urocordados 58
  - Ascidiáceos: «jeringas de mar» 60
  - Larváceos (apendicularios) 61
  - Taliáceos 64
- Cefalocordados 65
- Resumen de los protocordados 70



ORÍGENES DE LOS CORDADOS	71
Los cefalocordados a partir de anélidos y artrópodos	71
Los cefalocordados a partir de los equinodermos	72
Las pruebas	72
Aparición de las características de los cordados	73
Ventajas selectivas	73
De la larva de equinodermo al «renacuajo» cordado	74
Las críticas	75
Filogenia, pedomorfosis y orígenes	75

RESUMEN 77

**CAPÍTULO 3**

**HISTORIA DE LOS VERTEBRADOS 80**

INTRODUCCIÓN	80
Innovaciones	81
Columna vertebral	81
Cabeza	82
Origen de los vertebrados	82
Etapa 1: Prevertebrado	82
Etapa 2: Agnato	83
Etapa 3: Gnathostomado	83
Los controvertidos calcicordados	84
Clasificación de los vertebrados	84
AGNATOS	84
Agnatos actuales	86
Mixinoideos	86
Petromizóntidos	86
Primeros fósiles de vertebrados	86
Conodontos	87
Ostracodermos	89
Pteraspídomorfos	89
Otros ostracodermos	89
Resumen de la evolución de los agnatos	91
GNATHOSTOMADOS	92
Placodermos	93
Conductios	93
Elasmobranquios: tiburones y rayas	95
Holocéfalos: quimeras	95
TELEÓSTOMOS	96
Acantodios	96
Osteíctios	96
Actinoptergios	98
Sarcoptergios	99
Resumen filogenético de los peces	101
TETRAPÓDOS	101
Tetrapódos primitivos	102
Labirintodontos	102
Lepospondilios	104
Lisanfibios: anfibios modernos	105
Urodelos (caudados)	105
Salientios (anuros)	106
Gimnofiones (ápodos)	106

AMNIOTAS	106
Amniotas basales	108
Saurósidos	108
Mesosaurios	108
Reptiles	108
Sinápsidos	116
Pelicosaurios	117
Terápsidos	117
Mamíferos	120

**CAPÍTULO 4**

**EL DISEÑO BIOLÓGICO 125**

INTRODUCCIÓN: TAMAÑO Y FORMA	125
TAMAÑO	128
Relaciones entre longitud, superficie y volumen	128
Superficie	130
Volumen y masa	130
FORMA	131
Alometría	131
Mallas de transformación	132
SOBRE LAS CONSECUENCIAS DE TENER EL TAMAÑO ADECUADO	134
BIOMECÁNICA	134
Principios fundamentales	135
Magnitudes básicas: longitud, tiempo, fuerza y masa	135
Unidades	136
Magnitudes derivadas: velocidad y aceleración	136
Sistemas de referencia	137
Centro de masas	137
Vectores	137
Leyes mecánicas básicas	138
Cuerpos y fuerzas libres	138
Momentos y palancas	139
Tierra y fluidos	141
La vida en tierra: gravedad	141
La vida en los fluidos	142
Máquinas	144
Resistencia de materiales	145
Peso	146
Diseño biológico y fallos biológicos	146
Respuesta tisular al estrés mecánico	147
Respuesta del hueso	148
BIOFÍSICA Y OTROS PROCESOS FÍSICOS	152
Difusión e intercambio	152
Presiones y presiones parciales	152
Intercambio contracorriente, concurrente y de corrientes cruzadas	153
Óptica	153
Percepción de la profundidad	155
Acomodación	155
RESUMEN	156



## CAPÍTULO 5

### CICLO VITAL 158

---

#### INTRODUCCIÓN 158

#### EMBRIOLOGÍA TEMPRANA 159

- Fecundación 159
- Segmentación 161
  - Anfioxos 161
  - Peces 161
  - Anfibios 162
  - Reptiles y aves 162
  - Mamíferos 163
- Resumen de la segmentación 163
- Gastrulación y neurulación 164
  - Anfioxo 166
  - Peces 166
  - Anfibios 167
  - Reptiles y aves 168
  - Mamíferos 169

#### ORGANOGENESIS 171

- Histogénesis 173
- Epitelio 174
  - Epitelios limitantes y de revestimiento 174
  - Epitelio glandular 176
- Tejidos conjuntivos 177
  - Tejido conjuntivo general 177
  - Tejido conjuntivo especial 177
- Desarrollo del hueso y crecimiento 179
  - Desarrollo del hueso endocondral 179
  - Desarrollo del hueso intramembranoso 180
  - Histología comparada del hueso 181
  - Remodelado y reparación del hueso 181
  - Articulaciones 183
- Crestas neurales y placodas ectodérmicas 184

#### MEMBRANAS EXTRAEMBRIONARIAS 186

- Reptiles y aves 187
- Mamíferos 187
  - Placenta de los euterios 187
  - Otras placentas 189

#### RESUMEN DEL DESARROLLO EMBRIONARIO TEMPRANO 189

#### DESARROLLO DEL CELOMA Y SUS COMPARTIMENTOS 190

#### MADURACIÓN 193

- Metamorfosis 193
- Heterocronía 194
  - Peramorfosis 195
  - Pedomorfosis 195

#### ONTOGENIA Y FILOGENIA 197

- Ley biogenética 197
- Ley de von Baer 197
- Resumen de las leyes biogenéticas 198

- Genes Hox y sus reinos 199
  - Del huevo al adulto 200
  - Dando forma: posiciones y partes 200
  - Significado evolutivo 201
- Epigenómica 201
  - Inducción 201
  - Filogenia 202

#### RESUMEN 205

## CAPÍTULO 6

### TEGUMENTO 209

---

#### ORIGEN EMBRIONARIO 210

#### CARACTÉRES PRINCIPALES DEL TEGUMENTO 210

- Dermis 210
- Epidermis 212

#### FILOGENIA 213

- Tegumento de los peces 213
  - Peces primitivos 214
  - Condrictios 214
  - Peces óseos 214
- Tegumento de los tetrápodos 216
  - Anfibios 216
  - Reptiles 217
  - Aves 218
  - Mamíferos 221

#### ESPECIALIZACIONES DEL TEGUMENTO 225

- Uñas, garras y cascos 225
- Cuernos y cuernas o astas 226
- Barbas de ballena 227
- Escamas 228
- Armadura dérmica 228
- Moco 228
- Color 229

#### RESUMEN 230

## CAPÍTULO 7

### SISTEMA ESQUELÉTICO: EL CRÁNEO --234

---

#### INTRODUCCIÓN 235

#### CONDROCRÁNEO 235

- Embriología 235

#### ESPLACNOCRÁNEO 238

- Embriología 238
- Origen de las mandíbulas 239
- Tipos de fijación mandibular 240

#### DERMATOCRÁNEO 242

- Partes del dermatocráneo 242
- Series de huesos dérmicos 242



RESUMEN DE LA MORFOLOGÍA DEL CRÁNEO 243

- Caja craneana 243
- Mandíbulas 246
- Aparato hioideo 246

CINESIS CRANEAL 246

FILOGENIA CRANEAL 247

- Agnatos 247
- Ostracodermos 247
- Ciclóstomos 248
- Gnatostomados 249
- Peces 249
- Tetrápodos primitivos 256
- Amniotas primitivos 258
- Reptiles modernos 260
- Aves 265
- Sinápsidos 267

RESUMEN DE LA FUNCIÓN Y DISEÑO DEL CRÁNEO 275

- Captura de presas 277
- Alimentación en el agua 277
- Alimentación en el aire 280
- Deglución 280

RESUMEN 280

- Cresta neural craneal 280
- Aparición de los mamíferos 281
- Modificaciones evolutivas de las formas inmaduras: acinesis en los mamíferos 282
- Cráneo compuesto 285

CAPÍTULO 8

SISTEMA ESQUELÉTICO: EL ESQUELETO AXIAL 289

INTRODUCCIÓN 289

COMPONENTES BÁSICOS 290

- Vértebra 290
- Regiones de la columna vertebral 290
- Centros 290
- Costillas 292
- Esternón 294
- Gastralia 294

DESARROLLO EMBRIONARIO 296

- Peces 296
- Tetrápodos 297

FILOGENIA 298

- Peces 298
- Agnatos 298
- Gnatostomados 298

- Tetrápodos 303
- Tetrápodos primitivos 303
- Amniotas 308

FORMA Y FUNCIÓN 311

- Medio acuático 311
- Medio terrestre 312
- Diseño de las vértebras 313
- Dirección de la espina neural 313
- Altura de la espina neural 314
- Regionalización de la columna vertebral 315

RESUMEN 318

CAPÍTULO 9

SISTEMA ESQUELÉTICO: EL ESQUELETO APENDICULAR 320

INTRODUCCIÓN 320

COMPONENTES BÁSICOS 321

- Aletas 321
- Patas 321

ORIGEN DE LAS ALETAS PARES 322

- Teoría del arco branquial 322
- Teoría del pliegue-aleta 323
- Desarrollo embrionario de las extremidades de los tetrápodos 324

FILOGENIA 325

- Peces 325
- Agnatos 325
- Placodermos 326
- Condriictios 326
- Acantodios 328
- Peces óseos 328
- Tetrápodos 330
- Cintura pectoral 330
- Cintura pelviana 333
- Manos y pies 333

EVOLUCIÓN DEL SISTEMA APENDICULAR 336

- Origen doble de la cintura pectoral 336
- Ventajas adaptativas de las aletas lobuladas 337
- En tierra 341

FORMA Y FUNCIÓN 342

- Natación 342
- Locomoción terrestre 342
- Andares primitivos 342
- Modos de locomoción primitivos 343
- Locomoción a la carrera (cursora) 347
- Locomoción aérea 350
- Origen del vuelo de las aves 360
- Locomoción fosora 360

RESUMEN 362



CAPÍTULO I  
EL SISTEMA MUSCULAR 365

INTRODUCCIÓN 365

ORGANIZACIÓN DE LOS MÚSCULOS 366

- Clasificación de los músculos 366
  - Músculo esquelético 367
  - Músculo cardíaco 368
  - Músculo liso 368
- Estructura del músculo esquelético 368
- Tendones 370
- Bases de la contracción muscular 370
  - Músculo activo y en reposo 370
  - Mecanismo molecular de la contracción 370

FUNCIÓN MUSCULAR 371

- Fibras musculares 371
  - Curvas de tensión-longitud de una fibra muscular 371
  - Propiedades de las fibras musculares 371
- Músculos y fibras 373
  - Generación de fuerzas en un músculo completo 373
- Curvas de tensión-longitud para un músculo 374
- Fuerza graduada 376
- Superficie de la sección transversal 376
- Orientación de las fibras 377
- Velocidad de acortamiento 377
- Distancia de acortamiento 378
- Sistema de palanca músculo-hueso 378
- Secuencia de las acciones musculares 380
- Resumen de los mecanismos musculares 381
- Acciones musculares 381
- Homologías musculares 383

ORIGEN EMBRIONARIO DE LOS MÚSCULOS 384

- Musculatura poscraneal 384
  - Musculatura apendicular 384
  - Musculatura axial 385
- Musculatura craneal 386
  - Musculatura faríngea y mandibular 386
  - Músculos extrínsecos del ojo 386

ANATOMÍA COMPARADA 387

- Musculatura poscraneal 387
  - Musculatura axial 387
  - Musculatura apendicular 390
- Musculatura craneal 396
  - Musculatura branquiométrica 396
  - Musculatura hipobranquial 400

RESUMEN 401

CAPÍTULO II  
EL SISTEMA RESPIRATORIO 406

INTRODUCCIÓN 406

ÓRGANOS RESPIRATORIOS 409

- Branquias 409
- Pulmones 409
- Vejigas gaseosas 409
- Órganos respiratorios cutáneos 410
- Órganos respiratorios accesorios 410
- Respiración embrionaria 411

MECANISMOS DE VENTILACIÓN 414

- Cilios 414
- Mecanismos musculares 414
  - Ventilación en el agua: bomba doble 414
  - Ventilación en el aire: bomba bucal pulsátil 415
  - Ventilación en el aire: bomba de aspiración 416

FILOGENIA 417

- Agnatos 417
- Elasmobranquios 419
- Peces óseos 420
- Resumen de la respiración en los peces 420
  - Branquias 420
  - Pulmones y vejigas gaseosas 421
- Anfibios 423
  - Larvas de los anfibios 423
  - Anfibios adultos 425
- Reptiles 426
- Mamíferos 427
  - Ventilación 428
  - Intercambio gaseoso 429
- Aves 430

FORMA Y FUNCIÓN 432

- Formas de transferencia gaseosa 432
- Ritmos de transferencia gaseosa 433
- Respiración en el agua 437
- Respiración en el aire 437

EVOLUCIÓN DE LOS ÓRGANOS RESPIRATORIOS 437

- Regulación ácido-base 437
- Ventilación 438
  - Bombas ciliares 438
  - Bombas musculares 439
- Transición del agua a la tierra 439
  - Órganos de ventilación aérea 439
  - Ventajas del desplazamiento hacia tierra firme 439
  - Mecanismos de ventilación aérea 440
  - Pulmones y sacos aéreos de las aves 441

RESUMEN 442



## CAPÍTULO 12

### EL SISTEMA CIRCULATORIO 445

#### INTRODUCCIÓN 445

#### SISTEMA CARDIOVASCULAR 446

- Sangre 446
- Arterias, venas y capilares 446
  - Arterias 447
  - Hemodinámica de la circulación 447
  - Venas 448
  - Microcirculación 448
- Circulación simple y doble 449
- Desarrollo embrionario del sistema cardiovascular 450
- Filogenia del sistema cardiovascular 451
  - Vasos arteriales 455
  - Vasos venosos 460
- Corazones 467
  - Estructura básica del corazón en los vertebrados 467
  - Peces 469
  - Anfibios 472
  - Reptiles 474
  - Aves y mamíferos 481
- Sistema cardiovascular: correspondencia entre la estructura y los requerimientos ambientales 481
  - Órganos accesorios de respiración aérea 484
  - Buceo en las aves y en los mamíferos 484
  - Flujo cardíaco 484
  - Ontogenia de la función cardiovascular 485
  - Circulación fetal en los mamíferos placentarios 485
  - Cambios en el nacimiento 485
  - Transferencia de calor 487

#### SISTEMA LINFÁTICO 489

- Vasos linfáticos 489
- Tejido linfático 491
- Forma y función 491

#### RESUMEN 492

## CAPÍTULO 13

### EL SISTEMA DIGESTIVO 496

#### INTRODUCCIÓN 496

- Consideraciones previas 497

#### COMPONENTES DEL SISTEMA DIGESTIVO 497

- Cavidad bucal 497
  - Límites 497
  - Paladar 498
  - Dientes 499
  - Lengua 509
- Faringe 510

#### Tubo digestivo 513

- Esófago 515
- Estómago 515
- Intestino 516
- Cloaca 518
- Especializaciones del tubo digestivo 518
- Vascularización del tubo digestivo 520
- Peces 520
- Tetrápodos 521
- Glándulas anejas al tubo digestivo 524
- Glándulas bucales 524
- Hígado 526
- Páncreas 527

#### FUNCIÓN Y EVOLUCIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO 528

- Absorción 528
- Heces 528
- Degradación mecánica del alimento 529
  - Masticación 529
  - Mollejas 529
- Degradación química del alimento 529
  - Fermentación gástrica 530
  - Fermentación intestinal 533
- Fermentadores gástricos frente a fermentadores intestinales 533
  - Tamaño y fermentación 535
- Digestión de toxinas 535

#### RESUMEN 535

## CAPÍTULO 14

### EL SISTEMA UROGENITAL 538

#### INTRODUCCIÓN 538

#### SISTEMA URINARIO 538

- Estructura del riñón de los mamíferos 538
- Desarrollo embrionario 540
  - De los nefrotomos a los túbulo renales 540
  - Teoría tripartita de organización del riñón 541
- Filogenia del riñón 544
  - Peces 544
  - Tetrápodos 545
- Estructura y función del riñón 546
  - Excreción: eliminación de los productos del metabolismo del nitrógeno 546
  - Osmorregulación: regulación de los equilibrios hídrico y salino 548
- Evolución 555
  - Preadaptación 555
  - Origen de los vertebrados 555

#### SISTEMA REPRODUCTOR 556

- Estructura del sistema reproductor de los mamíferos 556



Desarrollo embrionario	556
Gónadas y gametos	556
Conductos genitales	558
Resumen	558
Aparato reproductor femenino	560
Ovarios	560
Conductos genitales	560
Oviductos	562
Útero	563
Aparato reproductor masculino	565
Testículos	565
Conductos genitales	565
Órganos copuladores	568
Cloaca	572
Vejiga urinaria	577
Función y evolución	578
Potencia sexual y fertilidad	578
Fecundación externa e interna	579
Retraso de la gestación	581
RESUMEN	583

## CAPÍTULO 15

### EL SISTEMA ENDOCRINO 585

#### ESTUDIO DE LOS ÓRGANOS ENDOCRINOS 585

Glándula tiroides	585
Estructura y filogenia	585
Función	587
Cuerpos ultimobranquiales y glándulas paratiroides	589
Cuerpos ultimobranquiales	589
Glándulas paratiroides	590
Forma y función	591
Glándula adrenal	591
Estructura y filogenia	591
Función	594
Islotes del páncreas	595
Estructura y filogenia	595
Función	595
Hipófisis	597
Estructura	597
Filogenia	597
Función	600
Gónadas	603
Epífisis	603
Órganos endocrinos secundarios	603
Tubo digestivo	604
Riñones	604

#### COORDINACIÓN ENDOCRINA 605

Reproducción de los mamíferos	605
Macho	605
Hembra	606

Metamorfosis de los anuros	612
Fundamentos del control hormonal	613
Conexión funcional y estructural	613
Respuesta de los tejidos diana	614
El sistema endocrino y el ambiente	614

#### EVOLUCIÓN 615

#### RESUMEN 616

## CAPÍTULO 16

### EL SISTEMA NERVIOSO 618

#### INTRODUCCIÓN 618

Tipos de células del sistema nervioso	618
Neuroglía	618
Neuronas	619
Transmisión de la información	619
Células neurosecretoras	621

#### SISTEMA NERVIOSO PERIFÉRICO 621

Nervios espinales	622
Nervios craneales	623
Evolución	630
Funciones del sistema nervioso periférico	632
Reflejos espinales	632
El sistema nervioso autónomo	633

#### SISTEMA NERVIOSO CENTRAL 638

Embriología	639
Médula espinal	639
Reflejos espinales	642
Tractos espinales	642
Encéfalo	643
Filogenia	643
Forma y función	644
Asociaciones funcionales de las partes del sistema nervioso central	658

#### RESUMEN 660

## CAPÍTULO 17

### ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS 663

#### INTRODUCCIÓN 663

#### PARTES DE UN ÓRGANO SENSORIAL 664

#### ÓRGANOS SENSORIALES GENERALES 664

Receptores sensoriales libres	664
Receptores sensoriales encapsulados	665
Receptores sensoriales asociados	665
Propiocepción	665



Mecanismos de percepción de los estímulos procedentes de los órganos sensoriales generales 666

## ÓRGANOS SENSORIALES ESPECIALES 666

Quimiorreceptores 666

Conductos nasales 667

Área vomeronasal 669

Boca 670

Receptores de radiación 671

Fotorreceptores 673

Receptores de infrarrojos 684

Mecanorreceptores 684

Sistema de la línea lateral 685

Aparato vestibular 686

Sistema auditivo 688

Funciones del oído 689

Electrorreceptores 698

Estructura y filogenia 698

Forma y función 699

Otros órganos sensoriales especiales 701

RESUMEN 701

## CAPÍTULO 18

## CONCLUSIONES 706

INTRODUCCIÓN 706

ANÁLISIS ESTRUCTURAL 709

ANÁLISIS FUNCIONAL 710

¿Cómo funciona? 710

Acoplamiento funcional, compromiso funcional 711

Funciones múltiples 712

Rendimiento 713

ANÁLISIS ECOLÓGICO 714

ANÁLISIS EVOLUTIVO 714

Limitaciones históricas 714

Primitivo y avanzado 714

Diversidad de tipos/unidad de modelo 715

Evolución en mosaico 717

Morfología y módulos 717

MODO Y TEMPO DE LA EVOLUCIÓN 719

Remodelación 720

Cambios embionarios 721

Genes *Hox* 721

Significado evolutivo 722

EL FUTURO DE LA MORFOLOGÍA

DE LOS VERTEBRADOS 722

APÉNDICE A 725

APÉNDICE B 727

APÉNDICE C 730

APÉNDICE D 734

GLOSARIO 738

CRÉDITOS 752

ÍNDICE ANALÍTICO 757



# Prefacio

Desde la primera hasta esta cuarta edición, he escrito y revisado este libro dentro del marco unificador de la forma, la función y la evolución, capítulo por capítulo. Estas ideas se extienden a lo largo del libro y le proporcionan coherencia. Se ha intentado que la organización del libro anime a los estudiantes a implicarse activamente con los materiales que contiene, y a pensar críticamente sobre los significados evolutivos y funcionales de la anatomía.

Los estudiantes acceden frecuentemente a este curso con una base científica y quizás con la perspectiva de equiparse a sí mismos con conocimientos prácticos que les sean de utilidad futura en su profesión o en carreras relacionadas con las ciencias de la salud. Es cierto que este curso, en parte, proporciona información práctica; pero también es un momento en la educación universitaria de los estudiantes donde se debe ir más allá de la memorización de hechos aislados como un fin en sí mismo y comenzar a comprender conceptos e ideas más amplios. La morfología de los vertebrados se adapta muy bien a ello, ya que es un campo integrador que aúna la fisiología, la embriología, la biomecánica, la conducta y la ecología, utilizando los métodos modernos de la sistemática y los nuevos materiales procedentes de la paleontología. Como disciplina integradora, la morfología de los vertebrados está también preparada para mostrar el trabajo científico en sí, se tratan y discuten las controversias, y la organización del libro invita a los alumnos a implicarse en el progreso científico.

Se incluye, por supuesto, información nueva y actualizada, pero también he incorporado nuevas secciones que reflejan cambios en nuestro campo de la morfología de los vertebrados. En esta edición, por ejemplo, hay una nueva sección sobre «evo-devo» (evolución-degeneración), los mecanismos básicos de control que guían el desarrollo morfológico. En los capítulos siguientes se continúa con ello al examinar cómo los genomas y los mecanismos de control del desarrollo son la base más probable para las nuevas modificaciones evolutivas entre grupos.

Aquellos que hayan utilizado este texto anteriormente encontrarán que mantiene la familiar y atractiva organización con los contenidos actualizados, resaltando el apoyo al estudiante. Quienes se acerquen a la obra por primera vez encontrarán que la morfología recibe un tratamiento generoso dentro de un contexto filogenético; pero actualmente esperamos que nuestros alumnos desarrollen habilidades académicas y profesionales más allá de la estricta familiaridad con la terminología anatómica. En general, deseamos que desarrollen un pensamiento crítico, y que manejen fácilmente conceptos científicos. Cada uno de nosotros encontrará su propia forma de componer un curso de morfología de los vertebrados que satisfaga estos objetivos. Este texto se ha diseñado para contribuir a que los profesores configuren sus clases y consigan tales objetivos;

es flexible; no siendo necesario utilizarlo en el mismo orden que se presenta aquí, sino que los capítulos pueden asignarse y adaptarse a la configuración del curso de cada cual. Como cada capítulo integra la forma, la función y la evolución pertinentes a cada sistema, todos y cada uno de ellos son coherentes en sí mismos. Aunque ya se ha tratado en anteriores ediciones, permítaseme repetir la estrategia específica de este manual, para mejorar la labor de los estudiantes y contribuir a que desarrollen un pensamiento crítico y una comprensión conceptual.

## Para el estudiante

La utilidad para los estudiantes se ve reforzada por diversas características prácticas del libro. Está profusamente **ilustrado** con figuras que incorporan nueva información y ofrecen perspectivas recientes. Cada capítulo se abre con una **introducción**. Los **conceptos** importantes y los términos anatómicos se señalan en **letra negrita**. Las **referencias cruzadas** dirigen a los estudiantes a otras zonas del texto en las que pueden actualizar los conceptos o clarificar aspectos poco conocidos. Cada capítulo concluye con un **resumen**, que dirige la atención sobre los conceptos fundamentales en él desarrollados. Al final del capítulo se incluye una **bibliografía** importante, y una serie de direcciones electrónicas que enlazan con referencias y fuentes adicionales. La mayoría de los capítulos incluyen ensayos en recuadros especiales, cuyo propósito es presentar aspectos o sucesos históricos que puedan resultar de interés para los estudiantes, siendo, a veces, incluso divertidos. Al final del libro se ha incluido un **glosario** de definiciones y cuatro **apéndices**: (A) Álgebra vectorial, (B) Sistema internacional de unidades, (C) Raíces combinatorias griegas y latinas y (D) Clasificación de los cordados.

Además de sus características prácticas, el libro también utiliza determinados temas dentro de la morfología, función y evolución de los vertebrados para desarrollar las habilidades de los estudiantes, su razonamiento crítico y su dominio de los conceptos en un entramado coherente.

## Pensamiento crítico

En ciencia, el pensamiento crítico es la capacidad de articular la información factual en un argumento lógico y racional. Especialmente si se encuentra acompañado por un laboratorio, un curso sobre morfología de los vertebrados produce experiencia de primera mano sobre la anatomía de animales representativos. Los estudiantes se ven directamente inmersos en el descubrimiento de las formas de los vertebrados, pero debe



animárseles a ir más allá. Los profesores deben conducir a los alumnos hacia problemas mayores —¿cómo funciona?, ¿cómo evolucionó?—. Por ejemplo, muy pronto, al comienzo del libro, los alumnos se encuentran con los métodos con los que examinamos empíricamente cómo trabajan las partes y cómo podemos situar a los organismos en un contexto filogenético. Tras una discusión sobre morfología básica, cada capítulo trata de cómo estos sistemas funcionan y cómo han evolucionado.

Deliberadamente, he incluido nuevas y conflictivas opiniones sobre funcionamiento y evolución. Muchas de estas ideas proceden de Europa, donde son conocidas desde hace mucho tiempo; personalmente, considero muchas de ellas atractivas, incluso elegantes; otras me resultan francamente débiles y poco convincentes. A pesar de mi propio escepticismo, he incluido algunas ideas contrarias, como el origen calcicordado de los vertebrados. Mi propósito es hacer que los estudiantes piensen sobre la forma, la función y la evolución.

Se discuten varias teorías sobre el origen de las mandíbulas, al igual que sobre el origen de las aletas pareadas. A menudo los alumnos creen que actualmente poseemos las respuestas correctas. Los estudiantes nos ruegan «dígame qué es cierto». El debate sobre la fisiología de los dinosaurios es una estupenda oportunidad para mostrar a los estudiantes el proceso de la investigación científica. La mayoría han visto las películas de cine y suponen que el asunto está zanjado; pero nosotros sabemos que la ciencia es un proceso de refinamiento continuo, desafíos y a veces cambios revolucionarios. Un ensayo presenta el asunto de la endotermia de los dinosaurios. El debate desató la investigación, que ahora vuelve a desafiar la idea de los dinosaurios como animales «de sangre caliente». El segundo ensayo sobre la endotermia de los dinosaurios presenta estas nuevas y opuestas pruebas, y muestra cómo, incluso con los animales extintos, es posible comprobar hipótesis sobre su fisiología, morfología y modo de vida.

## Conceptos

La morfología de los vertebrados también ayuda a desarrollar la apreciación y la comprensión de los conceptos científicos que unifican la Biología y reflejan cómo trabaja la ciencia. Como dijo John A. Moore, la ciencia es «una forma de conocimiento» (Moore, *American Zoologist*, 1988). La morfología comparada pone de manifiesto diferencias y semejanzas entre organismos. Los conceptos de homología, analogía y homoplasia nos ayudan a comprender las bases de estos rasgos comparativos. Muchos de los conceptos nacieron en el siglo XIX, y han ido creciendo hasta convertirse en las grandes ideas de la biología actual. La evolución, la descendencia con modificación a través del tiempo, es uno de los conceptos fundamentales de la biología. La morfología de los vertebrados muestra los cambios adaptativos del modelo corporal básico de los vertebrados. Pero la evolución es el cambio de un organismo altamente integrado, un sistema conectado de partes y sus funciones, lo que también se reconoció el siglo XIX, sugiriendo limitaciones en las modificaciones evolutivas. La morfología de los vertebrados muestra muchos ejemplos de cómo puede evolucionar un organismo integrado. Por ejemplo, un interesante registro fósil documenta el innegable cambio en la articulación mandibular de los sinápsidos, mostrando la sustitución de los dos huesos implicados (articular y cuadrado), en los sinápsidos basales por dos huesos diferentes en los grupos derivados, incluidos los mamíferos. Los fósiles intermedios entre las dos condiciones marcan los cambios anatómicos, pero también

sugieren cómo los cambios funcionales, que deben acompañar a los sistemas en evolución, también cambian sin interrumpir las funciones.

En muchos sistemas de vertebrados, se pone de manifiesto la estrecha relación de la forma y la función con el modo de vida. Construido sobre el modelo básico de los vertebrados, el sistema locomotor de los tetrápodos ilustra la estrecha relación entre las extremidades y el esqueleto axial, y el tipo de locomoción, bien sea el vuelo, la marcha o la excavación. El sistema cardiovascular, especialmente en los organismos aéreos y acuáticos, ilustra la estrecha relación entre la morfología vascular y la flexibilidad fisiológica. Los conceptos básicos de forma, función y evolución adaptativa se muestran ante nosotros conforme pasamos de un sistema a otro en la morfología de los vertebrados.

La evolución suele progresar mediante la remodelación y modificación de un plan o modelo básico subyacente, en vez de construir totalmente de nuevo. Un buen ejemplo es el sistema esquelético y también el sistema cardiovascular, como en los arcos aórticos.

## Estrategia organizativa y su fundamento

He escrito este libro dentro del marco unificador de la forma, la función y la evolución, temas comunes a lo largo de toda la obra. Los grupos de vertebrados están organizados filogenéticamente, y sus sistemas se discuten en ese contexto. La morfología es lo más importante, pero he desarrollado e integrado la comprensión de la función y la evolución en la discusión de la anatomía de los distintos sistemas. Los primeros cinco capítulos preparan el camino.

El Capítulo 1 introduce la disciplina, evalúa los predecesores intelectuales de la morfología moderna, define los conceptos principales, y alerta a los estudiantes sobre las confusiones y malas interpretaciones que pueden encontrarse involuntariamente en el estudio de los procesos evolutivos. Los cordados y sus orígenes se tratan en el Capítulo 2, concediéndose considerable atención a los protocordados y su evolución, lo que sienta las bases para un extenso tratamiento del conjunto de caracteres en la radiación de los vertebrados, que nos ocupa el resto del libro, comenzando por el Capítulo 3. Allí se discuten los vertebrados, sus orígenes y sus relaciones taxonómicas básicas. El Capítulo 4 introduce los conceptos básicos de biomecánica y biofísica, preparando para su posterior uso en los distintos aspectos del diseño de los vertebrados. El Capítulo 5 incluye un resumen de embriología descriptiva, y termina con una discusión del papel de los procesos embrionarios en los acontecimientos evolutivos de los vertebrados.

El resto de los capítulos trata cada uno de los sistemas principales, con una organización interna coherente; todos comienzan con una introducción básica a la morfología, y continúan discutiendo la función y la evolución. De esta forma, los conceptos integradores se repiten en cada capítulo, proporcionando coherencia a la presentación de todos ellos y al conjunto.

## Cambios y novedades de la cuarta edición

*Evo-Devo*. He añadido una sección introductoria totalmente nueva sobre evolución y desarrollo en el Capítulo 5, basada en la embriología molecular, pero relacionando la importancia de



los sistemas de control génico sobre el desarrollo morfológico. Además, en los capítulos posteriores, se discute selectivamente cómo los genes maestros de control (genes *Hox*) pueden proporcionar los mecanismos genéticos para los principales cambios evolutivos en el diseño de los vertebrados. Así se relaciona la moderna biología celular y molecular con los sucesos orgánicos de la morfogénesis y la evolución.

**Origen del vuelo.** Tras unas décadas de debate, los hallazgos fósiles y las pruebas experimentales han producido nuevas ideas sobre el origen del vuelo en las aves, lo que se trata en una nueva sección del sistema esquelético.

**Biomecánica y aerodinámica.** Mantenerse en el aire no es un pequeño desafío para un ave o un avión. Esta sección del capítulo sobre el diseño biológico se ha corregido y aumentado, tratando varios conceptos confusos sobre las alas y el vuelo.

**Modo y tempo de la evolución.** El último capítulo incluye ahora una sección que integra los niveles de organización, desde los genes *Hox* hasta los procesos del desarrollo y el cambio evolutivo.

**Actualización y revisión.** Con agradecimiento a las sugerencias de los estudiantes, revisores y colegas, he llevado a cabo muchos cambios y revisiones a lo largo de esta nueva edición, algunos importantes, otros menos. Junto a los cambios particulares que ya he mencionado, he revisado sustancialmente los capítulos del diseño biológico, el ciclo vital (embriología), el sistema circulatorio, el sistema digestivo, el sistema endocrino, y he añadido nuevas secciones en el capítulo final.

**Al servicio del estudiante.** Se han ampliado algunas características del libro para que su presentación sea más clara y sugerente. Muchas ilustraciones son nuevas, se han revisado o se han rotulado de nuevo para mejorar la claridad. Por ejemplo, se utilizan nuevas figuras, acompañadas de texto también nuevo, en el capítulo sobre el desarrollo para ilustrar el crecimiento del hueso y su significado en la producción de líneas de crecimiento detenido, un rasgo importante en las controversias sobre la filogenia de los dinosaurios. La guía del laboratorio de disección (cuyo autor es E. J. Zalisko) mantiene abundantes referencias cruzadas con este libro. Pero además, existe en internet una selección de laboratorios funcionales disponibles, para proporcionar a los estudiantes experiencia de primera mano trabajando con la anatomía, su función y su evolución.

**Al servicio del profesor.** Esta cuarta edición, nueva, revisada y actualizada, puede servir como referencia y fuente de apoyo para preparar un curso sobre los vertebrados. Además, pueden encontrarse en Internet otras fuentes: laboratorios funcionales que pueden descargarse y utilizarse como suplementos; imágenes de Power Point, capítulo a capítulo, junto con otras imágenes digitales aportadas por McGraw-Hill, que pueden servir para el diseño de clases y presentaciones para el laboratorio.

## Material complementario (disponible sólo en inglés)

*Comparative Vertebrate Anatomy: A Laboratory Dissection Guide*, 4th edition, de Kenneth Kardong y Edward Zalisko. La Web para esta obra es: [www.mhhe.com/kardong4](http://www.mhhe.com/kardong4).

*Digital Zoology*. Para más información sobre cómo obtener una copia, consúltese: [www.mhhe.com/digitalzoology](http://www.mhhe.com/digitalzoology).

*Page Out*, con información útil para la elaboración de clases en equipos de profesorado. Para más información, consúltese: [www.mhhe.com/solutions](http://www.mhhe.com/solutions).

## Agradecimientos

Estoy en deuda con revisores, estudiantes y colegas que han compartido conmigo sus sugerencias para mejorar esta edición de mi libro. Espero que todos ellos puedan apreciar, si no sus puntos de vista, sí al menos su influencia en esta edición, y acepten mi más sincero agradecimiento por sus interesantes sugerencias y críticas.

Por su especial ayuda citaré a:

Miriam A. Ashley-Ross  
Wake Forest University

Warren W. Burggren  
University of North Texas

T. H. Frazzetta  
University of Illinois

Paul J. Gier  
Huntingdon College

Michael H. Kesner  
Indiana University of Pennsylvania

Jon M. Mallatt  
Washington State University

David O. Norris  
University of Colorado

R. Glenn Northcutt  
University of California - San Diego

Andrea George Poole  
Southern University - Baton Rouge

Michael K. Richardson  
Leiden University

Tamara L. Smith  
Washington State University

J. Matthias Starck  
University of Munich

James R. Stewart  
East Tennessee State University

Steven Vogel  
Duke University

Alan Walker  
Penn State University

Kenneth T. Wilkins  
Baylor University

Jeanette Wyneken  
Florida Atlantic University

David Young  
University of Melbourne



De nuevo es un placer trabajar con un artista tan completo y tan preparado como L. Laszlo Meszoly (Universidad de Harvard), que aportó nuevas figuras para esta edición.

Estoy en deuda con la paciencia y capacidad del equipo humano de McGraw-Hill y de Carlisle Communications, de crucial importancia para llevar adelante esta nueva edición revisada. Entre todos ellos, quisiera dar las gracias particularmente a Marge Kemp, Joyce Berendes, Terry Routley, Fran Schreiber y Joyce Watters. También doy las gracias al equipo

de promoción de McGraw-Hill que supo integrar todo el trabajo de revisión aquí volcado, para que fuera de utilidad a los estudiantes y académicos, futuros usuarios.

A su vez, recogerán cualquier comentario y sugerencia posterior, para seguir contribuyendo a mejorar este libro, haciendo de él una labor compartida en constante progresión.

Mantengo mi gratitud a mis amigos y a mi familia, por su apoyo a lo largo de las distintas ediciones de esta obra.

## Conceptos

La psicología de la memoria es el estudio de los procesos de almacenamiento, recuperación y uso de la información en el sistema de memoria humana. Este sistema incluye la memoria sensorial, la memoria a corto plazo y la memoria a largo plazo. La memoria sensorial almacena información proveniente de los sentidos durante un tiempo muy breve. La memoria a corto plazo almacena información durante un tiempo limitado, generalmente unos segundos. La memoria a largo plazo almacena información durante un tiempo indefinido. La información que pasa de la memoria sensorial a la memoria a corto plazo y de la memoria a corto plazo a la memoria a largo plazo se conoce como información codificada. La memoria a largo plazo puede ser explícita o implícita. La memoria explícita es la memoria de hechos y eventos que se pueden declarar conscientemente. La memoria implícita es la memoria de habilidades y hábitos que se aprenden sin conciencia de ello. La memoria a largo plazo puede ser volátil o no volátil. La memoria volátil es la memoria que se pierde cuando se interrumpe el suministro de energía eléctrica. La memoria no volátil es la memoria que se conserva durante un tiempo indefinido. La memoria a largo plazo puede ser accesible o inaccesible. La memoria accesible es la memoria que se puede recuperar conscientemente. La memoria inaccesible es la memoria que no se puede recuperar conscientemente. La memoria a largo plazo puede ser organizada o no organizada. La memoria organizada es la memoria que se almacena en una estructura organizada. La memoria no organizada es la memoria que se almacena en una estructura no organizada. La memoria a largo plazo puede ser estable o inestable. La memoria estable es la memoria que se conserva durante un tiempo indefinido. La memoria inestable es la memoria que se pierde cuando se interrumpe el suministro de energía eléctrica. La memoria a largo plazo puede ser flexible o inflexible. La memoria flexible es la memoria que se puede recuperar en diferentes formas. La memoria inflexible es la memoria que se puede recuperar solo en una forma. La memoria a largo plazo puede ser accesible o inaccesible. La memoria accesible es la memoria que se puede recuperar conscientemente. La memoria inaccesible es la memoria que no se puede recuperar conscientemente. La memoria a largo plazo puede ser organizada o no organizada. La memoria organizada es la memoria que se almacena en una estructura organizada. La memoria no organizada es la memoria que se almacena en una estructura no organizada. La memoria a largo plazo puede ser estable o inestable. La memoria estable es la memoria que se conserva durante un tiempo indefinido. La memoria inestable es la memoria que se pierde cuando se interrumpe el suministro de energía eléctrica. La memoria a largo plazo puede ser flexible o inflexible. La memoria flexible es la memoria que se puede recuperar en diferentes formas. La memoria inflexible es la memoria que se puede recuperar solo en una forma.

La memoria a largo plazo puede ser accesible o inaccesible. La memoria accesible es la memoria que se puede recuperar conscientemente. La memoria inaccesible es la memoria que no se puede recuperar conscientemente. La memoria a largo plazo puede ser organizada o no organizada. La memoria organizada es la memoria que se almacena en una estructura organizada. La memoria no organizada es la memoria que se almacena en una estructura no organizada. La memoria a largo plazo puede ser estable o inestable. La memoria estable es la memoria que se conserva durante un tiempo indefinido. La memoria inestable es la memoria que se pierde cuando se interrumpe el suministro de energía eléctrica. La memoria a largo plazo puede ser flexible o inflexible. La memoria flexible es la memoria que se puede recuperar en diferentes formas. La memoria inflexible es la memoria que se puede recuperar solo en una forma. La memoria a largo plazo puede ser accesible o inaccesible. La memoria accesible es la memoria que se puede recuperar conscientemente. La memoria inaccesible es la memoria que no se puede recuperar conscientemente. La memoria a largo plazo puede ser organizada o no organizada. La memoria organizada es la memoria que se almacena en una estructura organizada. La memoria no organizada es la memoria que se almacena en una estructura no organizada. La memoria a largo plazo puede ser estable o inestable. La memoria estable es la memoria que se conserva durante un tiempo indefinido. La memoria inestable es la memoria que se pierde cuando se interrumpe el suministro de energía eléctrica. La memoria a largo plazo puede ser flexible o inflexible. La memoria flexible es la memoria que se puede recuperar en diferentes formas. La memoria inflexible es la memoria que se puede recuperar solo en una forma.

## Material complementario (disponible solo en inglés)

## Referencias



# Introducción

## MORFOLOGÍA COMPARADA DE LOS VERTEBRADOS

- Tipos de estudiantes
- El diseño de los vertebrados. Forma y función
- Un diseño perfecto

## ANTECEDENTES HISTÓRICOS. LA EVOLUCIÓN

- El proceso que subyace al cambio
- Linneo
- Naturalistas
- J-B. de Lamarck
  - Caracteres adquiridos*
  - Hacia la perfección*
- Selección natural
- A. R. Wallace
- Charles Darwin
- Críticas y controversia

## ANTECEDENTES HISTÓRICOS. MORFOLOGÍA

- Georges Cuvier
- Richard Owen

## ¿POR QUÉ NO EXISTEN ELEFANTES VOLADORES?

## CONCEPTOS MORFOLÓGICOS

- Semejanzas
- Simetría
- Segmentación

## Morfología comparada de los vertebrados

La morfología comparada trata de la anatomía y su significado. Nos centramos en los animales, en particular en los vertebrados, y en las implicaciones que pueden deducirse de su diseño corporal. La utilización de la «comparación» en morfología com-

## MORFOLOGÍA EVOLUTIVA

- Función y papel biológico
- Preadaptación
- La evolución como remodelación

## FILOGENIA

- Sobre arbustos y tallos de judías
- Simplificación
- Patrones de filogenia
- Grados y clados

## PALEONTOLOGÍA

- Fosilización y fósiles
- Recuperación y restauración
- Del animal al fósil
- Datación de los fósiles
  - Estratigrafía*
  - Fósiles indicadores*
  - Datación radiométrica*
  - Épocas geológicas*

## HERRAMIENTAS DEL OFICIO

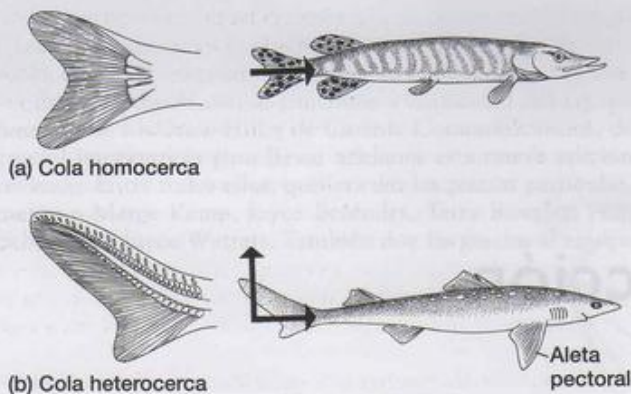
- El interrogante
- La función
- El papel biológico

## RESUMEN

parada no es solamente por conveniencia, sino que es una herramienta. La comparación de estructuras resalta mejor las similitudes y las diferencias, pone de relieve los aspectos funcionales y evolutivos que subyacen a la estructura de los vertebrados, y también ayuda a formular las preguntas que debemos hacernos sobre la estructura.

Por ejemplo, peces diferentes tienen distintas formas de la cola. En la cola *homocerca*, ambos lóbulos son del mismo





**FIGURA 1.1** Colas de peces homocercas y heterocercas. La forma es distinta porque la función es diferente. (a) Al moverse de un lado a otro, la cola homocerca, propia de peces con flotación neutra, impulsa el cuerpo hacia delante. (b) Los movimientos de natación de la cola heterocerca impulsan al pez hacia delante, y la acción del largo y prolongado lóbulo superior produce un empuje hacia arriba del extremo posterior del pez. Los tiburones, que son mucho más densos que el agua, necesitan las fuerzas de elevación del lóbulo prolongado de su cola y de las aletas pectorales cerca de su cabeza para contrarrestar la tendencia a hundirse.

tamaño, lo que hace a la cola simétrica (Fig. 1.1a). En la cola heterocerca, propia de los tiburones y otros pocos grupos, el lóbulo superior es más largo (Fig. 1.1b). ¿Por qué esta diferencia? La cola homocerca se encuentra en los peces teleosteos: el salmón, el atún, la trucha y otros. Estos peces poseen una vejiga natatoria, un saco lleno de aire que proporciona una flotación neutra a sus densos cuerpos. Ni se hunden hacia el fondo ni flotan en la superficie, por lo que no necesitan esforzarse por mantener su posición vertical en el agua. Los tiburones, sin embargo, carecen de vejiga natatoria y, por tanto, tienden a hundirse. El lóbulo alargado de su cola heterocerca les proporciona elevación al nadar, para contribuir a contrarrestar esta tendencia al hundimiento. Así, las diferencias en la estructura, homocerca frente a heterocerca, están ligadas a diferencias funcionales. La razón por la que un animal está diseñado de una forma concreta está relacionada con sus necesidades funcionales. La forma y la función están ligadas. La comparación de las partes resalta estas diferencias, y plantea un interrogante. El análisis funcional ayuda a resolver este interrogante y nos facilita una mejor comprensión del diseño animal. La **morfología funcional** es la disciplina que relaciona la estructura con su función.

El análisis comparativo se vale de diversos métodos para enfrentarse a problemas biológicos distintos. Generalmente, el análisis comparativo se utiliza tanto en contextos históricos como no históricos. Cuando nos planteamos cuestiones históricas, examinamos los sucesos evolutivos para desentrañar la historia de la vida. Por ejemplo, basándonos en la comparación de caracteres, podemos intentar construir clasificaciones de organismos, y la filogenia evolutiva del grupo. Muchas veces, tales comparaciones históricas no están restringidas

solamente a la clasificación, sino que se centran en los procesos evolutivos de unidades morfológicas, como mandíbulas, extremidades u ojos.

Cuando hacemos comparaciones no históricas, como ocurre con frecuencia, investigamos fuera del contexto de la evolución sin intención de construir una clasificación o de aclarar un proceso evolutivo. Las comparaciones no históricas son generalmente extrapolativas. Por ejemplo, realizando pruebas sobre varios músculos de vertebrados, podemos demostrar que ejercen una fuerza de 15 N (newtons) por centímetro cuadrado de sección transversal de la fibra muscular. En vez de comprobar todos los músculos de los vertebrados, que sería un largo procedimiento, normalmente asumimos que otros músculos de sección similar producen una fuerza semejante (si los otros factores son iguales).

El descubrimiento de la producción de fuerza en unos músculos se extrapola a otros. En medicina, los efectos comparados de los medicamentos sobre conejos y ratones se extrapolan para su posible utilización en el hombre. Por descontado, las supuestas semejanzas sobre las que se basa una extrapolación muchas veces no se ajustan a nuestro análisis. Una investigación sobre el ciclo reproductor femenino de la especie humana se realizará mejor si lo comparamos con los de otros primates superiores, porque los ciclos de los primates, incluido el hombre, son significativamente diferentes de los de los demás mamíferos.

La extrapolación nos permite hacer predicciones comprobables. Cuando las pruebas no apoyan una extrapolación, ello resulta en beneficio de la ciencia, porque nos obliga a reflexionar sobre los supuestos previos a la comparación, quizás para reexaminar el análisis inicial de las estructuras, y volver a la carga con hipótesis mejoradas sobre los animales o sistemas en cuestión.

Por sí misma, la comparación no es solamente una herramienta rápida y fácil; la cuestión importante es que resulta un instrumento de investigación que guía nuestro análisis y nos ayuda a elaborar hipótesis sobre las bases del diseño animal.

## Tipos de estudiantes

Sin embargo, estas disquisiciones filosóficas no son las que atraen a los estudiantes a su primer curso sobre morfología. La mayoría se aventuran en la morfología de los vertebrados durante su preparación para otra profesión. Generalmente, los cursos de morfología preparan a los estudiantes de áreas técnicas como la medicina humana, la estomatología o la medicina veterinaria. Además, la morfología es importante para los taxónomos, que utilizan la estructura de los animales para definir caracteres. A su vez, estos rasgos se usan como base para establecer relaciones entre especies.

Asimismo, la morfología es fundamental en la biología evolutiva. De hecho, muchos científicos quisieran que la disciplina se dedicara a ambos objetivos, es decir, **morfología evolutiva**. La prueba de los cambios evolutivos pasados está escrita en la estructura animal. En la extremidad de los anfibios se encuentran los indicios de su antecesora, la aleta de los peces; en el ala de un ave están las pruebas de su origen a partir de la extremidad anterior de los reptiles.

Cada grupo actual lleva consigo vestigios del camino evolutivo recorrido por sus ancestros. Para muchos biólogos, un estudio de los productos morfológicos del pasado nos introduce en el proceso que los originó, en las fuerzas naturales que condujeron los cambios evolutivos y en las limitaciones de tales cambios.



## El diseño de los vertebrados: forma y función

La morfología ofrece algo más que simple ayuda a otras disciplinas. El estudio de la morfología proporciona su propio placer. Hace que aparezcan interrogantes sobre la estructura y ofrece un método para abordar estas preguntas. En resumen, la morfología de los vertebrados intenta explicar el diseño de los vertebrados investigando los procesos y las razones por las que se rige el diseño estructural de un organismo. Para la mayoría de los científicos actuales, la evolución explica, tanto la forma como la función. Seguramente hemos oído decir que las alas de las aves, la cola de los peces, o el pelo de los mamíferos aparecieron por las ventajas adaptativas que cada una de estas estructuras suponen, y por ello se vieron favorecidas por la selección natural. Por supuesto esto es cierto, pero es solamente una explicación parcial para la presencia de tales rasgos en aves, peces y mamíferos, respectivamente. El ambiente externo en el que un diseño animal debe funcionar supone con seguridad ciertas presiones sobre su supervivencia y, por lo tanto, sobre aquellos rasgos anatómicos de su plan estructural que implican beneficios adaptativos.

En sí, la propia estructura interna también afecta a los diseños que aparecen o no en los animales. Ningún vertebrado terrestre se mueve sobre ruedas. Ningún vertebrado aéreo vuela impulsado por turbinas. La selección natural no puede explicar por sí misma la ausencia de ruedas en los vertebrados. Es posible imaginar que las ruedas, de haber aparecido en ciertos vertebrados terrestres, les habrían proporcionado considerables ventajas evolutivas, y habrían sido muy favorecidos por la selección natural. La explicación reside en parte en las propias limitaciones de la estructura. Unas ruedas girando no podrían ser alimentadas por vasos sanguíneos ni inervadas por nervios, sin que estas estructuras se enrollaran en intrincados nudos. Las ruedas y las turbinas caen fuera de las posibilidades estructurales de los vertebrados. La estructura en sí contribuye al diseño por las posibilidades que crea; la evolución pone su parte al favorecer y conservar ciertas estructuras. Debemos tener en cuenta tanto la estructura como la evolución para comprender el diseño en su conjunto. Ésa es la razón por la que adoptamos la disciplina de la morfología. Es una de las pocas ciencias modernas que contempla la unidad natural de la estructura (forma y función) y la evolución (adaptación y selección natural). Al unir a ambas con un enfoque integrador, la morfología proporciona un análisis holístico de los grandes interrogantes anteriores a la biología contemporánea. La morfología se ocupa principalmente de las propiedades que aparecen en los animales, y que hacen de ellos mucho más que el simple conjunto de moléculas que los integran.

### Un diseño perfecto

El diseño de los vertebrados es complejo, a menudo elegante y, a veces, realmente preciso. Para muchos de los primeros morfólogos, esta complejidad, esta elegancia y esta precisión implicaban la intervención directa de una mano divina que guiara la aparición de tan sofisticados diseños; sin embargo, no todos estaban convencidos. Después de todo, las cadenas montañosas también ofrecen vistas espectaculares, y no es necesario recurrir a la intervención divina para explicarlas. La tectónica de placas ofrece la respuesta. La corteza terrestre se «arruga» cuando chocan placas adyacentes, produciendo tales cadenas. A través del conocimiento, las explicaciones científicas resuelven los misterios ocultos tras las formaciones geológicas.

De forma semejante, la biología ha encontrado explicaciones satisfactorias que sustituyen a lo que una vez se pensó que eran causas divinas. Los modernos principios de la evolución y la biología estructural ofrecen un nuevo enfoque para el diseño de los vertebrados, y una nueva aproximación a los procesos responsables de la aparición de tales diseños. Al igual que la tectónica de placas ayuda a los geólogos a comprender el origen de las características de la superficie terrestre, los procesos estructurales y evolutivos ayudan a los biólogos a comprender el origen de la vida animal y vegetal. La vida en la Tierra es el producto de estos procesos naturales. La especie humana no está exenta, ni tiene un permiso especial con respecto a estos procesos.

Como nuestros compañeros vertebrados, también el hombre es producto de su pasado evolutivo, y su plan estructural básico. Por tanto, el estudio de la morfología nos proporciona una explicación de los procesos integrados que nos forjaron. Comprender lo que hay tras nuestro diseño es comprender su producto, es decir, la propia especie humana, lo que somos y de dónde venimos.

Pero estamos yendo por delante de los acontecimientos. No ha sido una fácil empresa intelectual alcanzar la claridad de conceptos morfológicos de que parecemos disfrutar en este momento. Los principios no fueron siempre tan obvios, ni las evidencias tan claras. De hecho, algunos asuntos que eran importantes hace 100 años siguen sin resolver. El significado de la estructura subyacente para la evolución del diseño, núcleo de gran parte de la biología del siglo XIX, se ha reexaminado sólo muy recientemente en cuanto a su potencial contribución a la morfología moderna. A menudo, la morfología ha estado constreñida internamente por contenciosos poco afortunados entre los científicos centrados en la estructura, de un lado, y los dedicados a la evolución, por el otro. Hasta cierto punto, los principios fundamentales de la estructura y la evolución se han desarrollado a partir de fuentes diferentes y desde distintas perspectivas intelectuales. Para comprender esto, es preciso examinar el desarrollo histórico de la morfología. Más tarde, en este capítulo, estudiaremos las raíces intelectuales de las teorías sobre la estructura; pero primero vamos a ver las raíces intelectuales de las teorías sobre la evolución.

## Antecedentes históricos. La evolución

El concepto de evolución está ligado al nombre de Charles Darwin (Fig. 1.2). Todavía mucha gente se sorprende de saber que Darwin no fue el primero, ni siquiera el principal de los proponentes de la evolución de los organismos; de hecho, la idea del cambio de plantas y animales a lo largo del tiempo se remonta hasta las antiguas escuelas de la filosofía griega. Hace unos 2500 años, Anaximandro desarrolló ideas sobre la transformación de animales pisciformes y con escamas en formas terrestres. Empédocles concibió las primeras criaturas como «ensambladas» caprichosamente: hombres con cabeza de toro, animales con ramas como los árboles. Supuso que todos perecieron, excepto aquellas criaturas «construidas» de forma práctica. En el mejor de los casos, estas consideraciones son más poéticas que científicas, por lo que sería una exageración calificar estos pensamientos de la filosofía griega como auténticos predecesores de la ciencia evolutiva moderna. No obstante, la idea de la evolución ya existía mucho antes de Darwin gracias a estos pensadores griegos.





**FIGURA 1.2** Charles Darwin (1809-1882) alrededor de los 30 años de edad y a los tres años de regresar de su viaje a bordo del navío de bandera británica *Beagle*. Aunque *El origen de las especies* no era todavía más largo que unos cuadernos de apuntes, y estaba a varias décadas de su publicación, Darwin ya tenía diversos méritos en su haber, incluido su relato *El viaje del Beagle*, una colección de observaciones científicas. En esta época también se había comprometido con su prima, Emma Wedgwood, con la que disfrutaría una feliz vida en matrimonio.

## El proceso que subyace al cambio

Lo que aportó el inglés Charles Darwin no fue la idea de que las especies evolucionan, más bien Darwin propuso las condiciones y los mecanismos del cambio evolutivo, estableciendo las tres condiciones que exponemos a continuación.

En primer lugar, si no existiese control, los miembros de cualquier especie aumentarían enormemente su número porque todas poseen un *alto potencial reproductor*. Incluso los reproductivamente lentos elefantes, apuntó Darwin, podrían proliferar desde una pareja hasta muchos millones en unos pocos cientos de años; sin embargo, esto no se alcanza porque, conforme aumenta el número, los recursos se consumen a una tasa acelerada, y resultan escasos. Esto nos lleva a la segunda condición, la *competición* por los recursos en disminución. A su vez, la *competición* nos conduce a la tercera condición, la *supervivencia de unos pocos*. Darwin denominó **selección natural** al mecanismo que determina qué organismos sobreviven y cuáles no, la forma natural de eliminación de los menos adaptados. En esta lucha por la existencia, aquéllos con superiores adaptaciones podrían, en conjunto, desenvolverse mejor, y sobrevivir para transmitir tales adaptaciones. Así, la descendencia con modificaciones tiene lugar por la conservación por selección natural de las características favorables.

Por simple que esto suene hoy, la perspicacia de Darwin fue muy profunda. No llevó a cabo ningún experimento decisivo, ni mezcló reactivos en tubos de ensayo, ni hizo crecer tejidos en cámaras de cultivo. La intuición de Darwin deriva de la observación y la reflexión. La controversia sobre los procesos evolutivos se produce en tres niveles —el hecho, el desarrollo

y el mecanismo—, y plantea diferentes interrogantes en cada uno de ellos. El primer nivel se refiere al *hecho de la evolución*, y la pregunta es si los organismos cambian a través del tiempo. ¿La evolución existe? El hecho de que la evolución ha actuado está hoy demostrado por muchas evidencias, desde cambios genéticos hasta el registro fósil. Pero esto no significa que todas las controversias sobre la evolución se hayan calmado tranquilamente.

En el siguiente nivel, debemos preguntarnos: ¿qué *curso* ha tomado la evolución? Por ejemplo, los antropólogos que estudian la evolución humana, generalmente, están de acuerdo en el hecho de que el hombre evolucionó, pero a menudo discrepan, y a veces con violencia, sobre el curso de tal evolución. Finalmente, podemos preguntarnos: ¿Qué *mecanismo* produjo esta evolución? En este tercer nivel del debate evolutivo es donde Darwin realizó su principal contribución. Para Darwin, la selección natural es el mecanismo del cambio evolutivo.

Las discusiones verbales sobre el hecho, el curso y los mecanismos de la evolución a menudo se prolongan y resultan infructuosas, porque los oponentes plantean preguntas a distintos niveles y terminan aduciendo argumentos cruzados. Cada uno de estos interrogantes debe situarse históricamente y conducirnos a una mejor comprensión del proceso evolutivo. Los historiadores han registrado la violenta reacción pública contra las ideas de Darwin sobre la evolución, una reacción alimentada por el desafío que supuso contra los convencionalismos religiosos. Pero ¿qué ocurrió con el ambiente científico de la época? Incluso en los círculos científicos, la opinión estaba fuertemente dividida ante la «transmutación» de las especies, como se denominaba entonces la evolución. El problema se centró inicialmente sobre el hecho de la evolución. ¿Cambian las especies?

## Linneo

El más destacado entre los científicos que consideraban las especies como fijas e inmutables fue Carl von Linné (1707-1778), un biólogo sueco que siguió la moda de su época de latinizar su nombre como Carolus Linnaeus, que castellanizado, dio Linneo, como se le conoce actualmente (Fig. 1.3). Linneo diseñó un sistema para denominar las plantas y los animales, que constituye todavía la base de la taxonomía moderna; filosóficamente, mantenía que las especies eran inmutables y habían sido creadas tal y como las conocemos. Durante milenios, la cultura occidental había seguido la doctrina bíblica, es decir, que todas las especies procedían de un único y especial acto de creación divina, tal como se describe en el *Génesis*, a partir del cual permanecieron sin cambios.

Aunque la mayoría de los científicos del siglo XVIII trataban de evitar las argumentaciones estrictamente religiosas, la doctrina bíblica de la creación mantenía una fuerte presencia en los círculos intelectuales de occidente, porque estaba muy extendida y se ajustaba cómodamente a los argumentos filosóficos de Linneo y de los que mantenían la inmutabilidad de las especies.

Sin embargo, lo que hacía tan atractivo este punto de vista no era solamente la compatibilidad del *Génesis* con las ideas en boga. En esa época, los argumentos a favor de la evolución no estaban articulados, y las pruebas disponibles eran tan ambiguas que podían ser utilizadas tanto a favor como en contra de la evolución.





**FIGURA 1.3** Carolus Linnaeus (1707-1778). Este biólogo sueco ideó un sistema todavía en uso para denominar a los organismos. También defendió y promovió firmemente la idea de que las especies no cambian.

### Naturalistas

Hoy entendemos las perfectas adaptaciones de los animales —la trompa de los elefantes, el largo cuello de las jirafas, las alas de las aves— como productos naturales del cambio evolutivo. El resultado es la diversidad de las especies. Para los científicos antiguos, sin embargo, las adaptaciones de las especies reflejaban el cuidado del Creador, la diversidad de las especies animales y vegetales era la prueba del poder omnímodo de Dios. Movidos por esta convicción, muchos quisieron aprender sobre el Creador, a través del estudio de lo que Él había creado. Uno de los primeros en hacerlo fue el reverendo John Ray (1627-1705), que reunió sus creencias con sus conocimientos de historia natural en un libro titulado *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation* (1691). William Paley (1743-1805), archidiácono de Carlisle, también articuló las creencias extendidas en su época en su libro *Natural Theology; or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity Collected from the Appearances of Nature* (1802). Louis Agassiz (1807-1873), Conservador del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard, encontró un gran apoyo público para su fructífero empeño de construir y dotar un museo que alojara las maravillosas criaturas que constituían la manifestación en el mundo de la mente divina (Fig. 1.4). Para la mayoría de los científicos, filósofos y profanos, en el mundo biológico de las especies no había cambios y, por tanto, no había evolución. Incluso en los círculos seculares de mediados del siglo XIX, los obstáculos intelectuales ante la idea de la evolución eran formidables.

### J-B. de Lamarck

Entre los que tomaron partido por la evolución, pocos tenían una reputación tan destacada como Jean-Baptiste de Lamarck (Fig. 1.5a). Durante la mayor parte de su vida, Lamarck vivió



**FIGURA 1.4** Louis Agassiz (1807-1873) nació en Suiza, pero llegó a su segundo y definitivo hogar en los Estados Unidos cuando tenía 39 años. Estudió los peces fósiles y fue el primero en reconocer las pruebas de las glaciaciones en la historia de la Tierra. Fundó el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard. Aunque brillante y ameno en público y en la investigación anatómica, Agassiz se mantuvo en contra de la evolución darwiniana hasta su muerte.

en los umbrales de la pobreza. Ni siquiera tuvo el equivalente a una cátedra en el Jardin du Roi en París (más tarde Museo de Historia Natural; Fig. 1.5b). Su abrupta forma de expresarse, su propensión a la controversia y sus ideas fijas hicieron a Lamarck poco popular entre sus colegas. Pero su *Philosophie Zoologique*, generalmente despreciada cuando se publicó en 1809, como las divertidas divagaciones de un «poeta», estableció la teoría de la ascendencia evolutiva como una generalización científica respetable.

Las ideas de Lamarck tratan los tres grandes temas de la evolución: el hecho en sí, su curso y sus mecanismos. Respecto al hecho evolutivo, Lamarck opinaba que las especies cambian a través del tiempo. Curiosamente, pensaba que las formas de vida más simples surgían por generación espontánea; es decir, que aparecían formadas groseramente a partir de materia inanimada, y después evolucionaban hacia formas superiores. Con respecto al curso de la evolución, propuso un cambio progresivo en las especies a lo largo de una escala ascendente, desde las más inferiores en un extremo hasta las más complejas y «perfectas» (léase el hombre) en el opuesto. En lo concerniente al mecanismo de la evolución, Lamarck propuso que la necesidad por sí misma producía cambios evolutivos heredables. Cuando cambiaban los entornos o las conductas, un animal desarrollaba nuevas necesidades para responder a las demandas planteadas por el ambiente. Estas necesidades alteraban el metabolismo, cambiaban la fisiología interna del organismo e incentivaban la aparición de una nueva estructura que satisficiera tal necesidad. La utilización





(a)



(b)

**FIGURA 1.5** (a) J-B. de Lamarck (1744-1829) trabajó la mayor parte de su vida científica en el Museo de Historia Natural (b). Su posición académica le dio una oportunidad para difundir la idea de que las especies cambian.

continuada de una parte hacía que ésta se desarrollase cada vez más; la falta de uso conducía a su atrofia. Al cambiar el entorno se creaban nuevas necesidades, los metabolismos se reajustaban y aparecían nuevos órganos. Una vez adquiridas, estas nuevas características se transmitían a la descendencia. Éstas eran, en resumen, las ideas de Lamarck, que se han dado en llamar evolución mediante la *herencia de los caracteres adquiridos*. Los caracteres se «adquirían» para satisfacer nuevas exigencias y eran después «heredados» por las generaciones posteriores.

Aunque existe una gran deuda con Lamarck por ser el paladín del cambio evolutivo y allanar con ello el camino para Darwin, también creó obstáculos. En el núcleo de su pensamiento existía una inadvertida confusión entre fisiología y evolución. Cualquier persona que comienza y sigue con regu-

laridad un programa de culturismo puede esperar que sus músculos se desarrollen y su fuerza se incremente. Cuanto mayores son las pesas, la necesidad aumenta y, por tanto, los músculos se desarrollan. Esta respuesta fisiológica está limitada al individuo, porque los músculos desarrollados no se transmiten a la descendencia. Charles Atlas, Arnold Schwarzenegger y otros culturistas no han legado a sus hijos su impresionante musculatura. Si sus hijos quieren también músculos grandes, tendrán que someterse a su vez a su propio entrenamiento. Las características somáticas adquiridas con el uso no son heredables; sin embargo, Lamarck habría opinado lo contrario.

A diferencia de estas respuestas fisiológicas, las respuestas evolutivas suponen cambios en un organismo que sí son transmitidas de una generación a la siguiente. Hoy sabemos que estos caracteres tienen una base genética. Aparecen por mutaciones genéticas, no por alteraciones somáticas debidas al ejercicio o a necesidades metabólicas.

### Caracteres adquiridos

El mecanismo propuesto por Lamarck de la herencia de los caracteres adquiridos falla porque confunde respuestas fisiológicas inmediatas con cambios evolutivos a largo plazo. Pero todavía hay mucha gente inculta que piensa en los mismos términos que Lamarck, y que erróneamente consideran que las estructuras somáticas aparecen para satisfacer necesidades inmediatas. Recientemente, un actor/moderador de un programa de naturaleza en televisión sobre las jirafas se refirió a lo que probablemente estaba en la mente de la mayoría de los espectadores, cuando dijo que el origen del largo cuello de las jirafas respondía a la «necesidad» de alcanzar la vegetación de las copas de los árboles. Las demandas del entorno no influyen directamente en el material genético ni producen mejoras heredables para afrontar nuevas necesidades u oportunidades. El culturismo cambia los músculos, no el ADN. Una ruta semejante de modificación heredable no existe en la fisiología de ningún organismo.

La otra cara de la moneda lamarckiana es la atrofia o falta de uso, la pérdida de una estructura que se produce cuando deja de necesitarse. Algunos peces y salamandras viven en cuevas profundas a las que no llega la luz; estas especies carecen de ojos, e incluso si vuelven a zonas iluminadas, los ojos no se forman. Evolutivamente, los ojos se han perdido. Es tentador atribuir esta pérdida evolutiva de los ojos a la falta de uso en un entorno oscuro; lo que, por supuesto, significaría invocar un mecanismo lamarckiano. En contra de la teoría de Lamarck, los rasgos somáticos no se heredan.

Debido a su sencillez intuitiva, es difícil desterrar una explicación lamarckiana de nuestros razonamientos. Caemos automáticamente, y de forma demasiado cómoda, en la fácil costumbre de pensar en la aparición de las estructuras para satisfacer «necesidades», las unas creando a las otras. Para Darwin, y para los estudiantes que se enfrentan hoy a la evolución, la teoría de Lamarck de la herencia de los caracteres adquiridos impide razonar con claridad. Desafortunadamente, Lamarck contribuyó a popularizar un punto de vista erróneo que la cultura actual perpetúa.

### Hacia la perfección

El curso de la evolución propuesto y defendido por Lamarck también resulta una distracción intelectual. El concepto de



«escala de la naturaleza» (*L. scala naturae*) se remonta a Aristóteles y fue enunciado de distintas formas por varios filósofos. Su idea central mantiene que la vida en evolución tiene una dirección que comienza con los organismos inferiores y evoluciona hacia los superiores, dirigiéndose progresivamente hacia la perfección. Los evolucionistas, como Lamarck, contemplaron la vida metafóricamente como ascendiendo una escalera peldaño a peldaño, hacia la complejidad y la perfección. Tras un origen espontáneo, los organismos progresaron en esta escalera metafórica o escala natural a lo largo de muchas generaciones.

El concepto de una escala de progreso era erróneo porque concebía la evolución animal como internamente dirigida en una dirección particular, desde las primitivas e imperfectas formas de cuerpos blandos hasta la perfecta humanidad. De la misma forma que el agua corre naturalmente hacia abajo, se esperaba que las generaciones de animales se dirigieran hacia la perfección. Los animales simples no se veían como adaptados en sí mismos sino más bien como esbozos de un futuro mejor. El concepto de escala de la naturaleza animó a los científicos a considerar a los animales como mejoras progresivas impulsadas por la anticipación de un mañana mejor. Desafortunadamente, todavía quedan restos de esta idea en la sociedad moderna. Ciertamente, el hombre es perfecto en el sentido de que ha sido diseñado para satisfacer ciertas demandas, pero no más que cualquier otro animal. Los topos y los mosquitos, los murciélagos y las aves, las lombrices y los osos hormigueros, todos consiguen un perfecto engranaje entre estructura, función y demandas ambientales. No son los beneficios de un futuro distante los conductores del cambio evolutivo; en su lugar, son las demandas inmediatas del entorno actual las que conforman el diseño animal.

La idea de perfección enraizada en la cultura occidental se perpetúa por los continuos avances tecnológicos. Como si fuera exceso de equipaje intelectual, la llevamos a la biología sin darnos cuenta, y allí entorpece nuestra interpretación de los cambios evolutivos. Cuando utilizamos los términos *inferior* y *superior*, estamos perpetuando arriesgadamente la desacreditada idea de la perfección. Los animales inferiores y superiores no están peor o mejor diseñados, respectivamente. Inferior y superior se refieren solamente al orden de aparición evolutiva. Los animales inferiores aparecieron primero; los superiores surgieron más tarde; por ello, y para evitar cualquier alusión al «camino de perfección», muchos científicos prefieren sustituir los términos *inferior* y *superior* por *primitivo* y *derivado*, para hacer énfasis solamente en la secuencia de aparición evolutiva, respectivamente, antes y después.

Para Lamarck y otros evolucionistas de su época, la naturaleza mejoraba y los animales se perfeccionaban conforme «ascendían» por la escala evolutiva. Es decir, la contribución histórica de Lamarck a los conceptos evolutivos tenía dos caras. Por una parte, sus ideas presentaban obstáculos intelectuales. El mecanismo de cambio que propuso, la herencia de caracteres adquiridos, confundía la respuesta fisiológica con la adaptación evolutiva. Al defender el concepto de escala de la naturaleza, desvió la atención hacia lo que supuestamente dirigía a los animales a un futuro mejor, en vez de fijarse en lo que realmente los adaptaba a su entorno actual. Por otra parte, Lamarck defendió vigorosamente la idea de que los animales evolucionan. Durante muchos años, los libros de texto han sido crueles en su tratamiento de la figura de Lamarck, probablemente para asegurarse de que sus errores no eran

adoptados por los estudiantes. Sin embargo, también es importante concederle su lugar en la historia de las ideas evolutivas. Al argumentar a favor del cambio en las especies, Lamarck contribuyó a amortiguar los duros ataques antievolucionistas de contemporáneos como Linneo, confirió respetabilidad a la idea de la evolución, y preparó el ambiente intelectual para los que después resolverían el problema del origen de las especies.

## Selección natural

El mecanismo de la evolución por medio de la selección natural fue desvelado públicamente por dos personas en 1858, aunque había sido concebido por ambos de forma independiente: uno fue Charles Darwin; el otro, Alfred Wallace. Ambos formaban parte de la respetada tradición naturalista de la Inglaterra victoriana, que animó a médicos, religiosos y personas con cultura a dedicar tiempo a la observación de plantas y animales en el campo. Este interés no se veía como una forma de pasar el tiempo en una actividad inocua; por el contrario, la observación de la naturaleza era respetable porque favorecía el contacto directo con la obra del Creador. Independientemente de la motivación, el resultado fue una cuidadosa atención al mundo natural.

### A. R. Wallace

Alfred Russel Wallace, nacido en 1823, era 14 años más joven que Darwin. Aunque fue un naturalista toda su vida, Wallace carecía de las cómodas circunstancias económicas de la mayoría de los caballeros de su tiempo, por lo que se refugió en el comercio como forma de vida. Primeramente, supervisó terrenos para el ferrocarril en su nativa Inglaterra, y eventualmente, siguiendo su creciente interés por la naturaleza, se dedicó a la recolección de ejemplares biológicos en tierras lejanas, que vendía a los museos al regresar. Su búsqueda de animales y plantas raros en países tropicales le llevó a las junglas del Amazonas y posteriormente al archipiélago malayo en el lejano Oriente. Sabemos por sus diarios que se sentía impresionado por el número y la gran diversidad de especies que encontró en sus viajes. Al principio de 1858, Wallace cayó enfermo durante su estancia en una de las islas de las Especies (Molucas), entre Nueva Guinea y Borneo. Durante un acceso nocturno de fiebre, su mente recordó un libro que había leído, del reverendo Thomas Malthus, titulado *An Essay on the Principle of Population, as It Affects the Future Improvement of Society*. Malthus escribió sobre las poblaciones humanas, y observó que la natalidad sin control hace crecer las poblaciones geométricamente, mientras que los recursos alimentarios lo hacen más lentamente. El resultado, simple y cruel, es que la gente aumenta más deprisa que la comida. Si no existen suficientes alimentos, algunos pueden sobrevivir, pero la mayoría morirá. A Wallace se le ocurrió que el mismo principio era aplicable a todas las especies. En sus propias palabras:

Me planteé una pregunta: ¿Por qué unos mueren y otros sobreviven? Y la respuesta estaba clara, que en conjunto, los mejor adaptados sobreviven. Los más saludables escapan a los efectos de las enfermedades; de los enemigos, los más fuertes, los más rápidos o los más astutos; de la hambruna, los mejores cazadores o los que tienen mejor digestión, y así sucesivamente.



Así me di cuenta, de un golpe, de que la siempre presente variabilidad de los seres vivos proporcionaría la materia prima a partir de la cual, por simple eliminación de los menos adaptados a las condiciones actuales, sólo los mejor adaptados, podrían continuar la estirpe.

Repentinamente, me asaltó la idea de la supervivencia del más adaptado.

Cuanto más pienso en ello, más me convengo de que he dado, finalmente, con la largamente buscada ley de la naturaleza, que explica el problema del origen de las especies.

(Wallace, 1905)

Wallace comenzó a escribir esa misma tarde y en dos días tenía su idea plasmada en un artículo. Sabiendo que Darwin estaba interesado en el asunto, pero desconocedor de los progresos del propio Darwin sobre el particular, le envió el manuscrito por correo pidiéndole opinión. La lentitud del correo supuso un viaje de cuatro meses. Cuando el trabajo de Wallace apareció, de repente, coincidiendo de manera asombrosa con sus propias ideas, Darwin quedó completamente sorprendido.

## Charles Darwin

A diferencia de Wallace, Charles Darwin (1809-1882) nació con una posición acomodada. Su padre era un médico prestigioso, y su madre participaba de la fortuna Wedgwood, del negocio de la cerámica. Intentó estudiar Medicina en Edimburgo, pero se mareaba ante el espectáculo de las operaciones. Temeroso de que permaneciera inactivo, su padre le envió a Cambridge para hacer carrera en la Religión, pero Darwin no se interesó por ese camino. En la educación formal resultó ser un estudiante mediocre. Sin embargo, durante su estancia en Cambridge, su antiguo interés por la historia natural fue estimulado por John Henslow, un profesor de Botánica. Invitaba a Darwin a excursiones geológicas y a recoger ejemplares biológicos. Tras su graduación, se embarcó como naturalista *de facto* en el navío de bandera británica *Beagle* contra la opinión de su padre, que hubiera deseado para él una carrera más convencional como ministro de la Iglesia.

Permaneció casi cinco años en el barco, explorando las costas que visitaba. La experiencia le transformó intelectualmente. La creencia de Darwin en la creación de las especies, con la que empezó el viaje, se vio sacudida por la gran variedad de formas y adaptaciones que le deparó la singladura. La idea alcanzó su punto culminante en las islas Galápagos, frente a la costa oeste de América del Sur. Cada isla tenía su propio conjunto de especies, algunas de ellas exclusivas de una isla en particular. Los expertos locales podían decir a simple vista de qué isla procedía una tortuga determinada. Lo mismo se podía decir de muchas de las aves y plantas que recogió Darwin.

Darwin volvió a Inglaterra en octubre de 1836 y comenzó a trabajar ordenando su colección, obviamente impresionado por la diversidad que había conocido, pero todavía ligado a ideas erróneas sobre la colección de las Galápagos en particular. Por ejemplo, pensó que las tortugas de las Galápagos habían sido introducidas por los marineros desde otras locali-

dades, con el fin de establecer una «despensa» de reptiles en las islas de la que aprovisionarse en visitas sucesivas. Aparentemente, Darwin no concedió importancia a las diferencias entre las tortugas de cada isla, que atribuía a cambios ocasionados en los animales por su introducción reciente en hábitats nuevos y diferentes. Sin embargo, en marzo de 1837, casi año y medio después de abandonar las Galápagos, Darwin coincidió en Londres con John Gould, un respetado especialista en ornitología. Gould insistió en que los sinsontes que Darwin había capturado en las tres islas de las Galápagos eran en realidad especies diferentes. De hecho, Gould subrayó que las aves, todas ellas especies diferentes, no variedades, eran endémicas de las Galápagos, aunque cada una estaba claramente emparentada con especies del continente americano. Parece que Darwin empezó a darse cuenta, de repente, de que no sólo las aves, sino también las plantas y las tortugas eran asimismo distintas. Estas tortugas aisladas geográficamente en las Galápagos no solamente derivaban de poblaciones ancestrales sino que ahora eran especies isleñas independientes.

Y aquí residía el problema. ¿Había sido cada una de estas especies de tortugas y plantas el resultado de un acto específico de creación? Aunque diferentes, cada una de las especies también estaba claramente relacionada con las de otras islas y con otras en el cercano continente sudamericano. Para justificar estas especies, Darwin tenía dos alternativas serias. O bien eran producto de creación específica, una cada vez, o eran el resultado natural de la evolución adaptativa a las distintas islas. Si estas especies cercanas fueran actos especiales de creación divina, cada una de los muchos cientos de especies representaría un acto de creación independiente. Y si esto fuera así, no tendrían porqué ser similares unas a otras, las tortugas a otras tortugas, los pájaros a otros pájaros y las plantas a otras plantas en las diversas islas, como si al Creador se le acabaran las ideas. Sin embargo, si las especies fuesen el resultado natural de procesos evolutivos, podría esperarse similitud y diversidad. El primer animal o planta llegado a estas islas oceánicas habría constituido el tronco común a partir del cual evolucionaron especies similares pero eventualmente diferentes. Darwin tomó partido por la evolución natural.

Pero Darwin necesitaba un mecanismo por el que se produjera esta diversificación evolutiva, y al principio no podía sugerir ninguno. Hasta su regreso a Inglaterra no cristalizaron las experiencias de Darwin en las islas Galápagos y a lo largo de su viaje. Dos años después de su vuelta, y mientras se hallaba inmerso en la redacción de los resultados de otros estudios procedentes del *Beagle*, Darwin leyó por distracción el ensayo de Malthus sobre poblaciones, el mismo que Wallace descubriría años después. Su contenido causó un impacto inmediato en Darwin. Si los animales, como el hombre, sobreexplotan las fuentes de alimento, se llega a la competencia por los escasos recursos disponibles. Aquéllos con adaptaciones favorables lo harían mejor, y aparecerían nuevas especies que incorporaran tales adaptaciones. «Aquí encontré por fin una teoría sobre la que trabajar», escribió Darwin; en un momento de inspiración había resuelto el problema de las especies. Esto era en 1838, y se podría pensar que la excitación del momento le habría impulsado a trabajar en publicaciones y conferencias. No ocurrió nada de eso. De hecho, pasaron cuatro años hasta que escribió un primer borrador, en 35 páginas a lápiz. Dos años más tarde, amplió el manuscrito a más de 200 páginas a tinta, pero lo guardó secretamente en un cajón, junto con una suma de dinero y una carta sellada para su esposa con instrucciones de publicarlo en caso de sufrir una



muerte repentina. Unos pocos amigos íntimos conocían sus propuestas, pero la mayoría no, incluida su esposa, con la que, por otra parte, disfrutó de un matrimonio unido y feliz. Era la Inglaterra victoriana, en la que la ciencia y la religión encajaban como un guante.

La tardanza de Darwin revela cuán profundamente comprendió el significado de lo que había descubierto. Quería disponer de más tiempo para acumular pruebas y escribir los volúmenes que consideraba necesarios para recoger todo adecuadamente. Entonces, en junio de 1858, veinte años después de discernir por primera vez el mecanismo de la evolución, llegó el manuscrito de Wallace. Darwin quedó impresionado. Coincidentemente, Wallace incluso había utilizado la misma terminología, en concreto, selección natural. Intervinieron amigos comunes y al mes siguiente, julio de 1858, se leyó, en ausencia de ambos, una comunicación conjunta de Wallace y Darwin en la Linnaean Society de Londres, lo que dice mucho en favor de los dos. Wallace era, según descripción de Darwin, «generoso y noble»; posteriormente, Wallace dedicó a Darwin «con profunda admiración» su libro sobre el archipiélago malayo, como prueba «de amistad y estima personal». Desafortunadamente, este trabajo conjunto no tuvo resonancia, pero la mano de Darwin se había puesto en marcha.

## Críticas y controversia

Darwin todavía quería escribir una gruesa obra sobre la selección natural, pero accedió a publicar una versión reducida de «solamente» 500 páginas. Así nació *El origen de las especies*, publicado a finales de 1859. Para entonces la idea había salido a la luz, y la primera edición se agotó tan pronto como se puso a la venta.

Principalmente porque desarrolló el tema de la evolución en *El origen de las especies*, al que siguió una serie de trabajos relacionados, Darwin es más recordado que Wallace en cuanto a la formulación del concepto básico. Darwin proporcionó consistencia científica y cohesión a la idea de la evolución, y por ello ésta lleva el nombre de darwinismo.

La ciencia y la religión han estado estrechamente ligadas, especialmente en Inglaterra. Durante siglos siempre hubo a mano una respuesta adecuada para el problema del origen de la vida, una explicación divina, como se describe en el Génesis. El darwinismo planteó un desafío con una explicación natural. La controversia fue inmediata, y en ciertos círculos residuales todavía persiste. El propio Darwin se retiró de la refriega, dejando a otros la tarea de defender públicamente las ideas de la evolución.

Inmediatamente se formaron bandos. En una intervención ante el Parlamento británico, el futuro primer ministro Benjamin Disraeli tomó partido por la seguridad: «La cuestión es la siguiente: ¿el hombre es un mono o un ángel? Señoría, estoy del lado de los ángeles.»

Además de las reacciones a veces desatinadas, había dos críticas agudas, y Darwin era consciente de ello. Una era el problema de la variación y otra el problema del tiempo. En lo que respecta al tiempo, parecía no haber suficiente. Si los procesos evolutivos supuestos por Darwin se hubieran desarrollado, la Tierra debiera haber sido lo suficientemente antigua como para dar tiempo a la vida para diversificarse. Al principio del siglo XIX, el Dr. John Lightfoot, vicescanciller de la universidad de Cambridge, dedujo de sus estudios bíblicos, sobre quién engendró a quién, que el hombre fue creado el año 4004 a.C. el día 23 de octubre a las 9:00 de la mañana, presumiblemente

hora de Greenwich. Muchos tomaron esta fecha como literalmente exacta, o al menos como indicativa de un origen reciente del hombre, lo que no dejaba tiempo para la evolución de monos ni ángeles. Lord Kelvin hizo un esfuerzo más científico para datar la Tierra, utilizando temperaturas tomadas en excavaciones mineras profundas. El razonamiento era que la Tierra se había enfriado a velocidad constante desde su estado fundido inicial hasta su temperatura actual, lo que Kelvin extrapoló hacia atrás para concluir que la Tierra no tenía más que 24 millones de años. No sabía que la radiactividad natural de la corteza terrestre mantiene la superficie caliente, lo que hace que su temperatura, y por tanto su «edad» se parezca a la de su etapa de formación. La edad de la Tierra es en realidad de varios miles de millones de años, pero por desgracia para Darwin, esto no se supo hasta mucho después de su muerte.

Las críticas también apuntaban a la herencia de la variación como punto débil de la teoría de la evolución. Las bases de la herencia se desconocían en los tiempos de Darwin. La creencia popular era que la herencia significaba mezcla. Como si se mezclaran dos tintas, la descendencia recibía una mezcla de características de ambos progenitores. Esta opinión, aunque errónea, era mantenida firmemente por muchos. Se le plantearon a Darwin dos problemas: ¿de dónde procede la variación?, ¿cómo se transmite de una generación a otra? Si la selección natural favorecía a los individuos con caracteres superiores, ¿cómo se aseguraba que estos caracteres superiores no se mezclaban y diluían en la descendencia? Si los caracteres favorecidos se mezclaban, efectivamente se perderían de vista y la selección natural no funcionaría. Darwin vio venir estas críticas y dedicó mucho espacio en *El origen de las especies* a discutir las fuentes de variación.

Actualmente conocemos las respuestas a esta paradoja. Las mutaciones en los genes producen nuevas variantes. Los genes mantienen los rasgos inalterados y sin dilución, generación tras generación. Este mecanismo de la herencia era desconocido para Darwin y Wallace, y fuera de su alcance cuando buscaron respuestas al origen de las especies. Probablemente no fue coincidencia que los descubrimientos intelectuales de ambos estuvieran provocados por viajes que los separaron del clima científico convencional de su época. Ciertamente, se había impulsado el estudio de la naturaleza, pero la interpretación de la diversidad y su ordenación esperaba a naturalistas como ellos. Aunque la historia bíblica de la creación en el Génesis era un recurso fácil y tomado literalmente por muchos para explicar la existencia de las especies, también había obstáculos científicos. La confusión entre adaptaciones evolutivas y fisiológicas (Lamarck), la noción de una escala natural, la idea del fijismo de las especies (Linneo y otros), la corta edad de la Tierra (Kelvin) y las ideas erróneas sobre la herencia y la variación (herencia mezclada), todas ellas diferían de las predicciones evolutivas o inducían a confusión. Darwin y Wallace fueron capaces de ver más allá de los obstáculos que desanimaron a otros, lo que constituye un testimonio de su valía intelectual.

## Antecedentes históricos. Morfología

Podría esperarse que el estudio de la estructura y el de la evolución hubieran mantenido históricamente unas estrechas relaciones, apoyándose mutuamente; después de todo, la historia de la evolución está escrita en la anatomía de sus



productos, en los animales y las plantas, que representan taniblemente el despliegue de cambios sucesivos a través del tiempo. Las más de las veces, se pueden ver pruebas directas de la vida anterior y de su historia en la morfología de los fósiles. En distintos grados, los animales conservan evidencias de su pasado filogenético. Podría parecer que la anatomía animal habría impulsado los primeros conceptos evolutivos. Para algunos anatomistas del siglo XIX así fue. T. H. Huxley (1825-1895), recordado por sus muchas contribuciones científicas, como monografías sobre anatomía comparada, señaló al oír por primera vez las ideas de Darwin sobre la selección natural, «Es verdaderamente sencillo; debería haberseme ocurrido». Huxley se había ganado para la causa (Fig. 1.6); aunque Darwin se retiró de la controversia pública tras la publicación de *El origen de las especies*, Huxley surgió con gran vigor, convirtiéndose en «el bulldog de Darwin», por su amistad y su espíritu luchador.

No todos los anatomistas, sin embargo, se subieron tan fácilmente al tren de la evolución. Algunos simplemente consideraban erróneamente la morfología como evidencia de una condición estática, no de cambio. Por otra parte, muchos plantearon sólidas objeciones a la evolución darwiniana, algunas de las cuales ni siquiera hoy han sido solucionadas por los biólogos evolutivos. Para comprender la contribución de la morfología al conocimiento intelectual, necesitamos retroceder un poco hasta los anatomistas que precedieron a Darwin. Sobresaliente entre todos fue el francés especialista en anatomía comparada, Georges Cuvier.

### Georges Cuvier

Georges Cuvier (1769-1832) dedicó su atención a la función desarrollada por las estructuras (Fig. 1.7). Como la estructura y la función que desempeña están estrechamente ligadas, Cuvier opinaba que los organismos debían considerarse unidades funcionales. Las partes o estructuras tenían jerarquías de dominancia y subordinación, así como compatibilidad entre ellas. Ciertas partes iban necesariamente juntas, pero otras eran mutuamente excluyentes. Por tanto, las combinaciones posibles estaban limitadas a las partes que se relacionaban armoniosamente, y que satisfacían las condiciones para la existencia; de ello se deducía que el número de modos en que podían ensamblarse las estructuras para dar lugar a un organismo que funcionase, era predecible. Dada una parte de un organismo, llegó a decir Cuvier, se podía deducir el resto. Las partes de los organismos, como las de una máquina, sirven a un determinado propósito. En consecuencia, para que el organismo completo (o la máquina) funcionen de forma correcta, las partes deben encajar armoniosamente. Si una parte se altera, la función de las partes relacionadas se interrumpe y el resultado final falla. A partir de esto, Cuvier razonó que la evolución no podía tener lugar porque si un animal resultaba alterado más allá de ciertos límites, se destruiría la armonía entre las partes, la función fallaría, y el animal ya no sería viable. El cambio (la evolución) cesaría antes de empezar. La morfología funcional de Cuvier le llevó a la compañía intelectual de Linneo, pero en contra de las ideas evolutivas de Lamarck.

Cuvier también encontró apoyo en el registro fósil de su época. Existían huecos entre los grandes grupos, como cabría esperar si las especies fuesen inmutables y la evolución no tuviera lugar. Durante su época, los ejércitos de Napoleón expoliaron antiguas momias egipcias de personas y animales, y



**FIGURA 1.6** Thomas H. Huxley (1825-1895) a los 32 años.

las enviaron a los museos europeos. Las disecciones demostraron que las antiguas momias de animales eran estructuralmente idénticas a las especies modernas. De nuevo, esto era demostrativo de la inexistencia del cambio, al menos para Cuvier. Hoy en día, con un registro fósil más completo a nuestra disposición y el conocimiento de que la evolución tiene lugar a lo largo de millones de años, y no sólo en los pocos milenios transcurridos desde los faraones, podemos discutir a Cuvier. Sin embargo, en aquella época, las momias eran para él las pruebas irrefutables que confirmaban su concepción de la morfología. Las partes están adaptadas para llevar a cabo una función específica; si una parte cambia, no puede realizar su función, y el animal muere; por tanto, no hay cambio ni evolución en las especies.

### Richard Owen

El anatomista inglés Richard Owen (1804-1892) creía como Cuvier que las especies eran inmutables, pero a diferencia de éste, sostuvo que la correspondencia entre las partes (homología) no podía dejarse sin explicación (Fig. 1.8a). Los mismos huesos, con igual disposición, se encuentran en la aleta de un manatí, la pata de un topo y el ala de un murciélago (Fig. 1.8b). Todos ellos poseen los mismos huesos, ¿por qué?

Desde nuestra perspectiva en el siglo XX, la respuesta está clara. Aparte de la ascendencia común, la evolución utiliza estructuras similares para llevar a cabo nuevas funciones adaptativas. Pero Owen, opuesto a las ideas evolucionistas, buscó una explicación alternativa. Su respuesta se centró sobre los **arquetipos**. Un arquetipo era una especie de modelo biológico, un plano o patrón subyacente sobre el que se construía un organismo. Todas sus partes procedían de él. Los miembros de los grandes grupos animales estaban todos contruidos esencialmente a partir del mismo modelo básico. Por ejemplo, todos los vertebrados comparten el mismo arquetipo,



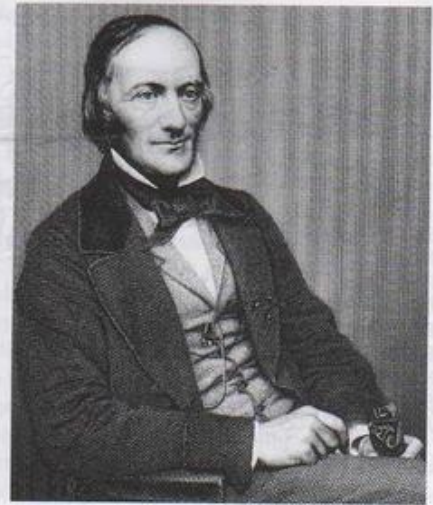


**FIGURA 1.7** Georges Cuvier (1769-1832). Su vida coincidió con la revolución francesa, con la que simpatizó en un principio, pero al hacerse cada vez más anárquica y sangrienta quedó defraudado por sus excesos. Su vida también abarcó los tiempos de Napoleón. Cuvier llegó a París en 1795 para hacerse cargo de un puesto en el Museo de Historia Natural, donde desarrolló labores administrativas y estudios de paleontología, geología y morfología durante el resto de su vida.

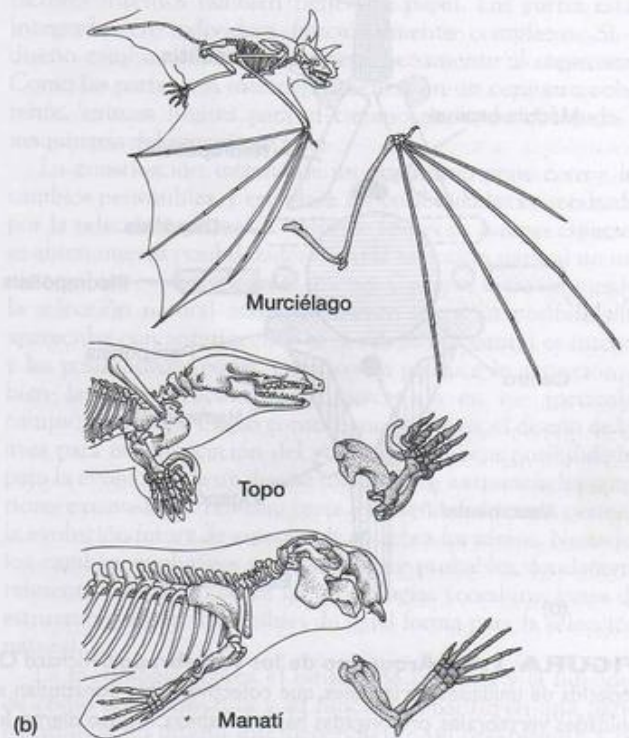
lo que explica porqué todos poseen las mismas partes fundamentales. Las diferencias específicas se superponían al modelo básico por necesidades funcionales particulares. Owen resultaba confuso acerca de por qué desechó una explicación evolutiva, pero se mostraba rotundo al defender su idea de los arquetipos.

Incluso trasladó esta idea a partes repetidas en el mismo individuo (Fig. 1.9a). Por ejemplo, supuso que el esqueleto de los vertebrados consistía en una serie de segmentos ideales que denominó vértebras (Fig. 1.9b). No todas las partes de estas vértebras dispuestas seriadamente estaban expresadas en cada segmento, pero todas estaban disponibles si era necesario. En conjunto, esta serie ideal de vértebras constituían el arquetipo del esqueleto de los vertebrados. Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), aunque quizás más recordado como poeta alemán, también se ocupó de la morfología, y fue el primero en sugerir que el cráneo de los vertebrados se formó por modificaciones y fusiones de las vértebras. Su idea fue desarrollada por otros, como Lorenz Oken (1779-1851), de forma que en la época de Owen, el concepto era sobradamente conocido. Owen consideró que el cráneo se formaba a partir de vértebras que se extendían hacia delante al interior de la cabeza. Mantenía que había cuatro vértebras implicadas, y llegó a afirmar que los brazos y manos de la especie humana derivaban de partes de la cuarta vértebra, «el segmento occipital del cráneo».

T. H. Huxley, en una conferencia pública (editada en 1857-1859) llamó a esto «la teoría vertebral del cráneo», y así se conoce desde entonces. Hueso por hueso, trazó las homologías y similitudes del desarrollo de cada componente craneano. Llegó a dos conclusiones principales. Primera, todos los cráneos de los vertebrados están contruidos según el mismo modelo. Segunda, este modelo no es idéntico al patrón de



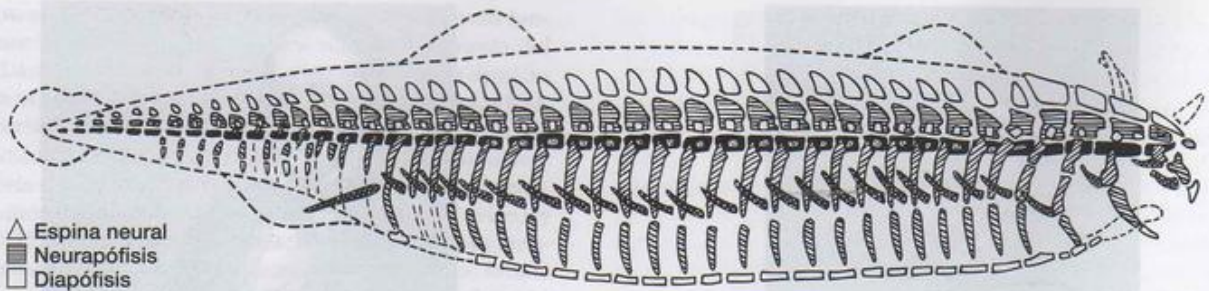
(a)



**FIGURA 1.8** Richard Owen (1804-1892). (a) Aunque admirado por sus investigaciones anatómicas, Owen fue un hombre difícil, a decir de quienes trabajaron con él o le trataron. Estuvo de acuerdo con el énfasis de Cuvier sobre la adaptación; sin embargo, sintió que hacía falta explicar las homologías y, en consecuencia, introdujo la idea de los arquetipos. (b) Extremidades anteriores de un murciélago, un topo y un manatí. Owen se dio cuenta de que cada extremidad tiene una función diferente (vuelo, excavación y natación, respectivamente) y un aspecto superficialmente distinto, pero pudo descubrir en las tres un plan común que denominó arquetipo. Hoy sabemos que la ascendencia común es responsable de estas semejanzas subyacentes, aunque nos uniríamos a Owen para responsabilizar a la adaptación de las diferencias superficiales entre las partes homólogas.

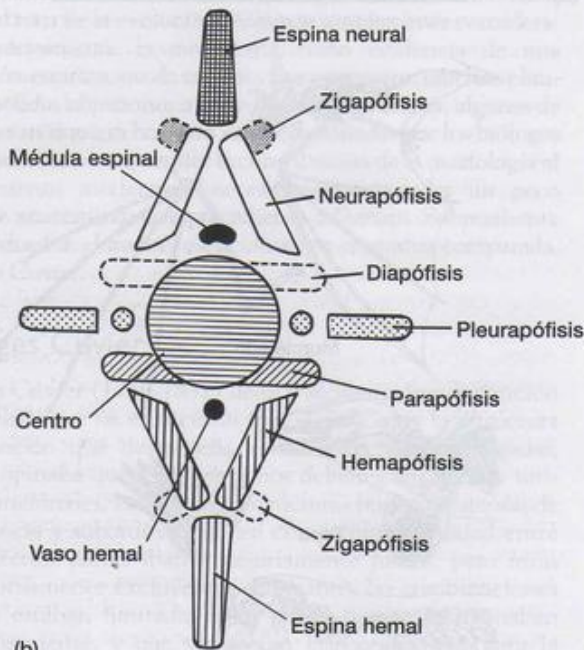
(b) Según R. Owen.



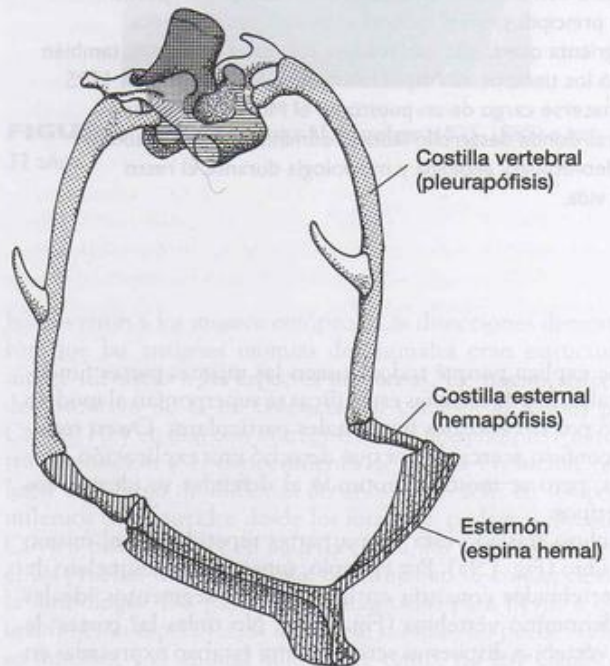


- △ Espina neural
- Neurapófisis
- Diapófisis
- Centro
- ▨ Parapófisis
- ▨ Pleurapófisis
- ▨ Hemapófisis
- ▽ Espina hemal
- Apéndice

(a)



(b)



**FIGURA 1.9 Arquetipo de los vertebrados.** Richard Owen consideró el patrón del cuerpo de los vertebrados como una serie repetida de unidades vertebrales, que colectivamente constituían el arquetipo vertebrado (a). Owen mantuvo la idea de que estas unidades vertebrales, prolongadas hasta la cabeza, incluso dieron lugar a los elementos básicos del cráneo. (b) Vértebra ideal. Cada vértebra incluye potencialmente numerosos elementos, aunque no todos se expresan en cada segmento. Una sección real del esqueleto de un ave indica cómo podría plasmarse este plan básico.

Según R. Owen.

desarrollo de las vértebras que siguen. El cráneo no es una extensión de las vértebras, al menos para Huxley. Ostensiblemente, el objeto de la conferencia de Huxley era el cráneo, pero su blanco eran Owen y su arquetipo. El arquetipo, escribió Huxley, «se opone fundamentalmente al espíritu de la ciencia moderna».

Ciertamente Owen fue el líder de los morfólogos que idealizaban la estructura, llevando la teoría vertebral del cráneo demasiado lejos y demasiado literalmente. Por otra parte, Huxley tuvo un gran éxito al desacreditar el concepto de los

arquetipos. Los dos se enfrentaron acerca de los arquetipos y acabaron cayendo en bandos evolutivos opuestos (Huxley a favor, Owen en contra). Con el eventual triunfo de la evolución darwiniana en el siglo XX, los conceptos enunciados por morfólogos como Owen y Cuvier, aunque importantes, tendieron a olvidarse, lo que constituye en cierto modo un desperdicio.

La aparición de la biología molecular en tiempos recientes ha significado una contribución adicional al desplazamiento de la morfología. La biología molecular se ha hecho con un



merecido sitio en la ciencia moderna, con sus éxitos en Medicina y su irrupción en la maquinaria molecular de la célula. Desafortunadamente, en ciertos círculos se ha pretendido reducir todos los aspectos biológicamente significativos que afronta el hombre a las leyes químicas que gobiernan las moléculas. En su forma más extrema, esta concepción reduccionista considera a un organismo como nada más que la mera suma de sus partes: si conoces sus moléculas, conoces a una persona.

Esto es ciertamente ingenuo. Hay una gran distancia que separa las moléculas de ADN del producto final que reconocemos como un pez, un ave o una persona. Además, por obvio que pudiera parecer, la influencia del ADN no asciende hasta afectar la acción de la selección natural, sino más bien es la selección natural la que funciona hacia abajo, sobre el ADN, para influir sobre la estructura genética de las poblaciones. Una gran parte de lo que queremos saber de nosotros mismos procede de nuestro entorno, y no solamente del interior del ADN.

Los usuarios de la morfología han empezado a adoptar las cuestiones que ocuparon a Owen y a Cuvier hace un siglo y medio y a llevarlas hacia un contexto moderno. El énfasis de Cuvier sobre la adaptación ha recibido un nuevo impulso por la claridad con que ilumina nuestra apreciación del diseño biológico. La idea de un modelo que subyace al proceso de diseño también se ha rescatado. El resultado ha sido bastante sorprendente. Para explicar el diseño biológico necesitamos algo más que el darwinismo. La morfología debe considerarse también como una fuente de ese diseño.

## ¿Por qué no existen elefantes voladores?

No todos los diseños animales son igualmente verosímiles. Algunas elucubraciones animales imaginables simplemente no funcionan mecánicamente, por lo que nunca aparecen. Su masa es demasiado grande o su diseño inoperante. Un elefante con alas no podría literalmente volar jamás; esto es obvio. Pero muchos biólogos evolucionistas modernos tienden a olvidarse de las limitaciones físicas cuando discurren sobre el diseño animal. La mayoría se basan exclusivamente en razonamientos evolutivos. Resulta tentador sentirse satisfecho con estas cómodas explicaciones del diseño animal: los largos cuellos de las jirafas les permiten alcanzar las copas de los árboles, el pelo de los mamíferos aísla sus cuerpos de sangre caliente, las aletas de los peces controlan sus movimientos natatorios, el veneno de las víboras mejora la eficacia de su caza.

Éstos y otros ejemplos de diseño animal han sido favorecidos por la selección natural, presumiblemente por las ventajas adaptativas que confieren. Esto es razonable hasta cierto punto, pero es solamente la mitad de la explicación. De forma figurada, la selección natural es un arquitecto independiente que elige diseños que satisfagan funciones reales. Pero la materia prima disponible, la morfología de cada animal, es en sí misma un factor del diseño. Para construir una casa con puertas, paredes y techo, el arquitecto tiene unos planos, pero los materiales de que disponga afectarán a la casa. La utilización de ladrillos, madera o paja implicará limitaciones e impedimentos en el diseño del edificio. La paja no puede soportar el peso de varios pisos como los ladrillos, pero en cambio se puede doblar para adoptar formas curvas. La madera significa una construcción económica,

pero puede pudrirse. Cada material tiene ventajas y limitaciones para el diseño.

Para explicar formas y diseños, debemos, por supuesto, tomar en consideración el ambiente en que reside el animal. Entre las aves no hay especies auténticamente excavadoras, que constituyan los equivalentes de los topos. Existen búhos llamados excavadores, pero son difícilmente comparables con los topos en cuanto a explotar una existencia subterránea. La mayoría de los anfibios viven cerca del agua porque necesitan humedad. Existen peces que planean, pero no hay auténticas formas voladoras, con fuertes alas. Los elefantes son de constitución grande y pesada, lo que impide una forma voladora sobre el diseño de un elefante, por mucho que la selección natural lo favorezca.

Para comprender la forma y explicar el diseño debemos considerar factores tanto internos como externos. El ambiente externo amenaza al organismo con una pléyade de depredadores, desafíos climáticos y competiciones con sus semejantes. La selección natural es una manifestación de estos factores. Los factores internos también tienen su papel. Las partes están integradas en individuos funcionalmente completos. Si el diseño cambia, debe ser sin alterar seriamente al organismo. Como las partes son interdependientes en un conjunto coherente, existen límites para el cambio antes de que toda la maquinaria del organismo falle.

La constitución interna de un organismo pone coto a los cambios permisibles, y establece las posibilidades engendradas por la selección natural. Conforme aparecen nuevas especies, se abren nuevas posibilidades. Pero la selección natural no inicia cambios evolutivos en el diseño. Como si fuera un jurado, la selección natural actúa solamente sobre las posibilidades aparecidas con anterioridad. Si la selección natural es intensa y las posibilidades pocas, entonces se produce la extinción, o bien la diversificación queda cercenada en ese particular camino evolutivo. Como consecuencia de esto, el diseño de las aves para la sofisticación del vuelo ofrece pocas posibilidades para la evolución de un diseño robusto o de extremidades anteriores excavadoras. Por otra parte, el diseño de las aves permite la evolución futura de especies de vertebrados aéreos. No todos los cambios evolutivos son igualmente probables, fundamentalmente porque no todas las morfologías (combinaciones de estructuras) están disponibles de igual forma para la selección natural.

La morfología abarca el estudio de la forma y la función, de cómo una estructura y su función constituyen una parte integral de un diseño interdependiente (el organismo), y de cómo este diseño en sí mismo resulta un factor en la evolución de nuevas formas. El término **morfología** no es solamente un sinónimo de la palabra **anatomía**. Siempre ha significado mucho más. Para Cuvier, significó el estudio de la estructura junto con la función, para Owen supuso el estudio de los arquetipos subyacentes a la estructura, y para Huxley resultó el estudio del cambio estructural a lo largo del tiempo (evolución).

Actualmente, las diversas escuelas morfológicas de América, Europa y Asia comparten, generalmente, el interés por la integración estructural de las partes, su significado para el funcionamiento del organismo, y las consiguientes limitaciones y posibilidades para el proceso evolutivo. La morfología no reduce las explicaciones del diseño biológico a las moléculas en último término. El análisis morfológico se concentra en niveles superiores de organización biológica: en el organismo, sus partes y su posición en la comunidad biológica.



## Conceptos morfológicos

Para analizar el diseño, se han desarrollado conceptos relacionados con la forma, la función y la evolución. Unos de los más útiles son los de semejanza, simetría y segmentación.

### Semejanzas

En organismos diferentes, las partes correspondientes pueden considerarse similares entre sí por tres criterios: origen, función o aspecto. El término **homología** se aplica a dos o más características que comparten un origen común, el término **analogía** se refiere a rasgos con una función similar, y el término **homoplasia** simplemente relaciona caracteres que se parecen (Fig. 1.10). Estos términos proceden del siglo XIX, pero adquirieron su significado actual tras el establecimiento de las teorías de Darwin.

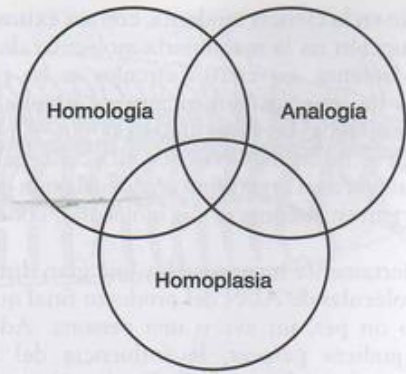
De manera más formal, las características en dos o más especies son homólogas cuando se pueden rastrear hacia atrás en el tiempo, hasta una única característica de un antecesor común. El ala de un ave y la pata de un topo son homólogas, porque se puede seguir su origen común hasta los reptiles. La homología reconoce similitud basada en el origen común. Un caso especial de homología es la **homología seriada**, que implica similitud de partes repetidas en *el mismo* organismo. La cadena de vértebras del espinazo, los arcos branquiales o los sucesivos segmentos musculares a lo largo del cuerpo son buenos ejemplos.

Las estructuras análogas llevan a cabo funciones parecidas, pero pueden tener o no un origen similar. Las alas de las aves y de las abejas sirven para volar, pero ninguna de ellas puede rastrearse hasta un órgano similar en un antecesor común. Por otra parte, las extremidades anteriores de tortugas y delfines funcionan como remos (analogía) y pueden remontarse hacia atrás históricamente hasta un origen común (homología). La analogía reconoce similitud basada en la misma función.

Las estructuras homoplásticas se parecen y pueden o no ser homólogas o análogas. Además de compartir origen (homología) y función (analogía), las aletas de delfines y tortugas se parecen superficialmente: son homoplásticas. Los ejemplos más patentes de homoplasia se encuentran en el mimetismo y el camuflaje, cuando un organismo está diseñado en parte para disimular su presencia, asemejándose a algo poco atractivo. Algunos insectos tienen alas cuya forma y decoración parecen las de una hoja. Tales alas sirven para volar, no para la fotosíntesis (no son análogas de las hojas), y ciertamente, ambas no comparten un antecesor común (no son homólogas), pero sí que tienen un aspecto externo parecido: son homoplásticas.

Estas simples definiciones de la similitud no se han conseguido fácilmente. Históricamente, la morfología ha luchado para aclarar la base de la similitud estructural. Antes de Darwin, la Biología se encontraba bajo la influencia de la morfología idealista, que consideraba que cada organismo o cada parte de un organismo era la expresión exterior de un diseño subyacente. Los morfólogos buscaban la esencia o tipo ideal bajo la estructura. La explicación que se ofrecía para este ideal era la unidad de diseño.

Owen propuso que los arquetipos eran la fuente subyacente a las estructuras de un animal. La homología para Owen significaba la comparación con el arquetipo, no con otras estructuras corporales adyacentes ni con un antecesor. La homología seriada también significaba algo diferente, basado de nuevo en el invisible arquetipo. Pero la evolución darwiniana cambió



**FIGURA 1.10 Semejanzas.** Las estructuras pueden ser similares por su origen, su función, o su aspecto. Estas similitudes se denominan, respectivamente, homología, analogía y homoplasia, y no son mutuamente excluyentes. Las estructuras pueden ser a la vez homólogas, análogas y homoplásticas.

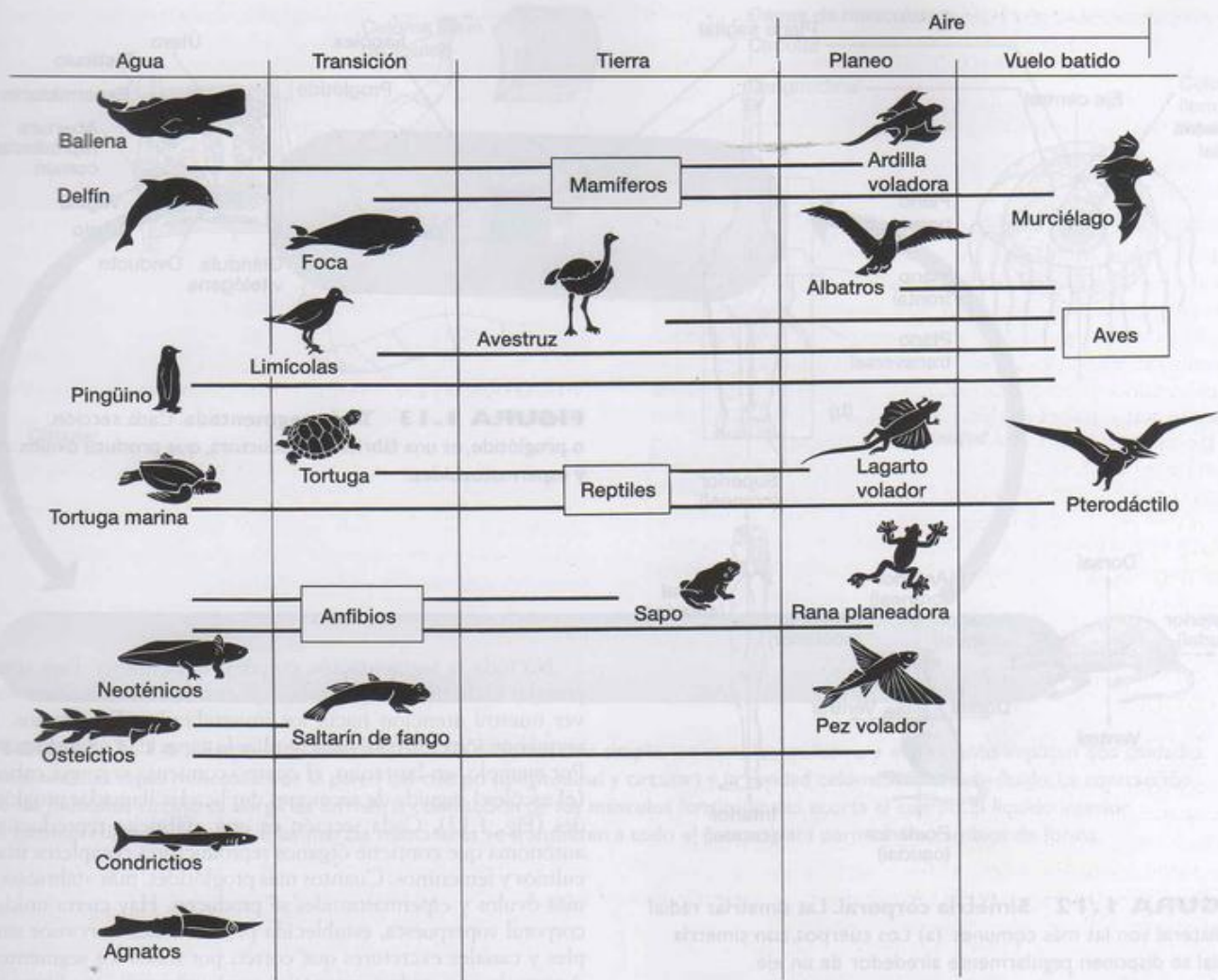
esto al ofrecer una explicación para las similitudes, es decir, la ascendencia común.

La analogía, la homología y la homoplasia contribuyen, cada una por su lado, al diseño biológico. Los delfines y los murciélagos llevan vidas bastante diferentes, aunque en su diseño podemos encontrar semejanzas fundamentales: pelo (al menos algo), glándulas mamarias y similitudes en los dientes y el esqueleto. Ambos comparten estos caracteres porque los dos son mamíferos, con un antecesor común. Los delfines y los ictiosaurios pertenecen a linajes de vertebrados bastante diferentes, pero comparten ciertas semejanzas: aletas en lugar de patas y cuerpos pisciformes. Estos rasgos aparecen en ambos porque están diseñados para satisfacer las demandas hidrodinámicas comunes de la vida en el océano abierto. En este ejemplo, la convergencia del diseño para cumplir exigencias comunes del entorno es la responsable de semejanzas en las estructuras locomotoras (Fig. 1.11). Por otra parte, las patas palmeadas de las ranas planeadoras y los pingüinos tienen muy poco que ver con una ascendencia común (no están estrechamente relacionados) ni con exigencias ambientales comunes (la rana planea en el aire, el pingüino nada en el agua). De forma que las semejanzas estructurales pueden aparecer de diversas maneras. Funciones semejantes en hábitats semejantes pueden producir convergencia de formas (analogía); el linaje histórico compartido puede llevar consigo caracteres comunes a los descendientes (homología); ocasionalmente, puede haber accidentes o sucesos fortuitos que den lugar a estructuras que sencillamente se parecen (homoplasia). Al explicar el diseño, podemos invocar uno, dos o los tres factores en combinación. Para comprender el diseño necesitamos reconocer la posible contribución de cada factor por separado.

### Simetría

La simetría describe la forma en que el cuerpo de un animal se enfrenta a su entorno. La **simetría radial** se refiere a un cuerpo distribuido por igual, alrededor de un eje central, de forma que cualquiera de los planos que pasan por el centro divide al ani-





**FIGURA 1.11** **Convergencia de diseño.** Hay grupos de animales que evolucionan en hábitats distintos a los de la mayoría de los miembros de su grupo. La mayor parte de las aves vuelan, pero algunas, como los avestruces, no lo hacen, y viven exclusivamente en tierra; otras, como los pingüinos, pasan gran parte de sus vidas en el agua. Muchos, quizás la mayoría, de los mamíferos son terrestres, pero algunos vuelan (murciélagos) y otros son exclusivamente acuáticos (ballenas, delfines). Los peces «voladores» se mueven por el aire. Cuando las especies de grupos diferentes están en hábitats similares, se enfrentan a las mismas condiciones biológicas. La convergencia en hábitats similares es en parte responsable de los cuerpos hidrodinámicos y de las aletas de atunes y delfines, porque funciones similares (analogía) son llevadas a cabo por estructuras similares bajo condiciones similares; incluso aunque los atunes y los delfines tengan ancestros diferentes y sigan siendo peces y mamíferos, respectivamente. Una función común por sí sola es insuficiente para explicar todos los aspectos del diseño. Cada diseño tiene diferencias de origen histórico que persisten a pesar de los hábitats similares.

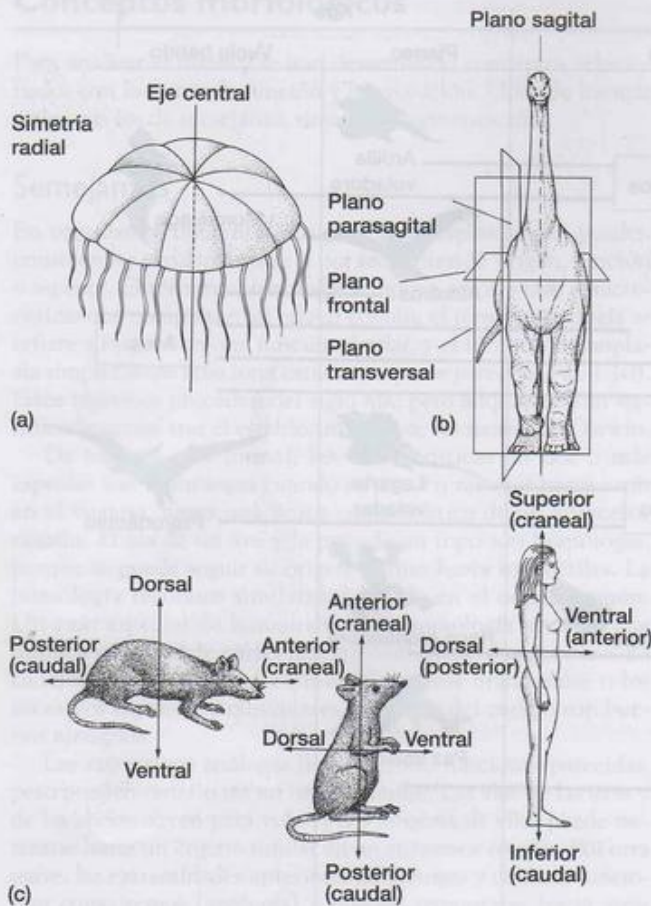
mal en mitades iguales, o especulares (Fig. 1.12a). Invertebrados como las medusas, los erizos de mar y las anémonas son buenos ejemplos. En la **simetría bilateral**, solamente el **plano sagital** divide al animal en mitades especulares, izquierda y derecha (Fig. 1.12b).

Las regiones corporales se describen con varios términos (Fig. 1.12c). **Anterior** se refiere al extremo de la cabeza (cefálico o craneal), **posterior** al de la cola (caudal), **dorsal** a la espalda, y **ventral** al vientre o al frente. La línea media del cuerpo es **medial**; los lados son **laterales**. Un apéndice o extremidad tiene una parte **distal** (alejada) y otra **proximal** (más cercana) con respecto al cuerpo. La **región pectoral**, o pecho,

soporta las extremidades anteriores; la **región pélvica** se refiere a las caderas, que soportan las extremidades posteriores. Un **plano frontal** divide a un cuerpo bilateral en dos mitades dorsal y ventral, un **plano sagital** en mitades izquierda y derecha, y un **plano transversal** (plano coronal) en mitades anterior y posterior.

Como el hombre mantiene una postura erguida y camina con el vientre hacia delante, los términos **superior** e **inferior** generalmente sustituyen a **anterior** y **posterior** respectivamente, en la anatomía médica. Al igual que muchos términos utilizados solamente en la anatomía descriptiva humana, **superior** e **inferior** resultan insuficientes para emplearlos en investigacio-



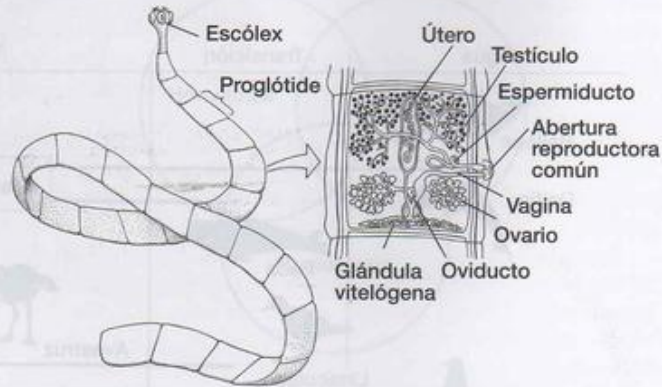


**FIGURA 1.12 Simetría corporal.** Las simetrías radial y bilateral son las más comunes. (a) Los cuerpos con simetría radial se disponen regularmente alrededor de un eje. (b) Los cuerpos con simetría bilateral pueden dividirse en imágenes especulares sólo a través del plano mediosagital. (c) Los términos dorsal y ventral se refieren a la espalda y al vientre, respectivamente, anterior y posterior a los extremos craneal y caudal. En los animales que mantienen una posición erguida (por ejemplo, el hombre), los términos superior e inferior se aplican a los extremos de la cabeza (craneal) y posterior (caudal).

nes comparadas generales, porque pocos animales, aparte del hombre, caminan erguidos. Si alguien se adentra en el estudio de la anatomía humana, puede esperar encontrarse con tales términos especializados.

### Segmentación

Un cuerpo o una estructura construida a base de secciones repetidas o duplicadas se dice que está segmentado. Cada sección repetida se denomina **segmento** (o **metámero**), y el proceso que divide el cuerpo en secciones duplicadas se llama **segmentación** (o **metamería**). La columna vertebral, compuesta de vértebras repetidas, es una estructura segmentaria; también lo es la musculatura lateral de un pez, formada por secciones musculares repetidas.



**FIGURA 1.13 Tenia segmentada.** Cada sección, o proglótide, es una fábrica reproductora, que produce óvulos y espermatozoides.

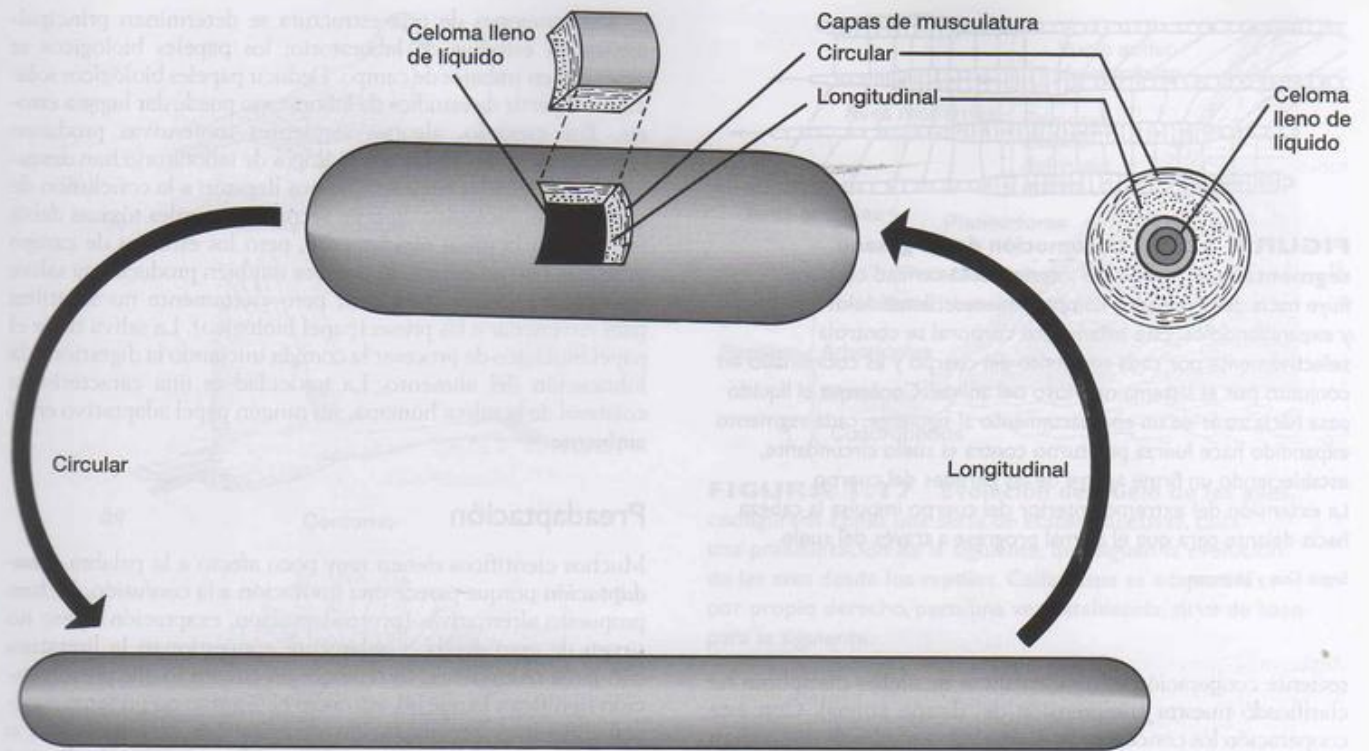
No toda la segmentación corporal es la misma. Para comprender el diseño basado en la segmentación necesitamos volver nuestra atención hacia los invertebrados. En algunos, la segmentación es la base para ampliar la capacidad reproductora. Por ejemplo, en las tenias, el cuerpo comienza con una cabeza (el escólex) seguida de secciones duplicadas llamadas proglótides (Fig. 1.13). Cada sección es una «fábrica» reproductora autónoma que contiene órganos reproductores completos masculinos y femeninos. Cuantos más proglótides, más «fábricas» y más óvulos y espermatozoides se producen. Hay cierta unidad corporal superpuesta, establecida por cordones nerviosos simples y canales excretores que corren por todos los segmentos. Aparte de esto, cada segmento es semiautónomo, una forma de replicar los órganos sexuales e impulsar la capacidad reproductora, bastante diferente de la segmentación que se encuentra en otros animales.

Los anélidos, como las lombrices de tierra y las sanguijuelas, tienen cuerpos segmentados que favorecen el soporte y la locomoción antes que la reproducción. La segmentación de los anélidos se diferencia de la de las tenias en que el cuerpo de los anélidos tiene un celoma lleno de líquido que constituye un esqueleto hidrostático, que es uno de los dos tipos básicos de sistemas de soporte que se encuentran en los animales.

El otro es el esqueleto rígido, que nos resulta familiar porque nuestros huesos y cartílagos constituyen un sistema de este tipo. Otro ejemplo es el exoesqueleto rígido de los artrópodos, como cangrejos, langostas e insectos. Los esqueletos rígidos son eficaces sistemas de palancas que permiten el uso selectivo de la musculatura para producir movimiento.

Aunque los esqueletos hidrostáticos quizá sean menos familiares para el lector, están muy extendidos entre los animales. Como sugiere el término *hidro*, este sistema de soporte incluye una cavidad llena de líquido limitada por una membrana. Además, generalmente, un esqueleto hidrostático está rodeado por una envuelta muscular. En su forma más simple, la envuelta muscular está formada por bandas circulares y longitudinales de fibras musculares (Fig. 1.14). El movimiento se lleva a cabo mediante la deformación muscular controlada del esqueleto hidrostático. En animales excavadores o reptantes, el movi-





**FIGURA 1.14 Esqueleto hidrostático.** En su forma más simple, los cambios en forma y movimiento implican dos unidades mecánicas: las capas musculares de la pared del cuerpo (longitudinal y circular) y la cavidad celomática llena de fluido. La contracción de los músculos circulares alarga las formas; la contracción de los músculos longitudinales acorta el cuerpo. El líquido interior es incompresible, de forma que las fuerzas musculares se transmiten a todo el cuerpo para permitir los cambios de forma.

miento se basa generalmente en ondas peristálticas originadas en la pared del cuerpo. Los movimientos de natación se producen por ondas sinusoidales del cuerpo.

La ventaja del esqueleto hidrostático es su coordinación relativamente simple. Solamente son necesarios dos conjuntos de músculos, circular y longitudinal. Consecuentemente, el sistema nervioso de los animales con esqueleto hidrostático es también simple. El inconveniente es que cualquier movimiento local implica necesariamente a todo el cuerpo. Como la cavidad llena de líquido se extiende a lo largo de todo el cuerpo, las fuerzas musculares originadas en un punto se transmiten a través del líquido a todo el organismo. Por ello, aunque el movimiento sea local, los músculos de todo el cuerpo deben entrar en acción para controlar el esqueleto hidrostático.

En los animales realmente segmentados, existen **septos** que dividen secuencialmente el esqueleto hidrostático en una serie de compartimientos internos. Como consecuencia de esta compartimentación, la musculatura también está segmentada, y a su vez, los nervios y el aporte circulatorio de la musculatura también están dispuestos segmentariamente. La ventaja en la locomoción que permite esta segmentación es el mayor control local de la musculatura y de los cambios de forma (Fig. 1.15). Por ejemplo, el cuerpo segmentado de una lombriz de tierra es capaz de movimientos localizados.

La segmentación entre los vertebrados está menos extendida que en los invertebrados. La musculatura lateral del

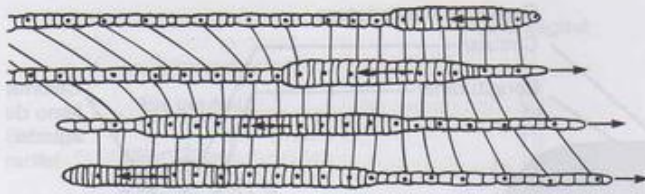
cuerpo está dispuesta en bloques segmentarios, y los nervios y vasos sanguíneos que los irrigan también siguen este patrón, pero la segmentación no va más allá. Las vísceras no son unidades repetidas, y la cavidad corporal no está compartimentada seriadamente. La locomoción está asegurada por un esqueleto rígido y la columna vertebral (o la notocorda) está unida a la musculatura corporal segmentaria; sin embargo, la segmentación de la musculatura externa no se extiende hacia el interior hasta las vísceras y el celoma.

Aunque el cuerpo de los vertebrados no posee un esqueleto hidrostático, hay ciertos órganos cuyo funcionamiento se basa en el principio del soporte hidrostático. La notocorda, por ejemplo, contiene un núcleo de células llenas de líquido, apretadamente envueltas por una vaina de tejido conjuntivo fibroso. Este cordón, incompresible pero flexible, es un órgano hidrostático que funciona manteniendo constante la longitud del cuerpo. El pene es otro ejemplo de órgano hidrostático; cuando se estimula adecuadamente, las cavidades de su interior se llenan con líquido, en este caso con sangre, para conferir al pene una rigidez erecta que tiene cierto significado funcional.

## Morfología evolutiva

Como se ha mencionado previamente, la evolución y la morfología no siempre han sido buenas amigas; sin embargo, la





**FIGURA 1.15 Locomoción de un gusano segmentado.** El líquido del interior de la cavidad corporal fluye hacia determinados compartimientos, llenándolos y expandiéndolos. Este inflamiento corporal se controla selectivamente por cada segmento del cuerpo y es coordinado en conjunto por el sistema nervioso del animal. Conforme el líquido pasa hacia atrás de un compartimiento al siguiente, cada segmento expandido hace fuerza por turno contra el suelo circundante, estableciendo un firme agarre de las paredes del cuerpo. La extensión del extremo anterior del cuerpo impulsa la cabeza hacia delante para que el animal progrese a través del suelo.

Según Gray y Lissmann.

reciente cooperación entre científicos de ambas disciplinas ha clarificado nuestra comprensión del diseño animal. Con esta cooperación los conceptos de diseño y de cambios de diseño han conseguido un mayor relieve.

## Función y papel biológico

Para la mayoría de nosotros el concepto de función es bastante amplio, y lo utilizamos con profusión para designar tanto la forma en que una estructura «trabaja» en un organismo, como la manera en que éste se adapta a su entorno. Los músculos de la mejilla en algunos pequeños ratones sirven para cerrar las mandíbulas y masticar el alimento. Al hacer esto, estos músculos llevan a cabo el papel adaptativo de procesar la comida. La misma estructura trabaja tanto dentro del organismo (masticación) como enfrentándose a las exigencias del ambiente (procesado de recursos). Se utilizan dos términos para referirse a estos dos servicios. El término **función** restringe su significado a la acción o propiedad de una estructura en cuanto a su trabajo en un organismo. El término **papel biológico** se refiere a cómo esa estructura se utiliza en el entorno a lo largo de la vida del organismo.

En este contexto, los músculos de la mejilla del ratón tienen la función de cerrar las mandíbulas y el papel biológico de procesar el alimento. Hay que notar que una estructura puede tener varios papeles biológicos. Las mandíbulas no sólo tienen un papel en el procesado del alimento, sino que también pueden tenerlo en la protección o defensa si se usan para morder a un depredador. Una estructura también puede tener varias funciones. El hueso cuadrado funciona en los reptiles para unir la mandíbula inferior al cráneo. También funciona en la transmisión de ondas sonoras hasta el oído, lo que significa que el cuadrado participa en al menos dos papeles biológicos: alimentación (conseguir comida) y audición (detección de enemigos o presas). Las plumas del cuerpo de las aves constituyen otro ejemplo (Fig. 1.16a-c). En la mayoría de las aves las plumas funcionan para cubrir el cuerpo; en el ambiente, los papeles biológicos de las plumas son el aislamiento (termorregulación), el contorno aerodinámico del cuerpo (vuelo), y en algunas, la exhibición durante el cortejo (reproducción).

Las funciones de una estructura se determinan principalmente en estudios de laboratorio; los papeles biológicos se observan en trabajos de campo. Deducir papeles biológicos solamente a partir de estudios de laboratorio puede dar lugar a errores. Por ejemplo, algunas serpientes inofensivas producen secreciones orales en las que biólogos de laboratorio han descubierto propiedades tóxicas. Muchos llegaron a la conclusión de que el papel biológico de tales secreciones orales tóxicas debía ser matar a la presa rápidamente, pero los estudios de campo probaron que no era así. El hombre también produce una saliva ligeramente tóxica (función), pero ciertamente no se utiliza para envenenar a las presas (papel biológico). La saliva tiene el papel biológico de procesar la comida iniciando la digestión y la lubricación del alimento. La toxicidad es una característica colateral de la saliva humana, sin ningún papel adaptativo en el ambiente.

## Preadaptación

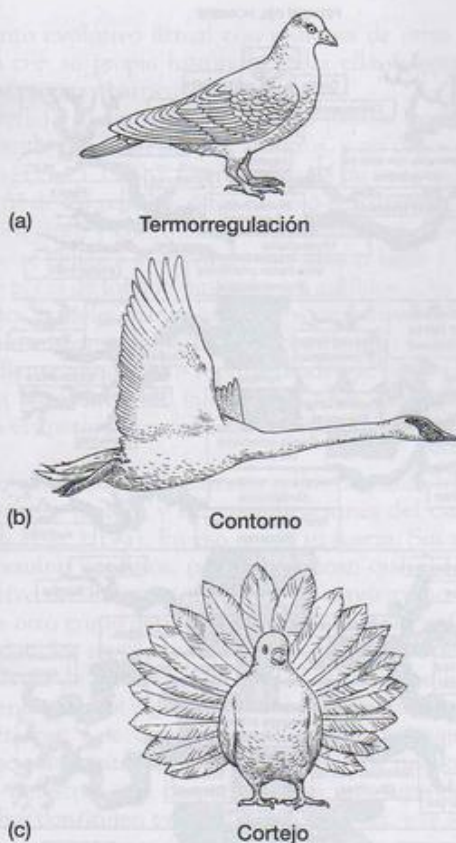
Muchos científicos tienen muy poco afecto a la palabra **preadaptación** porque parece una invitación a la confusión. Se han propuesto alternativas (protoadaptación, exaptación), pero no sirven de gran ayuda, y solamente congestionan la literatura con jerga redundante. Si tenemos en cuenta lo que preadaptación significa y lo que no, entonces el término no presenta especial dificultad. Preadaptación significa que una estructura o conducta posee las necesarias forma y función *antes* (y de aquí *pre-*) de que aparezca el papel biológico que cumplirá eventualmente. En otras palabras, una estructura preadaptada puede realizar su trabajo antes de que este aparezca. El concepto de preadaptación no implica que una característica aparezca anticipadamente para desempeñar un papel futuro. Los rasgos adaptativos tienen papeles en el momento. Si no hay un papel inmediato, la selección elimina el rasgo.

Por ejemplo, parece que las plumas evolucionaron inicialmente en las aves (o en sus inmediatos antecesores) como un aislante para conservar el calor corporal. Como el pelo de los mamíferos, las plumas forman una barrera superficial que retarda la pérdida de calor del cuerpo. Para las aves, de sangre caliente, las plumas fueron una característica indispensable para la conservación de energía. Hoy en día las plumas todavía tienen un papel en la termorregulación; sin embargo, para las aves actuales, el vuelo es el papel fundamental de las plumas. El vuelo apareció más tarde en la evolución de las aves. Los antecesores directos de las aves fueron animales reptilianos que vivían en el suelo o en los árboles. Conforme el vuelo se constituía en un tipo de vida para este grupo en evolución, las plumas, ya presentes para aislamiento, se adaptaron como superficies aerodinámicas para el vuelo. En este ejemplo podemos decir que las plumas de aislamiento constituyeron una preadaptación para el vuelo. Ya estaban preparadas como superficies aerodinámicas antes de que surgiera realmente su papel biológico.

De forma semejante, las alas de las aves buceadoras están preadaptadas como aletas. En los pelícanos y las alcas, las alas se usan para nadar mientras el ave está sumergida. Si, como parece ser, los primitivos pulmones para la respiración aparecieron pronto en los peces, entonces estaban preadaptados para funcionar como vejigas gaseosas, sistemas de flotación de los peces posteriores. Las aletas de los peces estaban preadaptadas para convertirse en los miembros de los tetrápodos.

Un hipotético esquema de preadaptación traza el origen de las aves desde los reptiles, a través de una serie de cinco esta-





**FIGURA 1.16** Papeles biológicos. La misma estructura puede tener distintos papeles biológicos; por ejemplo, además de producir elevación para el vuelo, las plumas tienen funciones de (a) termorregulación (aislamiento) para impedir la pérdida de calor en un ambiente frío, (b) configuran un contorno aerodinámico (en vuelo), y (c) sirven a la reproducción (cortejo) al exhibir colores ante rivales o parejas.

dos prevoladores (Fig. 1.17). Comenzando con reptiles que vivían en los árboles o los frecuentaban, la secuencia muestra cómo algunos saltaban de rama en rama para escapar de los depredadores o para alcanzar un árbol vecino sin necesidad de hacer un largo recorrido bajando de un árbol y subiendo al otro. Esta conducta estableció la práctica de permanecer en el aire temporalmente. Después vino el paracaidismo, en el que el animal extendía sus extremidades y aplastaba su cuerpo para aumentar la resistencia y ralentizar el descenso durante la caída vertical, lo que reducía el impacto al aterrizar. Lo siguiente fue planear. El animal se separaba de la línea de caída, lo que aumentaba el desplazamiento horizontal. El batido, un estado temprano del vuelo activo, aumentó aún más la distancia horizontal. El vuelo batido permitió el acceso a hábitats inalcanzables para las especies terrestres. De hecho, había aparecido un nuevo modo de vida, y el resultado son las aves actuales.

Este punto de vista, aunque hipotético, presenta una secuencia plausible por la cual podría haberse originado el vuelo de las aves. Ayuda también a contestar varias críticas sobre los procesos morfológicos de cambio evolutivo. Un viejo argumento con-



**FIGURA 1.17** Evolución del vuelo de las aves, configurada como una serie de etapas sucesivas, cada una preadaptación de la siguiente, que siguen la evolución de las aves desde los reptiles. Cada etapa es adaptativa por propio derecho, pero una vez establecida, sirve de base para la siguiente.

tra el concepto del cambio evolutivo es que muchas estructuras, como las grandes alas con plumas, pudieron posiblemente no tener ningún valor selectivo cuando aparecieron. Estas **estructuras incipientes** habrían sido pequeñas y poco formadas cuando hicieron su debut evolutivo. El argumento es algo así: las estructuras incipientes no habrían sido favorecidas selectivamente hasta que fueron lo suficientemente grandes y elaboradas para llevar a cabo el papel que supone una ventaja adaptativa, como el vuelo batido. Sin embargo, este ejemplo muestra que las estructuras grandes y complejas no necesitan haber evolucionado todas a la vez en una sola erupción evolutiva. En la evolución en cinco etapas de la hipótesis del vuelo de las aves, ningún estado anticipa el siguiente. No hay una dirección en ningún estado que los impulse necesariamente hacia el sucesivo. Cada etapa fue adaptativa por propio derecho, por las ventajas inmediatas de que disfrutaba. Si las condiciones cambiaban, los organismos podían seguir evolucionando, pero no había garantías.

Algunos mamíferos, como las ardillas voladoras, son también planeadores, bien adaptados a los bosques de coníferas. Otros, como los murciélagos, son buenos voladores, completamente independientes. En un sentido evolutivo, las ardillas voladoras no están «a mitad de camino» para convertirse en voladores autónomos como los murciélagos. El planeo es suficiente para satisfacer las necesidades de las ardillas cuando se mueven por las copas de los bosques de coníferas del norte. En estas ardillas el planeo soluciona los problemas ambientales del presente, no anticipa el vuelo autónomo en un futuro distante.

El ejemplo del vuelo de las aves también nos recuerda que un nuevo papel biológico, generalmente, precede la aparición de una nueva estructura. Con un cambio en los papeles, el organismo experimenta nuevas presiones selectivas en un nicho ligeramente diferente. El cambio del salto al paracaidismo, o del paracaidismo al planeo, o del planeo al vuelo batido primitivo, colocó antiguas estructuras al servicio de nuevos papeles biológicos.



gicos. Este cambio inicial en los papeles expuso la estructura a nuevas presiones selectivas, favoreciendo las mutaciones que consolidan una estructura en su nuevo papel. Primero aparece la nueva conducta, a la que sigue el nuevo papel biológico. Finalmente se establece un cambio en una estructura para llevar a cabo la nueva actividad.

### La evolución como remodelación

El esquema que traza la evolución del vuelo de las aves también nos dice que el cambio evolutivo, generalmente, implica renovación, no nueva construcción. Se alteran las estructuras existentes, pero raramente se añaden partes nuevas. Casi siempre una nueva estructura no es sino una antigua remodelada para propósitos actuales. De hecho, si una total novedad hace una aparición repentina, romperá la armonía funcional del organismo y podría ser selectivamente desechada.

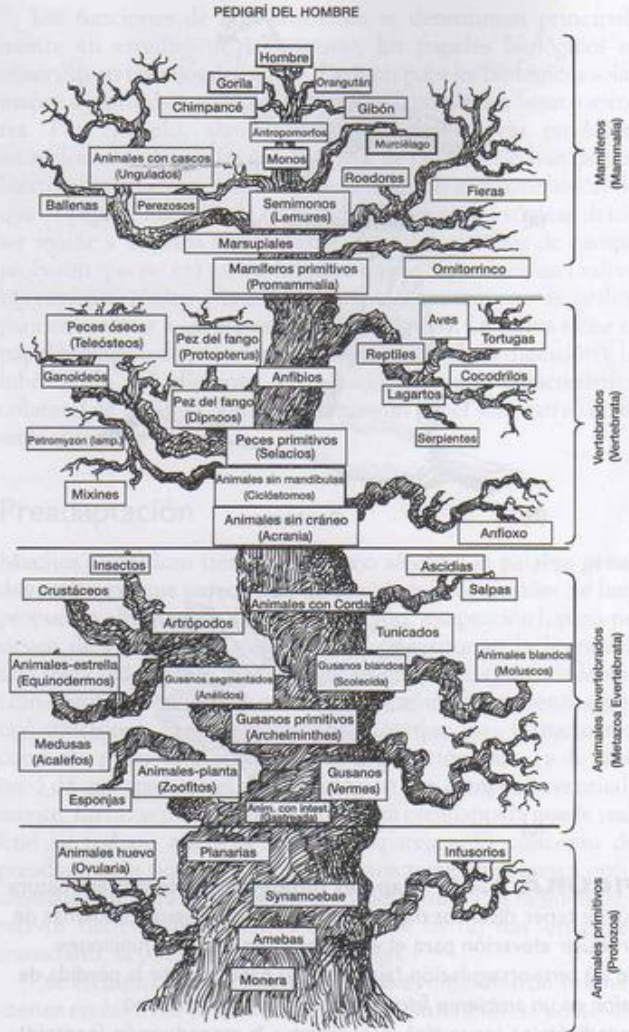
Como la evolución se realiza fundamentalmente por un proceso de remodelación, los organismos descendientes llevan restos de estructuras ancestrales. La preadaptación no produce cambios, sino que es solamente una interpretación de las novedades evolutivas cuando ocurren. La preadaptación es una introspección, una vista atrás para averiguar de qué partes ancestrales proceden las estructuras actuales. Al hacerlo así, podemos ver que el salto precedió al paracaidismo, éste al planeo y este último al vuelo batido. Cada etapa fue una preadaptación para la siguiente. El error conceptual sería interpretar estos pasos como dirigidos, interna e inevitablemente, desde los reptiles terrestres hasta las aves voladoras. No hay nada parecido. No conocemos por anticipado el futuro curso de la evolución, por lo que no podemos predecir qué estructuras están preadaptadas hasta después de que hayan evolucionado en nuevos papeles biológicos.

### Filogenia

El curso de la evolución, conocido como **filogenia**, puede resumirse en esquemas gráficos, o **dendrogramas**, que representan, mediante ramificaciones arborescentes, las conexiones entre grupos. Idealmente la representación es una expresión fiel de las relaciones entre los grupos. Pero la elección del dendrograma está basada en tendencias intelectuales y resultados prácticos. Los dendrogramas resumen el curso de la evolución, y esta brevedad es la que les confiere su atractivo. Todos ellos corren riesgos, todos pueden caer en la simplificación excesiva, y todos toman atajos para llegar a algún sitio. Vamos a estudiar las ventajas e inconvenientes de varios tipos de dendrogramas.

### Sobre arbustos y tallos de judías

En 1896, Ernst Haeckel escribió *La evolución del hombre*, en la cual describió el linaje o filogenia humano (Fig. 1.18). El libro es un útil resumen de sus ideas sobre el particular. Algunos se empeñan todavía en corregir puntos de la explícita filogenia de Haeckel, pero lo que no se corrige tan fácilmente es la premisa que subyace a su dendrograma, es decir, que el hombre se encuentra en la cima de la evolución. Ni en el siglo XIX ni actualmente en el XX, se encontraba solo Haeckel al suponer que la naturaleza escalaba de una especie a otra como por los peldaños de una escalera, de lo primitivo a lo perfecto, desde las formas inferiores hasta la especie humana en lo alto de la escala



**FIGURA 1.18** La filogenia de Haeckel. Como un árbol, esta representación filogenética muestra la ramificación de las especies. Aunque aparecen muchas líneas de evolución, Haeckel eligió llamarla «el pedigrí del hombre», sutil evidencia de la extendida opinión de que el hombre representa la culminación de los esfuerzos de la evolución.

Según Ernst Haeckel.

natural. Este dendrograma apoya sutilmente la idea errónea de que el hombre se mantiene como único amo y señor del último escalón de la escala evolutiva.

En realidad, la especie humana es solamente uno de los miles de productos evolutivos recientes. La evolución no procede hacia arriba en una sola escala, sino que se ramifica en varios cursos simultáneos. Aunque los mamíferos continuaron prosperando fundamentalmente en la tierra, al mismo tiempo las aves evolucionaron en el aire y los peces teleosteos se diversificaron por todas las aguas del mundo. Las aves, los mamíferos, los peces y todas las especies que sobreviven en la actualidad, representan la cumbre de sus grupos respectivos. No hay una única especie que sea el Everest de todas las demás. El hombre comparte



el momento evolutivo actual con millones de otras especies, cada una con su propia historia y todas ellas adaptadas a su modo a su propio y particular entorno.

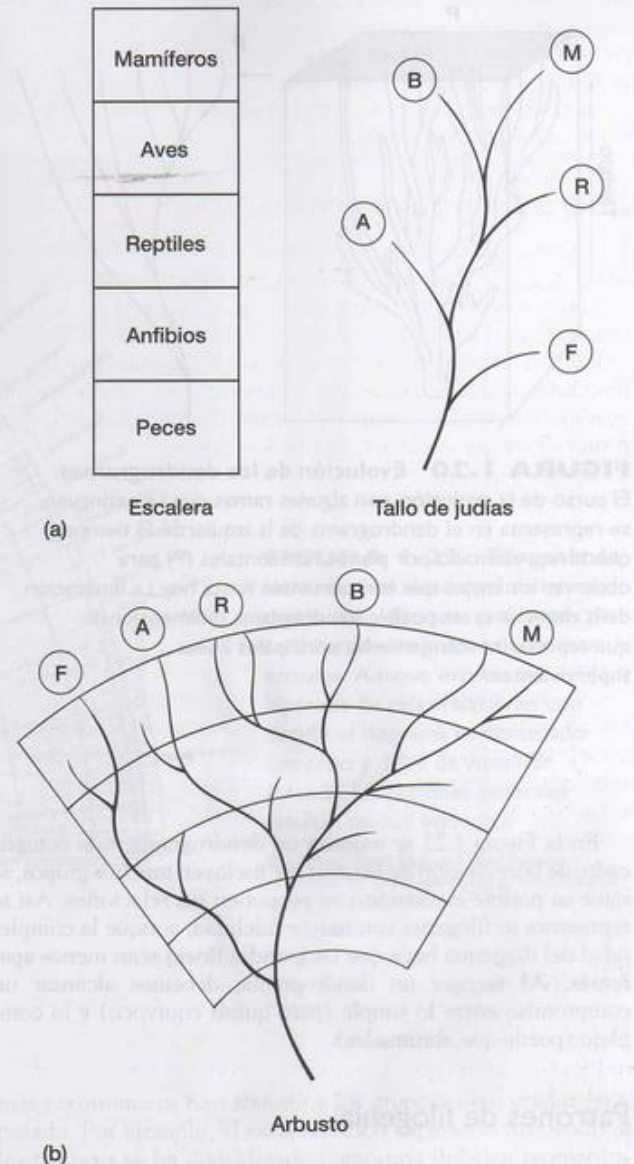
Para reflejar fielmente este diverso patrón evolutivo, los dendrogramas deberían parecer arbustos, y no tallos de judías o escaleras (Fig. 1.19a,b). Después de que las aves evolucionaran a partir de los reptiles, éstos no sólo persistieron, sino que se diversificaron, y continúan evolucionando y prosperando. Lo mismo se aplica a los anfibios que dieron lugar a los reptiles y a los peces de los que surgieron los anfibios. Ciertamente, los anfibios actuales mantienen rasgos primitivos de sus antecesores; sin embargo, también han continuado evolucionando independientemente de los reptiles desde que los dos grupos se separaron hace unos 300 millones de años. Por ejemplo, las ranas son estructuralmente bastante diferentes de los primeros anfibios.

Los dendrogramas que parecen tallos de judías o escaleras son resúmenes rápidos y sin complicaciones del curso de la evolución (Fig. 1.19a). En eso reside su fuerza. Sin embargo, pueden resultar confusos, porque implican que el logro más significativo de un grupo temprano es servir como fuente u origen de otro grupo derivado: los peces para los anfibios, los anfibios para los reptiles y así sucesivamente. Los dendrogramas en forma de escalera refuerzan la idea de que los grupos más recientes son de alguna forma más perfectos que los grupos anteriores. Los dendrogramas que se asemejan a un arbusto no solamente registran la aparición de nuevos grupos, sino que muestran que después de que un grupo dé lugar a otro, ambos continúan evolucionando a la vez, y se adaptan a sus respectivos entornos (Fig. 1.19b). Una vez que aparece un nuevo grupo, la evolución entre los antecesores no se detiene, ni los antecesores son necesariamente sustituidos por un grupo derivado.

La evolución de la vida es un proceso continuo y conectado entre un momento y el siguiente. Las nuevas especies pueden evolucionar gradualmente o de forma repentina, pero no hay discontinuidades ni interrupciones en los linajes. Si hubiera un corte en un linaje en evolución, la consecuencia es la extinción, algo que no tiene remedio. Cuando los taxónomos estudian las especies actuales, examinan una sección evolutiva transversal en el tiempo, en la que ven sólo las especies más recientes, con una larga historia de divergencias tras ellas. La aparente separación o independencia de especies o grupos actuales es en parte debida a la divergencia previa; si se rastrean hacia el pasado, se pueden determinar las conexiones entre especies. Un dendrograma que muestre linajes en tres dimensiones (Fig. 1.20) enfatiza esta continuidad. Si se reduce a un dendrograma bidimensional, las relaciones se establecen más fácilmente, pero implican una distinción instantánea de las especies en los puntos de ramificación. Estas ramificaciones repentinas son una convención taxonómica, pero no representan fielmente la separación gradual y la divergencia de nuevas especies y grupos.

## Simplificación

La mayoría de los dendrogramas tienen un objetivo determinado y están simplificados de acuerdo con ello. Por ejemplo, la evolución de los vertebrados se ha representado en la Figura 1.22a para resaltar las etapas del proceso. Aunque esta representación está considerablemente simplificada, es un resumen adecuado; pero si se interpreta literalmente, el dendrograma es inaceptable. Las primeras cuatro especies son

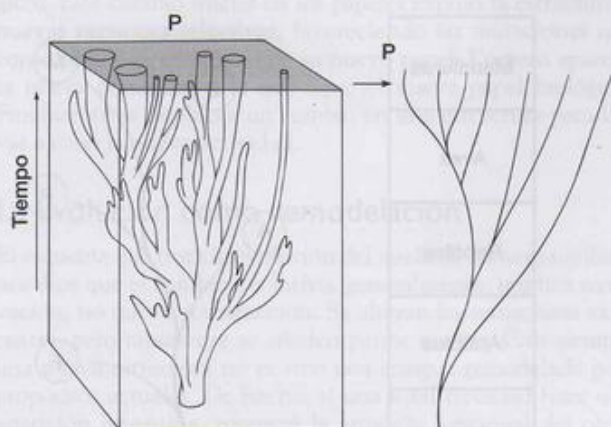


**FIGURA 1.19 Tallos de judías y arbustos.**

(a) La «escalera de la creación» es una metáfora equivocada. La evolución no procede estáticamente en una «escalera» de especies cada una sobre la anterior, sino a lo largo de líneas paralelas que se ramifican. Los dendrogramas con forma de tallos de judías ilustran el orden de aparición de los grupos, pero alimentan la idea errónea de que las especies evolucionaron según una secuencia lineal hasta el presente. (b) La diversidad desplegada por la evolución se representa mejor con un dendrograma en forma de arbusto.

actuales, por lo que difícilmente pueden ser ancestrales en las distintas etapas. En la Figura 1.21b se muestra una representación más plausible de su evolución. Las especies de cada punto de ramificación vivieron hace millones de años y están hoy extinguidas. Solamente han sobrevivido hasta hoy antecesores derivados y lejanamente relacionados, que se utilizan para representar las etapas en el origen de los vertebrados.





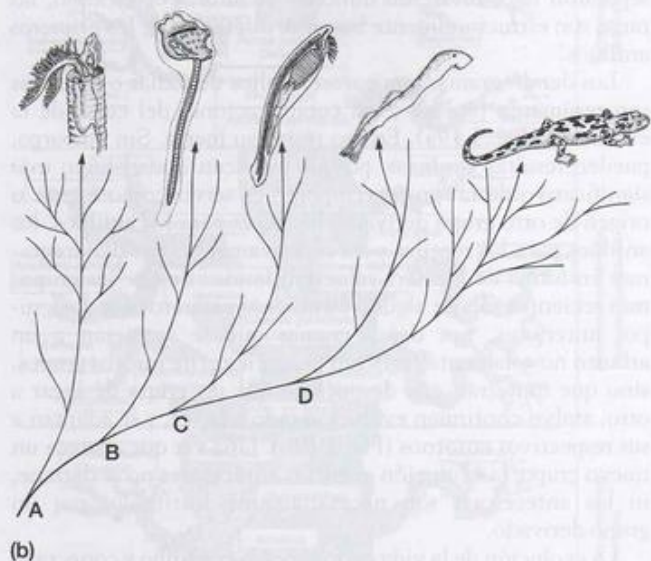
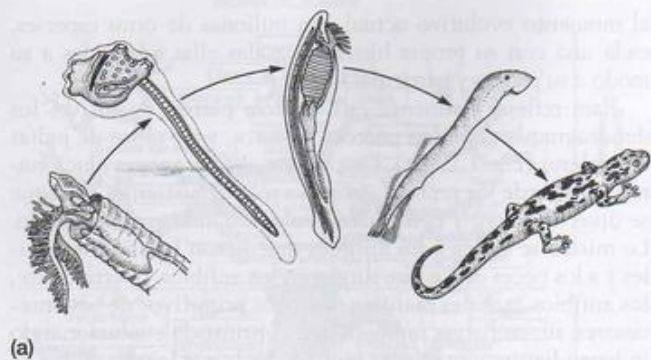
**FIGURA 1.20 Evolución de los dendrogramas.** El curso de la evolución, con algunas ramas que se extinguen, se representa en el dendrograma de la izquierda. El tiempo queda representado por planos horizontales (P) para observar los linajes que han persistido hasta hoy. La ilustración de la derecha es un posible dendrograma bidimensional que representa solamente las principales líneas supervivientes.

En la Figura 1.22 se muestra un dendrograma, más complicado, de la evolución de las aves. Se incluyen muchos grupos, se sigue su posible evolución y se proponen sus relaciones. Así se representa su filogenia con mayor fidelidad, aunque la complejidad del diagrama hace que las grandes líneas sean menos aparentes. Al escoger un dendrograma, debemos alcanzar un compromiso entre lo simple (pero quizás equívoco) y lo complejo (puede que abrumador).

### Patrones de filogenia

Los dendrogramas pueden usarse para expresar abundancia relativa y diversidad. Los perfiles «inflados» y estrechos de la Figura 1.23 representan grosso modo el número relativo de vertebrados de cada grupo que existieron en épocas geológicas pasadas. Los primeros mamíferos y aves aparecieron en el Mesozoico, pero no fueron abundantes ni componentes predominantes de la fauna terrestre hasta mucho después; de hecho, hasta el declive de sus reptiles contemporáneos al final del Cretácico. Las formas de las ramas de un dendrograma proporcionan esta información adicional.

La velocidad a la que aparece una nueva especie también puede expresarse mediante la brusquedad de la ramificación en un dendrograma. Si la ramificación es brusca y angulosa, implica un cambio rápido, y la repentina aparición de una nueva especie (Fig. 1.24a). Si muestra una ramificación suave, significa la aparición gradual de nuevas especies (Fig. 1.24b). Tras estos dos tipos de dendrogramas se encuentran distintos conjuntos de premisas sobre el proceso de la evolución. Uno contempla la evolución procediendo gradualmente para dar lugar a nuevas especies. El otro la considera como un proceso en el que las especies permanecen durante largo tiempo con pocos cambios, a lo que sigue la aparición bastante repentina



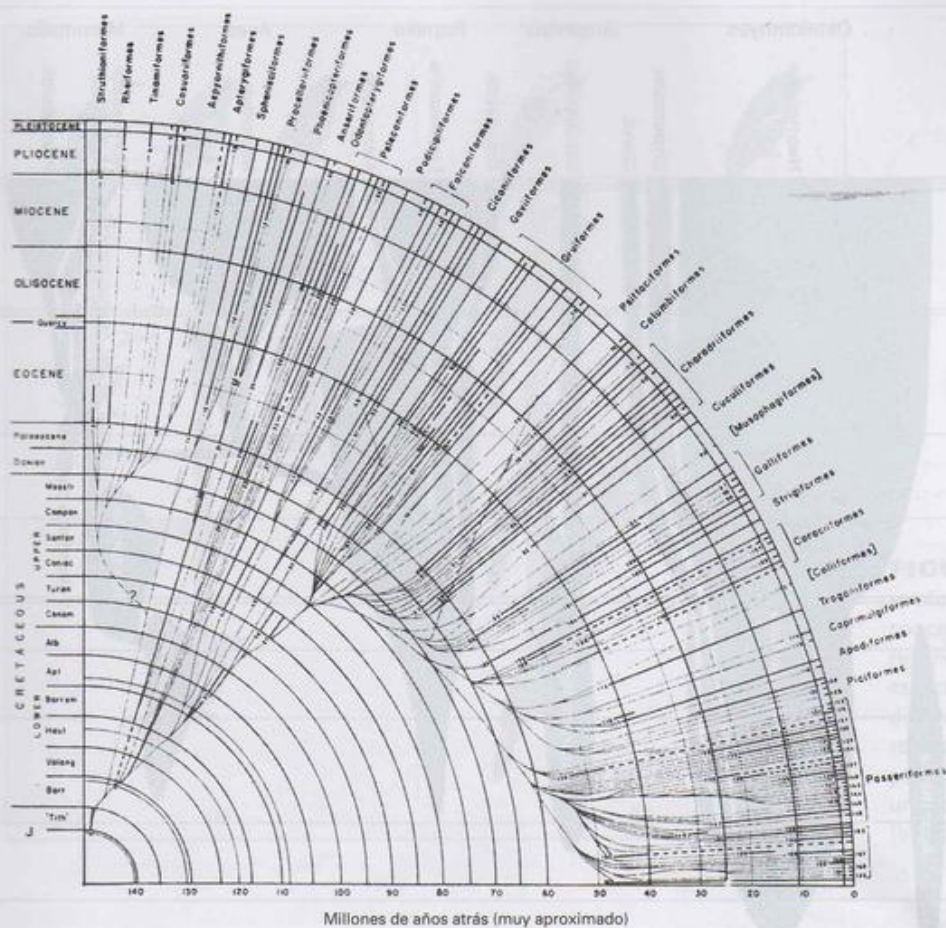
**FIGURA 1.21 Etapas en la evolución de los vertebrados.** (a) Ejemplos de un hemicordado, una larva de urocordado, un cefalocordado, una lamprea y una salamandra (de izquierda a derecha). Todas ellas son especies actuales, por lo que no son los antecesores inmediatos del grupo siguiente, como sugiere erróneamente este esquema. (b) Los antecesores reales (de A a D, respectivamente) vivieron hace millones de años y hoy están extinguidos. Los descendientes modificados que representan hoy a estas especies han heredado algunos caracteres primitivos de sus antecesores extintos, pero también han desarrollado modificaciones adicionales.

de una nueva especie. En los años 40 del siglo XX, G. G. Simpson denominó a estos largos intervalos de evolución sin cambio, interrumpidos por cortos períodos de cambio rápido, como **evolución por quantos**. Recientemente esta opinión ha vuelto a tomar fuerza, y los que comparten la idea de Simpson la llaman **equilibrio puntuado**.

### Grados y clados

Los vertebrados actuales derivan de una sucesión de antecesores distantes y difieren considerablemente de ellos. Los vertebrados modernos son portadores de los resultados colectivos





**FIGURA 1.22 Filogenia de las aves.** Este dendrograma intenta detallar las relaciones y el origen de cada uno de los grupos de las aves actuales. Aunque expresa las hipótesis de estas relaciones con detalle, el diagrama es demasiado complejo y difícil de visualizar. Además, los patrones generales resultan menos evidentes.

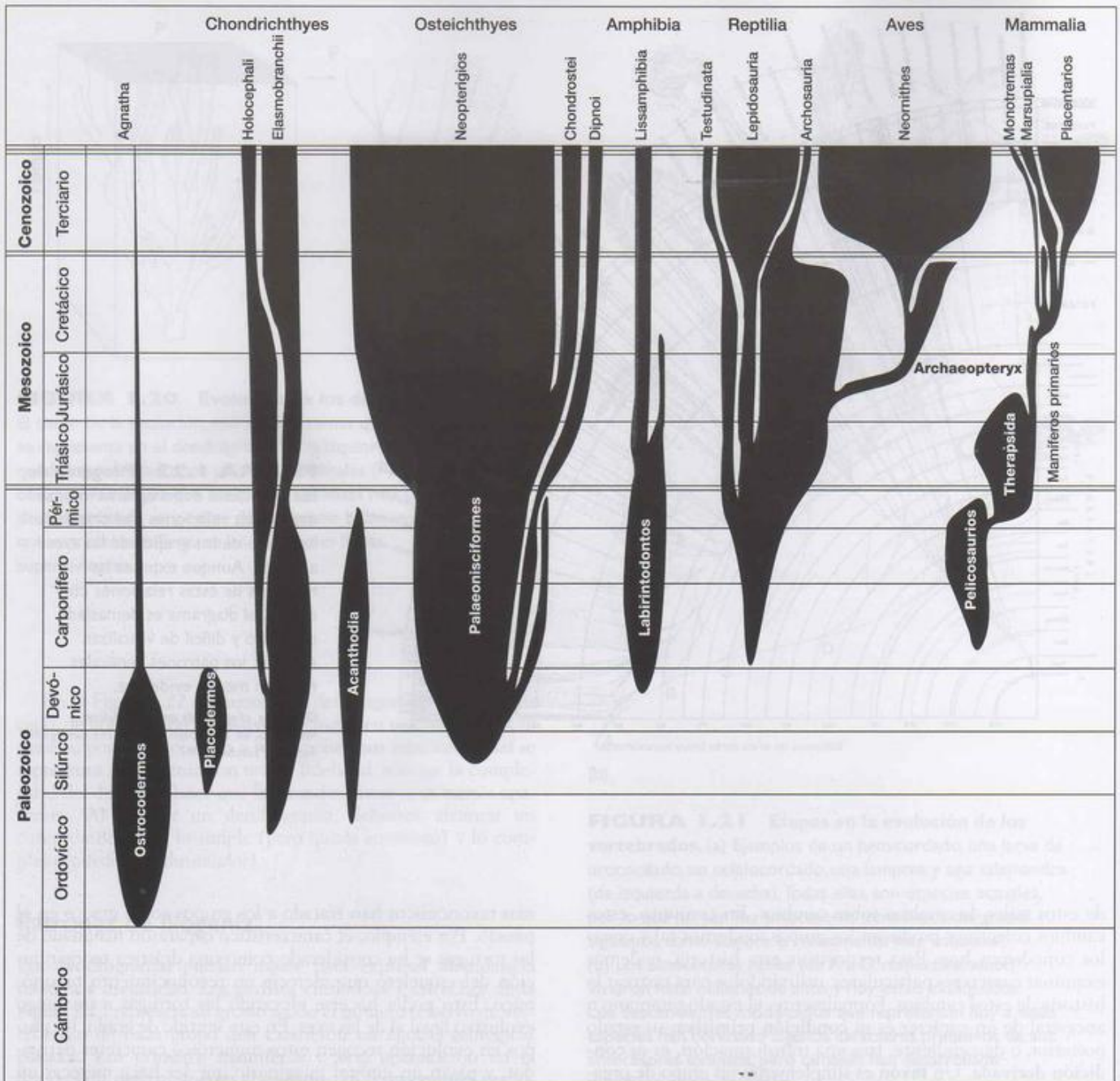
© J. Fisher, «Fossil Birds and Their Adaptive Radiation», en *The Fossil Record*, The Geological Society of London, 1967.

de estos miles de cambios sobre cambios. En conjunto, estos cambios colectivos producen los grupos modernos tal y como los conocemos hoy. Para reconstruir esta historia, podemos examinar caracteres particulares, utilizándolos para rastrear la historia de estos cambios. Formalmente, el estado temprano o ancestral de un carácter es su **condición primitiva**; su estado posterior, o descendiente, tras una transformación, es su **condición derivada**. Un **taxón** es simplemente un grupo de organismos determinado. Un taxón puede ser un **taxón natural**, que describa de forma precisa un grupo que existe en la naturaleza como resultado de un proceso evolutivo, o puede ser un **taxón artificial**, que no se corresponde con una auténtica unidad evolutiva. Un **grupo hermano** es el taxón más estrechamente relacionado con el grupo que se está estudiando. Utilizando los caracteres transformados como guía, podemos inspeccionar el patrón evolutivo de los vertebrados y, de acuerdo con ello, asignar nombres a los taxones, pero podemos hacerlos con distintos objetivos en mente.

Si un grupo de organismos presenta un gran número de peculiares caracteres derivados, podríamos reconocerlo sugiriendo que el grupo ha alcanzado un nuevo estado, etapa o grado en su organización. En un sentido tradicional, un **grado** es una expresión de la cantidad de cambio o del nivel de adaptación alcanzado por un grupo en evolución. Algunos esque-

mas taxonómicos han tratado a los grupos como grados en el pasado. Por ejemplo, el característico caparazón fusionado de las tortugas se ha considerado como una drástica reorganización del esqueleto que merecía un reconocimiento taxonómico. Esto podía hacerse elevando las tortugas a un rango evolutivo igual al de las aves. En este sentido de grado, los grupos en evolución recogen estos numerosos caracteres derivados, y pasan un umbral imaginario que les hace merecer un rango taxonómico mayor. Bajo este punto de vista, los mamíferos pueden considerarse como un grado taxonómico; lo mismo ocurre con las aves. Aunque a veces son útiles como una forma de reconocer el nivel de divergencia anatómica entre grupos, los grados pueden ser engañosos. El grupo Reptilia incluye tradicionalmente animales con escamas y un huevo con cáscara (huevo cleidoico). Pero este grado no representa un único grupo evolutivo. En cambio, el grado reptiliano ha sido alcanzado independientemente, una vez en la línea de los reptiles modernos, y otra, tempranamente, en la línea que condujo a los mamíferos. Por el contrario, hay grupos actuales que puede que no se parezcan mucho, como los cocodrilos y las aves, por ejemplo. Pero son los supervivientes de un linaje común, lo que hace que estén más relacionados entre sí que lo que lo están cada uno de ellos con los actuales reptiles. Por tanto, podríamos preferir reconocer grupos, basándonos en su





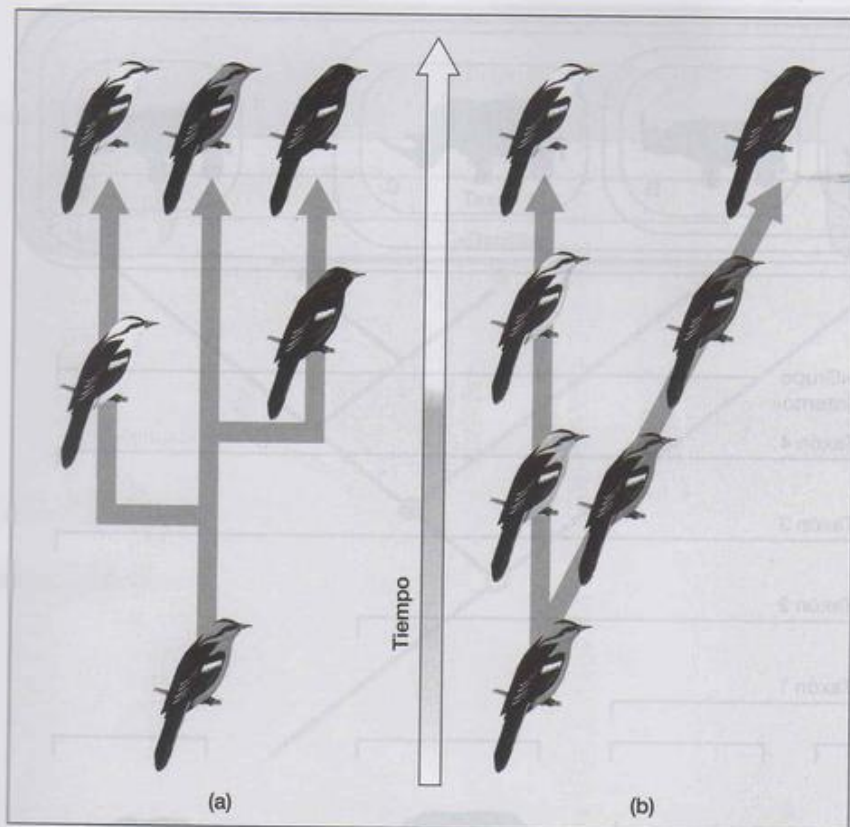
**FIGURA 1.23 Filogenia de la abundancia.** Este dendrograma intenta representar la primera aparición de cada grupo de vertebrados, las relaciones entre las clases y la abundancia relativa de cada grupo (indicada por el tamaño de cada «globo»).

genealogía en vez de únicamente en un juicio subjetivo sobre el grado de cambio.

Si los miembros de un grupo de organismos comparten un único antecesor común, podemos reconocerlo denominando el linaje en sí. Un **clado** es un linaje, es decir, todos los organismos de un linaje más el antecesor que comparten. La **sistemática tradicional** agrupa a los organismos con características similares u homólogas. La **sistemática filogenética**, más moderna, agrupa

juntos a los organismos que pertenecen al mismo clado, y por ello también se llama **cladismo**. En el cladismo, el nombre del taxón se refiere al clado, a la genealogía en sí, no necesariamente a los caracteres per se. Los clados se reconocen independientemente de la cantidad de variación anatómica dentro del taxón. En consecuencia, algunos clados pueden incluir miembros muy homogéneos en cuanto a su morfología básica (por ejemplo, aves, ofidios, ranas) o bastante heterogéneos (por ejemplo, los peces





**FIGURA 1.24** Patrones de la evolución. Un dendrograma puede concebirse para representar la aparición repentina (a) o gradual (b) de una nueva especie, como una nueva rama. Aunque los dos dendrogramas están de acuerdo en las relaciones entre las especies, muestran procesos diferentes en su evolución, a saber: un proceso rápido de evolución cuantificada (b) o un proceso evolutivo gradual (a).

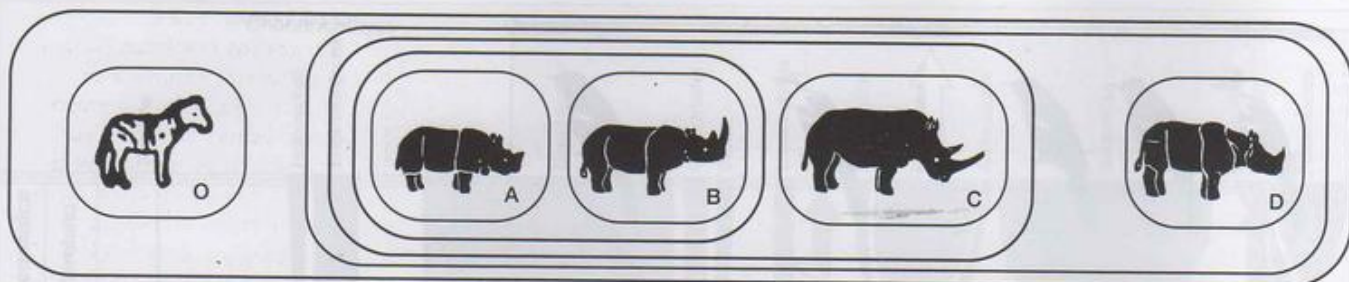
actinopterigios). La genealogía, no la variación dentro del grupo, es la base para reconocer un clado. El dendrograma que ilustra esta genealogía es un **cladograma**, una hipótesis sobre los linajes y sus relaciones evolutivas. La ventaja de estos cladogramas es la claridad y facilidad con que pueden ser criticados. Una desventaja práctica es la rapidez con que un cladograma puede ser sustituido por un nuevo cladograma, lo que nos deja con nombres abandonados de taxones remplazados con nombres nuevos para hipótesis de parentesco más recientes. Las transformaciones de caracteres tienen un papel central en la producción de cladogramas. En particular, los caracteres derivados son los más importantes.

Las relaciones entre los grupos se reconocen sobre la base de los caracteres derivados. Cuantos más caracteres derivados comparten dos grupos, más probable es que estén estrechamente relacionados. El conjunto de taxones en cuyo examen estamos interesados es nuestro **grupo interno**; el **grupo externo** es uno cercano, pero que no forma parte de este conjunto, y que se utiliza como referencia. En particular, el grupo externo nos ayuda a tomar decisiones sobre qué estado de un carácter representa la condición derivada. El grupo hermano es el primer grupo externo que debemos estudiar, porque es el más estrechamente relacionado. Pero también debemos establecer comparaciones sucesivas con un segundo o un tercer grupo externo, de relación más distante. A menudo, en este punto, los fósiles pueden tener un importante papel de referencia para que podamos decidir mejor los estados primitivos y derivados de un carácter. Una vez determinado el grado de caracteres derivados compartidos, podemos representar asociaciones en un diagrama de

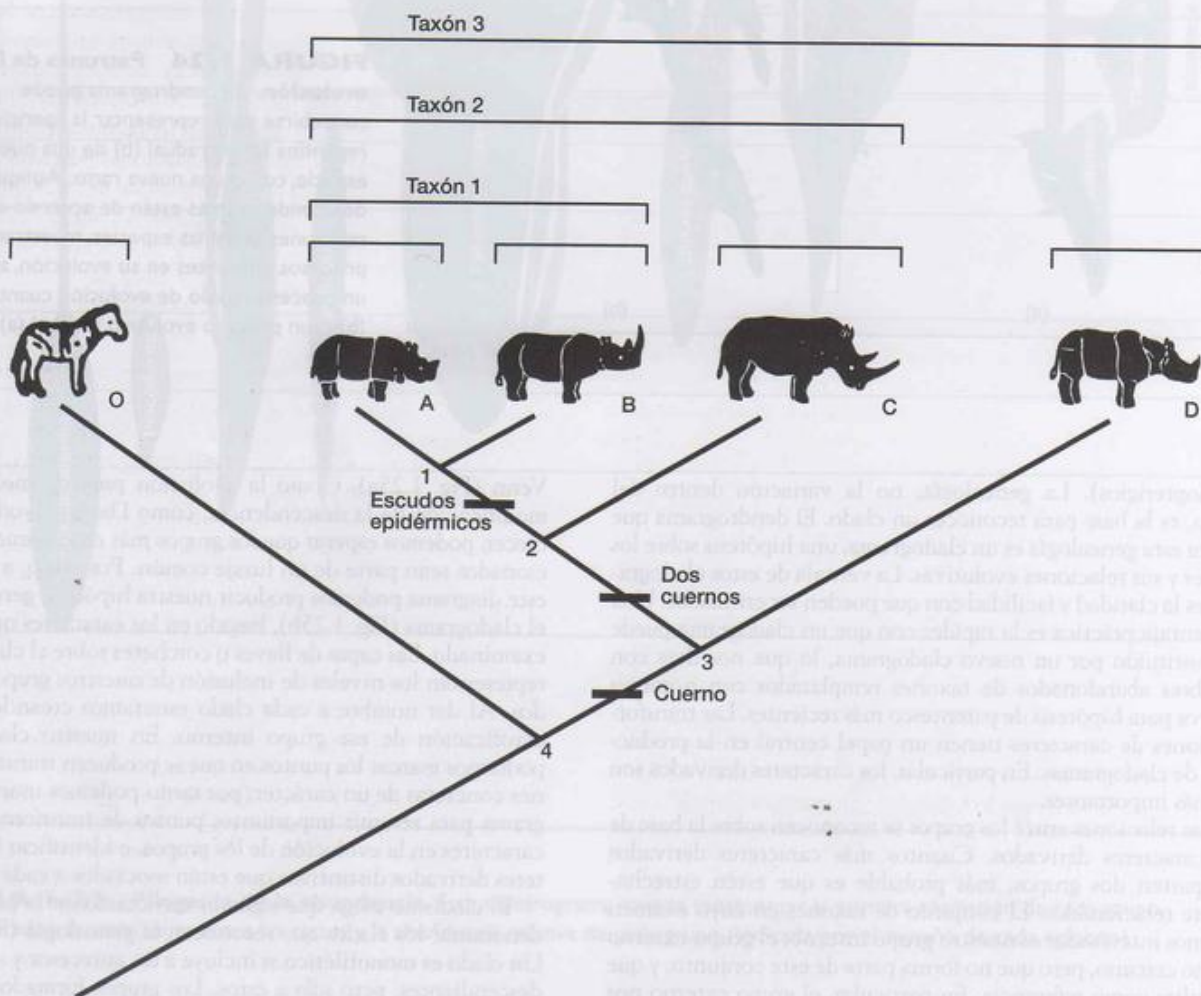
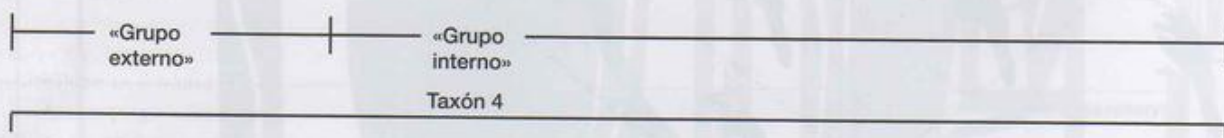
Venn (Fig. 1.25a). Como la evolución procede mediante la modificación de la descendencia, como Darwin ayudó a establecer, podemos esperar que los grupos más cercanamente relacionados sean parte de un linaje común. Por tanto, a partir de este diagrama podemos producir nuestra hipótesis genealógica, el cladograma (Fig. 1.25b), basado en los caracteres que hemos examinado. Las capas de llaves o corchetes sobre el cladograma representan los niveles de inclusión de nuestros grupos en clados. Al dar nombre a cada clado estaríamos creando nuestra clasificación de ese grupo interno. En nuestro cladograma, podremos marcar los puntos en que se producen transformaciones concretas de un carácter; por tanto podemos usar el cladograma para resumir importantes puntos de transformación de caracteres en la evolución de los grupos, e identificar los caracteres derivados distintivos que están asociados a cada clado.

El cladismo exige que sigamos estrictamente la práctica de denominar los clados que reconocen la genealogía (Fig. 1.26). Un clado es **monofilético** si incluye a un antecesor y a *todos* sus descendientes, pero *sólo* a éstos. Los grupos formados sobre la base de caracteres no homólogos son **polifiléticos**. Si reunimos aves y mamíferos porque interpretamos erróneamente su fisiología endotérmica (la «sangre caliente») como resultado de una ascendencia común, podríamos formar un grupo artificial y polifilético. Los grupos que reúnen un antecesor común con algunos, pero no todos, de sus descendientes, se llaman **parafiléticos**, lo que puede pasar con algunas definiciones tradicionales del taxón Reptilia. Los reptiles modernos y las aves derivan de un antecesor común. Si las aves se dejan fuera del clado que representa este linaje común, lo que queda resulta ser un taxón





(a)

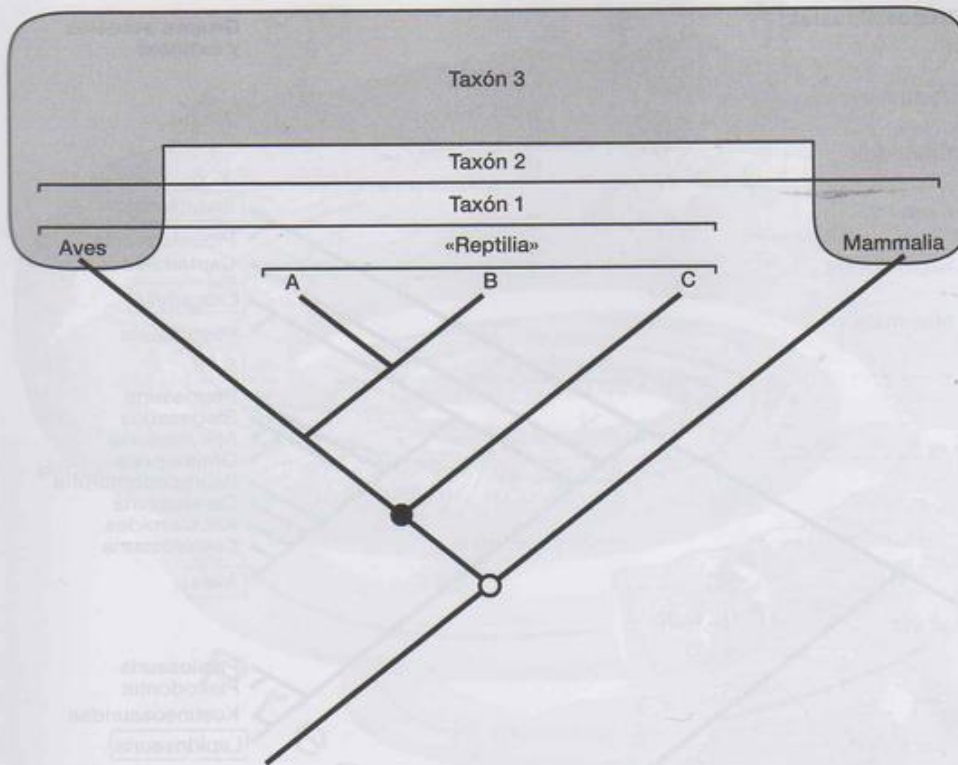


(b)

**FIGURA 1.25 Clasificación.** (a) Los diagramas de Venn colocan a los individuos en cajas de relación sucesiva. Los individuos de la misma especie son los más estrechamente relacionados, y se colocan juntos en el grupo más pequeño: A, B, C, D y O. Si las especies A y B comparten más caracteres derivados y exclusivos que con otras, entonces las colocaremos en un grupo común y así sucesivamente, expandiendo nuestro diagrama hasta incluir a los de relaciones más lejanas. (b) La genealogía de estas especies puede expresarse en el diagrama ramificado, en el que las llaves o corchetes representan clados sucesivos de descendencia común. El punto de ramificación es el nodo, y la distancia entre nodos, el internodo. El taxón 2 incluye el clado de las especies A, B y C, además de su antecesor común 2, representado en el nodo, y así sucesivamente. Para hacer la genealogía más familiar, cada taxón debería llevar un nombre. Por ejemplo, el taxón 3 podría llamarse «Rhinocerotidae». Para hacer la genealogía incluso más útil, podemos identificar en los internodos algunas de las muchas transformaciones de caracteres que tuvieron lugar. Por ejemplo, el cuerno aparece por primera vez entre los nodos 4 y 3; un segundo cuerno entre los nodos 3 y 2; los gruesos escudos de piel entre los nodos 2 y 1.

(b) Modificado de *Classification*, British Museum (Natural History).





**FIGURA 1.26**  
**Conceptos cladistas.** Los grupos monofiléticos incluyen a un antecesor y a todos sus grupos descendientes. El taxón 1 es monofilético porque incluye al antecesor común (círculo negro en el nodo) más todos sus descendientes (grupos A, B, C y las Aves). Sin embargo, «Reptilia» es parafilético, un grupo artificial que excluye las aves, uno de los descendientes del antecesor que comparten los grupos A, B y C. El taxón 3 es polifilético, también un grupo artificial, porque coloca a las Aves y a los Mammalia (mamíferos) juntos por la idea errónea de que su homeotermia es un carácter homólogo. El taxón 2 (Amniota) también es monofilético porque reúne todos los grupos que descienden del mismo antecesor común (círculo blanco en el nodo).

parafilético. Si se utilizan grupos parafiléticos por conveniencia, los nombres se colocan generalmente entre interrogaciones para señalar la composición antinatural del grupo. Tanto los taxones polifiléticos como los parafiléticos son taxones artificiales. No reflejan el curso completo y real de la evolución en un linaje común. Además, con el cladismo se descubre un segundo significado del término *grado*. Aquí, grado es sinónimo de grupo parafilético. Cuando tratemos grupos específicos de vertebrados en el Capítulo 3, volveremos a encontrar este asunto de forma directa.

Al producir hipótesis de relaciones explícitas y ordenadas, los cladogramas se han convertido en parte del lenguaje moderno del análisis evolutivo. Pero la solidez de estos ordenados cladogramas no debe hacer sombra a la frondosidad de los patrones evolutivos que representan. Si por razones de conveniencia o por no ser completo su registro se prescinde de los fósiles, un cladograma basado solamente en taxones actuales puede ser bastante estéril (Fig. 1.27a). Esto no sugiere que las aves modernas evolucionaron a partir de los cocodrilos (o los cocodrilos de las aves), sino sólo que entre los taxones actuales, las aves están más estrechamente relacionadas con los cocodrilos que con cualquier otro grupo. Al añadir solamente algunos de los taxones fósiles (Fig. 1.27b) queda claro que el cladograma puede crecer para reflejar mejor la riqueza y diversidad real de la evolución en estos grupos de vertebrados.

Los estudiantes deben reconocer los cladogramas como resúmenes de información sobre el curso de la evolución de los vertebrados. Pero los estudiantes deben darse cuenta de que los dendrogramas también contienen, incluso inadvertidamente, expresiones ocultas de preferencias intelectuales y gustos personales. Los dendrogramas son instrumentos prácticos diseñados para ilustrar un propósito, lo que a veces, requiere esquemas complicados, y otras veces con unas simples ramas en un árbol filogenético quedan satisfechos nuestros propósitos.

## Paleontología

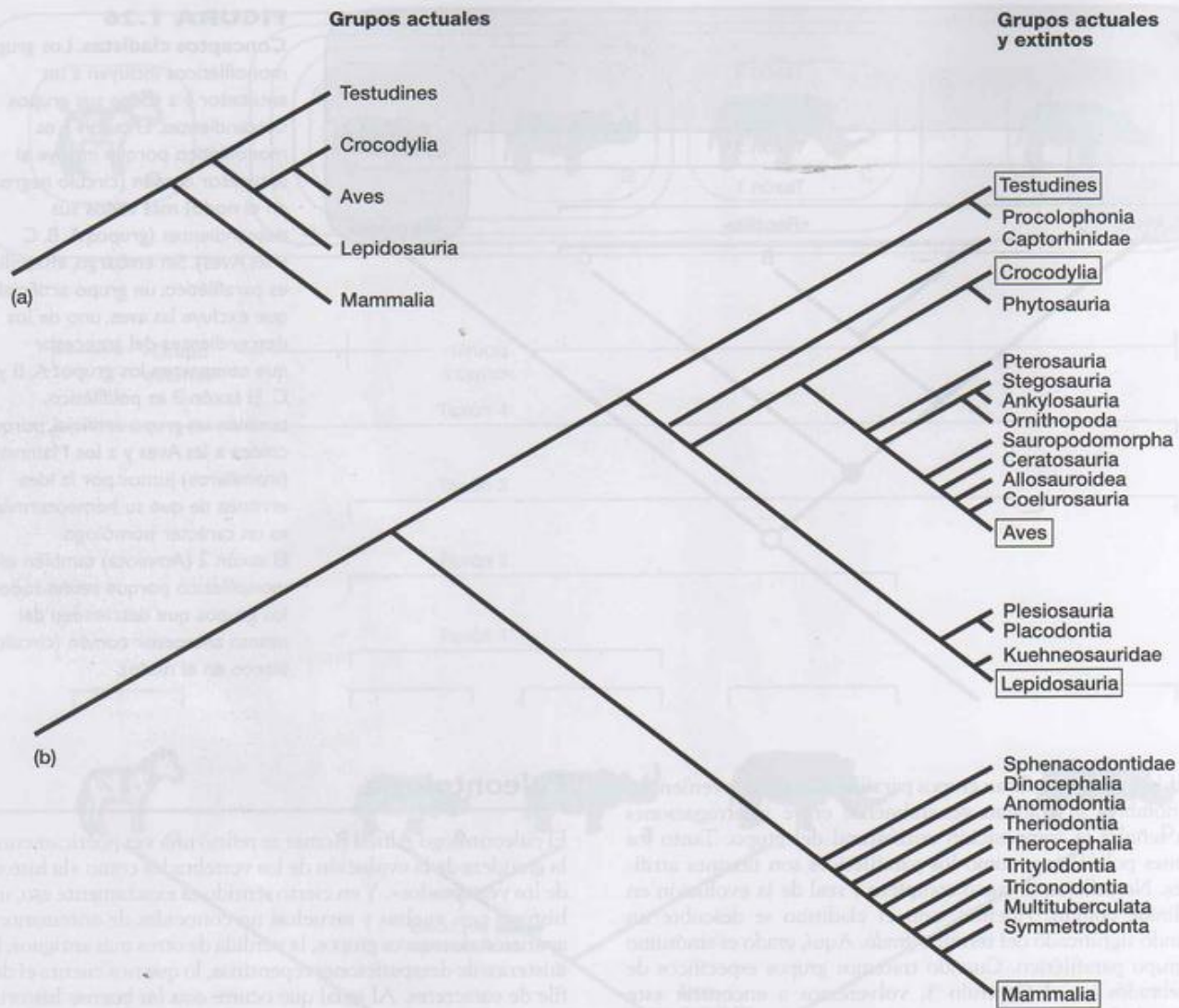
El paleontólogo Alfred Romer se refirió una vez poéticamente a la grandeza de la evolución de los vertebrados como «la historia de los vertebrados». Y en cierto sentido es exactamente eso, una historia con vueltas y revueltas no conocidas de antemano: la aparición de nuevos grupos, la pérdida de otros más antiguos, los misterios de desapariciones repentinas, lo que nos cuenta el desfile de caracteres. Al igual que ocurre con las buenas historias, cuando se termina, conocemos mejor los caracteres, y al ser nosotros mismos parte de esa historia, también llegaremos a conocernos un poco mejor. La historia de los vertebrados se despliega a lo largo de 500 millones de años, un lapso de tiempo casi inimaginable (Fig. 1.28). Para ayudarnos a aprehender esta inmensidad temporal, recurrimos a la paleontología, la disciplina dedicada a los sucesos del pasado remoto.

La historia de los vertebrados está contada parcialmente desde la tumba, porque de todas las especies que han existido, la mayoría han desaparecido. El biólogo evolutivo y paleontólogo G. G. Simpson estimó una vez que de todas las especies que habían evolucionado, aproximadamente el 99.9% se habían extinguido actualmente. De forma que en esta historia de la vida sobre la Tierra, la mayoría de los personajes han muerto. Lo que nos queda son sus restos y lo que éstos nos pueden decir de la estructura y la antigua historia de los vertebrados.

## Fosilización y fósiles

Cuando pensamos en vertebrados fósiles probablemente nos imaginamos huesos y dientes, las partes más duras del cuerpo, que mejor pudieron resistir los procesos destructores que siguen a la muerte y al enterramiento. Ciertamente, la mayoría de los vertebrados fósiles se conocen por sus esqueletos y su dentición. De hecho, algunas especies extintas de mamíferos se han esta-





**FIGURA 1.27 Grupos actuales y extintos.** (a) El cladograma de los grupos actuales de amniotas muestra claramente la estrecha relación entre las aves (*Aves*) y los cocodrilos (*Crocodylia*), pero no debe sugerir que los grupos modernos derivan directamente unos de otros. (b) Al añadir los grupos extintos, se ilustra la riqueza de las asociaciones históricas a través de las cuales se traza la evolución de los grupos modernos (recuadrados) desde sus antecesores comunes. Los fósiles, cuando se incorporan al análisis, también ayudan a determinar los estados primitivos y derivados de los caracteres, y por tanto contribuyen a mejorar nuestra capacidad de formar grupos basados en caracteres derivados compartidos.

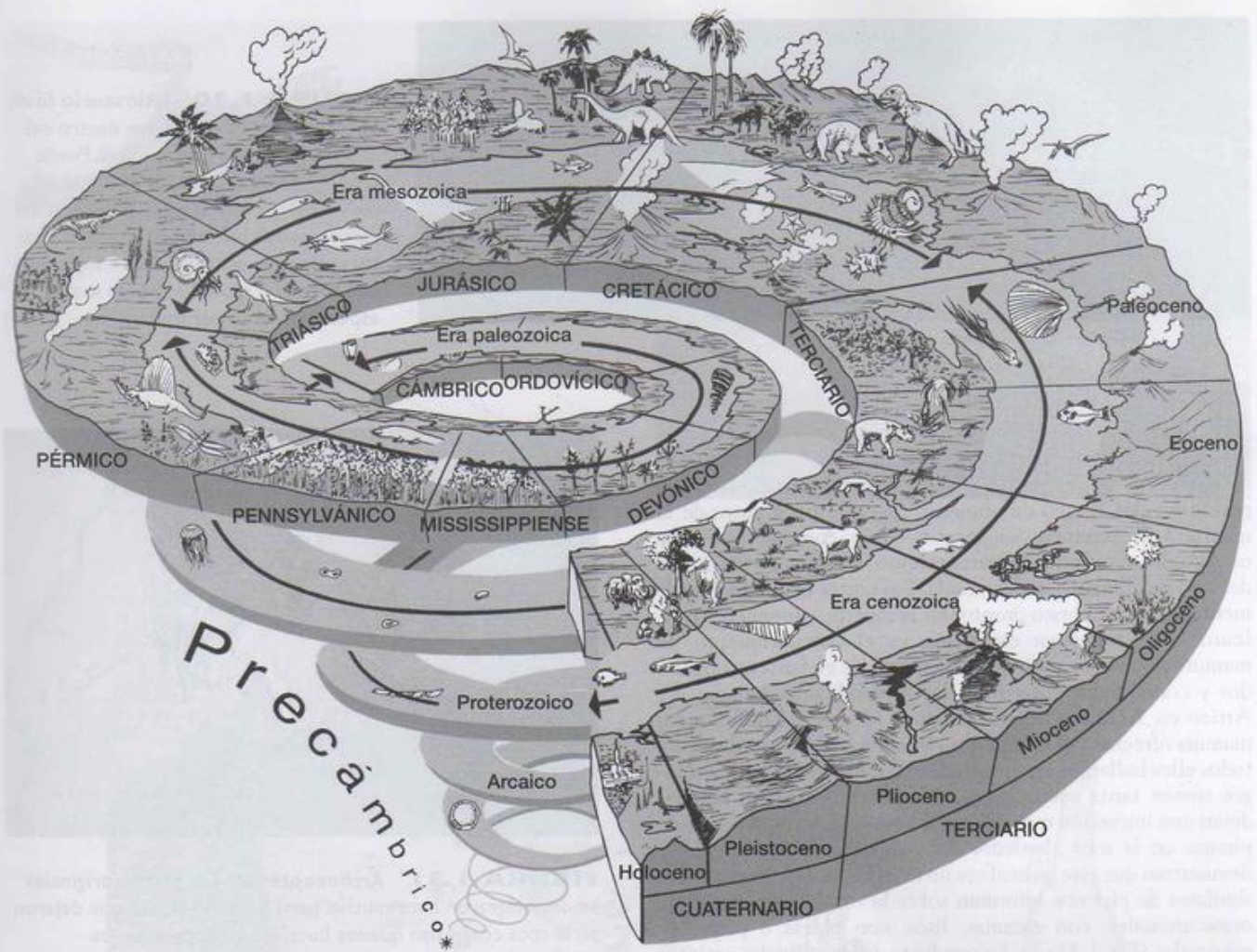
Modificado de A. B. Smith.

blecido sobre la base de unos pocos dientes, los únicos restos que nos han llegado. El compuesto de fosfato cálcico que forma los huesos y los dientes es un mineral que generalmente se conserva indefinidamente, con muy pocos cambios en estructura y composición. Si el agua subterránea se filtra a través de huesos que yacen en suelo o roca, a lo largo del tiempo, otros minerales como calcita o sílice pueden depositarse en los diminutos espacios del hueso para añadirse a él y endurecerlo.

Sin embargo, los fósiles son algo más que huesos y dientes. Ocasionalmente, otros productos de los vertebrados fosilizan, como los huevos. Si en su interior se conservan los delicados huesos juveniles, podemos identificarlos, y con ellos el grupo a que pertenecen (Fig. 1.29). Esto nos revela algo más que la mera

estructura de la especie; nos dice algo sobre su biología reproductiva. El reciente descubrimiento en Montana de grupos de huevos fósiles pertenecientes a dinosaurios de pico de pato atestiguan el tipo de reproducción de esta especie, pero concurren una serie de circunstancias que tienen implicaciones adicionales. Los grupos de huevos estaban cerca unos de otros, aproximadamente a la distancia de dos cuerpos adultos, lo que sugiere que la zona era una colonia de cría. El análisis de los sedimentos rocosos en que fueron encontrados indica que estaban en una isla en medio de un curso de agua procedente de las cercanas Montañas Rocosas. En el mismo lugar aparecieron huesos de dinosaurios de pico de pato de distintos tamaños, y por tanto de diferentes edades. Esto sólo pudo ocurrir si los jóvenes per-





Hace 4 600 millones de años

**FIGURA 1.28** Tiempo geológico. La acumulación de gases cósmicos por fuerzas gravitatorias creó la Tierra hace unos 4 600 millones de años. La vida no fue todavía ni abundante ni complicada hasta el período Cámbrico, hace aproximadamente 542 millones de años, cuando aparecieron los primeros vertebrados.

Fuente: Publicación del Servicio Geológico de los Estados Unidos, *Tiempo Geológico*.

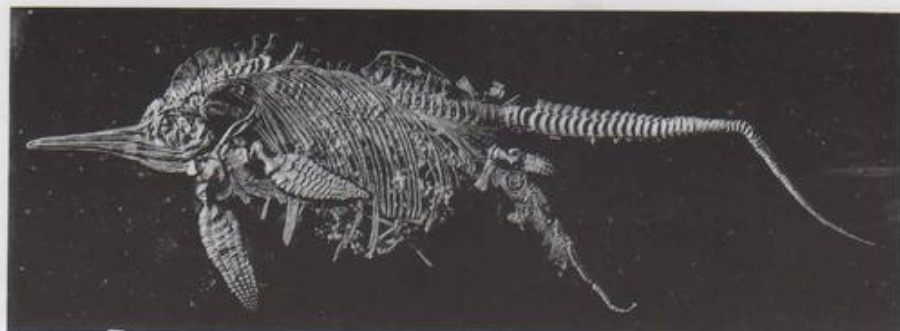


**FIGURA 1.29** Huevos fósiles. El examen de los huesos fetales en el interior de estos huevos revela que se trata de *Protoceratops*, un dinosaurio del Cretácico que vivió en lo que hoy es Mongolia.

manecían cerca del nido hasta su total desarrollo. Puede que los padres incluso trajeran comida para alimentar a los recién nacidos. Para esta especie de dinosaurio de pico de pato, el panorama que aparece no es el de un reptil despreocupado, que pone sus huevos y los abandona. En vez de ello, este reptil parece que cuidó con esmero de su prole y desarrolló una conducta social de apoyo. El aporte de comida, la protección y enseñanza de la prole y el mantenimiento de la pareja resultan sugeridos por los fósiles.

Un fósil marino de un ictiosaurio, un reptil con aspecto de delfín, fue recuperado de rocas calizas que datan de hace 175 millones de años (Fig. 1.30). Este ejemplar adulto parece ser una hembra que fosilizó en el acto de dar a luz. Varios pequeños esqueletos (jóvenes) se han conservado con su cuerpo, uno emergiendo aparentemente por el canal del parto y otro, ya nacido, a su lado (Fig. 1.30). Si esto representa un «parto fósil», entonces los ictiosaurios, a diferencia de los demás reptiles, daban a luz a crías vivas totalmente funcionales, como los delfines actuales.





**FIGURA 1.30** Ictiosaurio fósil.

Se ven pequeños esqueletos dentro del cuerpo del adulto y cerca de él. Puede tratarse de un nacimiento fósil, con un recién nacido (fuera), uno en el canal del parto y varios más aún en el útero. Estas excepcionales conservaciones sugieren que el patrón reproductivo de esta especie era el viviparismo.

A veces, los fósiles conservan algo más que sus partes duras. Si se descubre el esqueleto completo de un animal, el análisis microscópico de la región ocupada en vida por el estómago podría revelar el tipo de alimento ingerido poco antes de la muerte. Los excrementos a veces fosilizan. Aunque puede que no sepamos a qué animal pertenecieron, sí podemos tener idea del tipo de alimento que se comía. Las partes blandas generalmente se descomponen pronto tras la muerte, y raramente fosilizan. Una dramática excepción es el descubrimiento de mamuts completos, parientes lejanos de los elefantes, congelados y conservados enteros en las profundidades heladas del Ártico en Alaska y Siberia. Cuando se desenterraron, estos mamuts ofrecían pelo, músculos, vísceras y alimento digerido, todos ellos hallazgos excepcionales. Raramente los paleontólogos tienen tanta suerte. Ocasionalmente, las partes blandas dejan una impresión o molde en el terreno. Las impresiones de plumas en la roca alrededor del esqueleto de *Archaeopteryx* demuestran que este animal era un ave (Fig. 1.31). Impresiones similares de piel nos informan sobre la textura superficial de otros animales: con escamas, lisos, con placas o pequeños tubérculos (Fig. 1.32a,b). La conducta de los animales extintos puede a veces deducirse de sus esqueletos fósiles. Se han encontrado esqueletos casi completos de serpientes fósiles en rocas de hace 32 millones de años. Estos grupos naturales parecen representar, como en muchas especies actuales, una conducta social de preparación de la hibernación durante la estación fría. Otros comportamientos, o al menos patrones de locomoción, pueden deducirse de las huellas (Fig. 1.33). El tamaño y la forma de las huellas, junto con nuestro conocimiento de los animales de la época, nos dan una buena idea de quién las dejó. Con los rastros de dinosaurios ha sido posible estimar la velocidad de estos animales cuando dejaron sus huellas. Cenizas volcánicas de tres millones y medio de años de antigüedad conservan las pisadas de los antecesores del hombre. Descubiertas en la actual Tanzania por Mary Leakey, estas huellas son de un individuo grande, de otro más pequeño, y de otro aún menor que caminaba sobre los pasos del primero. Estas huellas humanas confirman lo que se había deducido de los esqueletos, es decir, que nuestros ancestros hace tres millones de años caminaban erguidos sobre dos piernas.

### Recuperación y restauración

Los paleontólogos y los artistas combinan sus talentos para recrear a los animales extintos tal como fueron en vida. Los restos de animales muertos hace mucho tiempo proporcionan material a partir del cual se reconstruye la anatomía. Después de



**FIGURA 1.31** *Archaeopteryx*. Las plumas originales se desintegraron hace mucho, pero las impresiones que dejaron en la roca confirman que los huesos asociados eran los de un ave.

tanto tiempo enterrado, incluso el hueso mineralizado resulta frágil. Si los blandos sedimentos originales alrededor del hueso se han endurecido y formado rocas, deben ser debastados o cortados para dejar expuesto el hueso fósil que encierran. Punzones y cincelos ayudan a exponer la superficie superior y los laterales del hueso, que se envuelve en yeso o masilla protector y se deja endurecer (Fig. 1.34). Después de esto, se expone el resto del hueso y se extiende la envuelta de yeso hasta rodearlo por completo. Los huesos frágiles se envían al laboratorio con su soporte de yeso. Una vez allí, se quita el yeso y el resto de roca. Antes se usaban finas agujas para eliminar la roca y liberar el fósil, pero actualmente se recurre a chorros de arena fina aplicados con una boquilla del tamaño de un lápiz.

La fiabilidad de una versión restaurada de un fósil reside fundamentalmente en las pruebas fósiles directas y en el conocimiento de sus parientes actuales, que indirectamente indican la posible biología de la especie (Fig. 1.35). El tamaño y las proporciones corporales se deducen fácilmente del esqueleto. Las marcas que dejan los músculos sobre los huesos ayudan a determinar cómo trabajaban tales músculos. Cuando se añade esto al esqueleto, tenemos una idea de la forma corporal. El tipo general de alimentación, herbívora o carnívora, está sugerida por el





(a)

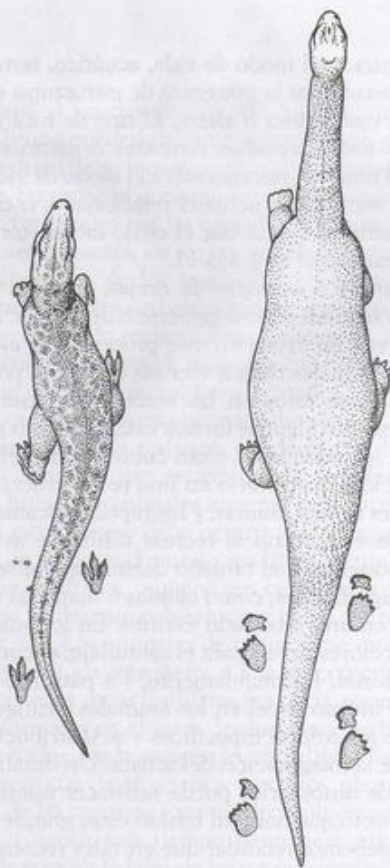


(b)

**FIGURA I.32 Momificación.** (a) Cadáver momificado fósil del dinosaurio de pico de pato *Anatosaurus*. (b) El detalle muestra la textura de la piel.



(a)



(b)

**FIGURA I.33 Huellas de dinosaurio.** (a) Las huellas, de finales del Jurásico, se hicieron en arena blanda que después se endureció para formar roca. Hay dos juegos presentes (b): las huellas grandes de un saurópodo y las más pequeñas, de tres dedos, de un carnosaurio, un dinosaurio carnívoro bípedo.





(a)



(b)

**FIGURA 1.34** Excavaciones de fósiles en Wyoming. (a) Huesos de dinosaurio parcialmente expuestos. El grupo de trabajo prepara el lugar y anota la localización de cada parte excavada. (b) Este fémur de *Triceratops* está envuelto en una funda de plástico para impedir la desintegración o los daños durante el transporte hasta el museo.

Fotos cortesía del Dr. David Taylor, Director ejecutivo, NW Museum of Natural History, Portland, Oregón.

tipo de dientes; y el modo de vida, acuático, terrestre o aéreo, está determinado por la presencia de estructuras especializadas como uñas, cascos, alas o aletas. El tipo de roca del que se ha obtenido el fósil (depósitos terrestres o marinos, pantanos o zonas secas) también informa sobre el modo de vida. La comparación con vertebrados actuales relacionados o con estructura similar contribuye a dilucidar el estilo locomotor y las necesidades ambientales (Fig. 1.35a-c).

La presencia o ausencia de orejas, trompa, nariz, pelo y otras partes blandas debe suponerse o deducirse. Los parientes actuales sirven de ayuda en este proceso. Por ejemplo, todos los roedores actuales tienen vibrisas o bigotes, por lo que bien pueden incluirse éstos en las reconstrucciones de roedores extintos. Excepto algunas formas excavadoras o acorazadas, la mayoría de los mamíferos están cubiertos de pelo, por lo que es bastante lógico utilizarlo en una reconstrucción. Todas las aves actuales tienen plumas, y los reptiles escamas, y es lógico incluir estas estructuras al recrear fósiles de aves o reptiles, aunque la longitud o el tamaño deban suponerse. Los colores y diseños superficiales, como bandas o manchas no se conservan nunca en un vertebrado extinto. En los animales de hoy en día, los colores sirven para el camuflaje, el cortejo o la conducta territorial. Razonablemente, los patrones de superficie tendrían el mismo papel en los animales extinguidos, pero la elección de los colores específicos y su distribución deben ser producto de la imaginación del artista. Un dinámico mural de una pelea de dinosaurios puede satisfacer nuestra curiosidad sobre el aspecto que habrían tenido estos grandes animales en vida, pero debemos recordar que en tales reconstrucciones la interpretación humana se interpone entre los restos óseos reales y el espectacular resultado.

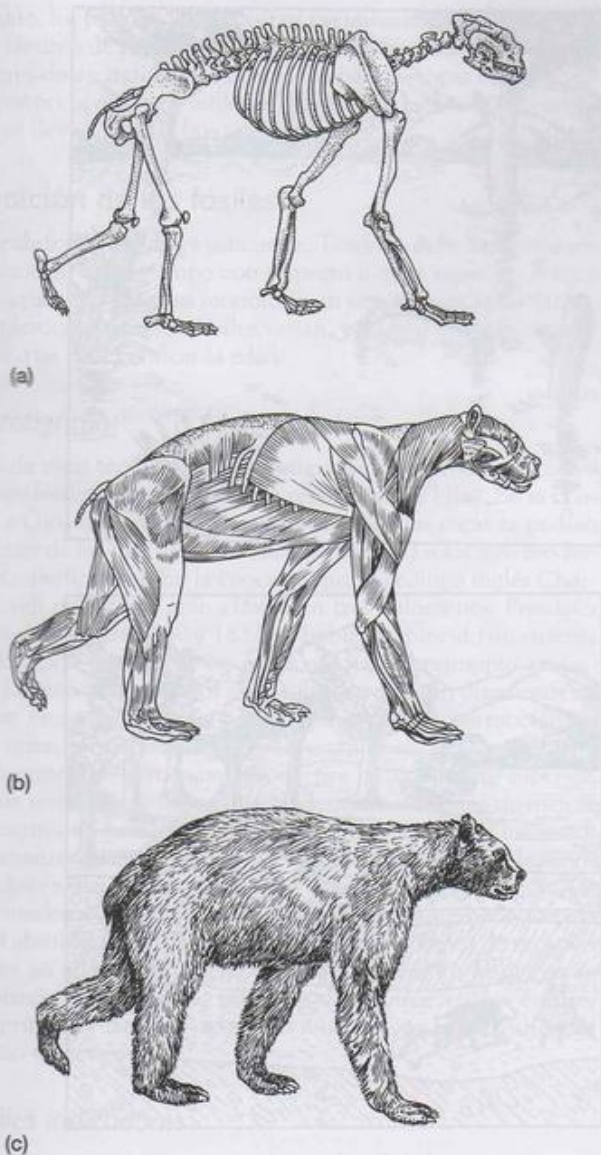
Los nuevos hallazgos fósiles, especialmente de esqueletos más completos, mejoran las evidencias sobre las que construimos una visión de los vertebrados extintos. Sin embargo, a veces surgen opiniones nuevas sobre restos ya conocidos, procedentes de la reconsideración de los supuestos sobre los

que se basó la descripción original. Así ha ocurrido con la reciente reconsideración de los dinosaurios. Sus estructuras, su tamaño y su éxito nos hacen considerarlos hoy como vertebrados activos de sangre caliente, con un estilo de vida más parecido al de los mamíferos y aves que al de los lagartos y tortugas actuales. Los nuevos descubrimientos fósiles nos hacen pensar, pero el principal cambio en la forma en que los artistas y los paleontólogos reconstruyen los dinosaurios refleja la intención de interpretarlos como activos vertebrados terrestres del Mesozoico.

La reconstrucción de fósiles humanos ha seguido tanto una moda como nuevos descubrimientos. Cuando se desenterraron por primera vez a finales del siglo XIX, los huesos de Neanderthal fueron tomados por los de un individuo concreto, un soldado cosaco de las guerras napoleónicas muerto unas décadas antes. Al principio del siglo XX se representaba cargado de hombros, cejudo y con aire poco despierto. Los neanderthales se reconsideraron como una raza aparte del *Homo sapiens* moderno, y las reconstrucciones reflejaron este punto de vista. Hoy en día los neanderthales se clasifican de nuevo como una especie humana, *Homo sapiens neanderthalensis*. Se ha llegado a decir que, afeitado y vestido, un neanderthal podría pasearse por las calles de Nueva York sin merecer una mirada ni una ceja levantada. Puede que fuera así en Nueva York, pero esta nueva «elevación» de los neanderthales a un estatus moderno se ha inspirado en las reconstrucciones de artistas actuales que tienden a humanizar esta especie.

La cuestión es no despreciar a los que se equivocan o siguen una tendencia de moda, sino reconocer que cualquier reconstrucción de un fósil está desviada por la interpretación de la propia evidencia de los restos en sí. La reconstrucción de la vida en la Tierra se perfecciona con nuevos descubrimientos fósiles así como con un mejor conocimiento de la biología animal básica. Cuanto mejor conozcamos las funciones y la fisiología de los animales, mejores serán nuestras decisiones al dotar de «vida» a los restos fósiles. Merecen la pena los riesgos





**FIGURA 1.35** Reconstrucción de un animal extinto.

(a) El esqueleto del extinto oso chato, *Arctodus simus*, colocado en una postura natural. (b) Las marcas que las uniones musculares dejan en los huesos y el conocimiento de la anatomía muscular general de los osos actuales permite a los paleontólogos restaurar la musculatura y, por tanto, la forma básica del cuerpo. (c) El pelo añadido a la superficie completa el cuadro y nos da una idea del aspecto que tuvo este oso en su hábitat de Alaska hace 20 000 años.

y los errores al recrear criaturas del pasado, porque, al hacerlo, recuperamos el testimonio que tienen que contarnos sobre la vida en la Tierra.

### Del animal al fósil

La probabilidad de que un animal fosilice tras su muerte es extremadamente remota. En la cadena alimentaria hay dema-

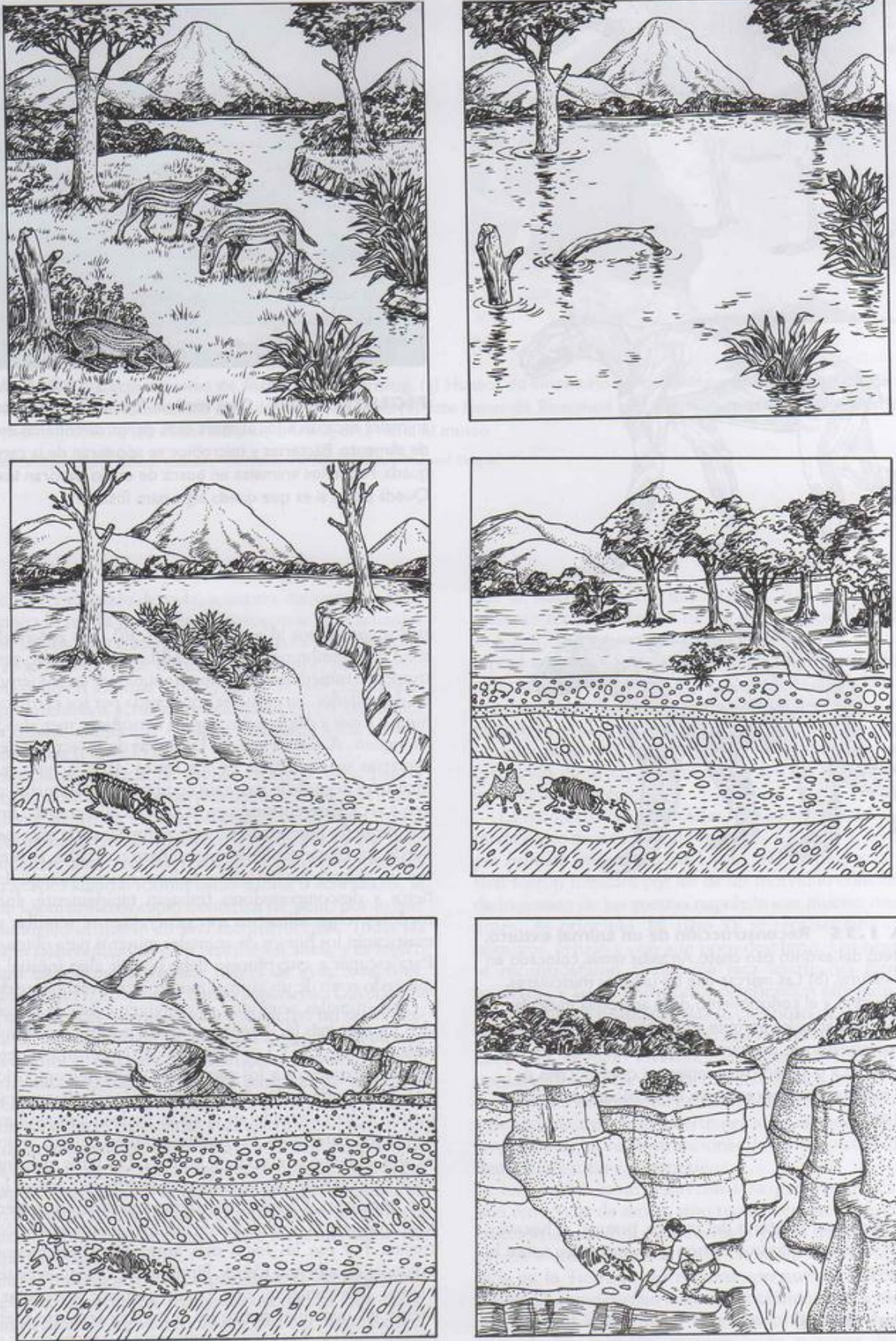


**FIGURA 1.36** Casi fósiles. Tras la muerte, pocos animales escapan a los atentos ojos de los carroñeros en busca de alimento. Bacterias y microbios se apoderan de la carne que queda. Pequeños animales en busca de calcio devoran los huesos. Queda poco, si es que queda algo, para fosilizar.

siados carroñeros al acecho (Fig. 1.36). Las enfermedades, la edad o la hambruna pueden debilitar a un animal, pero el instrumento inmediato de su muerte suele ser un invierno crudo o un depredador. Su carne es consumida por los carnívoros, y sus huesos rotos y dispersados por los carroñeros merodeadores que les siguen. A menor escala, las larvas de insectos y después las bacterias se alimentan de los restos. Paso a paso, el animal muerto es degradado hasta sus componentes químicos, que vuelven a reciclarse entrando en la cadena alimentaria. En un bosque pequeño mueren cientos de animales cada año, pero como puede atestiguar cualquier montañero o cazador, es raro encontrar un animal que haya muerto hace mucho tiempo. Los carroñeros y descomponedores trabajan rápidamente. Incluso los roedores, cuyo alimento son generalmente semillas y follaje, masticarán los huesos de animales muertos para obtener calcio. Para escapar a este proceso debe ocurrir algo inusual antes de que todo resto de un animal muerto sea literalmente devorado.

Los animales acuáticos, o que viven cerca de la costa, pueden resultar más fácilmente cubiertos por barro o arena cuando mueren (Fig. 1.37). Los animales de tierra firme mueren sobre el suelo, expuestos a los carroñeros y a la descomposición; por ello, la mayoría de las rocas fosilíferas (es decir, rocas sedimentarias) se han formado en el agua. Incluso aunque hayan quedado bien enterrados, los huesos están en peligro. Bajo presión y calor, el fango se convierte en roca. Los giros, plegamientos y asentamientos de las capas de roca pueden pulverizar los fósiles que encierran. Cuanto más tiempo permanece enterrado un fósil, mayor es la posibilidad de que los sucesos tectónicos lo destruyan. Por eso las rocas más antiguas tienen menos probabilidades de albergar fósiles. Finalmente, el fósil debe ser descubierto. Teóricamente, uno puede empezar a excavar simplemente en cualquier punto de la corteza terrestre y encontrar rocas fosilíferas. Las excavaciones para la construcción de carreteras o edificios a veces desentierran fósiles. Generalmente un método «free lance» como éste es demasiado azaroso y caro. En





**FIGURA 1.37** Haciendo fósiles. Los restos de animales extintos que persisten han escapado al apetito de carroñeros y descomponedores y al movimiento tectónico de las placas de la corteza terrestre en que se encuentran. Generalmente, el agua cubre a un animal muerto, de forma que escapa a la vista de los carroñeros merodeadores. Conforme se deposita más y más fango, el fósil resulta cada vez más enterrado en suelo que se compacta en roca. Para que el fósil incluido en la roca quede expuesto, la Tierra debe abrirse por una fractura o por la acción erosiva de un río.



cambio, los paleontólogos visitan **yacimientos** naturales en los que láminas de rocas de la corteza se han fracturado y deslizado o han sido escindidas por ríos, revelando las capas de roca quizás por primera vez en millones de años. En estas capas, o **estratos**, se lleva a cabo la búsqueda de fósiles.

## Datación de los fósiles

Descubrir un fósil no es suficiente. También debe determinarse su posición en el tiempo con respecto a otras especies, porque esto ayudará a situar su morfología en una secuencia evolutiva. Las técnicas para datar fósiles varían, y preferiblemente se utilizan varias para verificar la edad.

## Estratigrafía

Una de estas técnicas es la **estratigrafía**, un método para colocar los fósiles en una secuencia relativa entre ellos. Se le ocurrió a Giovanni Arduino, ya en 1760, que las rocas se podían ordenar de las más antiguas (más profundas) a las más modernas (superficiales). En la época en que el geólogo inglés Charles Lyell publicó su gran clásico en tres volúmenes, *Principles of Geology*, entre 1830 y 1833, se había establecido un sistema de datación relativa de las capas rocosas. El principio es simple. Los estratos, apilados unos sobre otros están dispuestos en orden cronológico (Fig. 1.38). Como en la construcción de una torre, las rocas más antiguas están abajo y las posteriores se disponen en secuencia ascendente hasta la parte superior, donde residen las piedras más modernas. Cada capa de roca se denomina un **horizonte temporal**, porque contiene los restos de organismos de un período de tiempo. Todos los fósiles contenidos en distintas capas pueden ordenarse del más antiguo al más moderno, de abajo arriba. Aunque esto no proporciona la edad absoluta, sí nos da una secuencia cronológica de especies fósiles en relación unos con otros. Al colocar los fósiles en su secuencia estratigráfica, podemos determinar cuáles existieron primero y cuáles después, en relación con otros fósiles del mismo yacimiento.

## Fósiles indicadores

Al comparar estratos rocosos de una localidad con rocas similares de otro yacimiento, podemos construir una secuencia cronológica superpuesta mayor que la representada por una sola de las localidades (Fig. 1.39). La correlación real entre estratos rocosos de dos lugares distantes se lleva a cabo por comparación de su estructura y contenido mineral. Los fósiles indicadores son marcadores distintivos que pueden facilitar la identificación de estratos rocosos. Se trata de especies animales, generalmente invertebrados con conchas duras, que por estudios previos conocemos que se encuentran solamente en un horizonte determinado. Así, la presencia de un fósil indicador confirma que la capa estratigráfica es de edad equivalente a otra que contiene la misma especie fósil en cualquier otro sitio (Fig. 1.40).

## Datación radiométrica

La posición estratigráfica relativa es útil, pero para asignar una edad determinada a un fósil se utiliza una técnica diferente. Se trata de la datación radiométrica, una técnica que

aprovecha la transformación natural de un isótopo inestable en otro más estable a lo largo del tiempo (Fig. 1.41a). Esta transformación radiactiva de un elemento de un estado isotópico a otro se produce a velocidad constante, que se expresa como la vida media característica de un isótopo. La vida media es el tiempo que debe transcurrir hasta que la mitad de los átomos de una muestra se transforman (Fig. 1.41b). Ejemplos conocidos son el paso de uranio-235 a plomo-207 (vida media de 713 millones de años) y de potasio-40 a argón-40 (vida media de 1300 millones de años). Cuando las rocas se forman, estos isótopos radiactivos quedan incorporados a ellas con frecuencia. Si comparamos las proporciones de elemento transformado y elemento original, y conocemos la velocidad de transformación, podemos calcular la edad de la roca y de los fósiles que aloja. Si, por ejemplo, nuestra muestra de roca tiene mucho argón con respecto al potasio, la roca será bastante antigua, y la edad estimada bastante alta (Fig. 1.41c). La mayor parte del potasio se habría convertido en argón. A la inversa, si hubiera poco argón comparado con la cantidad de potasio, habría pasado poco tiempo y nuestros cálculos revelarían una roca joven.

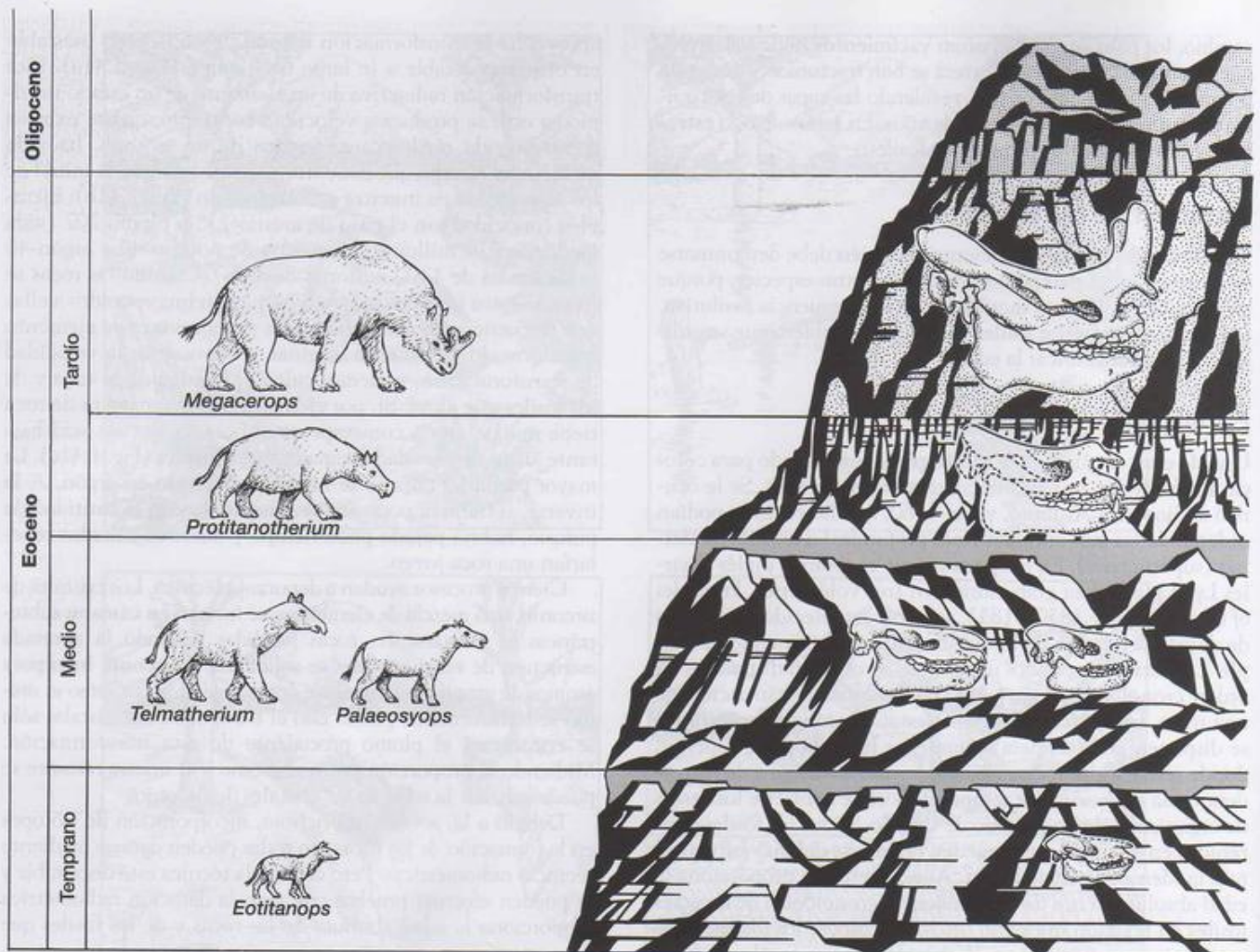
Ciertos procesos ayudan a depurar la técnica. Los cristales de zirconio, una mezcla de elementos, se forman en cámaras subterráneas al enfriarse las rocas fundidas. Cuando la apretada estructura de estos cristales se solidifica, el zirconio incorpora átomos de uranio, pero excluye átomos de plomo. Como el uranio se transforma en plomo con el tiempo, en los cristales sólo se encontrará el plomo procedente de esta transformación. Midiendo la proporción entre el plomo y el uranio restante se puede calcular la edad de los cristales de zirconio.

Debido a la, a veces caprichosa, incorporación de isótopos en la formación de las rocas, no todas pueden datarse mediante técnicas radiométricas. Pero cuando la técnica está disponible y se pueden efectuar pruebas cruzadas, la datación radiométrica proporciona la edad absoluta de las rocas y de los fósiles que contienen.

## Épocas geológicas

El tiempo geológico está dividido y subdividido en eones, eras, períodos y épocas (Fig. 1.42). Las rocas más antiguas de la Tierra, con una edad de 3900 millones de años, se encuentran en Canadá. Sin embargo, la radiación radiométrica de fragmentos de meteoritos caídos sobre el planeta arroja estimaciones de 4600 millones de años. Como los astrónomos suponen que nuestro sistema solar y todos sus componentes (planetas, sol, cometas, meteoritos) se formaron a la vez, la mayoría de los geólogos aceptan ésta como la edad de la Tierra. La historia del planeta, 4600 millones de años hasta hoy, se divide en cuatro eones desiguales: el Fanerozoico (vida visible), el Proterozoico (vida primitiva), el Arcaico (rocas antiguas) y el Hadeano (rocas fundidas). El primer eón es el Hadeano, en el que la mayor parte del agua estaba en estado gaseoso y la Tierra permanecía en estado de fusión, por lo que no existe registro de rocas. Las rocas más antiguas que se conocen, de 3900 millones de años, marcan el principio del Arcaico, cuyo final se toma por convención hace 2500 millones de años. Los fósiles del Arcaico incluyen impresiones de microorganismos y estromatolitos, pellas laminares de cianofíceas, bacterias y algas. Al principio del Arcaico, la Tierra y su Luna recibieron fuertes bombardeos de meteoritos. Alre-





**FIGURA 1.38 Estratigrafía.** El sedimento se separa del agua y se deposita en el fondo de los lagos. Cuando más sedimento se acumula, las capas más profundas son compactadas por las que están encima, hasta que se endurecen y se convierten en roca. Los restos animales quedan incluidos en estas capas. Las rocas más profundas se forman primero, y son más antiguas que las rocas superficiales. Lógicamente, los fósiles de rocas profundas son más antiguos que los de encima, y su posición en estas capas rocosas les confiere una edad cronológica con relación a fósiles más antiguos (más profundos) o más modernos (superficiales).

dedor de cada impacto, la corteza se habría fundido, quizás perforándose y permitiendo el escape de gran cantidad de lava que fluyó por la superficie cercana. Los procesos geológicos se interrumpieron muy pronto en la Luna, que conserva un paisaje de cráteres arcaicos. La fuerte lluvia de meteoritos remodeló gran parte de la corteza terrestre, dejándola también plagada de cráteres. Pero los continuos procesos geológicos de la Tierra, con la formación y refundición de nueva corteza continental, hicieron desaparecer muchas de estas rocas primarias y continentes con cráteres.

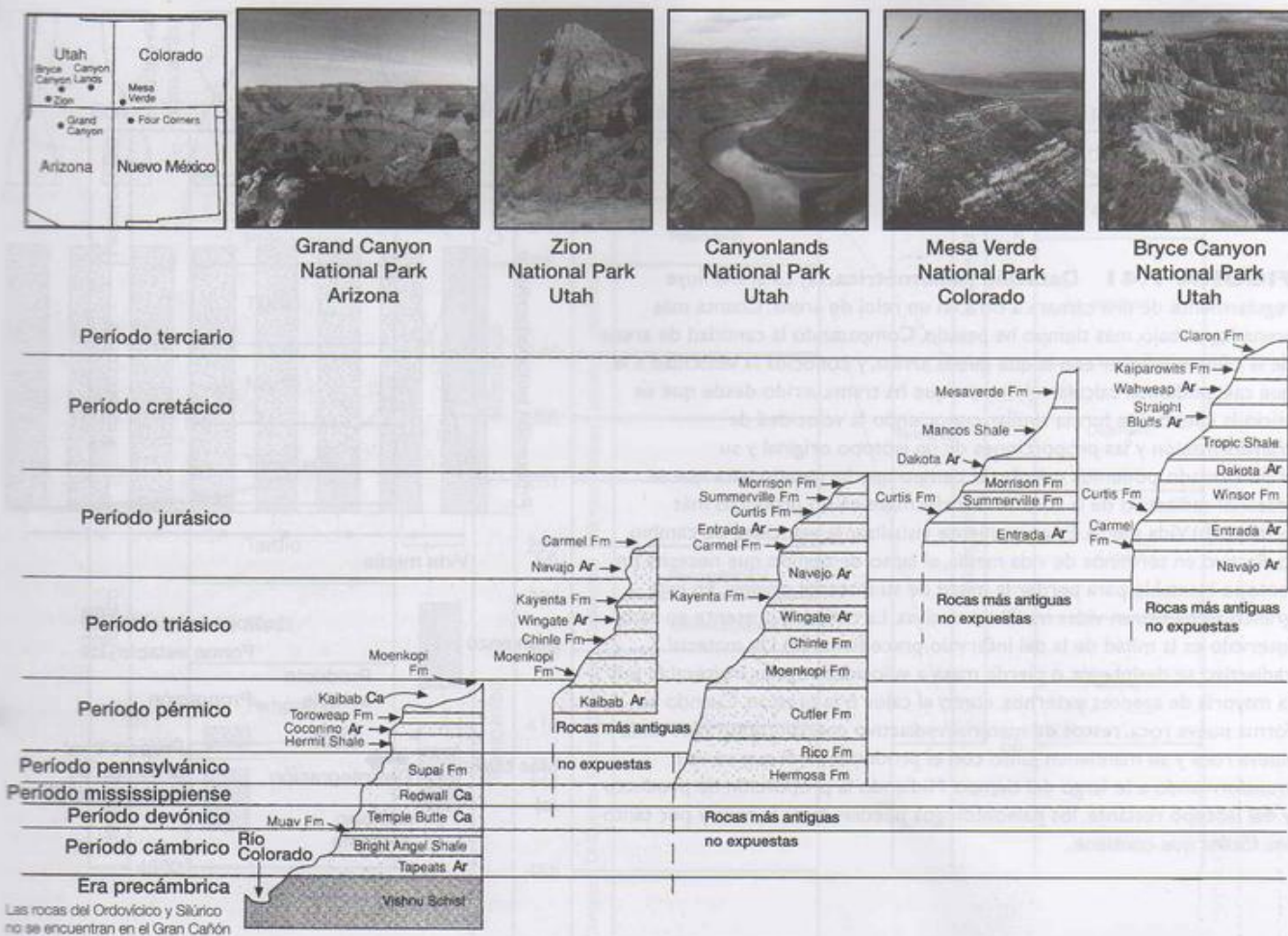
El registro fósil cambia poco del Arcaico al Proterozoico. Los estromatolitos y los microfósiles siguen presentes. Los microorganismos que llamamos eucariontes, con núcleo y capacidad de reproducción sexual en vez de una simple división, aparecen tarde en el Proterozoico. Era también la época en que los continentes actuales estaban reunidos en uno o dos bloques continentales. Esta última parte del Proterozoico sufrió

una larga y dura edad del hielo. La cubierta de hielo que se formó sobre los continentes se extendió casi hasta el Ecuador. En conjunto, los tres primeros eones reciben a veces el nombre de Precámbrico.

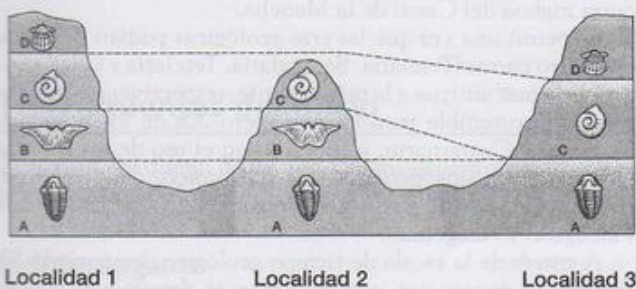
Comprendiblemente, las rocas procedentes de estos primeros eones son raras, y las que han llegado hasta hoy sólo contienen restos de microorganismos, las primeras formas de vida sobre la Tierra. Hace 542 millones de años, o quizás un poco antes, como sabemos hoy, los complicados organismos multicelulares hicieron una aparición repentina, que marca el principio del eón Fanerozoico.

El Fanerozoico se divide en tres eras: Paleozoico (vida animal antigua), Mesozoico (vida animal media) y Cenozoico (vida animal reciente). Los invertebrados predominaron durante el Paleozoico, como todavía lo hacen hoy. Pero entre los vertebrados, los peces eran los más conspicuos y diversos, por lo que el Paleozoico puede llamarse la Edad de los Peces. Los pri-





**FIGURA I.39** Construyendo una cronología de fósiles. Cada exposición rocosa puede ser de edad diferente a la de otras exposiciones. Para construir una secuencia completa de fósiles, deben compararse varios yacimientos con capas sedimentarias similares (de la misma edad). A partir de cinco lugares del sudoeste de los Estados Unidos, y solapando intervalos de tiempo, los paleontólogos construyeron una cronología de fósiles mayor que la de cualquier sitio por sí solo. Ar, arenisca; Ca, caliza; Fm, formación.

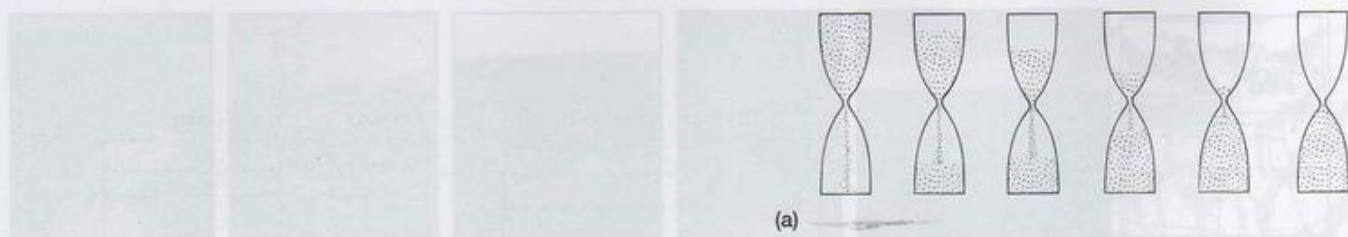


**FIGURA I.40** Fósiles indicadores. Tras un cuidadoso estudio en muchas localidades bien datadas, los paleontólogos pueden confirmar que ciertos fósiles aparecen solamente en horizontes de tiempo restringidos (capas específicas de rocas). Estos distintivos fósiles indicadores son especies fósiles diagnósticas que se utilizan para datar rocas en nuevos yacimientos. En este ejemplo, la ausencia de fósiles indicadores confirma que la capa B no existe en la tercera localidad. Quizás los procesos formadores de rocas nunca alcanzaron este área durante ese período de tiempo, o la capa fue erosionada y desapareció antes de que se formase la capa C.

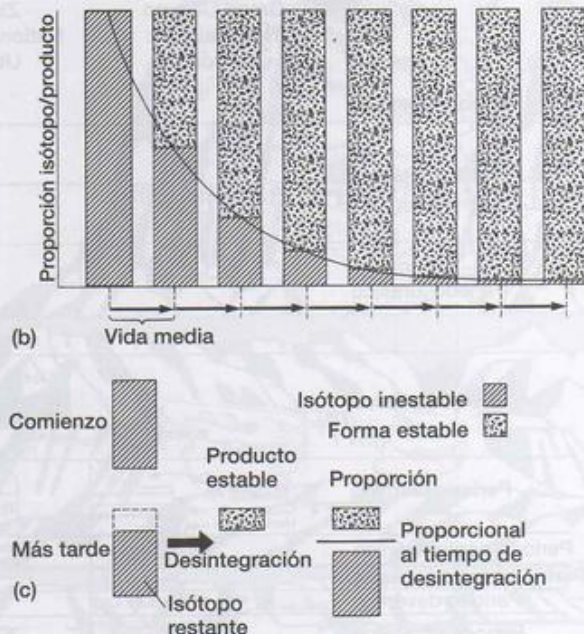
Según Longwell y Flint.

meros tetrápodos aparecen en el Paleozoico, y al final de esta era se desarrollaba una extensa radiación. Pero la extraordinaria diversidad de los reptiles en el Mesozoico les llevó a casi todos los ambientes imaginables. Tan extensa fue esta radiación que el Mesozoico se suele denominar la Edad de los Reptiles; la era siguiente, el Cenozoico, se conoce generalmente como la Edad de los Mamíferos. Hasta entonces los mamíferos incluían especies de tamaño pequeño y poco numerosas. Las vastas extinciones al final del Mesozoico, como la desaparición de los dinosaurios y muchos otros grupos de reptiles, parecen haber abierto oportunidades evolutivas para los mamíferos, que disfrutaron de su propio período de expansión en el Cenozoico. Pero hay que considerar esta radiación con perspectiva. Si hay que denominar al Cenozoico por el grupo de vertebrados con más especies, debería llamarse en propiedad la Edad de los Peces Teleosteos, o después, la Edad de las Aves, o incluso en tercer lugar, todavía la Edad de los Reptiles. A pesar de las extinciones





**FIGURA 1.41 Datación radiométrica.** (a) La arena fluye regularmente de una cámara a otra en un reloj de arena. Cuanta más arena haya abajo, más tiempo ha pasado. Comparando la cantidad de arena de la cámara inferior con la que queda arriba, y conocida la velocidad a la que cae, podemos calcular el tiempo que ha transcurrido desde que se inició la cuenta. De forma similar, conociendo la velocidad de transformación y las proporciones de un isótopo original y su transformado, podemos calcular el tiempo que ha pasado para que el material radiactivo de la roca se transformase en un producto más estable. (b) Vida media. Es conveniente visualizar la velocidad de cambio radiactivo en términos de vida media, el lapso de tiempo que necesita un isótopo inestable para perder la mitad de su material original. En este gráfico se muestran vidas medias sucesivas. La cantidad presente en cada intervalo es la mitad de la del intervalo precedente. (c) Un material radiactivo se desintegra, o pierde masa a velocidad regular, inalterable por la mayoría de agentes externos, como el calor o la presión. Cuando se forma nueva roca, restos de material radiactivo quedan capturados en la nueva roca y se mantienen junto con el producto en el que se van transformando a lo largo del tiempo. Midiendo la proporción de producto y del isótopo restante, los paleontólogos pueden datar la roca y por tanto los fósiles que contiene.



previas del Mesozoico, que rebajaron su rango, los reptiles actuales aún superan a los mamíferos en cuanto al número de especies. Sin embargo, en el Cenozoico, los mamíferos desplegaron una radiación sin igual en su historia, y ocuparon posiciones dominantes en la mayoría de los ecosistemas terrestres. Como nosotros somos, por supuesto, mamíferos, y es nuestro taxón el que está en auge, el Cenozoico es para la mayoría la Edad de los Mamíferos.

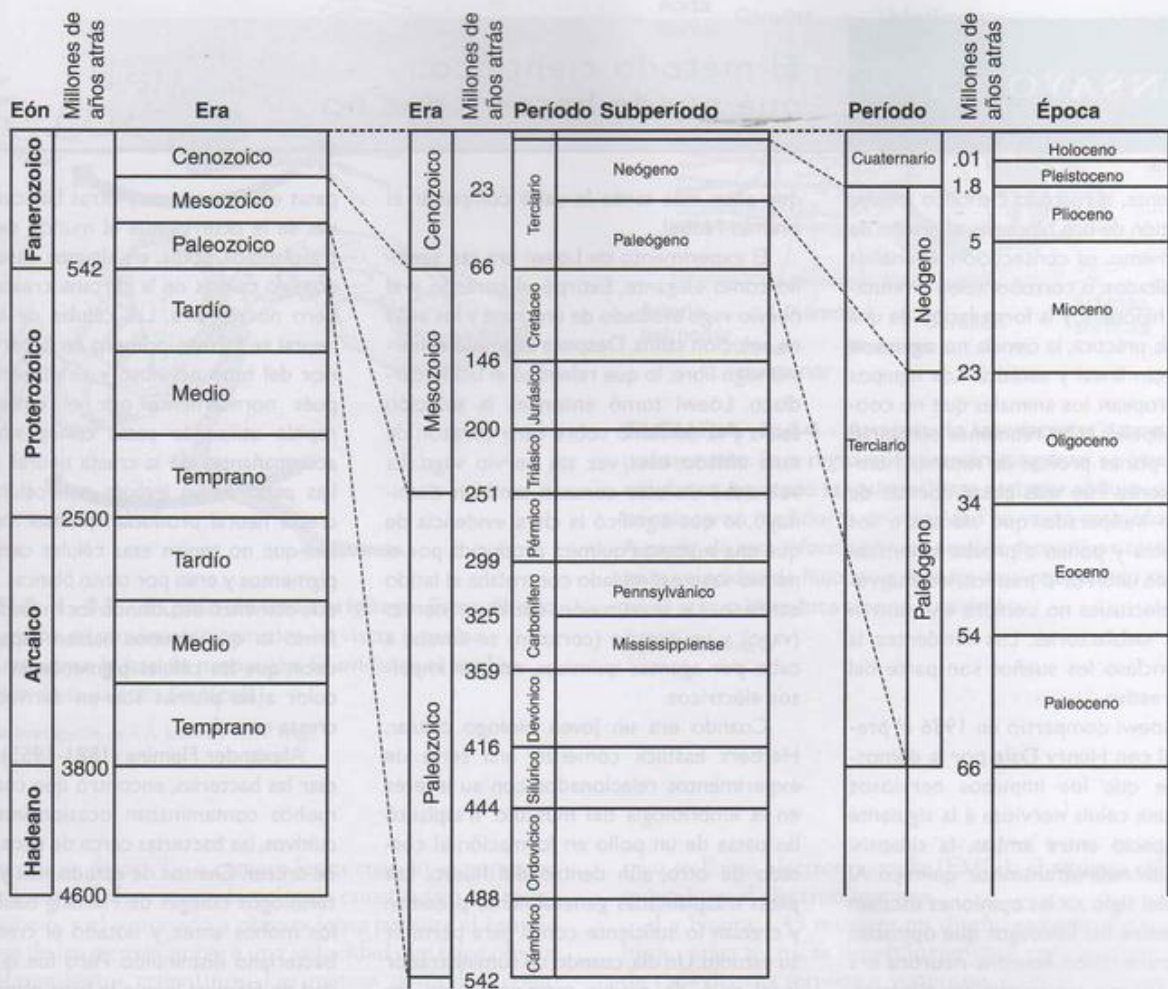
Las eras se dividen en períodos, cuyos nombres proceden de Europa. El Cámbrico, el Ordovícico y el Silúrico fueron bautizados por geólogos ingleses que trabajaban en Gales. Respectivamente, Cambria era el nombre romano de Gales, y los Ordovicos y los Siluros fueron tribus celtas anteriores a la conquista romana. El Devónico recibió este nombre por rocas cercanas a Devonshire, también en suelo británico. El Carbonífero («que tiene carbón») recuerda los yacimientos de carbón sobre los que se basó mucha de la participación británica en la revolución industrial. En Norteamérica, las rocas carboníferas de esta época coinciden con el Carbonífero inferior y el Superior; los geólogos americanos se refieren a veces a estas subdivisiones del Carbonífero como los períodos Mississipiense y Pensilvaniano, por las rocas del valle del Mississippi y del estado de Pennsylvania. El Pérmico, aunque bautizado por un escocés, se basa en rocas de la provincia de Perm, en Siberia occidental. El Triásico toma su nombre de

rocas de Alemania; el Jurásico de los Montes del Jura, entre Francia y Suiza, y el Cretácico de la palabra latina *creta*, que significa yeso, y que se refiere a los blancos acantilados de la costa inglesa del Canal de la Mancha.

Se pensó una vez que las eras geológicas podían dividirse en cuatro partes (Primaria, Secundaria, Terciaria y Cuaternaria) de la más antigua a la más reciente, respectivamente. Esto resultó insostenible para las eras, pero dos de los nombres, Terciario y Cuaternario, sobreviven en el uso de los Estados Unidos como dos períodos del Cenozoico. Sin embargo, internacionalmente estos términos se han sustituido por Paleógeno y Neógeno.

A través de la escala de tiempo geológico, los períodos se dividen en épocas que, generalmente, se denominan por un lugar geográfico característico de tal época. A veces los límites entre épocas están marcados por cambios en la fauna característica. Por ejemplo, en Norteamérica la última parte del Plioceno se reconoce por la presencia de especies concretas de ciervos, ratones y ardillas fósiles. La primera parte de la época siguiente, el Pleistoceno, se reconoce por la aparición de los mamuts. El límite o el tiempo de transición entre ambas épocas está definido por una fauna que incluye especies extintas de liebre americana y rata almizclera, pero no mamuts. La mayoría de los nombres de las épocas no son de uso general y no se utilizan en este libro.





**FIGURA 1.42 Intervalos de tiempo geológico.** La historia de la Tierra, desde sus comienzos hace 4600 millones de años, se divide en eones principales, el Criptozoico y el Fanerozoico. Estos eones se dividen en cuatro eras de diferente longitud: Precámbrico, Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico. Cada era se divide en períodos, y éstos en épocas. En esta figura sólo se señalan las épocas del Cenozoico.

## Herramientas del oficio

El análisis del diseño de los vertebrados sigue tres etapas generales cada una de las cuales refuerza las otras.

### El interrogante

En cualquier análisis, lo primero es formular un interrogante específico sobre el diseño, lo que no es tan trivial o simple como pudiera parecer. Una pregunta bien formulada dirige el pensamiento, sugiere la experimentación adecuada o la línea de investigación a seguir, y augura una respuesta productiva. Los físicos de finales del siglo XIX creían que el espacio contenía una cierta sustancia fija e invisible llamada «éter», responsable de que la luz viajara por el espacio. Como el sonido en el aire, se pensaba que la luz se propagaba en el éter poniéndolo en movimiento. Al girar en torno al Sol, los planetas viajaban a través de este «viento etéreo» como una persona en un descapotable con la cara al viento. Los físicos se hicieron esta pregunta:

¿cómo resulta afectada la luz al ir en favor o en contra del «viento etéreo»? Tras una serie de experimentos con la luz, no encontraron efecto alguno del éter. Durante un tiempo, éstos y otros científicos quedaron desconcertados. Como se dieron cuenta después, habían formulado la pregunta incorrectamente. El éter, como ocupante invisible del espacio, no existe. Si no hay éter, no hay «viento etéreo». ¡Debían haberse preguntado primero si el éter existía! Sin embargo, no debemos tener mala opinión de estos científicos, ya que incluso los errores inspiran mejores preguntas y eventuales respuestas correctas.

En morfología se utilizan varias herramientas para ayudar a definir la cuestión. Una es la disección, la cuidadosa descripción anatómica del diseño estructural de un animal. Otra es la taxonomía, las supuestas relaciones de un animal (y de sus partes) con otras especies. Con estas técnicas obtenemos un mejor conocimiento del diseño morfológico, y podemos establecer una relación comparativa con otros organismos. Los interrogantes específicos que formulamos entonces sobre la estructura del organismo pueden tratar de su función o de su evolución.



Formalmente, el método científico incluye la formulación de una hipótesis, el diseño de un experimento, su consecución, el análisis de los resultados, la corroboración o refutación de la hipótesis, y la formulación de una nueva. En la práctica, la ciencia no sigue una secuencia tan lineal y estática. Los equipos que se estropean, los animales que no cooperan, el papeleo y las reuniones conspiran contra los planes previos de ratones, hombres y mujeres. Hay más cosas, además de esperar lo inesperado, que afectan a los experimentos y ponen a prueba la tensión sanguínea de uno. Por sí mismos, los interrogantes intelectuales no siempre encuentran respuestas satisfactorias. Los accidentes, la suerte o incluso los sueños son parte del proceso creativo.

Otto Loewi compartió en 1936 el premio Nobel con Henry Dale por la demostración de que los impulsos nerviosos pasan de una célula nerviosa a la siguiente por el espacio entre ambas, la sinapsis, mediante un neurotransmisor químico. Al principio del siglo XX las opiniones estaban divididas entre los fisiólogos que opinaban que esta transmisión neurona-neurona era química y los que creían que era eléctrica. Se necesitaba un experimento que pusiese definitivamente las cosas en claro. Una noche, cuando Loewi dormía profundamente, el experimento se le ocurrió y eso le despertó. Satisfecho, se volvió a dormir esperando al día siguiente. Cuando despertó de nuevo por la mañana, recordó haber soñado con el experimento, pero había olvidado de qué se trataba. Pasaron varias semanas frustrantes hasta que una noche, de nuevo profundamente dormido, volvió a soñar lo mismo, y el diseño experimental se le reveló de nuevo. Esta vez Loewi no quiso dejar nada al azar, se levantó a media noche y se fue al laboratorio a comenzar el experimento que solucionó el problema de la transmisión y

que años más tarde le valió compartir el premio Nobel.

El experimento de Loewi era tan sencillo como elegante. Extirpó el corazón y el nervio vago asociado de una rana y los aisló en solución salina. Después estimuló el nervio vago libre, lo que ralentizó el latido cardíaco. Loewi tomó entonces la solución salina y la derramó sobre otro corazón de rana aislado, esta vez sin nervio vago. La velocidad de este corazón también disminuyó, lo que significó la clara evidencia de que una sustancia química producida por el nervio vago estimulado controlaba el latido cardíaco. La transmisión entre un nervio (vago) y un órgano (corazón) se llevaba a cabo por agentes químicos, no por impulsos eléctricos.

Cuando era un joven biólogo celular, Herbert Eastlick comenzó una serie de experimentos relacionados con su interés en la embriología del músculo. Trasplantó las patas de un pollo en formación al costado de otro, aún dentro del huevo. Las patas trasplantadas generalmente prendían y crecían lo suficiente como para permitir su estudio. Un día, cuando un suministrador local dejó de recibir temporalmente los huevos de raza *white leghorn* que Eastlick utilizaba normalmente, los sustituyó con *brown leghorns*, una raza con las plumas marrones. Después de tres días de incubación, abrieron un huevo y las dos áreas formadoras de patas de un embrión *brown leghorn* fueron trasplantadas a un embrión *white leghorn*. Los resultados fueron sorprendentes. La pata derecha trasplantada procedente de *brown leghorn* desarrolló plumas marrones, pero la pata izquierda, de la misma procedencia, desarrolló plumas blancas. ¿Qué produjo estos resultados contradictorios?

Eastlick comprobó sus notas, repitió sus experimentos y puso gran cuidado al llevar a cabo más trasplantes. De nuevo algunas

patas eran marrones y otras blancas. Entonces se le ocurrió que el muñón de la pata trasplantada podía, en algunos casos, llevar consigo células de la cercana cresta neural, pero no siempre. Las células de la cresta neural se forman primero en la parte superior del tubo nervioso y se dispersan después normalmente por el embrión. Lo repitió utilizando patas con y sin células acompañantes de la cresta neural. Eso era. Las patas *brown leghorn* con células de la cresta neural producían plumas marrones. Las que no tenían esas células carecían de pigmentos y eran por tanto blancas. Eastlick, que comenzó estudiando los músculos, confirmó lo que algunos habían supuesto, es decir, que las células pigmentarias que dan color a las plumas son un derivado de la cresta neural.

Alexander Fleming (1881-1955), al estudiar las bacterias, encontró que cuando los mohos contaminaban ocasionalmente los cultivos, las bacterias cerca de ellos dejaban de crecer. Cientos de estudiantes y de bacteriólogos colegas de Fleming habían visto los mohos antes, y notado el crecimiento bacteriano disminuido. Pero fue la curiosidad de Fleming la que le hizo plantearse la pregunta crucial: «¿Qué produce esta reacción?» Al responderla, descubrió que los mohos producían penicilina, un inhibidor bacteriano. La pregunta de Fleming abrió el camino al desarrollo de una nueva rama de la farmacología y a una nueva industria. Su respuesta estableció las bases del control de las enfermedades mediante antibióticos.

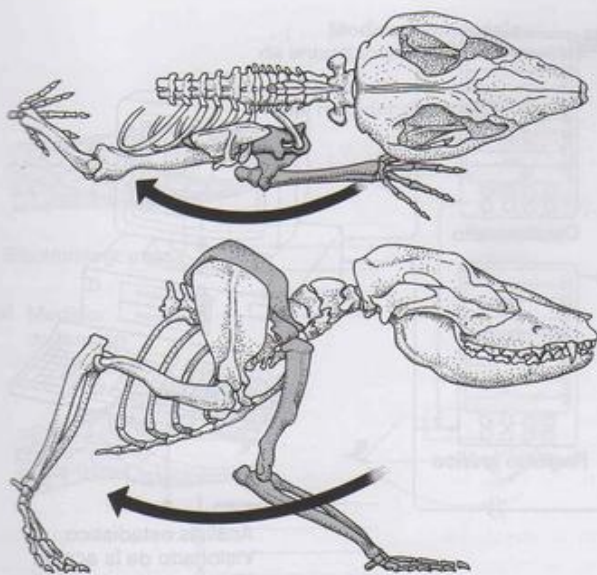
Comprobar una hipótesis bien construida constituye el centro del método científico, pero la procedencia de la nueva hipótesis no puede predecirse siempre. Una idea en medio de la noche, un experimento que sale mal, una observación detallada de lo cotidiano, todo esto puede también inspirar una hipótesis científica nueva, y formar parte del método científico.

## La función

Para determinar cómo funciona una estructura en un organismo se han utilizado varias técnicas que permiten inspeccionar directamente el organismo o sus partes mientras trabaja. La radiografía o el análisis de rayos X permiten la inspección

directa de partes duras o marcadas mientras están en funcionamiento (Fig. 1.43). El precio o la disponibilidad, sin embargo, hacen que la radiografía de un organismo vivo sea a menudo impracticable; a veces, se puede sustituir por vídeo de alta velocidad o película cinematográfica. El evento, por ejemplo la alimentación o la carrera, se filma con la cámara a alta velocidad,



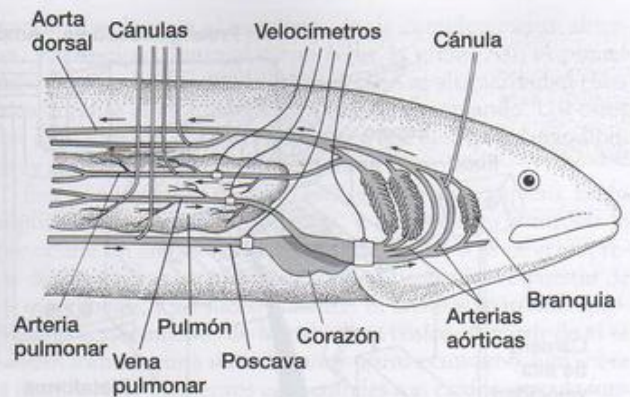


**FIGURA 1.43** El paso de una zarigüeya. Estos dibujos de radiografías en movimiento tomados en vistas superior y lateral muestran la fase de propulsión. Es evidente el cambio de posición de la paletilla (escápula).

Basado en la investigación de F. A. Jenkins y W. A. Wejjs.

de forma que se desarrolle a cámara lenta cuando se ponga en velocidad normal. La cinta o la película constituyen un registro del suceso, y el visionado a cámara lenta permite el estudio cuidadoso de los movimientos a una velocidad que hace obvios los desplazamientos repentinos. Las marcas naturales, como músculos prominentes o partes duras visibles, como dientes y garras, permiten inferencias sobre el funcionamiento de los músculos y huesos asociados. También pueden hacerse inferencias a partir de ligeras manipulaciones de estructuras en un animal relajado o anestesiado. De esta forma se pueden seguir, medir y estudiar plano a plano, con radiografía o película de alta velocidad, los desplazamientos de puntos individuales del animal. Partiendo de este cuidadoso registro, se pueden calcular la velocidad y la aceleración de las partes para describir sus movimientos cuantitativamente. Junto con la información de la actividad muscular simultánea, esto proporciona una descripción de la estructura y una explicación de cómo sus componentes óseos y musculares consiguen un nivel característico de funcionamiento.

Las funciones viscerales pueden abordarse de otra manera. Pequeñas cánulas insertadas en los vasos sanguíneos y conectadas a instrumentos calibrados y sensibles (transductores) nos permiten estudiar el sistema circulatorio de un animal (Fig. 1.44). Se han utilizado sistemas similares para las funciones renales y glandulares. Se puede alimentar a los animales con fluidos radiopacos, visibles por radiografía, lo que nos permite seguir los movimientos mecánicos del tubo digestivo. Los músculos, cuando están activos, generan bajos niveles de corrientes eléctricas. Insertando electrodos en los músculos, se pueden detectar estas corrientes en monitores, permitiendo al investigador determinar cuándo un determinado músculo está activo mientras el organismo lleva a cabo una determinada función. Esta actividad puede compararse con la actividad de otros músculos. Esta téc-



**FIGURA 1.44** Análisis de las vísceras de un pez pulmonado. Para registrar la presión sanguínea, se insertaron cánulas en los vasos sanguíneos. Para registrar el flujo se colocaron medidores de velocidad en vasos escogidos. A partir de esta información, es posible determinar cambios en la velocidad de flujo sanguíneo en este pez cuando respira en el agua o introduce aire en su pulmón.

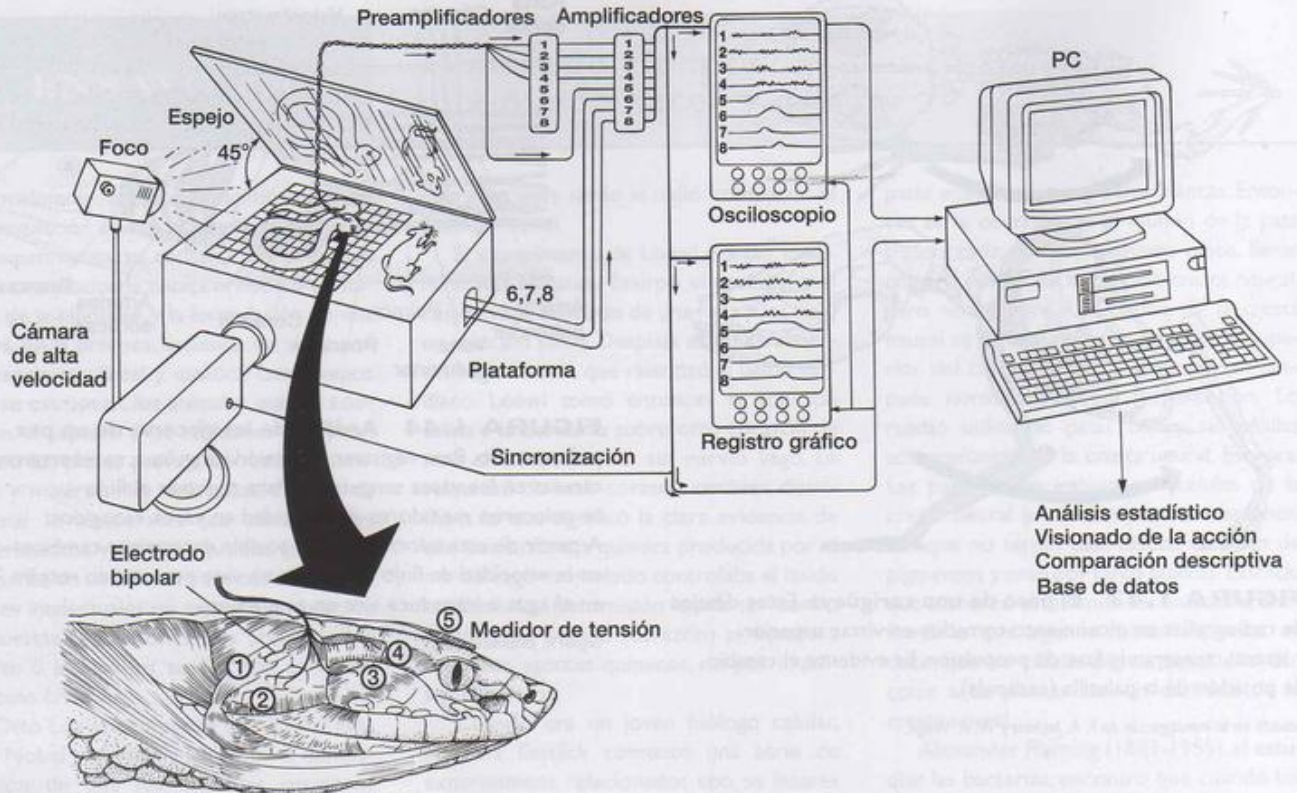
Según K. Johansen.

nica se llama electromiografía (EMG); el registro eléctrico del músculo es el **electromiograma**.

La Figura 1.45 muestra un diseño experimental que combina varias técnicas simultáneamente para analizar el ataque de caza de una serpiente venenosa. Con la serpiente anestesiada, y mediante la técnica quirúrgica adecuada, se insertan cuatro pares de finos electrodos bipolares y aislados en cuatro músculos laterales de las mandíbulas, para obtener electromiogramas de cada uno durante el ataque. Un medidor de tensión se fija con pegamento en un lugar adecuado de la cabeza de la serpiente, donde pueda detectar el movimiento de los huesos subyacentes del cráneo. Los hilos, llamados *conductores*, de los cuatro electrodos bipolares y del medidor de tensión se suturan a la piel, unidos cuidadosamente en un cable, y conectados a preamplificadores que intensifican la débil señal de los músculos de la mandíbula. Se pueden reducir las interferencias de estas señales con «ruido» eléctrico procedente de la sala si la serpiente y los aparatos están situados en una caja aislada o «acorazada», una caja de Faraday (no se muestra en la Fig. 1.45). Desde los preamplificadores, cada circuito, denominado canal, es conducido a un amplificador. El medidor de tensión también entra en el amplificador en este punto (canal 5); puede ser necesario un equilibrado eléctrico especial para su señal.

La serpiente se coloca en el centro de una plataforma que registra las fuerzas producidas en los tres planos del espacio (adelante/atrás, arriba/abajo, izquierda/derecha) y los conductores respectivos entran en los canales para completar el sistema de ocho canales. Se obtiene un registro permanente del ataque con una cámara de alta velocidad o un sistema de vídeo. La cámara produce una salida en pulsos que se combina simultáneamente con el resto de las salidas eléctricas para permitir el acoplamiento de las imágenes con la EMG, el





**FIGURA 1.45 Análisis experimental de una función.** Una cirugía meticulosa permite la inserción de electrodos bipolares en cuatro músculos mandibulares seleccionados en el lado derecho de la serpiente. Se fija un medidor de tensión sobre un punto móvil en el cráneo de la serpiente. Desde estos electrodos se conectan cables a preamplificadores y amplificadores para intensificar y filtrar la señal. Hay canales que desde el panel de corriente unen estos cuatro electrodos y llevan respuestas en los tres planos del espacio. La señal de salida eléctrica se muestra en un osciloscopio, se registra en un gráfico y se graba en cinta magnética. El ataque de la serpiente se filma con una cámara de alta velocidad o en vídeo, sincronizado con los otros aparatos eléctricos. Se pueden añadir comentarios hablados en la cinta. El «ruido» eléctrico de la habitación puede reducirse colocando la serpiente (pero no los aparatos eléctricos) en una caja de Faraday acorazada (no aparece en la figura). Más tarde, la reproducción lenta de la cinta con el osciloscopio y el registro gráfico permite el análisis manual de los datos, o se pueden dirigir a un ordenador para su análisis. La comparación de sucesos independientes es más fácil si se registran simultáneamente, aunque las partes pueden hacer por separado y acoplarse con posterioridad.

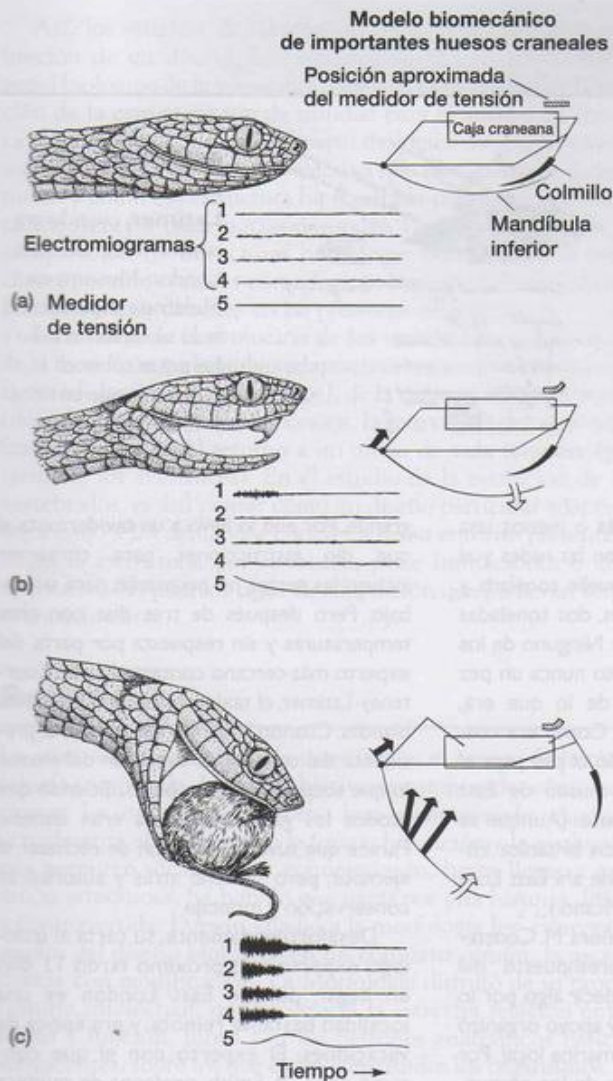
medidor de tensión y los datos de la plataforma. Un espejo posterior girado 45° permite que una cámara cuidadosamente situada registre simultáneamente vistas dorsales y laterales del ataque. Manualmente se toman datos de temperatura, tiempo y otros parámetros ambientales.

Las salidas aparecen en un monitor para su observación inmediata, y se graban en disco como registro permanente. Más tarde, los datos almacenados se pueden reproducir de nuevo en el monitor, lentamente si se desea. Mediante un programa adecuado, un ordenador permite la descripción cuantitativa del suceso, acoplado el vídeo o la película con los datos eléctricos, etcétera.

En la Figura 1.46 aparece un análisis parcial de los datos alimentarios obtenidos de esta manera. Se muestran tres instantes durante el ataque de la serpiente: justo antes, al comienzo del ataque y durante la inyección del veneno. Las posiciones de la cabeza en estos tres puntos se obtienen de la película, y bajo cada posición se encuentran los resultados de los primeros cinco canales (electromiogramas 1-4, medidor de tensión 5).

El movimiento instantáneo de la serpiente se despliega al principio (izquierda) de cada registro y se desarrolla de izquierda a derecha. A partir de las disecciones previas se ha hipotetizado la importancia de determinados componentes estructurales en la consecución del ataque, y se han trasladado a un modelo morfológico propuesto, al que se añadirán los nuevos datos funcionales. Antes de llevar a cabo el ataque, todos los canales musculares permanecen silenciosos, porque no hay contracciones, y el medidor de tensión indica que la boca de la serpiente está cerrada (Fig. 1.46a). Al comenzar el ataque, la mandíbula inferior empieza a abrirse. Esto está iniciado por la contracción del músculo 1, e indicado por la primera actividad eléctrica registrada (Fig. 1.46b). La rotación inicial del colmillo es detectada por el medidor de tensión. En el tercer punto del ataque, la serpiente cierra firmemente sus mandíbulas sobre la presa, y los músculos de cierre de las mandíbulas, incluido el primero, muestran altos niveles de actividad (Fig. 1.46c). El medidor de tensión indica cambios en las posiciones de las





**FIGURA 1.46** Análisis inicial de datos morfológicos y funcionales. Se ilustran tres puntos en el ataque de caza de una serpiente venenosa: (a) justo antes del ataque, (b) al principio del ataque, y (c) durante la mordedura. Bajo cada uno se muestran los registros eléctricos de los cuatro músculos (canales 1-4) y el medidor de tensión (canal 5). Los modelos biomecánicos (derecha) del cráneo de la serpiente durante cada etapa están basados en análisis anatómicos previos. (a) No hay miogramas evidentes previos al ataque, y no existen desplazamientos musculares ni de los colmillos. (b) La apertura muscular de las mandíbulas de la serpiente (canal 1) y los registros del medidor de tensión (canal 5) son los primeros en mostrar cambios en los miogramas. El modelo incorpora estos cambios al mostrar el comienzo de la erección de los colmillos. (c) Las mandíbulas de la serpiente se cierran fuertemente para clavar sus colmillos, completamente extendidos, en la presa. Los electromiogramas muestran que todos los músculos de la mandíbula están activos, y el medidor de tensión indica que la boca de la serpiente se cierra sobre la presa. Estos sucesos se incorporan al modelo (derecha), en el que las flechas negras indican la puesta en marcha y la dirección de los vectores de contracción.

mandíbulas durante el mordisco, desde completamente abiertas, al principio, hasta el cierre sobre la presa. Así, el primer músculo abre la mandíbula inferior, pero su alta actividad eléctrica durante el mordisco indica que sigue actuando. Los otros tres músculos son potentes aductores, que cierran las mandíbulas, y actúan principalmente durante el mordisco.

Este análisis forma-función está lejos de ser completo. Están implicados muchos más músculos, y es necesario controlar lo que ocurre en ambos lados del animal. Quizá si se ofrecen presas de diferentes tamaños puedan modificarse las respuestas de las mandíbulas, y así sucesivamente. El análisis anatómico produce un conocimiento de la estructura básica. A partir de él se pueden formular una serie de interrogantes comprobables sobre el diseño. ¿Qué elementos estructurales son críticos para la función? ¿Cómo funcionan? Los datos funcionales responden a estas cuestiones.

Lo mejor es que el movimiento y la acción muscular se registren simultáneamente, permitiendo una más fácil comparación entre ellos. Sin embargo, esto no siempre es factible. Puede que no se disponga del equipo necesario o que el animal no coopere. Por ello, no es raro, pero ciertamente sí aceptable, llevar a cabo partes del análisis funcional por separado, y más tarde incorporar los desplazamientos de huesos y la actividad muscular. Actualmente está siendo normal incorporar análisis del sistema nervioso junto con los estudios de huesos y músculos, lo que produce una explicación más completa de la acción. No solamente se describe la base inmediata del movimiento, sino también los fundamentos del control neural de los desplazamientos y de la iniciación de la actividad muscular. Además, se puede observar la actividad de los músculos en momentos determinados.

## El papel biológico

Para descubrir el papel adaptativo de una estructura, los científicos, eventualmente, se desplazan al campo para documentar cómo emplea realmente el animal su diseño morfológico en su entorno. La cuidadosa observación del organismo en su ambiente debe incorporar técnicas de biología de poblaciones para atestiguar la acción ecológica integral de la forma y la función de una estructura. Se ha acuñado el término **ecomorfología** para reconocer la importancia del análisis ecológico en el examen de un sistema morfológico.

A través de este último punto del análisis, uno obtiene una buena idea de cómo una estructura se utiliza en condiciones naturales. Ocasionalmente se producen sorpresas. Por ejemplo, a diferencia de otros pinzones, el pinzón «carpintero» de las Galápagos utiliza su pico para partir una aguda espina o astilla y utiliza esta «herramienta» como una sonda para detectar larvas de insectos bajo la corteza de los árboles. El ratón cerval se alimenta de semillas y hierbas, pero no desprecia ocasionalmente un insecto; en consecuencia, sus mandíbulas funcionan para algo más que como un simple molinillo de frutos secos. El *pronghorn*, una especie de rebeco de las praderas de Norteamérica, puede alcanzar velocidades por encima de los 96 km/h, pero no hay ni ha habido antes ningún depredador con una capacidad semejante. Por tanto, la alta velocidad en sí no es en este caso una adaptación para escapar de los enemigos. En cambio, estos animales viajan a velocidades regulares de 30 a 50 km/h para migrar en busca de los recursos dispersos. Éste, y no la huida de los depredadores, parece ser la causa fundamental de su velocidad y su diseño.



Literalmente, la expresión «fósil viviente» es una contradicción porque, por supuesto, los fósiles están muertos. Pero ocasionalmente, una especie sobrevive hasta nuestros días habiendo cambiado muy poco desde su aparición. En estos fósiles vivos, la evolución se ha detenido. Como retienen en sus cuerpos caracteres ancestrales y además están vivos, mantienen la fisiología y las conductas que se han perdido en los fósiles. Todos los animales vivos, y no solamente unos pocos privilegiados, retienen al menos algunos caracteres que recuerdan tiempos anteriores en su evolución. El ornitorrinco, un mamífero australiano, sigue poniendo huevos, un recuerdo de sus ancestros reptilianos. Incluso el hombre retiene rasgos antiguos. Tenemos pelo, por ejemplo, que procede del más antiguo de los mamíferos. ¡Supongo que podríamos considerar nuestra columna vertebral como una herencia de los peces!

Sin embargo, lo que la mayoría de los científicos entienden por un fósil viviente es una especie no especializada, actualmente viva, que presenta los caracteres ancestrales tal como existían en los primeros días del linaje. En términos cefálicos y de forma corporal, los cocodrilos se han considerado como fósiles vivos, como los esturiones o el pez *Amia*. En las costas de Nueva Zelanda pervive un reptil parecido a un lagarto, *Sphenodon*. Con cuatro patas y escamas, a simple vista parece un lagarto rechoncho, pero normal. Sin embargo, bajo la piel, su esqueleto, especialmente el de la cabeza, es muy antiguo. Uno de los fósiles vivos más sorprendentes es el celacanto *Latimeria*, un sarcopterigio viviente. Este pez es un pariente lejano del grupo que dio lugar a los primeros anfibios. Y hasta 1939, se creía que *Latimeria* se había extinguido hacía muchos millones de años.

*Latimeria* retiene muchos rasgos ancestrales de los crossopterigios: notocorda bien desarrollada, hocico único, apéndices carnosos, cola dividida. Su descubrimiento despertó gran interés porque los últimos miembros de su familia habían desaparecido aparentemente hace 75 millones de años. En 1938, un capitán de pesca comercial llamado Goosen estaba trabajando en aguas marinas del extremo sur de África cuando decidió, en un impulso, pescar cerca de la desembocadura del río Chalumna. Estaba alejado unos 5 km de la costa, sobre la plataforma costera, cuando lanzó sus redes a una pro-



**FIGURA 1**  
M. Courtenay-Latimer, cuando era conservadora del East London Museum en Sudáfrica. Aparecen al lado su rápido boceto y las notas sobre el celacanto que envió a J. L. B. Smith para pedir su opinión.

fundidad de unos 73 m. Más o menos una hora después se recuperaron las redes y al abrirlas dejaron sobre el muelle toneladas y media de peces comestibles, dos toneladas de tiburones y un celacanto. Ninguno de los hombres de mar habían visto nunca un pez semejante, ni tenían idea de lo que era, excepto que era muy raro. Como era costumbre, la tripulación guardó el pez para el conservador del pequeño museo de East London, África, su puerto base. (Aunque se trata de Sudáfrica, la herencia británica inspira los nombres locales, y de ahí East London para este museo sudafricano.)

El conservador era la señora M. Courtenay-Latimer (Fig. 1). El presupuesto del museo era muy corto, por decir algo, por lo que para conseguir interés y apoyo organizó exposiciones sobre la vida marina local. Por ello pidió a las tripulaciones de los pesqueros que estuvieran atentas a ejemplares raros. Si encontraban alguno, debían ponerlo en el montón de peces no comestibles y al final del día se avisaba a Courtenay-Latimer para que rescatara los ejemplares. Ese día, mientras rebuscaba entre los peces se fijó en el celacanto, azul, con gruesas escamas y aletas como brazos. Medía 1.6 m de largo y pesaba 60 kg. Cuando lo capturaron había mordido a los pescadores, pero ahora estaba muerto y comenzando a descomponerse bajo el fuerte sol. Courtenay-Latimer no tenía formación ictiológica, ni disponía de un gabinete de expertos. Además de conservadora, era también la secretaria y tesorera del museo. Aunque no reconoció en el celacanto lo que realmente era, sí fue lo suficientemente aguda como para darse cuenta de que era especial, y pudo convencer a un receloso conductor de taxi para que les llevara a ella, a su ayudante y al maloliente pez de vuelta al museo. De nuevo el presupuesto se puso en su contra, porque no había refrigerador ni equipo para conservar un pez tan

grande. Por ello lo llevó a un taxidermista al que dio instrucciones para conservar incluso las partes no necesarias para su trabajo. Pero después de tres días con altas temperaturas y sin respuesta por parte del experto más cercano contactado por Courtenay-Latimer, el taxidermista tiró las partes blandas. Cuando la conservadora dijo al presidente del consejo de dirección del museo lo que sospechaba, él se burló, diciendo que «todos los gansos para ella eran cisnes». Parece que tuvo la intención de rechazar el ejemplar, pero se echó atrás y autorizó su conservación y montaje.

Desafortunadamente, su carta al ictiólogo experto más próximo tardó 11 días en llegar, porque East London es una localidad bastante remota, y era época de vacaciones. El experto con el que contactó era L. B. Smith, profesor de química de profesión, pero ictiólogo por vocación. La carta incluía una descripción y un esquema del pez, suficiente para que Smith supiera que éste podía ser el hallazgo científico de la década. Aunque estaba ansioso por ver el pez y confirmar sus suposiciones, no podía hacer el viaje de 560 km hasta East London. Tenía exámenes que revisar y calificar. Finalmente, pudo satisfacer sus deseos y esperanzas, y visitar el museo para ver el pez por primera vez. Era un celacanto, hasta entonces sólo conocido por fósiles del Mesozoico. En honor de la descubridora (Courtenay-Latimer) y de la localidad (el río Chalumna), Smith bautizó el pez como *Latimeria chalumnae*.

Desde entonces se han descubierto otros *Latimeria* en la costa este de África y en Indonesia. Parecen ser depredadores que viven a profundidades entre 80 y 160 m. Gracias fundamentalmente a un capitán, a una conservadora y a un químico, *Latimeria* sigue siendo hoy un fósil viviente.



Así, los estudios de laboratorio determinan la forma y la función de un diseño. Los estudios de campo atestiguan el papel biológico de la estructura, esto es, cómo la forma y la función de la estructura son de utilidad para el animal en condiciones naturales. A su vez, el papel biológico de una estructura sugiere los tipos de presión selectiva que ha soportado el organismo y cómo esa estructura ha resultado constituir una adaptación frente a tales fuerzas naturales. Dando un paso más, la comparación de estructuras homólogas entre grupos o entre clases, permite conocer cómo los cambios en el diseño animal pueden reflejar cambios en las presiones selectivas.

La historia de la evolución de los vertebrados es la historia de la transición y el cambio adaptativo: transición del agua a la tierra (de los peces a los anfibios), de la tierra al aire (de los reptiles a las aves), y en algunos casos, la reinvasión del agua (delfines, ballenas) o el retorno a un modo de vida terrestre (por ejemplo, los avestruces). En el estudio de la evolución de los vertebrados, es útil pensar cómo un diseño particular adapta al organismo a las demandas concretas de su entorno presente, y cómo la estructura, por sí misma, pone limitaciones o abre oportunidades para los tipos de adaptación que pudieran surgir eventualmente.

## Resumen

La anatomía y su significado constituyen el campo de la morfología comparada. Nuestro objetivo es comprender cómo funcionan los organismos y cómo han evolucionado. Aunque actualmente el conjunto de la forma, la función y la evolución nos permiten alcanzar ese conocimiento, hasta llegar a esta unión armoniosa, ha habido que pasar por una historia difícil y controvertida. Darwin añadió a la morfología los conceptos unidos del diseño biológico en un contexto común: la ascendencia con modificación. La Morfología disfrutó de su propia historia intelectual, que reconoció la estrecha relación entre forma y función, junto con los patrones anatómicos básicos subyacentes, sobre los que están contruidos los organismos. A partir de aquí se reconocieron las influencias independientes de la historia (homología), la función (analogía) y la simple semejanza (homoplasia) sobre el diseño de los vertebrados. La comparación es una de nuestras técnicas, al igual que la eva-

luación experimental de las funciones y la representación de los sucesos evolutivos mediante dendrogramas, que resumen los patrones filogenéticos y sugieren el proceso de cambio a través del tiempo. Las principales etapas de la evolución se pueden resumir sencillamente (Fig. 1.21), pero con ello se subestima su complejidad, que se puede simplificar (Fig. 1.22), pero esto puede dar lugar a un dendrograma desconcertante, sin indicación de abundancias. La abundancia también se puede resumir (Fig. 1.23), pero se pierde entonces parte de la genealogía detallada. La genealogía se resume en los cladogramas (Fig. 1.27), pero ello concede primacía solamente a los linajes, y simplifica en demasía los sucesos evolutivos, especialmente si no se incluyen las formas fósiles.

La mayoría de las especies que han existido están actualmente extintas. En consecuencia, acudimos al registro fósil, de donde recuperamos el mayor conjunto de caracteres de la historia de los vertebrados. Es muy probable que estructuras duras como huesos y dientes sobrevivan al rudo y violento proceso de la fosilización. Ocasionalmente también se conservan huellas, impresiones y partes blandas que nos proporcionan nuevos datos sobre la vida de los organismos del pasado. La reconstrucción de los materiales fósiles trae a los animales extintos de nuevo a la vida. Las reconstrucciones son hipótesis susceptibles de ajuste, pero también mejoradas con nuevos datos, filogenias más creíbles y una mejor biología. En los estudios morfológicos, la biología mejorada surge de la aplicación de nuevas técnicas de análisis funcional, como los análisis de movimiento de alta velocidad o la cuidadosa monitorización de procesos fisiológicos. Cuando llevamos nuestro conocimiento de la forma y función de los vertebrados al entorno en que vive el animal, hacemos que la morfología comparada se ocupe del papel adaptativo de los rasgos particulares de un organismo. La base adaptativa de la supervivencia de un ser vivo no puede reducirse a su genoma. Es el organismo en su conjunto, integrado y dinámico, y no sus genes, el que se enfrenta directamente con su entorno. La supervivencia depende de la integración adaptativa de la forma y la función con las fuerzas selectivas situadas en el ambiente en que el rasgo o característica está funcionando. Nos embarcamos así en el descubrimiento de esta importante historia, para intentar explicar cómo funciona el diseño de los vertebrados, y cómo ha evolucionado.



# CAPÍTULO 2

## Origen de los cordados



### FILOGENIA DE LOS CORDADOS

#### CARACTERÍSTICAS DE LOS CORDADOS

- Notocorda
- Hendiduras faríngeas
- Endostilo o glándula tirioides
- Cordón nervioso tubular y dorsal
- Cola postanal
- Patrón corporal de los cordados

#### PROTOCOLDADOS

- Hemicordados
  - Enteropneustos: «gusanos bellota»
  - Pterobranquios
  - Afinidades filogenéticas de los hemicordados
- Subfilo urocordados
  - Ascidiáceos: «jeringas de mar»
  - Larváceos (apendicularios)

Los cordados no son ni el mayor ni el más diverso de los filos animales, aunque en términos de número de especies se encuentran en un respetable cuarto puesto tras los artrópodos, los nematodos y los moluscos (Fig. 2.1). Camuflada dentro del filo se encuentra una pequeña familia, los homínidos, que incluye al hombre. En parte, nuestro interés por los cordados deriva del hecho de que pertenecemos a este filo, por lo que estudiar los cordados nos acerca a temas relacionados con nosotros mismos. Pero tenemos algo más que un interés egoísta por los cordados. Muchos de ellos tienen partes duras que permanecen para dejar una historia importante en el registro fósil, lo que los ha hecho especialmente útiles al definir ideas sobre los procesos evolutivos. Los cordados más avanzados son algunos de los animales más complicados que han existido jamás. Por tanto, nos plantean interrogantes sobre la complejidad de la organización biológica, y sobre los mecanismos especiales que resultan importantes en la evolución.

- Taliáceos
- Cefalocordados
- Panorámica de los protocordados

#### ORÍGENES DE LOS CORDADOS

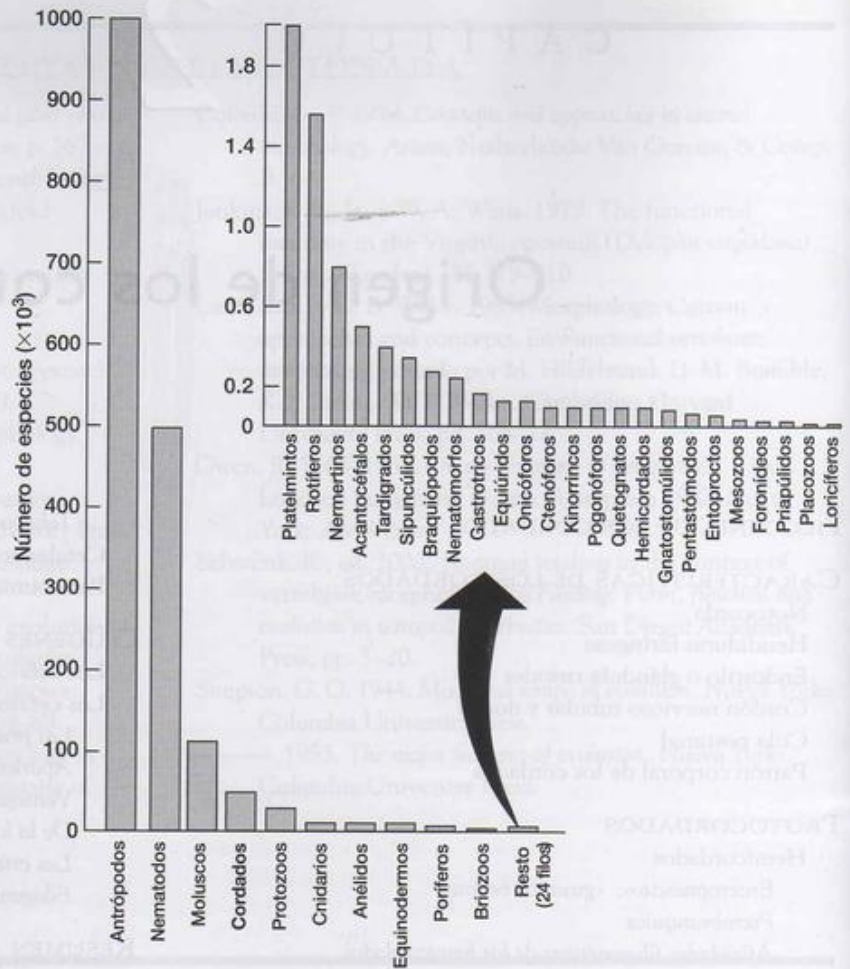
- Los cefalocordados a partir de anélidos y artrópodos
- Los cefalocordados a partir de equinodermos
  - Las pruebas
  - Aparición de las características de los cordados
  - Ventajas selectivas
  - De la larva de equinodermo al «renacuajo» cordado
  - Las críticas
  - Filogenia, pedomorfosis y orígenes

#### RESUMEN

### Filogenia de los cordados

Los cordados tienen una cavidad interna llena de líquido, llamada **celoma**. Forman parte de una gran radiación de los bilaterales, animales cuyo diseño presenta simetría bilateral. Entre estos animales bilaterales, hay dos líneas evolutivas aparentemente distintas e independientes. Una línea son los **protóstomos**, que incluye a los moluscos, anélidos y artrópodos, junto con otros filos menores. A su vez, la línea de los protóstomos se divide en lofotrocozoos y ecisozoos (Fig. 2.2). La otra línea, los **deuteróstomos**, agrupa a varios otros filos menores además de los equinodermos, los hemicordados y los cordados (Fig. 2.2). La distinción entre protóstomos y deuteróstomos se basó originalmente en ciertos caracteres embriológicos (Tabla 2.1). Recientemente, estudios moleculares han confirmado y aclarado estas dos líneas evolutivas de los bilaterales. Más tarde trataremos el desarrollo embrionario, pero daremos aquí algunos rasgos intro-





**FIGURA 2.1** Abundancia relativa de especies en los filos animales. Cuando se conozca finalmente su número, los nematodos pueden superar a los artrópodos.

ductorios generales que ayuden a clarificar las diferencias entre protóstomos y deuteróstomos.

**Desarrollo embrionario; detalles de la segmentación (p. 161)**

En ambos grupos de bilaterales, el huevo comienza a dividirse repetidamente tras la fecundación, un proceso denominado **segmentación**, hasta que el joven embrión está constituido por muchas células derivadas de un único huevo unicelular (Fig. 2.3). En algunos animales, las células en división del embrión se disponen alternadamente entre sí, en un patrón conocido como **segmentación espiral**. En otros, las células en división quedan

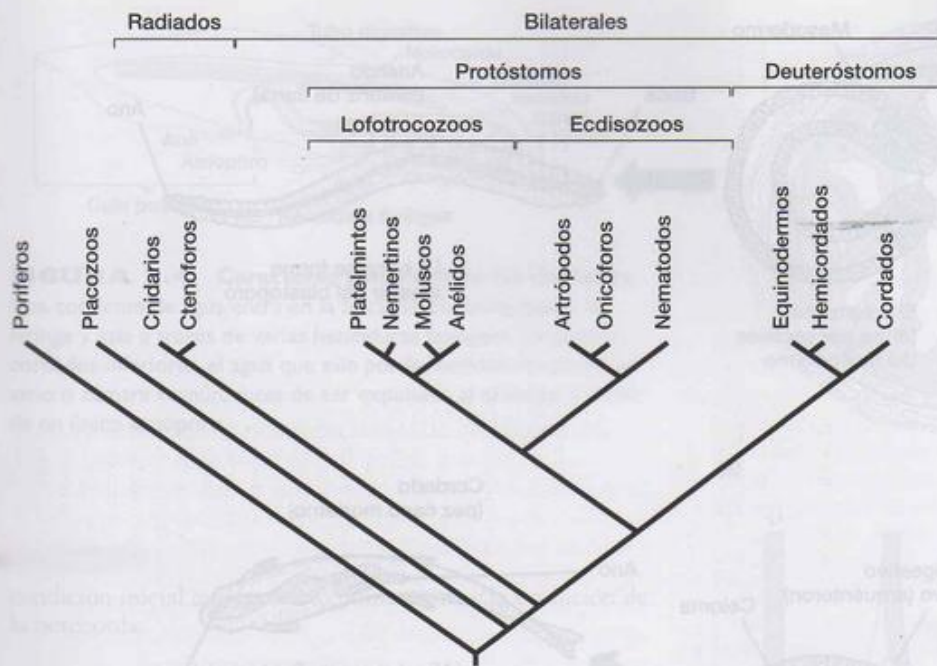
alineadas, en lo que se denomina **segmentación radial**. En este punto, el embrión es poco más que un grupo de células en división, que pronto se disponen en una esfera hueca, con las células formando las paredes alrededor de una cavidad interna llena de líquido. Un parte de la pared se invagina y crece hacia el interior, un proceso denominado **gastrulación**. La abertura de este entrante es el **blastoporo**, y las propias células que se internan están destinadas a formar el tubo digestivo del adulto. La invaginación continúa hasta que las células alcanzan la pared opuesta, donde generalmente se dispersan, formando una segunda abertura del tubo digestivo primitivo (la primera es el blastoporo). El embrión, ahora multicelular, está compuesto por tres capas tisulares básicas: un **ectodermo** externo, un **endodermo** interno que forma las paredes del tubo digestivo, y un **mesodermo** que constituye una capa entre las otras dos. Si la capa maciza de células mesodérmicas se ahueca para formar la cavidad corporal en su interior, el resultado es un **celoma esquizocélico** (Fig. 2.3a). En cambio, si las hojas del mesodermo se forman a partir de sacos evaginados del tubo digestivo, que se independizan para constituir la cavidad corporal, el resultado es un **celoma enterocélico** (Fig. 2.3b).

Los protóstomos, cuyo nombre significa literalmente «boca primaria», son animales en los que la boca se forma cerca o a partir del blastoporo. Además, tienden a presentar segmentación espiral, celoma esquizocélico y un esqueleto derivado de

**TABLA 2.1** Patrones fundamentales en el desarrollo de los bilaterales

Protóstomos	Deuteróstomos
Blastoporo (boca)	Blastoporo (ano)
Segmentación espiral	Segmentación radial
Celoma esquizocélico	Celoma enterocélico
Esqueleto ectodérmico	Esqueleto mesodérmico





**FIGURA 2.2** Relaciones filogenéticas entre los principales grupos animales. Nótese que los cordados son celomados deuteróstomos, junto con los hemicordados y los equinodermos. Los protóstomos son un linaje independiente.

la capa de células superficial (Fig. 2.3a). Los deuteróstomos, cuyo nombre significa literalmente «boca secundaria», son animales en los que la boca se forma no del blastoporo, sino del extremo opuesto del tubo digestivo (el blastoporo da el ano). Además, el desarrollo embrionario de los deuteróstomos incluye segmentación radial, celoma enterocélico y un esqueleto calcificado, si existe, que deriva generalmente de tejidos mesodérmicos (Fig. 2.3b). Estos rasgos embrionarios compartidos por los deuteróstomos atestiguan que están más estrechamente relacionados entre sí en sentido evolutivo que con cualquier protóstomo. Los caracteres del desarrollo embrionario, las modernas filogenias moleculares y el registro fósil implican que se produjo una antigua y fundamental divergencia entre protóstomos y deuteróstomos.

Los cordados evolucionaron dentro de los deuteróstomos. Su boca se forma en posición opuesta al blastoporo, su segmentación generalmente es radial, su celoma es enterocélico y su esqueleto se forma de los tejidos mesodérmicos del embrión. Pero debemos ser claros sobre el carácter de los cordados por sí mismos. Es fácil olvidar que dos de los tres taxones de cordados son técnicamente invertebrados. El filo cordados se divide en tres taxones de distinto tamaño: los cefalocordados (anfioxos), los urocordados (tunicados) y el grupo mayor, los vertebrados. Hablando estrictamente, los invertebrados incluyen a todos los animales, excepto a los miembros de este último taxón, los vertebrados.

Los fósiles cordados más antiguos aparecen en el período Cámbrico, hace unos 544 millones de años. Aunque más tarde los cordados desarrollaron huesos y dientes duros que dejaron un importante testimonio fósil, probablemente los antecesores de los primeros cordados tenían cuerpos blandos, y no dejaron casi huellas fósiles de la vía evolutiva desde los precordados hasta los cordados. Por ello, para descifrar los orígenes de los cordados, obtenemos pruebas de los rasgos anatómicos y moleculares (códigos de secuencias génicas) presentes en las formas de los cordados actuales. Para evaluar el éxito de nuestros inten-

tos de acercarnos al origen de los vertebrados, necesitamos decidir primero qué define a un cordado. Por tanto, intentaremos descubrir los grupos animales que constituyan los precursores más probables de los cordados.

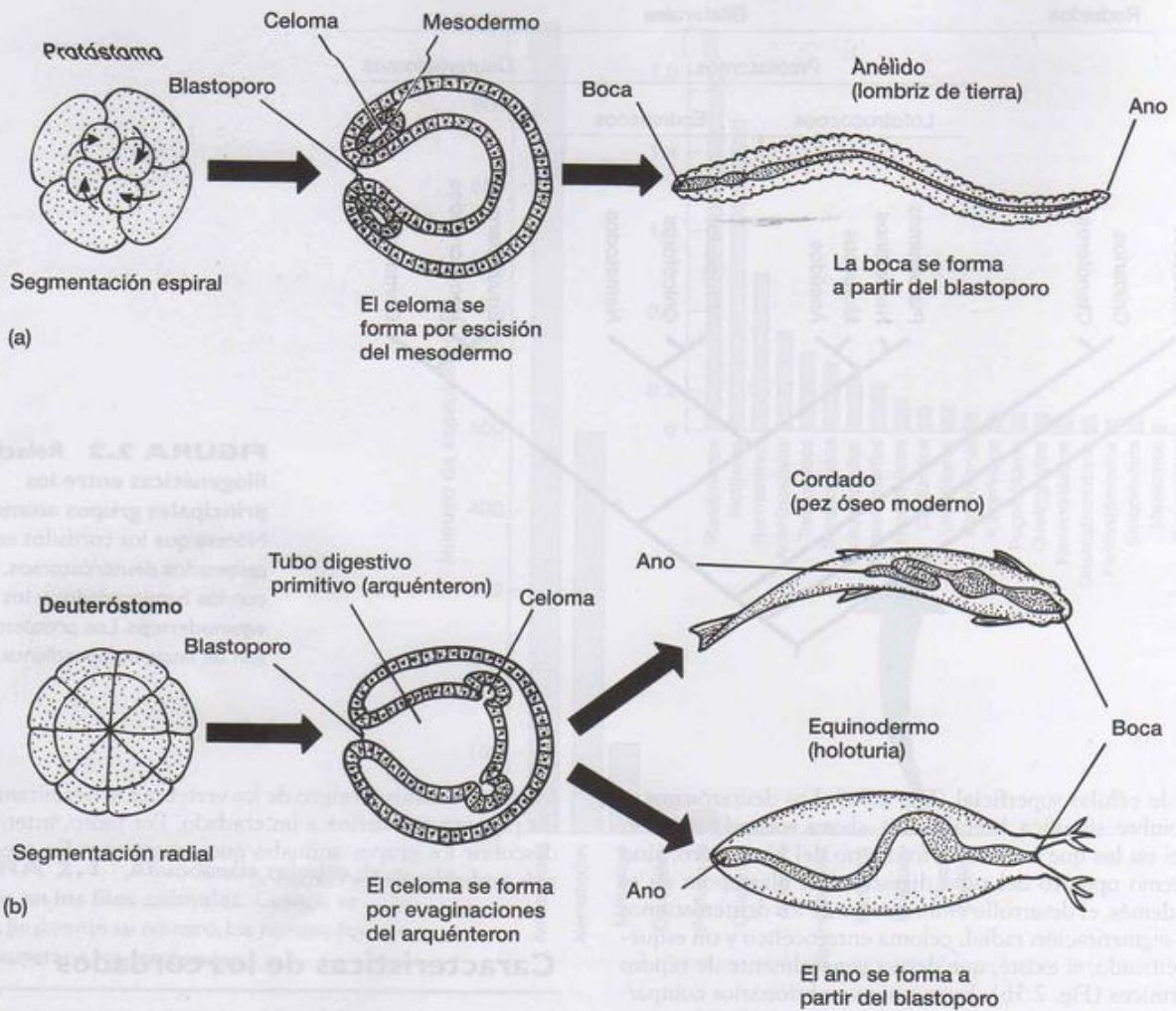
## Características de los cordados

A primera vista, las diferencias entre los tres taxones cordados son más aparentes que las semejanzas que los unen. La mayoría de los vertebrados tienen un endoesqueleto, un sistema de elementos internos rígidos de hueso o cartílago bajo la piel. El endoesqueleto participa en la locomoción, el soporte y la protección de órganos delicados. Algunos vertebrados son terrestres, y la mayoría utiliza mandíbulas para alimentarse. Pero los cefalocordados y los urocordados son todos animales marinos, y todos carecen de esqueleto óseo o cartilaginoso. Sin embargo, su sistema de soporte puede implicar varillas de material colágeno. Los cefalocordados y los urocordados son suspensivos, fabrican una pegajosa banda de moco que extrae el alimento de las corrientes de agua que pasan por un sistema filtrador. Los tres taxones, a pesar de estas diferencias superficiales, comparten un diseño corporal común, basado en al menos cinco caracteres fundamentales: la notocorda, las hendiduras faríngeas, el endostilo o glándula tiroideas, el tubo nervioso dorsal y la cola postanal (Fig. 2.4). Estos cinco rasgos son diagnósticos de los cordados y, en conjunto, los distinguen del resto de los taxones. A continuación trataremos cada característica por separado.

## Notocorda

La notocorda es una delgada varilla que se forma a partir del mesodermo en todos los cordados. Se encuentra longitudinalmente por encima del celoma, pero bajo el sistema nervioso central. El filo toma el nombre de cordados por esta estructura. Típicamente, la notocorda está compuesta por un núcleo de



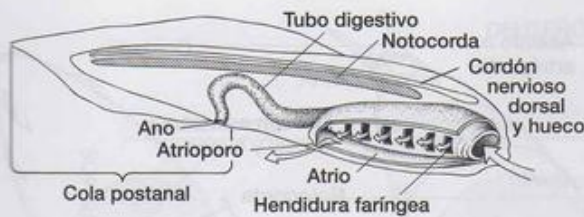


**FIGURA 2.3 Protóstomos y deuteróstomos.** Los celomados se dividen en dos grandes grupos según caracteres embrionarios, (a) Los protóstomos tienen segmentación espiral, formación del celoma por ahuecamiento del mesodermo y derivación de la boca a partir del blastoporo. (b) Los deuteróstomos tienen segmentación radial, formación del celoma por evaginaciones del arquenteron y derivación del ano a partir, o cerca, del blastoporo.

células y líquido envuelto por una consistente vaina de tejido fibroso (Fig. 2.5a). A veces, el líquido se encuentra en el interior de células denominadas células vacuoladas; otras, reside entre las células del núcleo de la notocorda. La notocorda posee las propiedades mecánicas de una varilla elástica, por lo que puede flexionarse lateralmente (Fig. 2.5c), pero no puede acortarse en longitud, como un telescopio (Fig. 2.5b). Esta cualidad mecánica resulta de la acción cooperativa de la vaina fibrosa externa y del núcleo líquido que envuelve. Si se extrajera el líquido, como si se desinflara un globo, la envuelta externa se colapsaría y perdería sus propiedades mecánicas. El líquido que llena normalmente la notocorda permanece estático y no fluye. Estas estructuras mecánicas, en las que la vaina externa encierra un núcleo fluido, se llaman **órganos hidrostáticos**. La notocorda es un órgano hidrostático con propiedades elásticas que resiste la compresión axial. Se encuentra a lo largo del eje corporal para permitir la flexión lateral, pero impide el colapso del cuerpo durante la locomoción (Fig. 2.5d).

Para comprender la mecánica de la notocorda, imaginemos qué ocurriría si un grupo de músculos se contrae en un lado de un animal sin notocorda. Al acortarse el músculo, se acorta también la pared del cuerpo de la que forma parte y el cuerpo se recoge telescópicamente. En un cuerpo con notocorda, la varilla longitudinal e incompresible resiste la tendencia de un músculo en contracción a acortar el cuerpo. En lugar de ello, la contracción del músculo dobla la cola hacia su lado. Así, al contraerse, la musculatura corporal, dispuesta segmentariamente, actúa sobre la notocorda para iniciar movimientos de natación que producen presiones laterales contra el sustrato que le rodea. Con la relajación muscular, la notocorda endereza el cuerpo. De esta forma, la notocorda impide el colapso o el repliegue telescópico del cuerpo, y constituye el antagonista de los músculos para enderezar el organismo. Como resultado, las contracciones alternas de los músculos de los costados en conjunción con la notocorda generan ondas laterales de ondulación corporal. Esta forma de locomoción puede haber sido la





**FIGURA 2.4 Caracteres generales de los cordados.** Una corriente de agua entra en la boca del cordado, pasa a la faringe y sale a través de varias hendiduras faríngeas. En muchos cordados inferiores, el agua que sale por las hendiduras pasa a un atrio o cámara común, antes de ser expulsada al exterior a través de un único atrioporo.

condición inicial que favoreció primeramente la evolución de la notocorda.

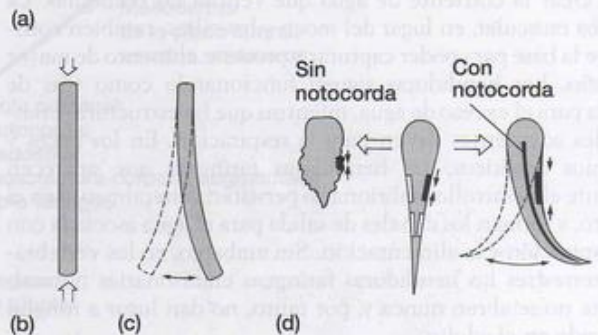
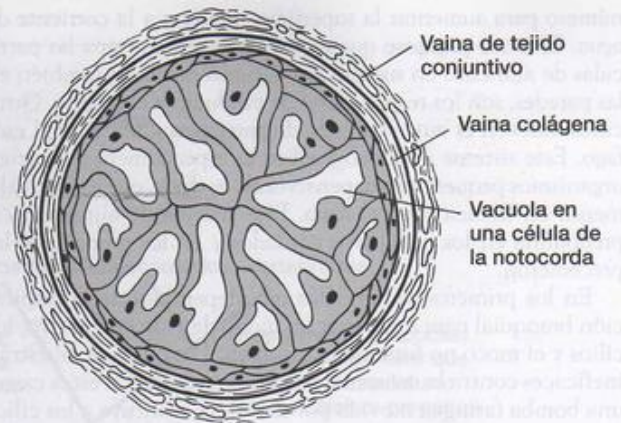
#### Ideas de Gutmann (p. 76)

La notocorda continúa siendo un importante órgano funcional en la mayoría de los grupos de cordados. Solamente en las formas posteriores, como los peces óseos y los vertebrados terrestres, está sustituida en gran parte por otra estructura funcional, la columna vertebral. Incluso entonces, la notocorda todavía aparece como una estructura embrionaria, inductora del desarrollo del tubo neural por encima de ella, y funcionando como un andamio sobre el que crece el cuerpo del embrión. En los mamíferos adultos, con una columna vertebral completa, la notocorda queda reducida a un resto, el núcleo pulposo. Se trata de un pequeño núcleo de material gelatinoso dentro de cada disco intervertebral, que constituye un «cojín» discoidal entre vértebras sucesivas.

#### Estructura y desarrollo embrionario de la notocorda (p. 167, 292)

### Hendiduras faríngeas

Otra característica de los cordados son las hendiduras faríngeas (Fig. 2.4). La faringe es una parte del tubo digestivo situada inmediatamente tras la boca. En algún momento de la vida de todos los cordados, las paredes de la faringe se perforan, o casi, mediante una serie longitudinal de aberturas, las hendiduras faríngeas (el fenómeno se llama faringotremia, literalmente «orificios faríngeos»). El término *hendiduras branquiales* se usa a menudo en lugar de hendiduras faríngeas, pero en propiedad, una «branquia» es una estructura derivada especializada, formada por pequeñas hojas o pliegues que albergan capilares para la respiración en el agua. En estos vertebrados, las branquias se forman al lado de estas hendiduras branquiales. Las hendiduras son sencillamente las aberturas, la mayoría de las veces sin papel significativo en la respiración. En muchos cordados primitivos, estas aberturas sirven fundamentalmente para la alimentación, pero en los embriones no tienen función respiratoria alguna; por tanto, el término *hendiduras branquiales* es erróneo. Las hendiduras faríngeas pueden aparecer pronto en el desarrollo embrionario y persistir en estado adulto, o bien desaparecer antes de



**FIGURA 2.5 Notocorda.** (a) Sección transversal de la notocorda de un renacuajo de rana. (b) La notocorda se encuentra sobre la cavidad del cuerpo y es axialmente incompresible, es decir, resiste el acortamiento. (c) Sin embargo, la notocorda es flexible lateralmente. (d) Vistas desde arriba, las consecuencias de la contracción muscular en un cuerpo con y sin notocorda. Sin notocorda, la contracción de la musculatura lateral acorta el cuerpo telescópicamente. La notocorda impide el colapso del cuerpo y las contracciones musculares alternas en los lados flexionan eficazmente el cuerpo en movimientos nataatorios.

que el joven vertebrado nazca. Sea cual sea su destino embrionario o adulto, todos los cordados tienen hendiduras faríngeas en algún momento de sus vidas.

Cuando las hendiduras aparecieron por primera vez, probablemente contribuyeron a la alimentación. Al ser aberturas en la faringe, permitieron el flujo unidireccional de la corriente de agua, que entra por la boca y sale por las hendiduras (Fig. 2.4). Secundariamente, cuando las paredes de las hendiduras se asociaron a las branquias, la corriente de agua también participó en el intercambio respiratorio con la sangre en circulación por los lechos capilares de las branquias. El agua que entraba en la boca podía traer alimento en suspensión y oxígeno. Conforme salía por las hendiduras faríngeas y a través de las branquias vascularizadas, el dióxido de carbono se incorporaba al agua y se eliminaba. Por ello, el agua que pasa a través de las hendiduras faríngeas puede a la vez servir para la alimentación y la respiración.

En los cordados primitivos, sin branquias, la propia faringe está muchas veces expandida, formando un *cestillo faríngeo* o *branquial*, y las hendiduras de sus paredes se multiplican en



número para aumentar la superficie expuesta a la corriente de agua. El moco pegajoso que tapiza las paredes atrapa las partículas de alimento en suspensión. Grupos de cilios, también en las paredes, son los responsables de producir la corriente. Otros cilios mueven el moco cargado de partículas y lo pasan al esófago. Este sistema de moco y cilios es especialmente eficaz en organismos pequeños y **suspensívoros**, es decir, que extraen alimento en flotación en el agua. Este sistema de alimentación predomina en los primitivos cordados y en los grupos que les precedieron.

En los primeros vertebrados que dependían de la respiración branquial para mantener un modo de vida más activo, los cilios y el moco no funcionan tan bien. Los cilios se muestran ineficaces contra la resistencia de las branquias. En estos casos, una bomba faríngea movida por músculos sustituye a los cilios para crear la corriente de agua que ventila las branquias. La bomba muscular, en lugar del moco y los cilios, también constituye la base para poder capturar y procesar alimento de mayor tamaño. Las hendiduras siguen funcionando como vías de salida para el exceso de agua, mientras que las estructuras branquiales adyacentes sirven para la respiración. En los peces y anfibios acuáticos, las hendiduras faríngeas que aparecen durante el desarrollo embrionario persisten generalmente en el adulto, y forman los canales de salida para el agua asociada con la respiración y la alimentación. Sin embargo, en los vertebrados terrestres las hendiduras faríngeas embrionarias normalmente no se abren nunca y, por tanto, no dan lugar a ningún derivado en el adulto.

**Por qué los cilios se sustituyen por músculos al aumentar el cuerpo de tamaño (p. 127)**

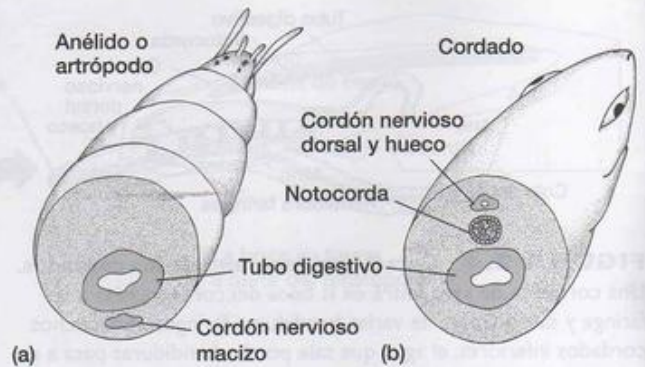
### Endostilo o glándula tiroides

La glándula tiroides, al igual que el endostilo, está implicada en el metabolismo del yodo, lo que sugiere una homología entre ambos con el endostilo como predecesor filogenético del tiroides. Si se acepta esto, todos los cordados (y posiblemente también los hemicordados) tienen endostilo (urocordados, cefalocordados, larvas de lamprea) o tiroides (adultos de lamprea, resto de los vertebrados).

**Glándula tiroides (p. 585)**

### Cordón nervioso tubular y dorsal

La tercera característica de los cordados es un cordón nervioso dorsal y hueco derivado del ectodermo (Fig. 2.6b). El sistema nervioso de todos los animales tiene un origen embrionario ectodérmico, pero sólo en los cordados el tubo nervioso se forma por un proceso embrionario típico, llamado **invaginación**. Las futuras células del tubo nervioso del embrión temprano de los cordados se reúnen dorsalmente en una **placa neural** del ectodermo superficial. Esta placa neural se pliega o se enrolla y se hunde hacia dentro (se invagina) como un tubo para situarse dorsalmente en el interior del embrión. La producción de un cordón nervioso por invaginación de una placa engrosada se denomina **neurulación**. En la mayoría de los embriones no cordados, las células ectodérmicas destinadas a formar el sistema nervioso no se concentran en una placa engrosada superficial (placoda), sino que individualmente migran al interior para ensamblarse y constituir el sistema nervioso básico. Además, el cordón nervioso principal de la



**FIGURA 2.6** Cordón nervioso dorsal y hueco.

(a) Esquema corporal básico de un anélido o artrópodo. En estos animales, el cordón nervioso, cuando existe, está en posición ventral, bajo el tubo digestivo. (b) Esquema corporal básico de los cordados. El cordón nervioso de los cordados se encuentra en posición dorsal, sobre el tubo digestivo y la notocorda. Está hueco, o más correctamente, presenta un conducto central lleno de líquido, el neurocele, indicado como el punto blanco en el cordón nervioso dorsal.

mayoría de los invertebrados está en posición ventral, bajo el tubo digestivo, y es macizo. Sin embargo, en los cordados el cordón nervioso se encuentra sobre el tubo digestivo y está hueco en toda su longitud; o, para ser precisos, rodea al **neurocele**, un conducto central lleno de líquido (Fig. 2.6b). La ventaja, si es que existe alguna, de un cordón nervioso tubular y no macizo no se conoce, pero este rasgo característico sólo se da en los cordados.

**Formación del tubo nervioso (p. 164)**

### Cola postanal

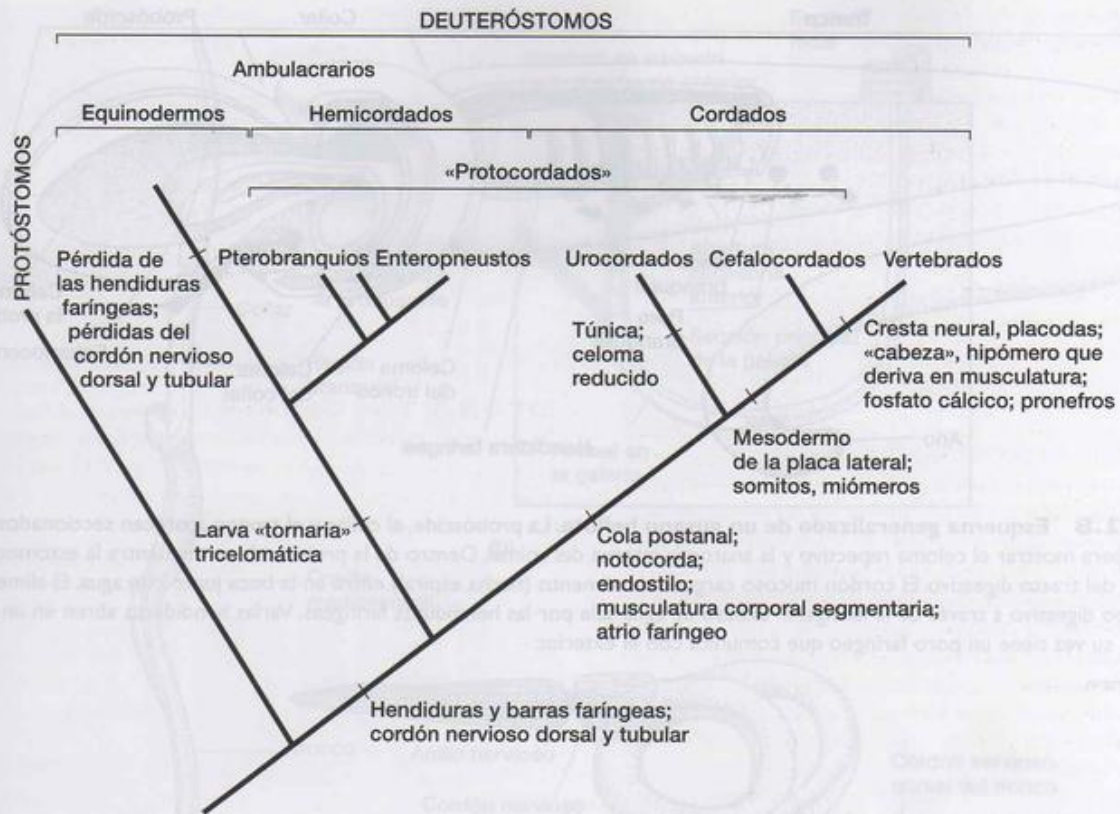
En cuarto lugar, los cordados poseen una cola postanal que representa una prolongación posterior del cuerpo que se extiende más allá del ano. La cola es primariamente una extensión del aparato locomotor de los cordados, la musculatura segmentaria y la notocorda. Más adelante trataremos el papel de la cola en la natación.

**La natación en los peces (p. 302)**

### Esquema corporal de los cordados

Lo realmente común a todos los cordados son estas cinco características primarias: notocorda, hendiduras faríngeas, endostilo o tiroides, cordón nervioso dorsal y hueco, y cola postanal. Estos caracteres pueden aparecer brevemente sólo durante el desarrollo embrionario o pueden persistir en estado adulto, pero todos los cordados las presentan en algún momento de sus vidas. En conjunto, son un grupo de caracteres que sólo se encuentra en los cordados, que también muestran segmentación. Unos paquetes musculares, o **miómeros**, se disponen secuencialmente a lo largo del cuerpo y de la cola, formando parte de la pared del cuerpo.





**FIGURA 2.7** Relaciones filogenéticas de los «procordados». Los procordados se relacionan con los equinodermos y a mayor distancia, con los protóstomos.

Ahora que tenemos una idea de las características básicas y secundarias de los cordados, pasemos nuestra atención al origen evolutivo del grupo. Los biólogos interesados en estas cuestiones se dirigen a menudo a un grupo de cordados primitivos y a sus antecesores inmediatos, cuya estructura y diseño nos proporcionan información sobre cómo y por qué apareció el modelo corporal de los cordados. Estos animales son los protocordados.

## Protocordados

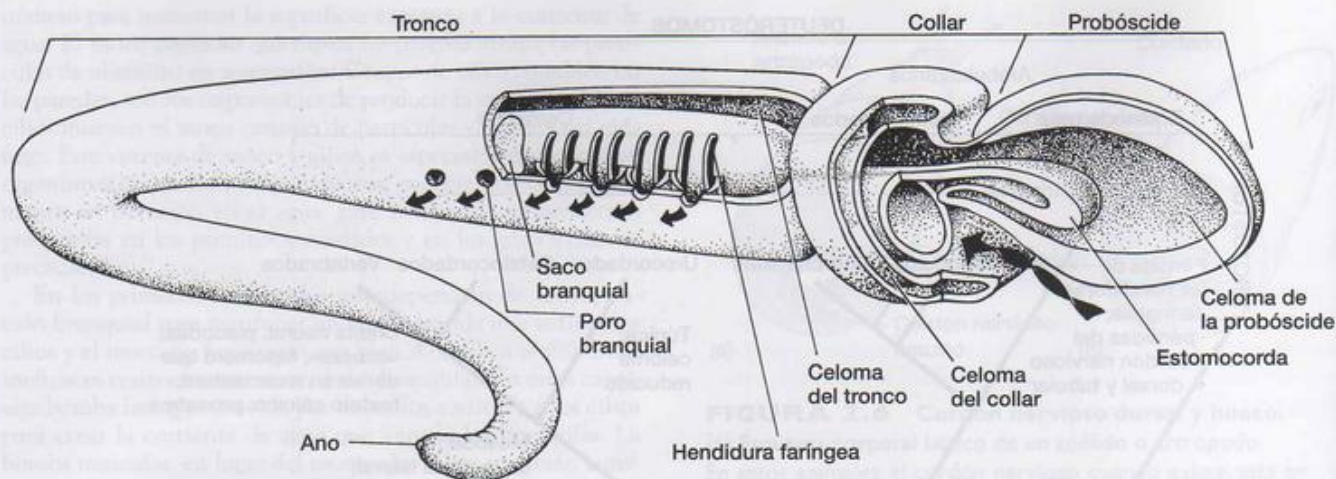
Los protocordados son un conjunto informal de animales (Fig. 2.7), cuyos taxones incluyen algunos de los cordados más antiguos, o «primeros»; de ahí el prefijo «proto-». Los protocordados no son un auténtico grupo taxonómico, sino una agrupación de conveniencia cuyos miembros comparten algunas o todas de las cinco características fundamentales del diseño de los cordados. Como el registro fósil revela poco acerca de los antecesores de los cordados, los protocordados actuales se han escudriñado en busca del origen de los cordados. Por supuesto, los protocordados actuales son el producto de una larga historia evolutiva, independiente de otros taxones. Su anatomía es simple, y su posición filogenética antigua. En el contexto de una filogenia bien resuelta, su morfología y su modo de vida ofrecen indicios tentadores sobre el origen y las primeras ventajas del modelo corporal de los cordados. La

consistente filogenia de los deuteróstomos está basada en el análisis de datos moleculares (Fig. 2.7). La esperanza es que podamos encontrar en los protocordados vivos no solamente indicios de los pasos evolutivos desde los precordados a los cordados, sino que también consigamos llegar a comprender cómo aparecieron los rasgos del modelo cordado por primera vez. Un estudio más detallado de los simples protocordados nos lleva a la compleja historia de los orígenes de los cordados.

Todos los protocordados son animales marinos que se alimentan por medio de cilios y moco. Pero, a menudo, viven de forma muy diferente cuando son larvas que en estado adulto. Como larvas pueden ser **pelágicas**, y vivir en aguas abiertas, entre la superficie y el fondo. Aunque no están sujetas, la mayoría de las larvas de flotación libre tienen una capacidad locomotora limitada y son por tanto **planctónicas**, yendo de un sitio a otro por la acción de las corrientes y de las mareas en lugar de por su propio esfuerzo. Como adultos, son generalmente **bentónicos**, y viven sobre o dentro del fondo marino. Algunos **excavan** en el sustrato o viven **sésiles**, sujetos a él. Unos adultos son **solitarios**, otros son **coloniales** y viven juntos en asociación. Algunos son **dioicos** (literalmente, dos casas), con las gónadas masculinas y femeninas en individuos diferentes; otros son **monoicos** (una casa), con las gónadas masculinas y femeninas en el mismo individuo.

Esta categoría informal de los protocordados incluye generalmente tres grupos: los hemicordados, los urocordados y los cefalocordados, que veremos a continuación.





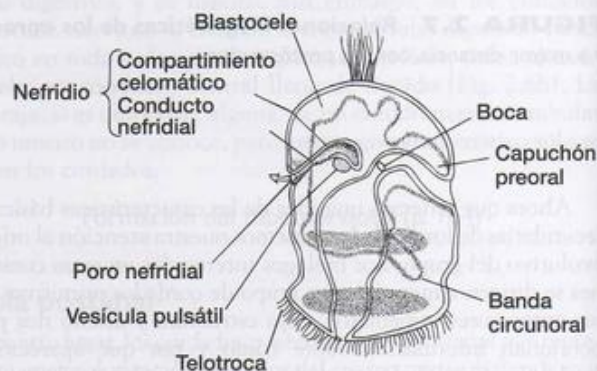
**FIGURA 2.8** Esquema generalizado de un gusano bellota. La probóscide, el collar y el tronco aparecen seccionados parcialmente, para mostrar el celoma respectivo y la anatomía interna del animal. Dentro de la probóscide se encuentra la estomocorda, una extensión del tracto digestivo. El cordón mucoso cargado de alimento (flecha espiral) entra en la boca junto con agua. El alimento se dirige al tubo digestivo a través de la faringe. El exceso de agua sale por las hendiduras faríngeas. Varias hendiduras abren en un saco faríngeo que a su vez tiene un poro faríngeo que comunica con el exterior.

Modificado de Gutmann.

## Hemicordados

Los miembros de los hemicordados son «gusanos» marinos con relaciones aparentes por un lado con los cordados y por otro con los equinodermos. Comparten con los cordados unas inconfundibles hendiduras faríngeas (Fig. 2.8) y la invaginación embrionaria del cordón nervioso dorsal. Aunque en general el cordón es macizo, partes de él pueden ser huecas en algunas especies. Los hemicordados carecen de notocorda y de cola postanal, de ahí el nombre de *hemi-* o *medio-* cordados. Como larvas, algunos de estos animales pasan a través de un pequeño estado planctónico llamado *larva tornaria* (Fig. 2.9). Esta larva planctónica está provista de bandas ciliadas en su superficie y un tubo digestivo simple. Por su estructura ciliada, su tubo digestivo simple y su vida planctónica, la larva tornaria se parece a la *larva auricularia* de los equinodermos. De hecho, algunas personas mantienen que estas similitudes morfológicas son testigos de una relación filogenética estrecha entre los hemicordados (larva tornaria) y los equinodermos (larva auricularia). Esta estrecha relación está confirmada por recientes análisis filogenéticos basados en estudios moleculares de expresión génica, que unen ambos grupos en el taxón ambulacrarios (Fig. 2.7).

Además, los hemicordados, como los equinodermos y los cordados, son deuteróstomos. Su boca se forma en el polo opuesto al blastoporo, y presentan los característicos patrones deuteróstomos del desarrollo embrionario y de la formación del celoma. Las semejanzas de los hemicordados con el diseño larvario de los equinodermos, por una parte, y con los cordados adultos, por otra, son tentadoras. Quizás se mantienen cerca de la ruta evolutiva tomada por los primeros cordados y retienen indicios del origen del patrón de los cordados. Pero recordemos que los hemicordados actuales están alejados millones de años de los antecesores reales que podrían com-

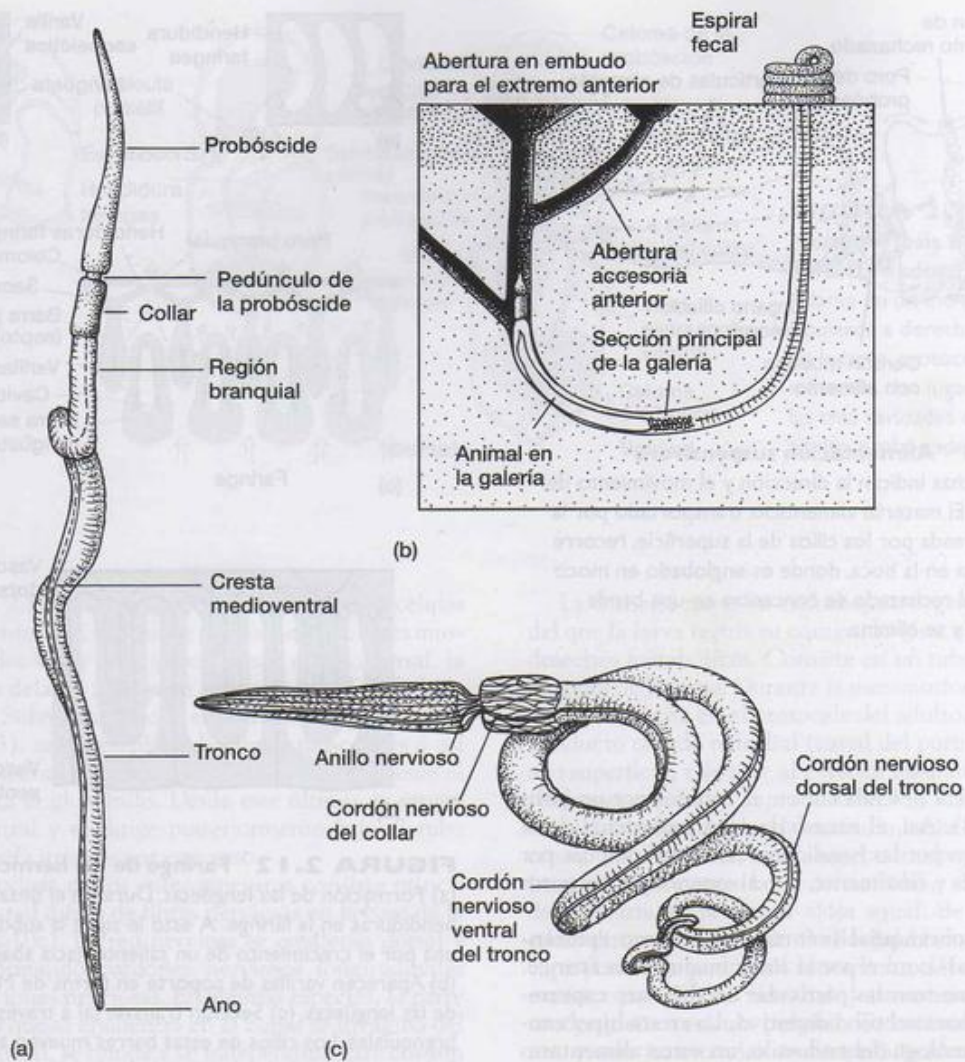


**FIGURA 2.9** Larva tornaria de hemicordado. El tubo digestivo simple comienza en la boca bajo un capuchón preoral y pasa a través de la larva. En la superficie, una larva ciliada circunoral se retuerce a lo largo de los lados de la larva. En el extremo anterior se extiende un penacho de cilios, y la telotroca, un cinturón de cilios, se encuentra en el extremo posterior. El órgano excretor es un nefridio que consiste en un compartimento de podocitos comunicado con el exterior por un conducto nefridial y un poro.

Basado en Ruppert y Balser.

partir con los primeros precordados. Su propia evolución les ha dotado de estructuras especializadas al servicio de sus hábitos sedentarios. Dentro de los hemicordados hay dos grupos taxonómicos, los *enteropneustos*, formas excavadoras, y los *pterobranquios*, generalmente formas sésiles.





**FIGURA 2.10 Hemicordados, Enteropneustos.** Los hemicordados de esta figura son enteropneustos, conocidos comúnmente como gusanos bellota. (a) Caracteres externos y regiones del cuerpo de un gusano adulto. (b) El gusano bellota *Balanoglossus* en su galería. (c) Sistema nervioso del gusano bellota *Saccoglossus*. El sistema nervioso está organizado en cordones nerviosos dorsal y ventral, desde los que parten nervios a todas las regiones del cuerpo. En algunas especies, la sección del cordón dorsal en el collar nace embriológicamente por invaginación del ectodermo superficial y, a menudo, tiene forma tubular.

(a, b) Según Stiasny; (c) según Knight-Jones.

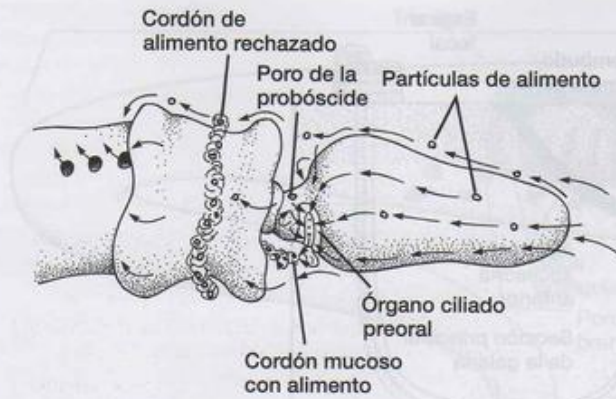
### Enteropneustos: «gusanos bellota»

Los enteropneustos, o gusanos bellota, son animales marinos de aguas tanto profundas como someras. Algunas especies llegan a alcanzar el metro de longitud, pero la mayoría son menores. Viven en galerías tapizadas por moco, y tienen el cuerpo dividido en tres regiones, **probóscide**, **collar** y **tronco**, cada una de ellas con su propio celoma (Fig. 2.10a-c). La probóscide, que se utiliza tanto para la locomoción como para la alimentación, tiene una pared muscular que encierra un espacio celomático lleno de líquido. El control muscular de la forma de la probóscide proporciona al animal una útil herramienta para excavar su galería o para inflarse y apretarse contra sus paredes y así mantenerse en su sitio (Fig. 2.10b). Ocultos en sus galerías, muchas especies ingieren sedimento, extraen el material orgánico que

contiene, hacen pasar el sedimento ya usado por su tubo digestivo simple y lo depositan en la superficie del sustrato formando una espiral de heces que limpiará la marea.

Otras especies son suspensívoras, y extraen pequeñas partículas de material orgánico y plancton directamente del agua. En estas formas, el batido sincronizado de los cilios de la probóscide pone en marcha corrientes que fluyen sobre la superficie mucosa del animal (Fig. 2.11). Los materiales en suspensión que se adhieren al moco superficial son organizados en bandas con dirección a la boca. El labio musculoso del collar puede llevarse sobre la boca para rechazar o seleccionar las partículas más grandes. El exceso de agua que entra por la boca se elimina a través de numerosas hendiduras branquiales situadas a lo largo de las paredes laterales de la faringe. Cada hendidura, o a veces varias, se abre en una cámara, el **saco branquial**, que a su vez perfora la





**FIGURA 2.11 Alimentación suspensiva mucociliar.** Las flechas indican la dirección y el movimiento del alimento y el moco. El material alimenticio, transportado por la corriente de agua creada por los cilios de la superficie, recorre la probóscide y entra en la boca, donde es englobado en moco y tragado. El material rechazado se concentra en una banda alrededor del collar y se elimina.

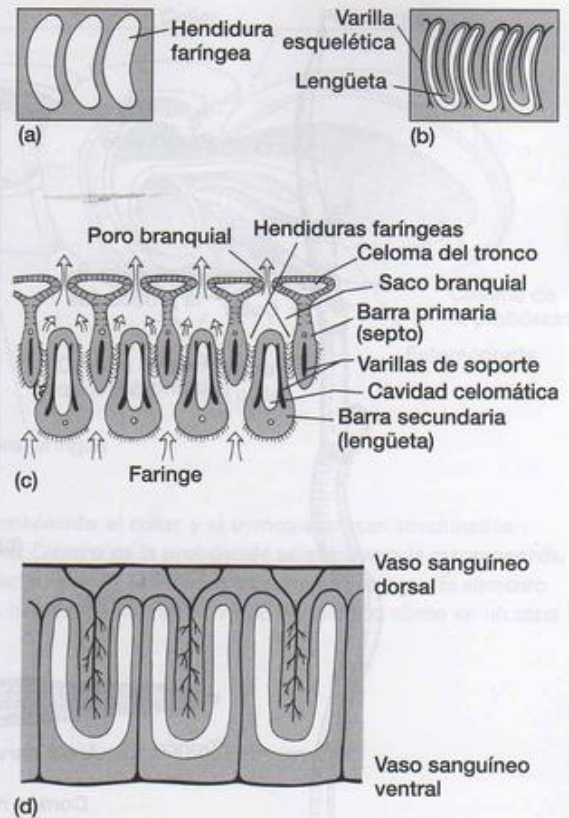
Según Burdon-Jones.

pared del cuerpo para desembocar en el exterior por un **poro branquial** (Fig. 2.8). Así, el exceso de agua procedente de la faringe pasa primero por las hendiduras faríngeas, después por los sacos branquiales y, finalmente, sale al exterior por los poros branquiales.

Una **cresta hipobranquial** (ventral) y un **surco epibranquial** ciliado (dorsal) corren por la línea media de la faringe. Segregan moco y mueven las partículas de alimento capturadas en suspensión hacia el tubo digestivo. La cresta hipobranquial puede ser homóloga del endostilo, un surco alimentario ciliado, que también se encuentra ventralmente en otros protocordados.

Durante la ontogenia se desarrollan perforaciones en la pared de la faringe que forman las hendiduras originales (Fig. 2.12a). Sin embargo, cada una de ellas resulta parcialmente subdividida por una **lengüeta**, una estructura que crece hacia abajo desde el borde superior de la abertura (Fig. 2.12b). Las barras que separan las hendiduras originales se denominan **septos** o **barras faríngeas primarias**, y las lengüetas que las dividen parcialmente, **barras faríngeas secundarias**. Las barras secundarias, pero no las primarias, tienen un canal celomático derivado del celoma del tronco. Los **cilios laterales** que tapizan los bordes de las barras, tanto primarias como secundarias, mueven corrientes de agua a través de la faringe. Los **cilios frontales** mueven moco, y se sitúan en una zona secretora a lo largo de los bordes mediales de las lengüetas, y dispersos por el epitelio faríngeo (Fig. 2.12c). Una red de vasos branquiales aferentes y eferentes irriga las lengüetas, participando posiblemente en el intercambio respiratorio con la corriente de agua que pasa hacia el exterior (Fig. 2.12d).

La **estomocorda** (Fig. 2.8) aparece en el embrión como una evaginación del techo de la región del tubo digestivo anterior a la faringe. En el adulto, la estomocorda mantiene una estrecha conexión con la cavidad bucal, pero generalmente se ensancha y extiende hacia delante, para constituir un divertículo preoral en la cavidad de la probóscide. La superficie de la estomocorda



**FIGURA 2.12 Faringe de los hemicordados.**

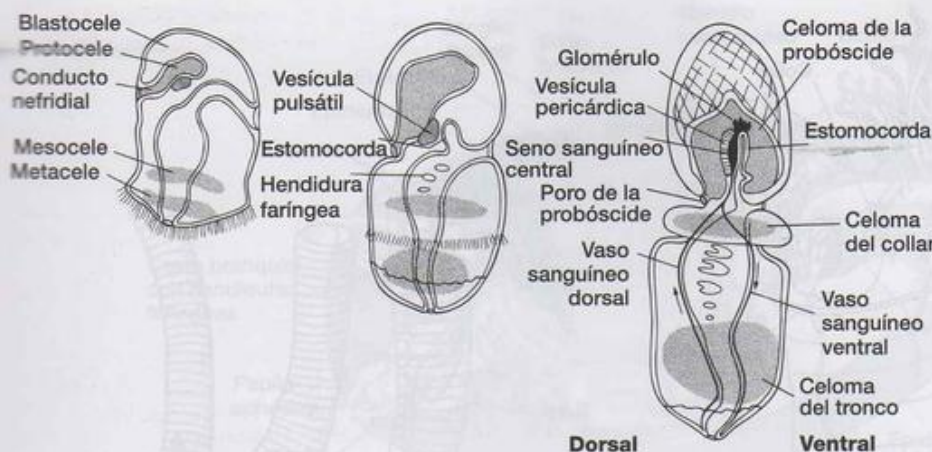
(a) Formación de las lengüetas. Durante el desarrollo aparecen hendiduras en la faringe. A esto le sigue la subdivisión de cada una por el crecimiento de un saliente hacia abajo, la lengüeta. (b) Aparecen varillas de soporte en forma de M en el interior de las lengüetas. (c) Sección transversal a través de las barras branquiales. Los cilios de estas barras mueven agua desde la faringe a través de los bordes de las lengüetas, después de las barras primarias hasta el saco branquial y, por último, al exterior por el poro branquial. (d) Irrigación de las lengüetas. Ramas de los vasos dorsal y ventral irrigan cada lengüeta, lo que sugiere que se produce intercambio respiratorio en las hendiduras faríngeas del hemicordado.

Modificado de Pardos, 1988.

está asociada con componentes de los sistemas vascular y excretor. Sus paredes están formadas por células epiteliales como las de la cavidad bucal, así como por células ciliadas y glandulares. Su interior hueco comunica con la cavidad bucal.

La excreción en los gusanos bellota probablemente se produce parcialmente a través del tegumento, pero también poseen un **glomérulo** (Fig. 2.13), una densa red de vasos sanguíneos en el interior de la probóscide. El líquido sanguíneo entra en el glomérulo desde el vaso dorsal y, presumiblemente, se filtra produciendo «orina» que se libera en el celoma de la probóscide y se elimina eventualmente a través del poro de la probóscide. Dentro del collar hay un par de conductos ciliados que se extienden desde el celoma del collar hasta el exterior a través del primer poro faríngeo, y que también se piensa que tengan función excretora. El sistema circulatorio está representado por dos vasos principales, un **vaso sanguíneo dorsal** y





**FIGURA 2.13**  
**Metamorfosis de la larva de los hemicordados.** Transformación de la larva en un individuo joven, de izquierda a derecha. Los tres celomas de la larva, protocele, mesocele y metacele, dan lugar respectivamente a las tres cavidades corporales del adulto, probóscide, collar y tronco.

otro ventral (Fig. 2.12d). La sangre, que contiene pocas células y carece de pigmento, está impulsada por las contracciones musculares de estos dos vasos principales. Desde el vaso dorsal, la sangre pasa hacia delante a un seno venoso central en la base de la probóscide. Sobre este seno se encuentra la vesícula pericárdica (Fig. 2.13), que presenta pulsaciones musculares y así proporciona una fuerza adicional para dirigir la sangre desde el seno venoso hasta el glomérulo. Desde este último, la sangre pasa al vaso ventral y se dirige posteriormente bajo el tubo digestivo, que queda irrigado por este vaso.

El sistema nervioso de los enteropneustos consiste principalmente en una red difusa de fibras nerviosas en la base de la epidermis (Fig. 2.10c). La red nerviosa se condensa dorsal y ventralmente, formando cordones nerviosos longitudinales unidos por conexiones nerviosas. En algunas especies, la parte del cordón dorsal que se encuentra en el collar se invagina del ectodermo superficial, se hunde y se independiza. Este cordón nervioso collar es muchas veces parcialmente tubular. Su origen embrionario a partir del ectodermo dorsal y su mantenimiento de la estructura tubular en algunas especies sugiere una homología con el cordón nervioso dorsal y hueco de los cordados.

Las gónadas de los enteropneustos están alojadas en el tronco; los sexos son separados y la fecundación es externa. La segmentación temprana es radial, y la formación de las cavidades corporales es generalmente enterocélica. En algunas especies, el desarrollo del huevo da lugar directamente a un adulto joven. En la mayoría, sin embargo, existe un estado de larva tornaria tricolómica cuyas cavidades son un protocele anterior, un mesocele medio y un metacele posterior, destinados a formar los celomas respectivos de la probóscide, el collar y el tronco (Fig. 2.13). La larva tornaria se alimenta, y puede permanecer como larva planctónica durante varios meses antes de sufrir una metamorfosis que la convierte en adulto bentónico.

El cuerpo está cubierto por un epitelio ciliado de distinto grosor, con células glandulares dispersas que producen una cubierta de moco. La musculatura varía de una región del cuerpo a otra y también entre especies. La musculatura no está segmentada, sino que las fibras musculares se disponen en orientaciones circulares y longitudinales. El tubo digestivo es recto y fundamentalmente desprovisto de musculatura intrínseca, aunque existen bandas localizadas de fibras circulares en las regiones branquial y esofágica.

La tornaria tiene un nefridio, un órgano excretor a través del que la larva regula su contenido iónico, y se deshace de los desechos metabólicos. Consiste en un tubo ciego en la región anterior de la larva. Durante la metamorfosis, la base del nefridio se ensancha en el protocele del adulto, pero en la larva, el conducto ciliado nefridial (canal del poro) lleva los desechos a la superficie, y se abre al exterior mediante el poro nefridial (hidroporo, poro de la probóscide, Fig. 2.9). Además de células ciliadas, las paredes del nefridio están tapizadas por podocitos, células excretoras especializadas que forman una frontera porosa entre la luz del nefridio y el blastocele, la cavidad larvaria en la que se aloja aquél. Se cree que el batido ciliar dirige el exceso de fluido del blastocele a través de la capa porosa de podocitos hasta la luz del nefridio, y de ahí al exterior por el poro nefridial. Junto al nefridio se encuentra una pequeña vesícula pulsátil. Todas estas estructuras persisten y son funcionales en la probóscide del adulto, lo que sugiere que tengan homólogos celulares con los túbulos renales de los vertebrados.

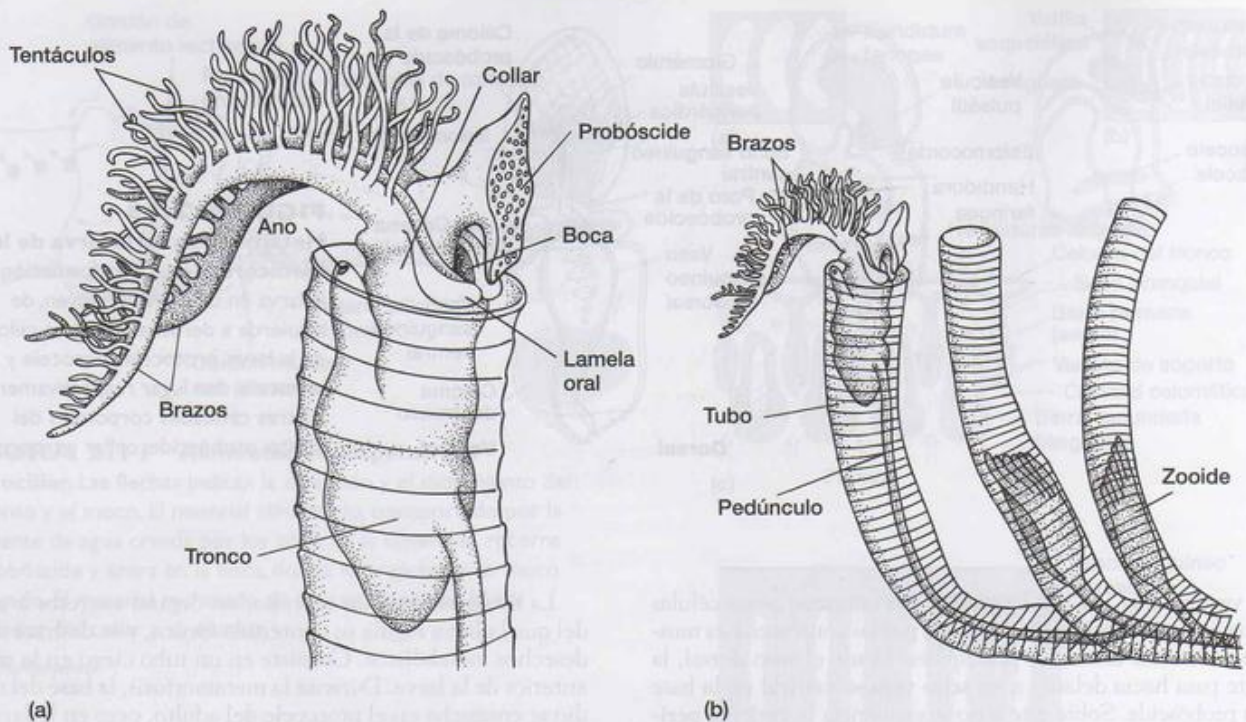
#### Riñón de los vertebrados (p. 544)

En la metamorfosis larvaria, la base del nefridio se ensancha para formar el celoma de la probóscide, y gran parte de sus paredes constituyen la musculatura y el tejido conjuntivo de la probóscide. La vesícula pulsátil se convierte en el tejido contráctil, o vesícula pericárdica, que se sitúa sobre el seno venoso central en formación. Los podocitos asociados a los vasos sanguíneos locales se reúnen para formar el glomérulo.

#### Pterobranquios

La mayoría de los pterobranquios, de los que existen solamente dos géneros, viven en tubos secretados, generalmente en aguas oceánicas profundas (Fig. 2.14a). La mayoría de las especies son coloniales. Como a menudo se pierde la identidad individual, cada organismo componente de la colonia se denomina generalmente un zootoide. La probóscide, el collar y el tronco están presentes en cada zootoide, aunque bastante modificados. Por ejemplo, el collar da lugar a dos o más brazos con tentáculos, que forman parte del aparato alimentario del animal (Fig. 2.14a). El tronco tiene forma de U, con el ano adoptando una posición dorsal para abrirse en el extremo del tubo rígido en el que vive el animal. Una extensión del cuerpo, el





**FIGURA 2.14 Hemicordados, pterobranquios.** (a) El pterobranquio sésil *Rhabdopleura*. Nótese que este pterobranquio tiene el mismo esquema corporal que un gusano bellota (probóscode, collar y tronco), pero estas tres partes están modificadas, y el animal vive en un tubo. (b) Pterobranquios en tubos. Cuando son molestados, el pedúnculo se encoge para poner al animal a salvo dentro del tubo. Cuando forman una colonia, cada individuo recibe el nombre de zooide.

Según Dawydoff.

pedúnculo, le une al tubo y recoge al animal, a salvo en su interior, cuando es amenazado (Fig. 2.14b).

Los órganos excretores de los pterobranquios son un glomérulo en la probóscode y quizás un par de conductos collares ciliados. Generalmente, existe una estomocorda. El sistema nervioso es incluso más simple que el de los enteropneustos. No hay un cordón nervioso tubular. Junto a la epidermis de la región dorsal del collar se encuentra el **ganglio del collar**, que es lo más parecido a un sistema nervioso central que puede tener un pterobranquio. De él salen hacia delante ramas nerviosas a los tentáculos y hacia atrás al tronco. En la mayoría de las especies existen unas pocas hendiduras faríngeas.

### Afinidades filogenéticas de los hemicordados

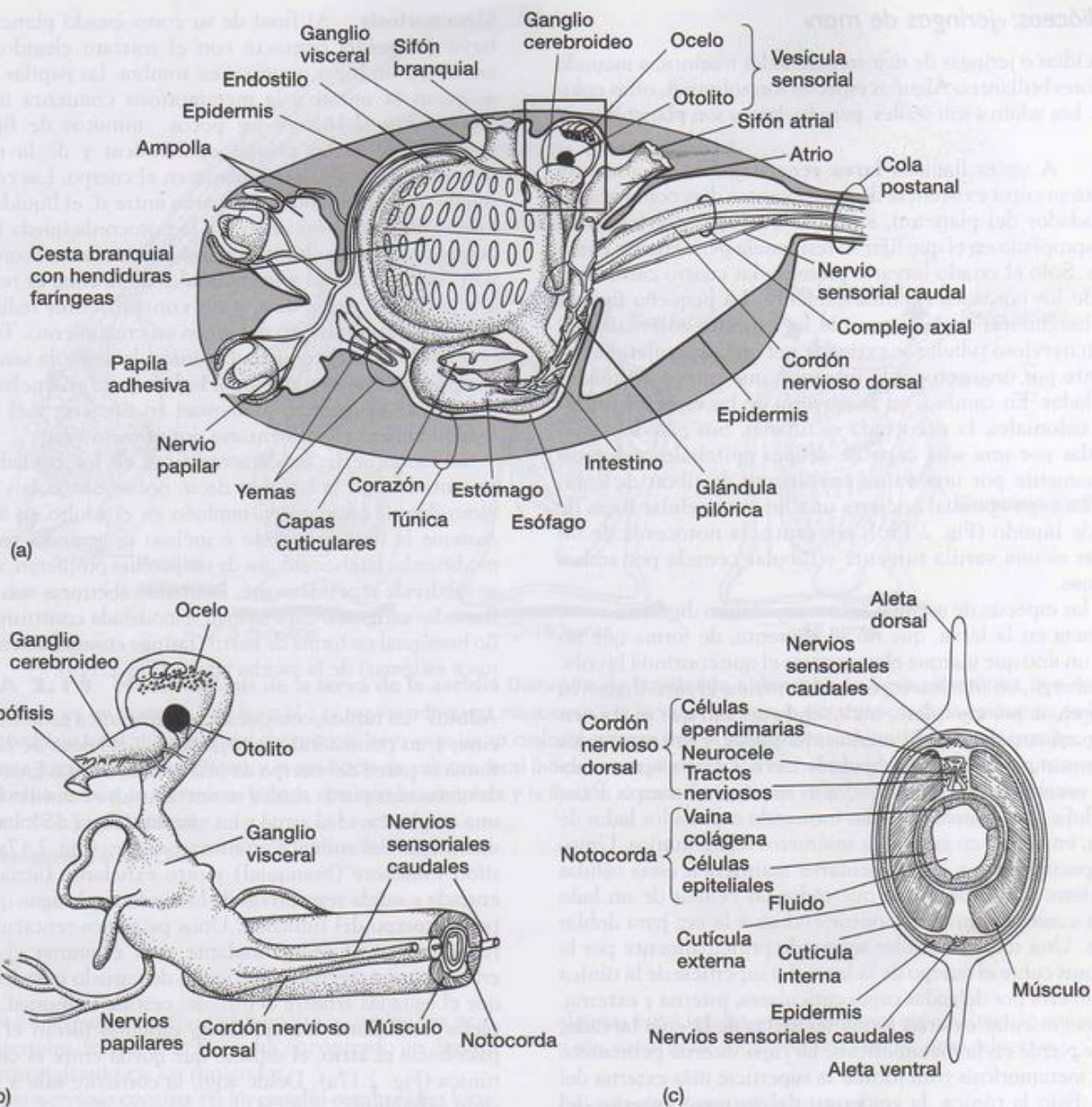
Con relaciones con los cordados por una parte y con los equinodermos por otra, los hemicordados ofrecen la posibilidad de conectar a los cordados con su origen ancestral entre los invertebrados. Esto se reconoció muy pronto, a principios del siglo XX, pero el entusiasmo, quizás exagerado, condujo a una sobrevaloración de la estructura de los hemicordados. La estomocorda del interior de la probóscode fue considerada al principio como una notocorda, y exhibida como un nexo estructural más con los cordados, pero esta pretensión es infundada. A diferencia de una verdadera notocorda, la esto-

nocorda de los hemicordados es hueca, se origina por delante de la faringe a partir del endodermo, y carece de la vaina fibrosa necesaria para conferirle la integridad estructural de una notocorda rígida. Los estudios modernos de expresión génica no pueden encontrar una relación de homología entre la estomocorda (hemicordados) y la notocorda (cordados). Sin embargo, los hemicordados comparten dos caracteres exclusivos con los cordados: las hendiduras faríngeas y un corto segmento de cordón nervioso tubular (en algunos). Su esquema corporal, formado por probóscode, collar y tronco, es bastante diferente del de cualquier otro procordado. Aunque la mayoría puede admitir que los hemicordados tienen afinidades con los cordados, las pruebas larvianas (tornaria) y los modernos datos moleculares sitúan a los hemicordados próximos a los equinodermos, si bien estos últimos han sufrido obviamente una evolución radical en su diseño corporal.

### Urocordados

En algún momento de su ciclo vital, los urocordados generalmente muestran las cinco características definitorias de los cordados: notocorda, hendiduras faríngeas, endostilo o glándula tiroideas, cordón nervioso tubular y cola postanal (Fig. 2.15a). En consecuencia, son propiamente cordados, y se clasifican dentro de los cordados. Los urocordados son





**FIGURA 2.15** Urocordados, larva de los ascidiáceos. (a) Larva de la ascidia *Distaplia occidentalis*. (b) Detalle del sistema nervioso larvario de *Diplosoma*. (c) Sección transversal de la cola larvaria de *Diplosoma*. Durante el desarrollo, la cola retuerce la aleta dorsal al lado izquierdo del cuerpo, pero en la figura se ha girado 90° para dibujarla erecta. Nótese que las aletas dorsal y ventral están formadas por la capa externa de la túnica, y que la notocorda central está rodeada por capas de músculo. El cordón nervioso dorsal está compuesto por células endimarias alrededor de un neurocele, con axones de nervios sensoriales a lo largo de sus costados.

Según Cloney y Torrence; Torrence; Torrence y Cloney.

especialistas en alimentarse de materia en suspensión, principalmente de plancton muy pequeño. En algunas especies, la faringe se ha ensanchado en un complicado aparato extractor, el cestillo branquial.

En otras especies, el aparato filtrador está secretado por la epidermis y rodea al animal. Todas las especies son marinas. Los urocordados están divididos en tres clases taxonómicas. Los ascidiáceos son sésiles cuando adultos, y tienen larvas que se fijan a superficies rocosas firmes, pilones de muelle o boyas,

mientras que las clases larváceos y taliáceos son permanentemente pelágicas y van a la deriva en el plancton, sin estar sujetas a ninguna estructura fija.

Urocordado significa literalmente «corda en la cola», una referencia a su notocorda. Su nombre común, tunicados, se inspira en la flexible cubierta externa del cuerpo, la túnica. Está secretada por la epidermis subyacente, con alguna contribución de células dispersas en la misma túnica. Esta túnica caracteriza a los urocordados.



## Ascidiáceos: «jeringas de mar»

Las ascidias o jeringas de mar son animales marinos, a menudo de colores brillantes. Algunas especies son solitarias, otras coloniales. Los adultos son sésiles, pero las larvas son planctónicas.

**Larva** A veces llamada **larva renacuajo**, no se alimenta durante su corta existencia de unos cuantos días como miembro nadador del plancton, sino que se dispersa y busca un lugar apropiado en el que fijar su residencia permanente como adulto. Sólo el estado larvario presenta las cuatro características de los cordados simultáneamente. La pequeña faringe tiene hendiduras en las larvas de las especies coloniales. El cordón nervioso tubular se extiende por una cola sujeta internamente por una notocorda turgente, que carece de células vacuoladas. En cambio, en la mayoría de las especies solitarias y coloniales, la notocorda es tubular. Sus paredes están formadas por una sola capa de células epiteliales cubiertas externamente por una vaina envolvente de fibras de colágeno. La capa epitelial encierra una luz extracelular llena de gel o de líquido (Fig. 2.15c); por tanto, la notocorda de las ascidias es una varilla turgente y tubular cerrada por ambos extremos.

En las especies de ascidias solitarias, el tubo digestivo no se diferencia en la larva, que no se alimenta, de forma que no existe un ano que marque el punto tras el que continúa la cola. Sin embargo, en muchas especies coloniales, el tubo digestivo se diferencia por completo, incluyendo un ano que se abre en la cámara atrial, y la alimentación puede comenzar a los treinta minutos de haberse fijado la larva. La cola «postanal» está a veces girada o rotada 90° con respecto al cuerpo. Existen células musculares estriadas formando capas a los lados de la cola, en vez de en grupos de miómeros segmentarios. Uniones especiales gap y **miomusculares** mantienen estas células musculares juntas de forma que todas las células de un lado actúan como una unidad, contrayéndose a la vez para doblar la cola. Una túnica acelular secretada principalmente por la epidermis cubre el cuerpo de la larva. La superficie de la túnica está cubierta por delgadas capas cuticulares, interna y externa. La capa cuticular externa forma las aletas de la cola larvaria, pero se pierde en la metamorfosis. La capa interna permanece tras la metamorfosis para formar la superficie más externa del joven. Bajo la túnica, la epidermis del extremo anterior del cuerpo forma **papilas adhesivas** que sirven para unir la larva al sustrato al final de su existencia planctónica.

Una **vesícula sensorial** (Fig. 2.15a), situada junto a la rudimentaria faringe contiene un «equipo de navegación» que se supone implicado en la orientación de la larva durante su vida planctónica. Dentro de la vesícula sensorial, hay un **ocelo** sensible a la luz y un **otolito** sensible a la gravedad (Fig. 2.15b). Cercanos a ella se encuentran un rudimentario **ganglio cerebroideo**, funcional sólo tras la metamorfosis, y un **ganglio visceral**, que envían nervios a diversas partes del cuerpo. El cordón nervioso contiene **células endimarias** ciliadas alrededor del neurocele, y **tractos nerviosos** que salen del ganglio visceral y pasan al lado de las células endimarias para inervar los músculos de la cola (Fig. 2.15c). Hay nervios sensoriales que vuelven desde la cola y las papilas adhesivas hasta el ganglio visceral. Existe un corazón rudimentario, y la sangre contiene células indiferenciadas (Fig. 2.15a). En unas pocas especies coloniales, las células sanguíneas maduran y el corazón late, pero al igual que el corazón de los adultos, estos corazones larvarios invierten periódicamente la dirección del bombeo.

**Metamorfosis** Al final de su corto estado planctónico, la larva de ascidia contacta con el sustrato elegido, generalmente en un lugar oscuro o en sombra, las papilas adhesivas aseguran la unión y la metamorfosis comienza inmediatamente (Fig. 2.16). A los pocos minutos de fijación, la contracción de las células epidérmicas y de la notocorda introducen la cola activamente en el cuerpo. Las células epiteliales de la notocorda se separan entre sí, el líquido extracelular escapa de la luz central y la notocorda queda flácida. El **complejo axial** resultante, consistente en la notocorda, el cordón nervioso dorsal y los músculos de la cola, es reabsorbido a lo largo de pocos días, y sus constituyentes redistribuidos para el mantenimiento del joven en crecimiento. También se pierden la capa externa de la túnica, la vesícula sensorial y el ganglio visceral; sin embargo, la faringe se ensancha, las hendiduras de sus paredes aumentan en número, y el individuo fijado comienza a alimentarse por primera vez.

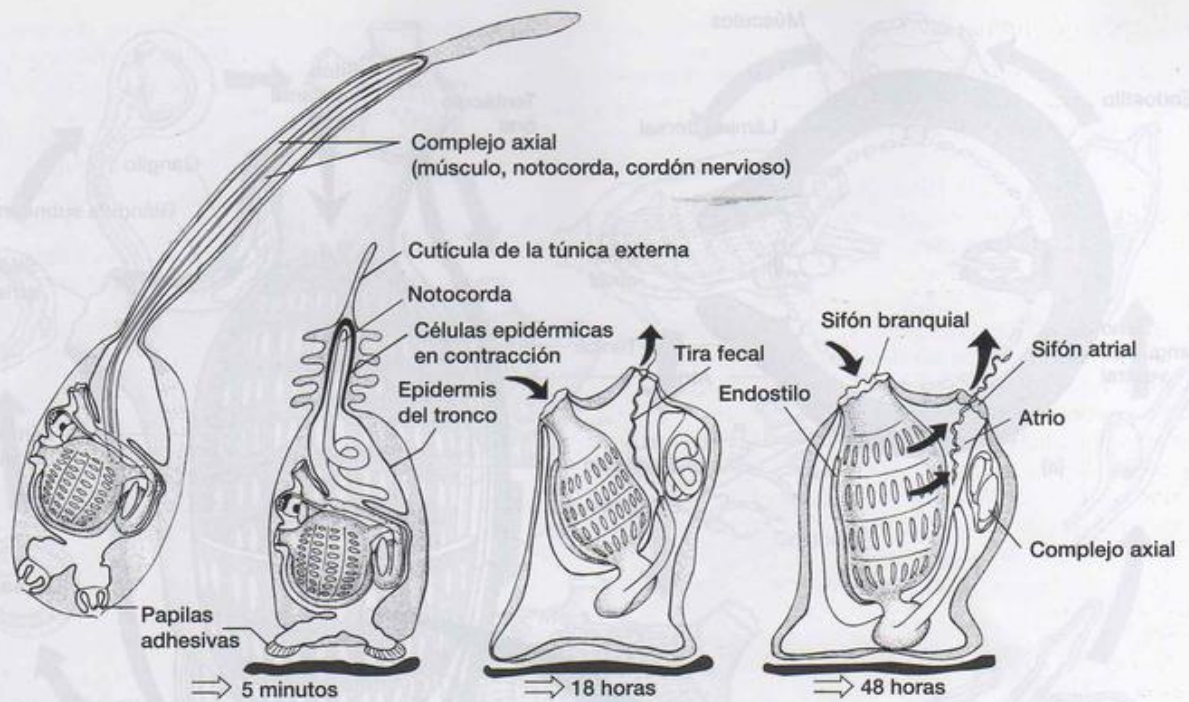
La mayoría de las características de los cordados que se encontraban en la larva, es decir, notocorda, cola y tubo nervioso dorsal, desaparecen también en el adulto en formación. Aunque la faringe persiste e incluso se agranda, resulta muy modificada. Las hendiduras de sus paredes proliferan, y cada una se subdivide repetidamente, formando aberturas más pequeñas llamadas **estigmas**. Esta faringe remodelada constituye el **cestillo branquial** en forma de barril (faringe ensanchada más numerosos estigmas) de la ascidia adulta (Fig. 2.17a).

**Adulto** La túnica, compuesta por una única proteína, la **tunicina**, y un polisacárido semejante a la celulosa de las plantas, forma la pared del cuerpo de una ascidia adulta. Entre las paredes formadas por la túnica se encuentran el **cestillo branquial**, una amplia cavidad atrial y las vísceras (Fig. 2.17). La túnica se une la base del animal a un sustrato seguro (Fig. 2.17a). Hay un **sifón inhalante** (branquial) y otro **exhalante** (atrial) para la entrada y salida respectivas de la corriente de agua que circula por el cuerpo del tunicado. Unos pequeños tentáculos sensoriales rodean el sifón inhalante para examinar el agua que entra, y quizás rechazar partículas demasiado grandes antes de que el agua las arrastre dentro del **cestillo branquial**. Las complejas hendiduras branquiales o estigmas filtran el agua que pasa hacia el **atrio**, el espacio que queda entre el **cestillo** y la túnica (Fig. 2.17a). Desde aquí, la corriente sale a través del sifón exhalante.

Unas hileras de cilios tapizan el **cestillo branquial**. Un surco medioventral productor de moco, el **endostilo**, está conectado por el interior a una **lámina dorsal** por bandas ciliadas continuas. Las partículas de material son extraídas de la corriente de agua circulante por una lámina de moco en forma de red, que tapiza el **cestillo branquial**. Las hileras de cilios recogen el moco cargado de alimento y lo llevan a la **lámina dorsal**, que a su vez la dirige hacia el intestino.

El corazón de una jeringa de mar es tubular, con una única capa de células mioepiteliales limitando su pared interna (Fig. 2.17c). La **cavidad pericárdica** que lo rodea es el único resto del celoma. La contracción del corazón impulsa la sangre hacia los órganos y la túnica. Al cabo de unos minutos, el flujo se invierte para devolver la sangre al corazón por los mismos vasos. A diferencia del sistema circulatorio de los vertebrados, no hay continuidad entre el mioepitelio del corazón y los vasos sanguíneos. Los vasos de las ascidias no están tapizados por un endotelio. En cambio, hay verdaderos hemoceles, es decir, espacios en el tejido conjuntivo. La sangre contiene un plasma fluido con muchos tipos de células especializadas, como **amebocitos** que recuerdan a los linfocitos de





**FIGURA 2.16** Metamorfosis de la larva de la ascidia *Distaplia*, de izquierda a derecha. La larva planctónica, que no se alimenta, se posa en un sustrato y se fija a él. Las papilas adhesivas mantienen a la larva en su sitio, la contracción de la epidermis de la cola empuja al complejo axial al interior del cuerpo y la larva expulsa su cutícula externa tras el asentamiento. A las 18 horas, el cestillo branquial rota para resituarse los sifones, y la aparición de una tira fecal indica que la alimentación ha comenzado. A las 48 horas, la mayor parte del complejo axial se ha reabsorbido, la rotación es completa y la fijación al sustrato es firme. En este punto el individuo joven se ha diferenciado ya claramente.

Basado en las investigaciones de R. A. Cloney.

los vertebrados. Tienen actividad fagocítica, y algunos acumulan materiales de desecho. No se ha encontrado un órgano excretor especializado en los tunicados.

El sistema nervioso consiste en un **ganglio cerebroideo** localizado entre los sifones (Fig. 2.17b). De cada extremo del ganglio parten nervios hacia los sifones, las branquias y los órganos viscerales. Bajo el ganglio se encuentra la **glándula subneural**, una estructura de función desconocida que perdura desde la larva y se une al cestillo branquial mediante un **embudo ciliado**.

Las bandas musculares lisas que corren a lo largo del cuerpo y de los sifones se contraen para cambiar la forma y el tamaño del adulto.

Todas las ascidias son hermafroditas; los dos sexos están presentes en el mismo individuo (son monoicos), aunque la autofecundación solamente se da en unas pocas especies. Las ascidias solitarias sólo se reproducen sexualmente, mientras que las formas coloniales lo hacen tanto sexual como asexualmente (Fig. 2.18). La reproducción asexual implica un proceso de **gemación**. Los **estolones**, a modo de raíces en la base del cuerpo, pueden fragmentarse en pedazos que dan lugar a más individuos, o bien aparecen yemas a lo largo de los vasos sanguíneos o las vísceras. En algunas especies coloniales, las yemas pueden aparecer incluso en la larva, antes de la metamorfosis. Esta gemación proporciona al tunicado una forma de propagación rápida cuando las condiciones son favorables. En

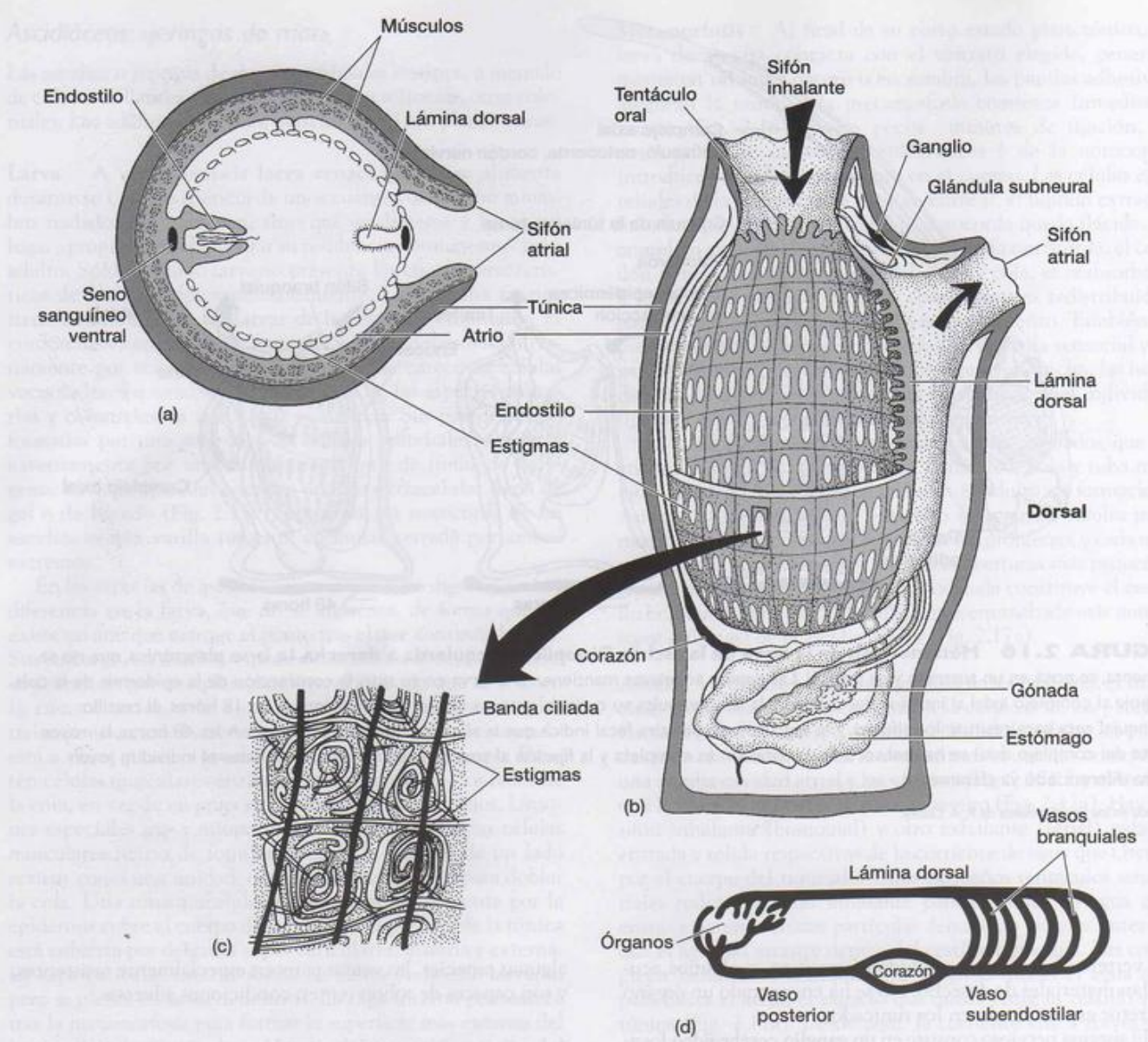
algunas especies, las yemas parecen especialmente resistentes, y son capaces de sobrevivir en condiciones adversas.

### Larváceos (apendicularios)

Los miembros de la cosmopolita clase larváceos son diminutos animales marinos que alcanzan solamente unos pocos milímetros de longitud y forman parte de las comunidades planctónicas. Los larváceos reciben este nombre porque los adultos retienen caracteres larvarios semejantes en muchos aspectos a la larva renacuajo de las ascidias, con su cola y tronco (Fig. 2.19a-c). De hecho, la semejanza general de los larváceos adultos y las larvas renacuajo sugirió que los larváceos pudieran haber derivado del estado larvario de las ascidias; pero de hecho, análisis filogenéticos más recientes indican lo contrario; las ascidias derivan de los larváceos. Formalmente, los larváceos son un grupo externo para el resto de los urocordados.

Los larváceos tienen un notable sistema de alimentación, formado por tres componentes: **pantallas**, **filtros** y una extensa **matriz gelatinosa**. Este aparato alimentario se encuentra en el exterior del animal y no forma parte de su faringe, como en otros urocordados. Como el larváceo vive en el interior de la matriz gelatinosa que fabrica, esta última también se denomina la «casa». Esta casa también contiene los filtros y pantallas alimentarios, y forma los canales por los que discurren las corrientes



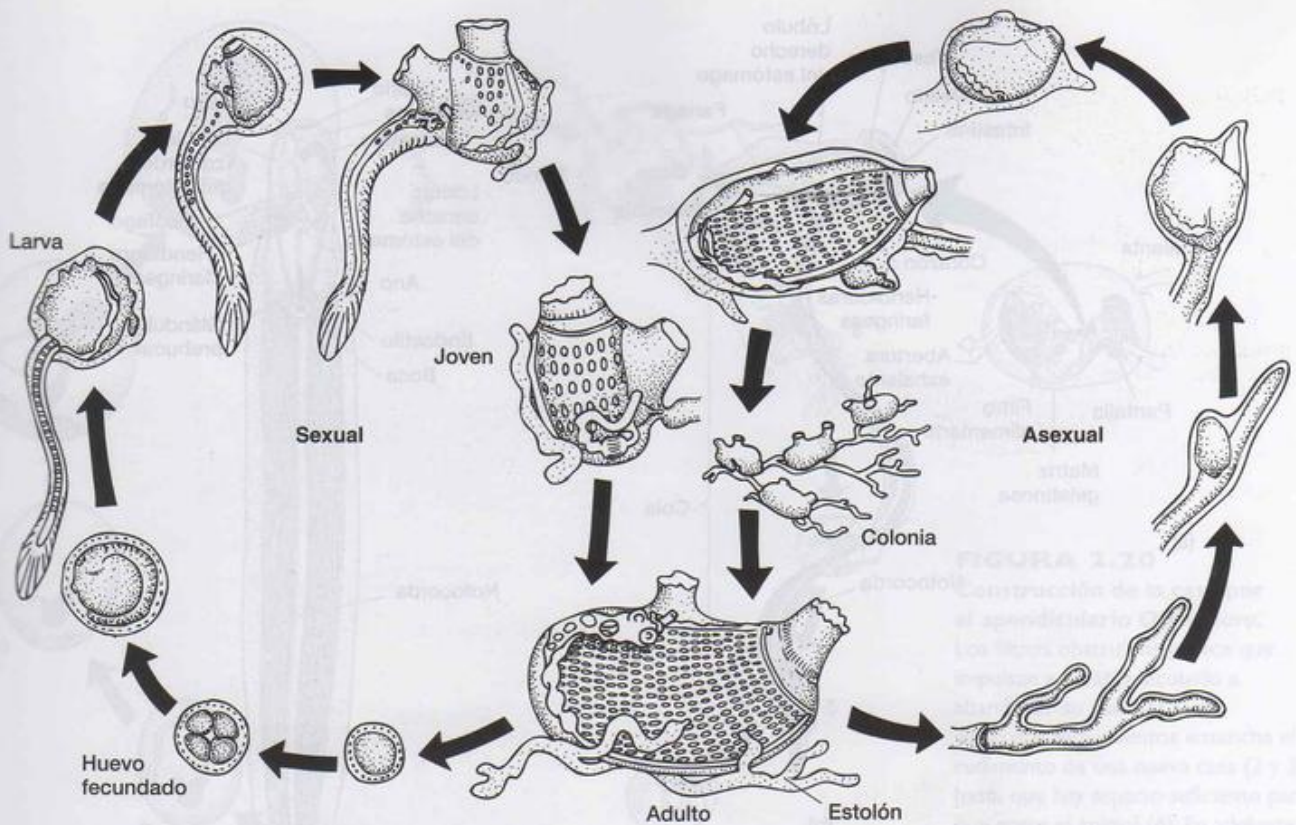


**FIGURA 2.17** *Ascidia solitaria* adulta. (a) Sección esquemática del cuerpo a nivel del atrioporo (sifón atrial). El alimento capturado en el moco es recogido dorsalmente en la lámina dorsal y pasado al estómago. (b) El lado izquierdo y parte del cestillo branquial se han eliminado. Los tentáculos orales impiden que las partículas grandes entren con la corriente de agua por el sifón inhalante. El agua pasa a través de las hendiduras faríngeas (estigmas) hasta el atrio que las rodea, y sale por el atrioporo (sifón exhalante). (c) Se muestra la estructura de varias hendiduras faríngeas muy subdivididas. (d) Diagrama de la circulación en los urocordados. La sangre fluye en una dirección y posteriormente se invierte.

tes de agua cargadas de partículas de alimento en suspensión. Las casas y los tipos de alimentación difieren entre las distintas especies, pero generalmente la cola ondulante del larváceo crea una corriente alimenticia que introduce agua en la casa. El agua entrante pasa primero por una red de pantallas que eliminan las partículas grandes; en consecuencia, las pantallas funcionan como un sistema inicial de selección. El agua continúa su flujo a través de canales internos por los laterales y a través de filtros mucosos, en los que se extraen las pequeñas partículas de ali-

mento. Cuando la corriente de agua es despojada de su material en suspensión, abandona la casa por una abertura exhalante. El larváceo se beneficia de su posición central en la base de los filtros para obtener las partículas de alimento interceptadas. Mediante la acción de cilios, el animal lleva hacia su faringe las partículas atrapadas por los filtros cada pocos segundos. El endostilo secreta moco que recoge el alimento. El exceso de agua abandona la faringe por un par de hendiduras y se une a la corriente que sale por la abertura exhalante.





**FIGURA 2.18** Ciclo vital de una ascidia (urocordado). El ciclo vital de las ascidias coloniales incluye una fase sexual (izquierda) y una fase asexual (derecha). En la fase sexual, la larva se desarrolla a partir de un huevo fecundado. Esta larva es planctónica y persiste unas pocas horas o unos días como mucho. Pronto se fija a un sustrato sólido y sufre metamorfosis para convertirse en un individuo juvenil sésil que crece hasta el estado adulto. La fase asexual comienza con yemas externas del estolón o yemas internas de los órganos internos, según las especies. Estas yemas crecen y se diferencian como adultos, formando a menudo una colonia de tunicados.

Según Plough.

### Cenilocordados

Si los filtros se obstruyen con comida, una corriente inversa puede limpiarlos. Si esto falla, se abandona la casa y se fabrica otra nueva (Fig. 2.20). Los larváceos que se están alimentando activamente pueden abandonar y construir nuevas casas cada pocas horas. Si se molesta a los animales, por ejemplo, simulando el ataque de un depredador, se puede acelerar la secuencia de abandono y nueva construcción.

El rudimento de una nueva casa (túnica), segregado por la epidermis ya aparece mientras el animal aún ocupa la casa vieja. Algunas casas se abren para liberar a su inquilino; otras tienen vías de escape especiales. Casi inmediatamente tras salir de la casa, el animal inicia una serie de vigorosos movimientos que agrandan el rudimento hasta un tamaño que pueda acogerlo. Una vez en el interior, la expansión de la casa continúa con la incorporación de pantallas y filtros. A veces, en el transcurso de unos pocos minutos, la nueva casa se ha completado y el larváceo está alimentándose activamente de nuevo.

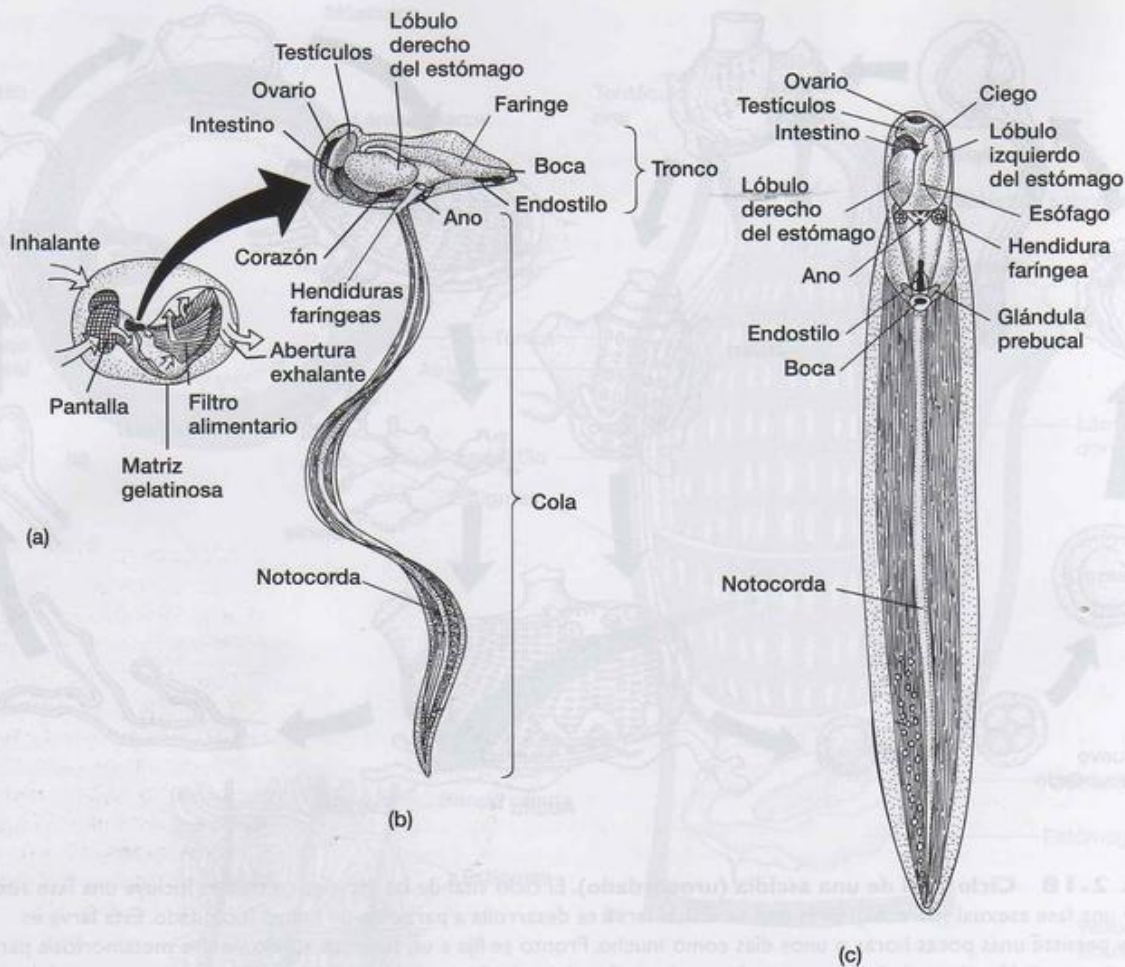
Todas las especies, excepto una, son monoicas, y la mayoría de ellas protándricas, es decir, los espermatozoides y los óvulos son producidos por la misma gónada (del mismo individuo), pero en momentos diferentes de su vida. La maduración es tan

rápida que entre las 24 y las 48 horas de la fecundación los diminutos larváceos secretan una casa y están listos para alimentarse.

Su rapidez reproductora y su especial sistema de alimentación confieren a los larváceos una ventaja competitiva sobre otros animales suspensívoros. Los larváceos son especialmente proclives a atrapar ultraplanton, organismos muy pequeños, del tamaño de bacterias. En conjunto, el ultraplanton es el mayor productor en la mayoría de los océanos, pero sus organismos son demasiado pequeños para ser atrapados por los sistemas de filtración de la mayoría de los animales suspensívoros. Estos diminutos organismos que escapan a las trampas de muchos suspensívoros son presa de los eficaces sistemas de filtración de los larváceos, que son capaces de procesar grandes volúmenes de agua, ingerir plancton de una amplia variedad de tamaños, incluidos los más pequeños, y proliferar rápidamente en respuesta a explosiones locales de las fuentes de alimento.

El tronco de los larváceos aloja la mayor parte de sus órganos, aunque estos varíen en las tres familias de larváceos. Los miembros de la más pequeña, la familia Kowalevskiidae, carecen de endostilo, corazón y espiráculos; en la familia Fritillariidae, el estómago está formado por sólo unas cuantas células;





**FIGURA 2.19** Urocordados, clase larváceos (apendicularios), *Oikopleura albicans*. (a) *Oikopleura* se muestra dentro de su casa gelatinosa. El filtro alimentario del animal obtiene alimento de la corriente de agua circulante (flechas pequeñas). Este larváceo reside en la base de la pantalla, de la que absorbe la comida. (b y c) Vistas aumentada y lateral, respectivamente, del larváceo aislado. La cola, soportada por una notocorda, produce la corriente de agua cargada de alimento que se mueve por los canales internos de la casa y a través del filtro alimentario.

(a) Según Flood; (b, c) según Alldredge.

en la familia Oikopleuridae, la más estudiada, el sistema digestivo tiene un tubo en forma de U, una faringe con un par de hendiduras y un endostilo que produce moco. La sangre, casi desprovista de células, circula por un sistema de senos simples impulsada por la acción de un corazón sencillo y por el movimiento de la cola.

La cola es delgada y aplanada. Hay bandas musculares que actúan sobre la notocorda para producir el movimiento. Existe un cordón nervioso tubular.

### Taliáceos

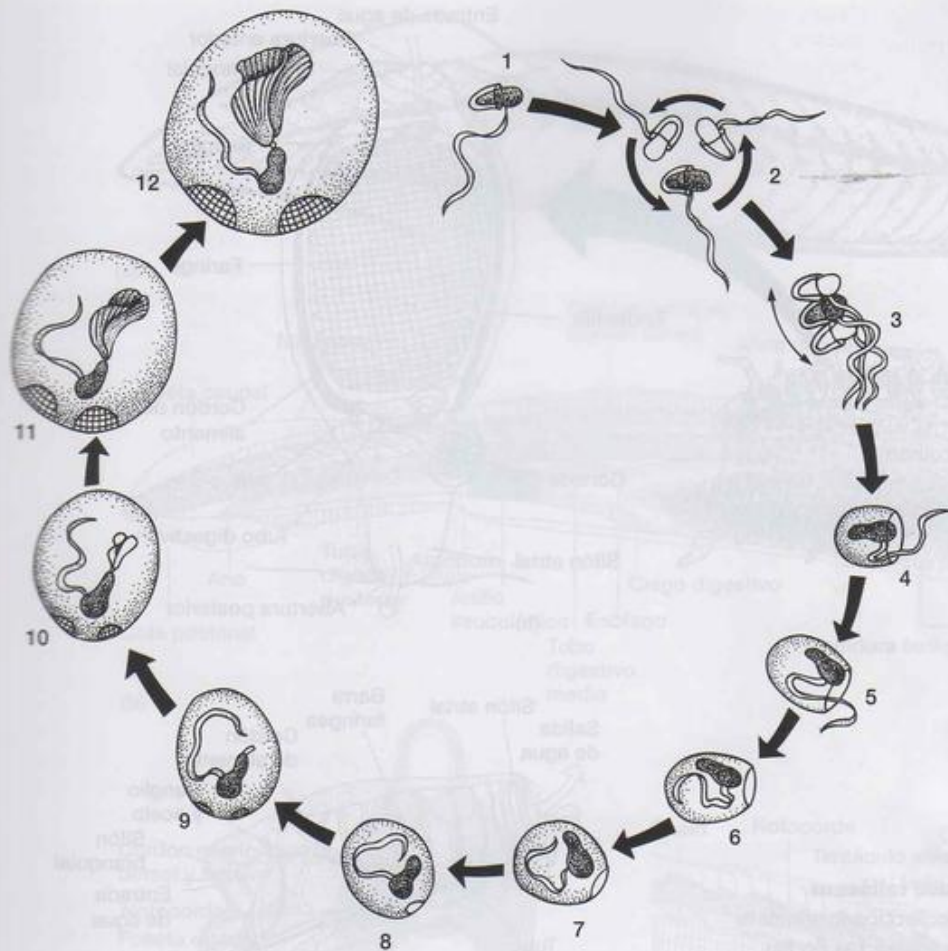
Como los larváceos, los taliáceos son urocordados de vida pelágica libre, pero, a diferencia de ellos, los taliáceos derivan aparentemente de una ascidia adulta antes que de una larva renacuajo (Fig. 2.21a-c). Sólo aparecen unas pocas hendiduras faringeadas. Hay detalles de la alimentación todavía sin

resolver, aunque está claro que participan cilios, moco y un cestillo branquial.

Algunas especies de taliáceos están organizadas como las ascidias coloniales, excepto en que los sifones inhalante y exhalante se encuentran en extremos opuestos del cuerpo (Fig. 2.21c).

La parte externa del cuerpo, o cubierta, encierra una cavidad llena de agua. La mayoría de los taliáceos poseen bandas anulares de musculatura en el interior de las paredes de la cubierta. La lenta contracción de estas bandas constriñe la cubierta y expulsa el agua de la cámara a través de la abertura posterior. Cuando los músculos se relajan, la cubierta elástica se expande, incorporando agua por la abertura anterior para rellenar la cavidad. Los ciclos repetidos de contracción muscular y expansión de la cubierta producen un flujo unidireccional de agua a través del taliáceo, que funciona como un sistema de locomoción por propulsión a chorro.





**FIGURA 2.20**  
**Construcción de la casa por el apendiculario *Oikopleura*.**  
 Los filtros obstruidos parece que impulsan a un apendiculario a abandonar su casa (1). Con vigorosos movimientos ensancha el rudimento de una nueva casa (2 y 3), hasta que hay espacio suficiente para que entre el animal (4). En adelante, la casa se agranda aún más, se añaden los filtros, y la alimentación comienza de nuevo (12).

Según Allredge.

## Cefalocordados

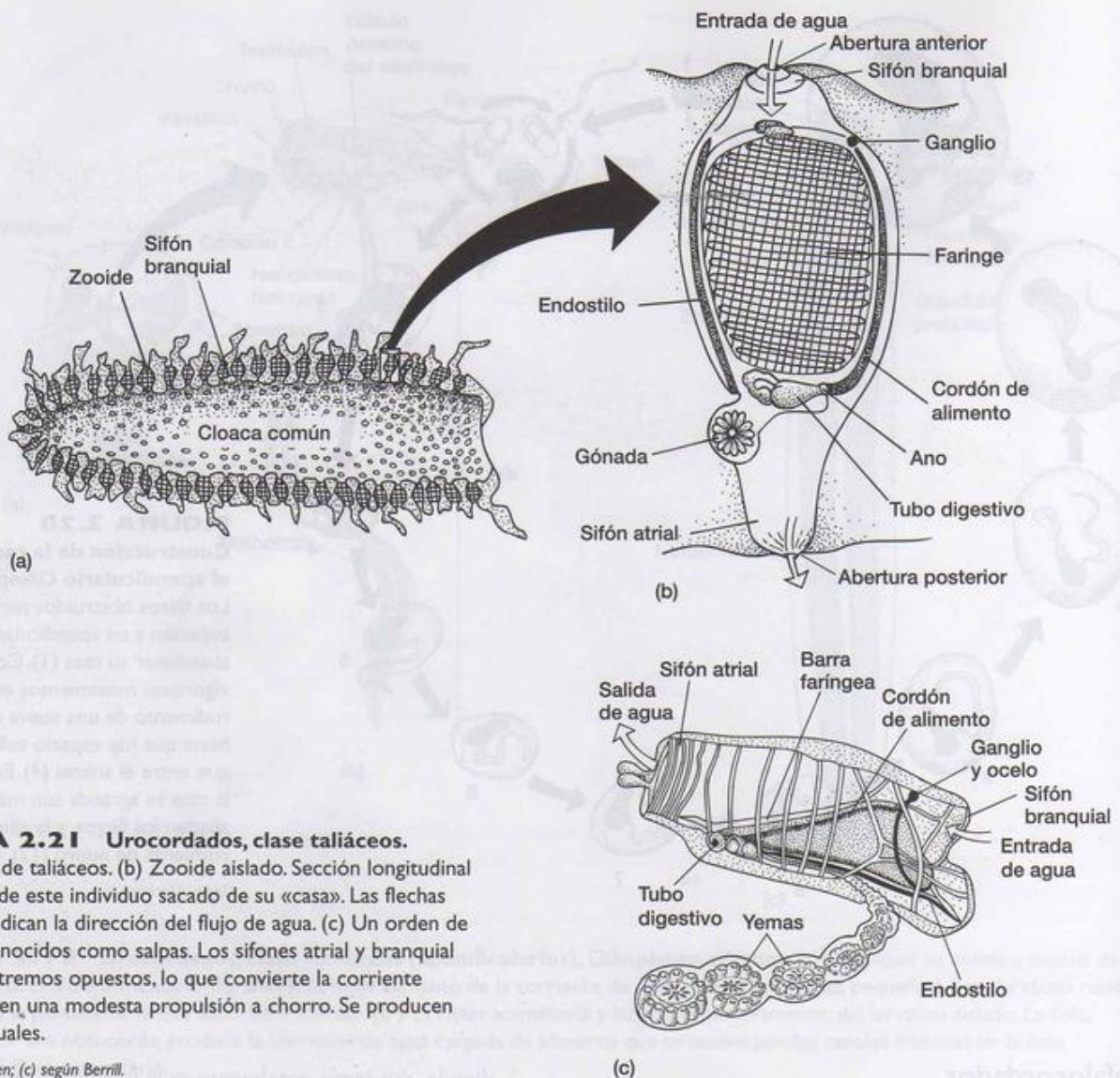
El probable cefalocordado más antiguo es *Pikaia*, procedente de los esquistos de Burgess en Canadá y datado aproximadamente en el Cámbrico medio (Fig. 2.22a). A diferencia de las formas actuales, tenía un par de tentáculos sensoriales. En otros aspectos era anatómicamente muy similar al actual *Branchiostoma* o anfioxo, con una notocorda, probablemente con hendiduras faríngeas y paquetes musculares segmentarios en forma de «V».

Los cefalocordados actuales se encuentran en mares templados y tropicales de todo el mundo. Presentan el patrón característico de los cordados, con hendiduras faríngeas, notocorda, cordón nervioso tubular y cola postanal (Fig. 2.22b-d). Estos animales son anatómicamente simples, con un sistema de obtención del alimento que ya hemos visto en otros proto-cordados, es decir, una alimentación suspensiva basada en un gran aparato filtrador faríngeo rodeado por un atrio. Su dieta consiste en microorganismos y fitoplancton. Existen hendiduras que perforan las paredes de la extensa faringe para permitir la salida de una corriente de agua unidireccional producida por cilios. Los bordes de cada hendidura constituyen las barras faríngeas primarias (Fig. 2.23). Durante el desarrollo embrionario, una lengüeta crece hacia abajo desde el borde superior de cada hendidura, y alcanza el borde ventral divi-

diendo, por tanto, totalmente cada hendidura faríngea original en dos. Este derivado de la lengüeta constituye una barra faríngea secundaria. Varillas esqueléticas de tejido conjuntivo fibroso soportan internamente las barras faríngeas. Unos pequeños puentes transversales, o **sinaptículos**, unen entre sí las barras faríngeas.

Unas vías ciliadas principales recorren la faringe. El canal ventral es el endostilo, el dorsal es el **surco epibranchial**, y los bordes internos de las barras faríngeas primarias y secundarias presentan tractos ciliados. Un **capuchón oral** cubre la entrada anterior de la faringe y exhibe un conjunto de estructuras para el procesado del alimento. Sobresaliendo del borde libre del capuchón oral a modo de filtro, los **cirros bucales** impiden la entrada de partículas grandes. Las paredes internas del capuchón oral albergan tractos ciliares que dirigen las partículas de alimento hacia la boca. El movimiento coordinado de estos cilios da una impresión de giro, lo que inspiró el nombre de **órgano rotatorio** para estos tractos (Fig. 2.22d). Uno de estos tractos dorsales, generalmente situado bajo la notocorda, presenta una invaginación ciliada que segrega moco para ayudar a recolectar las partículas de alimento, y se conoce como **foseta de Hatschek**, que se encuentra en el techo de la cavidad bucal, característica que comparte con la glándula pituitaria de los vertebrados, parte de la cual también se forma como invaginación





**FIGURA 2.21** Urocordados, clase taliáceos.

(a) Colonia de taliáceos. (b) Zooide aislado. Sección longitudinal del cuerpo de este individuo sacado de su «casa». Las flechas pequeñas indican la dirección del flujo de agua. (c) Un orden de taliáceos conocidos como salpas. Los sifones atrial y branquial están en extremos opuestos, lo que convierte la corriente alimentaria en una modesta propulsión a chorro. Se producen yemas asexuales.

(a, b) Según Brien; (c) según Berrill.

del techo de la cavidad bucal. Esto ha inducido a algunos autores a proponer que la foseta de Hatschek puede tener una función endocrina.

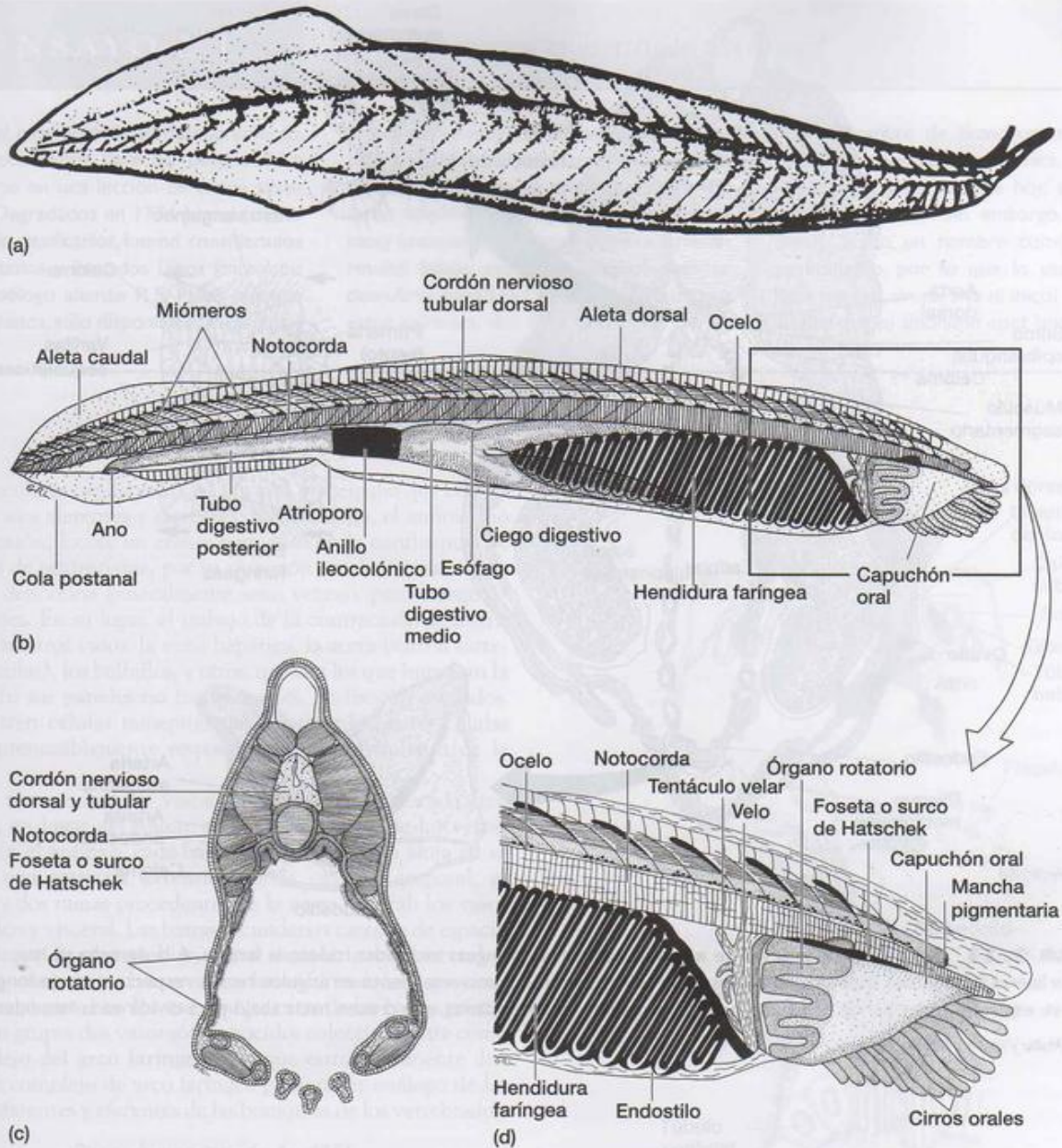
La pared posterior del capuchón oral está definida por el velo, un diafragma parcial que lleva unos cortos **tentáculos velares** sensoriales. El material en suspensión se enfrenta a un desafío de sistemas de detección, cribado y selección antes de pasar a través de la abertura central del velo y entrar en la faringe. El moco, segregado por el endostilo y las células secretoras de las barras faríngeas, es dirigido mediante cilios hacia arriba por las paredes de la faringe. Las partículas se adhieren a él y son reunidas en una banda dorsal en el surco epibranchial, desde el que son dirigidas hacia el tubo digestivo. El agua filtrada sale por las hendiduras faríngeas hasta el atrio, y finalmente al exterior a través del único **atrioporo**.

Las partes del sistema digestivo de los cefalocordados pueden ser posibles precursores de diversos órganos de los vertebrados. Por ejemplo, el endostilo del anfiexo acumula yodo, al igual que

el tiroideo, la glándula endocrina faríngea de los vertebrados. El ciego digestivo, un compartimento del tubo digestivo dirigido hacia delante, se piensa que puede ser un antecedente del hígado (por su posición y su irrigación sanguínea) y del páncreas (porque las células de sus paredes secretan enzimas digestivas). Sea cual sea su destino filogenético, éstas y otras partes del anfiexo reflejan las exigencias especializadas de la alimentación suspensívora.

La sangre del anfiexo es un plasma incoloro que carece de elementos formes, como eritrocitos o amebocitos, y no tiene pigmentos respiratorios. Unas **venas cardinales pares, anteriores y posteriores**, devuelven la sangre desde el cuerpo y se unen en dobles venas cardinales comunes (conductos de Cuvier). Las venas cardinales comunes, pares, y la **vena hepática**, impar, se encuentran ventralmente en el ensanchado **seno venoso** (Fig. 2.24). La sangre fluye anteriormente desde el seno venoso en la **arteria endostilar** (aorta ventral). Bajo cada barra faríngea primaria, la arteria endostilar se ramifica en un conjunto de tres vasos ascendentes (visceral, esquelético y celo-





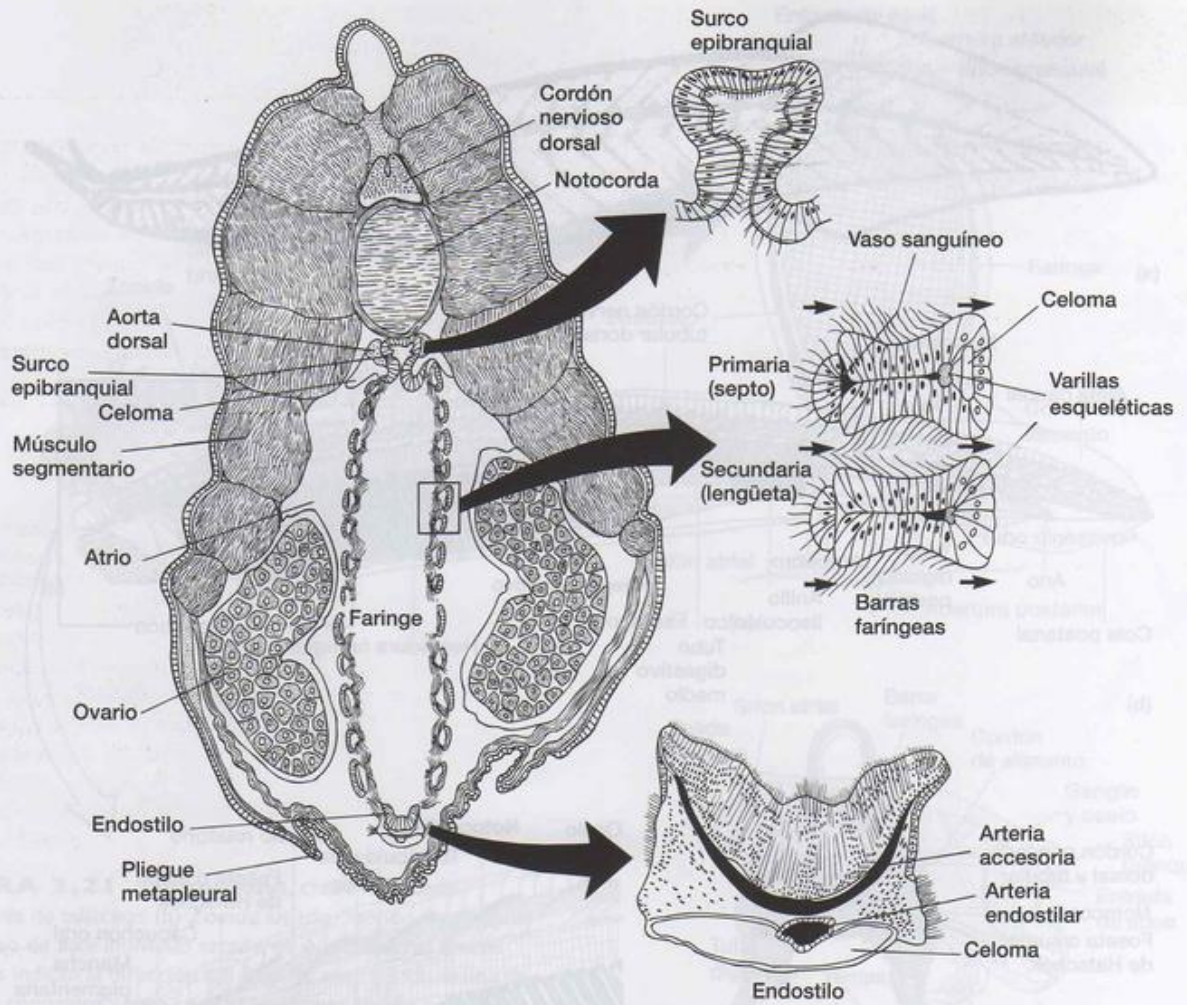
**FIGURA 2.22** Cefalocordados. (a) *Pikaia*, un posible cefalocordado fósil del Cámbrico medio. *Branchiostoma lanceolatum*, un cefalocordado actual conocido como anfibio, en (b) vista lateral, (c) sección transversal a través del capuchón oral, y (d) detalle del extremo anterior.

mático) para irrigar la barra primaria. Al salir de la arteria endostilar, algunos de estos vasos forman abombamientos llamados bulbillos. Las barras faríngeas secundarias no están irrigadas directamente por la arteria endostilar, sino que la sangre fluye de las barras primarias a las secundarias a través de pequeños vasos en los sinaptículos transversales. En el interior de las barras secundarias, la sangre se dirige dorsalmente por los vasos viscerales y esqueléticos. Dorsalmente, respecto a las hendiduras faríngeas, algunos vasos de las barras primarias y secundarias se anastomosan para formar glomérulos renales sacciformes. Por encima de estos glomérulos, todos los vasos de

las barras faríngeas desembocan en la aorta dorsal par. El extremo anterior del anfibio está irrigado por extensiones anteriores de la aorta dorsal. Por detrás de la faringe, las aortas derecha e izquierda se unen en una aorta impar que irriga el resto del cuerpo (Fig. 2.24).

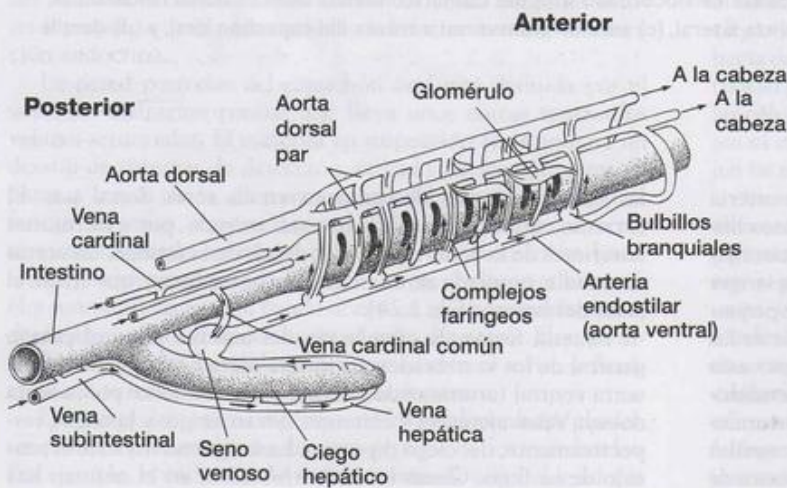
De esta forma, la circulación del anfibio sigue el patrón general de los vertebrados. La sangre corre hacia delante en la aorta ventral (arteria endostilar), y posteriormente por la aorta dorsal. Vasos aferentes y eferentes llevan sangre y la sacan, respectivamente, del ciego digestivo. La sangre no invierte el sentido de su flujo. Como en los vertebrados, en el anfibio hay





**FIGURA 2.23** Sección transversal de anfiexo. Las barras faringear inclinadas rodean la faringe. A la derecha se han aumentado barras branquiales individuales. Nótese que se han cortado transversalmente en ángulos rectos respecto a su eje longitudinal. El celoma se extiende en las barras primarias, pero no existe en las secundarias, que crecen hacia abajo para dividir cada hendidura.

Según Smith; Moller y Philpott; Baskin y Detmers.



**FIGURA 2.24** Sistema circulatorio del anfiexo.

Según Alexander.



Desde el momento de su descubrimiento, los cefalocordados parecían destinados a convertirse en una lección de teoría taxonómica. Degradados en 1774 por el primer intento de clasificarlos, fueron considerados como babosas y llamados *Limax lanceolatus* por el zoólogo alemán P. S. Pallas (aunque para ser justos, sólo disponía de un ejemplar

estropeado y muy mal conservado para trabajar). En 1836 William Yarrell reconoció la especial naturaleza de estos animales y los llamó *Amphioxus* (aguzado en ambos extremos) *lanceolatus*. Pero este nombre también resultó fallido, porque mucho después se descubrió que O. G. Costa había bautizado a estos animales, dos años antes que Yarrell,

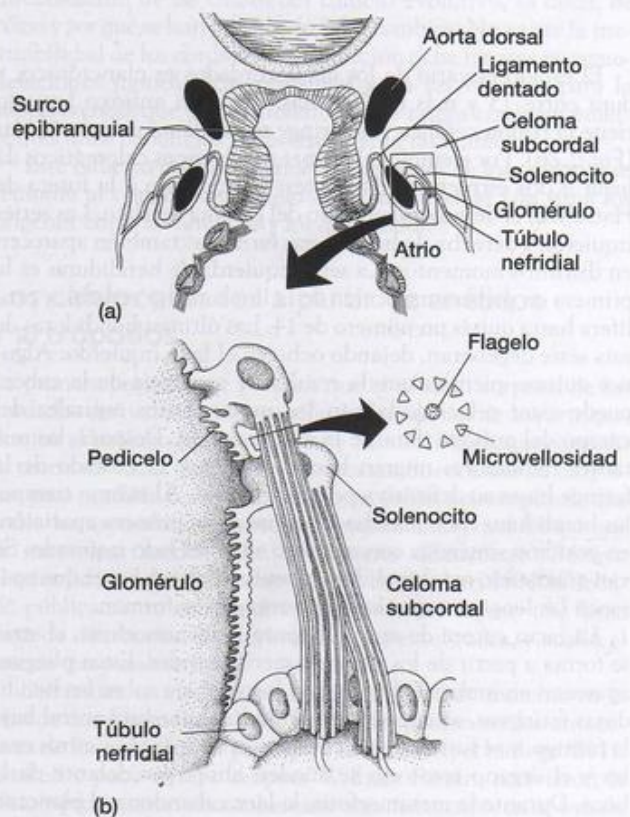
con el nombre de *Branchiostoma*. Por las reglas de prioridad taxonómica, la especie debía llevar, y así lo hace hoy, este último nombre genérico. Sin embargo, «anfioxo» quedó como un nombre común, de uso generalizado, por lo que lo usaremos en letra normal, sin cursiva ni inicial mayúscula, al igual que su sinónimo «pez lanceta».

redes vasculares capilares en los órganos principales que conectan los vasos aferentes y eferentes. Sin embargo, el anfioxo no tiene corazón. Existe un ensanchamiento en la confluencia de las venas de retorno que, por su situación en el sistema circulatorio, se denomina generalmente seno venoso, pero carece de pulsaciones. En su lugar, el trabajo de la contracción se distribuye entre otros vasos: la vena hepática, la aorta ventral (arteria endostilar), los bulbillos, y otros, que son los que impulsan la sangre. En sus paredes no hay músculos, ni lisos ni estriados, pero existen células mioepiteliales contráctiles. Estas células son las presumiblemente responsables del movimiento de la sangre.

En la faringe, hay dos vasos paralelos a través de cada arco faríngeo, en lugar del simple arco aórtico típico de los vertebrados. En el anfioxo, cada barra faríngea primaria aloja en su interior una estrecha extensión de la cavidad corporal, el celoma, y dos ramas procedentes de la aorta ventral: los vasos esquelético y visceral. Las barras secundarias carecen de espacio celomático y llevan también vasos esqueléticos y viscerales. Estos dos vasos de las barras secundarias forman asas que contactan, en su giro, con los vasos adyacentes de las barras primarias. Estos grupos dos vasos son conocidos colectivamente como el complejo del arco faríngeo. Aunque estructuralmente distinto, un complejo de arco faríngeo pudiera ser análogo de las arterias aferentes y eferentes de las branquias de los vertebrados.

Sistema circulatorio (p. 455)

El sistema excretor del anfioxo fue tomado en principio como su característica más peculiar, una vuelta atrás a los plattelmintos, anélidos y moluscos. Hasta cierto punto, esto es cierto, porque el anfioxo carece de un riñón. En su lugar su sistema excretor consiste en grupos conectados de solenocitos derivados de células mesodérmicas (Fig. 2.25a,b). Cada solenocito es una única célula con pedicelos citoplásmicos, extensiones que contactan con el cercano glomérulo. En el otro lado del solenocito, un grupo cilíndrico de microvellosidades, con un único y largo flagelo en su centro, se extiende a través del espacio celomático hasta penetrar en el túbulo nefridial. Cada túbulo nefridial recibe un grupo de solenocitos y a su vez se abre en el atrio. Los solenocitos son comunes entre los invertebrados; sin embargo, los solenocitos del anfioxo, con pedicelos unidos a los cercanos vasos glomerulares, son muy similares a los pedicelos de los podocitos, las células del riñón de los vertebrados. La función excretora exacta de los solenocitos en el anfioxo no se conoce con cla-



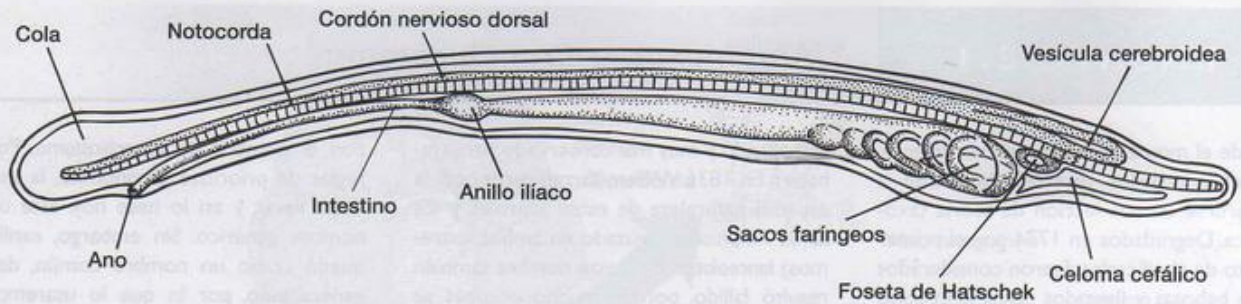
**FIGURA 2.25 Solenocitos del anfioxo.** (a) Región dorsal de la faringe que muestra la relación entre los solenocitos y el glomérulo vascular en un extremo y el atrio en el otro. (b) Estructura de un solenocito. Los solenocitos se unen a la pared del glomérulo mediante pedicelos citoplásmicos, y alcanza el túbulo nefridial mediante un cilindro de microvellosidades con un flagelo central.

(b) Según Brandenburg i Kümmel.

ridad, pero su disposición entre un vaso sanguíneo y el atrio sugiere un papel en la eliminación de residuos metabólicos extraídos de la sangre y evacuados por la corriente de agua que atraviesa el atrio.

Riñón de los vertebrados (p. 544)





**FIGURA 2.26** Larva de anfioxo. Las hendiduras faríngeas aparecen solamente en el lado izquierdo del cuerpo durante este estado temprano del desarrollo, pero el patrón cordado básico es evidente en la notocorda, el cordón nervioso dorsal y la cola postanal. El atrio no aparece hasta la metamorfosis.

Según Lehman.

El estado larvario de los cefalocordados es planctónico, y dura entre 75 y más de 200 días. El joven anfioxo larvario tiene la región cefálica y la faringe marcadamente asimétricas (Fig. 2.26). Por ejemplo, el primer par de sacos celomáticos da lugar a dos estructuras diferentes: el izquierdo a la foseta de Hatschek, el derecho al epitelio del celoma cefálico. Las series izquierda y derecha de hendiduras faríngeas también aparecen en distintos momentos. La serie izquierda de hendiduras es la primera en presentarse, cerca de la línea medio ventral, y prolifera hasta quizás un número de 14. Las últimas hendiduras de esta serie degeneran, dejando ocho en el lado izquierdo. Algunos autores piensan que la resultante asimetría de la cabeza puede estar relacionada con los movimientos espirales del cuerpo del anfioxo durante la alimentación. Después, las restantes hendiduras migran hacia arriba por el costado de la faringe hasta su definitiva posición lateral. Al mismo tiempo, las hendiduras faríngeas derechas hacen su primera aparición, en posición simétrica con respecto a las del lado izquierdo. Se van añadiendo más hendiduras a ambos lados, a la vez que aparecen las lengüetas que las dividen según se forman.

La larva carece de atrio. Durante la metamorfosis, el atrio se forma a partir de los pliegues metapleurales. Estos pliegues aparecen en ambos lados, crecen hacia abajo sobre las hendiduras faríngeas, se encuentran en la línea medio ventral bajo la faringe, y se fusionan para constituir el atrio. Los cirros orales y el órgano rotatorio se añaden ahora por delante de la boca. Durante la metamorfosis, la larva abandona el plancton y se hunde hasta el sustrato, en el que residirá como adulto excavador.

Aunque los adultos son buenos nadadores, generalmente viven enterrados en sedimentos gruesos, con su extremo anterior sobresaliente. El anfioxo prefiere aguas y lagunas costeras bien aireadas por las mareas, pero no revueltas por la acción del oleaje. Su sistema locomotor se basa en la musculatura segmentaria de la pared del cuerpo y en la notocorda hidrostática, muy útil en tales hábitats. Las células musculares de cada miómero están en contacto con el cordón nervioso mediante extensiones citoplásmicas. Probablemente, como consecuencia de su modo de vida excavador, la notocorda del anfioxo se extiende hasta el extremo rostral del cuerpo, lo que dio lugar al nombre de «cefalocordado». A diferencia de las notocordas de otros cordados, la del anfioxo consiste en una serie de células musculares dispuestas transversalmente (Fig. 2.27). Hay espacios llenos de líquido que separan las células musculares, y

tanto unos como otras están envueltos por una vaina de tejido conjuntivo denso. En la larva, una única hilera de células fuertemente vacuoladas y estrechamente empaquetadas forma la notocorda, mientras que en el adulto, la mayoría de las células vacuoladas desaparecen y se crean espacios extracelulares llenos de líquido entre ellas. Los músculos de la notocorda se conectan con el cordón nervioso dorsal mediante extensiones citoplásmicas («colas») que se dirigen dorsalmente a través de la vaina conjuntiva hasta la superficie del cordón espinal, donde encuentran terminales nerviosos. La notocorda de los cefalocordados se origina a partir del techo del gastrocele durante el desarrollo, como lo hace en la mayoría del resto de los cordados. Pero la presencia de células musculares en la notocorda de los cefalocordados es única, y la separa del resto de las notocordas de otros procordados y de los vertebrados.

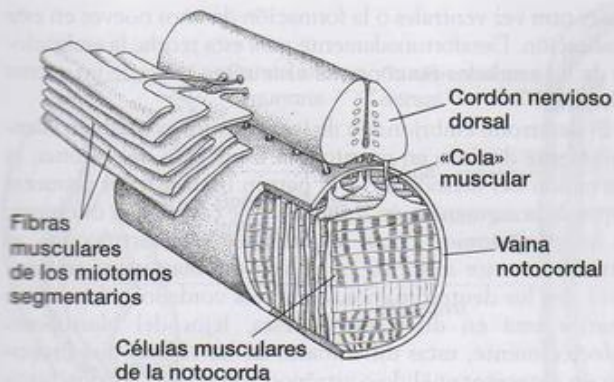
Cuando estas células musculares se contraen, la fuerte vaina impide las hernias, la presión interna crece, y la notocorda se hace rígida. Esta rigidez puede reforzar la excavación o aumentar la velocidad de vibración intrínseca del anfioxo y ayudarle así a nadar velozmente.

El cordón nervioso tubular del anfioxo no se ensancha anteriormente en un encéfalo diferenciado; sin embargo, hay datos procedentes de la microscopía que sugieren la existencia de homologías con partes del cerebro de los vertebrados, en particular, semejanzas con el cerebro posterior y el diencéfalo. Las células musculares de los miómeros no contactan con el cordón espinal mediante nervios motores que viajan periféricamente hasta ellos, sino por finas extensiones de los propios músculos que alcanzan la superficie del cordón espinal.

## Resumen de los protocordados

Los protocordados poseen algunas (hemicordados) o todas (urocordados, cefalocordados) las características que definen un cordado: notocorda, hendiduras faríngeas, endostilo o glándula titoides, tubo nervioso dorsal, cola postanal; pero estas características pueden presentarse en un estado del ciclo vital y no en otros. Los adultos son generalmente bentónicos, y las formas larvarias, planctónicas. En consecuencia, las larvas y los adultos llevan existencias bastante diferentes y tienen diseños estructurales distintos. Su alimento consiste en partículas en suspensión extraídas de una corriente de agua creada por cilios. Las partículas de alimento son recogidas por láminas de moco y dirigidas al tubo digestivo. El agua que entra con el alimento se





**FIGURA 2.27** Notocorda especializada del anfióxico.

Láminas de músculos de contracción lenta están empaquetadas por la vaina de la notocorda. Cada lámina es una única, o a veces doble, célula muscular que contiene fibras contráctiles dispuestas transversalmente. Unas prolongaciones citoplásmicas de estas láminas, llamadas «colas», pasan hacia arriba a través de orificios en la vaina notocordal y hacen sinapsis con la superficie del cordón nervioso dorsal. Hay espacios llenos de fluido entre las células musculares, aunque algunas vacuolas están dentro de las células. Las células musculares que componen la musculatura segmentaria lateral del cuerpo también envían «colas» a la superficie del cordón nervioso dorsal, donde hacen sinapsis. Presumiblemente, el cordón nervioso dorsal estimula directamente estos músculos mediante estas sinapsis.

Según Flood, Flood, Guthrie, y Banks.

expulsa al exterior a través de hendiduras faríngeas laterales para impedir turbulencias que pudieran romper las bandas de moco con el alimento incorporado. Cuando existe, la notocorda, junto con los músculos de la cola, es generalmente parte del sistema locomotor, que confiere al animal mayor movilidad que la conseguida solamente con cilios.

Los protocordados tienen una historia filogenética que precede a los vertebrados. Han disfrutado de una larga e independiente evolución propia, quizás a lo largo de 520 millones de años. Sus relaciones internas y la secuencia de su aparición evolutiva ha merecido la atención de los biólogos durante más de un siglo. Una vez introducidos en el conocimiento de los protocordados, volvamos al problema de su origen evolutivo.

## Orígenes de los cordados

Los fósiles son escasos, y los grupos actuales de cordados invertebrados están muy especializados. La mayoría de los grupos de invertebrados actuales divergieron unos de otros hace más de quinientos millones de años, y desde entonces han seguido sus propias vías evolutivas independientes. Sea cual sea el grupo de invertebrados que escojamos como antecesor inmediato de los cordados, no puede convertirse en un cordado desde su forma actual sin una reorganización drástica. Aunque se recurre a los grupos vivos para buscar indicios de relaciones ancestrales, la mayoría de los biólogos están de acuerdo en que los antecesores reales de los cordados se encuentran hoy extinguidos.

Enfrentados a estos obstáculos, y con pocos datos del registro fósil que puedan servir de ayuda, no es sorprendente que

existan opiniones muy diversas sobre el origen de los cordados. Antes o después, casi todos los grupos de invertebrados han sido citados como la fuente evolutiva inmediata de los cordados. Aunque resulta ridículo, ¡se ha sugerido incluso a los protozoos como antecesores más o menos directos de los cordados! Menos exagerado, pero también insostenible, es buscar el origen de los cordados entre los nemertinos, cuya probóscide eversible habría dado lugar a la notocorda, la faringe a la región branquial, y así sucesivamente.

En nuestra ayuda vienen los modernos métodos de reconstrucción filogenética, especialmente los que utilizan datos moleculares para detectar relaciones taxonómicas. Se obtiene así la cronología de los orígenes de los cordados, de los estados primitivos a los derivados y las hipotéticas asociaciones entre los cordados y sus inmediatos antecesores (Fig. 2.27). Desafortunadamente, incluso las mejores de estas reconstrucciones filogenéticas no son sino hipótesis descriptivas. No nos hablan directamente de las causas del cambio evolutivo, es decir, de cómo y por qué se han producido tales cambios. No existe la inevitabilidad de los cordados. Su aparición debe basarse en remodelaciones morfológicas plausibles y en las ventajas para la supervivencia que proporcionaron a los rasgos cordados emergentes unos beneficios adaptativamente favorables.

Este esfuerzo por comprender los orígenes de los cordados se remonta al comienzo del siglo XIX. Una de estas vías sitúa los orígenes entre los anélidos y los artrópodos.

## Los cefalocordados a partir de anélidos y artrópodos

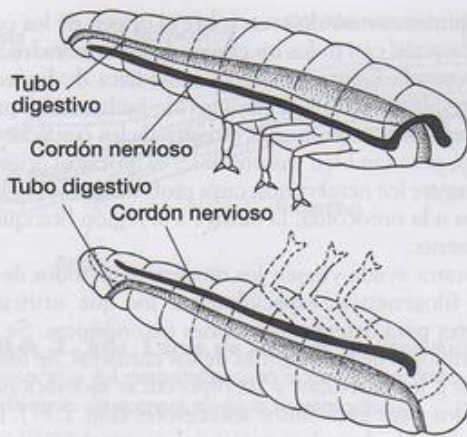
La primera persona que propuso que el modelo corporal de los cordados derivaba de una versión invertida del de los artrópodos fue el zoólogo francés Geoffroy Saint-Hillaire, que formuló su teoría en 1822, quizá inspirado por sus disecciones de langostas, pero también como resultado de su visión más amplia de que todos los animales comparten un esquema corporal básico que la naturaleza modeló con variaciones dramáticas. Georges Cuvier lideró a los opositores de esta teoría, y en 1830 la debatió públicamente con Saint-Hillaire. Cuvier expuso una larga serie de diferencias que superaban a las similitudes, y acalló el asunto temporalmente.

Diferentes teorías aparecidas en el siglo XIX resucitaron la idea de que los anélidos o los artrópodos podían ser los antecesores de los cordados. A principios del siglo XX, el biólogo W. H. Gaskell y poco tiempo después William Patten, revivieron la idea, y presentaron una coherente argumentación en apoyo de un antecesor anélido o artrópodo para los cordados.

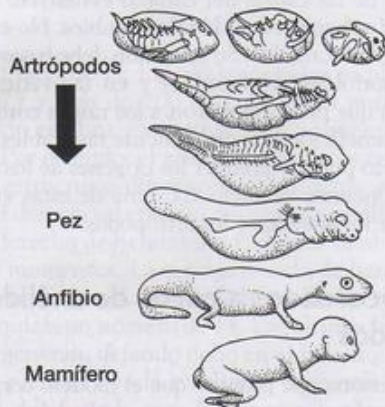
Sus razonamientos, en conjunto, pueden resumirse como sigue. Los anélidos y los artrópodos comparten con los cordados similitudes de diseño básico. Los tres grupos son segmentados. Todos ellos tienen semejanzas en la regionalización general del encéfalo, con una parte anterior y otra posterior. Finalmente, el esquema básico de los cordados está presente en los anélidos y los artrópodos, aunque boca abajo (Fig. 2.28a,b). En anélidos y artrópodos, el cordón nervioso ocupa una posición ventral bajo el tubo digestivo junto con un vaso sanguíneo principal. Si se vuelve boca arriba a uno de estos animales, el cordón nervioso queda situado en posición dorsal, junto con el vaso sanguíneo, que pasa a ser la aorta dorsal. En esta posición invertida, el cuerpo de un anélido o un artrópodo se convierte en el esquema fundamental de un cordado.

Este argumento ha sido embellecido desde entonces por la imaginación de otros autores, pero adolece de puntos débiles





(a)



(b)

**FIGURA 2.28** Propuesta de evolución desde un anélido/artrópodo a un cordado. (a) Si se ignoran los detalles, el organismo básico de un anélido/artrópodo puesto de espaldas produce el esquema básico de los cordados, con el cordón nervioso en posición dorsal sobre el digestivo, en vez de bajo él. (b) El desarrollo de esta teoría comienza con la larva nauplio de los crustáceos y otros artrópodos, que nadan con los apéndices hacia arriba y el dorso hacia abajo. A través de formas de transición, estos cambios dan lugar a un vertebrado «invertido».

Fuente: W. Patten, *The evolution of the Vertebrates and Their Kin*, 1912. Philadelphia: P. Blakiston's Son & Co.

fundamentales. Por ejemplo, muchas de las semejanzas de los cordados con los anélidos y los artrópodos son producto de analogías más que de homología. La segmentación y los apéndices articulados que forman parte del exoesqueleto de los artrópodos son bastante distintos de la segmentación de los miotomos de los cordados. El cordón nervioso principal de los anélidos y los artrópodos es macizo, no hueco como en los cordados, y se desarrolla en el embrión de forma totalmente distinta. Además, las posiciones usuales de la boca y el ano de los cordados son ventrales, mientras que si damos la vuelta a un anélido o a un artrópodo volveríamos hacia arriba su boca y su ano. La inversión de un anélido o un artrópodo para producir un esquema corporal de cordado implicaría la migración de la boca y del ano a posi-

ciones otra vez ventrales o la formación de unos nuevos en esta localización. Desafortunadamente para esta teoría, la embriología de los cordados no conserva el mínimo resto de un suceso semejante.

El desarrollo embrionario de los cordados es también completamente distinto en cuanto a la formación del celoma, la derivación del mesodermo y el patrón básico de las primeras etapas de la segmentación. Incluso el eje corporal es diferente. En los protóstomos, como los anélidos y los artrópodos, el extremo anterior se forma en el lado del blastoporo embrionario. En los deuteróstomos, como los cordados, el extremo anterior está en dirección opuesta, lejos del blastoporo. Colectivamente, estas dificultades de las teorías que proponen un antecesor anélido o artrópodo para los cordados, favorecen la propuesta de alternativas.

### Los cefalocordados a partir de los equinodermos

Los equinodermos, como los cordados, son deuteróstomos. Quizá fue solamente esta semejanza la que inspiró a W. Garstang, un biólogo de finales del siglo XIX y principios del XX, una teoría alternativa para delimitar el origen de los cordados. Garstang razonó que, por estas afinidades embrionarias, los equinodermos o un grupo similar a ellos fueron probablemente los antecesores de los cordados.

Al principio esto resulta chocante. Los equinodermos adultos, como las estrellas y erizos de mar, las holoturias y los crinoideos tienen poco que ofrecer para sugerir una afinidad filogenética con los cordados. Tienen pies ambulacrales, placas de carbonato cálcico en su tegumento y simetría pentarradial. Sin embargo, Garstang vio inteligentemente más allá del adulto y se fijó en la larva de los equinodermos como la fuente filogenética del esquema básico de los cordados (Fig. 2.29).

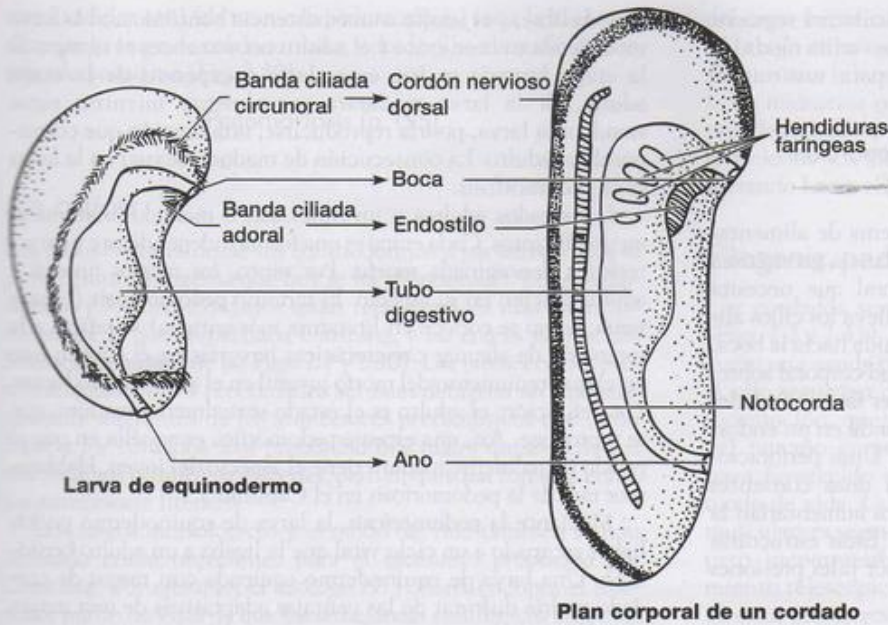
### Las pruebas

Desde la época de Garstang se ha extendido la idea de que los cordados surgen a partir de larvas de equinodermos. Hoy en día podemos enunciarlo como sigue:

Tanto los equinodermos como los cordados son deuteróstomos, y comparten semejanzas embrionarias en cuanto a la segmentación y a la formación del mesodermo y el celoma. Las larvas de los equinodermos, como los cordados en general, son de simetría bilateral. Y quizás lo más sorprendente, la larva auricularia de los equinodermos es notablemente similar a la tornaria de los hemicordados. De hecho, durante bastantes años, las tornarias se consideraban larvas de equinodermos hasta que se pudo seguir su metamorfosis hacia un adulto claramente hemicordado.

Para Garstang, empezaron a hacerse patentes semejanzas entre los equinodermos y los hemicordados y entre los hemicordados y los cordados. Hay caracteres compartidos que ligan a los hemicordados con los equinodermos. Ambos tienen desarrollos embrionarios tempranos semejantes, y ambos pasan por estados larvarios pelágicos parecidos. A su vez, otros conjuntos de rasgos unen a los hemicordados adultos con los cordados. Por ejemplo, y al igual que los cordados, los hemicordados tienen hendiduras faríngeas. Además, algunos autores ven semejanzas adicionales en el cordón nervioso tubular del collar de ciertos hemicordados. Así, las hendiduras faríngeas y el sistema nervioso dorsal ligan a los hemicordados con los cordados, mientras que la tornaria une a los hemicordados, y a través de ellos a los cordados, con los equinodermos.





**FIGURA 2.29** Teoría de Garstang sobre el origen del patrón corporal de los cordados. El antecesor común propuesto para los protocordados (izquierda) era de simetría bilateral y tenía la apariencia externa de una larva auricularia joven (equinodermo). La banda ciliada circunoral del antecesor y sus tractos nerviosos subyacentes migraron dorsalmente para encontrarse y fusionarse en la línea media, formando un cordón nervioso dorsal en el esquema corporal del cordado. La banda ciliada adoral da lugar al endostilo y a los tractos ciliados de la faringe del cordado. Otros científicos, aparte de Garstang, notaron que la aparición de las hendiduras faríngeas mejoró la eficacia de la alimentación al proporcionar un sistema unidireccional para la corriente de agua y alimento. La notocorda es una ventaja locomotora en un organismo mayor.

### Aparición de las características de los cordados

De la misma forma que las semejanzas larvarias parecen unir a los equinodermos y a los cordados, Garstang propuso que, de hecho, los rasgos de los cordados ya aparecían en la larva de los equinodermos (Fig. 2.29). Su larva tiene simetría bilateral y posee un tubo digestivo unidireccional. Cerca de la boca se encuentra una **banda ciliada adoral** para la alimentación; a lo largo de la superficie lateral del cuerpo, se retuerce una larga hilera de cilios, la **banda circunoral**, con la que la larva se desplaza. A partir de estos modestos ingredientes estructurales de la larva de los equinodermos, Garstang hizo aparecer el esquema básico de los cordados. En particular, supuso que el cuerpo larvario se alargaba, con un incremento de la musculatura y formando una cola que pudiera generar ondulaciones laterales como medio de locomoción. El alargamiento del cuerpo eliminó la banda circunoral y desplazó dorsalmente sus mitades derecha e izquierda, donde se encontraron en la línea media con el tracto nervioso subyacente, el antecedente del tubo nervioso (Fig. 2.29). Garstang consideró el enrollamiento del tubo neural durante el desarrollo de los vertebrados como un resto embrionario de este suceso filogenético. Por otra parte, el alargamiento de la banda adoral cerca de la boca y a lo largo del tubo digestivo constituyó el rudimento del endostilo. A la larva sólo le faltaban ahora hendiduras faríngeas y una notocorda para completar su transformación en un completo cordado.

Si los cambios evolutivos en la larva habían llegado hasta aquí, las hendiduras faríngeas para la alimentación suspensívora y una notocorda para la locomoción podrían haber sido favorecidas por la selección, lo que habría dotado a la larva de equinodermo de un juego completo de características de cordado: notocorda, hendiduras faríngeas, cordón nervioso dorsal y cola postanal; sin embargo, esta serie de pasos hipotéticos deja sin respuesta dos interrogantes: en primer lugar, ¿qué ventajas selectivas podrían haber producido estos cambios?, y en segundo lugar, ¿cómo habría podido la larva dejar de ser un equinodermo? Porque recordémoslo, estos cambios aparecen presu-

miblemente en el cuerpo de una larva de equinodermo. Aunque poseyera la anatomía de un cordado, esta larva seguiría teniendo la vida de un equinodermo. Al final de su etapa larvaria de vida libre, sufriría la metamorfosis, perdería sus rasgos de cordado y se convertiría en un respetable equinodermo adulto sésil. ¿Cómo podría un grupo de cordados, independiente y diferenciado, surgir de una larva de equinodermo remodelada? Por el momento no existen respuestas definitivas a estas cuestiones, pero se han propuesto varias teorías plausibles.

### Ventajas selectivas

Una vez que el juego completo de caracteres cordados está en su sitio, configuran un esquema corporal que funciona. Pero partiendo de una larva de equinodermo, la evolución no mira esperanzada hacia delante en busca de las distantes ventajas de un tipo de vida cordado (Cap. 3). Los cambios en la larva de equinodermo deben haber sido motivados por alguna ventaja adaptativa inmediata en el momento en que aparecieron. ¿Cuáles eran esas condiciones? Supongamos, por ejemplo, que la larva de este equinodermo ancestral se mantuviera cada vez más tiempo en estado planctónico, se alimentara y, por tanto, creciera. Un tamaño mayor es una ventaja para escapar a los depredadores, y para establecerse en el sustrato una vez que comienza la metamorfosis. Si el tamaño de la larva aumentó por estas u otras razones, este cambio de tamaño por sí solo requeriría cambios compensatorios en dos sistemas, la locomoción y la alimentación, por la misma razón.

La razón es la geometría. Cuando un objeto se hace mayor, la superficie y la masa no crecen proporcionalmente una a la otra. La masa crece en proporción al cubo de la dimensión lineal, pero la superficie lo hace con relación a su cuadrado. En una larva que ha aumentado su tamaño, los cilios de la superficie, que impulsan la larva, no pueden aumentar lo suficiente como para dar servicio a la masa. La superficie locomotora se queda atrás al crecer la larva. Como resultado, habrá relativamente menos cilios superficiales para mover una masa relativamente mayor. Esto, continúa el razonamiento, favoreció el



desarrollo de otro sistema locomotor. La musculatura segmentaria para la natación, el cuerpo alargado y una varilla rígida (la notocorda) son las soluciones propuestas para sustituir al fallido sistema ciliar.

### Consecuencias del tamaño en la proporción superficie/volumen (p. 129)

De forma semejante, debe cambiar el sistema de alimentación por la misma razón, es decir una discordancia geométrica entre la superficie ciliada y la masa corporal que necesita nutrientes. La superficie alrededor de la boca lleva los cilios alimentarios, que conducen las partículas de comida hacia la boca. Pero al aumentar el tamaño de la larva, la masa corporal sobrepasa la capacidad de estos cilios para satisfacer las necesidades nutricionales. La banda ciliada adoral se expande en un endostilo que mejoraría el transporte de alimento. Unas perforaciones (hendiduras) en la faringe permitirían unas corrientes alimentarias unidireccionales. Ambos cambios aumentarían la eficacia de los mecanismos de alimentación. Estas estructuras alimentarias pueden haber sido favorecidas por tales presiones selectivas.

### De la larva de equinodermo al «renacuajo» cordado

Sin embargo, todavía queda el problema de la metamorfosis de la larva al adulto. Más tarde o más temprano, el equinodermo planctónico debió transformarse en un adulto bentónico. Pero ¿cómo podría esta larva, ahora dotada de rasgos de cordado, conseguir un destino evolutivo independiente del adulto a que se vería abocada tras la metamorfosis?

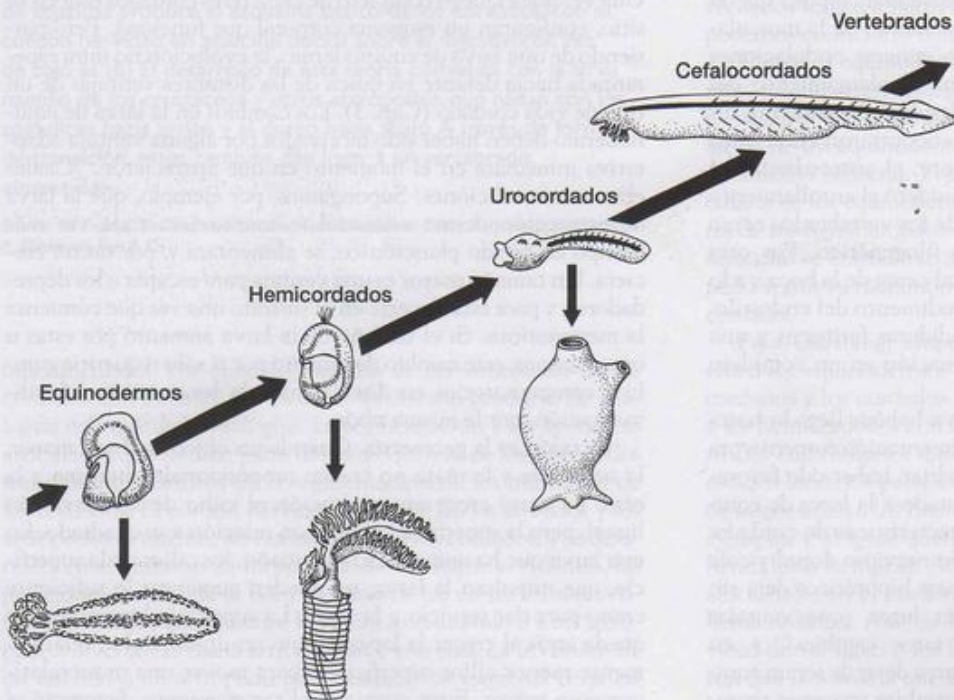
La respuesta de Garstang a esta pregunta fue de nuevo muy inteligente. Sugirió que el estado adulto se eliminó en favor del estado larvario. La larva pelágica está adaptada a un tipo

de vida libre, y el adulto a una existencia bentónica. Si la larva modificada tuviese éxito y el adulto no, entonces el tiempo de la etapa larvaria podría extenderse a expensas de la etapa adulta. Si la larva madurara sexualmente mientras sigue siendo una larva, podría reproducirse, una función que corresponde al adulto. La consecución de madurez sexual en la larva es la pedomorfosis.

Los estados adultos y juveniles son a menudo anatómicamente distintos. Cada etapa es una forma independiente y característica denominada **morfo**. Por tanto, los morfos juvenil y adulto difieren en su aspecto. El término **pedomorfosis** (o **neotenia**, como se conoce en literatura más antigua) se refiere a la retención de algunas características larvianas en el adulto; esto es, el mantenimiento del morfo juvenil en el adulto reproductor. Por definición, el adulto es el estado sexualmente maduro, que se reproduce. Así, una especie pedomórfica es aquella en que el estado sexualmente maduro tiene el aspecto del joven. Hablaremos más de la pedomorfosis en el Capítulo 5.

Mediante la pedomorfosis, la larva de equinodermo podría haber escapado a un ciclo vital que la ligaba a un adulto bentónico. Una larva de equinodermo equipada con rasgos de cordado podría disfrutar de las ventajas adaptativas de una mayor movilidad pelágica, y en el transcurso del proceso, comenzar una vía evolutiva independiente. Los científicos que apoyan un antecesor equinodermo para los cordados invocan rápidamente la pedomorfosis en los esquemas filogenéticos. Por ejemplo, Garstang sugirió que los vertebrados podrían haber evolucionado a partir de los equinodermos, primero a través de un antecesor semejante a un hemicordado y después de un urocordado, mediante pedomorfosis (Fig. 2.30).

Este cordado ancestral de vida nadadora libre habría evolucionado hacia un urocordado, especialmente un estado tunicado, con la expansión de la faringe y un estilo de vida sésil en el adulto para caracterizar la diversidad dentro de los tunicados. Una larva nadadora, como la de las ascidias, que abandona el



**FIGURA 2.30** Resumen de las ideas de Garstang sobre el origen de los cordados. Comenzando con una larva de equinodermo, Garstang propuso una serie de pasos evolutivos a través de etapas larvianas que implicaban pedomorfosis y que, eventualmente, daban lugar a los cordados.



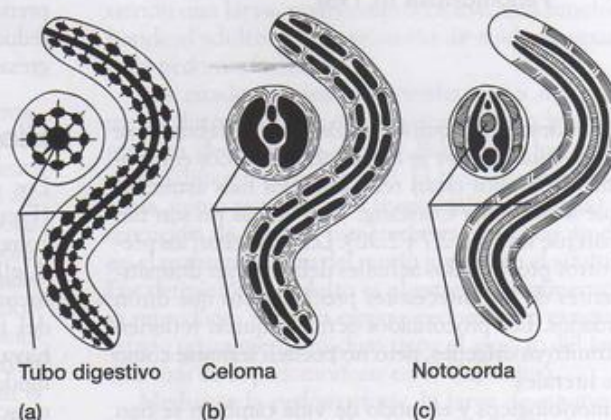




Algunos científicos disienten de la hipótesis «de los equinodermos a los cordados». De hecho, W. Gutmann invierte esta secuencia y propone que los tunicados, los hemicordados y los equinodermos son en realidad deuteróstomos evolucionados, que derivan en realidad de antecesores cefalocordados, los cuales a su vez lo hacen de animales acelomados aún más antiguos.

Como yo lo entiendo, el paisaje evolutivo de Gutmann pasa por cuatro estados, cada uno de los cuales contempla la aparición de una o más innovaciones estructurales. Durante la primera etapa, se desarrolló un animal vermiforme y acelomado, sin una cavidad interna llena de líquido (Fig. 1a). Para mantener su forma y soportar su estructura, este animal se basó en su tejido conjuntivo interno y viscoso, a modo de gel y quizá parecido al de las medusas actuales. Durante la segunda etapa apareció un celoma segmentario, una serie de espacios llenos de líquido y limitados por la pared del cuerpo (Fig. 1b). La notocorda hizo su aparición en el estado tres y las hendiduras faríngeas en la cuarta etapa (Fig. 1c). En cada etapa, la innovación permitió las ventajas adaptativas de las mejoras mecánicas. Por ejemplo, el celoma segmentario de la segunda etapa proporcionó un esqueleto hidrostático. Los espacios celomáticos llenos de líquido redujeron la rigidez del cuerpo en comparación con el viscoso gel del acelomado. Las flexiones laterales eran más fáciles, así como la producción de ondas peristálticas a lo largo del cuerpo. El resultado fue un incremento de la actividad locomotora en la natación activa, por las flexiones laterales, y en la excavación, mediante la peristalsis.

La aparición de una notocorda en la etapa tres, fundamentalmente, cambió las bases mecánicas del soporte corporal y la locomoción, y supuso cambios en la disposición del sistema nervioso. La notocorda, en sí misma un mecanismo hidrostático (células llenas de gel encerradas en una vaina rígida de tejido conjuntivo fibroso), era más pequeña y ocupaba menos espacio que el extenso celoma que sustituyó en parte. Ya no era necesaria la acción de toda la musculatura corporal para mantener la forma del cuerpo. Ya no se requerían músculos circulares ni transversales para mantener la integridad del esqueleto hidrostático o producir



**FIGURA 1** Evolución de las estructuras de soporte sugerida por Gutmann.

(a) Los acelomados son predecesores de los deuteróstomos. El cuerpo de los acelomados está soportado por un tejido conjuntivo viscoso, semejante a un gel. Aunque carecen de cavidades celomáticas, las extensas ramificaciones del tubo digestivo forman un sistema de canales que distribuyen el alimento a la mayor parte del cuerpo. (b) Conforme aumentaron las partes del sistema digestivo, constituyeron una serie de cámaras celomáticas interconectadas y llenas de líquido entre la red de músculos. El celoma metamérico lleno de fluido que sustituyó al gel redujo la rigidez del cuerpo; por tanto, el cuerpo pudo doblarse más fácilmente, haciendo también posible una excavación más eficaz. (c) Durante la última de las etapas principales evolucionó la notocorda hidrostática. La notocorda es más pequeña que el celoma, ocupa menos espacio, y no necesita de la acción de toda la musculatura corporal para mantener su forma e integridad mecánica. La natación se produce por medio de flexiones laterales del cuerpo cuya longitud es mantenida constante por la notocorda. Pero ya no es posible el movimiento por peristalsis, porque el cuerpo no puede acortarse significativamente.

movimientos peristálticos. La pérdida de estos músculos eliminó los movimientos peristálticos y con ellos el modo de vida excavador. Sin embargo, los músculos longitudinales adyacentes a la notocorda crecieron para convertirse en los principales músculos locomotores. Se formaron septos para conectar estos músculos a la notocorda según un patrón segmentario. Uná cola postanal alargó el aparato locomotor. La mayor protección mecánica y la reducida distancia de los nervios periféricos a los músculos segmentarios favoreció la migración del sistema nervioso central a una posición dorsal, a lo largo de la notocorda.

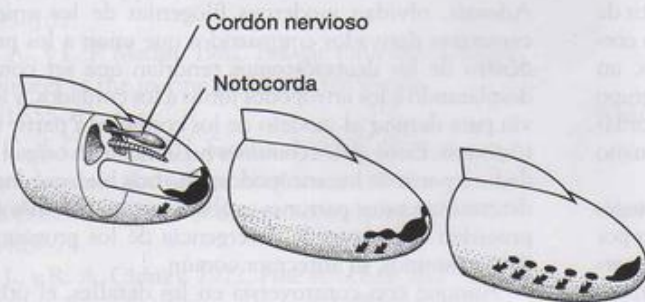
Durante la cuarta etapa apareció la última característica de los cordados, las hendiduras faríngeas (Fig. 2). De hecho, Gutmann sostiene que las hendiduras faríngeas podrían no haber aparecido hasta que la notocorda no estuvo en su sitio; de otra forma, las hendiduras faríngeas habrían perforado la pared lateral del cuerpo, abriendo los espacios celomáticos y permitiendo

escapar al líquido; así se destruiría la integridad funcional del esqueleto hidrostático en el que se basaba la locomoción del estado prenatal.

De acuerdo con este argumento, el resto de los rasgos cordados tenían que haberse formado antes que las hendiduras faríngeas. El resultado fue un deuteróstomo primitivo, quizá un cefalocordado muy parecido al anfibio, que no usaría la peristalsis para excavar porque la notocorda puede resistir esta acción. El deuteróstomo resultante fue diseñado para una vida activa basada en ondulaciones laterales de un cuerpo musculoso actuando sobre una barra notocordal. Los vertebrados con endoesqueleto se consideran como derivados posteriores de los primitivos cefalocordados.

Si el razonamiento de Gutmann fuera correcto, los equinodermos habrían evolucionado después de los primeros cordados, y no antes. Si las hendiduras faríngeas son necesariamente una innovación tardía, entonces los hemicordados, provistos de





**FIGURA 2 Evolución de las hendiduras faríngeas sugerida por Gutmann.** Las hendiduras faríngeas evolucionaron después de la notocorda. No podían aparecer antes porque unas aberturas en la pared lateral del cuerpo habrían desbaratado el esqueleto hidrostático al permitir escapar al líquido. Las hendiduras aparecen primero en los extremos de la boca (izquierda) para permitir la salida del agua filtrada. Al hacerse más grandes (centro y derecha), los flancos del cuerpo se debilitan favoreciendo la aparición de varillas verticales de soporte entre hendiduras sucesivas.

ellas, serían un grupo de aparición tardía entre los protocordados (Fig. 3). Como los hemicordados han vuelto a una existencia excavadora, las estructuras asociadas con el modo de vida nadador, como la musculatura segmentaria, la estomocorda (¿resto de la notocorda?) y el cordón nervioso del collar (¿resto del tubo nervioso dorsal?) quedarían como vestigios. De hecho, un grupo de hemicordados, los pterobranquios, se considera como el grupo que eventualmente dio lugar a los equinodermos. Los tentáculos de los pterobranquios, formados por el collar, dieron lugar al sistema vascular acuífero de los equinodermos y sus derivados. Según

este punto de vista, los tunicados también nacieron de los primitivos cefalocordados, y la larva renacuajo es el testigo de esta relación, mientras el tunicado adulto representa una rama lateral sésil. Aunque hay pocos autores que suscriban las ideas de Gutmann sobre la evolución de los protocordados, incluye en su secuencia evolutiva cambios funcionales plausibles en cada etapa. Opiniones alternativas que suponen, por ejemplo, que las hendiduras faríngeas aparecieron antes que la notocorda, ignoran el choque funcional que esto supondría para el esqueleto hidrostático. Por tanto, si hay que invalidar la opinión contraria de



**FIGURA 3 Origen de los cordados propuesto por Gutmann.** El cordado más primitivo se parecía al anfioxo. Los urocordados sésiles derivaron de él, al igual que los hemicordados excavadores y, eventualmente, los equinodermos bentónicos.

Gutmann, las secuencias evolutivas alternativas deben ser consistentes tanto con los cambios anatómicos como con los funcionales que los acompañan. Estos cambios también deben entenderse en el contexto de situaciones ecológicas reales en las que deberían desarrollarse.

que adopta modos de vida bentónicos y filtradores tras la metamorfosis (Fig. 2.31). Esto estaría de acuerdo con la aparente tendencia en las ascidias a perder sus caracteres de cordado en la metamorfosis. La otra dirección es el refuerzo de la vida activa que comenzó en el precordado depredador. Esta tendencia hace un énfasis cada vez mayor en la depredación en lugar del modo de vida filtrador, y eventualmente condujo a los primeros vertebrados. Un cerebro complejo, nervios craneales y estructuras sensoriales pares, nasales, ópticas y óticas, se concentran ahora en una cabeza diferenciada, lo que atestigua la naturaleza activa del vertebrado primitivo. Según el punto de vista que se adopte, la pedomorfosis puede estar presente en este escenario.

Por otra parte, otros consideran a este precordado no como un depredador incipiente sino como un filtrador, aunque activo. Su modo de vida filtrador explicaría las condiciones que pudieron favorecer la evolución de las características básicas de los cordados, dando lugar a los urocordados y los cefalocordados. En

particular, las modificaciones subsecuentes de la faringe, que examinaremos en el Capítulo 3, representan una etapa posterior, que dio lugar a los vertebrados, a partir de un precordado suspensívoro.

## Resumen

Las actuales investigaciones filogenéticas y la disponibilidad de nuevos métodos moleculares proporcionan una visión mejorada, aunque aún incompleta, de la evolución de los protocordados (Fig. 2.7). Los vertebrados proceden de la radiación de los deuteróstomos, como parte del clado de los cordados. El otro clado comprende a los equinodermos más los hemicordados, que están más relacionados entre sí que con los cordados, de acuerdo con las semejanzas compartidas en la morfología larvaria y las características moleculares (expresión génica). Algunos



equinodermos fósiles conservaron la simetría bilateral, pero la mayoría, incluidos los grupos actuales, divergieron dramáticamente, se hicieron pentarradiales y perdieron las hendiduras faríngeas y el característico cordón nervioso. Los hemicordados son monofiléticos, con los pterobranquios originados a partir de los enteropneustos, y retienen varias características de los cordados (hendiduras faríngeas, cordón nervioso neurulado, un posible endostilo). Los urocordados son también un grupo monofilético, hermano del resto de los cordados (cefalocordados más vertebrados). Los cefalocordados son el grupo hermano más inmediato de los vertebrados.

Esta hipótesis filogenética (Fig. 2.7) sugiere que un antecesor vermiforme, quizás similar a un enteropneusto, dio lugar por un lado a los hemicordados/equinodermos y por el otro a los cordados. Estrictamente, esto significa que los cordados no proceden de los equinodermos (Garstang) y ciertamente, no de los anélidos/artrópodos (St. Hilaire, Patten). Aunque Garstang trabajó con una filogenia errónea, contribuyó al estudio sobre el origen de los cordados con ideas sobre los mecanismos de cambio, y los medios y métodos del cambio evolutivo, no solamente con una descripción de sucesos.

Incluso en su día, la hipótesis que hacía derivar a los cordados de los artrópodos y los anélidos fue rechazada por los morfólogos, como se ha visto antes. Desafortunadamente, los biólogos moleculares actuales no se han apercibido de ello. Unos trabajos genéticos recientes en artrópodos (*Drosophila*) y en vertebrados muestran que genes homólogos determinan el patrón dorsoventral: qué parte del embrión forma la zona dorsal y qué parte la ventral en el adulto. Esta nueva investigación revela que la expresión de estos genes tiene resultados exactamente opuestos: induce la aparición de estructuras dorsales en *Drosophila*, pero ventrales en los vertebrados. Algunos biólogos moleculares se apresuraron a declarar que esto apoyaba la idea de la inversión del eje dorsoventral de los artrópodos (recorremos a St. Hilaire) en su camino hasta convertirse en cordados. Desafortunadamente, se olvidan del trabajo de los morfólogos que rechazaron consistentemente esta hipótesis hace años.

Tampoco se acuerdan de Garstang, quien propuso que las bandas ciliares ventrales (larva de los equinodermos) se desplazaron dorsalmente, convergiendo en la línea media. Su teoría también concordaría con estos nuevos hallazgos genéticos. Además, olvidan modernas filogenias de los animales. Los caracteres derivados compartidos que unen a los procordados dentro de los deuteróstomos tendrían que ser comprobados, desplazando a los artrópodos junto a los cordados, y abriendo la vía para derivar el modelo de los cordados a partir de los protóstomos. Estos genes comunes no indican un origen de los cordados a partir de los artrópodos, sino más bien que los genes que determinan estos patrones probablemente son más antiguos, y proceden del punto de divergencia de los protóstomos y los deuteróstomos, su antecesor común.

Aunque con controversia en los detalles, el origen de los cordados se encuentra indudablemente entre los invertebrados, una transición que ocurrió en los remotos tiempos del Proterozoico. De los cordados surgieron los vertebrados, un grupo de gran diversidad que incluye algunas de las más notables especies de animales que existen sobre la tierra, el aire y las aguas del planeta. En los primeros cordados se estableció el esquema corporal básico: hendiduras faríngeas, notocorda, endostilo o glándula tiroideas, cordón nervioso dorsal y hueco y cola postanal. La alimentación dependía de la separación de las partículas en suspensión y el agua, en lo que resultó implicada la faringe, una zona especializada del tubo digestivo con paredes provistas de cilios para conducir el flujo de agua cargada de alimento. El moco cubría las paredes faríngeas para atrapar las partículas en suspensión. Las hendiduras faríngeas permitían el flujo unidireccional de agua. El sistema locomotor incluía una notocorda y músculos dispuestos segmentariamente que se extendían desde el cuerpo hasta la cola postanal.

La alimentación y la locomoción eran actividades que favorecieron estas estructuras nuevas y especializadas en los primeros cordados. Las modificaciones evolutivas subsiguientes se centraron en la alimentación y en la locomoción, y continuaron caracterizando las adaptaciones de los vertebrados posteriores.



## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Allredge, A. 1976. Appendicularians. *Sci. Amer.* 235 (1):95-102.
- Allredge, A., y L. P. Madin. 1982. Pelagic tunicates: Unique herbivores in the marine plankton. *BioScience* 32(8):655-63.
- Cameron, C., J. Garey, y B. J. Swalla. 2000. Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *PNAS* 97:4469-74.
- Cavey, M. J., y R. A. Cloney. 1972. Fine structure and differentiation of ascidian muscle. I. Differentiated caudal muscle of *Distaplia occidentalis* tadpoles. *J. Morph.* 138:349-73.
- . 1974. Fine structure and differentiation of ascidian muscle. II. Morphometrics and differentiation of the caudal muscle cells of *Distaplia occidentalis* tadpoles. *J. Morph.* 144:23-78.
- Cloney, R. A. 1982. Ascidian larvae and the events of metamorphosis. *Amer. Zool.* 22:817-26.
- Garstang, W. 1928. The morphology of Tunicata. *Quart. J. Microc. Sci.* 72:51-87.
- Gilmour, T. H. J. 1979. Feeding in pterobranch hemichordates and the evolution of gill slits. *Can. J. Zool.* 57:1136-42.
- . 1982. Feeding in tornaria larvae and the development of gill slits in enteropneust hemichordates. *Can. J. Zool.* 60:3010-20.
- Gutmann, W. F. 1981. Relationships between invertebrate phyla based on functional-mechanical analysis of the hydrostatic skeleton. *Amer. Zool.* 21:63-81.
- Jeffery, W., B. J. Swalla, N. Ewing, y T. Kusakabe. 1999. Evolution of the ascidian anural larva: Evidence from embryos and molecules. *Mol. Biol. Evol.* 16:646-54.
- Jollie, M. 1973. The origin of the chordates. *Acta Zool.* 54:81-100.
- Lacalli, T. C. 1994. Apical organs, epithelial domains, and the origin of chordate central nervous system. *Amer. Zool.* 34:533-41.
- . 1996. Mesodermal pattern and pattern repeats in the starfish bipinnaria larva, and related patterns in other deuterostome larvae and chordates. *Phil. Trans. Royal Soc. (London)* 351:1737-58.
- Nishino, A., y N. Satoh. 2001. The simple tail of chordates: Phylogenetic significance of appendicularians. *Genesis* 29:36-45.
- Olsson, R., K. Holmberg, y Y. Lilliemarck. 1990. Fine structure of the brain and brain nerves of *Oikopleura dioica* (Urochordata, Appendicularia). *Zoomorph.* 110:1-7.
- Panganiban, G., S. Irvine, C. Lowe, H. Roehl, L. Corley, B. Sherbon, J. Grenier, J. Fallon, J. Kimble, M. Walker, G. Wray, B. J. Swalla, M. Martindale, y S. Carroll. 1997. The origin and evolution of animal appendages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94:5162-66.
- Pardos, F., y J. Benito. 1988. Blood vessels and related structures in the gill bars of *Glossobalanus minutus* (Enteropneusta). *Acta Zool.* 69:87-94.
- Patten, W. 1912. *The evolution of the vertebrates and their kin.* Philadelphia: P. Blakiston's Son.
- Stach, T., y K. Eisler. 1998. The ontogeny of the nephridial system of the larval amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*). *Acta Zool.* (Stockholm) 79:113-18.
- Swalla, B. J., C. Cameron, L. Corley, y J. Garey. 2000. Urochordates are monophyletic within the deuterostomes. *Syst. Biology* 49:52-64.
- Swalla, B. J., y A. Collazo. 2000. Systematics and the evolution of developmental patterns. *Syst. Biology* 49:1-2.
- Torrence, S. A., y R. A. Cloney. 1983. Ascidian larval nervous system: Primary sensory neurons in adhesive papillae. *Zoomorph.* 102:111-23.
- Winchell, C. J., J. Sullivan, C. B. Cameron, B. J. Swalla, y J. Mallatt. 2002. Evaluating hypotheses of Deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data. *Mol. Biol. Evol.* 19:762-76.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Phylum Chordata  
Phylum Hemichordata  
Subphylum Urochordata  
Subphylum Cephalochordata



# CAPÍTULO 3

## Historia de los vertebrados

### INTRODUCCIÓN

#### Innovaciones

*Columna vertebral*

*Cabeza*

#### Origen de los vertebrados

*Etapas 1: Prevertebrado*

*Etapas 2: Agnato*

*Etapas 3: Gnatostomado*

#### Los controvertidos calcicordados

#### Clasificación de los vertebrados

### AGNATOS

#### Agnatos actuales

*Mixinoideos*

*Petromizóntidos*

#### Primeros fósiles vertebrados

*Conodontos*

*Ostracodermos*

*Pteraspídomorfos*

*Otros ostracodermos*

#### Resumen de la evolución de los agnatos

### GNATOSTOMADOS

#### Placodermos

#### Condrictios

*Elasmobranquios: tiburones y rayas*

*Holocéfalos: quimeras*

### TELEÓSTOMOS

#### Acantodios

#### Osteictios

*Actinoptergios*

*Sarcoptergios*

#### Resumen filogenético de los peces

### TETRÁPODOS

#### Tetrápodos primitivos

*Labirintodontos*

*Lepospondilos*

#### Lisanfibios: anfibios modernos

*Urodelos (caudados)*

*Salientios (anuros)*

*Gimnofiones (ápodos)*

### AMNIOTAS

#### Amniotas basales

#### Saurópsidos

*Mesosaurios*

*Reptiles*

#### Sinápsidos

*Pelicosaurios*

*Terápsidos*

*Mamíferos*

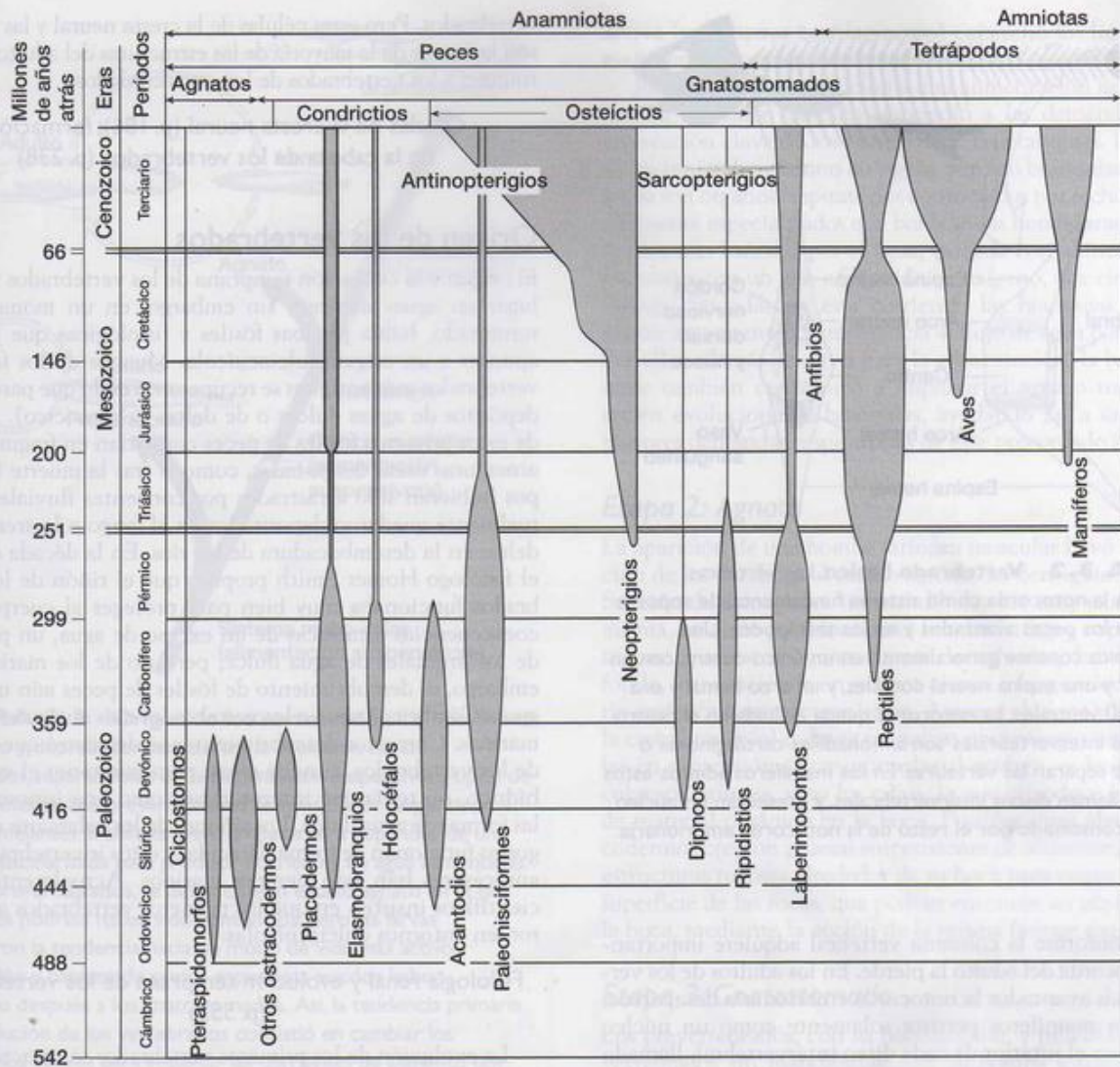
### Introducción

La historia de los vertebrados se despliega a lo largo de más de 500 millones de años, un lapso de tiempo difícilmente imaginable (Fig. 3.1). Durante este tiempo, entre los vertebrados han evolucionado algunos de los mayores y más complejos animales conocidos. Los vertebrados ocupan entornos marinos, dulciacuícolas, terrestres y aéreos, y presentan una enorme variedad de modos de vida. Como los tunicados y el anfibio, los vertebrados son auténticos cordados, y en algún momento de su vida presentan las cinco características defi-

nitarias de los cordados: notocorda, hendiduras faríngeas, endostilo o glándula tiroideas, cordón nervioso tubular y dorsal, y cola postanal.

La diversidad de que disfrutaron los vertebrados puede ser atribuida posiblemente a la oportunidad. Aparecieron en un momento en que había pocos depredadores grandes. Su éxito puede deberse a su gran variedad de innovaciones; dos de las cuales (columna vertebral y cráneo), dan nombre a este gran taxón.





**FIGURA 3.1** Diversidad de los vertebrados. La escala vertical de la izquierda representa el tiempo geológico en millones de años atrás. Los nombres de las eras y períodos geológicos se disponen en conjunción con el tiempo geológico. Cada columna del gráfico comienza con los primeros restos fósiles del grupo específico. Las distintas anchuras de cada columna expresan las estimaciones subjetivas de la abundancia y diversidad relativas del grupo en particular a través del tiempo. Los Agnatos son los más antiguos. Los Condrictios están representados por dos taxones, los Elasmobranquios y los Holocéfalos. Los Osteictios están representados por dos subgrupos: los Actinopterigios (Paleonisciformes y Neopterigios) y los Sarcopterigios (Dipnoos y Ripidistios). Los grandes grupos tradicionales, indicados en la parte superior del gráfico, incluyen a los Agnatos y los Gnatostomados, peces y tetrápodos, anamniotas y amniotas, que comprenden las clases situadas bajo ellos. Los Conodontos no están indicados, pero su aparición en el registro fósil podría situarlos a mediados del Cámbrico.

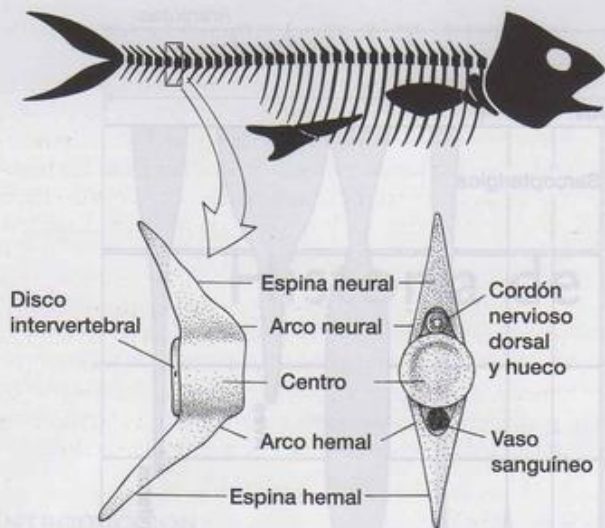
## Innovaciones

### Columna vertebral

La columna vertebral, que inspiró el nombre *vertebrados*, está compuesta por **vértebras**, una serie de huesos o bloques de cartílago unidos, formando la espina dorsal, que define el principal eje corporal. Comprimidadas entre vértebras consecutivas se encuentran unas delgadas almohadillas, los **discos** o **cuerpos intervertebrales**. Una vértebra típica (Fig. 3.2) consiste en un cuerpo macizo y cilíndrico, o **centro**, que a menudo engloba a la notocorda, un **arco neural** que encierra a la médula espinal,

y un **arco hemal** ventral que envuelve vasos sanguíneos. Estos arcos tienen extensiones llamadas respectivamente **espinas neural** y **hemal**. Irónicamente, los primeros vertebrados no tenían vértebras bien desarrolladas, y se valían de una notocorda reforzada para satisfacer las demandas mecánicas de soporte corporal y locomoción. Cuando aparecieron las vértebras en los peces posteriores, los elementos vertebrales se encontraban encima o rodeando a la notocorda, que seguía siendo el principal soporte estructural del organismo. En los peces posteriores y los vertebrados terrestres, la sucesión de vértebras asume las funciones de soporte corporal y del movi-





**FIGURA 3.2** Vertebrado básico. Las vértebras sustituyen a la notocorda como sistema fundamental de soporte corporal en los peces avanzados y en los tetrápodos. Una vértebra típica consiste generalmente en un único centro, con un arco neural y una espina neural dorsales, y un arco hemal y una espina hemal ventrales. La notocorda queda incluida en el centro. Los cuerpos intervertebrales son almohadillas cartilaginosas o fibrosas que separan las vértebras. En los mamíferos adultos estos cuerpos se llaman discos intervertebrales, y presentan un núcleo gelatinoso constituido por el resto de la notocorda embrionaria.

miento. Conforme la columna vertebral adquiere importancia, la notocorda del adulto la pierde. En los adultos de los vertebrados más avanzados la notocorda embrionaria desaparece, pero en los mamíferos persiste solamente como un núcleo gelatinoso en el interior de cada disco intervertebral, llamado núcleo pulposo.

### Cabeza

La otra gran innovación que aparece en los vertebrados es el cráneo, que ha inspirado el otro nombre, *Craneados*, con que se conoce a los vertebrados o a un subgrupo de ellos. Los ojos pares, los oídos, la nariz y otros órganos sensoriales de la cabeza son más prominentes en comparación con los de los procordados. La parte del tubo neural con la que están asociados los órganos sensoriales se ensancha para formar un encéfalo anterior definido. El cráneo es una estructura compuesta de hueso o cartílago que mantiene estos órganos sensoriales en la cabeza y encierra, aunque sea parcialmente, el encéfalo.

La evolución de los vertebrados se ha caracterizado por un nuevo y variado conjunto de estructuras craneales que colectivamente forma la cabeza. Sin embargo, actualmente no existe un mejor carácter diagnóstico de los vertebrados que las células de la cresta neural y las placodas epidérmicas, rasgos embrionarios ambos, que solamente se encuentran en los vertebrados. Aunque estas estructuras embrionarias no se observan directamente en los fósiles, sus derivados sí. Dan lugar a los órganos sensoriales del cráneo y a distintos tipos de dientes. Como estas células son embrionarias, son transitorias y raramente nos acordamos de ellas cuando pensamos en las características de los

vertebrados. Pero estas células de la cresta neural y las placodas son la fuente de la mayoría de las estructuras del adulto que distinguen a los vertebrados de los otros cordados.

Células de la cresta neural (p. 186); formación de la cabeza de los vertebrados (p. 238)

### Origen de los vertebrados

El origen y la evolución temprana de los vertebrados tuvieron lugar en aguas marinas; sin embargo, en un momento determinado, había pruebas fósiles y fisiológicas que parecían apuntar a un origen dulciacuícola. Muchos de los fósiles de vertebrados más antiguos se recuperaron de lo que parecían ser depósitos de aguas dulces o de deltas (Ordovícico). Algunos de estos primeros fósiles de peces consistían en fragmentos de armaduras óseas desgastadas, como si tras la muerte los cuerpos hubieran sido arrastrados por corrientes fluviales. Eventualmente quedaron depositados en el fango o la arena de los deltas en la desembocadura de los ríos. En la década de 1930, el fisiólogo Homer Smith propuso que el riñón de los vertebrados funcionaba muy bien para proteger al cuerpo de las consecuencias osmóticas de un exceso de agua, un problema de los animales de agua dulce, pero no de los marinos. Sin embargo, el descubrimiento de fósiles de peces aún más antiguos (Cámbrico) situó a los vertebrados más antiguos en aguas marinas. Con estos descubrimientos se demostró que el riñón de los vertebrados, aunque eficaz para mantener el equilibrio hídrico, no tenía que interpretarse como una innovación de las formas de agua dulce. Los riñones de los calamares y las langostas funcionan de forma parecida, y estos invertebrados y sus antecesores han sido siempre marinos. Actualmente, pocos científicos insisten en que los primeros vertebrados aparecieron en entornos dulciacuícolas.

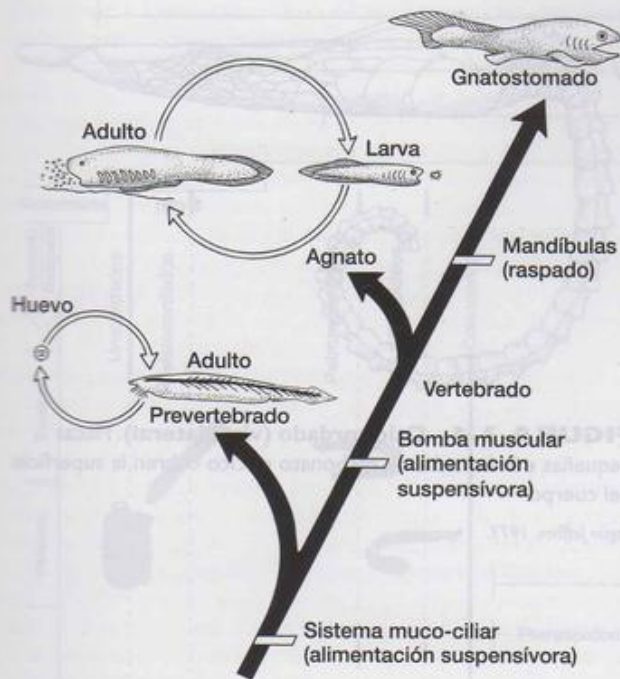
### Fisiología renal y evolución temprana de los vertebrados (p. 555)

La evolución de los primeros vertebrados se caracterizó por modos de vida cada vez más activos, que se supone aparecieron en tres etapas principales. El primer paso lo constituyó un *prevertebrado* suspensívoro semejante al anfibio, que utilizaba solamente cilios para producir una corriente alimenticia. El segundo paso fue un *agnato*, un primer vertebrado sin mandíbulas, pero dotado de una bomba muscular para producir una corriente portadora de alimento. En la etapa tercera aparece un *gnatostomado*, un vertebrado con mandíbulas. La obtención de comida era menos azarosa. Este gnatostomado tomaba alimentos más grandes con ayuda de una boca muscularizada y con mandíbulas que rápidamente seleccionaba y atrapaba alimento en el agua. Estos tres pasos probablemente se desarrollaron como se explica a continuación.

### Etapa I: Prevertebrado

Este prevertebrado apareció en los procordados (Cap. 2). Recordemos que actualmente hay dos opiniones contrapuestas sobre las características de este prevertebrado (Fig. 2.31); una es que éste era un depredador incipiente; la otra que se trataba de un suspensívoro. La alimentación suspensívora basada en bombas ciliares es común entre los hemicordados, los urocordados y los cefalocordados. Aunque sea sólo una suposición, considero que el primer prevertebrado probablemente empleó un método similar de alimentación suspensívoro.





**FIGURA 3.3** Origen de los vertebrados. Un tipo de vida más activo y depredador caracterizó la evolución de los vertebrados, separándolos de la alimentación suspensiva típica de sus antecesores. Los prevertebrados se consideran suspensivos, quizás semejantes al anfibio, pero empezaron a depender de una faringe muscularizada para producir corrientes de agua alimenticias. Tras los prevertebrados, se desarrolló un estado agnato en el que los adultos podrían haber sido bentónicos, pero las larvas continuaron la tendencia hacia un modo de vida más activo. La selección y captura de presas específicas pueden haber conducido después a los gnatostomados. Así, la tendencia primaria en la evolución de los vertebrados consistió en cambiar los mecanismos ciliares para impulsar las corrientes de alimento por otros musculares, y después a la aparición de las mandíbulas que atrapan directamente la comida del agua.

...vora (Fig. 3.3). Como acabamos de ver, se trataría de una forma marina, quizás muy similar al anfibio, pero más capaz de tolerar el ambiente de los estuarios, donde los ríos penetran y se mezclan con el mar. El cambio de este prevertebrado a la condición vertebrada implicó dos cambios mecánicos en la faringe que, en conjunto, dieron lugar a una bomba muscular. En primer lugar, la faringe desarrolló una banda circular de musculatura. Después, el cartílago sustituyó al colágeno de las barras faríngeas. La acción de las bandas musculares contrajo la faringe, expulsando el agua por las hendiduras branquiales. Tras la contracción muscular, los cartílagos de las barras volvían a su posición, expandiendo la faringe y restaurando su forma original a la vez que introducían nueva agua. Inicialmente, esta nueva bomba muscular simplemente suplementaba la bomba ciliar existente al mover agua a través de la faringe. Pero en animales mayores, las bombas ciliares superficiales resultaban insuficientes para atender a una masa más grande. Este incremento de masa favoreció el predominio de la bomba muscular, y la pérdida de los mecanismos ciliares para mover el agua. La aparición de una bomba muscular

activa (y de barras cartilagosas) expandió los límites de tamaño impuestos por una bomba ciliar.

Junto con su contribución a una alimentación más eficaz, la bomba muscular también respondió a las demandas de otra innovación clave de los vertebrados: las branquias. Los precordados tenían hendiduras faríngeas, pero no branquias. Las branquias son órganos respiratorios constituidos por lechos capilares altamente especializados que bordean las hendiduras. Las branquias están bañadas por el agua, cargada con alimento en suspensión y con un alto contenido en oxígeno, que circula por la faringe. Situadas en esta corriente, las branquias necesariamente incrementan la resistencia al flujo de agua por la faringe. Por ello, además de servir para la alimentación, la bomba muscular también contribuyó a impulsar el agua a través de las recién evolucionadas branquias, ayudando así a satisfacer las mayores demandas respiratorias de este precordado activo.

### Etapa 2: Agnato

La aparición de una bomba faríngea muscular llevó a la evolución de los cordados al estado agnato. La consiguiente diversificación de estos peces sin mandíbulas fue muy extensa por sí misma, sacando partido de una bomba faríngea expandida. Se supone que estos agnatos eran detritívoros, hozaban en el fondo, introduciendo en su boca cienos o fangos ricos en materia orgánica y microorganismos. Aunque el moco y los cilios de la cesta branquial todavía se usaban para recoger estas partículas en suspensión y transportarlas al esófago, es la nueva musculatura faríngea, y no los cilios, la que introduce la corriente de material orgánico en la boca. Posiblemente algunos ostracodermos crearon gruesas suspensiones de alimento, utilizando estructuras rugosas alrededor de su boca para raspar algas de la superficie de las rocas, que podían entonces ser absorbidas por la boca, mediante la acción de la misma faringe muscular.

### Etapa 3: Gnatostomado

Los prevertebrados, con su bomba ciliar, y probablemente los vertebrados sin mandíbulas, con su bomba muscular, se alimentaban de partículas en suspensión. Las corrientes cargadas de alimento llevaban suficiente material orgánico hasta el moco, donde resultaba atrapado. La transición del agnato al gnatostomado implicó un cambio en el método de alimentación. Las especies en transición pasan a la alimentación selectiva, recogiendo partículas de alimento de la suspensión o de las superficies cercanas. Algunos de los alimentos escogidos podrían haber sido componentes del zooplankton, capturados al aproximarse. Otros podrían ser partículas con una inercia considerable, como pequeños gusanos, que necesitarían de potentes esfuerzos para ser ingeridos. La alimentación por captura favoreció una repentina y poderosa expansión de la bomba faríngea, seguida por cierta forma de cierre de la boca para evitar que la presa escapase. La recuperación elástica de las barras cartilagosas permitió a los primeros vertebrados producir una succión que introducía la comida en la boca; sin embargo, este sistema era demasiado débil para una captura e ingestión poderosas. Con la aparición de mandíbulas movidas por rápidas acciones musculares, la expansión y succión faríngeas se hicieron más fuertes y activas. La boca se pudo cerrar rápidamente con un fuerte mordisco, sujetando y asegurando a la presa «inhalada». Los límites en el tamaño de las presas también desaparecieron. La depredación activa se convirtió en un modo de vida común en la subsecuente radiación de los vertebrados.



## Los controvertidos calcicordados

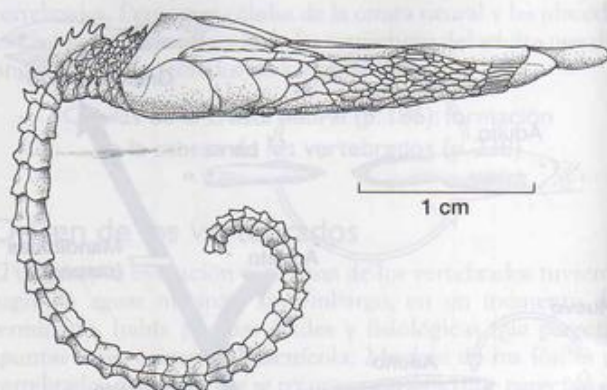
Recientemente se han propuesto candidatos a vertebrados, siendo su inclusión dentro del grupo todavía incierta, y su importancia en la historia de los vertebrados está aún sin determinar. Los **calcicordados**, divididos en cornudos y mitrados, son un grupo curioso, conocido sólo por restos fósiles en rocas marinas de 505 a 325 millones de años de edad (Fig. 3.4). Estos animales tenían un esqueleto semejante al de los equinodermos, en el que cada placa era un único cristal de carbonato cálcico, como en las estrellas de mar, y parecían crinoideos (lirios de mar) aplastados. Sus «partidarios» también ven en ellos caracteres de vertebrados. Estos supuestos rasgos de vertebrado, o al menos de cordado, incluyen una fila de poros superficiales (¿hendiduras branquiales?), una cámara cefálica interna (¿cestillo branquial?), un pedúnculo posterior (¿cola postal?) y un sistema nervioso anterior expandido (¿encéfalo?).

La controversia sobre la posición filogenética de este grupo procede de disputas sobre la interpretación de los propios fósiles. Por ejemplo, hay indentaciones en los costados de los calcicordados fósiles, pero no hay razones concretas para considerarlas como hendiduras faríngeas. Existe una amplia cámara, supuestamente en el extremo anterior, pero podría tratarse sencillamente de un estómago grande, y no una cámara branquial. Hay una prolongación posterior del cuerpo, pero no existen pruebas de una notocorda interna, un tubo nervioso o musculatura segmentaria, por lo que no se puede calificar de «cola postal». Posiblemente se trataba de un pedúnculo para sujetar el cuerpo. Es probable que los calcicordados sean un grupo peculiar de equinodermos fósiles, no vertebrados primitivos. El principio del Cámbrico fue un tiempo de experimentación con los planes corporales. Muchas especies murieron en este tiempo, sin dejar supervivientes. No está claro si los calcicordados constituyeron una de estas vías muertas experimentales, o fueron equinodermos ancestrales. Ciertamente, no parecen ofrecer ninguna ayuda especial para dilucidar la filogenia de los vertebrados.

## Clasificación de los vertebrados

La taxonomía tradicional divide a los vertebrados en clases. Estas clases pueden reunirse convenientemente en grupos de vertebrados que comparten las mismas características distintivas. Anfibios, reptiles, aves y mamíferos reciben colectivamente el nombre de **tetrápodos**. Tetrápodo significa literalmente «cuatro pies», pero se entiende que el grupo incluye a descendientes de antecesores con cuatro extremidades, como las serpientes, los lagartos y anfibios ápodos, los mamíferos marinos con aletas y las aves, además de los auténticos vertebrados **cuadrúpedos**. El resto de los vertebrados son **peces**. Los vertebrados con mandíbulas son **gnatostomados** (significa «boca con mandíbulas»); los peces sin mandíbulas son **agnatos**, que carecen de los soportes articulados y rígidos del borde de la boca. Los embriones de los amniotas poseen una delicada membrana transparente a modo de saco, el **amnios** que encierra al embrión en un recinto acuático protector. Los vertebrados cuyos embriones tienen amnios son **amniotas** (reptiles, aves y mamíferos); los que no tienen amnios son **anamniotas** (peces y anfibios).

Se han utilizado algunos de estos mismos nombres cuando se delimitan taxones en referencia a un diagrama ramificado. Esto nos proporciona dos sistemas distintos para denominar a los grupos de vertebrados: uno basado en características distintivas, el otro, en la genealogía del grupo; grados contra cladogramas. Además,



**FIGURA 3.4** Calcicordado (vista lateral). Placas pequeñas e imbricadas de carbonato cálcico cubren la superficie del cuerpo.

Según Jeffries, 1973.

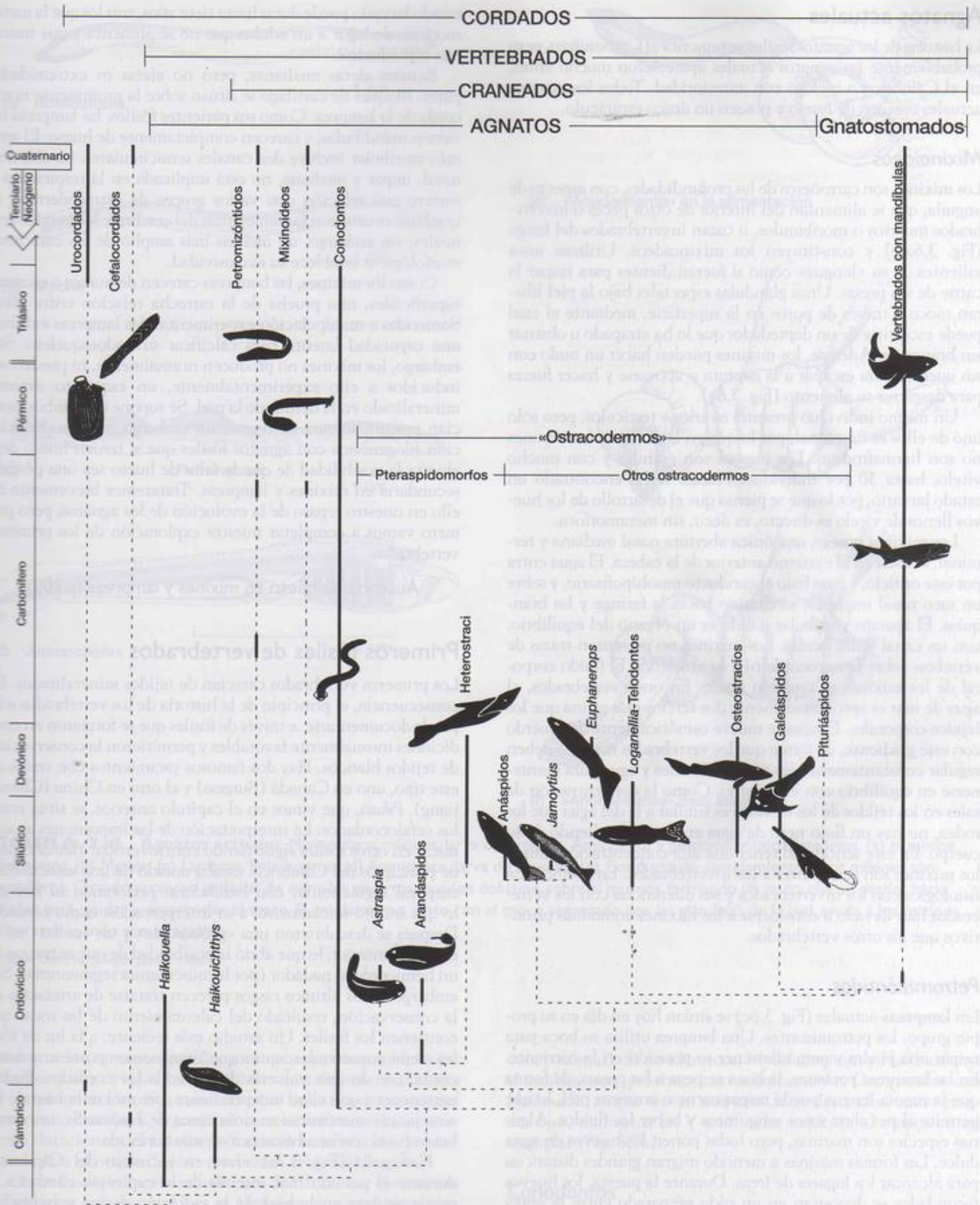
ha aparecido una terminología informal junto con los esquemas formales de clasificación. Usaremos métodos formales para identificar grupos naturales, pero los estudiantes también pueden encontrar cómoda la utilización de simples nombres de conveniencia.

Amnios embrionario (p. 186);  
Grados y cladogramas (p. 23)

## Agnatos

La historia de los vertebrados comienza con los agnatos. Aunque, por supuesto, existe una boca, estos animales «sin mandíbulas» carecen de un aparato prensor derivado de los arcos branquiales. Los vertebrados tienen un pasado lejano, iniciado en la explosión cámbrica que dio lugar a muchos tipos de animales hace 500 millones de años. Pero la historia de los vertebrados se ha revelado lentamente. Los mixines y las lampreas han transportado hasta nuestros días la historia de los vertebrados sin mandíbulas. Juntos, estos dos grupos actuales se conocen como **ciclóstomos** («boca redonda»). A menudo se tratan como los vertebrados más primitivos, pero en realidad están muy modificados, adaptados a modos de vida muy especializados, y por tanto se apartan en muchos aspectos del estado ancestral general. Desde finales del Cámbrico, restos de caparazones óseos atestiguan la presencia de vertebrados y de cuerpos con huesos. Se trata de los **ostracodermos** («hueso» y «piel»), un antiguo grupo de peces primitivos encerrados en una armadura ósea. Finalmente, podemos añadir unas interesantes huellas fósiles de vertebrados de cuerpo blando que proceden del más remoto origen de los vertebrados. Las relaciones son aún controvertidas, y con frecuencia cambian de acuerdo con los nuevos análisis filogenéticos, pero podemos resumir las etapas y la extraordinaria historia que se está revelando (Fig. 3.5). Comencemos por las formas actuales.





**FIGURA 3.5** Relaciones filogenéticas de los agnatos. Las líneas de puntos indican las posibles relaciones filogenéticas y los rangos geológicos inferidos. Las líneas continuas muestran los rangos estratigráficos.

Modificado de Donoghue, Fore and Aldridge, con adiciones basadas en Janvier y en Mallatt.



## Agnatos actuales

La historia de los agnatos fósiles se remonta al Carbonífero, pero probablemente los agnatos actuales aparecieron mucho antes, en el Cámbrico o incluso con anterioridad. Todos los agnatos actuales carecen de hueso y poseen un único espiráculo.

## Mixinoideos

Los **mixines** son carroñeros de las profundidades, con aspecto de anguila, que se alimentan del interior de otros peces o invertebrados muertos o moribundos, o cazan invertebrados del fango (Fig. 3.6a,b) y constituyen los mixinoideos. Utilizan unos salientes de su «lengua» como si fueran dientes para raspar la carne de sus presas. Unas glándulas especiales bajo la piel liberan moco a través de poros en la superficie, mediante el cual puede escurrirse de un depredador que lo ha atrapado u obstruir sus branquias. Además, los mixines pueden hacer un nudo con sus cuerpos para escapar a la captura o apoyarse y hacer fuerza para desgarrar su alimento (Fig. 3.6e).

Un mismo individuo presenta ovarios y testículos, pero sólo uno de ellos es funcional, por lo que en la práctica, los mixines no son hermafroditas. Los huevos son grandes y con mucho vitelo, hasta 30 por individuo. Nunca se ha encontrado un estado larvario, por lo que se piensa que el desarrollo de los huevos llenos de vitelo es directo, es decir, sin metamorfosis.

Los mixines poseen una única abertura nasal mediana y terminal, situada en el extremo anterior de la cabeza. El agua entra por este orificio, y pasa bajo el conducto nasohipofisario, y sobre un saco nasal impar en su camino hacia la faringe y las branquias. El aparato vestibular u oído es un órgano del equilibrio, con un canal semicircular. Los mixines no presentan trazas de vértebras sobre la notocorda ni a su alrededor. El fluido corporal de los mixines es también único. En otros vertebrados, el agua de mar es aproximadamente dos tercios más salina que los tejidos corporales. El agua se mueve osmóticamente de acuerdo con este gradiente, de forma que los vertebrados marinos deben regular constantemente sus niveles de sales y agua para mantenerse en equilibrio con el entorno. Como la concentración de sales en los tejidos de los mixines es similar a la del agua que los rodea, no hay un flujo neto de agua entrando o saliendo de su cuerpo. En este sentido, al tener una alta concentración salina, los mixines son semejantes a los invertebrados. Esta semejanza fisiológica con los invertebrados y sus diferencias con los vertebrados han llevado a considerar a los mixines como más primitivos que los otros vertebrados.

## Petromizóntidos

Las **lampreas** actuales (Fig. 3.6c) se sitúan hoy en día en su propio grupo, los petromizontes. Una lamprea utiliza su boca para raspar una piedra y para mantener su posición en la corriente. En las lampreas parásitas, la boca se pega a las presas, de forma que la rugosa lengua pueda raspar carne o arrancar piel, lo que permite al pez abrir vasos sanguíneos y beber los fluidos. Algunas especies son marinas, pero todas ponen los huevos en agua dulce. Las formas marinas a menudo migran grandes distancias para alcanzar los lugares de freza. Durante la puesta, los huevos fecundados se depositan en un nido preparado entre la grava suelta. De cada huevo nace una **larva ammocete** (Fig. 3.6d). A diferencia de los adultos, el ammocete tiene alimentación suspensiva y se entierra en los sedimentos sueltos del fondo de los ríos, dejando la boca saliente. Tras la metamorfosis, el ammocete se transforma en un adulto parásito. En algunas especies, el

estado larvario puede durar hasta siete años, tras los que la metamorfosis da lugar a un adulto que no se alimenta y que muere tras reproducirse.

Existen aletas medianas, pero no aletas ni extremidades pares. Bloques de cartílago se sitúan sobre la prominente notocorda de la lamprea. Como sus parientes fósiles, las lampreas no tienen mandíbulas, y carecen completamente de hueso. El aparato vestibular incluye dos canales semicirculares. La abertura nasal, impar y mediana, no está implicada en la respiración y sugiere una relación con varios grupos de ostracodermos, al igual que ocurre con las semejanzas del cerebro y los nervios craneales; sin embargo, un análisis más amplio de los caracteres morfológicos establece su exclusividad.

Como los mixines, las lampreas carecen de huesos o escamas superficiales, una prueba de la estrecha relación entre ellos. Sometidas a manipulación experimental, las lampreas exhiben una capacidad latente para calcificar su endoesqueleto. Sin embargo, los mixines no producen normalmente, ni pueden ser inducidos a ello experimentalmente, un esqueleto externo mineralizado en la dermis de la piel. Se supone que ambos carecían primitivamente de hueso; sin embargo, su estrecha relación filogenética con agnatos fósiles que sí tenían hueso deja abierta la posibilidad de que la falta de hueso sea una pérdida secundaria en mixines y lampreas. Trataremos brevemente de ello en nuestro repaso de la evolución de los agnatos, pero primero vamos a completar nuestra exploración de los primeros vertebrados.

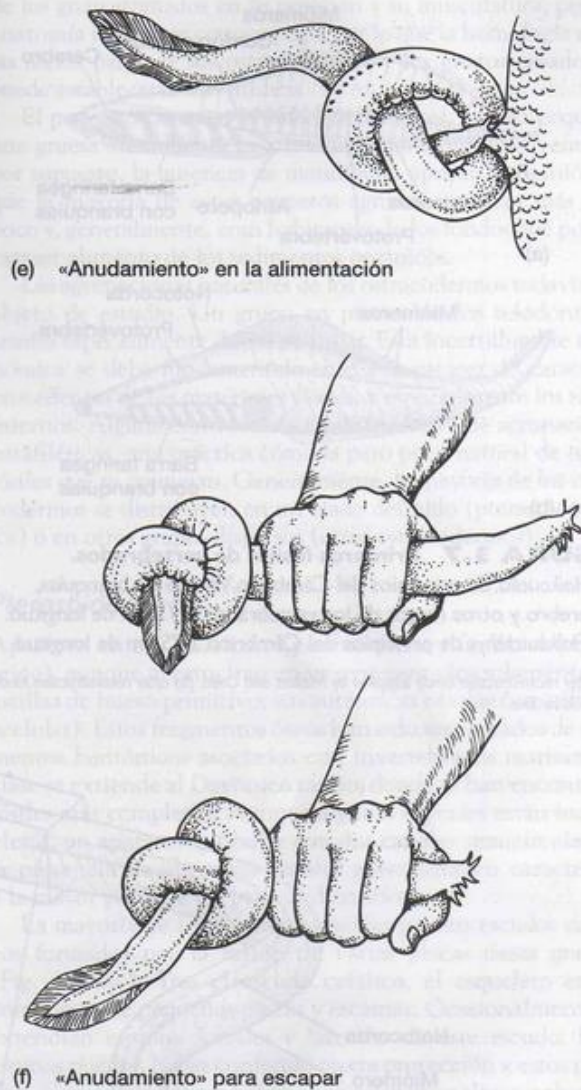
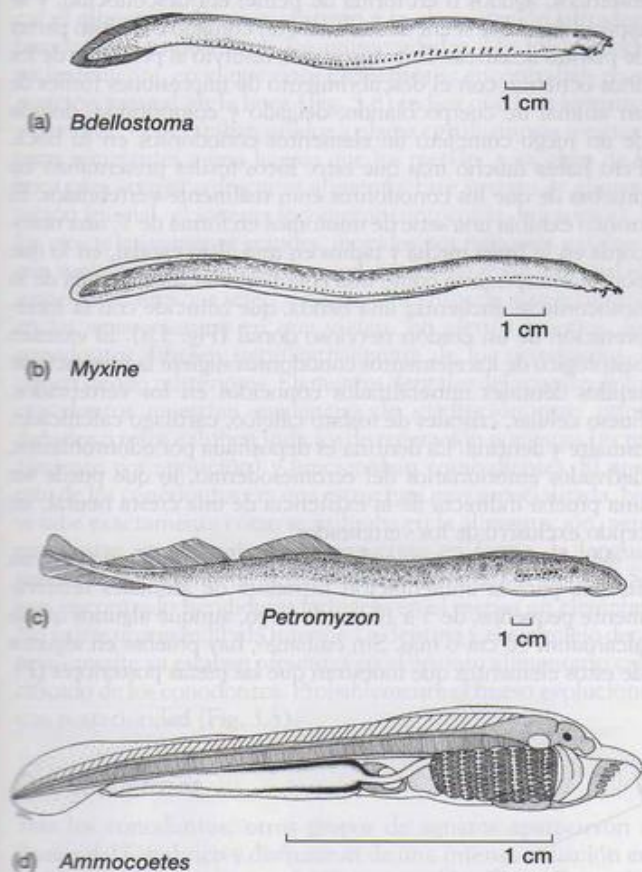
### Ausencia de hueso en mixines y lampreas (p.205)

## Primeros fósiles de vertebrados

Los primeros vertebrados carecían de tejidos mineralizados. En consecuencia, el principio de la historia de los vertebrados sólo puede documentarse a través de fósiles que se formaron en condiciones inusualmente favorables y permitieron la conservación de tejidos blandos. Hay dos famosos yacimientos con restos de este tipo, uno en Canadá (Burgess) y el otro en China (Chengjiang). *Pikaia*, que vimos en el capítulo anterior, se sitúa entre los cefalocordados. La interpretación de las impresiones anatómicas en otros fósiles sigue siendo controvertida. *Yunnanozoon*, de principios del Cámbrico, estaba dotado de una musculatura corporal segmentaria, con hendiduras perforando su faringe, lo que indujo inicialmente a su interpretación como cordado. Después se descubrieron una «probóscide» y un «collar» en su extremo anterior, lo que abrió la posibilidad de que se tratase de un hemicordado nadador (por la musculatura segmentaria). Sin embargo, estos últimos rasgos parecen tratarse de artefactos de la conservación, resultado del calentamiento de las rocas que contienen los fósiles. Un estudio más reciente, a la luz de fósiles mejor conservados, opina que *Yunnanozoon* posee una notocorda, con lo que volvería de nuevo a los cordados. Podría pertenecer a una clase independiente, pero sobre la base de las semejanzas anatómicas se sitúa cerca de *Haikouella*, un vertebrado basal con una historia fósil más conocida.

*Haikouella* (Fig. 3.7a) vivió en el inicio del Cámbrico, durante el período más intenso de la explosión cámbrica, y puede situarse en la base de la radiación de los vertebrados. Tenía un atrio semejante al del anfibio, asociado con el flujo de agua a través de la faringe, además de todas las características distintivas de los cordados. Además, tenía rasgos asociados con los vertebrados: aortas dorsal y ventral, barras faríngeas festoneadas con filamentos branquiales, un cordón neural con un





**FIGURA 3.6** Agnatos actuales. Mixinoideos, mixines, larva de lamprea. Ammocete y petromizóntidos, lampreas. (a) el mixine *Bdellostoma*. (b) *Myxine*. (c) Lamprea, *Petromyzon*. (d) Ammocete, larva de lamprea. (e) Conducta de «anudamiento». Los mixines son carroñeros. Cuando arrancan pedazos de animales muertos, pueden doblarse sobre sí mismos formando un nudo, que se desliza hacia delante para ayudar a desprender el trozo. El anudamiento, junto con el moco segregado por las glándulas de la piel, ayuda a los mixines a liberarse cuando son atrapados.

(a) Según Dean; (e, f) Según Jensen, 1966.

cerebro relativamente grande, una cabeza con posibles ojos laterales y una cavidad bucal situada ventralmente, y provista de cortos tentáculos. Sus características (labio superior como el ammocete, branquias, órganos sensoriales anteriores) y su temprana datación en el Cámbrico también satisfacen las predicciones para el origen de los vertebrados (Fig. 3.3).

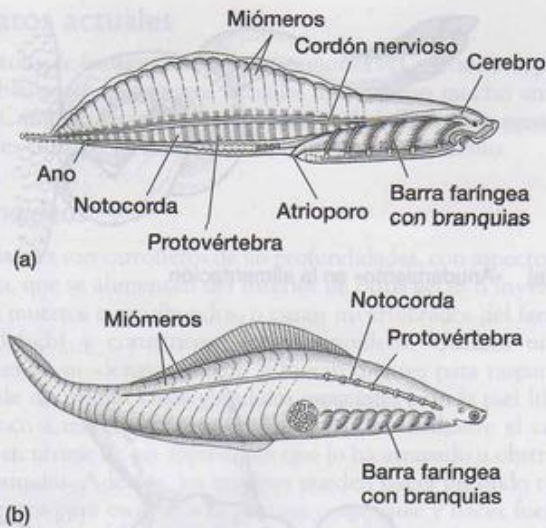
Otros dos espectaculares hallazgos de China son claramente vertebrados primitivos. Uno es *Myllokunmingia*, el otro *Haikouichthys*, ambos de principios del Cámbrico. Los dos carecían de hueso y de elementos craneales. Sin embargo, ambos estaban equipados con barras branquiales, miómeros, un corazón y una cabeza, además de los rasgos distintivos de los cordados (notocorda, cordón nervioso dorsal, hendiduras faríngeas, endostilo,

cola postanal). Si no idénticos, *Myllokunmingia* y *Haikouichthys* sí estaban muy próximos taxonómicamente. Comparados con *Haikouella*, ambos tenían más caracteres derivados, como grandes ojos, miómeros en V y un oído, evidente al menos en un ejemplar (Fig. 3.7b).

### Conodontos

Durante casi 150 años, unos microfósiles con forma de diente, conocidos como elementos conodontos, han sido unos importantes fósiles indicadores en muchos estudios geológicos. Aunque muy comunes en rocas del Cámbrico tardío hasta finales del Triásico, el organismo portador de este conjunto de elementos





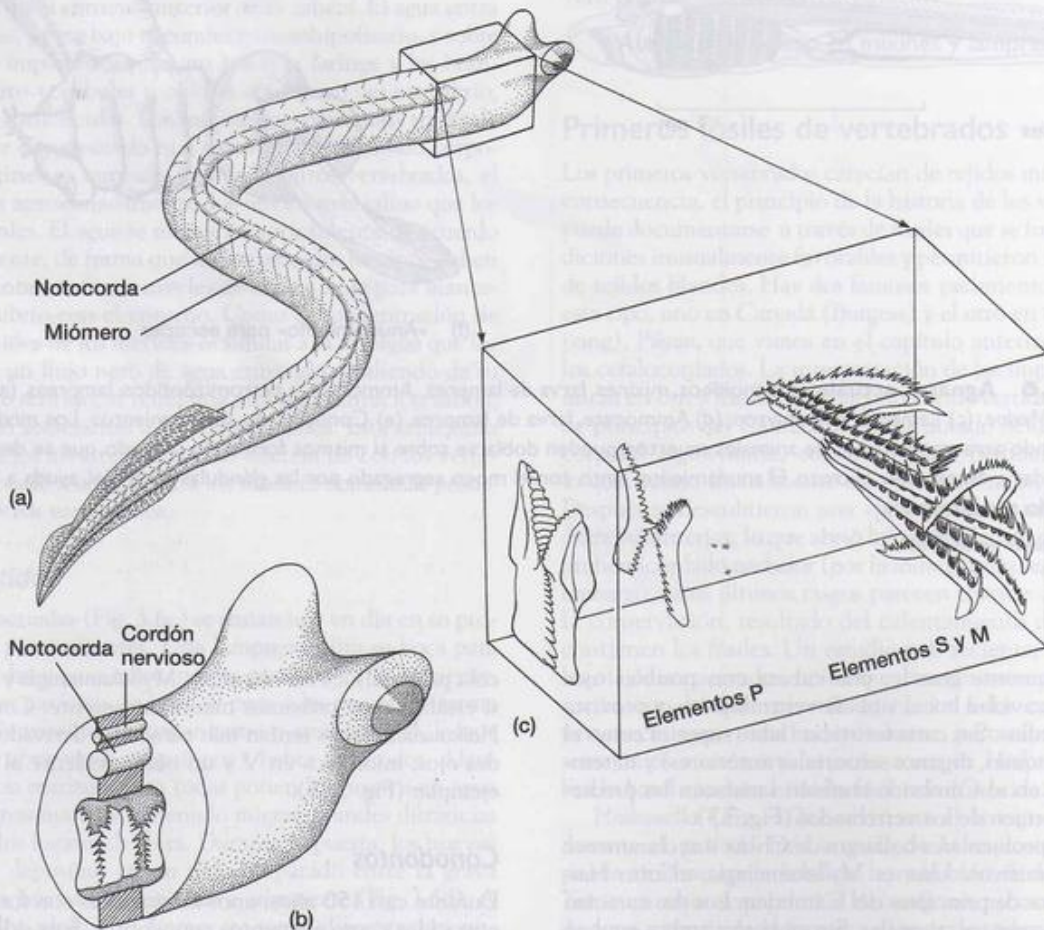
**FIGURA 3.7** Primeros fósiles de vertebrados.

- (a) *Haikouella*, de principios del Cámbrico. Véanse las branquias, el cerebro y otros rasgos de los vertebrados: 2,75 cm de longitud.  
 (b) *Haikouichthys* de principios del Cámbrico, 2,75 cm de longitud.

(a) After reconstruction kindly supplied by Mallatt and Chen; (b) after reconstruction kindly supplied by Shu.

fosfáticos, agudos o en forma de peine, era desconocido, y se especulaba sobre si era un molusco, un cordado o incluso partes de plantas acuáticas. Este misterio se resolvió al principio de los años ochenta, con el descubrimiento de impresiones fósiles de un animal de cuerpo blando, delgado y comprimido, dotado de un juego completo de elementos conodontos en su boca. Pero había mucho más que esto. Estos fósiles presentaban las pruebas de que los conodontos eran realmente vertebrados. El tronco exhibía una serie de miómeros en forma de V, una notocorda en la línea media y radios en una aleta caudal, en lo que podría interpretarse como una cola postal. Por encima de la notocorda se encuentra una banda, que coincide con la interpretación de un cordón nervioso dorsal (Fig. 3.8). El examen histológico de los elementos conodontos sugiere la presencia de tejidos dentales mineralizados conocidos en los vertebrados, hueso celular, cristales de fosfato cálcico, cartílago calcificado, esmalte y dentina. La dentina es depositada por odontoblastos, derivados embrionarios del ectomesodermo, lo que puede ser una prueba indirecta de la existencia de una cresta neural, un tejido exclusivo de los vertebrados.

Muchos pensaron que el aparato de los conodontos era un sistema para la alimentación filtradora de animales relativamente pequeños, de 3 a 10 cm de largo, aunque algunos quizás alcanzaran 30 cm o más. Sin embargo, hay pruebas en algunos de estos elementos que muestran que las piezas posteriores (P),



**FIGURA 3.8** Conodonto. (a) Reconstrucción de un animal completo. (b) Sección transversal a través de la faringe que muestra la posición de los elementos P. (c) Aparato conodonto aislado, con los elementos P, S y M.

Según Allridge y Purnell, 1996.



con forma de cuchilla, eran utilizadas para despedazar y masticar el alimento, algo muy distinto a la alimentación filtradora basada en el endostilo de los protocordados. Un fósil hallado recientemente, en el que estos elementos se encontraban en su posición natural en la boca (Fig. 3.8) indica que los elementos anteriores S y M estaban unidos a placas cartilaginosas o estructuras semejantes a una lengua que los metían y sacaban de la boca para atrapar o descartar alimento. Este aparato de alimentación inusual, el sistema locomotor (notocorda, miotomos), y los ojos relativamente grandes, movidos por músculos extrínsecos, sugieren además que los conodontos no comían material en suspensión, sino que seleccionaban alimentos de mayor tamaño en las aguas marinas en que vivían. En ciertos aspectos, los conodontos difieren significativamente de los vertebrados, y siguen siendo misteriosos. Elementos dentales del aparato de los conodontos muestran evidencias de sustitución pero otros, dañados o rotos exhiben indicios de reparación por capas (=crecimiento por aposición) y funcionaban como dientes. El aparato de los conodontos era una estructura muy especializada. No se sabe exactamente cómo se utilizaba en la alimentación, pero pudo estar situado sobre una estructura en forma de lengua, similar al mecanismo de alimentación lingual de los mixines. Se han encontrado hendiduras faríngeas en al menos un ejemplar. No existe una mandíbula inferior. La dentina y el complejo dentina-esmalte ya estaban presentes en el aparato alimentario calcificado de los conodontos. Probablemente el hueso evolucionó con posterioridad (Fig. 3.5).

### Ostracodermos

Tras los conodontos, otros grupos de agnatos aparecieron a finales del Cámbrico y disfrutaron de una intensa radiación en el Silúrico y a principios del Devónico (Fig. 3.9). Como los conodontos tenían musculatura ocular compleja y tejidos semejantes a la dentina. Unos pocos poseían extremidades pares. Fueron los primeros vertebrados en presentar un sistema de línea lateral complejo, un oído interno con dos canales semicirculares y hueso celular, aunque el hueso estaba localizado casi exclusivamente en el **exoesqueleto** externo, que encerraba el cuerpo en una armadura ósea inmediatamente bajo la epidermis. El **endoesqueleto** incluye tejido conjuntivo, hueso y elementos cartilaginosos que se encuentran en el interior del cuerpo. El endoesqueleto de estos agnatos posteriores no estaba bien desarrollado y, cuando existía, era generalmente de cartilago.

#### Comparación de exoesqueleto y endoesqueleto (Cap. 7)

La mayoría de los primeros ostracodermos eran del tamaño de un foxino, no más de unos pocos centímetros de largo. Las placas óseas de la cabeza eran generalmente grandes y fusionadas en un complejo **escudo cefálico**. Las placas del tronco eran típicamente pequeñas, lo que permitía la flexibilidad lateral para la natación. Bajo las placas óseas superficiales el endoesqueleto óseo es raramente evidente, lo que sugiere que era una notocorda y no una columna vertebral osificada la que definía el eje corporal. Espinas y lóbulos sobresaliendo de los cuerpos de muchos ostracodermos, probablemente, ofrecían protección ante los depredadores, y quizá contribuían a su estabilidad al moverse en el agua. En algunos ostracodermos tecodontos (p. ej., *Phlebolepis*) había un par lateral de aletas en forma de cinta. Los osteostracos (p. ej., *Hemicyclaspis*) tenían aletas musculares pares en la región pectoral. Recuerdan a las aletas pares

de los gnatostomados en su posición y su musculatura, pero su anatomía interna se conoce poco, por lo que la homología entre las aletas pares de los ostracodermos y los gnatostomados no puede establecerse con firmeza.

El pequeño tamaño, la ausencia de aletas, la cola pequeña, una gruesa armadura dérmica, el aplanamiento dorsoventral y por supuesto, la ausencia de mandíbulas apoyan la opinión de que la mayoría de estos primeros agnatos nadaban más bien poco y, generalmente, eran habitantes de los fondos que podían extraer alimento de los sedimentos orgánicos.

Las agrupaciones naturales de los ostracodermos todavía son objeto de estudio. Un grupo en particular, los telodóntidos, resulta especialmente difícil de situar. Esta incertidumbre taxonómica se debe fundamentalmente a la escasez de caracteres procedentes de los materiales fósiles, y especialmente los rasgos internos. Alguna controversia también deriva de agrupaciones parafiléticas, una práctica cómoda pero poco natural de reunir fósiles que se asemejan. Generalmente, la mayoría de los ostracodermos se distribuyen en un clado definido (pteraspídomorfos) o en otros grupos dispersos (otros ostracodermos).

### Pteraspídomorfos

Aparecen en el Ordovícico (posiblemente a finales del Cámbrico), aunque al principio están representados solamente por astillas de hueso primitivo, sin auténticas células óseas (hueso acelular). Estos fragmentos óseos han sido recuperados de sedimentos bentónicos asociados con invertebrados marinos. La clase se extiende al Devónico tardío, donde se han encontrado fósiles más completos. Aunque algunas especies están incompletas, un aparato vestibular con dos canales semicirculares y la presencia de aberturas nasales pares parecen caracterizar a la mayor parte de los pteraspídomorfos.

La mayoría de los pteraspídomorfos poseen escudos cefálicos formados por la fusión de varias placas óseas grandes (Fig. 3.10a-c). Tras el escudo cefálico, el esqueleto estaba compuesto de pequeñas placas y escamas. Ocasionalmente, se extendían espinas dorsales y laterales de este escudo. Estas espinas pueden haber conferido cierta protección a estos peces ante el ataque de depredadores, o pudieron anclar su cabeza en el fango o el sedimento para impedir que se soltaran.

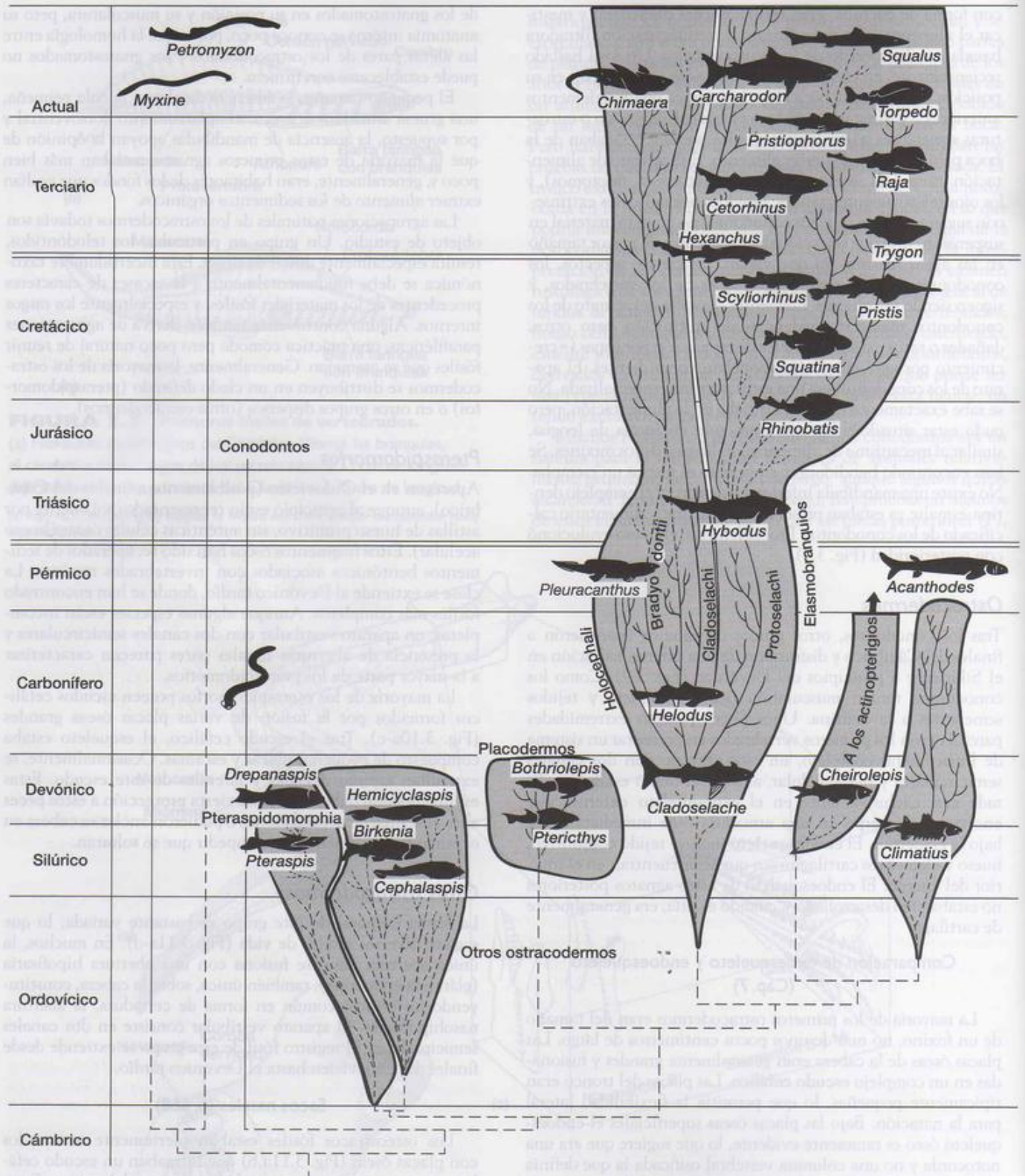
### Otros ostracodermos

La forma corpórea de este grupo es bastante variada, lo que sugiere diversos modos de vida (Fig. 3.11a-d). En muchos, la única abertura nasal se fusiona con una abertura hipofisaria (glándula endocrina), también única, sobre la cabeza, constituyendo un orificio común en forma de cerradura, la abertura nasohipofisaria. El aparato vestibular consiste en dos canales semicirculares. El registro fósil de este grupo se extiende desde finales del Ordovícico hasta el Devónico tardío.

#### Sacos nasales (p. 668)

Los osteostracos fósiles estaban fuertemente acorazados con placas óseas (Fig. 3.11a,b) que formaban un escudo cefálico y escamas menores que cubrían el resto del cuerpo. Estos organismos eran **fusiformes** (con forma de huso) o aplanados. Algunos tenían salientes lobulares de los bordes del escudo cefálico, que podrían haber conferido una cierta estabilidad durante la natación activa (Fig. 3.11b). Los anáspidos, un grupo tardío, mostraron aún mayor reducción del escudo cefálico, una mayor flexibilidad de la armadura corporal y una cola

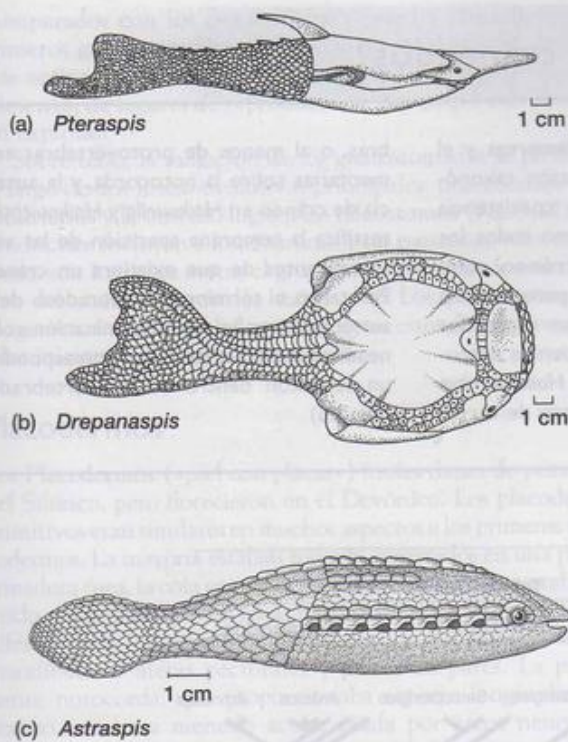




**FIGURA 3.9** Filogenia de los eugnatos y los primeros gnathostomados. Las líneas de trazos representan asociaciones filogenéticas hipotéticas en las que no se conocen fósiles intermedios.

Según J. Z. Young.





**FIGURA 3.10 Pteraspidomorfos.** Son todos peces extintos de principios del Paleozoico, con placas óseas en la cabeza. (a) El heterostraco *Pteraspis*. (b) El heterostraco *Drepanaspis*. (c) *Astraspis*, de Norteamérica.

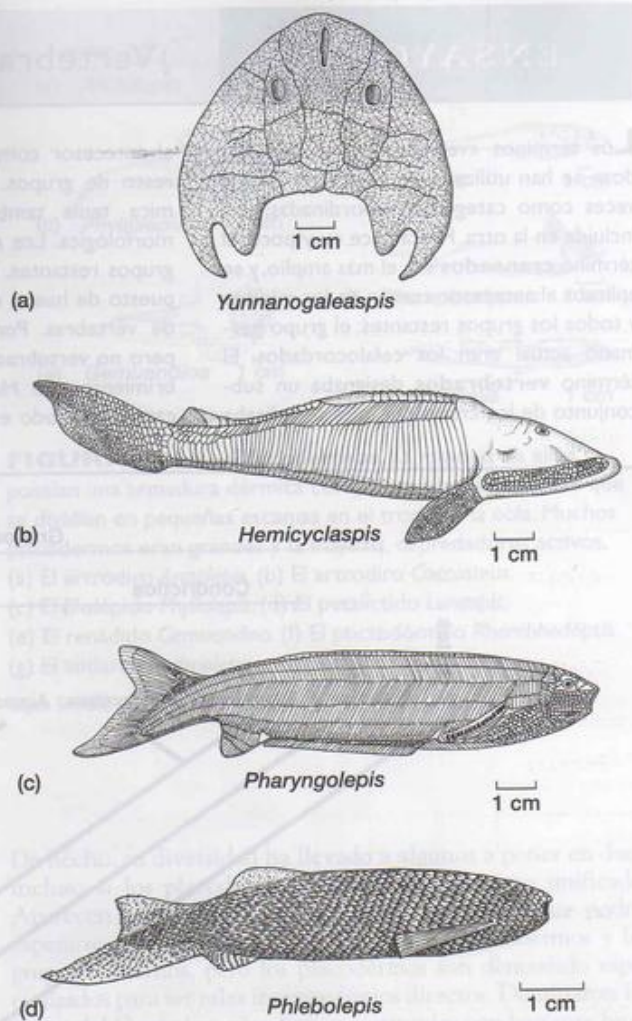
(a) Según Gross; (b) según White; (c) según Elliott.

lobulada, todo lo cual sugiere una tendencia hacia la natación en aguas más abiertas (Fig. 3.11c).

### Resumen de la evolución de los agnatos

La historia evolutiva detallada de los agnatos está todavía en discusión, pero la recuperación de nuevos y extraordinarios ejemplares fósiles ha clarificado al menos ciertos acontecimientos tempranos y estrechado los límites de la controversia. El descubrimiento de ejemplares especialmente conservado de *Haikouella* y *Haikouichthys* además de otras formas relacionadas, ha proporcionado información crítica sobre los vertebrados más antiguos. Estos recientes hallazgos fósiles de vertebrados de cuerpo blando sitúan el origen de los vertebrados en la explosión cámbrica hace más de 500 millones de años. Los conodontos, conocidos solamente a través de microfósiles hace unas pocas décadas, se han reconstruido actualmente gracias a impresiones fósiles de tejidos blandos, que proporcionan una imagen sorprendentemente detallada de estos pequeños animales semejantes a anguilas. También se han recuperado nuevas especies de ostracodermos.

De acuerdo con estudios moleculares recientes, los actuales mixines y lampreas se agrupan juntos en los ciclóstomos. Pero su situación con respecto al resto de agnatos no está tan bien definida. Generalmente, los ciclóstomos se sitúan



**FIGURA 3.11 Otros ostracodermos.** (a) El galeáspido *Yunnanogaleaspis*, del que sólo se conoce el escudo cefálico. (b) El osteostraco *Hemicyclaspis*. (c) El anáspido *Pharyngolepis*. (d) El telodóntido *Phlebolepis*.

(a) Según Pan y Wang; (b, c) según May-Thomas y Miles; (d) según Ritchie.

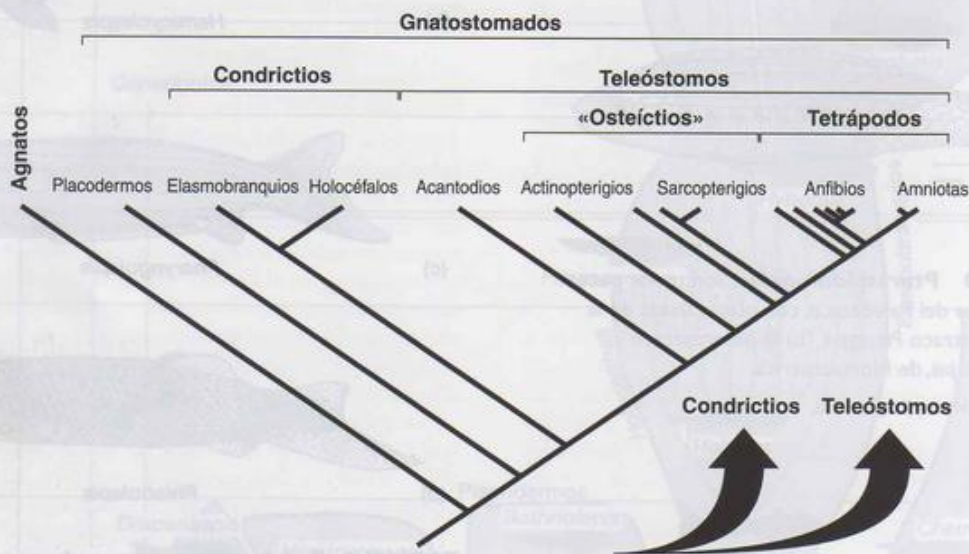
basalmente, o casi, en los agnatos, como hemos hecho aquí (Figs. 3.5 y 3.9). Con esta situación filogenética, la ausencia de tejidos esqueléticos mineralizados en los mixines y las lampreas sería primaria, y tales tejidos habrían aparecido tras ellos en los conodontos. Nótese que los conodontos, fundamentalmente debido a su aparato alimentador mineralizado, son más derivados que los mixines y las lampreas. Pero la ausencia de tales tejidos mineralizados y otros rasgos morfológicos simples (¿reducidos?) en mixines y lampreas es también causa de su situación basal en la filogenia de los agnatos. En consecuencia, algunos biólogos mantienen que los ciclóstomos sean posteriores, quizás derivados de los ostracodermos, como los anáspidos o *Jamoytius*. Si derivaron de los ostracodermos, entonces la ausencia de tejidos mineralizados en los ciclóstomos es un carácter secundario.



Los términos «vertebrados» y «craneados» se han utilizado como sinónimos y a veces como categorías subordinadas, una incluida en la otra. Hasta hace muy poco, el término **craneados** era el más amplio, y se aplicaba al antecesor común de los mixines y todos los grupos restantes; el grupo hermano actual eran los cefalocordados. El término **vertebrados** designaba un subconjunto de los craneados, que se aplicaba

al antecesor común de las lampreas y el resto de grupos. Esta distinción taxonómica tenía también cierta consistencia morfológica. Los mixines, como todos los grupos restantes, tienen un **cráneo**, compuesto de hueso o cartílago, pero carecen de vértebras. Por tanto, eran craneados pero no vertebrados. Los recientes descubrimientos de *Haikouella* y *Haikouichthys* cambiaron todo esto. El hallazgo de vérte-

bras, o al menos de protovértebras segmentarias sobre la notocorda, y la ausencia de cráneo en *Haikouella* y *Haikouichthys* testifica la temprana aparición de las vértebras, antes de que existiera un cráneo. Por tanto, el término «vertebrados» debe ser el más amplio, y la denominación «craneados», si es que se utiliza, corresponde a un subtaxón dentro de los vertebrados (Fig. 3.5).



**FIGURA 3.12 Relaciones filogenéticas de los gnatostomados.** Véase que los gnatostomados, por encima de los placodermos, evolucionaron en dos grandes líneas: los condriktios y los teleóstomos.

Sea cual sea la posición correcta de los ciclóstomos, el caso es que el hueso surgió por primera vez en los ostracodermos, un grupo parafilético, basal con respecto a los gnatostomados. Los ostracodermos pueden resultar corresponder a grados de diversificación. Los fósiles de cuerpo blando del Cámbrico *Haikouella* y *Haikouichthys* ocupan una posición basal en los vertebrados (Fig. 3.5).

### Gnatostomados

Uno de los cambios más significativos en la evolución temprana de los vertebrados es el desarrollo de mandíbulas en los peces primitivos. Se trata de un mecanismo para morder, derivado de los arcos faríngeos anteriores. Se conocen dos grupos primitivos de peces con mandíbulas. Los acanthodios aparecie-

ron primero, a principios del Silúrico, y quizás vivieron hasta mediados del Ordovícico, unos 100 millones de años después de la aparición de los primeros ostracodermos. Un segundo grupo, los placodermos, se conoce desde principios del Silúrico (Fig. 3.12). Las mandíbulas podían morder o masticar la presa, permitiendo a estos animales manejar alimento mayor. Esta adaptación abrió un amplio modo de vida depredador.

Los primeros gnatostomados también poseían dos juegos de aletas pares. Un juego, las aletas pectorales, estaba, en general, situado anteriormente; el otro juego, las aletas pelvianas, se situaba posteriormente. Ambos pares se articulaban con cinturas de soporte, óseas o cartilaginosas, dentro de la pared del cuerpo. Soportadas por las cinturas y controladas por musculatura especializada, las aletas pares proporcionaban estabilidad y control, permitiendo a un animal nadador maniobrar y merodear activamente en su entorno marino.



Comparados con los ostracodermos que les precedieron, los primeros gnatostomados probablemente disfrutaron de vidas más activas, se aventuraron en nuevos hábitats en busca de alimento, de lugares de reproducción, de refugio y de recursos sin explotar.

Sobre todo, la radiación de los gnatostomados se produjo a lo largo de dos líneas evolutivas principales: una condujo a los **condictios** y la otra dio lugar a los **teleóstomos** (Fig. 3.12). Los condictios incluyen a los tiburones y sus parientes, y los teleóstomos son los peces óseos, el grupo más diverso de los vertebrados, del cual surgieron los tetrápodos. Los placodermos son filogenéticamente basales con respecto a estos dos grupos, y con ellos iniciaremos nuestra exposición.

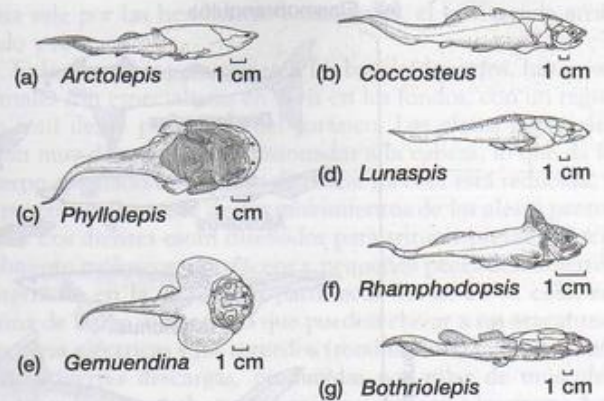
## Placodermos

Los **Placodermos** («piel con placas») fósiles datan de principios del Silúrico, pero florecieron en el Devónico. Los placodermos primitivos eran similares en muchos aspectos a los primeros ostracodermos. La mayoría estaban todavía encerrados en una pesada armadura ósea, la cola era pequeña y el escudo cefálico estaba formado por grandes placas óseas fusionadas (Fig. 3.13a-g). Pero a diferencia de los ostracodermos, todos los placodermos tenían mandíbulas y aletas pectorales y pelvianas pares. La prominente notocorda, que proporcionaba soporte longitudinal al cuerpo, estaba a menudo acompañada por arcos neurales y hemales osificados. Aunque no había verdaderos centros vertebrales, sí existían los arcos neural y hemal, muchas veces fusionados en un hueso compuesto llamado sinarcualia. Esto proporcionó un punto de apoyo con el que se articulaba el cráneo, y que podría haber facilitado el levantamiento de la cabeza. Muchas especies eran grandes, y algunas alcanzaban varios metros de longitud.

Los placodermos son un conjunto diverso de peces en general fuertemente acorazados. Al no existir formas actuales semejantes, es difícil interpretar el modo de vida de estos peces, encerrados en corazas óseas. Se describen generalmente como detritívoros, habitantes de los fondos. La mayoría tenían formas aplanadas. Junto con la gruesa armadura y las insinuadas aletas pares, esta forma corporal sugiere una vida bentónica. Aunque la mayoría de los placodermos eran bentónicos, algunos redujeron y aligeraron su armadura ósea a lo largo del cuerpo. Además, un mayor tamaño, fuertes mandíbulas, cuerpos lisos y una columna axial reforzada sugieren que algunos placodermos llevaban una activa vida depredadora.

Los placodermos sufrieron radiación en varias líneas. Algunos se adaptaron a las aguas abiertas, mientras que otros pasaron a las aguas dulces desde los mares en que había aparecido la clase. Otros se especializaron como habitantes de los fondos, como los renáidos, que tenían formas parecidas a las rayas. Los artrodiros y antiarcos, más robustos, llevaban existencias pelágicas trasladándose en busca de alimento. Algunas formas aguzadas, como los ptictodóntidos, se parecían a las quimeras. Los machos de los ptictodóntidos generalmente poseían unos **apéndices copuladores** que eran una especialización de las aletas pelvianas y que estaban probablemente asociados con la fecundación interna.

Independientemente de su modo de vida, todos los placodermos tenían mandíbulas, a diferencia de los agnatos. No estaban limitados a una dieta de partículas en suspensión, sino que eran capaces de tomar alimentos más grandes o de asestar poderosos mordiscos a sus desprevenidas víctimas. Sin embargo, son difíciles de colocar en una secuencia filogenética.



**FIGURA 3.13 Placodermos.** La mayoría de ellos poseían una armadura dérmica compuesta por placas óseas que se dividían en pequeñas escamas en el tronco y la cola. Muchos placodermos eran grandes y la mayoría, depredadores activos. (a) El artrodiro *Arctolepis*. (b) El artrodiro *Coccosteus*. (c) El filolépidio *Phyllolepis*. (d) El petalíctido *Lunaspis*. (e) El renáido *Gemuendina*. (f) El ptictodóntido *Rhamphodopsis*. (g) El antiarco *Bothriolepis*.

Según Stensiö, 1969.

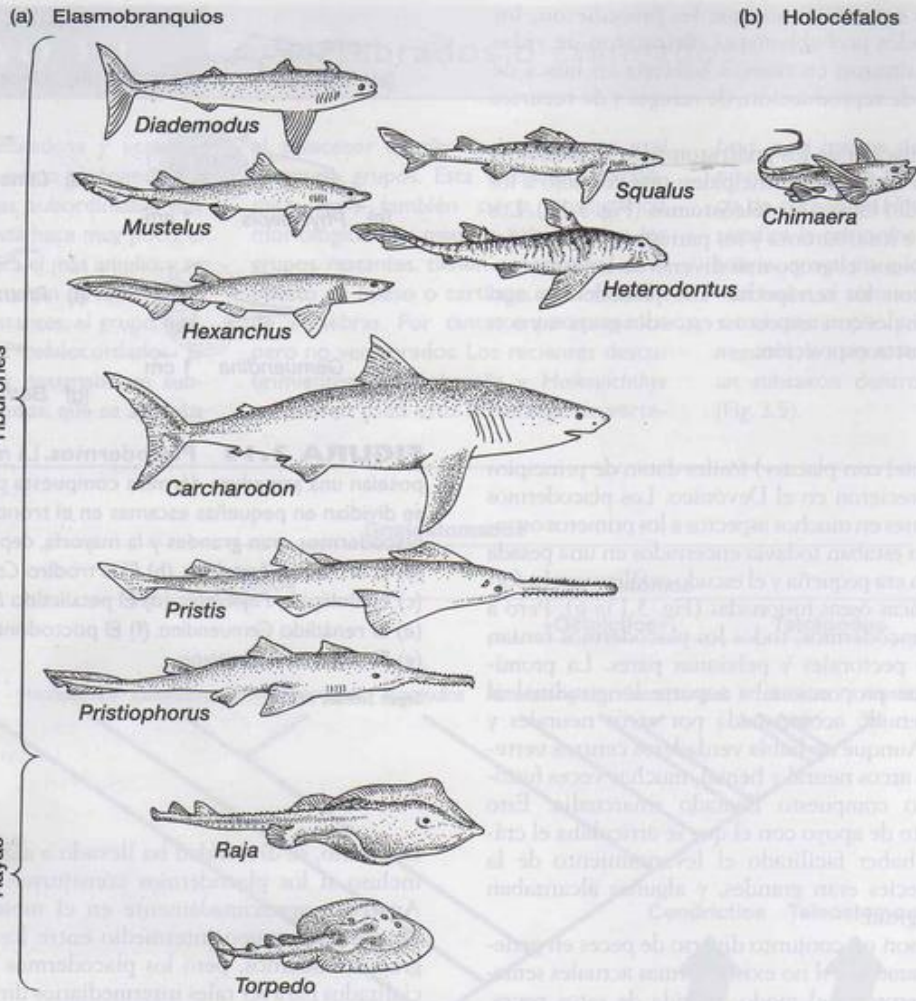
De hecho, su diversidad ha llevado a algunos a poner en duda incluso si los placodermos constituyen un grupo unificado. Aparecen aproximadamente en el momento en que podría esperarse un grupo intermedio entre los ostracodermos y los grupos modernos, pero los placodermos son demasiado especializados para ser tales intermediarios directos. Dominaron los mares del Devónico, pero fueron sustituidos con bastante brusquedad al principio del Carbonífero por peces mandibulados más avanzados, los Condictios (peces cartilaginosos) y los Osteíctios (peces óseos). No hay peces actuales con grandes placas óseas externas como las de los placodermos, por lo que es difícil siquiera comprender las ventajas mecánicas o fisiológicas que habrían supuesto tales armaduras. Hoy en día, la mayoría de los científicos consideran a los placodermos como un grupo más o menos natural pero especializado, que sufrió una extensa diversificación, especialmente durante el Devónico. Sin embargo, no han dejado ningún descendiente vivo y no están siquiera emparentados con los peces cartilaginosos u óseos que los sustituyeron.

## Condictios

Los condictios modernos consisten en dos grupos, los tiburones y las rayas (Elasmobranquios) y las quimeras (Holocéfalos) (Fig. 3.14a,b). Algunos sistemáticos sugieren que cada grupo apareció independientemente, pero las evidencias anatómicas apuntan lo contrario. Por ejemplo, ambos grupos tienen estructuras similares de las aletas, escamas placoides, un esqueleto cartilaginoso y órganos copuladores pelvianos en los machos; los miembros primitivos muestran semejanzas en la sustitución seriada de los dientes.

Las escamas placoides de los condictios son características por su forma apuntada o cónica, y por no mostrar huellas de





**FIGURA 3.14** Condriictios. (a) Elasmobranchios, con varios tiburones y rayas. (b) Holocéfalos.

Según J. Z. Young.

crecimiento. Se forman inicialmente bajo la piel, e irrumpen en la superficie. Estas escamas aparecieron por primera vez a mediados del Ordovícico, lo que sitúa a los condriictios en este período. Sin embargo, el primero de los dos episodios de radiación del grupo comenzó más tarde, en el Devónico, y se extendió a lo largo del resto del Paleozoico. Aunque un grupo fue común en aguas dulces, la radiación se produjo fundamentalmente en los mares. La mayoría de estos condriictios tenían cuerpos lisos y alargados, lo que sugiere que eran nadadores activos. El segundo episodio de radiación comenzó en el Jurásico y se extiende hasta hoy.

Como sugiere el nombre Condriictios («peces de cartílago»), los miembros de este grupo tienen esqueletos compuestos fundamentalmente de cartílago impregnado de calcio. Sin embargo, como hemos visto, el hueso ya estaba presente en los primeros vertebrados agnatos; por tanto su casi total ausencia en los posteriores condriictios debe representar una pérdida secundaria. Este punto de vista está apoyado por restos de hueso presentes en las escamas placoideas y en los dientes. También se

encuentra hueso en una fina capa en las vértebras de los tiburones modernos. Un tiburón fósil del Pérmico incluso tenía una gruesa capa de hueso en su mandíbula inferior.

Como la mayoría de los peces, los condriictios son más densos que el agua del mar, por lo que tienden a hundirse. Esto no es un problema para las rayas, que viven en el fondo, pero los nadadores de aguas abiertas deben hacer esfuerzos suplementarios para contrarrestar esta tendencia. Grandes hígados con aceites ligeros, aletas pectorales a modo de deslizadores y colas heterocercas proporcionan sustentación para ayudar a los condriictios a mantener su posición en la columna de agua.

A diferencia de la mayoría de los peces óseos, los peces cartilaginosos tienen relativamente pocas crías. Algunas hembras ponen huevos generalmente envueltos por una cubierta resistente y correa; otras retienen a sus hijos en el tracto reproductor hasta que están completamente desarrollados. La gestación puede prolongarse mucho. En las pintarrajás, los embriones permanecen en el útero durante casi dos años, y las crías se nutren directamente del vitelo. Sin embargo, algunos



embriones de tiburón retenidos en el tracto reproductor ven suplementado el vitelo con un material nutritivo secretado por las paredes del útero. En otros se desarrolla una asociación a modo de placenta, incluso con su cordón umbilical, entre el embrión y la madre. Las aletas pelvianas del macho están modificadas a menudo como órganos copuladores para sujetar a la hembra y facilitar la fecundación interna.

La caja craneana de los condriictios es generalmente grande, pero sin suturas entre los elementos. En las especies más antiguas, la notocorda era el principal elemento estructural, aunque unas pocas espinas neurales cartilaginosas se alineaban a lo largo de su dorso. Los condriictios modernos tienen una columna vertebral compuesta fundamentalmente de cartilago, que sustituye a la notocorda como soporte funcional del cuerpo. La primera hendidura branquial está generalmente reducida y se cierra antes del nacimiento; en algunos permanece abierta como una pequeña abertura redonda llamada **espiráculo**.

### **Elasmobranquios: tiburones y rayas**

Entre los peces cartilaginosos, los *tiburones* son el foco de atención. Los tiburones modernos viven en todos los mares del mundo. Algunas especies frecuentan las grandes profundidades de las fosas oceánicas. Se ha fotografiado un tiburón con cámaras dirigidas por control remoto a profundidades mayores de 1600 m. En la mayoría de los tiburones, la boca está armada con dientes agudos y serrados. Los dientes funcionales están respaldados por varias hileras de sustitución, dispuestas a avanzar para colocarse en el lugar de un diente funcional roto o perdido. Estos cambios pueden ser rápidos. En los tiburones jóvenes, cada diente delantero se puede sustituir semanalmente.

#### **Sustitución de dientes (p. 500)**

*Cladoselache*, un condriictio de dos metros, fue un antiguo tiburón del Devónico. Como en sus parientes actuales, la sustitución de dientes en *Cladoselache* era continua. Pero a diferencia de los tiburones modernos, el soporte corporal lo ejercía una notocorda, y no una columna vertebral. Las aletas estaban sujetas por cinturas pares, pero estas cinturas todavía no estaban unidas formando una pieza transversa al eje longitudinal. La pintarroja, el tiburón peregrino y el tiburón ballena son ejemplos de elasmobranquios modernos. El cazón o pintarroja, que fresco se consume en los restaurantes y que conservado es un frecuente compañero de los estudiantes en las clases de anatomía comparada, raramente pasa de un metro de longitud. El tiburón peregrino y el tiburón ballena alcanzan respectivamente los 10 y 20 m, lo que hace de ellos, después de las grandes ballenas, los mayores vertebrados actuales. Ninguno de ellos, sin embargo, son depredadores voraces. En vez de ello, filtran su alimento del agua. El tiburón peregrino se alimenta nadando hacia delante con la boca abierta. De esta forma, filtra diariamente cientos de libras de zooplancton, principalmente copépodos, del agua. Durante los meses de invierno, las reservas de plancton decrecen en los mares subpolares y templados. Se piensa que el tiburón peregrino se deja caer al fondo, en aguas profundas, durante esta temporada. El tiburón ballena se alimenta de plancton todo el año mediante sus barras branquiales modificadas como grandes filtros. Cuando se alimenta, se acerca al plancton, generalmente un banco de krill, por debajo y lo traga rápidamente hacia arriba, engullendo a la vez plancton y agua. El exceso de

agua sale por las hendiduras branquiales, el krill queda atrapado y se traga.

Todas las rayas pertenecen a los batidoidimorfos. Las rayas actuales son especialistas en vivir en los fondos, con un registro fósil desde principios del Jurásico. Las aletas pectorales están muy desarrolladas y fusionadas a la cabeza, lo que da al cuerpo aplanado un aspecto de disco. La cola está reducida, y la propulsión procede de los movimientos de las aletas pectorales. Los dientes están diseñados para triturar presas, principalmente moluscos, crustáceos y pequeños peces descubiertos enterrados en la arena. Las pastinacas llevan en su cola, en forma de látigo, una espina que pueden clavar a sus atacantes. Las rayas eléctricas y los torpedos (tembladeras) pueden administrar fuertes descargas, producidas por pilas de músculos modificados, que rechazan enemigos y atontan a las presas. Las mantas y las rayas diablo, algunos de los mayores miembros del grupo, miden hasta 7 m de punta a punta de sus aletas. Son generalmente pelágicos, y nadan con elegancia en aguas tropicales en busca del plancton que filtran con sus barras branquiales modificadas.

#### **Órganos eléctricos (p. 366)**

Las rayas tienen un espiráculo circular situado dorsalmente por detrás de los ojos, que es el medio principal de muchas rayas para introducir agua en la boca y las branquias. Las rayas no deben confundirse con los peces planos (lenguado, rodaballo, fletán). Las rayas tienen branquias completas situadas ventralmente y ojos en el dorso. Los peces planos son peces óseos con las branquias y los ojos girados hasta el lado «superior» del cuerpo, mientras que el lado opuesto queda contra el suelo.

En inglés se diferencia entre los términos *skate* y *ray*; el primero engloba a las especies de la familia ráyidos, que presentan un **rostro**, una extensión del cráneo a modo de morro o nariz, y que ponen huevos con una envuelta coriácea. El resto, al que se aplica el término inglés *ray*, carece de rostro y son vivíparos, pero están distribuidos en varias familias. Todos ellos son miembros de los batidoidimorfos.

### **Holocéfalos: quimeras**

Las quimeras o peces rata son los representantes modernos de los holocéfalos. En este grupo, el cuerpo no termina en una aleta caudal propulsora, sino que finaliza en una cola alargada y estrecha, que inspira el nombre de *pez rata*. Se conocen holocéfalos fósiles con esta forma desde finales del Devónico, pero las relaciones de las formas modernas con estos fósiles están sin decidir.

Las quimeras se distinguen de los tiburones por muchas razones. Las mandíbulas superiores de las quimeras están firmemente fusionadas al cráneo. Sus aberturas branquiales no están expuestas en la superficie, sino cubiertas por un **opérculo**. En las quimeras adultas no existe el pequeño espiráculo circular, derivado de la primera abertura branquial, sino que aparece sólo como una estructura embrionaria transitoria. Su dieta incluye hierbas marinas y moluscos que pueden capturar con las placas trituradoras de sus dientes. No existen escamas. Además de los órganos copuladores pelvianos, los machos exhiben un único gancho mediano sobre su cabeza, que se cree que sujeta a la hembra durante la cópula.

Hoy existen solamente unas 25 especies de quimeras. Pasan la mayor parte del tiempo en aguas profundas, a más de 80 metros, y no tienen valor comercial. Estas razones han despojado



de interés el estudio del grupo, y en consecuencia se sabe poco de las quimeras.

## Teleóstomos

Los teleóstomos constituyen un gran grupo que comprende a los acantodios (grupo hermano de los peces óseos), los peces óseos y sus derivados, los tetrápodos (Fig. 3.16). Los teleosteos proceden de estos teleóstomos, y comprenden la mayoría de los peces actuales.

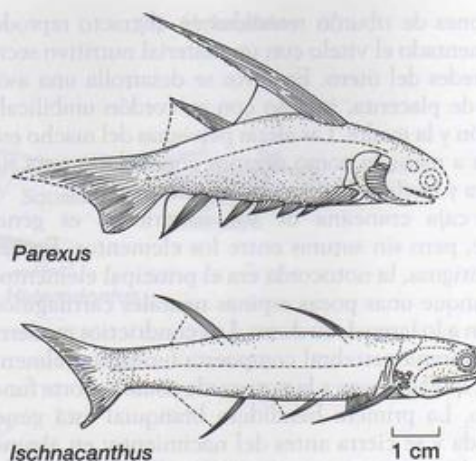
## Acantodios

Los acantodios están representados por espinas al principio del Silúrico, con algunas pruebas controvertidas de su presencia a finales del Ordovícico. Alcanzaron su máxima diversidad durante el Devónico y persistieron hasta bien entrado el Pérmico, mucho después de que se extinguieran los placodermos. El mayor acantodio pasaba de los dos metros, pero la mayoría eran del tamaño de un foxino (menos de 20 cm), con cuerpos hidrodinámicos. Los primeros acantodios eran marinos, pero las formas posteriores tendieron a ocupar las aguas dulces.

Acantodio significa «forma espinosa», en referencia a las filas de espinas a lo largo del dorso y costados del cuerpo. Cada aleta, excepto la caudal, estaba definida en su lado conductor por una prominente espina que probablemente sujetaba un repliegue de piel (Fig. 3.15a,b). En algunos fósiles sólo se distinguen estas espinas; en otros, se distinguen en la base de la espina unos reducidos pero inconfundibles elementos de verdaderas aletas. Aunque existía una serie osificada de arcos neurales y hemales, una prominente notocorda se extendía hasta dentro del lóbulo dorsal de la cola y constituía el principal soporte mecánico del cuerpo. Comparados con los ostracodermos, la armadura dérmica estaba considerablemente reducida a muchas pequeñas escamas en la superficie del cuerpo. Persistía la armadura dérmica en la cabeza, pero estas placas eran pequeñas y no formaban una unidad compuesta a modo de escudo cefálico.

Los acantodios han ido «moviéndose» en la taxonomía de los gnatostomados, lo que refleja sus relaciones todavía inciertas con otros peces mandibulados primitivos. Su temprana aparición fósil y su exoesqueleto parcial invitan a una comparación con los placodermos. Por otra parte, su boca subterminal bajo el morro (a diferencia de la boca terminal de los peces óseos), la aleta caudal con un lóbulo dorsal sobresaliente, escamas no solapadas y la estructura básica de la mandíbula sugieren una relación con los condriictios. Además, la forma lisa y el esqueleto interno parcialmente osificado de los acantodios apuntan a una relación con los osteíctios, los peces óseos avanzados. Generalmente se sitúan entre los peces cartilaginosos y los óseos, pero pueden unirse a estos últimos en los teleóstomos (Fig. 3.16), como reconocimiento a semejanzas en la apertura de las mandíbulas (en mandíbula e hioides), en la cubierta de las branquias (osificada) y en la solapa branquial (rayos branquiostegales).

Sus espinas especializadas indican que los acantodios representan una rama independiente de la evolución temprana de los gnatostomados. Además, este grupo es único en otros aspectos. Los dientes de los acantodios, a diferencia de los de otros peces, no tienen una superficie de esmalte y no son remplazados regularmente. Aunque el cuerpo era fusiforme, los acantodios tenían grandes ojos y un corto morro, lo que les daba un aspecto bastante diferente del de los peces avanzados (Fig. 3.15).



**FIGURA 3.15** Acantodios. Véanse las espinas a lo largo del cuerpo de ambos, que en vida sujetaban un pliegue de piel. (a) *Parexus*, del Devónico inferior. (b) *Ischnacanthus*, del Devónico inferior y medio.

Según Watson.

## Osteíctios

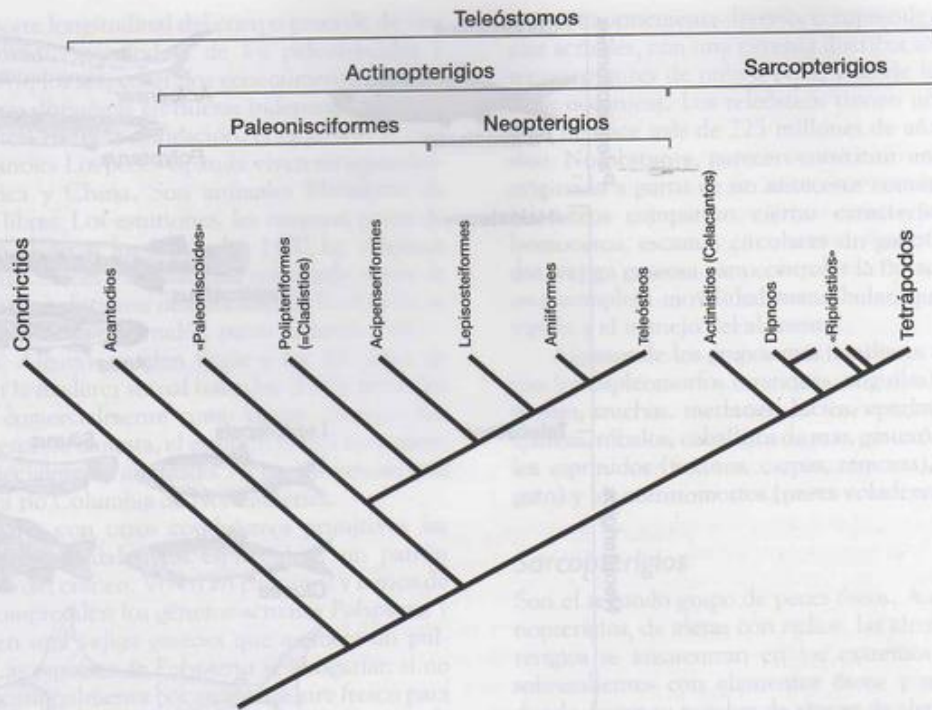
La mayoría de los vertebrados actuales son peces óseos, miembros de los osteíctios (Figs. 3.12, 3.16). Los primeros restos fósiles conocidos de este grupo son pequeñas escamas solapadas de finales del Silúrico. Los osteíctios no son los únicos peces cuyo esqueleto contiene hueso, pero el término taxonómico *osteíctios* («pez óseo») reconoce la presencia dominante del hueso, especialmente en el endoesqueleto, en los miembros de esta clase. Incluso en los primeros peces óseos, el esqueleto interno estaba fuertemente osificado. En la mayoría de sus descendientes posteriores, la osificación persistió o se incrementó. Esta tendencia sólo se invirtió en unos pocos grupos, como los esturiones, los peces espátula y algunos peces pulmonados posteriores, en los que el endoesqueleto es fundamentalmente cartilaginoso. Mientras que los peces cartilaginosos se enfrentan a problemas de flotación con hígados oleosos y aletas compensadoras, la mayoría de los peces óseos poseen una **vejiga natatoria** llena de gas, que les confiere flotación neutra, de forma que no necesitan esforzarse para evitar hundirse ni para subir hasta la superficie.

### Vejiga natatoria y su distribución en los peces (p. 421)

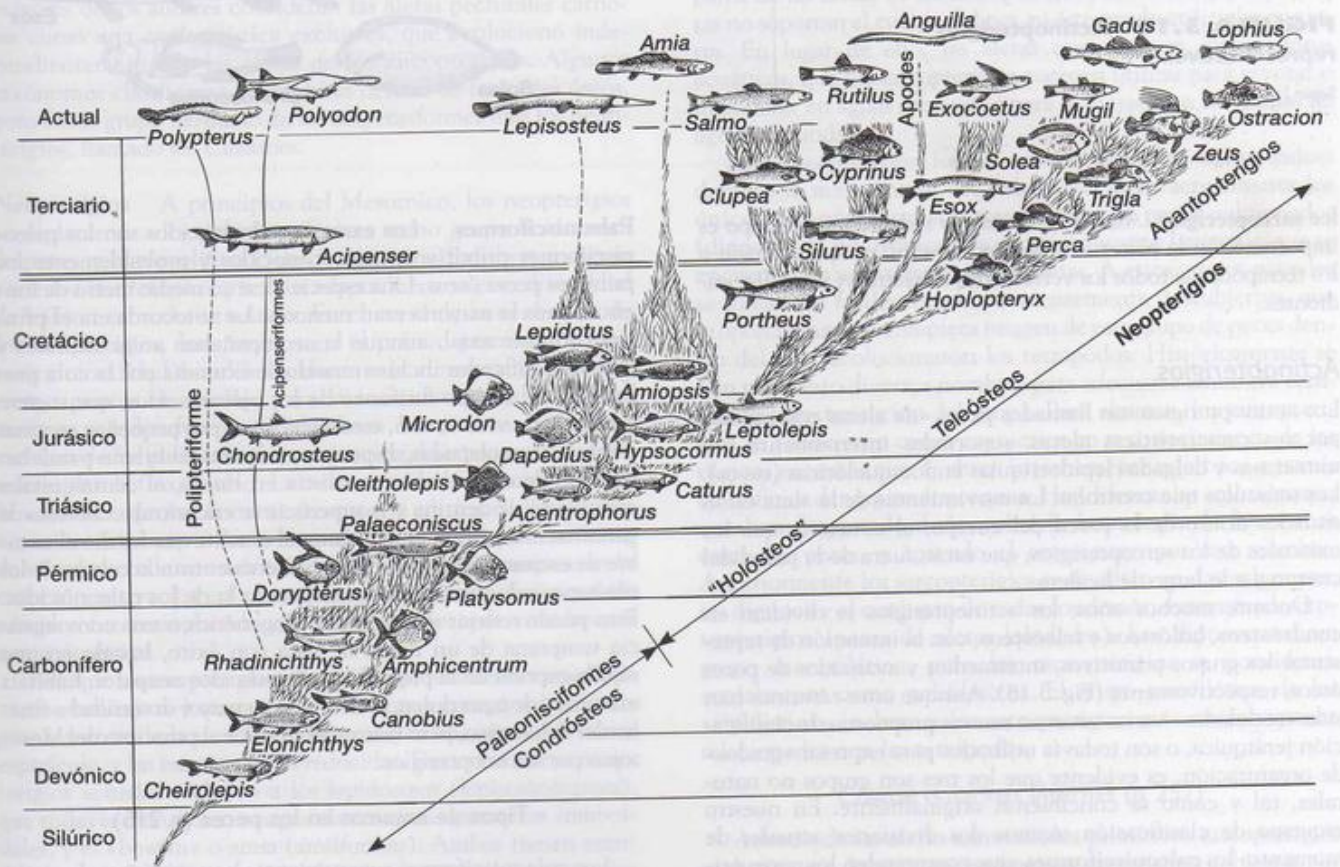
No hay característica alguna que por sí sola los distinga de otros peces. En lugar de ello, los peces óseos tienen un conjunto de rasgos, incluida la vejiga gaseosa, posiblemente modificada a partir de pulmones, y una extensa osificación del endoesqueleto. Los huesos dérmicos pueden cubrir el cuerpo, especialmente en los grupos primitivos, pero nunca son grandes ni en forma de placa, como en los ostracodermos y placodermos. En vez de ello, el cuerpo está generalmente cubierto por escamas superpuestas. Las aletas están muchas veces reforzadas por **lepidotriquiias**, varillas delgadas o «rayos» que constituyen un soporte interno semejante a un abanico.

Los peces óseos comprenden dos grupos de tamaños bastante distintos. Los **actinoptérigios** constituyen la inmensa mayoría de los peces óseos, y han sido el grupo dominante desde mediados del Paleozoico (Fig. 3.17). El otro grupo de peces óseos son





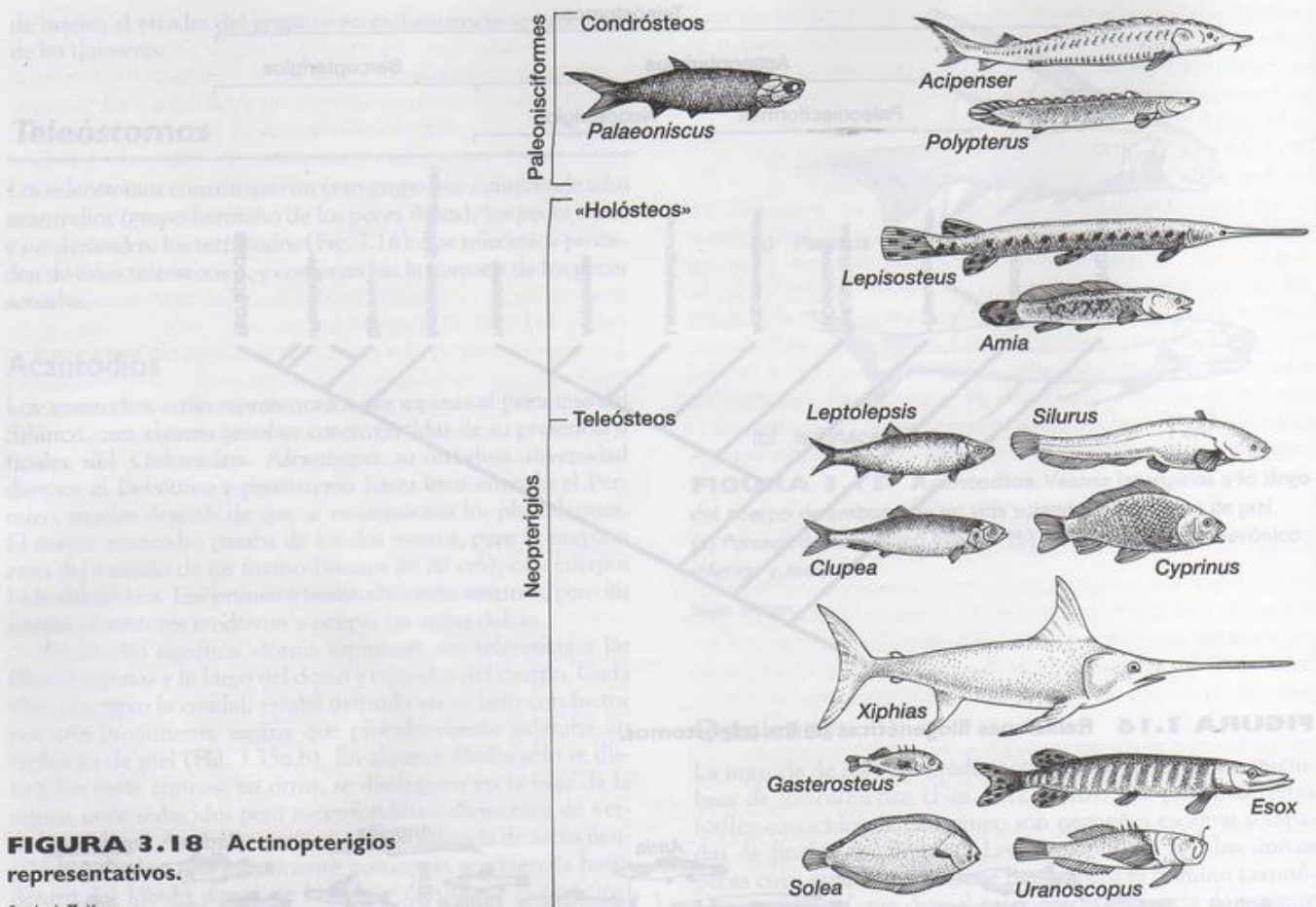
**FIGURA 3.16** Relaciones filogenéticas de los teleostomos.



**FIGURA 3.17** Filogenia de los actinopterigios.

Según J. Z. Young.





**FIGURA 3.18** Actinopterygios representativos.

Según J. Z. Young.

los sarcopterigios. Aunque en número reducido, este grupo es importante en la historia de los vertebrados, porque da lugar a los tetrápodos, a todos los vertebrados terrestres, y a sus descendientes.

### Actinopterygios

Los actinopterygios son llamados peces «de aletas con radios» por sus características aletas, soportadas internamente por numerosas y delgadas lepidotriquias endoesqueléticas (rayos). Los músculos que controlan los movimientos de la aleta están situados dentro de la pared del cuerpo, al contrario que los músculos de los sarcopterigios, que están fuera de la pared del cuerpo y a lo largo de la aleta.

Durante muchos años, los actinopterygios se dividían en condrósteos, holósteos y teleósteos, con la intención de representar los grupos primitivos, intermedios y avanzados de peces óseos, respectivamente (Fig. 3.18). Aunque estos términos han sido «reciclados» varias veces en nuevas propuestas de clasificación jerárquica, o son todavía utilizados para expresar «grados» de organización, es evidente que los tres son grupos no naturales, tal y como se concibieron originalmente. En nuestro esquema de clasificación usamos dos divisiones actuales de momento: los paleonisciformes, que comprenden los peces primitivos de aletas con radios, y los neopterigios, que engloban a los peces más avanzados. Estos dos grupos están divididos a su vez en categorías inferiores (Apéndice A).

**Paleonisciformes** Los extintos paleoniscidos son los paleonisciformes primitivos mejor conocidos y probablemente los primeros peces óseos. Una especie alcanzó medio metro de longitud, pero la mayoría eran menores. La notocorda era el principal soporte axial, aunque la acompañaban arcos neurales y hemales osificados incluso cuando se extendía por la cola prolongada. El cuerpo fusiforme de los paleoniscidos, que sugiere un modo de vida activo, estaba cubierto por pequeñas escamas romboidales solapadas, dispuestas en apretadas hileras paralelas. La base de cada escama consistía en hueso, el centro estaba compuesto de dentina y la superficie se encontraba cubierta de ganoína, una sustancia semejante al esmalte que les dio el nombre de escamas ganoideas. Muchos encuentran la cabeza de los tiburones y los acantodios semejante a la de los paleoniscidos. Esto puede reflejar una relación filogenética o una convergencia temprana de un modo de vida con éxito, basado en una rápida captura de la presa. Los paleoniscidos ocuparon hábitats marinos y de agua dulce, alcanzando su mayor diversidad a finales del Paleozoico, pero fueron sustituidos al principio del Mesozoico por los neopterigios.

#### Tipos de escamas en los peces (p. 215)

Los paleonisciformes supervivientes hoy en día son los esturiones y los peces espátula del orden acipenseriformes, y el bichir, del orden polipteriformes (=Cladistia). En la mayoría de los acipenseridos, la primera hendidura branquial está reducida



al espiráculo; el soporte longitudinal del cuerpo procede de una prominente notocorda. Apartándose de los paleoniscidos y otros peces primitivos, los acipenséridos generalmente carecen de escamas ganoideas dispuestas en hileras independientes. Al invertir una tendencia hacia la osificación, el esqueleto es casi totalmente cartilaginoso. Los peces espátula viven en aguas dulces en Norteamérica y China. Son animales filtradores de plancton en aguas libres. Los esturiones, los mayores peces de agua dulce, pueden alcanzar los 8 m y los 1400 kg. Algunos migran entre las aguas dulces y las marinas, realizando viajes de más de 2500 km. Estos habitantes desdentados de los fondos se alimentan de invertebrados enterrados, peces muertos y alevines de otros peces. Algunos pueden llegar a los 100 años de edad, y no alcanzan la madurez sexual hasta los 20. Su freza (los huevos) se vende comercialmente como caviar. Aunque fue considerado como especie molesta, el esturión es hoy un comestible apreciado, especialmente ahumado. Al año, se pescan más de 50 000 sólo en el río Columbia de Norteamérica.

El bichir comparte con otros condrosteos primitivos las escamas ganoideas romboidales, un espiráculo y un patrón similar de los huesos del cráneo. Viven en pantanos y cursos de agua de África y comprenden los géneros actuales *Polypterus* y *Erpetoichthys*. Poseen una vejiga gaseosa que asemeja un pulmón ventral par. Las especies de *Polypterus* se ahogaban si no pudieran inhalar ocasionalmente bocanadas de aire fresco para renovar el aire de sus pulmones. Sus aletas pectorales son igualmente «carnosas». Debido a sus pulmones pares y sus aletas carnosas, los bichires fueron clasificados primeramente con los peces pulmonados como sarcopterigios; pero, actualmente, la mayoría de los autores consideran las aletas pectorales carnosas como una característica exclusiva, que evolucionó independientemente de las aletas de los sarcopterigios. Algunos taxónomos clasifican a los bichires dentro de los peces óseos, pero como grupo hermano de los acipensiformes más los neopterigios, llamado los *Cladistios*.

**Neopterigios** A principios del Mesozoico, los neopterigios reemplazaron a los paleonisciformes como grupo dominante de peces, y han proliferado desde entonces. Exhiben una gran variedad morfológica, y se han adaptado a una gran diversidad de hábitat en todo el mundo. En el curso de la evolución de los neopterigios, los cambios en el cráneo permitieron una mayor movilidad mandibular durante la alimentación, y ofrecieron puntos de anclaje para la musculatura asociada. Las escamas se redondearon y adelgazaron. Las gruesas y solapadas escamas de los paleoniscidos proporcionaban protección, pero restringían la flexibilidad. La reducción de los «escalones» en la superficie probablemente acompañó al desarrollo de una natación más activa. La notocorda se sustituyó por una serie de vértebras cada vez más osificadas que también mejoraron la natación activa. La cola heterocerca asimétrica de los paleoniscidos fue reemplazada generalmente por una cola homocerca simétrica.

Aunque los neopterigios primitivos (previamente conocidos como «holósteos») tengan una cola homocerca, quedan vestigios internos de la condición heterocerca ancestral, no existe espiráculo, y las escamas están reducidas. Estos primitivos neopterigios actuales incluyen a los lepidosteos (lepisosteiformes), que todavía mantienen sus grandes escamas ganoideas romboidales, y el «bowfin» o amia (amiiformes). Ambos tienen mandíbulas más flexibles que los paleoniscidos, pero menos que los neopterigios avanzados.

El grupo más reciente de peces de aletas con radios son los neopterigios avanzados, o teleosteos («hueso terminal»). Este

grupo, enormemente diverso, comprende cerca de 20 000 especies actuales, con una extensa distribución geográfica. Existen representantes de polo a polo, y desde los lagos alpinos a las fosas oceánicas. Los teleosteos tienen una larga historia, que data de hace más de 225 millones de años, a finales del Triásico. No obstante, parecen constituir un grupo monofilético, originado a partir de un antecesor común. Generalmente, los teleosteos comparten ciertas características, como la cola homocerca, escamas circulares sin ganoína, vértebras osificadas, vejiga gaseosa para controlar la flotación, y un cráneo con una compleja movilidad mandibular, que permite la captura rápida y el manejo del alimento.

Algunos de los grupos más familiares de teleosteos actuales son los cupleomorfos (arenques, anguilas), los salmónidos (salmones, truchas, merlanes, lucios, eperlanos), los percormorfos (percas, róbalo, caballitos de mar, gasterosteos, cotos, fletanes), los ciprínidos (foxinos, carpas, rémoras), los siluroideos (peces gato) y los aterinomorfos (peces voladores, chucletos).

### Sarcopterigios

Son el segundo grupo de peces óseos. A diferencia de los actinopterigios, de aletas con radios, las aletas pares de los sarcopterigios se encuentran en los extremos de cortos apéndices sobresalientes con elementos óseos y músculos internos, de donde deriva su nombre de «peces de aletas carnosas». Aunque los sarcopterigios no fueron nunca un grupo muy diverso, son importantes porque dieron lugar a los primeros vertebrados terrestres. Las extremidades de los tetrápodos evolucionaron a partir de las aletas de los sarcopterigios; sin embargo, estas aletas no soportan el cuerpo del pez, ni éste puede utilizarlas en tierra. En lugar de ello, las aletas carnosas son instrumentos acuáticos, que los sarcopterigios parecen utilizar para pivotar o maniobrar en aguas someras, o para manejarse en los fondos de aguas profundas.

Los sarcopterigios fueron comunes en las aguas dulces durante la mayor parte del Paleozoico, pero actualmente los únicos supervivientes son tres géneros de peces pulmonados (dipnoos) de ríos tropicales y el raro celacanto *Latimeria*, que se encuentra en aguas marinas profundas. A estos grupos actuales se suman los fósiles, muchos recientemente descubiertos, que proporcionan una completa imagen de este grupo de peces dentro del cual evolucionaron los tetrápodos. Históricamente se han propuesto diversos nombres para adecuarse a nuestra cambiante caracterización del grupo. Para algunos, los sarcopterigios se conocieron como coanictios en reconocimiento de las narinas externas que se abren internamente a la boca a través de orificios denominados coanas. Hay diferencias embrionarias que han despertado dudas sobre la homología de las coanas entre los peces, y apagado el entusiasmo por este nombre. Anteriormente los sarcopterigios se dividían en dos subgrupos, los dipnoos y el conjunto de todos los demás, denominado **crosopterigios** (peces de aletas lobuladas). Los dipnoos son un grupo monofilético, pero los crosopterigios se consideran actualmente como polifiléticos. El grupo parafilético de los «**ripidistios**» incluye a los sarcopterigios más estrechamente relacionados con los tetrápodos.

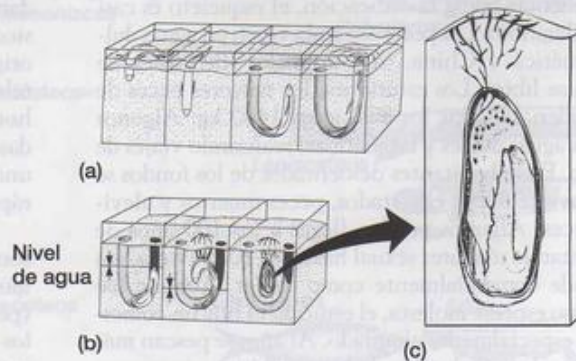
#### Coanas o narinas internas (p. 257)

Además de las aletas carnosas, los primitivos sarcopterigios se distinguen de otros peces óseos en sus escamas cubiertas por **cosmina**. Estas escamas **cosmoideas**, de forma inicialmente romboidal, tienden a reducirse hasta delgadas estructuras circulares sin cosmina en los sarcopterigios posteriores. Las pri-



Muchos peces pulmonados viven en pantanos que se secan anualmente. Cuando el nivel de agua empieza a bajar, el pez se entierra en el barro, todavía blando, formando una cavidad en forma de botella en la que se hace un ovillo (Fig. 1a). Cuando el barro se seca, el moco producido por la piel se endurece y forma el capullo, una cubierta delgada que impide la pérdida de más agua en el interior de la galería (Fig. 1b). Generalmente, la tasa metabólica del pez baja también, con lo que disminuyen sus necesidades calóricas y de oxígeno.

Este estado fisiológicamente reducido en respuesta al calor o la desecación se llama *estivación* (Fig. 1c). Mientras quede agua por encima de la galería, el pez sale ocasionalmente a la superficie para respirar aire. Una vez que la superficie se seca por completo, el cuello de la galería permanece abierto para permitir la respiración aérea directa. La estivación tiene una larga historia. Se han descubierto galerías de peces pulmonados de principios del Pérmico y del Carbonífero. El pez pulmonado africano normalmente estiva durante cuatro o seis meses, la estación seca, pero puede mantener períodos de estivación más largos si se



**FIGURA 1** Pez pulmonado africano durante la estivación en su galería.

El metabolismo basal reducido necesita solamente respirar con poca frecuencia. El pez pulmonado toma aire fresco a través del cuello de la galería, que mantiene en contacto con el medio exterior. (a) Mientras todavía hay agua en la charca, el pez pulmonado excava en el barro blando una galería básica en forma de U, y se acerca a la superficie para respirar. (b) Cuando el agua sigue bajando, el pez pulmonado forma un capullo de moco, y mantiene el contacto con el aire mediante agujeros respiratorios. (c) En el capullo, el pez pulmonado enrollado entra en estado de estivación, durante el cual su tasa metabólica desciende, y sus necesidades respiratorias disminuyen.

Según Grasse.

ve obligado a ello. El pez pulmonado de América del Sur también estiva, pero no forma un capullo mucoso ni cae en un torpor metabólico profundo. Aunque el pez

pulmonado australiano no estiva, puede usar sus pulmones para respirar aire atmosférico cuando disminuyen los niveles de oxígeno en sus aguas.

meras especies tenían aletas dorsales dobles y colas heterocercas (Fig. 3.19a,b). En las especies posteriores, las aletas dorsales estaban reducidas, y la aleta caudal se hizo simétrica y díficercas, con la columna vertebral extendiéndose derecha hasta el extremo de la cola, con áreas iguales por encima y por debajo (Fig. 3.19c).

**Tipos de cola en los peces (p. 300)**

**Actinistios (celacantos)** Aparecieron por primera vez a mediados del Devónico y sobrevivieron hasta finales del Mesozoico, cuando se pensó que se habían extinguido. El azaroso descubrimiento de un ejemplar en 1930, encontrado en aguas de la costa de África del Sur, proporcionó a la ciencia un «fósil viviente». Este pez africano era *Latimeria*, que vive en plataformas oceánicas entre 100 y 400 m de profundidad.

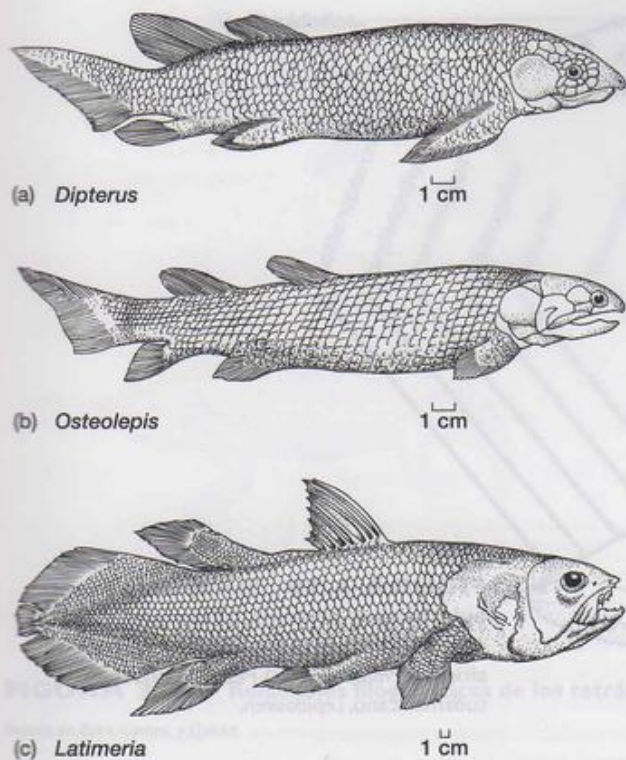
En este grupo la caja craneana está dividida, pero los centros vertebrales son pequeños y la notocorda es especialmente prominente. La mayoría de los celacantos eran marinos. En los celacantos actuales, la vejiga gaseosa no sirve para la respiración, sino que se encuentra rellena de grasa. Durante el día descansan en pequeños grupos en cuevas volcánicas a lo largo del talud continental. Las aletas lobuladas ayudan a mantener la posición del pez en contra de las corrientes. Se ha descubierto y fotografiado un nuevo celacanto en aguas marinas de Indonesia.

No se ha estudiado en detalle, pero puede representar una nueva especie.

**Descubrimiento de un celacanto vivo (p. 44)**

**Dipnoos** El registro fósil de los peces pulmonados se extiende hacia atrás hasta el Devónico. *Diabulichthyes* (Devónico inferior), el más antiguo pez pulmonado conocido, compartía también ciertos rasgos con los ripidistios, lo que sugiere que podría ser una especie de transición entre ambos grupos. Todos los peces pulmonados del Devónico eran marinos, pero las formas actuales viven en agua dulce. Existen tres géneros supervivientes en cursos de agua y pantanos continentales (Fig. 3.20a-c). Con sus pulmones pares, los dipnoos pueden respirar durante los períodos en que los niveles de oxígeno del agua bajan, o cuando las charcas se evaporan en la estación seca. Los peces pulmonados modernos carecen de cosmina, tienen un esqueleto compuesto principalmente de cartílago, y presentan una prominente notocorda. Los ripidistios datan de principios del Devónico. Aunque la notocorda es todavía predominante, ya está acompañada por arcos neurales y hemales osificados, así como por centros vertebrales concéntricos que tienden a constreñirla y suplir su función. Al final del Paleozoico, los ripidistios eran, entre los peces óseos, los depredadores dominantes en las aguas dulces. El cráneo de los ripidistios tenía una arti-





**FIGURA 3.19** Sarcopterygios. (a) *Dipterus*, pez pulmonado fósil del Devónico. Véase la cola heterocerca. (b) *Osteolepis*, un crosopterigio (ripidistio) del Devónico que también tenía cola heterocerca. (c) *Latimeria* es un sarcopterigio actual (Celacantiformes) con una cola dificerca.

(a, b) Según Tarqúair; (c) según Millot.

culación transversal a modo de bisagra en el medio, de manera que la parte anterior del cráneo podía girar respecto a la parte posterior. Esta capacidad, junto con modificaciones en los huesos craneales y en la musculatura mandibular, representa cambios en el diseño relacionados con un tipo de alimentación determinado, que se supone incluía un mordisco poderoso. Las mandíbulas de los ripidistios llevaban **dientes labirintodontos**, caracterizados por unos complejos plegamientos de la pared del diente alrededor de una cavidad pulpar central. El grupo incluye los **porolepiformes**, los **osteolepiformes** y los **panderictios**. Los ripidistios dieron lugar a los tetrápodos durante el Devónico, pero se extinguieron a principios del Pérmico.

**Cinesis craneal (p. 260);  
dientes labirintodontos (p. 505)**

Aunque sus puntos de vista sobre las relaciones entre ripidistios y tetrápodos hoy se han abandonado, Erik Jarvik, un paleontólogo sueco, proporcionó importantes descripciones de *Eusthenopteron*, un osteolepiforme (Fig. 3.21a). Sus aletas lobuladas y su cráneo lo sitúan cerca de los antecesores de los tetrápodos. El recientemente descrito *Panderichthys* puede estar incluso más cerca (Fig. 3.21b). Data de finales del Devónico (o un poco antes), y posee unas extremidades lobuladas, la estructura de la caja craneana y una articulación intracraneal muy semejantes a las de *Eusthenopteron*. Pero el techo del cráneo de *Panderichthys* es plano, el hueso parietal es par, y los ojos han

migrado hacia arriba y posteriormente, lo que se parece a la condición de los primeros tetrápodos.

## Resumen filogenético de los peces

Todos los peces modernos, excepto los ciclóstomos, pertenecen a los condriictios o a los osteictios. Los peces tienen gran diversidad morfológica y una distribución cosmopolita. Sobrepasan en número al resto de los vertebrados, y son uno de los grupos animales de mayor éxito.

En los primeros peces, los ostracodermos, el hueso era ya una parte fundamental de su diseño exterior. En muchos grupos posteriores hubo una tendencia para extender la osificación al esqueleto interno, pero el hueso se redujo secundariamente o desapareció en las lampreas, los condriictios y algunos peces óseos, como los acipenseriformes y los peces pulmonados.

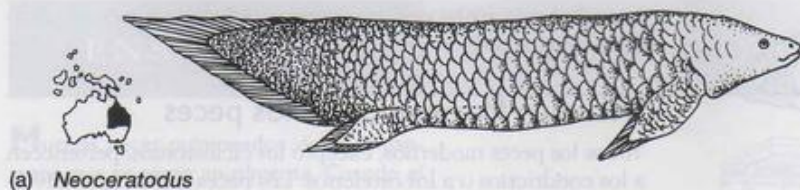
Los peces son los protagonistas fundamentales de la historia de los vertebrados. Las mandíbulas y las aletas aparecieron por primera vez en los peces. Los peces de aletas con radios han sido los vertebrados acuáticos dominantes desde el Paleozoico. Los peces de aletas carnosas dieron lugar a los vertebrados terrestres, los tetrápodos. En cierto sentido, la historia de los tetrápodos es una continuación de lo que empezó con los peces. Este linaje común se reconoce en los teleostomos. Los tetrápodos heredaron de los peces apéndices pares, mandíbulas, vértebras y pulmones. Para reflejar estas estrechas relaciones, colocaremos a los vertebrados terrestres como un subgrupo de los sarcopterygios (Fig. 3.16). Las demandas de la vida terrestre y las nuevas oportunidades disponibles condujeron a una extensa remodelación del diseño de los peces, conforme los tetrápodos se diversificaron en los modos de vida terrestres y, eventualmente, aéreos. Trataremos ahora el diseño de los tetrápodos como parte de la historia de los vertebrados.

## Tetrápodos

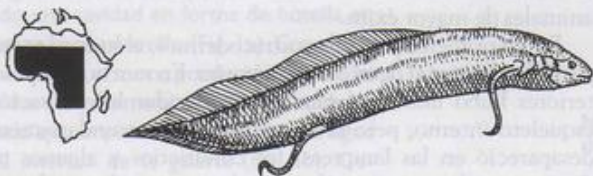
Los tetrápodos incluyen a los vertebrados totalmente terrestres así como a muchos grupos anfibios, acuáticos y voladores. Literalmente, tetrápodo significa «cuatro pies», aunque incluyen algunos grupos derivados con pérdidas secundarias de miembros, como las serpientes. Formalmente, los tetrápodos se caracterizan por la presencia de un **quiridio**, una extremidad muscular con articulaciones y dedos bien definidos. Ha habido un intento de sustituir el término *tetrápodos*, en el sentido en que se utiliza aquí, por el de *estegocéfalos*, y restringir los tetrápodos a los anfibios y los amniotas más su antecesor común. Por el momento el intento no ha tenido éxito; no obstante, los estudiantes deben estar prevenidos por si los «estegocéfalos» ocupan el lugar que pretenden en la sistemática, reduciendo a los «tetrápodos» a los taxones terrestres. Nosotros utilizaremos el término «tetrápodos» en su sentido establecido, diagnosticado por la presencia de un quiridio y, filogenéticamente, por el clado de los coanados, más estrechamente relacionados entre sí de lo que lo están con los ripidistios (Fig. 3.22).

Las disputas con la taxonomía de los tetrápodos no son nuevas, y reflejan serios esfuerzos para reconocer agrupaciones naturales y acontecimientos evolutivos. Una vez se utilizó la anatomía de las vértebras para rastrear linajes en los tetrápodos, pero el análisis de un solo carácter resultó ser demasiado limitado y susceptible de convergencia funcional (analogía) en lugar de señalar consistentemente la herencia común (homología). La filogenia basada sólo en las vértebras se ha abandonado actualmente, pero los nombres de taxones inspirados en la

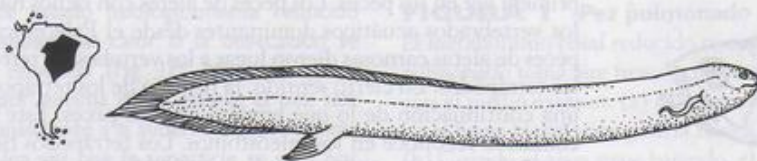




(a) *Neoceratodus*



(b) *Protopterus*



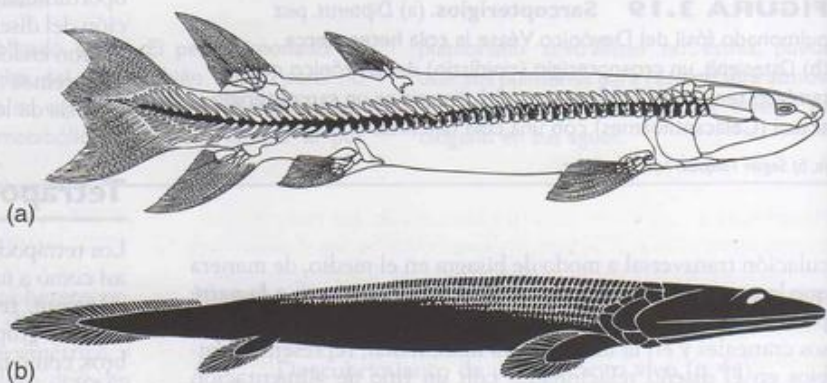
(c) *Lepidosiren*

**FIGURA 3.20 Sarcopterigios: peces pulmonados actuales.** (a) Pez pulmonado australiano, *Neoceratodus*. (b) Pez pulmonado africano, *Protopterus*. (c) Pez pulmonado sudamericano, *Lepidosiren*.

**FIGURA 3.21 Sarcopterigios:**

«ripidistios». Estos peces del Devónico están estrechamente relacionados con los tetrápodos. (a) El osteolepiforme *Eusthenopteron* tenía aletas pares pectorales y pelvianas, con soportes óseos internos. (b) El panderictido *Panderichthys*, también equipado con aletas pares pectorales y pelvianas, tenía un cuerpo aplanado, ojos sobre la cabeza, y carecía de aletas dorsal y anal.

(a) Según Carroll; (b) según Vorobyeva y Schultz.



estructura vertebral sobreviven: temnospóndilos, embolómeros, lepospóndilos. Los labirintodontos, denominados así originalmente por su compleja estructura dentaria, fueron considerados como un clado temprano de los tetrápodos. Actualmente reconocidos como un grupo parafilético (Fig. 3.22), el término «labirintodontos» todavía sigue utilizándose por conveniencia para designar a los tetrápodos basales. Los labirintodontos documentan la increíble transición entre sus peces antecesores y los sarcopterigios («ripidistios») por un lado y los posteriores tetrápodos terrestres por el otro. Los amniotas surgen de los labirintodontos, al igual que los grupos de los anfibios modernos. El término **anfibio**, a veces aplicado a todos los primeros tetrápodos, se reserva hoy en día para los grupos actuales (ranas, salamandras, cecilias) y los tetrápodos dentro del grupo de **lisanfibios** más **temnospóndilos**, un grupo fósil que se extinguió en el Mesozoico (Fig. 3.22). Otro gran conjunto de tetrápodos primitivos son los **lepospóndilos**.

La mayoría de los primeros tetrápodos se conocen solamente por fósiles. Así, las técnicas moleculares, que dependen de

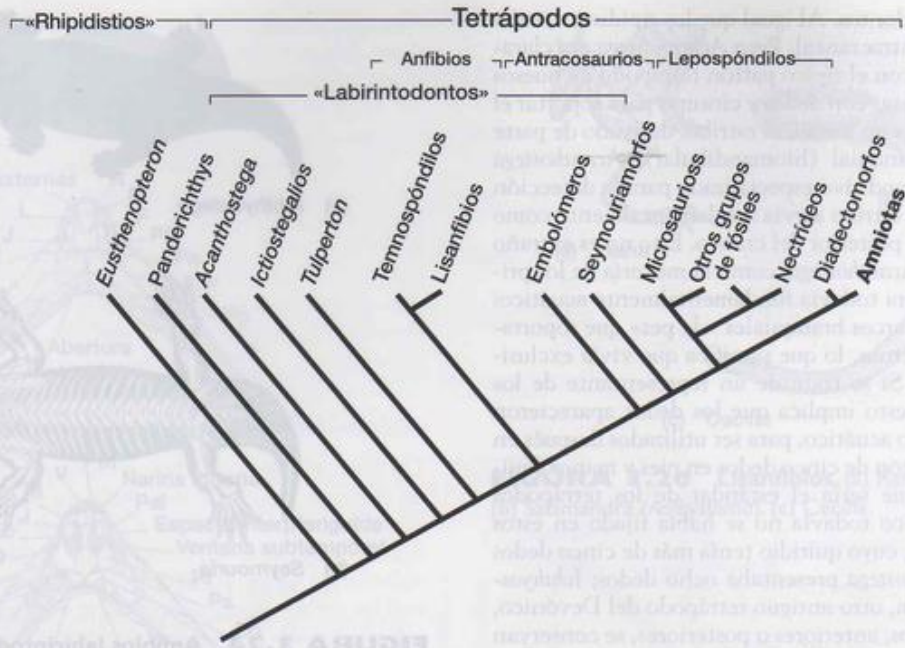
representantes actuales, no pueden complementar los estudios taxonómicos basados en la morfología. Además, existen dos grandes lagunas en el registro fósil, una a finales del Paleozoico, que se extiende casi 100 millones de años entre los taxones actuales y sus antecesores fósiles conocidos más antiguos; la otra, más anterior, en el Carbonífero, de unos 30 millones de años, durante la que probablemente aparecieron los principales linajes de tetrápodos. Con todo, la historia de los primeros tetrápodos y la transición al ambiente terrestre de los vertebrados es realmente interesante.

**Tetrápodos primitivos**

**Labirintodontos**

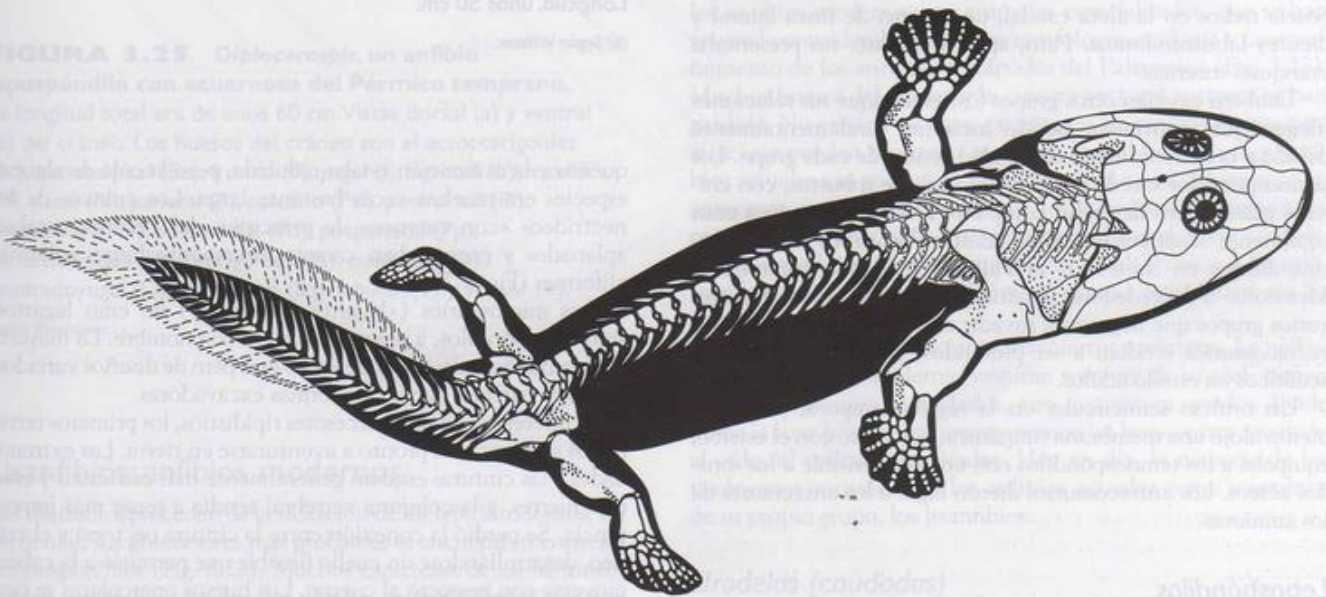
Los antiguos tetrápodos mantenían las escamas óseas, aunque restringidas por lo general a la región abdominal. Muchos eran sorprendentemente grandes, con cráneos también proporcionalmente de gran tamaño. *Eogyrinus*, un género del





**FIGURA 3.22** Relaciones filogenéticas de los tetrápodos.

Basado en Ruta, Coates, y Quicke.



**FIGURA 3.23** *Acanthostega*, un tetrápodo primitivo. Procedente del Devónico, que muestra rasgos de transición entre los peces y los tetrápodos. Nótese las extremidades polidáctilas. Unos 7 cm de longitud total.

Basado en Coates, 1996.

Carbonífero, alcanzaba los 5 m de longitud. Unos surcos en el cráneo de algunos jóvenes llevaban el sistema de línea lateral, un sistema sensorial estrictamente acuático, que aparece en fósiles de jóvenes, pero no en los adultos de la misma especie. En la metamorfosis, los actuales anfibios terrestres también pierden el sistema de línea lateral de sus larvas acuáticas. Por tanto, muchos tetrápodos antiguos, como los modernos anfibios, eran probablemente acuáticos de jóvenes y terrestres cuando adultos.

Los primeros grupos de labirintodontos datan de finales del Devónico. Uno de ellos fue *Acanthostega*, que podría ser acertadamente descrito como un «pez con cuatro patas» debido a las estrechas semejanzas con los rhipidistios de los que evolucionó (Fig. 3.23). Se trata de un grupo misterioso y sugestivo en muchos aspectos. Además de heredar las vértebras distintivas de los rhipidistios con una notocorda no constreñida, *Acanthostega*, como sus peces antecesores, también tenía radios que soportaban la aleta caudal, un sistema de línea lateral



ral y dientes labirintodontos. Al igual que los ripidistios, existía una articulación intracraneal. Pero *Acanthostega* era claramente un tetrápodo, con el típico patrón tetrápodo de huesos craneales dérmicos, patas con dedos y cinturas para soportar el cuerpo. Aunque poseía un hueso, el estribo, derivado de parte del segundo arco branquial (hiomandibular), *Acanthostega* carecía de un sistema auditivo especializado para la detección de sonidos aéreos. Su estribo servía fundamentalmente como un soporte en la parte posterior del cráneo. Esto no es extraño si consideramos que *Acanthostega*, como la mayoría de los primitivos tetrápodos, era todavía fundamentalmente acuático; de hecho, presentaba arcos branquiales «de pez» que soportaban las branquias internas, lo que significa que vivía exclusivamente en el agua. Si se trata de un representante de los primeros tetrápodos, esto implica que los dedos aparecieron primero en un entorno acuático, para ser utilizados después en tierra. Además, el patrón de cinco dedos en pies y manos (quiridio pentadáctilo) que sería el estándar de los tetrápodos posteriores al Devónico todavía no se había fijado en estos tetrápodos primitivos, cuyo quiridio tenía más de cinco dedos (polidactilia). *Acanthostega* presentaba ocho dedos; *Ichthyostega*, siete; y *Tulerpeton*, otro antiguo tetrápodo del Devónico, seis (no todos los dedos, anteriores o posteriores, se conservan en los fósiles).

Otro anfibio primitivo fue *Ichthyostega* (Fig. 3.24). Una conspicua notocorda se extendía en el interior del cráneo. La estructura de las vértebras era muy similar a las *Acanthostega*, poseía radios en la aleta caudal, un sistema de línea lateral y dientes labirintodontos. Pero, aparentemente, no presentaba branquias internas.

También existían otros grupos fósiles, aunque sus relaciones filogenéticas continúan siendo inciertas, fundamentalmente debido a la extraordinaria diversidad dentro de cada grupo. Los temnospóndilos son de cuerpos típicamente robustos, con cráneos planos pero de techo completo. Numerosos grupos eran totalmente acuáticos en estado adulto. Fueron los únicos labirintodontos en sobrevivir al Paleozoico, dando lugar en el Mesozoico a depredadores acuáticos de formas aplanadas, con varios grupos que llegaron a invadir el mar. Los cráneos de los antracosaurios tendían a ser profundos, y también solían ser acuáticos en estado adulto.

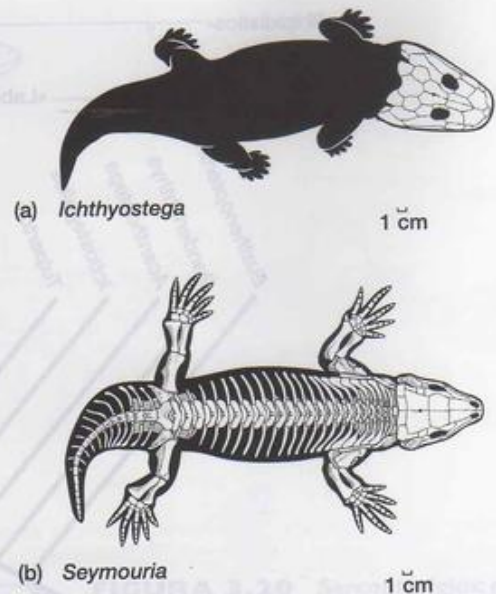
Un orificio semicircular en la región temporal probablemente alojó una membrana timpánica, que junto con el estribo, equipaba a los temnospóndilos con un oído sensible a los sonidos aéreos. Los antracosaurios dieron lugar a los antecesores de los amniotas.

### Lepospóndilos

Pueden distinguirse de los labirintodontos por muchos rasgos del esqueleto, especialmente asociados a un tamaño corporal característicamente menor. Lo que une a estos anfibios, y les distingue de los labirintodontos, es la presencia de vértebras macizas, en la que los tres elementos están unidos en un único centro. La dentición carece típicamente de los pliegues laberínticos del esmalte. Los lepospóndilos aparecieron bastante pronto en el Carbonífero, pero nunca fueron tan abundantes como los labirintodontos.

#### Tipos de vértebras (p. 303)

Los distintivos lepospóndilos neotrídeos eran en apariencia enteramente acuáticos, lo que invierte la tendencia en la mayoría de otros anfibios primitivos. Sus miembros pares eran pe-



**FIGURA 3.24** Anfibios labirintodontos.

(a) *Ichthyostega*, de finales del Devónico, da nombre a un grupo de anfibios. El animal tenía cerca de 1 m de largo. (b) Esqueleto de *Seymouria*, un antracosaurio posterior, de principios del Pérmico. Longitud, unos 50 cm.

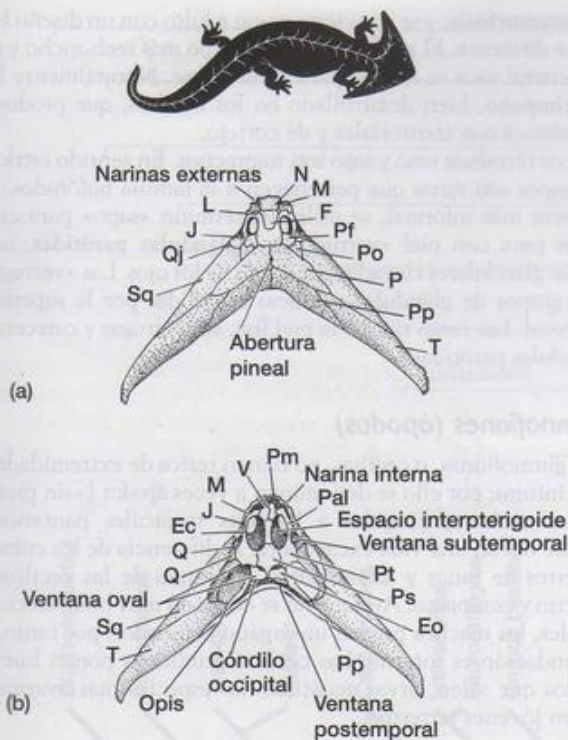
(b) Según Williston.

queños y la osificación estaba reducida, pero la cola de algunas especies era muchas veces bastante larga. Los cráneos de los neotrídeos «con cuernos» de principios del Pérmico estaban aplanados y presentaban característicamente largos salientes aliformes (Fig. 3.25a,b).

Los microsaurios («lagartos pequeños») no eran lagartos, sino lepospóndilos, a pesar de su equívoco nombre. La mayoría eran pequeños, alrededor de los 10 cm, pero de diseños variados. Algunos parecen haber sido formas excavadoras.

A diferencia de sus antecesores ripidistios, los primeros tetrápodos se adaptaron pronto a aventurarse en tierra. Las extremidades y las cinturas estaban generalmente más osificadas y eran más fuertes, y la columna vertebral tendía a tener más importancia. Se perdió la conexión entre la cintura pectoral y el cráneo, desarrollándose un cuello flexible que permitió a la cabeza moverse con respecto al cuerpo. Los huesos operculares se perdieron junto con las branquias internas que protegían. Los anfibios primitivos probablemente heredaron de sus antecesores ripidistios los pulmones y su modo de reproducción acuática. La fecundación era probablemente externa, con enorme número de pequeños huevos que se ponían en el agua. Como en las salamandras modernas, las etapas larvianas fósiles de los anfibios del Paleozoico tenían branquias externas. La utilización de la tierra fue casi con seguridad una ocupación por los adultos, después de la metamorfosis del estado larvario acuático. La mayoría frecuentaban entornos de aguas dulces, aunque se han recuperado fósiles en sedimentos procedentes de ambientes de estuarios o costeros. Si estuvieron adaptados a estos entornos salinos, entonces la intolerancia de los actuales anfibios al agua marina debe constituir una especialización relativamente reciente de los lisanfibios.



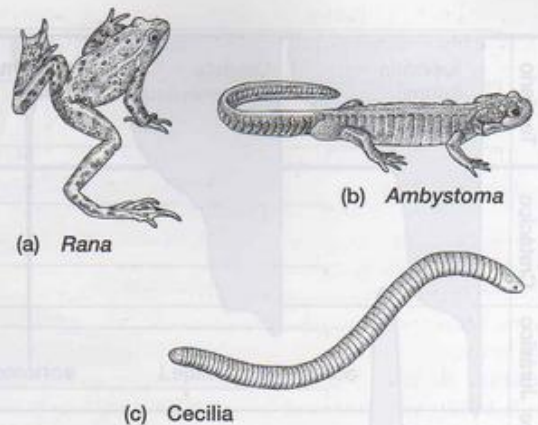


**FIGURA 3.25** *Diploceraspis*, un anfibio lepospóndilo con «cuernos» del Pérmico temprano. La longitud total era de unos 60 cm. Vistas dorsal (a) y ventral (b) del cráneo. Los huesos del cráneo son el ectopterigoides (Ec), exooccipital (Eo), frontal (F), yugal (J), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), palatino (Pal), posfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), posparietal (Pp), paraesfenoides (Ps), pterigoides (Pt), cuadrado (Q), cuadradoyugal (Qj), escamoso (Sq), tabular (T) y vómer (V).

Según Beerbower.

### Lisanfibios: anfibios modernos

Los lisanfibios proceden de la radiación de los labirintodontos. En particular, sus antecesores más probables se encuentran entre los temnospóndilos (Fig. 3.22). Muchos caracteres de los labirintodontos, como los complicados dientes, se perdieron al aparecer los lisanfibios. A su vez, los tres grupos de anfibios actuales, surgidos en los lisanfibios, datan de hace 200 millones de años, en el Jurásico. Estos grupos actuales —ranas, salamandras y cecilias—, incluyen casi 4000 especies, con una amplia variedad de ciclos vitales (Fig. 3.26a-c). Se encuentran en todas las regiones tropicales y templadas del mundo, excepto en unas pocas islas oceánicas. Los anfibios ponen sus huevos, que carecen de cáscara y de membranas extraembrionarias, en el agua o en lugares húmedos. La fecundación externa es característica de las ranas, mientras que la mayoría de las salamandras y probablemente todas las cecilias tienen fecundación interna. Típicamente hay dos pulmones, aunque pueden estar reducidos o incluso faltar en algunas familias de salamandras. La piel tiene glándulas mucosas que mantienen a los anfibios húmedos, y glándulas venenosas que producen sustancias desagradables o tóxicas para los depredadores.



**FIGURA 3.26** Lisanfibios. (a) Rana (*Rana*). (b) Salamandra (*Ambystoma*). (c) Cecilia.

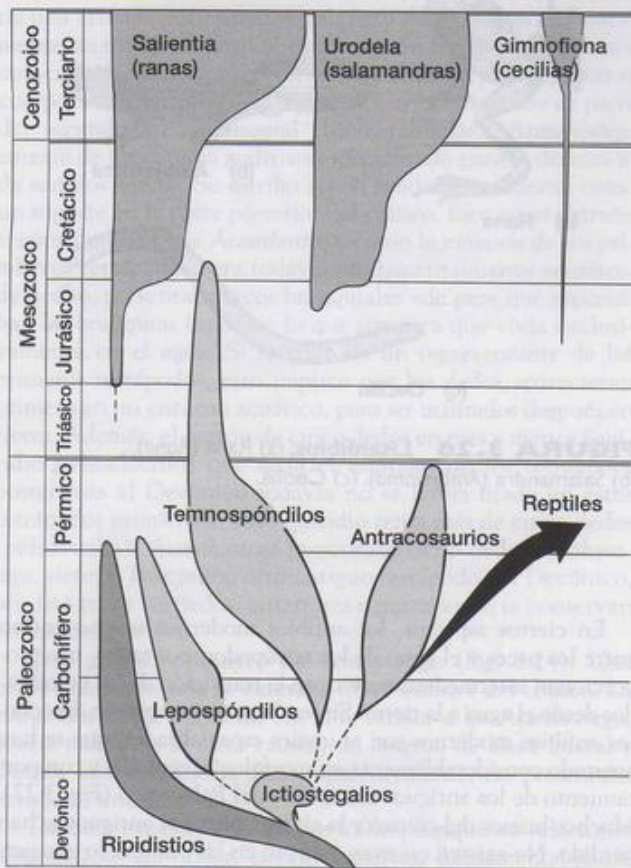
En ciertos aspectos, los anfibios modernos se encuentran entre los peces y el resto de los tetrápodos; por tanto, nos proporcionan intermediarios vivos en la transición de los vertebrados desde el agua a la tierra. Sin embargo, y por propio derecho, los anfibios modernos son animales especializados, que se han apartado considerablemente en morfología, ecología y comportamiento de los antiguos tetrápodos del Paleozoico (Fig. 3.27). Muchos huesos del cráneo y la cintura pectoral antiguos se han perdido. No existen escamas excepto en las cecilias, lo que permite que puedan respirar a través de la piel húmeda. Los anfibios actuales son pequeños. El registro fósil no ha conservado un antecesor común intermedio que los conecte definitivamente ni con los lepospóndilos ni con los labirintodontos. Cuando aparecieron las ranas por primera vez en el Triásico y las salamandras en el Jurásico superior, su diseño esquelético era ya esencialmente moderno.

Los anfibios actuales comparten ciertos caracteres. La mayoría de las formas modernas respiran a través de su piel, tienen exclusivos dientes **pedicelados**, con una sutura que los divide desde la base hasta su extremo y poseen un hueso extra asociado al oído, el **opérculo auricular**. Hoy en día, la mayoría de los taxónomos consideran a los anfibios actuales como miembros de su propio grupo, los lisanfibios.

### Urodelos (caudados)

Los urodelos o caudados comprenden a las salamandras y formas relacionadas, aunque informalmente, podríamos decir que las salamandras son las formas acuáticas de la familia salamandridos. En la forma general del cuerpo, las salamandras recuerdan a los anfibios del Paleozoico, con extremidades pares y una larga cola. Las salamandras terrestres generalmente sacan su lengua para comer, pero las formas acuáticas abren sus mandíbulas rápidamente para crear un vacío que succiona el alimento hacia la boca. Comparado con el cráneo ancestral de los tetrápodos, el de los urodelos es más ancho y abierto, con muchos huesos fusionados o perdidos. Las salamandras no tienen tímpano ni **ventana temporal**, la indentación en el cráneo que lo aloja. La fecundación es externa en las salamandras primitivas, pero en los grupos avanzados el macho produce un **espermátóforo**, un paquete de esperma colgado de un pedúnculo, que facilita la





**FIGURA 3.27 Aparición filogenética de los grupos de anfibios.** Los tres órdenes de labirintodontos (ictiostegálidos, temnospóndilos, antracosaurios) y los tres órdenes de lisanfibios (salientios, urodelos, gimnofiones) se muestran por separado. Los peces ripidistios, de los que surgen los primeros anfibios, están también incluidos.

transferencia de espermatozoides a la hembra. Una vez que ésta recoge todo o parte del espermatozoides en su cloaca, los óvulos son fecundados internamente en su tracto reproductor.

### Salientios (anuros)

Las ranas y los sapos constituyen los salientios. Las ranas adultas no tienen cola, y de ahí el nombre *anuros* («sin cola»). Sus largas patas traseras son parte de su equipo de salto, lo que inspira su otro nombre, *salientios* (saltadores). Excepto en el género *Ascaphus*, la fecundación es externa en los sapos y ranas. Los huevos se ponen generalmente en el agua o en lugares húmedos. La larva, o renacuajo, es una especialización de estos animales. Los renacuajos se alimentan raspando algas de la superficie de las rocas. Durante esta etapa, los salientios están especialmente adaptados para explotar temporalmente los recursos alimentarios, como las algas que crecen en primavera en las charcas que se van secando. Típicamente, y tras una corta existencia, el renacuajo sufre un cambio rápido y radical,

o **metamorfosis**, y se convierte en un adulto con un diseño bastante diferente. El adulto tiene un cuerpo más rechoncho y por lo general saca su lengua para alimentarse. Normalmente hay un **tímpano**, bien desarrollado en los machos, que producen vocalizaciones territoriales y de cortejo.

Los términos *rana* y *sapo* son imprecisos. En sentido estricto, los sapos son ranas que pertenecen a la familia bufónidos. De manera más informal, se utiliza el término «sapo» para cualquier rana con piel «verrugosa» y **glándulas parótidas**, unas masas glandulares elevadas por detrás de los ojos. Las «verrugos» son grupos de glándulas cutáneas repartidas por la superficie corporal. Las ranas tienen la piel lisa, sin verrugas y carecen de glándulas parótidas.

### Gimnofiones (ápodos)

Los gimnofiones, o cecilias, no tienen restos de extremidades o de cinturas; por ello se denominan a veces *ápodos* («sin pies»). Todas están restringidas a hábitats tropicales pantanosos, donde llevan una vida excavadora. A diferencia de los cráneos abiertos de ranas y salamandras, el cráneo de las cecilias es macizo y compacto. Aunque no se conocen muy bien sus ciclos vitales, los machos poseen un órgano copulador; por tanto, su fecundación es interna. Las cecilias primitivas ponen huevos de los que salen larvas acuáticas; las especies más avanzadas paren jóvenes terrestres.

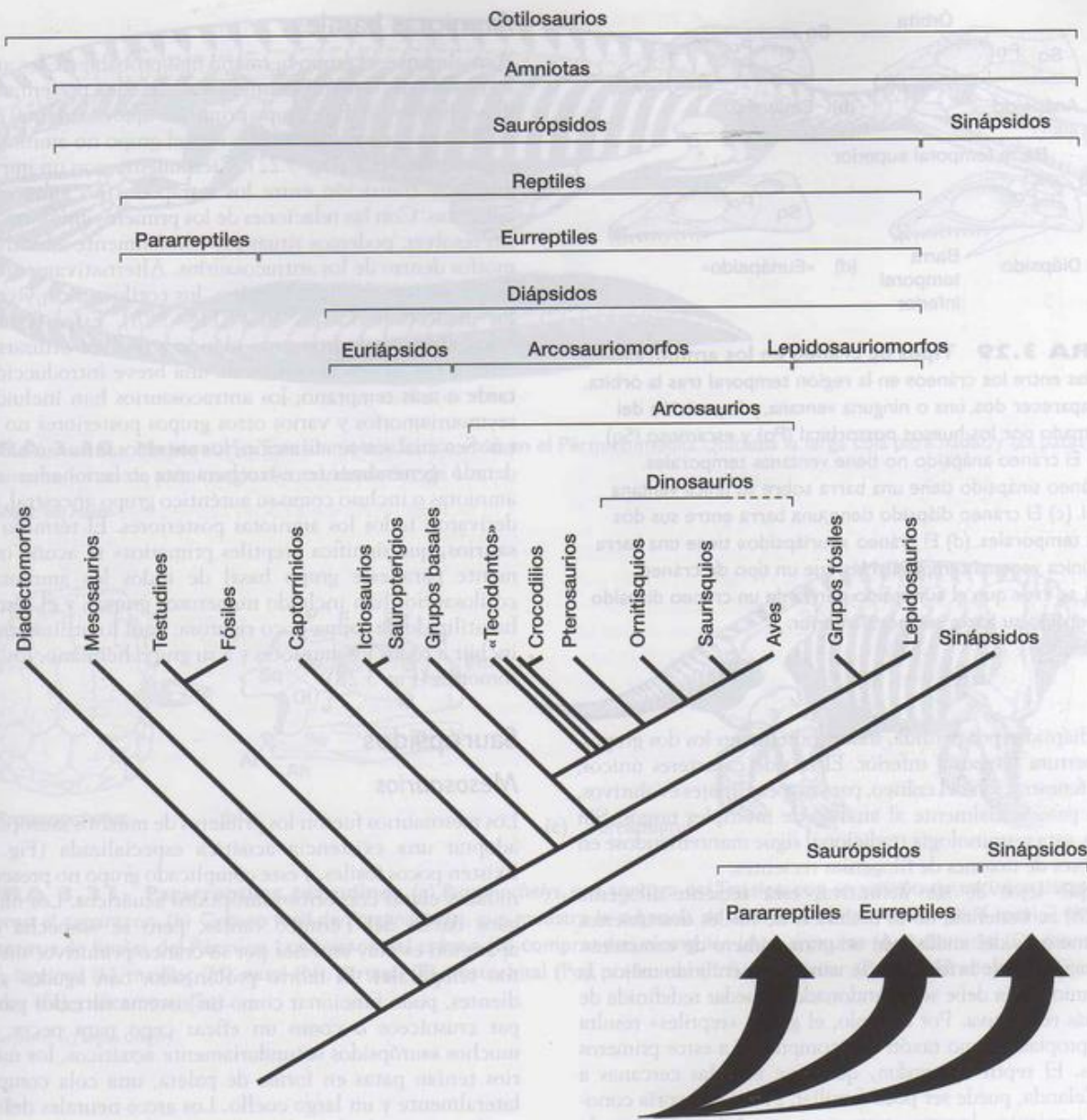
### Amniotas

Los amniotas tienen embriones envueltos en membranas extraembrionarias. El embrión, junto con estas membranas, está generalmente encerrado en un huevo con cáscara calcárea o correa. En las formas actuales se puede observar directamente la reproducción mediante huevos amnióticos. Debido a su estrecha relación con los amniotas actuales, se supone que muchos diápsidos del Mesozoico ponían huevos, y los huevos de dinosaurio son relativamente comunes. Pero los fósiles, especialmente de grupos basales, raramente dejan pruebas de su forma de reproducción que se puedan utilizar para diagnosticar su posición taxonómica. En lugar de ello, los estudios filogenéticos utilizan muchos caracteres para relacionar unos grupos con otros y así delinear al menos los linajes de los amniotas.

Estos análisis revelan que los amniotas aparecieron procedentes de antecesores antracosaurios. Sus predecesores más probables se encuentran entre los seymouriamorfos (Fig. 3.22). Subsecuentemente, la radiación de los amniotas está formada por dos líneas principales, los **saurópsidos** y los **sinápsidos** (Fig. 3.28). De acuerdo con el registro fósil, se separaron muy tempranamente, en el Carbonífero o quizás antes. Los saurópsidos incluyen a las aves, los dinosaurios, los reptiles modernos y gran parte de los diversos grupos del Mesozoico. Los saurópsidos se diversificaron en dos grandes líneas, los **pararreptiles** (Parareptilia) y los **eurreptiles** (Eureptilia). Los sinápsidos constituyen un linaje monofilético que dio lugar a muchas formas, incluidos los terápsidos y los modernos mamíferos.

**Fenestraciones craneales** Tradicionalmente, las relaciones en estos grupos de amniotas se basan en caracteres de la región temporal del cráneo, el área detrás de cada ojo. Esta región pareció un indicador fiable de líneas evolutivas, y en muchos aspectos ha demostrado serlo. Como consecuencia de la atención dedicada a la región temporal, apareció una terminología formal para describir el cráneo de los amniotas.



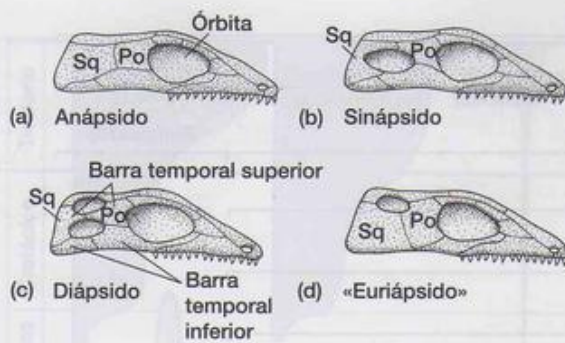


**FIGURA 3.28** Relaciones filogenéticas de los amniotas.

La región temporal de los amniotas tiene dos aspectos variables: el número de aberturas, llamadas **ventanas temporales**, y la posición de los **arcos** o **barras temporales**, constituidos por determinados huesos del cráneo. A partir de estos dos criterios se reconocen hasta cuatro tipos primarios de cráneo. En los amniotas primitivos, así como en sus antecesores no amniotas, la región temporal está cubierta completamente por hueso, y no está perforada por aberturas temporales (Fig. 3.29a). Este **cráneo anápsido** es característico de los primeros reptiles y de las posteriores tortugas. El **cráneo sinápsido** de los mamíferos antecesores representa una divergencia temprana del anápsido. El cráneo sinápsido tiene un único par de aberturas temporales limitadas superiormente por una barra temporal constituida por los huesos escamoso y postorbital (Fig. 3.29b). En otro grupo que divergió de los anápsidos se observa un **cráneo diápsido**,

caracterizado por dos pares de aberturas temporales separadas por esta barra temporal. Como punto de referencia anatómica formal, esta barra escamoso-postorbital se designa como **barra temporal superior**. La **barra temporal inferior**, formada por los huesos yugal y cuadradoyugal, define el borde inferior de la ventana temporal inferior (Fig. 3.29c). Los diápsidos, que incluyen a pterosaurios y dinosaurios, predominaron durante el Mesozoico y dieron lugar a las aves y a todos los reptiles actuales (excepto las tortugas). Un cuarto tipo de cráneo, el **cráneo euriápsido**, es una derivación independiente dentro de los diápsidos. Sólo existe un único par de aberturas temporales, pero el arco escamoso-postorbital forma el borde inferior de esta abertura par. Dos grupos de reptiles marinos del Mesozoico, los plesiosaurios y los ictiosaurios, poseen este tipo de cráneo. Los cráneos de tales reptiles marinos del Mesozoico derivan de ante-





**FIGURA 3.29** Tipos de cráneo en los amniotas. Hay diferencias entre los cráneos en la región temporal tras la órbita. Pueden aparecer dos, una o ninguna ventana, y la posición del arco formado por los huesos postorbital (Po) y escamoso (Sq) varía. (a) El cráneo anápsido no tiene ventanas temporales. (b) El cráneo sinápsido tiene una barra sobre su única ventana temporal. (c) El cráneo diápsido tiene una barra entre sus dos ventanas temporales. (d) El cráneo «euriápsido» tiene una barra bajo su única ventana temporal. Más que un tipo de cráneo adicional, se cree que el euriápsido deriva de un cráneo diápsido que ha perdido su barra temporal inferior.

cesores diápsidos por pérdida, independiente en los dos grupos, de la abertura temporal inferior. El uso de caracteres únicos, como la fenestración del cráneo, para mapear linajes evolutivos, ha dado paso actualmente al análisis de múltiples rasgos. Sin embargo, esta terminología tradicional sigue manteniéndose en los nombres de taxones de filogenias recientes.

Aunque lejos de ser definitiva, esta reciente filogenia (Fig. 3.28) se beneficia de la inclusión de fósiles descubiertos recientemente y del análisis de un gran número de caracteres. Conforme partes de la filogenia se van documentando mejor, la vieja terminología debe ser abandonada o quedar redefinida de forma más restrictiva. Por ejemplo, el grupo «reptiles» resulta menos apropiado como taxón que comprende a estos primeros amniotas. El reptil *Sphenodon*, que vive en islas cercanas a Nueva Zelanda, puede ser poco familiar, pero la mayoría conocemos a serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos. A partir de estas formas actuales podemos componer una imagen de lo que constituye un «reptil». Los reptiles de hoy en día tienen escamas (pero no pelo ni plumas) compuestas en parte por epidermis superficial. Generalmente, alcanzan la temperatura corporal adecuada absorbiendo calor del entorno. La respiración se produce primeramente por los pulmones y muy poco a través de la piel. Por todo ello, puede parecer estúpido que los taxónomos todavía duden sobre lo que es un reptil. Sin embargo, los reptiles, tal como se han conocido tradicionalmente están resultando ser un grado taxonómico, con especializaciones asociadas con diferentes dietas, patrones de locomoción y tamaño corporal. Entre los grupos modernos, por ejemplo, los cocodrilos tienen más caracteres en común con las aves que con lagartos, serpientes o tortugas. Entre los grupos fósiles, los tetrápodos ancestrales que precedieron a los mamíferos se clasifican como reptiles, pero de hecho compartían más caracteres con los mamíferos que con los reptiles, sus compañeros taxonómicos. Para reflejar estas agrupaciones naturales necesitamos restringir los nombres tradicionales y, en ciertos casos, abandonarlos en favor de una filogenia más fidedigna.

## Amniotas basales

Actualmente, el grupo hermano más probable de los amniotas son los diadectomorfos, como *Diadectes*, que presenta indicios de ser herbívoro. Este grupo primitivo aparece al final del Carbonífero y muestra afinidades con el grupo no amniota de los seymouriamorfos (Fig. 3.22). Ciertamente, son un importante grupo de transición entre los tetrápodos no amniotas y los amniotas. Con las relaciones de los primeros amniotas todavía sin resolver, podemos situar provisionalmente a los diadectomorfos dentro de los antracosaurios. Alternativamente, podemos resucitar un viejo término, los cotilosaurios, y colocar a los diadectomorfos en ellos (Fig. 3.28). Estos términos se encuentran en la literatura clásica y pueden utilizarse en el futuro, por lo que necesitan de una breve introducción. Más tarde o más temprano, los antracosaurios han incluido a los seymouriamorfos y varios otros grupos posteriores no amniotas. Sea cual sea su afiliación, los antracosaurios se han considerado generalmente estrechamente relacionados con los amniotas o incluso como su auténtico grupo ancestral, del que derivaron todos los amniotas posteriores. El término **cotilosaurios**, que significa «reptiles primarios» se acuñó originalmente para este grupo basal de todos los amniotas. Los cotilosaurios han incluido numerosos grupos, y el término se ha utilizado de forma poco rigurosa; aquí lo utilizaremos para incluir a todos los amniotas y a su grupo hermano, los diadectomorfos (Fig. 3.28).

## Saurópsidos

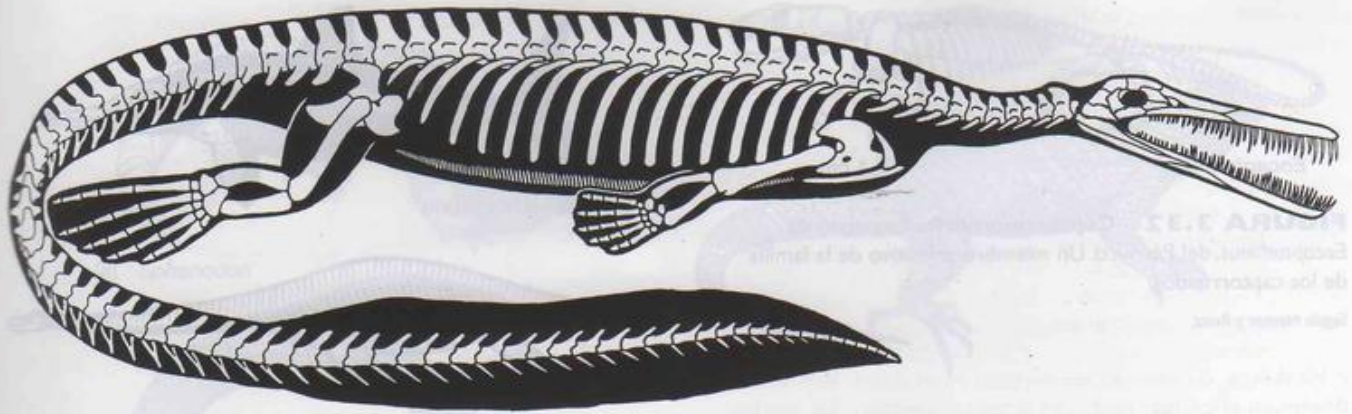
### Mesosaurios

Los mesosaurios fueron los primeros de muchos saurópsidos en adoptar una existencia acuática especializada (Fig. 3.30). Existen pocos fósiles, y este complicado grupo no presenta afinidades claras con otros saurópsidos acuáticos. Los más antiguos datan del Pérmico tardío, pero se sospecha que su aparición es muy anterior por su cráneo primitivo, sin ventanas temporales. El morro prolongado, con agudos y largos dientes, pudo funcionar como un sistema filtrador para atrapar crustáceos o como un eficaz cepo para peces. Como muchos saurópsidos secundariamente acuáticos, los mesosaurios tenían patas en forma de paleta, una cola comprimida lateralmente y un largo cuello. Los arcos neurales del tronco estaban ensanchados y ligeramente solapados, lo que resistía la torsión pero permitía al animal doblarse lateralmente. No se conocen amniotas a finales del Pérmico ni en Sudamérica ni en el sur de África, excepto los mesosaurios que frecuentaban ambos lados de la cuenca atlántica. Esta distribución sugiere una posición mucho más cercana de ambos continentes, y se convirtió en la primera prueba biológica de la deriva continental.

### Reptiles

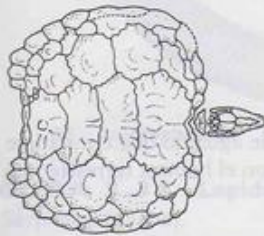
Este taxón, en sentido estricto, se aplica a los parareptiles y eurreptiles, que en conjunto comparten semejanzas en el cráneo que los separan de los mesosaurios. El taxón anápsidos se utilizó anteriormente para el primer grupo, y diápsidos para el segundo. Los anápsidos eran reptiles caracterizados por cráneos sin abertura temporal. Los diápsidos tenían dos fenestraciones temporales. Sin embargo, los análisis de caracteres múltiples, comparados con los que sólo utilizan la región temporal, revelan una historia evolutiva ligeramente distinta. Algunos reptiles con cráneos anápsidos no se sitúan entre los



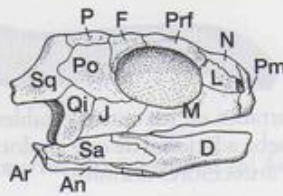


**FIGURA 3.30 Mesosaurio.** Este amniota acuático vivió en el Pérmico medio. Utilizaba la larga cola para nadar, y las patas tenían probablemente forma de pala. Longitud total, alrededor de 1 m.

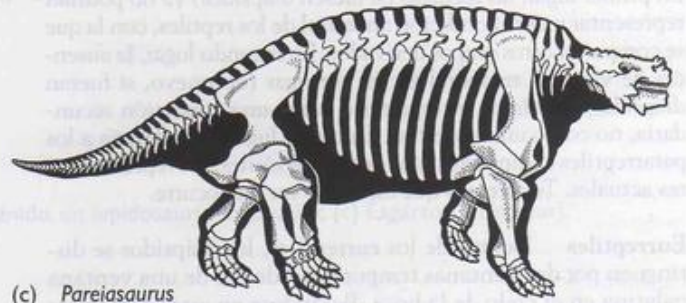
Según McGregor, von Huene.



(a) *Proganochelys*



(b)



(c) *Pareiasaurus*

**FIGURA 3.31 Parareptiles, testudines.** (a) *Proganochelys*, una tortuga del Triásico con un patrón de escudos dérmicos que cubren el caparazón. (b) Cráneo fósil de *Proganochelys*, que muestra la ausencia de abertura temporal. Longitud total, 2 m. (c) *Pareiasaurus* de finales del Pérmico. Los huesos del cráneo (b) comprenden el angular (An), articular (Ar), dentario (D), frontal (F), yugal (J), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), postorbital (Po), prefrontal (Prf), premaxilar (Pm), cuadradoyugal (Qj), surangular (Sa) y escamoso (Sq).

(a, b) Según Jaekel; (c) según Gregory.

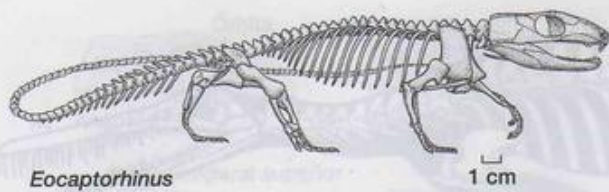
anápsidos; los captorrínidos tienen cráneos anápsidos, pero se alojan con los antiguos «diápsidos». Actualmente, el término «anápsido» se refiere a un tipo de cráneo, pero cada vez menos para un taxón. Taxonómicamente, los diápsidos toman hoy un sentido más restringido para designar un linaje monofilético dentro de los eurreptiles (Fig. 3.28). Nótese que las aves quedan también incluidas en esta agrupación cladista. Con ello simplemente se reconoce que las aves son una derivación natural, pero especializada, de los primitivos reptiles. Volveremos a las aves más tarde, pero completaremos primero la revisión de los saurópsidos.

**Parareptiles** Comprenden a los testudinos (tortugas) y a un conjunto de grupos fósiles (p. ej., *Pareiasaur*). Presentan una región timpánica bien definida, en la que el tímpano queda sujeto por el escamoso (más que por el cuadrado) y por el saliente retroarticular, una prominencia hacia atrás de la mandíbula inferior. Además, el pie es único en la forma en que los dedos se articulan con los huesos del talón.

Los únicos anápsidos supervivientes son las tortugas. Cuando aparecieron por primera vez a finales del Triásico, ya poseían una concha característica, formada por un caparazón de costillas expandidas y placas dérmicas superficiales (escudos) y, conectado con él, un plastrón ventral de piezas córneas fusionadas (Fig. 3.31). Las tortugas actuales pertenecen a los pleurodiros o a los criptodiros, según el método que utilicen para recoger la cabeza en el caparazón. Los pleurodiros flexionan sus cuellos lateralmente para recoger la cabeza, mientras que los criptodiros doblan el cuello verticalmente. Estos dos grupos parecen compartir un antecesor común, *Proganochelys*, de finales del Triásico. A veces se aplica el término galápagos para referirse a ciertas tortugas de agua dulce, pero no existe una distinción taxonómica formal entre tortugas y galápagos.

Tradicionalmente, las tortugas se consideran reptiles primitivos, los únicos representantes actuales de los primeros reptiles y así se tratan aquí (Fig. 3.28). Sin embargo, hay que considerar que algunos estudios recientes, moleculares y morfológicos, favorecen la situación de las tortugas dentro de la radiación





**FIGURA 3.32 Captorrrinomorfo.** Esqueleto de *Eocaptorhinus*, del Pérmico. Un miembro primitivo de la familia de los captorrrínidos.

Según Heaton y Reisz.



(a) Ictiosaurio



(b) Plesiosaurio

**FIGURA 3.33 Reptiles marinos del Mesozoico.**

(a) Ictiosaurio, un reptil con aspecto de delfín, de aproximadamente 1 m de largo. (b) Plesiosaurio, un sauropterigio de unos 7 m de largo.

(a) Según Romer; (b) según Andrews.

diápsida, no primitivamente con respecto a la generalidad de los reptiles. Aunque sigue sin resolver, la aparición de este debate es importante, porque si las tortugas resultan ser diápsidas habría que realizar una gran revisión en estudios comparados. En primer lugar, las tortugas (si fuesen diápsidas) ya no podrían representar más la condición ancestral de los reptiles, con la que se comparan otros grupos derivados. En segundo lugar, la ausencia de ventana temporal en las tortugas (de nuevo, si fueran diápsidas) habría de interpretarse como una condición secundaria, no como una ancestral. En tercer lugar, esto dejaría a los parareptiles compuestos sólo de formas fósiles, sin representantes actuales. Tendremos que esperar y ver qué ocurre.

**Eurreptiles** Dentro de los eurreptiles, los diápsidos se distinguen por dos ventanas temporales, además de una ventana palatina en el cielo de la boca. Basándose en estos caracteres del cráneo, el diápsido más antiguo ha resultado ser *Petrolacosaurus*, un reptil areoscelidiano de finales del Carbonífero, en lo que hoy es Kansas. El cuerpo tenía unos 20 cm de largo, con el cuello y las extremidades ligeramente alargados, a lo que la cola añadía otros 20 cm de longitud. El cráneo era típicamente diápsido, con un par de aberturas temporales definidas por barras temporales completas. Otras especies de diápsidos primitivos resultaron bastante especializadas. *Coelurosaurus* tenía unas costillas enormemente largas, que soportaban una membrana planeadora. *Askeptosaurus* tenía unos 2 m de longitud, era estilizado y de costumbres probablemente acuáticas.

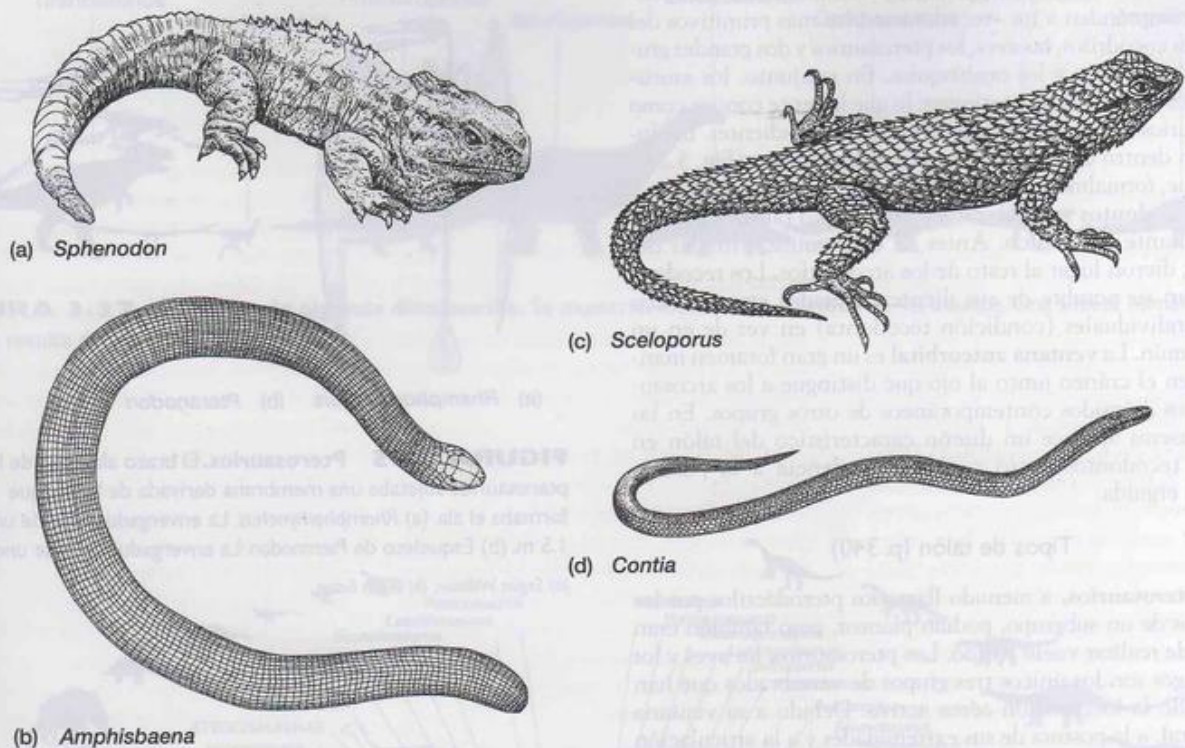
El eurreptil más basal no es un areoscelidiano, sino un miembro de los captorrrínidos, también conocidos desde el Carbonífero. Los captorrrínidos carecen de ventanas temporales. Basándonos en una serie de caracteres más amplia, los captorrrínidos comparten con otros eurreptiles extremidades largas y delgadas, articulaciones parecidas de dedos y talones, y en el cráneo, semejanzas en la estructura ósea. Los reptiles captorrrínidos eran pequeños, de unos 20 cm de largo y parecidos generalmente a los actuales lagartos por el esqueleto bien osificado (Fig. 3.32). Las hileras de pequeños y agudos dientes a lo largo del borde mandibular y a través del cielo de la boca, además de un cuerpo ágil, sugieren que los insectos pueden haber constituido una parte importante de su dieta, como ocurre en los actuales lagartos, pequeños y de parecido diseño. Los captorrrínidos son parecidos en líneas generales a los anfibios antracosaurios, pero poseen rasgos de reptil, como la fuerte musculatura mandibular y detalles estructurales reptilianos en el cráneo, las extremidades y la columna vertebral. Los primeros reptiles captorrrínidos ocuparon bosquecillos de árboles

apartados de los cursos estables de agua, lo que constituye una prueba adicional de que explotaron el hábitat terrestre más que sus antecesores anfibios.

**Radiación de los eurreptiles** En la radiación de los eurreptiles hubo tres líneas principales, todas ellas con un diseño diápsido (Fig. 3.28). Una son los **lepidosauriomorfos**, que incluyen formas fósiles y también serpientes, lagartos y demás. La segunda son los **arcosauriomorfos**, que comprende a los dinosaurios, las aves y grupos relacionados. Quizás debido a sus especializaciones acuáticas altamente modificadas, las formas marinas del Mesozoico, los ictiosaurios y los sauropterigos, continúan frustrando todos los esfuerzos de los análisis filogenéticos para situarlos taxonómicamente. Colocaremos a los sauropterigos junto a los ictiosaurios en los **euriápsidos**, el tercer gran grupo de eurreptiles (Fig. 3.28).

**Ictiopterigos** Durante el Mesozoico, algunos linajes de diápsidos se especializaron para la vida acuática. Entre ellos se encontraban los **ictiosaurios** (Fig. 3.33a). Ya desde principios del Triásico, los primeros ictiosaurios parecen haber sido especialistas en la vida acuática. Los ictiosaurios avanzados tenían un diseño parecido a un delfín, pero su cola batía de un lado a otro para propulsarse, a diferencia de la de un delfín, que se mueve de arriba abajo. Los cuerpos lisos, las extremidades a modo de pala y los dientes en el borde de una boca en forma de pico sugieren un modo de vida depredador. Al conservarse en sedimentos de grano fino, el contenido estomacal de los ictiosaurios ha revelado enormes cantidades de belemnites (moluscos semejantes a los calamares), peces, y en algún caso, crías de tortuga. Unos ojos comparativamente grandes les permitían captar toda la luz posible en entornos oscuros, además de poder enfocar nítidamente las presas pequeñas y veloces. Los restos fósiles de una hembra preñada muestran a una cría completamente formada lista para nacer o incluso en el parto, una prueba de viviparismo (nacimiento sin huevos) en estos reptiles marinos (Fig. 1.31). Uno de los





**FIGURA 3.34** Lepidosaurios. (a) *Sphenodon*. (b) Anfisbénido, un lepidosaurio excavador. (c) Lagarto (*Sceloporus*). (d) Serpiente (*Contia*).

mayores ictiosaurios era comparable en tamaño, si no sobrepasó, a las ballenas azules, el mayor vertebrado actual de los mares.

**Sauropterigios** Fueron, junto con los ictiosaurios, el otro linaje de diápsidos del Mesozoico especializados para la vida acuática. Este grupo incluye a los primeros **notosaurios** (Triásico) y posteriormente a los **plesiosaurios** (Jurásico-Cretácico) que evolucionaron de aquéllos. El cuerpo de los plesiosaurios era pesado, y las extremidades estaban modificadas como aletas que funcionaban como remos o patines para impulsar al animal en el agua (Fig. 3.33b).

**Lepidosaurios** Los actuales lagartos, serpientes, *Sphenodon* y sus antecesores constituyen los lepidosaurios. Un grupo de lepidosaurios de finales del Pérmico y principios del Triásico, los **eosuquios**, son probablemente los antecesores de todos los lepidosaurios modernos. *Sphenodon*, el tuatara, sólo existe hoy en partes de Nueva Zelanda e islas adyacentes (Fig. 3.34a). Este género ha mantenido el cráneo primitivo de los eosuquios con barras temporales completas que definen aberturas temporales superior e inferior. En los lagartos falta la barra temporal inferior. Las serpientes carecen de ambas barras temporales. Al no existir estas conexiones limitantes en los cráneos de lagartos y serpientes, ambos, especialmente estas últimas, tienen una gran movilidad mandibular, lo que aumenta su capacidad de capturar y tragar presas.

**Consecuencias funcionales de la pérdida de los arcos temporales (p. 262)**

Los **escamosos** comprenden a serpientes, lagartos y un grupo de reptiles tropicales y subtropicales, los anfisbénidos. Algunos taxónomos colocan a los anfisbénidos con los lagartos; otros los consideran un grupo independiente. Todos los anfisbénidos son excavadores; la mayoría carecen de miembros y cazan artrópodos (Fig. 3.34b). La mayor parte de los escamosos actuales son lagartos o serpientes (Fig. 3.34c,d). Mucha gente se sorprende al saber que algunas especies de lagartos (además de los anfisbénidos) carecen de patas, como las serpientes; por tanto, la presencia o ausencia de extremidades por sí sola no distingue a las serpientes de los auténticos lagartos. En cambio, se utilizan diferencias en la anatomía esquelética interna, especialmente del cráneo, para definir a los dos grupos. Además, los lagartos tienen párpados móviles, y la mayoría presenta un meato auditivo externo. Las serpientes carecen de ambas estructuras.

**Arcosauriomorfos** Reunidos dentro de los arcosauriomorfos se encuentran varios pequeños conjuntos primitivos de diápsidos poco conocidos y un gran grupo, los **arcosaurios**, que comprende a formas familiares como los cocodrilos, los dinosaurios y las aves. Los arcosauriomorfos manifiestan una tendencia hacia un creciente **bipedalismo**, o locomoción sobre dos patas. Las patas delanteras tienden a reducirse, mientras que las traseras se sitúan bajo el cuerpo para convertirse en los principales soportes del peso y en los apéndices locomotores. El cráneo es diápsido, pero se abre una ventana adicional entre el maxilar y los huesos lagrimales, la ventana anteorbital.

El término *arcosaurio*, que significa «reptil dominante» reconoce la extraordinaria radiación y prevalencia de este grupo durante el Mesozoico. Los arcosaurios que sobreviven incluyen



a los cocodrilos y las aves. Por tanto, y formalmente, los arcosaurios comprenden a los «tecodontos», los más primitivos del grupo, los cocodrilos, las aves, los pterosaurios y dos grandes grupos, los saurisquios y los ornitisquios. En conjunto, los saurisquios y los ornitisquios constituyen lo que la gente conoce como «dinosaurios». Sin embargo, las aves son descendientes. Evolucionaron dentro de la radiación de los dinosaurios (Fig. 3.28), por lo que, formalmente, deben incluirse.

Los **tecodontos** aparecieron en el Pérmico tardío y prosperaron durante el Triásico. Antes de extinguirse a finales del Jurásico, dieron lugar al resto de los arcosaurios. Los tecodontos toman su nombre de sus dientes, alojados en profundas fosetas individuales (condición tecodonta) en vez de en un surco común. La **ventana anteorbital** es un gran foramen mandibular en el cráneo junto al ojo que distingue a los arcosaurios de los diápsidos contemporáneos de otros grupos. En las patas traseras aparece un diseño característico del talón en algunos tecodontos junto con una tendencia a la postura bípeda y erguida.

#### Tipos de talón (p. 340)

Los **pterosaurios**, a menudo llamados pterodáctilos por los miembros de un subgrupo, podían planear, pero también eran capaces de realizar vuelo batido. Los pterosaurios, las aves y los murciélagos son los únicos tres grupos de vertebrados que han conseguido la locomoción aérea activa. Debido a su ventana anteorbital, a la postura de sus extremidades y a la articulación especial del talón, los pterosaurios parecen tener una afinidad filogenética con los dinosaurios. El primer pterosaurio conocido ya estaba especializado para el vuelo, con alas membranosas. Muchos eran de tamaños comprendidos entre un gorrión y un halcón, pero *Quetzalcoatlus*, de finales del Cretácico y procedente de lechos fósiles de Texas, tenía una envergadura estimada de 12 m. Los dientes de los pterosaurios sugieren una dieta de insectos en algunas especies y de plancton filtrado en otras. Contenidos estomacales fosilizados confirman que una especie comía peces.

Los primitivos **ranforrincos** eran pterosaurios que se distinguían por largos dientes y colas (Fig. 3.35a). Los posteriores pterodáctilos carecían de cola y de dientes, pero tenían a menudo una cresta sobresaliente en la parte posterior de la cabeza (Fig. 3.35b).

Los dinosaurios comprenden dos grupos de arcosaurios: los saurisquios y los ornitisquios. Los dos grupos de dinosaurios difieren en la estructura de la pelvis. En los saurisquios, los tres huesos de la pelvis (ilion, isquion y pubis) son radiales, hacia afuera desde el centro de la pelvis (Fig. 3.36a). En los ornitisquios, el isquion y parte del pubis son paralelos y sobresalen hacia atrás en dirección a la cola (Fig. 3.36b). Todos los dinosaurios tienen una pelvis de tipo saurisquio u ornitisquio.

Hay dos líneas de evolución independientes en los saurisquios (Fig. 3.28). Los **terópodos** comprenden fundamentalmente especies carnívoras. Eran bípedos habituales, adaptados a la locomoción erguida sobre las dos patas traseras. Los terópodos más conocidos son *Tyrannosaurus* y *Allosaurus*, y en su proceso de radiación aparecieron las aves. Los **sauropodomorfos**, principalmente herbívoros, constituyen la otra línea de saurisquios. Aparecieron en el Triásico, y al final de este período se escindieron en dos grupos distintos, los **prosaurópodos** y los **saurópodos**. Miembros populares de los sauropodomorfos son *Apatosaurus* (antes *Brontosaurus*), *Diplodocus*, y *Brachiosaurus*.

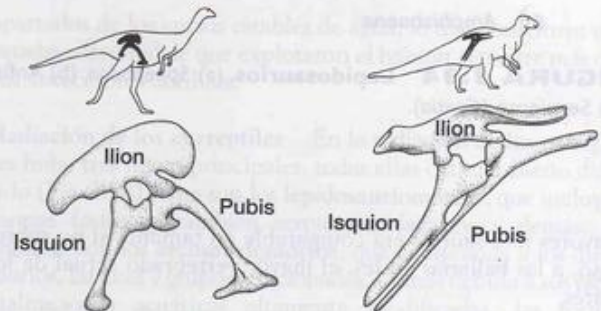
Entre los ornitisquios, exclusivamente herbívoros, hay varias líneas evolutivas (Fig. 3.37). Una incluye a los **estegosaurios**,



(a) *Rhamphorhynchus* (b) *Pteranodon*

**FIGURA 3.35 Pterosaurios.** El brazo alargado de los pterosaurios sujetaba una membrana derivada de la piel que formaba el ala. (a) *Rhamphorhynchus*. La envergadura era de unos 1.5 m. (b) Esqueleto de *Pteranodon*. La envergadura era de unos 8 m.

(a) Según Williston; (b) según Eaton.



(a) Cintura saurisquia (b) Cintura ornitisquia

**FIGURA 3.36 Caderas de los dinosaurios.** Dos tipos de cadera definen los grupos de dinosaurios. (a) Todos los saurisquios poseían una cintura pelviana con tres huesos radiales. (b) Los ornitisquios tenían una cadera con el isquion y el pubis paralelos y juntos.

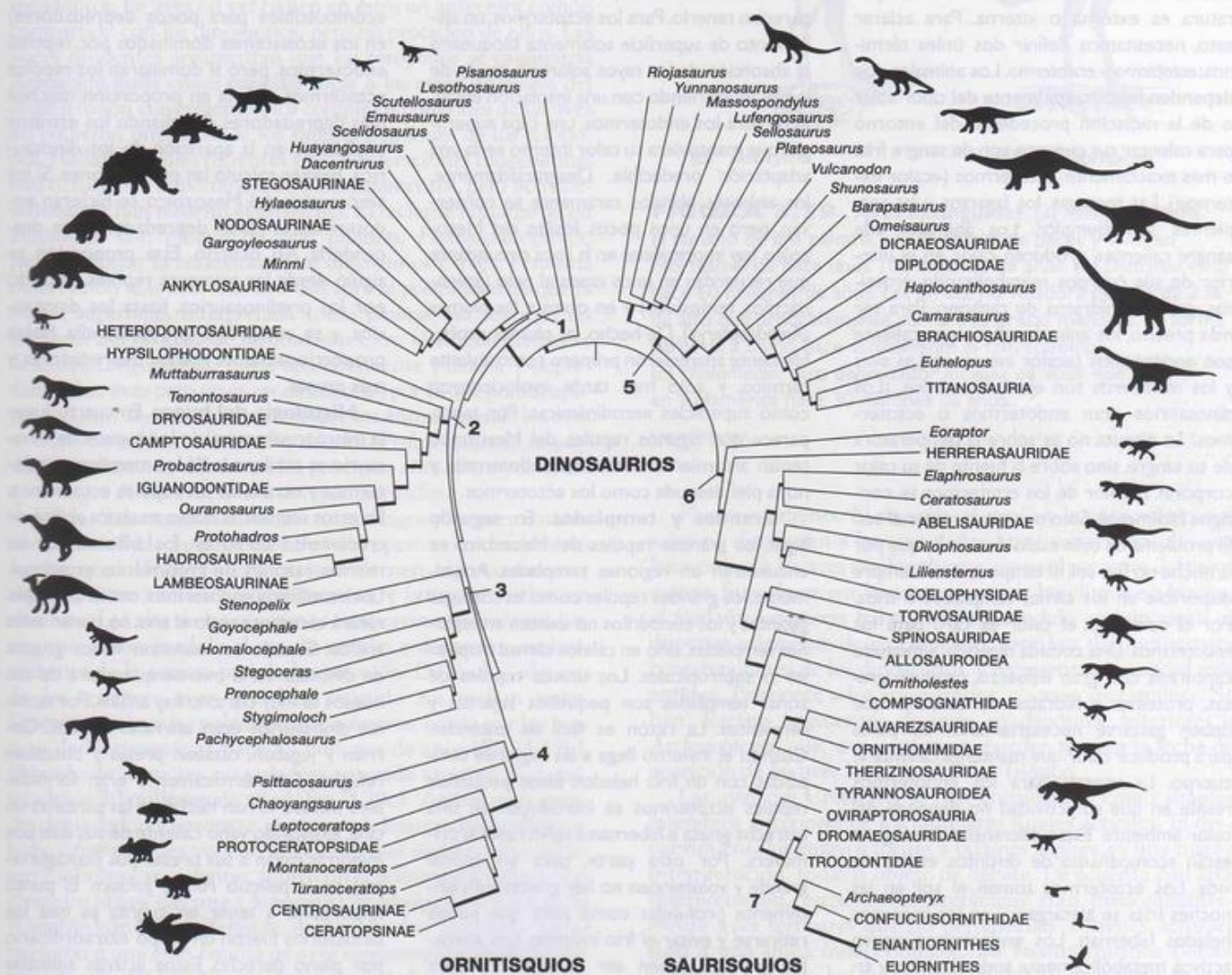
**anquilosaurios** y sus parientes; otras a los **ornitópodos** (p. ej., los dinosaurios de pico de pato), los **paquicefalosauros** (dinosaurios bípedos de cráneos reforzados) y los **ceratópsidos** (*Triceratops* es el más conocido). Los materiales vegetales se arrancaban con un pico córneo y después se masticaban con dientes laterales. Los ornitisquios eran raros en el Triásico, pero más comunes en el Jurásico (Fig. 3.38).

Junto con las aves, los cocodrilos, caimanes y sus parientes (**gaviales**) son los únicos miembros reptilianos de los arcosaurios que han sobrevivido al Mesozoico y viven en la actualidad. En muchos aspectos, especialmente en el cráneo y el talón, los caimanes y los cocodrilos no se han alejado mucho de los primitivos tecodontos. Las familias modernas de cocodrilos se conocen desde finales del Cretácico.





**FIGURA 3.37** Tamaños de algunos dinosaurios. Se muestran los tamaños relativos de los adultos. Una silueta humana de 2 m resulta diminuta en comparación.



**FIGURA 3.38** Filogenia de los dinosaurios. Los dinosaurios comprenden dos linajes, los ornitisquios (a la izquierda) y los saurisquios (a la derecha). Dentro de los ornitisquios se distinguen varios clados: (1) Tiroéforos, que incluyen a los anquilosaurios y los estegosaurios, (2) Ornitópodos, (3) Paquicefalosaurios y (4) Ceratópsidos. En los saurisquios hay dos grandes grupos: (5) Saurópodomorfos y (6) Terópodos, que comprenden los alosaurios, varios dinosaurios carnívoros, y (7) las aves.

Tomado de Sereno.



La pretensión es que los dinosaurios eran de sangre caliente, como las aves y los mamíferos, no fríos y letárgicos como los lagartos y las serpientes. Para ser riguroso, el problema no es realmente si la sangre de los dinosaurios corría fría o caliente. Después de todo, en un día caluroso y con el sol en lo alto, incluso un lagarto «de sangre fría» puede tomar el sol, calentar su cuerpo y hablando estrictamente, tener sangre caliente circulando por sus venas y arterias. El problema no es la temperatura de la sangre, fría o caliente, sino si la fuente de dicha temperatura es externa o interna. Para aclarar esto, necesitamos definir dos útiles términos: *ectotermo* y *endotermo*. Los animales que dependen fundamentalmente del calor solar o de la radiación procedente del entorno para calentar sus cuerpos son de sangre fría, o más exactamente, ectotermos («calor externo»). Las tortugas, los lagartos y las serpientes son ejemplos. Los animales «de sangre caliente» producen calor en el interior de sus cuerpos metabolizando proteínas, grasas e hidratos de carbono. Para ser más preciso, los animales de sangre caliente son endotermos («calor interno»). Las aves y los mamíferos son ejemplos obvios. ¿Los dinosaurios eran endotermos o ectotermos? La disputa no es sobre la temperatura de su sangre, sino sobre la fuente de su calor corporal. El calor de los ectotermos se consigue fácilmente. Sólo necesitan tomar el sol. El problema de este estilo de vida es que por la noche no hay sol, ni tampoco está siempre disponible en los climas templados o fríos. Por el contrario, el calor es caro para los endotermos. Una comida digerida, a menudo capturada con gran esfuerzo, produce grasas, proteínas e hidratos de carbono que deben gastarse necesariamente en parte para producir calor que mantenga caliente el cuerpo. La ventaja para los endotermos reside en que su actividad no depende del calor ambiente. Estas diferencias fisiológicas están acompañadas de distintos estilos de vida. Los ectotermos toman el sol; en las noches frías se aletargan; y en los inviernos helados hibernan. Los endotermos siguen activos metabólicamente todos los días y en todas las estaciones, a pesar del frío o de las inclemencias del tiempo. Claro que hay excepciones; los osos y otros pequeños mamíferos hibernan, pero la endotermia necesita una actividad continua en la mayoría de los casos. Así, el problema de la temperatura sanguínea de los dinosaurios no es solamente un asunto fisiológico, sino del tipo

de vida que desarrollaban. Como los dinosaurios son reptiles, durante muchos años se consideraron ectotermos, como sus parientes actuales, lagartos, serpientes, tortugas y cocodrilos. Hubo disensiones ocasionales a este punto de vista, pero el primero en plantear el asunto de la endotermia de los dinosaurios fue Robert Bakker. Él y algunos otros propusieron cuatro líneas de pruebas. Veamos sus argumentos.

**Aislamiento.** En primer lugar, algunos reptiles de mediados a finales del Mesozoico tenían aislamiento superficial, o al menos parecían tenerlo. Para los ectotermos, un aislamiento de superficie solamente bloquearía la absorción de los rayos solares a través de la piel, interfiriendo con una insolación eficaz. Pero para los endotermos, una capa superficial que mantuviera su calor interno sería una adaptación predecible. Desgraciadamente, los aislantes blandos raramente se conservan, pero en unos pocos fósiles del Mesozoico, hay impresiones en la roca circundante que recuerdan en unos casos al pelo (pterodáctilos, terápsidos) y en otros a las plumas (*Archaeopteryx*). De hecho, las plumas probablemente aparecieron primero como aislante térmico, y sólo más tarde evolucionaron como superficies aerodinámicas. Por tanto, parece que algunos reptiles del Mesozoico tenían aislamiento como los endotermos y no la piel desnuda como los ectotermos.

**Grandes y templados.** En segundo lugar, los grandes reptiles del Mesozoico se encuentran en regiones templadas. Actualmente, los grandes reptiles como las tortugas gigantes y los cocodrilos no existen en regiones templadas, sino en cálidos climas tropicales o subtropicales. Los únicos reptiles de zonas templadas son pequeños lagartos y serpientes. La razón es fácil de entender. Cuando el invierno llega a las regiones templadas con un frío helador, estos pequeños reptiles ectotermos se introducen en una estrecha grieta e hibernan a salvo hasta la primavera. Por otra parte, para un animal grande y voluminoso no hay grietas suficientemente profundas como para que pueda retirarse y evitar el frío invierno. Los animales grandes deben ser endotermos para sobrevivir en climas templados. Por tanto, la presencia de grandes reptiles en los climas templados del Mesozoico sugiere que eran endotermos. Como los lobos, coyotes, ciervos, bisontes y otros grandes mamíferos actuales, los grandes reptiles del Mesozoico dependían del calor producido fisiológicamente para prosperar.

**Cociente depredador/presa.** En tercer lugar, la proporción de depredadores y presas habla en favor de los dinosaurios endotermos. Los endotermos, en cierto sentido, tienen su maquinaria metabólica «encendida» todo el tiempo, día tras día, para mantener una alta temperatura. Un depredador endotermo necesita, por tanto, más «combustible» en forma de presas para mantener su maquinaria metabólica que un depredador ectotermo del mismo tamaño. Bakker dedujo que debería haber pocos depredadores, pero muchas presas (mucho «combustible» para pocos depredadores) en los ecosistemas dominados por reptiles endotermos, pero si dominaran los reptiles ectotermos, habría en proporción muchos más depredadores. Estudiando los estratos implicados en la aparición de los dinosaurios, Bakker calculó las proporciones. Si los arcosaurios del Mesozoico se hicieran endotermos, la razón depredador-presa descendería. Así ocurrió. Esta proporción se siguió desde los primeros reptiles, pasando por los predinosaurios, hasta los dinosaurios, y se comprobó que descendía. Había proporcionalmente menos depredadores y más presas.

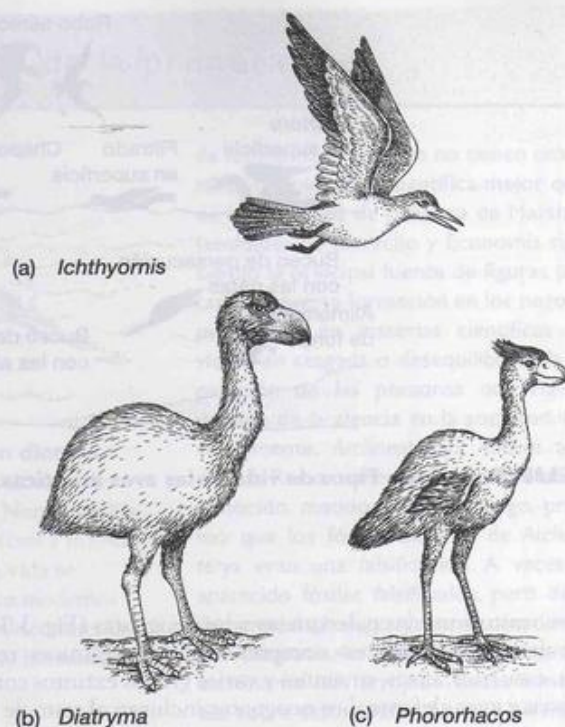
**Histología del hueso.** En cuarto lugar, la microarquitectura de los huesos de dinosaurio es similar a la de los mamíferos endotermos y no a la de los reptiles ectotermos. En estos últimos, el hueso muestra anillos de crecimiento como en los árboles, por las mismas razones de crecimiento estacional. Los mamíferos endotermos, con una temperatura constante todo el año, no tienen tales anillos. Cuando se examinan varios grupos de dinosaurios, la microarquitectura de sus huesos es muy clara: no hay anillos. Por tanto, los dinosaurios eran animales activos. Corrían y jugaban, cazaban presas y buscaban refugios. Endotérmicamente eran formidables. Incluso lo han hecho en las pantallas de cine, exhalando vaho caliente de sus cuerpos mientras cazan a sus presas (los protagonistas) en la película *Parque Jurásico*. El punto importante a tener en cuenta es que los dinosaurios fueron un grupo extraordinario por pleno derecho. Estos activos animales ocuparon casi cada hábitat concebible en tierra, en el mar y en el aire. Su organización social era compleja, y los adultos de ciertas especies fueron enormes. Si fueron endotermos, su completa desaparición a finales del Mesozoico no puede ser más misteriosa, ni más intrigante la pérdida del gran esplendor de este grupo.



**Aves** Las aves superan en número a todos los vertebrados excepto a los peces. Pueden encontrarse virtualmente en cualquier sitio, desde los límites del círculo polar hasta las selvas tropicales. Son diápsidos derivados. Entre los amniotas actuales, las aves son los parientes más cercanos de los cocodrilos, con los que comparten muchos caracteres básicos a pesar de las diferencias superficiales. Ambos ponen huevos con cáscara y tienen estructuras óseas y musculares semejantes. Hace más de cien años, estos caracteres hicieron que T. H. Huxley llamara a las aves «reptiles glorificados». Tomando los fósiles en consideración, la mayoría sitúan el origen de las aves dentro de los saurios, como hemos hecho aquí (Fig. 3.38), y concretamente dentro de los terópodos. Por tanto, las aves son parte de la radiación de los dinosaurios. Las pruebas de esta estrecha relación con los dinosaurios proceden de la estructura de la pelvis, la muñeca y la clavícula.

Hay que hacer notar que algunos autores disienten actualmente de este punto de vista, que une a aves y dinosaurios. En su lugar, suponen que las aves aparecieron antes, quizás de los tecodontos; las aves tal vez tienen en éstos un antecesor común compartido con los dinosaurios, pero no proceden de ellos. Las voces disidentes argumentan que los terópodos se originaron demasiado tarde como para dar lugar a las aves; los rasgos del esqueleto son convergentes; los complejos pulmones de las aves no pudieron originarse de los simples pulmones de los terópodos. Hallazgos fósiles recientes y reconsideraciones filogenéticas han reducido la importancia de estos argumentos, pero no necesariamente han resuelto el problema. El reciente hallazgo de un dinosaurio con plumas de tipo plumón, *Protoarchaeopteryx*, parece reforzar la conexión entre dinosaurios y aves. Pero una observación más detenida del fósil abre la posibilidad de que la rugosa superficie, interpretada como plumas, no sea sino un artefacto del proceso de fosilización. Otro fósil recientemente descrito, *Longisquama*, tenía aparentemente plumas, y depredaba sobre aves pero no es un dinosaurio, por lo que podría apoyar el punto de vista disidente de que los antecesores de las aves se encuentran fuera de los dinosaurios. Probablemente se produzca un animado debate en los próximos años. Pero volvamos a los rasgos de las aves que están más asentados.

**Vuelo.** Solamente las aves, los murciélagos y los pterosaurios han desarrollado la capacidad de volar, pero no todas las aves vuelan igual. Unas planean, otras se ciernen, algunas son muy rápidas, otras vuelan largas distancias, y otras no vuelan en absoluto. Las alas de los pingüinos funcionan como aletas. Los avestruces han perdido el uso de sus alas y dependen exclusivamente de la carrera para la locomoción. De hecho, algunas de las mayores aves que han existido no podían volar. *Diatryma*, un ave no voladora de dos metros, corría por los bosques de Norteamérica hace 55 millones de años (Fig. 3.39b). *Phororhacos*, otro ave no voladora parecida vivió en Sudamérica hace 30 millones de años (Fig. 3.39c). Ambas eran grandes depredadores terrestres. Aunque no dejaron descendientes, hubo otras grandes aves no voladoras, que incluso sobrevivieron hasta épocas recientes, junto con el hombre primitivo. Son ejemplos el ave elefante (*Aepyornis*) de Madagascar y los moas (*Dinornis*) de Nueva Zelanda, de 3 m de alto. Los moas pertenecieron a una gran familia de aves terrestres que se alimentaban de plantas en Nueva Zelanda cuando allí no existían mamíferos terrestres. Desgraciadamente para los moas y para los científicos modernos, los polinesios, que llegaron hacia el año 1300, cazaron los moas como alimento y por las plumas ornamentales. Para cuando llegaron los exploradores occidentales, los moas se habían extinguido. Sólo quedan los fósiles para contar la historia.



**FIGURA 3.39 Aves extinguidas.** (a) *Ichthyornis* tenía el tamaño de una paloma, se alimentaba de peces y vivió en Norteamérica hace unos 100 millones de años. (b) *Diatryma* vivió hace 60 millones de años. Era un ave no voladora de más de 2 m de alto que probablemente corría tras presas menores, de forma parecida a como hace actualmente el correcaminos. (c) *Phororhacos*, otro depredador incapaz de volar, que vivió en Sudamérica hace 30 millones de años.

Según Peterson.

**Plumas y orígenes.** El tamaño, el vuelo y la anatomía por sí solos no distinguen a las aves de los otros vertebrados. Lo que hace únicas a las aves son las plumas, especializaciones del tegumento. Si no fuera por las impresiones de las plumas en la roca, el fósil *Archaeopteryx* habría sido confundido con un reptil al disponer solamente de su esqueleto. Este ave del Jurásico era contemporánea de los dinosaurios, y representa el ave fósil más antigua. Perteneció a los arqueornitos, o «aves ancestrales». Se han descrito fragmentos de aves en depósitos anteriores a *Archaeopteryx*, que, si se confirman, pueden retrasar la fecha de aparición de las aves hasta finales del Triásico.

Las aves del Cretácico se han considerado como simples miembros anteriores de los familiares linajes actuales. El descubrimiento de nuevos fósiles y taxones sugiere ya una nueva interpretación, todavía objeto de debate. De acuerdo con esta interpretación, estos fósiles cretácicos eran predominantemente aves terrestres que no pertenecían a linajes actuales sino a una línea independiente, los enantiornitinos («aves opuestas»). Como los dinosaurios, todos los miembros de este taxón se extinguieron al final del Cretácico. Otras aves del Cretácico pertenecieron a los ornitúridos, o aves de tipo moderno. Estas aves, como sus mamíferos contemporáneos, no comenzaron su radiación hasta las extinciones masivas de este período. Específicamente, aparecieron dos grandes grupos de aves modernas a través de «limícolas» de transición dentro





**FIGURA 3.40** Tipos de vida de las aves acuáticas.

de los orniturinos: las paleognatas y las neognatas (Fig. 3.36). Las paleognatas o «ratites» comprenden a los avestruces, reas, emús, casuaris, kiwis, tinamús y varios grupos extintos como los moas y aves elefante. Los neognatos incluyen al resto de las aves actuales.

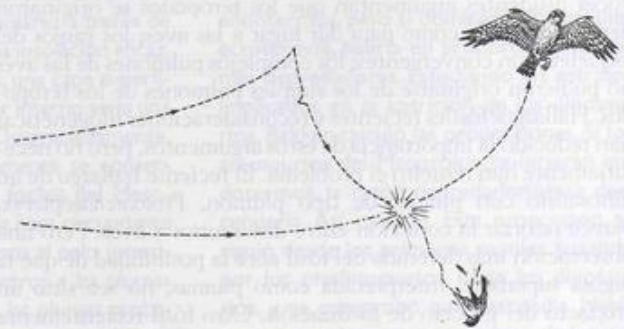
#### Tipos, desarrollo y función de las plumas (p. 218)

**Diversidad.** El diseño aviar básico ha demostrado ser muy adaptable, y las aves se han diversificado extensamente. Por ejemplo, los orniturinos del Cretácico incluían a un flamenco primitivo y a *Hesperornis*, un ave buceadora con dientes y con alas tan reducidas que era incapaz de volar. *Ichthyornis* era un ave marina semejante a un charrán, descubierta en rocas cretácicas de Kansas (Fig. 3.39a). A finales del Mesozoico, las aves acuáticas ya habían divergido ampliamente.

Las aves han seguido teniendo éxito en ambientes acuáticos (Fig. 3.40). Algunas especies bucean profundamente bajo la superficie y utilizan sus alas para impulsarse en persecución de los peces. Otras están especializadas en zambullirse desde lo alto, y utilizar su velocidad inercial para llegar hasta los peces de abajo. Muchas especies se alimentan en la superficie del agua, bien sea «peinándola» desde el aire o picoteando alimento mientras flotan. Unas pocas especies piratean en el aire sobre el agua, sorprendiendo a otras aves y robándoles sus presas.

Las rapaces son aves con garras, patas especializadas para inmovilizar y desgarrar a la presa. Son ejemplos los halcones, las águilas y los búhos. Muchos cazan sus presas en el suelo. Otras rapaces, como el halcón de las praderas, asaltan a sus presas, generalmente una paloma o un lento pato en migración, en el aire y las llevan a tierra para rematar al herido (Fig. 3.41).

Las patas reflejan la función que desempeñan. Las aves que reman tienen pies palmeados, y las rapaces, garras. Las de las especies corredoras son robustas, y los pies de las que andan o saltan son anchos. Las aves que planean en vientos fuertes tienen generalmente alas largas y estrechas, como las alas de los aviones planeadores. Las que vuelan a alta velocidad o las migratorias tienen alas estrechas, a menudo acodadas. Los faisanes y otras aves, que tienen que realizar giros bruscos al volar en bosques cerrados, tienen alas anchas y elípticas, de alta maniobrabilidad. Las alas digitadas, de alta sustentación, son



**FIGURA 3.41** Ataque de un halcón. El halcón golpea a su presa en el aire con las garras, para aturdirla o noquearla. La presa es finalmente controlada y muerta en el suelo.

propias de aves que planean en las corrientes térmicas de zonas del interior.

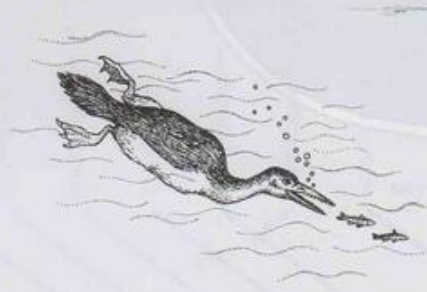
#### Aerodinámica y diseño alar al servicio del vuelo (p. 356)

### Sinápsidos

Son amniotas con una única ventana temporal limitada por arriba por la barra temporal superior (huesos escamoso y postorbital). Pronto presentaron características de postura corporal y de formación de los dientes que más tarde se perfeccionaron en un grupo especializado de sinápsidos, los mamíferos. Anticipando esto, los paleontólogos se refirieron a ciertos sinápsidos como los «reptiles mamiferoides», una designación desafortunada, porque invariablemente dirige la atención sobre ellos para poner énfasis solamente en los mamíferos. Pero los sinápsidos tienen un notable registro fósil, con una gran variedad de formas características. Dentro de esta diversidad muestran la adquisición de rasgos que asociamos con los mamíferos. Por ejemplo, en los sinápsidos se da la transición de los amniotas ectotermos a los endotermos, o dicho en términos tradicionales, de los primitivos reptiles a los modernos mamí-



El descubrimiento de *Archaeopteryx* fue especialmente oportuno. En 1861 el fósil fue desenterrado en Bavaria, lo que actualmente es Alemania. Sólo dos años antes, Darwin había publicado *El origen de las especies*, lo que inmediatamente disparó el debate público. Eran los primeros tiempos de la paleontología, con relativamente pocos fósiles, y aún menos científicos dedicados a su estudio. Las críticas a Darwin rápidamente apuntaron hacia la falta de formas fósiles intermedias entre los grupos, como había anticipado su teoría de la evolución. Si un grupo dio lugar a otro, como las ideas de Darwin sugerían, debería haber formas de transición. *Archaeopteryx* contribuyó a luchar contra esta objeción. Era un fósil intermedio porque poseía caracteres tanto de ave (plumas) como de reptil (esqueleto, dientes). El descubrimiento de *Archaeopteryx* desató el interés sobre la posibilidad de encontrar otros fósiles de aves antiguas que pudieran estrechar aún más el espacio entre los reptiles y las aves. Los reptiles tienen dientes, pero las aves modernas no. En algún punto entre ambos, las formas evolutivas intermedias desarrollaron un pico y perdieron los dientes. Por ello, un fósil de ave con dientes tendría gran importancia, y ayudaría a obtener detalles sobre esta transición evolutiva. O. C. Marsh, un paleontólogo americano de mediados del siglo XIX, descubrió justamente estas aves con dientes, aunque eran posteriores a *Archae-*



**FIGURA 1** Aves con dientes.

*Hesperornis* vivió hace 100 millones de años en mares interiores de Norteamérica. Aunque de tamaño grande (casi 1 m), sus características y su modo de vida se parecían probablemente a los modernos somormujos. Ese animal también retenía los dientes, una característica heredada de sus reptiles antecesores.

*opteryx* (Fig. 1). A pesar del significado de los descubrimientos de Marsh, los enemigos de la evolución en el Congreso de los EE.UU. protestaron por el uso del dinero de los contribuyentes en la búsqueda de fósiles de aves con dientes, que todos sabían que no existían (hasta que Marsh los descubrió, por supuesto). Actualmente, y al igual que en el siglo XIX, la ciencia es una característica predominante de nuestra cultura, que puede ser buena o mala. No obstante, la capacidad de penetración de la ciencia es un hecho moderno, que debe tratarse con precaución. La mayoría

de los políticos actuales no tienen una formación biológica o científica mejor que la de los políticos de la época de Marsh. Las facultades de Derecho y Economía siguen siendo la principal fuente de figuras públicas. Una fuerte formación en los negocios, pero débil en materias científicas convierte en sesgada o desequilibrada la preparación de las personas que rigen el destino de la ciencia en la sociedad. Ocasionalmente, *Archaeopteryx* vuelve a ser noticia. Recientemente, un astrónomo bien conocido, metido a paleontólogo, proclamó que los fósiles bávaros de *Archaeopteryx* eran una falsificación. A veces han aparecido fósiles falsificados, pero decididamente, *Archaeopteryx* no es uno de ellos. Por desgracia, las opiniones de este altivo astrónomo han arrojado dudas inmerecidas sobre estos fósiles. Aunque los medios de comunicación recogieron y difundieron profusamente los rumores prematuros sobre una posible falsificación, por el contrario no se hicieron eco igualmente de los resultados de una extensa reinvestigación que demostró la total falta de base de la pretendida falsificación. Por decirlo de manera caritativa, este astrónomo podría haber evitado a mucha gente una enorme pérdida de tiempo si simplemente hubiera hecho el esfuerzo de exponer sus ingenuas ideas a alguien familiarizado con el escollo en que tropezó. Permanezcamos atentos. *Archaeopteryx* parece tener su propia vida pública.

feros (Fig. 3.42). Conforme avanza la investigación en los sinápsidos se comprende mejor qué factores inmediatos de selección favorecieron los verdaderos cambios que eventualmente resultaron cruciales para la estructura y fisiología de los mamíferos. Hay dos grandes grupos de sinápsidos: los **pelicosaurios** (reptiles con «velas dorsales») y los **terápsidos** (reptiles mamíferoides) (Fig. 3.43).

### **Pelicosaurios**

Aparecen en el Cámbrico medio a partir de los cotilisauros, y pronto despliegan una gran radiación durante el Pérmico temprano, llegando a constituir la mitad de los géneros de amniotas de la época. Algunos, como *Edaphosaurus*, eran herbívoros; sin embargo, la mayoría fueron carnívoros y se alimentaban de peces y anfibios acuáticos. Las distintas especies de pelicosaurios difieren en tamaño, pero sus diseños no son muy diferentes, quizás debido a su tipo de vida especializado. La especialización más notable de varias especies es una amplia «vela» en la espalda, que consistía en un extenso repliegue de

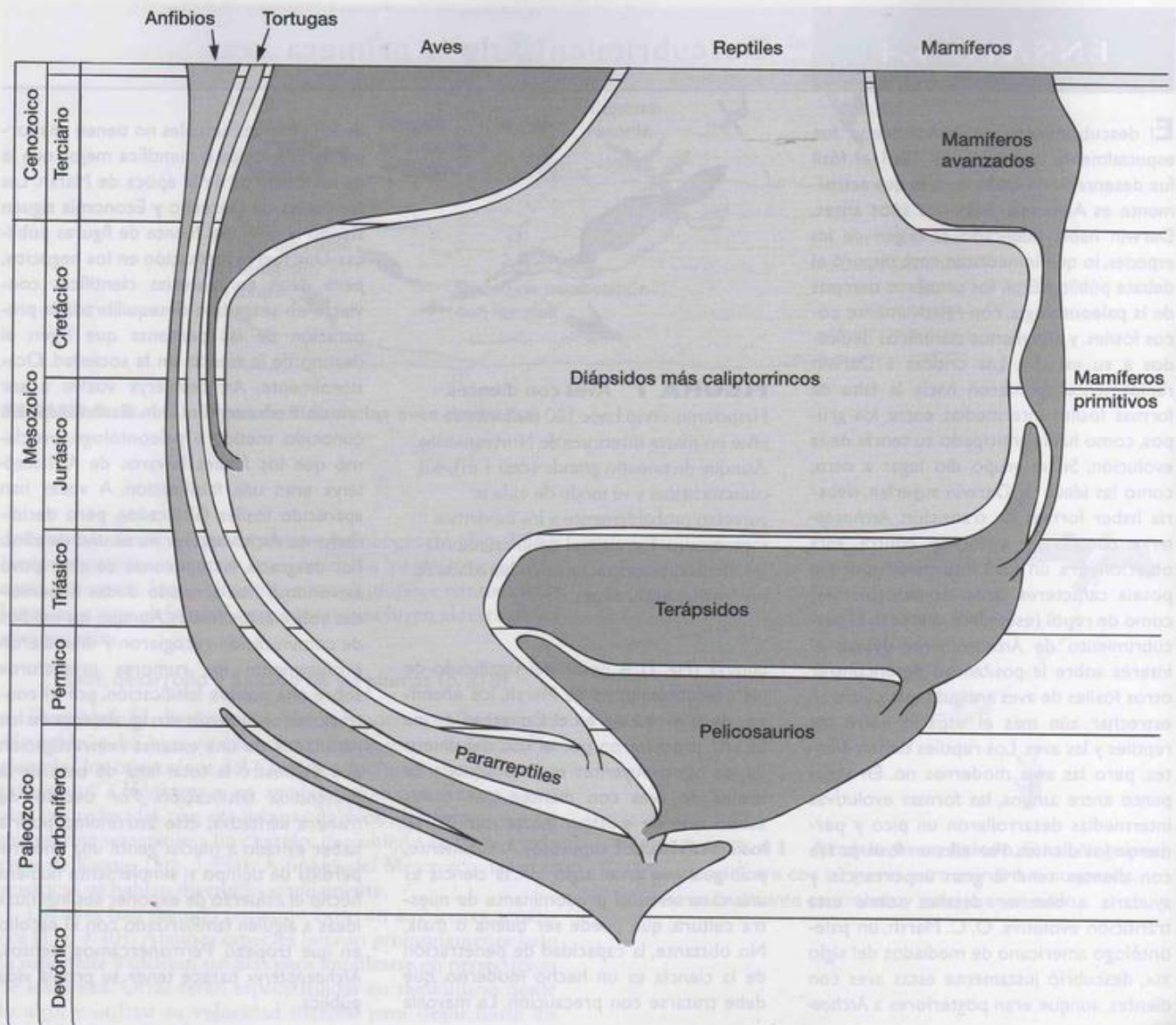
piel sujeto internamente por una fila de espinas neurales fijas, procedentes de vértebras sucesivas (Fig. 3.44a,b). Si la vela tuviera brillantes colores en vida, podría haberse utilizado en exhibiciones de cortejo o de intimidación ante rivales, como las elaboradas ornamentaciones de las aves actuales. La vela también podría haber sido un colector solar. Expuesta al sol, la sangre circulante por la vela se calentaría antes de distribuirse por el cuerpo.

De forma bastante repentina, los pelicosaurios disminuyeron en número y se extinguieron a finales del Pérmico. Los terápsidos evolucionaron a partir de ellos, y los sustituyeron durante un tiempo como vertebrados terrestres dominantes.

### **Terápsidos**

Aparecieron a principios del Pérmico y prosperaron durante el Triásico, un período con un clima relativamente benigno. Aparentemente explotaron hábitats terrestres con mayor intensidad que sus antecesores pelicosaurios; en consecuencia, presentan mayor variedad de diseños corporales; sin embargo,





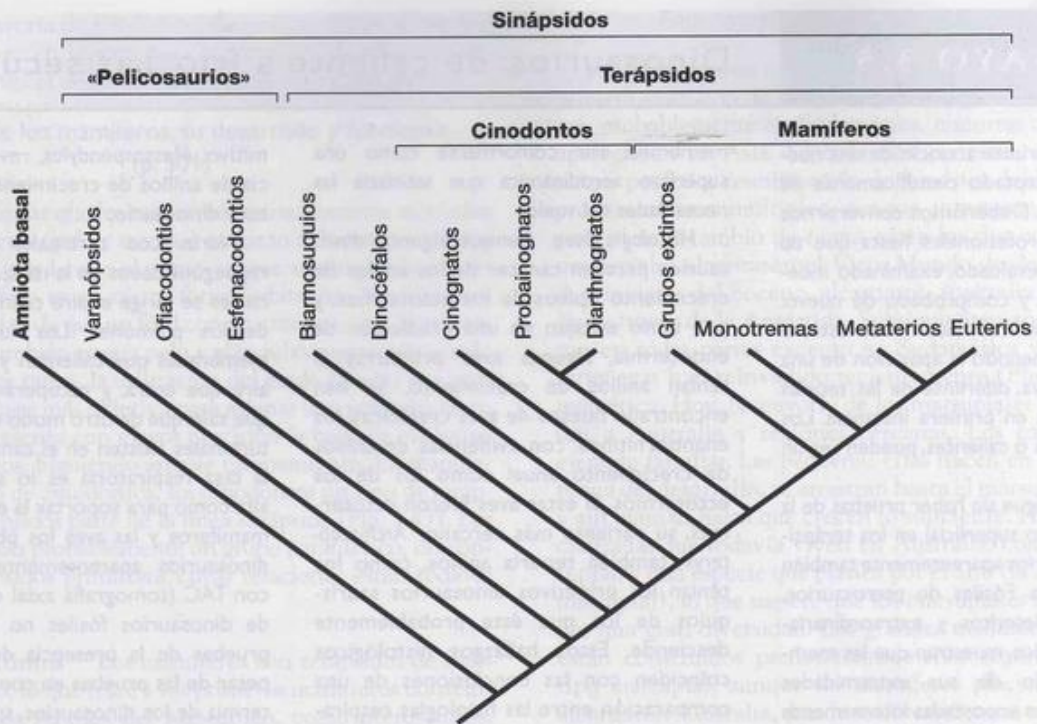
**FIGURA 3.42** Diversidad relativa de los vertebrados terrestres. El tiempo geológico se representa en el eje vertical, y la diversidad de los vertebrados en el horizontal. Los sinápsidos y los mamíferos que surgieron de ellos están sombreados de oscuro. Nótese la diversidad de los reptiles terápsidos que repentinamente cedieron lugar a los reptiles diápsidos durante la mitad del Mesozoico.

algunas tendencias de los terápsidos eran conservadoras. Su posición era cuadrúpeda, y sus patas tenían cinco dedos, pero la postura de sus extremidades no era tan «despatarrada», situándolas directamente bajo el peso del cuerpo (Fig. 3.45a,b). Esto refleja un modo de locomoción más eficaz y activo. Los dientes se diferenciaron en distintos tipos, quizás con funciones masticatorias especializadas. El cráneo, principalmente la mandíbula, se simplifica. Algunos terápsidos herbívoros se especializaron en alimentarse de raíces, otros hozaban y otros pastaban. La selección de una locomoción terrestre más eficaz y de especializaciones alimentarias produjo una gran diversidad en los terápsidos (Fig. 3.42). Incluso hay pruebas de la histolo-

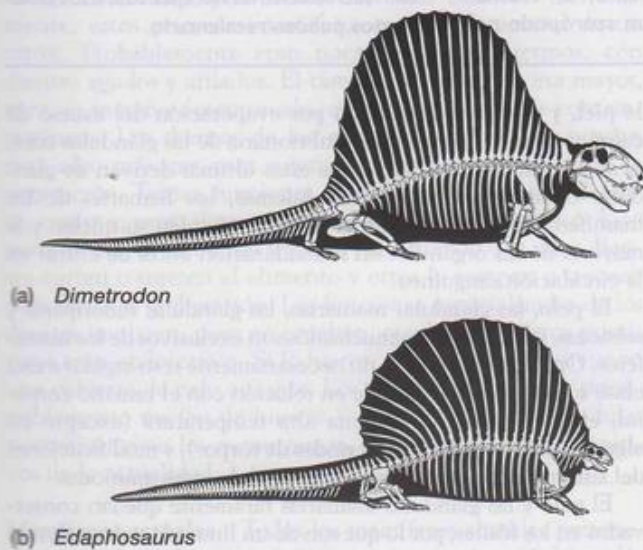
gía ósea y de la distribución latitudinal que indican que los terápsidos se hacían endotermos a la vez que sus contemporáneos los arcosaurios (aves).

**Cinodontos** Un grupo de terápsidos de especial éxito fueron los cinodontos. Algunos eran herbívoros, y unas pocas especies incluso tenían un pico córneo en vez de dientes, pero la mayoría eran carnívoros. Aparecieron a finales del Pérmico, y fueron los carnívoros terrestres dominantes al principio del Triásico, hasta que fueron sustituidos en gran parte por los saurópsidos terrestres al final de este período. Los cinodontos tenían dientes especializados en despedazar, junto con mejillas musculosas





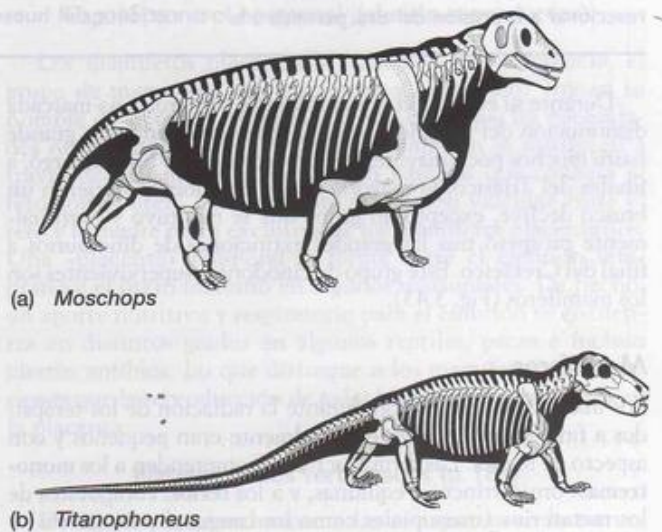
**FIGURA 3.43** Relaciones filogenéticas de los sinápsidos.



**FIGURA 3.44** Pelicosaurios. (a) *Dimetrodon*, un depredador; alcanzaba los 3 m de largo (Pérmico inferior de Texas). (b) *Edaphosaurus*, un herbívoro de finales del Carbonífero y principio del Pérmico, tenía unos 3 m de largo.

Según Romer.

que mantenían el alimento entre las filas de dientes durante la masticación. Los huesos temporales y los músculos del cráneo cambiaron sustancialmente durante su evolución, proporcionándoles sistemas mandibulares modificados y un oído especializado. Las extremidades se situaron directamente bajo el cuerpo, lo que contribuyó a una locomoción terrestre más fácil



**FIGURA 3.45** Terápsidos. (a) *Moschops*, de unos 5 m de longitud. (b) *Titanophoneus*, de unos 2 m.

(a) Según Gregory; (b) según Orlov.

y eficaz. Además, parece que tenían grandes turbinas en la nariz, es decir, delgadas placas de hueso, plegadas y enrolladas, que calientan y humidifican el aire entrante, además de llevar el epitelio olfativo. Estos caracteres sugieren que los cinodontos estaban experimentando modos de vida activos basados en un metabolismo endotermo.



Raramente el primer anuncio de una nueva prueba es aceptado científicamente de forma inmediata. Deberíamos convertirnos en escépticos profesionales hasta que tal prueba se haya evaluado, examinado independientemente y comprobado de nuevo. Cuando los científicos hacen todo esto, el resultado es a menudo la aparición de una nueva perspectiva, diferente de las teorías que nos guiaron en primera instancia. Los dinosaurios, fríos o calientes, pueden ser un ejemplo.

**Aislamiento.** Sigue sin haber pruebas de la existencia de pelo superficial en los terápsidos; los pterosaurios aparentemente también carecían de pelo. Fósiles de pterosaurios, recientemente descritos y extraordinariamente conservados, muestran que las membranas de vuelo de sus extremidades anteriores estaban soportadas internamente por una delicada red de tejido conjuntivo ordenado. En la superficie, esto producía un patrón de finas líneas en la piel, que ha sido confundido con «pelo». Esta red interna, al reaccionar a la presión del aire, permitía a la

membrana alar conformarse como una superficie aerodinámica que satisfacía las necesidades del vuelo.

**Histología ósea.** Aunque algunos dinosaurios parecen carecer de los anillos de crecimiento típicos de los ectotermos, y por tanto encajan en una predicción de endotermia, algunas aves primitivas sí tenían anillos de crecimiento. Se han encontrado huesos de aves cretácicas, los enantiornitinos, con evidencias de anillos de crecimiento anual como los de los ectotermos. Si estas aves fueron ectotermas, su pariente más cercano, *Archaeopteryx*, también tendría anillos, como los tenían los primitivos dinosaurios sauríquios de los que éste probablemente descende. Estos hallazgos histológicos coinciden con las conclusiones de una comparación entre las fisiologías respiratorias de las aves y mamíferos actuales, que sugieren que el vuelo puede haber aparecido antes que la endotermia en las aves cretácicas. Finalmente, El examen reciente del hueso de un saurópodo pri-

mitivo, *Massospondylus*, reveló la existencia de anillos de crecimiento al menos en este dinosaurio.

**Nariz.** Los turbinales son delgados repliegues óseos en la nariz, a través de los cuales se dirige el aire cuando entra y sale de los pulmones. Los turbinales llevan membranas que calientan y humedecen el aire que entra, y recuperan agua del aire que sale, que de otro modo se perdería. Los turbinales existen en el canal nasal cuando la tasa respiratoria es lo suficientemente alta como para soportar la endotermia. Los mamíferos y las aves los poseen, pero los dinosaurios aparentemente no. Estudios con TAC (tomografía axial computarizada) de dinosaurios fósiles no han mostrado pruebas de la presencia de turbinales. A pesar de las pruebas en contra de la endotermia de los dinosaurios, sus tasas de crecimiento eran muy altas, semejantes a las de los ectotermos. Y parecían estar diseñados para una vida activa. El debate no se ha enfriado todavía; las herejías sobre los dinosaurios pueden recalentarlo.

Durante su evolución, los cinodontos sufrieron una marcada disminución del tamaño corporal, desde el de un perro grande hasta muchos poco mayores que una comadreja. Sin embargo, a finales del Triásico, la mayoría de los cinodontos sufrieron un brusco declive, excepto un grupo que se mantuvo y eventualmente prosperó tras las grandes extinciones de dinosaurios a final del Cretácico. Este grupo de cinodontos supervivientes son los mamíferos (Fig. 3.43).

### Mamíferos

Los mamíferos aparecieron durante la radiación de los terápsidos a finales del Triásico, e inicialmente eran pequeños y con aspecto de roedor. Las formas actuales comprenden a los **monotremas**: ornitorrincos y equidnas, y a los **terios**, compuestos de los **metaterios** (marsupiales como los canguros y zarigüeyas) y los **euterios** (mamíferos placentarios).

**Características de los mamíferos** Los dos caracteres primarios que definen a los mamíferos actuales son el pelo y las glándulas mamarias. En general, los mamíferos son animales endotermos con pelo que se nutren tras el nacimiento con leche secretada por sus madres. Todos tienen pelo, aunque en las ballenas, los armadillos y algunos otros está reducido considerablemente. Un grueso **pelaje** aísla el cuerpo, manteniendo el calor. El pelo también tiene una función sensorial. La base de los pelos sensoriales estimula los nervios asociados cuando el pelo se mueve. Los «bigotes» de la cara de los carnívoros y los roedores son largos pelos sensoriales especializados llamados **vibrisas**.

Las glándulas sebáceas y sudoríparas de la piel de los mamíferos están asociadas con el pelo. Sus secreciones acondicionan

la piel, y permiten la pérdida por evaporación del exceso de calor corporal. La semejanza embrionaria de las glándulas cutáneas y las mamarias sugiere que estas últimas derivan de glándulas cutáneas especializadas. Además, los hematíes de los mamíferos, que transportan el oxígeno, pierden su núcleo y la mayoría de sus orgánulos en su maduración antes de entrar en la circulación sanguínea.

El pelo, las glándulas mamarias, las glándulas sudoríparas y sebáceas, y los hematíes anucleados son exclusivos de los mamíferos. Otras características no necesariamente restringidas a esta clase son un encéfalo grande en relación con el tamaño corporal, el mantenimiento de una alta temperatura (excepto en algunos jóvenes y durante períodos de torpor), y modificaciones del sistema circulatorio con respecto al de otros amniotas.

El pelo y las glándulas mamarias raramente quedan conservados en los fósiles, por lo que son de un limitado valor práctico al estudiar la evolución temprana de los mamíferos. Como alternativa, los fósiles de mamíferos exhiben tres caracteres esqueléticos distintivos. El primero es una cadena de tres pequeños huesos en el oído medio que transmiten el sonido desde la membrana timpánica hasta el aparato sensorial del oído interno. Los reptiles tienen sólo uno o a veces dos huesos en el oído medio, pero nunca tres. Segundo, la mandíbula inferior de los mamíferos está formada únicamente por el dentario, un solo hueso a diferencia de los varios huesos que componen la mandíbula de los reptiles. La tercera característica esquelética es una articulación entre los huesos dentario y escamoso en la mandíbula. En los reptiles la articulación mandibular está formada por otros huesos. A veces ni siquiera estas tres características están presentes en los fósiles, por lo que los paleontólogos recurren a menudo a otros rasgos, como la estructura de los dientes. Por



ejemplo, la mayoría de los dientes de los mamíferos se sustituyen sólo una vez en la vida, no continuamente, y la oclusión dentaria se controla de forma más precisa que en los reptiles.

#### Dientes de los mamíferos, su desarrollo y funciones (p. 501)

Hay que resaltar que los rasgos más estrechamente asociados con los mamíferos (pelo y mamas) no están a disposición de los paleontólogos; por lo que el punto en que se alcanza la condición de mamífero es en cierta forma arbitrario. No podemos tener la seguridad de que un fósil con un cráneo o una dentición de mamífero también poseía pelo y glándulas mamarias cuando estaba vivo. Por tanto, la utilización del grado (clado) nos proporciona una base más objetiva para asignar una posición taxonómica, y representa con mayor precisión la historia evolutiva de los mamíferos. Siguiendo así este razonamiento, los mamíferos son un tipo de cinodontos, los cinodontos un tipo de terápsidos y los terápsidos parte de la línea sinápsida (Fig. 3.43). Los pelicosaurios son probablemente un grupo parafilético, un conjunto de sinápsidos primitivos cuyas relaciones están todavía por dilucidar.

**Mamíferos extintos** Los mamíferos son terápsidos de finales del Triásico, lo que hace a los primeros mamíferos contemporáneos de los reptiles del Mesozoico, como pterosaurios, cocodrilos, tortugas y dinosaurios. Los mamíferos extintos comprenden varios grupos de nombres complicados: kuehneotéridos, haramiyoides, sinoconodontos, multituberculados y morganucodontos, por mencionar unos cuantos. Generalmente, estos primeros mamíferos tenían el tamaño de un ratón. Probablemente eran nocturnos y endotermos, con dientes agudos y afilados. El tamaño del encéfalo era mayor, para un tamaño determinado, que el de los reptiles contemporáneos. Los dientes de los mamíferos primitivos servían para algo más que para sujetar una presa o morder la vegetación. Tenían funciones especializadas: incisivos delante, caninos, premolares y molares a los lados de la boca. Esto permite una división del trabajo, permitiendo que unos dientes corten o sujeten el alimento y otros lo rompan o trocean para facilitar la digestión. Las funciones especializadas de los dientes implican, pero no prueban, que los mamíferos primitivos eran endotermos. Si lo fueron, probablemente tuvieron una cubierta de pelo aislante. Los primeros mamíferos presumiblemente nacían de huevos y se nutrían de las glándulas mamarias como los monotremas, los mamíferos más primitivos de la actualidad.

**Mamíferos actuales** Todos los mamíferos actuales pertenecen a uno de estos tres grupos: monotremas, marsupiales y placentarios (Fig. 3.46). Los marsupiales y euterios tienen sus antecesores en un grupo común de principios del Cretácico, por lo que se sitúan juntos en la subclase terios. Los monotremas se separaron pronto de los terios, probablemente a principios del Jurásico, y han seguido su propio camino desde entonces.

Las tres especies de monotremas vivos comprenden los ornitorrincos de Australia y las dos especies de equidnas de Australia y Nueva Guinea. Como los mamíferos terios, los monotremas tienen pelo, amamantan a sus crías y son endotermos. Sin embargo, a diferencia de otros mamíferos, los embriones de los monotremas se desarrollan en huevos con cáscara, una característica primitiva heredada de la condición amniota generalizada.

#### Embriología de los monotremas (p. 163)

Los monotremas probablemente surgieron en Australia. La primera aparición de los marsupiales se produjo en las Américas, probablemente en Sudamérica, mientras que los euterios aparecieron en Asia. La conexión terrestre, después separación y posterior reunificación de América del Norte y del Sur proporcionaron múltiples, aunque interrumpidas, ocasiones para el intercambio de fauna entre los dos continentes. Los marsupiales alcanzaron el Viejo Mundo desde Norteamérica. A principios del Eoceno, alcanzaron Australia desde Sudamérica a través de la Antártida. Subsiguientemente se extinguieron en todas partes excepto en Sudamérica y Australia. Las zarigüeyas han reinvasado recientemente (Pleistoceno) Norteamérica. Hoy, la mayoría de los marsupiales están restringidos a Australia y regiones cercanas. Los canguros son un ejemplo familiar. Las pequeñas crías nacen en una etapa temprana del desarrollo, se arrastran hasta el marsupio de la madre y allí maman hasta que crecen lo suficiente. Hay formas especializadas que todavía viven en Australia, como el topo marsupial, y una especie que planea por el aire (la ardilla voladora marsupial), lo que sugiere que los marsupiales tuvieron alguna vez una gran diversidad. Los grandes mamíferos de Australia están contruidos predominantemente según un diseño de tipo marsupial, aunque los mamíferos placentarios también alcanzaron Australia, donde se diversificaron en muchas, aunque menores, especies endémicas.

#### Marsupiales (Cap. 5, embriología;

#### Cap. 14, órganos reproductores;

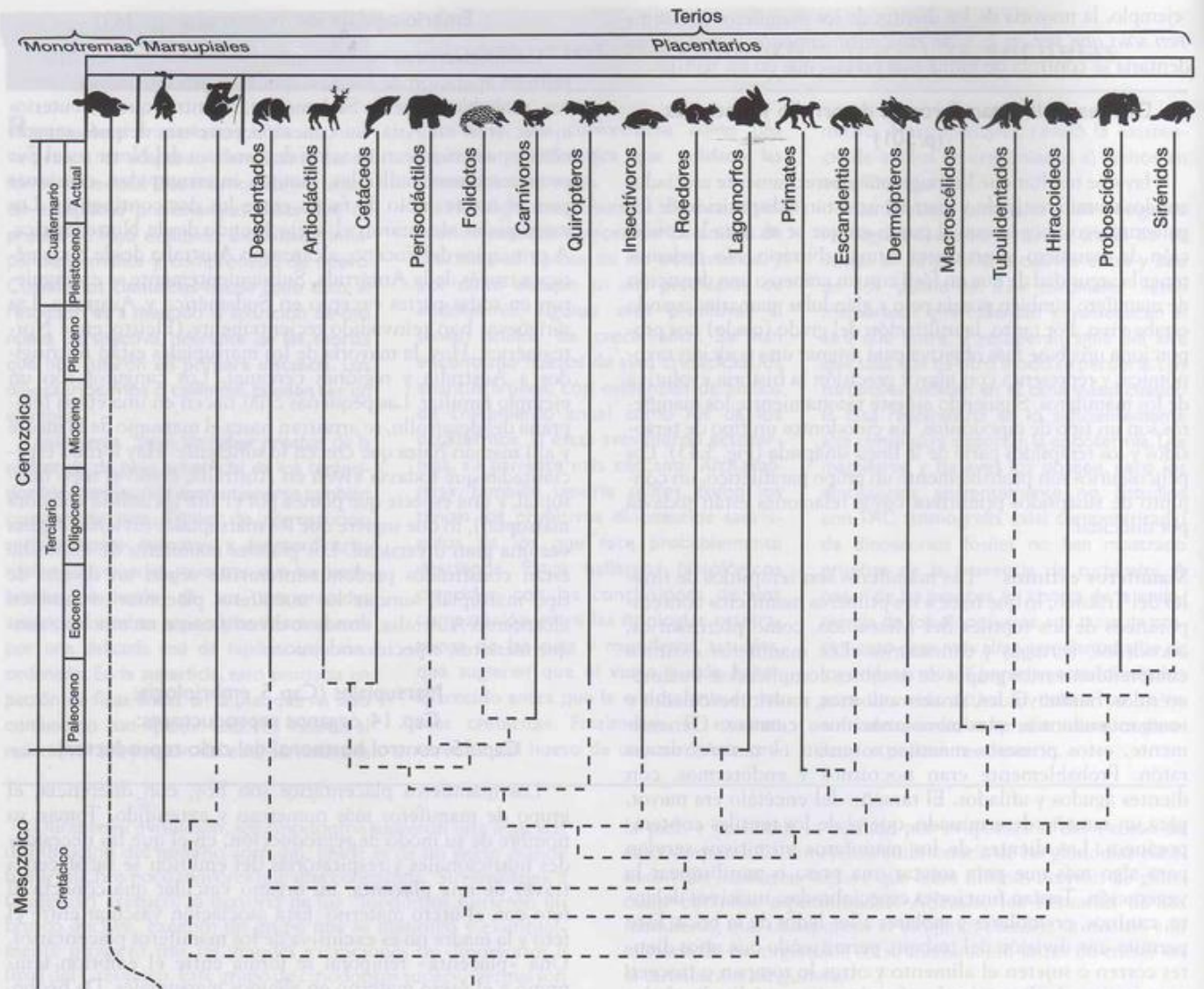
#### Cap. 15, control hormonal del ciclo reproductor)

Los mamíferos placentarios son hoy, con diferencia, el grupo de mamíferos más numeroso y extendido. Toman su nombre de su modo de reproducción, en el que las necesidades nutricionales y respiratorias del embrión se satisfacen a través de una **placenta**, un órgano vascular que conecta al feto con el útero materno. Esta asociación vascular entre el feto y la madre no es exclusiva de los mamíferos placentarios. Una «placenta» temporal se forma entre el embrión temprano y el útero materno en algunos marsupiales. De hecho, un aporte nutritivo y respiratorio para el embrión se encuentra en distintos grados en algunos reptiles, peces e incluso ciertos anfibios. Lo que distingue a los mamíferos placentarios es que la reproducción de todas las especies está basada en la placenta.

#### Placenta de los vertebrados (p. 188)

Debido fundamentalmente a las semejanzas en la estructura de los dientes (agudos), los topos y las musarañas, que pertenecen al orden **insectívoros**, fueron considerados como el grupo del que surgieron probablemente la mayoría de los restantes órdenes de placentarios. Sin embargo, análisis más recientes colocan a los **desdentados** (osos hormigueros) y los **folidotos** (pangolines) como los grupos más primitivos de placentarios actuales. Los murciélagos (**quirópteros**) son los únicos mamíferos con vuelo batido, aunque los mamíferos placentarios planeadores han aparecido tres veces: los lemures voladores (**dermópteros**) de Asia y, entre los roedores, las ardillas voladoras y las ardillas de cola escamosa. Hay dos grupos de placentarios totalmente acuáticos: los **cetáceos**, que comprenden a las ballenas con dientes (**odontocetos**) y las ballenas con barbas (**misticetos**), y los **sirenios**, constituidos por los manatíes.



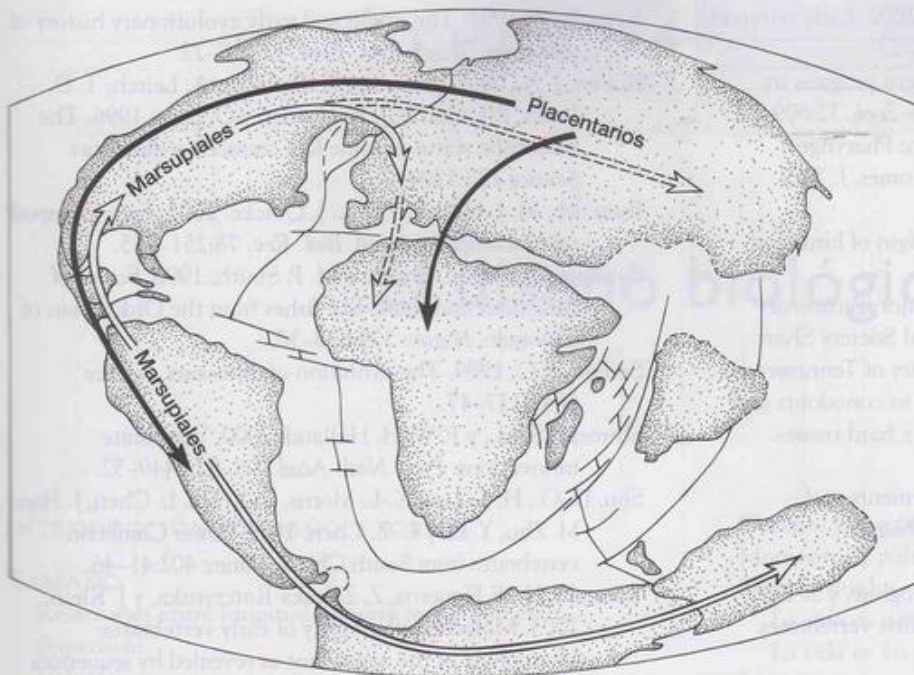


**FIGURA 3.46 Evolución de los mamíferos.** Los mamíferos primitivos evolucionaron a partir de los reptiles terápsidos, específicamente de los cinodontos. De estos mamíferos primitivos emanaron varios linajes independientes. Algunos se han extinguido (triconodontos, multituberculados, simetrodontos). Otros sobrevivieron, dando lugar a los grupos modernos: los prototerios (monotremas) y los terios (marsupiales y placentarios).

El término *ungulados* se refiere a los animales con pezuñas, que comprenden alrededor de un tercio de todos los géneros de mamíferos, actuales y extintos. Los ungulados comprenden los **perisodáctilos** (caballos) y los **artiodáctilos** (cerdos, camellos, vacas, ciervos, etc.) junto con los que a veces se denominan subungulados, que incluyen, de forma poco estricta, a los **proboscídeos** (elefantes), los **sirenios** (vacas marinas), los **cetáceos** (ballenas y delfines) y los **hiracoideos** (damanes). El rumen es una parte especializada del tracto digestivo, de la que toman el nombre los **rumiantes**, como las jirafas, los ciervos, las vacas, los bisontes, las ovejas, los antílopes y otros artiodáctilos. Dentro de los **carnívoros**, el término *fistípedos* se usa informalmente para los terrestres (gatos, perros, osos, mofetas), y *pinnípedos* para los semiacuáticos (focas y morsas).

Los **roedores** constituyen el mayor grupo de placentarios, y a menudo se dividen informalmente en **esciuromorfos** (semejantes a ardillas), **miomorfos** (ratones y similares) e **histicomorfos** (puercospines). Los **primates** pueden braccar de un árbol a otro (**braquiación**) o tuvieron antecesores que lo hicieron, y poseen dedos prensiles terminados en uñas. Los **primates inferiores**, o **prosimios**, comprenden los lemures, loris y tarseros. Los **primates superiores**, o **antropoides**, incluyen a los monos **catarrinos** (del Viejo Mundo), que carecen de cola prensil, y los **platirrininos** (del Nuevo Mundo). El nombre *mono* es un término general que no tiene definición taxonómica formal. El término *simio* se refiere generalmente a los miembros de los **póngidos** (orangutanes, gorilas y chimpancés), y la palabra **homínido** designa al hombre y a sus antecesores de la familia **homínidos**.





**FIGURA 3.47 Radiación de los terios.** Se muestra la posición de los continentes a finales del Mesozoico. Aunque actualmente la mayoría de los marsupiales viven en Australia, su centro de origen parece ser el Nuevo Mundo a finales del Cretácico. A partir de aquí se extendieron en dos direcciones. Durante el Eoceno, hacia Europa y el norte de África, aunque después se extinguieron en ambos continentes (flechas de trazos). La otra dirección fue a través de Sudamérica y la Antártida

Según Marshall.

El lugar de origen y las rutas de dispersión de los mamíferos terios son todavía objeto de debate, aunque el registro fósil conocido indica que los primeros marsupiales aparecieron en el Nuevo Mundo y los primeros placentarios en el Viejo a finales del Cretácico. La deriva continental estaba comenzando a romper los pocos y grandes continentes del Mesozoico en masas menores, separándolas unas de otras mediante océanos abiertos. El océano Atlántico ya existía, si bien era pequeño, y la mayor parte de los continentes estaban aún en

contacto. El clima de finales del Cretácico era templado, incluso en las regiones polares. Durante esta época, los marsupiales se dispersaron por Asia, la Antártida y Australia, mientras los placentarios emigraron hacia África y Américas (Fig. 3.47). Conforme los continentes se fragmentaron aún más durante el Cenozoico, estos grupos de mamíferos quedaron en estado de semiaislamiento y constituyeron los grupos fundadores que evolucionaron subsecuentemente en los continentes que se estaban separando.

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Ahlberg, P. E., y A. R. Milner. 1994. The origin and early diversification of tetrapods. *Nature* 368:507–13.
- Aldridge, R. J., y M. A. Purnell. 1996. The conodont controversies. *Trends Ecol. Evol.* 11:463–68.
- Berman, D., S. S. Sumida, y R. E. Lombard. 1992. Reinterpretation of the temporal and occipital regions in *Diadectes* and the relationships of Diadectomorphs. *J. Paleont.* 66:481–99.
- Carroll, R. L. 1996. Revealing the patterns of macroevolution. *Nature* 381:19–20.
- Chatterjee, S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. *Phil. Trans. Royal Soc. (London)* 332:277–342.
- Chen, J.-Y., D.-Y. Huang, y C.-W. Li. 1999. An early Cambrian craniate-like chordate. *Nature* 402:518–22.
- Chinsamy, A., L. M. Chlappé, y P. Dodson. 1994. Growth rings in Mesozoic birds. *Nature* 368:196–97.
- Coates, M. I. 1996. The Devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik: Postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution. *Trans. Royal Soc. of Edinburgh* 87:363–421.
- Coates, M. I., y J. A. Clack. 1991. Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. *Nature* 352:234–36.
- Donoghue, P. C. J., P. L. Forey, y R. Aldridge. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biol. Rev.* 75:191–251.
- Feduccia, A. 1996. *The origin and evolution of birds*. Nueva York: Yale University Press.
- Janvier, P. 1999. Catching the first fish. *Nature* 402:21–22.
- . 2003. Vertebrate characters and the Cambrian vertebrates. *Comptes Rendus Palevol* 2:523–31.
- Jones, T. D., J. O. Farlow, J. A. Ruben, D. M. Henderson, y W. J. Hillenius. 2000. Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406:716–18.



- Laurin, M., M. Giron dot, y A. d. Ricqlès. 2000. Early tetrapod evolution. *Trends Ecol. Evol.* 15:118–23.
- Lombard, R. E., y S. S. Sumida. 1992. Recent progress in understanding early tetrapods. *Amer. Zool.* 32:609–22.
- Mallatt, J. 1984. Early vertebrate evolution: Pharyngeal structures and the origin of gnathostomes. *J. Zool. (London)* 204:169–81.
- Padian, K., y L. M. Chiappe. 1998. The origin of birds and their flight. *Sci. Amer.* 278:38–47.
- Prothero, D. R., y R. M. Schoch. 1996. Major features of vertebrate evolution. Paleontological Society Short Course Notes 7. Knoxville: University of Tennessee.
- Purnell, M. A. 1993. Feeding mechanisms in conodonts and the function of the earliest vertebrate hard tissues. *Geology* 21:375–77.
- . 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature* 374:798–800.
- Purnell, M. A., R. J. Aldridge, P. C. J. Donoghue, y S. E. Gabbott. 1995. Conodonts and the first vertebrates. *Endeavour* 19:20–27.
- Qiang, J., P. Currie, M. Norell, y J. Shu-An. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393:753–61.
- Reisz, R. R. 1997. The origin and early evolutionary history of amniotes. *Trends Ecol. Evol.* 12:218–22.
- Ruben, J. A., W. J. Hillenius, N. R. Geist, A. Leitch, T. D. Jones, P. J. Currie, J. R. Horner, y G. Espe. 1996. The metabolic status of some late cretaceous dinosaurs. *Science* 273:1204–7.
- Ruta, M., M. I. Coates, y D. L. J. Quicke. 2003. Early tetrapod relationships revisited. *Biol. Rev.* 78:251–345.
- Sansom, I. J., M. M. Smith, y M. P. Smith. 1996. Scales of thelodont and shark-like fishes from the Ordovician of Colorado. *Nature* 379:628–30.
- Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284:2137–47.
- Shimeld, S. M., y P. W. H. Holland. 2000. Vertebrate innovations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97:4449–52.
- Shu, D.-G., H.-L. Lou, X.-L. Morris, S.-X. Hu, L. Chen, J. Han, M. Zhu, Y. Li, y L.-Z. Chen. 1999. Lower Cambrian vertebrates from South China. *Nature* 402:41–46.
- Takezaki, N., F. Figueroa, Z. Zaleska-Rutczynska, y J. Klein. 2003. Molecular phylogeny of early vertebrates: Monophyly of the agnathans as revealed by sequences of 35 genes. *Mol. Biol. Evol.* 20:287–92.
- Zardoya, R., y A. Meyer. 2001. The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften* 88:193–220.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

- Subphylum Vertebrata
- Systematics and Characteristics of the Craniates
- Early Vertebrates
- Superclass Agnatha
- Class Myxini
- Class Cephalaspidomorphi
- Class Chondrichthyes
- Subclass Elasmobranchii
- Subclass Holocephali
- Class Osteichthyes
- Primitive Bony Fish

- Teleosts
- Class Amphibia
- Order Gymnophiona
- Order Caudata
- Order Salientia
- Class Reptilia
- Order Testudines
- Order Crocodylia
- Suborder Lacertilia
- Suborder Serpentes
- Order Sphenodontia
- Class Aves
- Class Mammalia

Otros sitios de interés:

<http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>



# El diseño biológico

## INTRODUCCIÓN: TAMAÑO Y FORMA

### TAMAÑO

- Relaciones entre longitud, superficie y volumen
- Superficie
- Volumen y masa

### FORMA

- Alometría
- Mallas de transformación

## SOBRE LAS CONSECUENCIAS DE TENER EL TAMAÑO ADECUADO

### BIOMECÁNICA

- Principios fundamentales
  - Magnitudes básicas: longitud, tiempo, fuerza y masa
  - Unidades
  - Magnitudes derivadas: velocidad y aceleración
  - Sistemas de referencia
  - Centro de masas
  - Vectores
- Leyes mecánicas básicas

### Cuerpos y fuerzas libres

### Momentos y palancas

### Tierra y fluidos

*La vida en tierra: gravedad*

*La vida en los fluidos*

### Máquinas

### Resistencia de materiales

*Peso*

*Diseño biológico y fallos biológicos*

### Respuesta tisular al estrés mecánico

*Respuesta del hueso*

## BIOFÍSICA Y OTROS PROCESOS FÍSICOS

### Difusión e intercambio

*Presiones y presiones parciales*

*Intercambio contracorriente, concurrente y de corrientes cruzadas*

### Óptica

*Percepción de la profundidad*

*Acomodación*

## RESUMEN

## Introducción: tamaño y forma

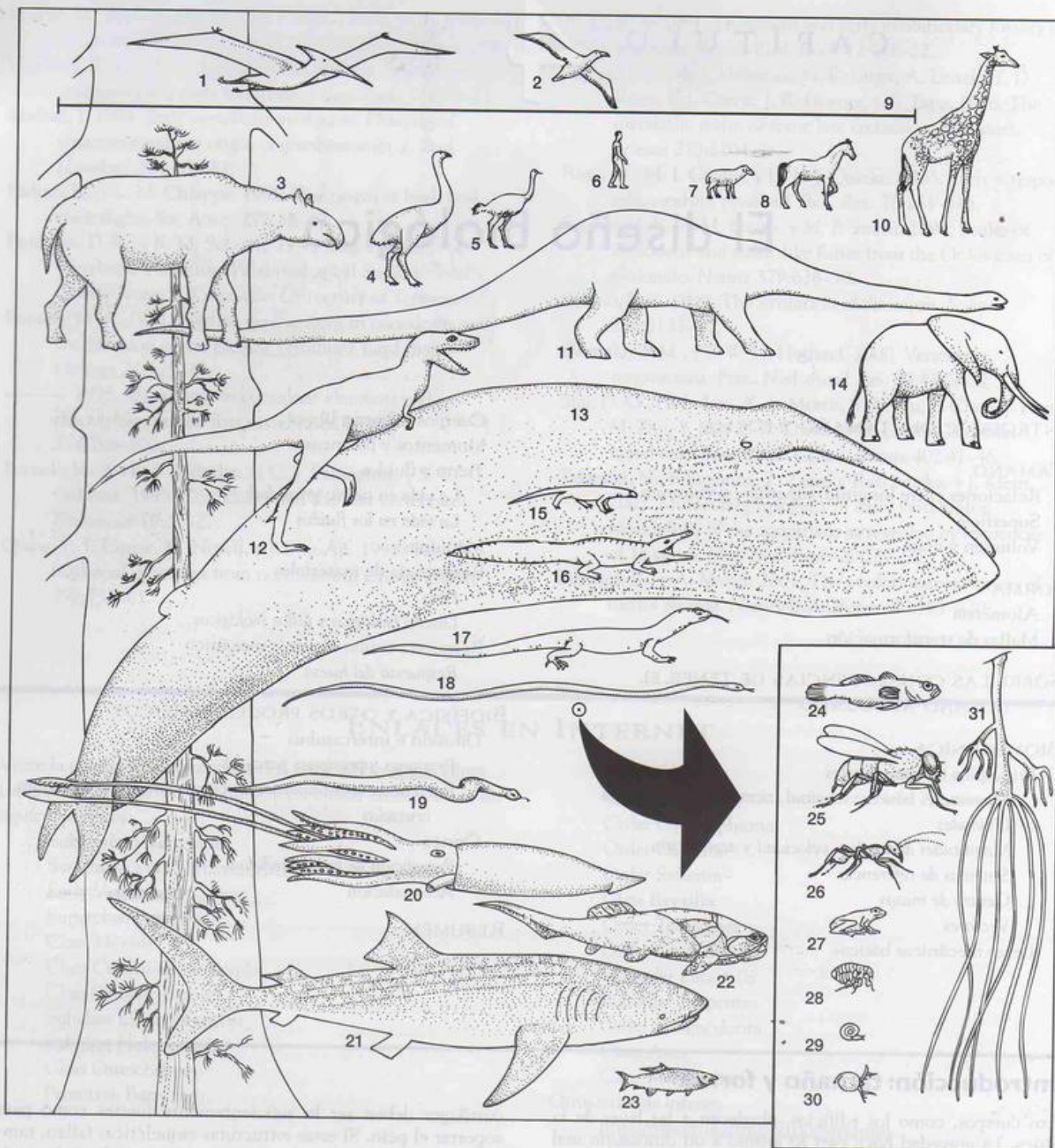
Los cuerpos, como los edificios, obedecen a las leyes de la física. La gravedad hace caer lo mismo a un dinosaurio mal diseñado que a un puente proyectado erróneamente. Los animales deben estar provistos de lo necesario para enfrentarse a sus necesidades biológicas. El largo cuello de una jirafa le da acceso a la vegetación de las copas; las uñas de los felinos sujetan sus presas; una gruesa piel protege al bisonte de los rigores del invierno. Para que los animales consigan comida, escapen de sus enemigos o puedan defenderse de climas duros, han evolucionado estructuras que les sirven para enfrentarse a estos desafíos para la supervivencia. Pero en el entorno de un animal hay más cosas que depredadores y presas, frío o calor. El diseño de un animal debe satisfacer exigencias físicas. La gravedad afecta a todas las estructuras a su alcance. Huesos y

cartílagos deben ser lo suficientemente fuertes como para soportar el peso. Si estas estructuras esqueléticas fallan, también lo hace el organismo, y su supervivencia peligrará. Los animales, quietos o en movimiento, están expuestos a fuerzas que sus sistemas estructurales deben soportar. Como dijo el biólogo británico J. B. S. Haldane,

«Es fácil demostrar que una liebre no puede ser tan grande como un hipopótamo, o una ballena tan pequeña como un arenque. Para cada tipo de animal hay un tamaño adecuado, y un gran cambio en el tamaño implica inevitablemente un cambio en la forma.»

(Haldane, 1956, p. 952)

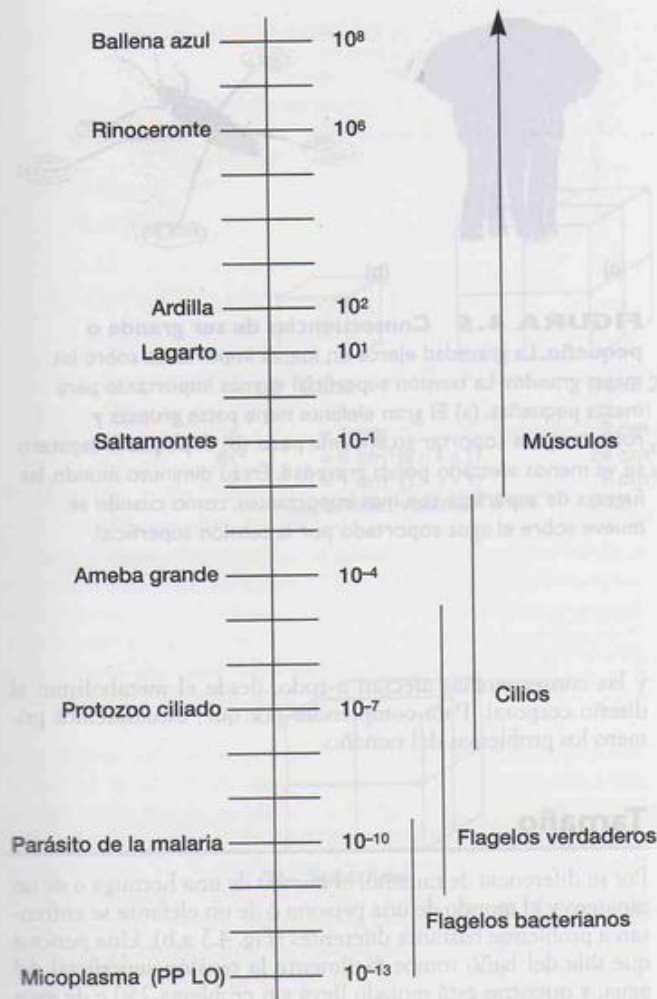




**FIGURA 4.1** El tamaño animal abarca muchos rangos de magnitud. El mayor animal es la ballena azul, y el menor vertebrado adulto una rana tropical. Todos los animales están representados a la misma escala y numerados como sigue: (1) el pterosaurio *Quetzalcoatlus* es el mayor reptil aéreo; (2) el albatros es la mayor ave voladora; (3) *Baluchitherium* es el mayor mamífero terrestre extinto; (4) *Aepyornis* es la mayor ave extinta; (5) avestruz; (6) una figura humana representada a escala mide unos dos metros; (7) oveja; (8) caballo; (9) esta línea marca la longitud de la tenia más larga hallada en el hombre; (10) la jirafa es el mamífero terrestre actual más alto; (11) *Diplodocus*; (12) *Tyrannosaurus*; (13) la ballena azul es el mayor animal vivo; (14) elefante africano; (15) el dragón de Komodo es el mayor lagarto actual; (16) el cocodrilo marino es el mayor reptil vivo; (17) el mayor lagarto extinto; (18) *Gigantophis* es la mayor serpiente extinta; (19) la pitón reticulada es la serpiente actual más larga; (20) *Architheuthis*, un calamar de las profundidades, es el mayor molusco vivo; (21) el tiburón ballena es el mayor pez conocido; (22) un artrodiro es el mayor placodermo; (23) un gran tarpón; (24) *Trimmatom nanus* es uno de los peces más pequeños; (25) mosca doméstica; (26) hormiga de tamaño medio; (27) esta rana tropical es el vertebrado más pequeño; (28) pulga; (29) el menor caracol terrestre; (30) *Daphnia*, una pulga de agua; (31) una hidra de agua dulce. La sección inferior de una sequoia gigante aparece al fondo, en la parte izquierda de la figura, al que se ha superpuesto un pino de unos 100 m.

Según H. G. Wells, J. S. Huxley, y G. P. Wells.





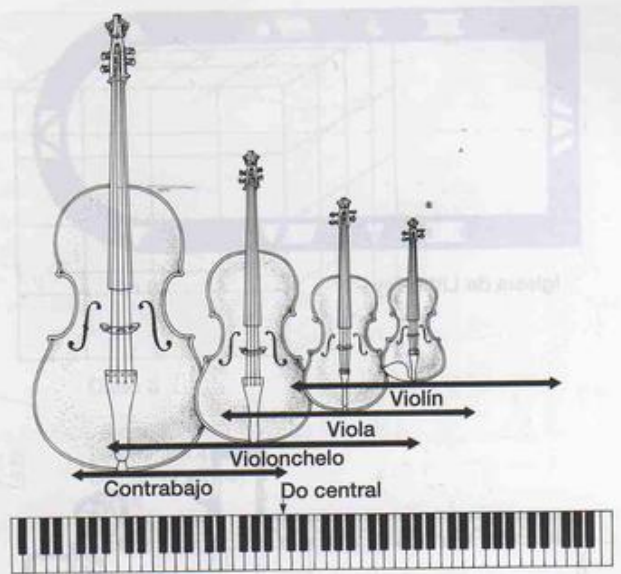
**FIGURA 4.2** Tamaño corporal y locomoción.

Las masas de los organismos vivos se muestran en una escala logarítmica. La ballena azul remata la escala. Micoplasma, un procarionte semejante a las bacterias, está en la base. El sistema locomotor va desde los flagelos bacterianos al músculo, con el aumento de tamaño. El tamaño impone limitaciones. Los cilios y los flagelos que mueven una pequeña masa resultan menos adecuados para la locomoción de masas mayores. El movimiento en los animales grandes está basado en los músculos.

Según McMahon y Bonner.

En este capítulo examinaremos cómo las estructuras construidas por el hombre y las que han evolucionado por selección natural tienen rasgos de diseño que responden a problemas planteados por fuerzas físicas básicas. Por ejemplo, los organismos vivos son de muy diversos tamaños (Fig. 4.1); sin embargo, no todos los diseños funcionan igualmente para todos ellos (Fig. 4.2).

Un saltamontes puede saltar más de cien veces su propia longitud. De vez en cuando, esto ha tentado a ciertas personas a proclamar que si fuésemos saltamontes podríamos saltar edificios de un solo brinco. La implicación es que los saltamontes poseen mecanismos especiales que no existen en el hombre.



**FIGURA 4.3** Influencia del tamaño en el funcionamiento. Los cuatro miembros de la familia del violín tienen formas semejantes, pero tamaños distintos. Las diferencias de tamaño por sí solas producen distintas resonancias y son responsables de diferencias en la ejecución. El contrabajo es grave, el violín agudo, y el violonchelo y la viola, de tamaños intermedios, producen frecuencias también intermedias.

Según McMahon y Bonner.

Ciertamente, los saltamontes tienen unas largas patas que les impulsan a grandes distancias. Pero la razón por la que los saltamontes y las personas tienen distinta capacidad de salto radica en el tamaño, no en la longitud de las patas. Si pudiéramos agrandar un saltamontes hasta nuestro tamaño, tampoco sería capaz de saltar cien veces la nueva longitud de su cuerpo, a pesar de sus largas patas. Las diferencias de tamaño necesariamente implican diferencias de funcionamiento y de diseño.

Para ilustrar esto, veamos dos ejemplos, uno del mundo de la música y otro de la arquitectura. Un pequeño violín, aunque con la misma forma que un contrabajo, tiene una caja de resonancia mucho menor; por tanto, su rango de frecuencias es más alto (Fig. 4.3). El contrabajo, más voluminoso, tiene un rango de frecuencias menor. Una catedral gótica, como es grande, encierra más espacio que una iglesia local de ladrillo. Las grandes catedrales incorporan sistemas para incrementar la superficie por la que puede pasar la luz e iluminar así a la congregación (Fig. 4.4). Las paredes posteriores y laterales de las catedrales están diseñadas con recintos salientes que los arquitectos llaman ábsides y transeptos. Las paredes laterales están perforadas por troneras, celosías y altos ventanales. En conjunto, ábsides, transeptos, celosías y ventanales permiten que entre más luz, compensando así el volumen interior, proporcionalmente mayor. Más tarde veremos en este capítulo cómo este principio se aplica también a los animales.

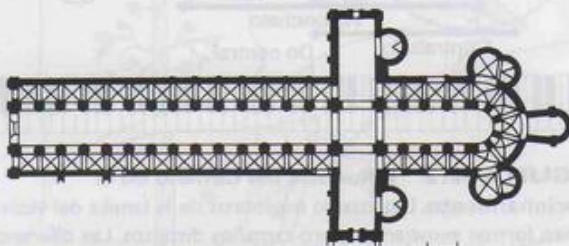
Los constructores de barcos recurren a menudo a maquetas a escala para probar modelos de cascos. Pero la maqueta,





Iglesia de Little Tey

10 m



Catedral de Norwich

10 m

**FIGURA 4.4** Influencia del tamaño en el diseño.

Las plantas de una pequeña iglesia medieval (arriba) y una gran catedral gótica (abajo) se han dibujado con la misma longitud. Pero la iglesia medieval tiene unos 16 metros de largo, y la catedral gótica unos 139. Como la catedral es más grande, encierra un espacio relativamente mayor. El transepto, las capillas y los ventanales geminados en las paredes laterales deben dejar entrar más luz para compensar el volumen e iluminar el interior.

*Para un tratamiento extenso de las consecuencias del tamaño en el diseño, véase Gould, 1977.*

al ser muchas veces menor que el buque que representa, responde de forma distinta a las fuerzas de las olas y de la superficie del agua en un tanque de pruebas. Por ello, una maqueta no reproduce con fiabilidad la actuación de un barco. Para compensar, los constructores de barcos minimizan las discrepancias de tamaño con un truco: utilizan velocidades menores para los modelos pequeños, de forma que mantienen las interacciones barco-oleaje en el mismo rango que las que un barco de tamaño real encontraría en el mar abierto.

El tamaño y la forma están ligados funcionalmente, dentro y fuera de la biología. El estudio del tamaño y sus consecuencias se denomina *escala*. Los mamíferos, desde las musarañas a los elefantes, comparten la misma arquitectura esquelética, los mismos órganos, las mismas rutas metabólicas y la misma temperatura corporal. Pero un elefante no es sencillamente una musaraña gigante. La escala requiere algo más que hacer las partes más grandes o más pequeñas. Al cambiar el tamaño corporal, las demandas de las distintas partes del organismo cambian desproporcionadamente. Incluso el metabolismo se incrementa con el tamaño. El consumo de oxígeno por kilogramo de masa corporal es mucho mayor en los cuerpos más pequeños. El tamaño y la forma están necesariamente ligados,



(a)



(b)

**FIGURA 4.5** Consecuencias de ser grande o pequeño. La gravedad ejerce una fuerza importante sobre las masas grandes. La tensión superficial es más importante para masas pequeñas. (a) El gran elefante tiene patas gruesas y robustas para soportar su enorme peso. (b) El pequeño zapatero se ve menos afectado por la gravedad. En su diminuto mundo, las fuerzas de superficie son más importantes, como cuando se mueve sobre el agua soportado por la tensión superficial.

y las consecuencias afectan a todo, desde el metabolismo al diseño corporal. Para comprender por qué, estudiaremos primero los problemas del tamaño.

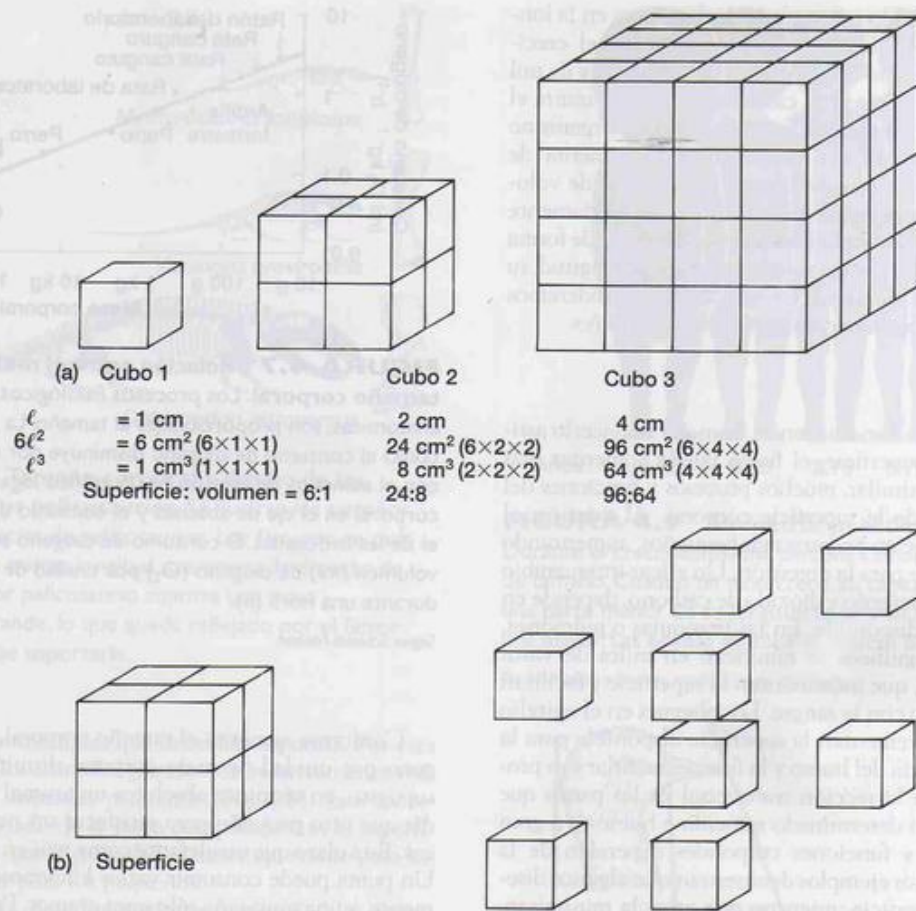
## Tamaño

Por su diferencia de tamaño, el mundo de una hormiga o de un zapatero y el mundo de una persona o de un elefante se enfrentan a problemas bastante diferentes (Fig. 4.5 a,b). Una persona que sale del baño rompe fácilmente la tensión superficial del agua, y mientras está mojado lleva sin problema 250 g de agua «colgando» del cuerpo. Sin embargo, si esa persona resbala en el baño se ve afectada por la fuerza de gravedad, con el riesgo de partirse un hueso. Para un hormiga, incluso la tensión superficial de una gota podría aprisionarla si no fuera por las propiedades de su exoesqueleto quitinoso, que repele el agua. Por otra parte, la gravedad no le plantea problemas. Una hormiga puede levantar 10 veces su propio peso, andar cabeza abajo por el techo sin esfuerzo o caer desde gran altura sin ningún riesgo. Generalmente, cuanto mayor es un animal, mayor es la importancia de la gravedad. Cuanto menor sea, más se verá afectado por las fuerzas superficiales. La razón de todo ello poco tiene que ver con la biología. Las consecuencias del tamaño se derivan de la geometría y de las relaciones entre longitud, superficie y volumen. Considerémoslas.

### Relaciones entre longitud, superficie y volumen

Si la forma permanece constante pero cambia el tamaño, las relaciones entre longitud, superficie, volumen y masa cambian. Por ejemplo, si duplicamos la longitud de un cubo y después lo volvemos a doblar, los cambios en superficie y volumen son proporcionalmente mayores (Fig. 4.6a). Así, si vamos duplicando varias veces la longitud, el largo de una arista se multiplica primero por 2, y luego por 4 cm, o por múltiplos de 2 y 4. Sin embargo, la superficie de las caras no es sencillamente el doble; el área se multiplica por 4 y 16. El volumen del cubo se incrementa todavía más rápido, por 8 y 64. La forma del cubo per-





**FIGURA 4.6** Longitud, superficie y volumen. (a) Incluso si la forma sigue siendo la misma, un aumento de tamaño cambia las proporciones entre longitud, superficie y volumen. La longitud de cada arista del cubo se cuadruplica desde el tamaño más pequeño al más grande. Los cubos 1, 2 y 3 tienen aristas de 1, 2 y 4 cm respectivamente. La longitud ( $l$ ) de una arista se incrementa en un factor de 2 al pasar del cubo 1 al 2 y del 2 al 3. La superficie se multiplica por 4 (22) cada vez que se duplica la longitud, y el volumen se incrementa en un factor de 8 (23). Un objeto grande tiene relativamente más volumen por unidad de superficie que un objeto pequeño de la misma forma. (b) Superficie. Al dividir un objeto en partes, la superficie expuesta aumenta. El cubo de la izquierda tiene una superficie de 24 cm<sup>2</sup>, pero cuando se divide en sus partes constituyentes, la superficie aumenta hasta 48 cm<sup>2</sup> (6 × 8 cm<sup>2</sup>). De igual forma, masticar la comida la rompe en muchos pedazos, y por ello expone más superficie a la acción enzimática en el tubo digestivo.

manece constante, pero porque, y sólo porque es más grande, el cubo mayor contiene relativamente más volumen por unidad de superficie que el cubo más pequeño. En otras palabras, el cubo mayor tiene relativamente menos superficie por unidad de volumen que el cubo más pequeño (Fig. 4.6b).

Ciertamente, no es ninguna sorpresa que el cubo grande tenga, en términos absolutos más superficie y más volumen totales que el cubo pequeño. Pero hay que fijarse en los cambios relativos entre el volumen y la superficie, y entre superficie y longitud. Éstos son consecuencia directa de los cambios de tamaño. Estos cambios relativos en superficie con relación al volumen tienen enormes consecuencias para el diseño de organismos o edificios. Por ello, un cambio de tamaño inevitablemente requiere de un cambio de diseño para mantener el funcionamiento general.

Expresado más formalmente, la superficie ( $S$ ) de un objeto aumenta en proporción a ( $\propto$ ) el cuadrado de sus dimensiones lineales ( $l$ ):

$$S \propto l^2.$$

Pero el volumen ( $V$ ) aumenta todavía más rápido, en proporción al cubo de sus dimensiones lineales ( $l$ ):

$$V \propto l^3.$$

Esta relación proporcional se mantiene para cualquier forma geométrica que aumente (o disminuya) de tamaño. Si agrandamos una esfera, por ejemplo, desde el tamaño de una canica hasta el de un balón de fútbol, su diámetro aumenta 10 veces, su superficie 10<sup>2</sup> ó 100 veces, y su volumen 10<sup>3</sup> ó 1000 veces. Cualquier objeto obedece a estas proporciones relativas impuestas

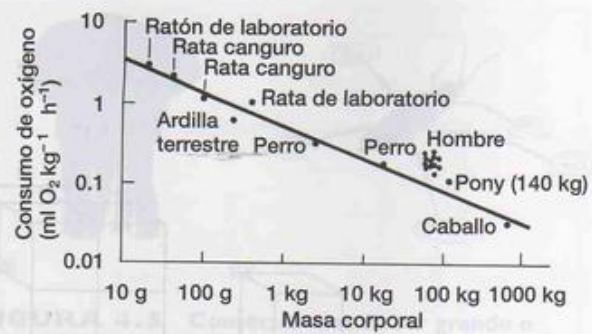


por su propia geometría. Un incremento de diez veces en la longitud de un organismo, como puede producirse en el crecimiento, supone un aumento de cien veces en superficie y de mil veces en su volumen si no existen cambios de forma durante el proceso. Es decir, para mantener su funcionalidad, un organismo tiene que presentar un diseño distinto cuando aumenta de tamaño, simplemente para acomodarse al incremento de volumen. En consecuencia, el mismo organismo es necesariamente diferente cuando es grande, y por ello debe ser diseñado de forma distinta para satisfacer las nuevas relaciones entre su longitud, su superficie y su volumen. Teniendo esto en cuenta, consideremos ahora la superficie y el volumen como factores de diseño.

## Superficie

Para encender un fuego con un tronco, lo mejor es hacerlo astillas. Al aumentar la superficie, el fuego puede comenzar más fácilmente. De forma similar, muchos procesos y funciones del organismo dependen de la superficie corporal. Al masticar el alimento, éste se rompe en pedazos más pequeños, aumentando la superficie disponible para la digestión. Un eficaz intercambio de gases, por ejemplo oxígeno y dióxido de carbono, depende en parte de la superficie disponible. En las branquias o pulmones, los grandes vasos sanguíneos se ramifican en miles de vasos menores, los capilares, que incrementan la superficie y facilitan el intercambio gaseoso con la sangre. Los pliegues en el epitelio del tubo digestivo incrementan la superficie disponible para la absorción. La resistencia del hueso y la fuerza muscular son proporcionales al área de la sección transversal de las partes que mueven o soportan un determinado músculo o hueso. Un gran número de procesos y funciones corporales dependen de la superficie relativa. Estos ejemplos demuestran que algunos diseños maximizan la superficie, mientras que otros la minimizan. Los órganos como pulmones, branquias, estómagos y vasos sanguíneos, que están adaptados para el intercambio de materiales tienen típicamente grandes superficies.

Debido a que, como hemos visto, la superficie y el volumen tienen proporciones diferentes, los procesos basados en superficies deben cambiar con un aumento de tamaño. Por ejemplo, en un pequeño organismo acuático, los cilios de la superficie baten coordinadamente para impulsar al animal. Conforme el animal se hace mayor, los cilios tienen que mover proporcionalmente más volumen, por lo que resultan un medio de locomoción menos eficaz. No es sorprendente que los grandes organismos acuáticos dependan de la potencia muscular en vez de la ciliar para la locomoción. Los sistemas respiratorio, circulatorio y digestivo dependen particularmente de la superficie para realizar las tareas metabólicas requeridas por la masa del animal. Los animales grandes deben tener grandes áreas digestivas que aseguren la superficie adecuada para la asimilación del alimento y así mantener la masa del organismo. Los grandes animales pueden compensar y mantener tasas de absorción adecuadas si el tracto digestivo aumenta su longitud y desarrolla pliegues y asas. La tasa de captación de oxígeno en los pulmones o las branquias, la difusión del oxígeno a los tejidos y la pérdida o ganancia de calor corporal son todos procesos corporales que dependen de la superficie implicada. Como dijo J. B. S. Haldane: «La anatomía comparada es fundamentalmente la historia del intento de aumentar la superficie en proporción al volumen» (Haldane, 1956, p. 954). Por tanto, no nos sorprenderemos cuando en próximos capítulos descubramos que los órganos y los organismos están diseñados para satisfacer las necesidades relativas al volumen en relación con la superficie.



**FIGURA 4.7** Relación entre el metabolismo y el tamaño corporal. Los procesos fisiológicos, como las partes anatómicas, son proporcionales al tamaño. La gráfica muestra cómo el consumo de oxígeno disminuye por unidad de masa con el aumento de tamaño. Es un gráfico logarítmico con la masa corporal en el eje de abscisas y el consumo de oxígeno en el de las ordenadas. El consumo de oxígeno se expresa como el volumen (ml) de oxígeno (O<sub>2</sub>) por unidad de masa corporal (kg) durante una hora (h).

Según Schmidt-Nielsen.

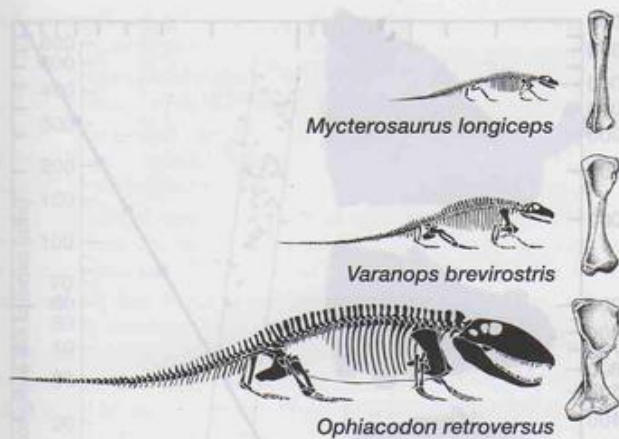
Conforme aumenta el tamaño corporal, el consumo de oxígeno por unidad de masa corporal disminuye (Fig. 4.7). Por supuesto, en términos absolutos un animal grande come más al día que otro pequeño para satisfacer sus necesidades metabólicas. Está claro que un elefante come más en un día que un ratón. Un puma puede consumir varios kilogramos de comida diariamente, y una musaraña sólo unos gramos. Pero en términos relativos, el metabolismo por gramo es menor en el animal más grande. Los pocos gramos que consume una musaraña al día pueden representar una cantidad equivalente a varias veces su peso; la ingesta diaria del puma es una pequeña parte de su masa corporal. Los animales pequeños funcionan con tasas metabólicas mayores; por tanto, deben consumir más oxígeno para satisfacer sus demandas energéticas y mantener los necesarios niveles de temperatura corporal. Esto se debe en parte a que la pérdida de calor es proporcional a la superficie, mientras que la generación de calor lo es al volumen. Un pequeño animal tiene más superficie con relación a su volumen que un animal grande. Si una musaraña se viera forzada a ralentizar su tasa metabólica a los niveles del hombre, necesitaría para mantener su calor corporal una piel aislante de 25 cm de grueso.

## Volumen y masa

Cuando un objeto aumenta su volumen, su masa se incrementa proporcionalmente. Como la masa corporal es directamente proporcional al volumen, ambas aumentan con el cubo de las dimensiones lineales de un cuerpo.

En los vertebrados terrestres, la masa del cuerpo es soportada por las extremidades, y la fuerza de éstas es proporcional al área de su sección transversal. Sin embargo, un cambio en el tamaño corporal produce un desajuste entre la masa del cuerpo y el área de la sección de la extremidad. Como hemos visto antes, la masa aumenta más deprisa que la superficie cuando se incrementa el tamaño. Un aumento de diez veces en el diámetro produce un incremento de masa de mil veces, pero sólo de cien veces en la superficie de la sección de la extremidad. Si la forma se mantiene invariable sin ajustes compensatorios, los huesos





**FIGURA 4.8** Tamaño corporal y diseño de las extremidades en los pelicosaurios. Se ilustran los tamaños relativos de tres especies de pelicosaurios. Los fémures de cada uno, dibujados con la misma longitud, aparecen a la derecha de cada especie. El mayor pelicosaurio soporta una masa relativamente más grande, lo que queda reflejado por el fémur más robusto, que debe soportarla.

cederían ante la enorme masa que deberían soportar. Por esta razón, los huesos de los animales grandes son relativamente más robustos que los de animales pequeños (Fig. 4.8). Este incremento desproporcionado de la masa comparada con la superficie es la razón por la que la gravedad es más importante para los animales grandes que para los pequeños.

Ya sea con violines, catedrales góticas o animales, las consecuencias de la geometría son las que mandan cuando se trata de tamaño. Los objetos de forma similar pero de distinto tamaño deben funcionar de manera diferente.

## Forma

Para mantenerse en equilibrio funcional, un animal debe tener un diseño que pueda alterarse cuando su longitud, su superficie y su masa crezcan a diferentes velocidades. Como resultado, un organismo debe tener distintas formas a diferentes edades (tamaños).

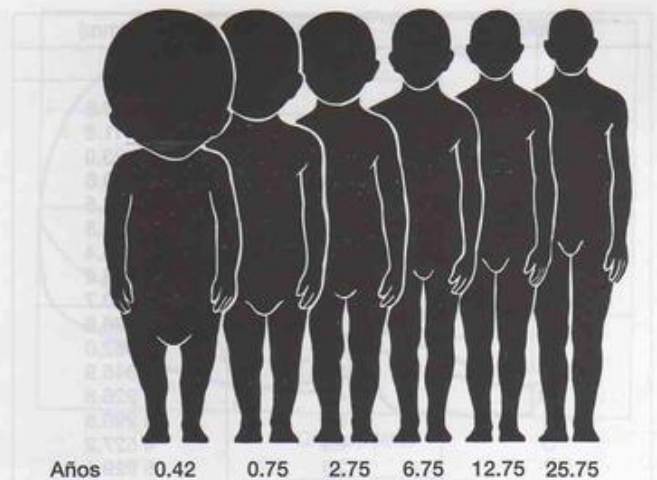
## Alometría

Cuando un animal joven crece, sus proporciones también pueden cambiar. Igualmente, las proporciones de los niños cambian al crecer; los niños no son simplemente adultos en miniatura. Este cambio de forma correlacionado con un cambio de tamaño se llama **alometría** (Fig. 4.9).

La alometría se basa en comparaciones, generalmente de distintas partes cuando un animal crece. Por ejemplo, durante el crecimiento, el pico de la aguja, un ave limfícola, incrementa su longitud más deprisa que la cabeza. El pico se hace relativamente largo comparado con el cráneo (Fig. 4.10). Generalmente, los tamaños relativos de dos partes  $x$  e  $y$  pueden expresarse relativamente en la ecuación alométrica

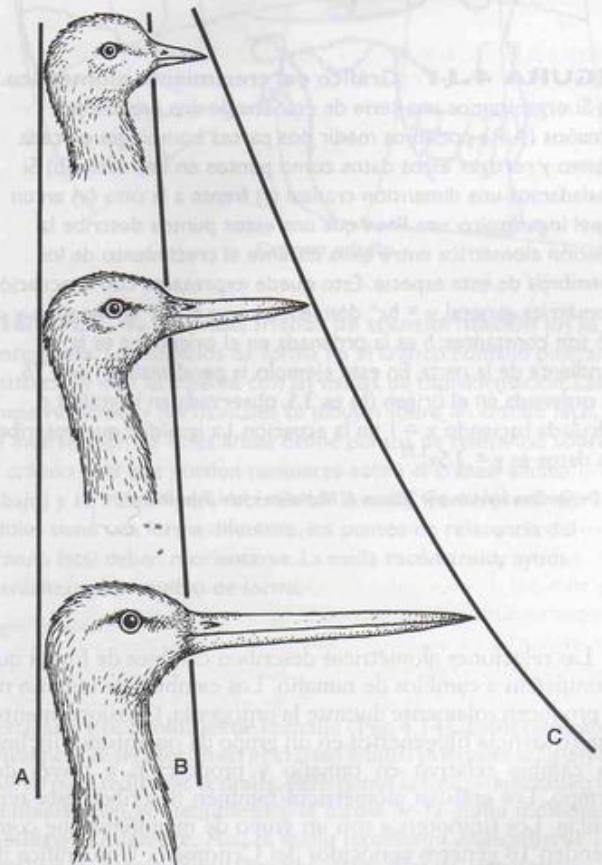
$$y = bx^a$$

donde  $b$  y  $a$  son constantes. Cuando la ecuación se transforma en un gráfico logarítmico, resulta una línea recta (Fig. 4.11a,b).



**FIGURA 4.9** Alometría en el desarrollo humano. Durante el crecimiento, una persona cambia de forma al igual que de tamaño. Cuando un niño crece, su cabeza constituye cada vez una parte menor de su longitud total, y su tronco y extremidades, una mayor. Las edades en años se indican bajo cada figura.

De McMahon y Banner; modificado de Medawar.



**FIGURA 4.10** Alometría en la cabeza de una aguja colinegra. Se compara la diferencia de crecimiento relativo entre la longitud del cráneo (líneas A y B) y la longitud del pico (líneas B y C). Véase cómo cuando crece la longitud del cráneo, el pico también crece, pero más deprisa. Como resultado, el pico es más corto que el cráneo en el pollo (arriba), pero más largo en el adulto (abajo).



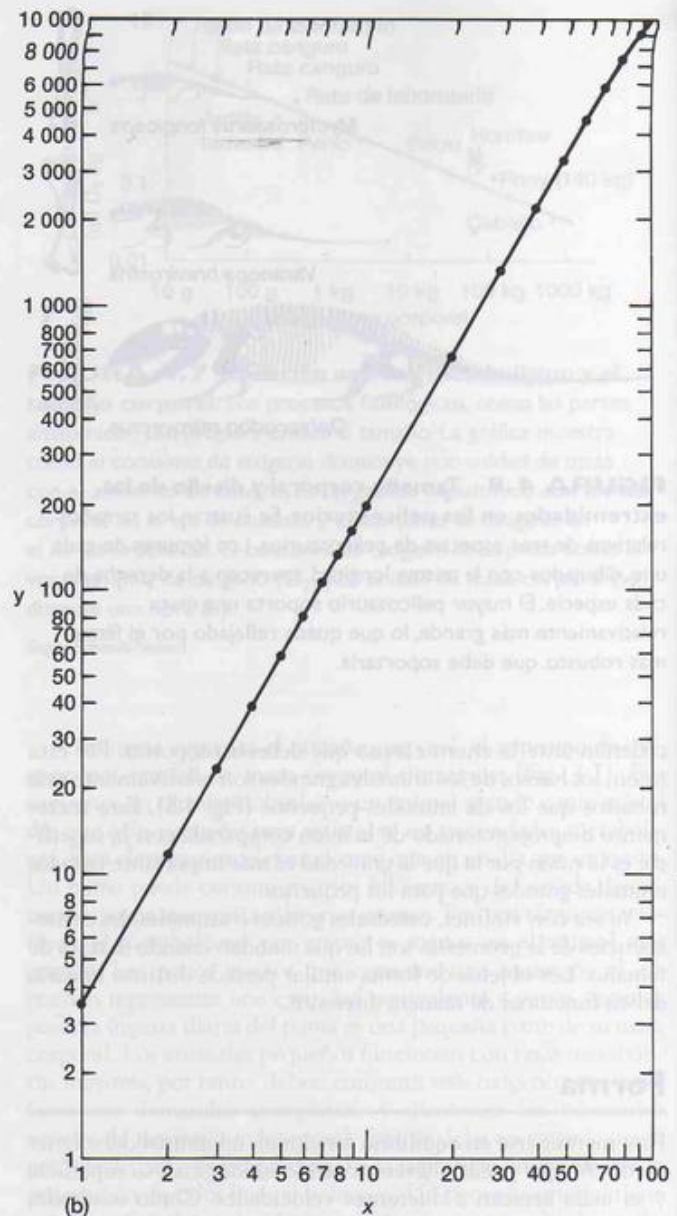
Ejemplar	Dimensiones del cráneo (mm)	
	x	y
A	1	3.5
B	2	11.8
C	3	23.9
D	4	39.6
E	5	58.5
F	6	80.5
G	7	105.4
H	8	133.0
I	9	163.7
J	10	196.8
K	20	662.0
L	30	1 345.9
M	40	2 226.8
N	50	3 290.5
O	60	4 527.2
P	70	5 929.1
Q	80	7 489.9
R	90	9 204.3

(a)

#### FIGURA 4.11 Gráfico del crecimiento alométrico.

(a) Si organizamos una serie de cráneos de una especie por tamaños (A-R), podemos medir dos partes homólogas en cada cráneo y recoger estos datos como puntos en una tabla. (b) Si trasladamos una dimensión craneal (y) frente a la otra (x) en un papel logarítmico, una línea que una estos puntos describe la relación alométrica entre ellos durante el crecimiento de los miembros de esta especie. Esto puede expresarse con la ecuación alométrica general,  $y = bx^a$ , donde x e y son el par de medidas y a y b son constantes; b es la ordenada en el origen y a es la pendiente de la recta. En este ejemplo, la pendiente (a) es 1.75. La ordenada en el origen (b) es 3.5, observada en la gráfica o calculada haciendo  $x = 1$  en la ecuación. La igualdad que describe los datos es  $y = 3.5x^{1.75}$ .

(a) De On Size and Life por Thomas A. McMahon y John Tyler Bonner.



Las relaciones alométricas describen cambios de forma que acompañan a cambios de tamaño. Los cambios de tamaño no se producen solamente durante la ontogenia. Ocasionalmente, una tendencia filogenética en un grupo de organismos incluye un cambio relativo en tamaño y proporción a través del tiempo. Los gráficos alométricos también describen esta tendencia. Los titanoterios son un grupo de mamíferos que comprenden 18 géneros conocidos del Cenozoico. Una gráfica de longitud del cráneo frente a altura del cuerno para cada especie muestra una relación alométrica (Fig. 4.12). En este ejemplo, descubrimos cambios evolutivos en la relación entre partes de varias especies.

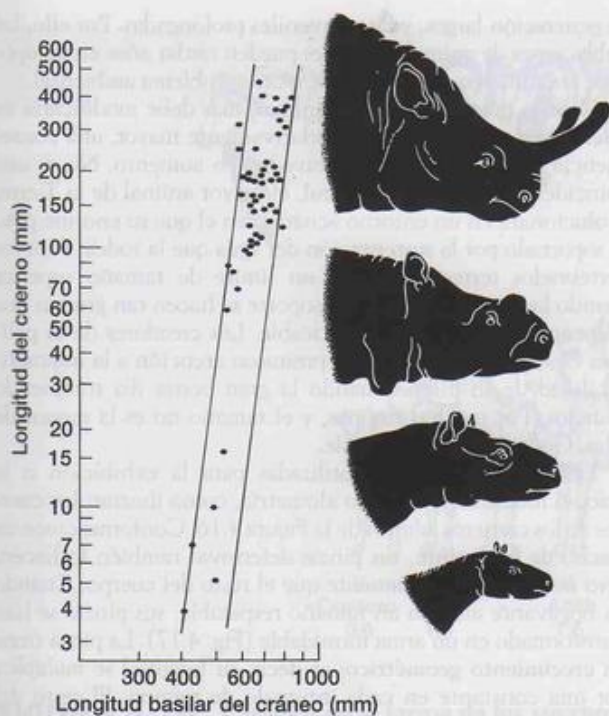
Comparada con una estructura de referencia, el rasgo en crecimiento puede mostrar una alometría positiva o negativa, según si crece más rápido (positiva) o más lento (negativa) que

la estructura de referencia. Por ejemplo, comparada con la longitud del cráneo, el pico de la aguja tiene alometría positiva. El término **isometría** describe un crecimiento en el que las proporciones permanecen constantes, y no se produce alometría positiva ni negativa. Los cubos de la Figura 4.6 ejemplifican la isometría, como las salamandras ilustradas en la Figura 4.13.

#### Mallas de transformación

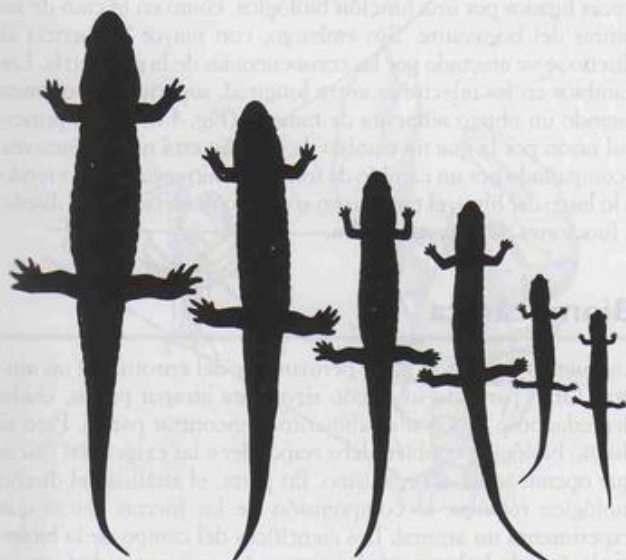
D'Arcy Thompson popularizó un sistema de mallas de transformación que expresa los cambios de forma. La técnica compara una estructura de referencia con una estructura derivada. Por ejemplo, si se toma como referencia el cráneo de un feto humano, se puede usar una malla de transformación rectilínea para definir puntos de referencia en la intersección de las líneas





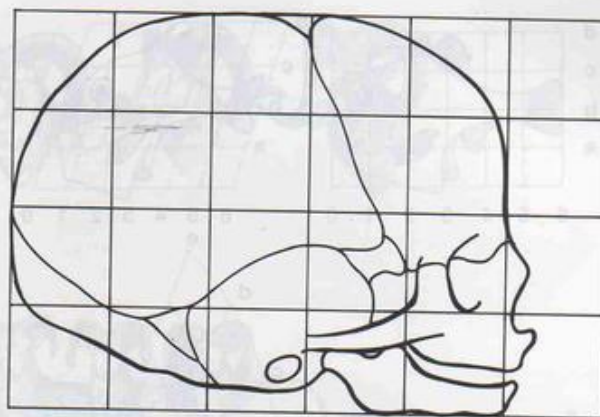
**FIGURA 4.12** Tendencias alométricas en filogenia. La longitud del cráneo y los cuernos de los titanoterios, una familia extinta de mamíferos, se han llevado a una gráfica. La longitud del cuerno aumenta alométricamente con el aumento de tamaño del cráneo en cada especie.

Según McMahon y Bonner.

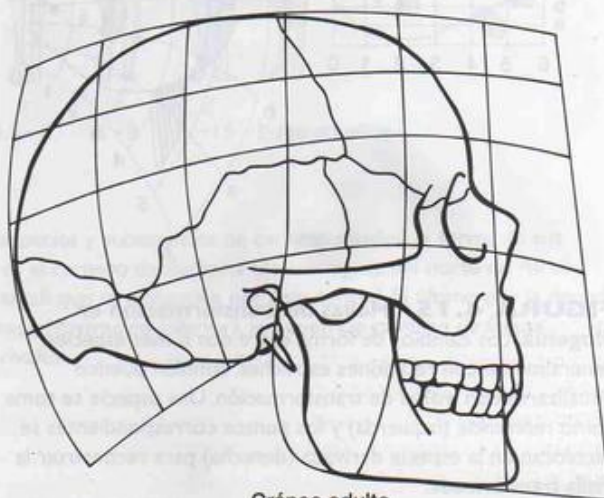


**FIGURA 4.13** Isometría. Estas seis especies de salamandras son de distintos tamaños; pero la más pequeña tiene la misma forma que la más grande, porque las proporciones corporales en este género (*Desmognathus*) permanecen casi constantes de una especie a otra.

Cedido amablemente por Samuel S. Sweet, UCSB.



Cráneo fetal



Cráneo adulto

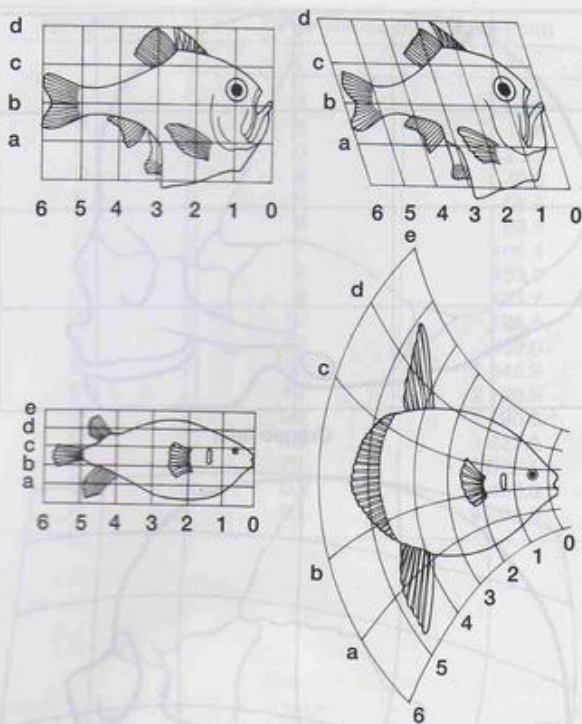
**FIGURA 4.14** Las mallas de transformación en la ontogenia. Los cambios de forma en el cráneo humano pueden visualizarse más fácilmente con las mallas de transformación. Las líneas verticales y horizontales se dibujan sobre un cráneo fetal. La intersección de estas líneas define puntos de referencia sobre el cráneo fetal que pueden resituarse sobre el cráneo adulto (abajo) y se utilizan para reconstruir la malla. Como el cráneo adulto tiene una forma diferente, los puntos de referencia del cráneo fetal deben reorientarse. La malla reconstruida ayuda a enfatizar este cambio de forma.

Según Thompson.

verticales y horizontales de la malla (Fig. 4.14). Estos puntos de referencia se recolocan en el cráneo adulto y después se unen de nuevo para redibujar la malla, pero como la forma del cráneo ha cambiado con el crecimiento, la forma de la malla redibujada también es diferente. Así, la malla representa gráficamente los cambios de forma. Similarmente, las mallas de transformación pueden utilizarse para enfatizar gráficamente las diferencias filogenéticas de forma entre las especies, como en los peces de la Figura 4.15.

Las mallas de transformación y las ecuaciones alométricas no explican los cambios de forma, sólo los describen. Sin embargo, al describir los cambios en las proporciones, enfocan nuestra atención sobre lo unidos que están la forma y el tamaño.





**FIGURA 4.15** Mallas de transformación en filogenia. Los cambios de forma entre dos o más especies, generalmente con relaciones estrechas, también pueden visualizarse con mallas de transformación. Una especie se toma como referencia (izquierda) y los puntos correspondientes se recolocan en la especie derivada (derecha) para reconstruir la malla transformada.

Modificado por Thompson.

## Sobre las consecuencias de tener el tamaño adecuado

Los animales, grandes o pequeños, disfrutan de distintas ventajas debidas a su tamaño. Cuanto mayor sea un animal, menos serán los depredadores que supongan una amenaza. Los rinocerontes y elefantes adultos son simplemente demasiado grandes para lo que podrían manejar los posibles depredadores. El gran tamaño también es ventajoso en las especies en las que la agresión física entre los machos en competencia es parte del comportamiento reproductor. Por otra parte, el pequeño tamaño también tiene sus ventajas. En los cambiantes ambientes que padecen sequías temporales, la escasa hierba que puede quedar puede sustentar a unos cuantos roedores pequeños. Como son pequeños, necesitan solamente unos puñados de alimento para que les podamos ver merodear por los alrededores. Cuando se acaba la sequía y vuelve a haber alimento abundante, los roedores supervivientes, con sus cortos tiempos de reproducción, responden en seguida y la población se recupera. Por el contrario, un animal grande necesita grandes cantidades de alimento de forma regular. Durante una sequía, un animal grande debe emigrar o morir. Típicamente, los animales grandes tienen tiempos

de generación largos, y fases juveniles prolongadas. Por ello, las poblaciones de animales grandes pueden tardar años en recuperarse tras una sequía importante u otro problema ambiental.

Cuanto más grande es un animal, más debe modificarse su diseño para soportar su peso, relativamente mayor, una consecuencia de los efectos de la gravedad en aumento. No es una coincidencia que la ballena azul, el mayor animal de la Tierra, evolucionara en un entorno acuático en el que su enorme peso es soportado por la sustentación del agua que la rodea. Para los vertebrados terrestres, existe un límite de tamaño superior cuando las extremidades de soporte se hacen tan gruesas que la locomoción resulta impracticable. Los creadores de la película Godzilla, desde luego no prestaron atención a la impracticabilidad de su diseño cuando la gran bestia iba rompiendo edificios. Por muchas razones, y el tamaño no es la menor de ellas, Godzilla es un imposible.

Las partes del cuerpo utilizadas para la exhibición o la defensa muestran a menudo alometría, como ilustran los cuernos de los carneros adultos de la Figura 4.16. Conforme crece un macho de bogavante, sus pinzas defensivas también lo hacen, pero mucho más rápidamente que el resto del cuerpo. Cuando un bogavante alcanza un tamaño respetable, sus pinzas se han transformado en un arma formidable (Fig. 4.17). La pinza tiene un **crecimiento geométrico**; es decir, su longitud se *multiplica* por una constante en cada intervalo de tiempo. El resto del cuerpo tiene **crecimiento aritmético**, porque en cada intervalo temporal se *suma* una constante a su longitud. Para desarrollar una defensa eficaz, la pinza debe ser grande, pero un bogavante joven no puede manejar un arma tan voluminosa por su pequeño tamaño. Solamente después de alcanzar un tamaño corporal suficiente puede el animal utilizar una pinza semejante en una defensa eficaz. El crecimiento acelerado de las pinzas sitúa al animal en condiciones de luchar en su vida posterior. Antes de esto, la mejor táctica defensiva de un bogavante joven es esconderse bajo una roca.

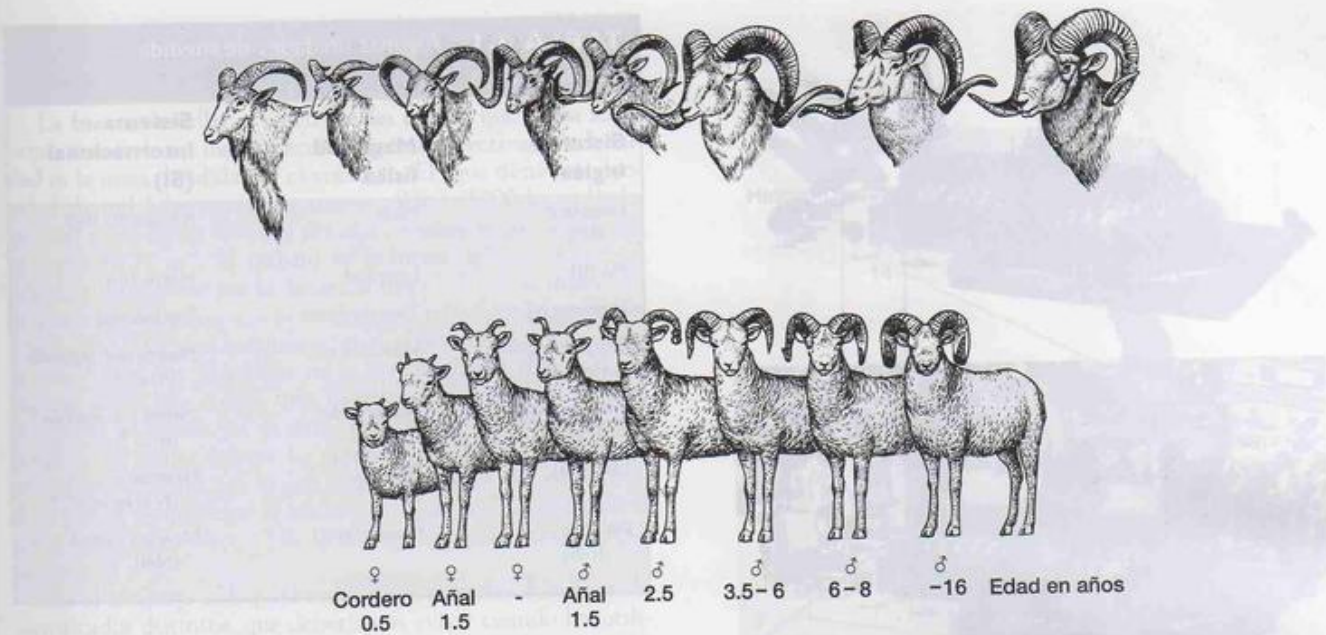
Este ejemplo demuestra que el tamaño y la forma están a veces ligados por una función biológica, como en el caso de las pinzas del bogavante. Sin embargo, con mayor frecuencia el diseño se ve afectado por las consecuencias de la geometría. Los cambios en las relaciones entre longitud, superficie y volumen cuando un objeto aumenta de tamaño (Fig. 4.6) son la principal razón por la que un cambio de tamaño está necesariamente acompañado por un cambio de forma. Como seguiremos viendo a lo largo del libro, el tamaño en sí mismo es un factor del diseño y funciones de los vertebrados.

## Biomecánica

Las fuerzas físicas son parte permanente del entorno de un animal. Gran parte de su diseño sirve para atrapar presas, eludir depredadores, procesar el alimento y encontrar pareja. Pero el diseño biológico también debe responder a las exigencias físicas que operan sobre el organismo. En parte, el análisis del diseño biológico requiere la comprensión de las fuerzas físicas que experimenta un animal. Los científicos del campo de la **bioingeniería** o de la **biomecánica** toman los conceptos de la ingeniería mecánica para resolver estos problemas.

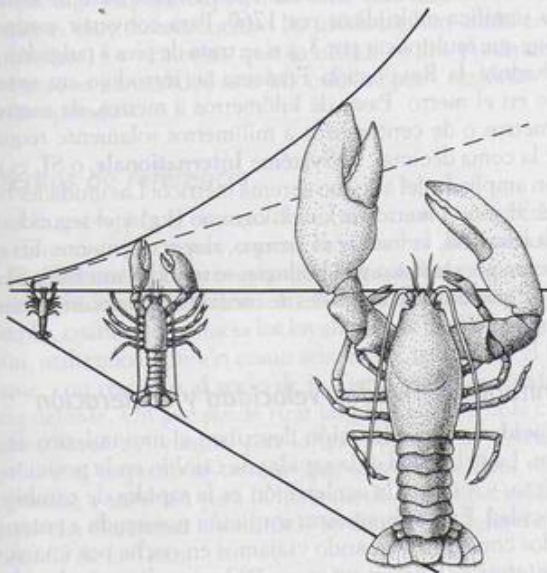
La mecánica es la más antigua de las ciencias físicas, con una historia fructífera desde al menos 5000 años, en los tiempos de los constructores de las pirámides de Egipto. Y continúa hoy con los ingenieros que envían naves al espacio. A través del curso de su historia, los ingenieros de esta disciplina han enunciado principios que describen las propiedades físicas de





**FIGURA 4.16** Cambios en la forma de los cuernos. En estas especies y subespecies de carnero asiático, la forma de sus cuernos cambia con la distribución geográfica (arriba). El primero de la fila es el carnero de Barbaria (*Ammotragus*), del norte de África. Los otros son especies y subespecies de *Ovis*, carneros asiáticos del grupo argali que se extienden por Asia central. El último por la derecha es el argali siberiano (*Ovis ammon ammon*). Conforme un carnero macho crece (ilustración inferior), sus cuernos cambian de forma. En el adulto se utilizan en exhibiciones sociales y en combate con machos rivales.

Modificado de Geist, 1971.



**FIGURA 4.17** Alometría del bogavante. Aunque la pinza defensiva es pequeña al principio, crece geoméricamente, mientras que la longitud del cuerpo lo hace aritméricamente. Debido a ello, cuando el cuerpo es lo suficientemente grande como para usar la pinza, ésta ha crecido hasta convertirse en un arma formidable. La línea de trazos indica el tamaño que hubiera alcanzado la pinza si no mostrara alometría, es decir, si creciera aritméricamente en vez de geoméricamente.

los objetos, desde los organismos a los edificios. Irónicamente, los ingenieros y los biólogos generalmente trabajan en direcciones opuestas. Un ingeniero comienza con un problema, por ejemplo, un río que cruzar, y para ello diseña un producto, un puente, para resolver el problema. Por el contrario, un biólogo comienza con el producto, por ejemplo, el ala de un ave, y trabaja hacia atrás, hacia el problema resuelto por esta estructura, es decir, el vuelo. Además, reducir los animales a analogías de ingeniería simplifica nuestros problemas para entender los diseños animales.

### Principios fundamentales

Ciertamente, los animales son algo más que máquinas. Pero la perspectiva de la biomecánica proporciona una claridad a los diseños biológicos que no podríamos esperar de otra manera. Lo que sigue es una introducción a algunos principios biomecánicos básicos.

### Magnitudes básicas: longitud, tiempo, fuerza y masa

La mayoría de los conceptos físicos que manejamos en biomecánica son familiares. La **longitud** es un concepto de distancia, el **tiempo** es un concepto de sucesión de hechos, y la **masa** es un concepto de inercia.

La longitud y el tiempo son fácilmente comprensibles. Sin embargo, al llegar al concepto de masa, nuestra intuición no sólo falla, sino que en realidad nos equivoca, porque lo que la mayoría de la gente llama «peso» no es equivalente a «masa».





**FIGURA 4.18** Unidades de referencia. Utilizamos objetos familiares como referencias para el tamaño. Si no existen tales referencias, como las personas de la izquierda, podríamos sobreestimar el verdadero tamaño de la catedral. Las unidades de medida, como centímetros, metros y kilogramos, son convenciones unidas a las cantidades para establecer referencias estándar con que expresar distancias, pesos, etcétera.

La masa es una propiedad de la materia, el peso es una medida de fuerza. Una forma de ver la diferencia es considerar dos objetos en el espacio exterior, por ejemplo, una pluma y un frigorífico. Ninguno tendría peso ni ejercería fuerza alguna. Sin embargo, ambos seguirían teniendo masa, aunque cada uno diferente. Pasarle la pluma a un compañero astronauta requiere muy poco esfuerzo, pero mover el frigorífico, masivo pero sin peso, necesita de un trabajo ímprobo incluso en la ingravidez del espacio. Por tanto, y en contra de la intuición, el peso y la masa no son el mismo concepto.

### Unidades

Las unidades no son conceptos sino convenciones. Se trata de estándares de medida que cuando se unen a longitud, tiempo y masa les proporcionan valores concretos. Una fotografía de un edificio aislado no da necesariamente indicación de su tamaño (Fig. 4.18); por ello, a menudo, se le pide a un amigo que se coloque en el encuadre para dar la sensación de escala al edificio. De forma semejante, las unidades nos sirven de escala, pero en la ingeniería se han desarrollado diferentes sistemas de unidades, por lo que es necesario hacer una elección.

En algunos países de habla inglesa, especialmente en los Estados Unidos, se utiliza el «sistema inglés» de medida (libras,

**TABLA 4.1** Algunas unidades de medida fundamentales

Sistema inglés	Magnitud física	Sistema internacional (SI)
Lingote o libra	Masa	Kilogramo (kg)
Pie (ft)	Longitud	Metro (m)
Segundo (s)	Tiempo	Segundo (s)
Pies por segundo (fps)	Velocidad	Metros por segundo ( $m s^{-1}$ )
Pies por segundo <sup>2</sup> (ft sec <sup>2</sup> )	Aceleración	Metros por segundo <sup>2</sup> ( $m s^{-2}$ )
Libra (lb)	Fuerza	Newton (N o $kg m s^{-2}$ )
Pie-libra (ft-lb)	Momento	Newton metro (Nm)

pies, segundos). Inicialmente, estas unidades nacieron de objetos familiares, como las partes del cuerpo. La «pulgada» se asoció originalmente al grueso del dedo pulgar, el «palmo» era el ancho de la mano, unas tres pulgadas, el «pie» equivalía a cuatro palmos, y así sucesivamente.

Aunque poético, el sistema inglés puede resultar engorroso al convertir unas unidades en otras. Por ejemplo, pasar de millas a yardas significa multiplicar por 1760. Para convertir yardas en pies hay que multiplicar por 3, y si se trata de pies a pulgadas, por 12. Durante la Revolución Francesa se introdujo un sistema basado en el metro. Pasar de kilómetros a metros, de metros a centímetros o de centímetros a milímetros solamente requiere correr la coma decimal. El *Système International*, o SI, es una versión ampliada del antiguo sistema métrico. Las unidades básicas del SI son el metro (m), el kilogramo (kg) y el segundo (s), para la longitud, la masa y el tiempo, respectivamente. En este libro, como en la física y la biología, se usan las unidades SI. La Tabla 4.1 presenta las unidades de medida comunes en los sistemas inglés y SI.

### Magnitudes derivadas: velocidad y aceleración

La velocidad y la aceleración describen el movimiento de los cuerpos. La velocidad es la rapidez de cambio en la posición de un objeto, y a su vez la aceleración es la rapidez de cambio de la velocidad. En parte, nuestra intuición nos ayuda a entender estos dos conceptos. Cuando viajamos en coche por una autopista interestatal, nos movemos a 88 km por hora (velocidad); si pisamos el acelerador, aceleramos; si pisamos el freno desaceleramos, o mejor, experimentamos una aceleración negativa. Para los cálculos matemáticos, es mejor el término aceleración negativa, porque podemos colocar signos positivos y negativos con facilidad. La sensación de aceleración es familiar para la mayoría, pero, en una conversación común, las unidades raramente se mencionan. Cuando se aplican correctamente, las unidades pueden sonar extrañas. Por ejemplo, un frenazo brusco en un coche produce una aceleración negativa



de  $-290 \text{ km h}^{-2}$ . Las unidades pueden ser poco familiares, pero el concepto de aceleración, como el de velocidad, es una experiencia diaria.

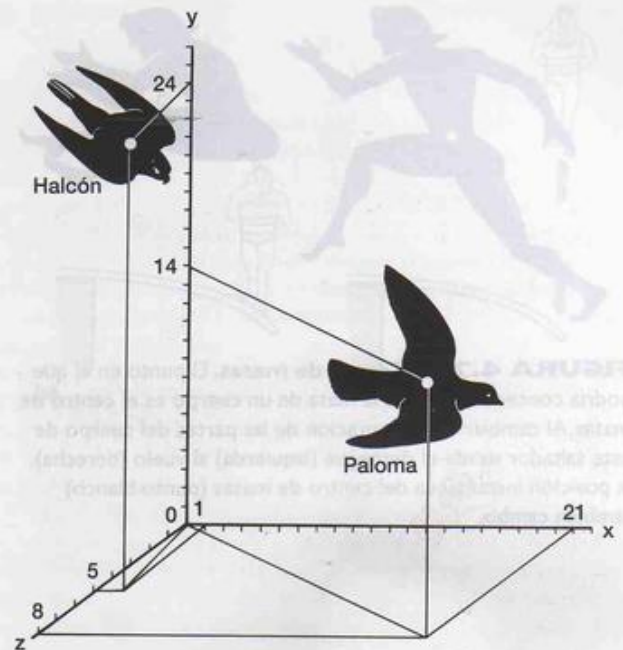
La **fuerza** describe el efecto de un cuerpo que actúa sobre otro a través de sus masas y aceleraciones respectivas. La **densidad** es la masa dividida por el volumen. El agua tiene una densidad de mil kilogramos por metro cúbico ( $1000 \text{ kg m}^{-3}$ ). La **presión** es la fuerza dividida por el área sobre la que actúa, por ejemplo en  $\text{N m}^{-2}$ . El **trabajo** es la fuerza aplicada sobre un objeto multiplicado por la distancia que el objeto se mueve en la dirección de la fuerza, y su unidad es el julio (por James Joule, 1818-1889). Desgraciadamente, si el objeto no se mueve, por mucha fuerza que se aplique no se realiza ningún trabajo. Una cadena de la que cuelga una lámpara ejerce una fuerza para mantener el objeto en su sitio, pero no hay desplazamiento, luego no se realiza trabajo. La **potencia** es la velocidad a la que se realiza el trabajo, por lo que potencia es igual al trabajo dividido por el tiempo que se tarda en realizarlo. La unidad es el vatio (por James Watt, 1736-1819), que equivale a un julio por segundo ( $\text{J s}^{-1}$ ).

En el lenguaje coloquial todos estos términos han tomado significados distintos, que deberíamos evitar cuando los utilizemos en sentido físico. Ya se ha mencionado la confusión entre peso (resultado de la gravedad) y masa (resultado de las propiedades de un objeto, independientemente de la gravedad). Si alguien nos abraza apretadamente, podríamos decir que «hace mucha fuerza», pero el apretujón es en realidad el resultado de la fuerza concentrada en un área, es decir, presión. Podríamos expresar la admiración por una persona que levanta un gran peso, diciendo que tiene mucha potencia, cuando en realidad no nos referimos a la velocidad a la que se realiza el trabajo, sino a la fuerza generada para elevar el peso. En términos físicos podemos utilizar el lenguaje con ambigüedad. Si decimos que algo es pesado, podemos estar refiriéndonos a su masa o a que es muy denso. Incluso las unidades han caído en estas confusiones. La «caloría» que se utiliza en los productos alimenticios es en realidad una kilocaloría, pero «caloría» suena menos «pesado».

### Sistemas de referencia

Cuando se prepara el registro de un suceso, se elige un sistema de referencia que pueda superponerse sobre un animal y su rango de actividad. Pero atención. Un sistema de referencia puede definirse en relación con la tarea de que se trate. Por ejemplo, cuando se va hacia los lavabos en la parte trasera de un avión, utilizamos el avión como referencia, ignorando el hecho de que, con respecto al suelo de la Tierra, estamos caminando hacia delante. Un ave puede rizar las plumas de su cola cuando vuele a favor del viento, con lo que consigue ir mucho más deprisa con respecto al terreno que sobrevuela. Para nuestros propósitos, y también para la mayoría de las aplicaciones de la ingeniería, el sistema coordinado se define con referencia a la superficie de la Tierra.

Para los sistemas de referencia hay varias posibilidades de elección, que incluyen los sistemas polares y cilíndricos. El más común, sin embargo, es el **sistema de referencia cartesiano** (Fig. 4.19). Para un animal que se mueve en un espacio tridimensional, su posición en cualquier momento puede describirse exactamente con tres ejes en ángulo recto unos con otros. El eje horizontal es el  $x$ , el vertical el  $y$ , y el perpendicular a ambos, el  $z$ . Una vez definida, la orientación de estos sistemas de referencia no puede cambiarse, al menos no mientras dure el episodio durante el que se toman medidas.



**FIGURA 4.19** Un sistema cartesiano de tres ejes coordinados define la posición de cualquier objeto. Es costumbre designar a los ejes horizontal, vertical y al perpendicular a ambos con las letras  $x$ ,  $y$ ,  $z$  respectivamente. Los tres se cortan en el origen (0). La línea de proyección de un objeto sobre cada eje nos define su posición en ese instante. Así, las tres proyecciones nos fijan la posición del objeto en el espacio: 1, 24, 5 para el halcón y 21, 14, 8 para la paloma. El punto blanco representa gráficamente el centro de gravedad de cada ave.

### Centro de masas

Si estamos más interesados en el movimiento de todo un organismo que en el de sus partes, podemos pensar en la masa de un animal como si estuviera concentrada en un solo punto, llamado su **centro de masas**. El centro de masas, conocido vulgarmente como centro de gravedad, es el punto alrededor del cual un animal se encuentra en equilibrio. Como un animal en movimiento cambia la configuración de sus partes, la posición de su centro de masas cambia de un momento al siguiente (Fig. 4.20).

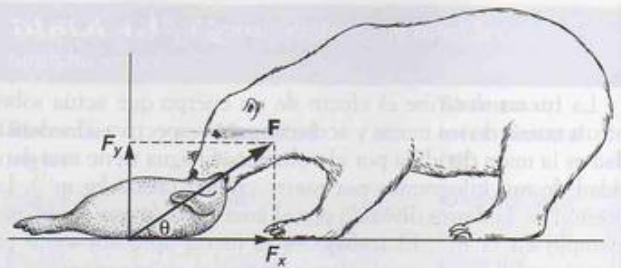
### Vectores

Los vectores describen medidas de variables que implican magnitud y dirección. La fuerza y la velocidad son ejemplos de tales variables, porque tienen magnitud ( $\text{N}$  en el SI,  $\text{mph}$  en el sistema inglés) y dirección (p. ej., hacia el noroeste). Una medida sólo con magnitud y sin dirección es una **cantidad escalar**. El tiempo y la temperatura tienen magnitud, pero no dirección, por lo que son magnitudes escalares, no vectoriales. Una fuerza aplicada a un objeto puede también representarse en un sistema cartesiano de referencia. Cuando





**FIGURA 4.20** Centro de masas. El punto en el que podría concentrarse toda la masa de un cuerpo es el centro de masas. Al cambiar la configuración de las partes del cuerpo de este saltador desde el despegue (izquierda) al vuelo (derecha), la posición instantánea del centro de masas (punto blanco) también cambia.



**FIGURA 4.21** Vectores. Cuando arrastra la foca, este oso polar produce una fuerza resultante ( $F$ ) que puede representarse por dos pequeños componentes que actúan vertical ( $F_y$ ) y horizontalmente ( $F_x$ ). La fuerza horizontal actúa contra la fricción de superficie. Si conocemos la fuerza resultante ( $F$ ) y su ángulo ( $\theta$ ) con la superficie, podemos calcular las fuerzas componentes utilizando métodos gráficos o trigonométricos.

utilizamos tal sistema de referencia, la trigonometría nos ayuda a encontrar los valores vectoriales. Por ejemplo, podemos medir la fuerza que se aplica a un objeto cuando es arrastrado (Fig. 4.21), pero la parte de esa fuerza que actúa horizontalmente contra la superficie de fricción ( $F_x$ ) es más difícil de medir directamente. Sin embargo, dada la fuerza ( $F$ ) y el ángulo ( $\theta$ ), podemos calcular los componentes horizontales y verticales ( $F_x$  y  $F_y$ ). Y por supuesto, a la inversa, si conocemos las fuerzas componentes ( $F_x$  y  $F_y$ ), podemos calcular la fuerza resultante ( $F$ ).

## Leyes mecánicas básicas

Gran parte de la ingeniería se basa en leyes formuladas por Isaac Newton (1642-1727). Tres de estas leyes son fundamentales:

1. *Primera ley de inercia.* Debido a la inercia, todo cuerpo continúa en estado de reposo o en movimiento uniforme hasta que una nueva fuerza actúe sobre él para ponerlo en movimiento o para cambiar su dirección. La inercia es la tendencia de un cuerpo a resistir un cambio en su estado de movimiento. Si el cuerpo está en reposo, se resistirá a moverse, y si está en movimiento se opondrá a pararse o cambiar de dirección.
2. *Segunda ley del movimiento.* Dicho simplemente, el cambio en el movimiento de un objeto es proporcional a la fuerza que actúa sobre él (Fig. 4.22). O bien, una fuerza ( $F$ ) es igual a la masa ( $m$ ) de un objeto por la aceleración ( $a$ ) que experimenta:

$$F = ma$$

Las unidades de esta fuerza se expresan en newtons (N),  $\text{kg m s}^{-2}$ , la fuerza necesaria para comunicar a 1 kg de masa la aceleración de  $1 \text{ m s}^{-2}$ .

3. *Tercera ley de acción y reacción.* Entre dos objetos en contacto, para cada acción hay una reacción igual y opuesta. La aplicación de una fuerza genera automáticamente otra fuerza igual y opuesta: si empujas al suelo, éste te empujará a ti.

Las teorías de la relatividad de Albert Einstein (1879-1954) pusieron límites a estas leyes de Newton. Pero estas limitaciones son matemáticamente significativas sólo cuando la velocidad de un objeto se aproxima a la de la luz (300 000 km/s). Las leyes de Newton funcionan en los viajes espaciales lo suficiente como para llevar naves a la Luna y de vuelta, por lo que también nos servirán aquí en la Tierra.

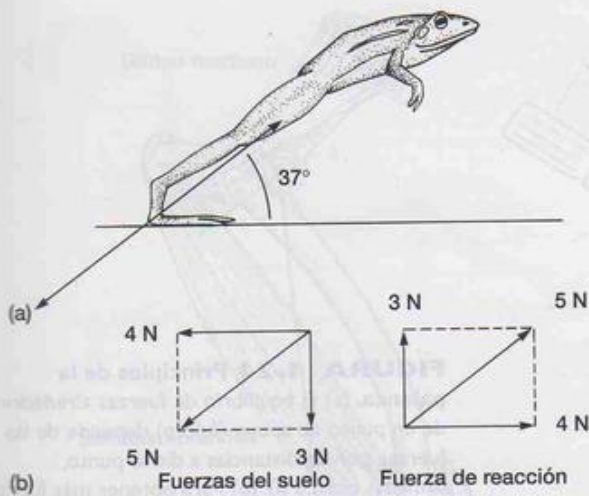
La segunda ley de Newton, o sus modificaciones, es la más usada en biomecánica, porque las cantidades pueden medirse directamente. Además, el conocimiento de las fuerzas experimentadas por un animal muchas veces hace que comprendamos mejor su diseño.

## Cuerpos y fuerzas libres

Para calcular fuerzas, muchas veces ayuda aislar cada parte del resto para observar las fuerzas que actúan sobre esa parte. Un **diagrama de cuerpos libres** muestra gráficamente la parte aislada y sus fuerzas (Fig. 4.23a,b).

Cuando se anda sobre el suelo, se ejerce una fuerza sobre él. El suelo cede, aunque sea ligera e imperceptiblemente, hasta que reponde con una fuerza igual, lo que ejemplifica el principio de acción y reacción descrito por la tercera ley de Newton. Si el suelo no reaccionara, caeríamos a través de él. Piense en un saltador de trampolín situado en el extremo de la plancha. El trampolín se dobla hasta que vuelve hacia atrás con una fuerza igual a la ejercida sobre él por el saltador. El saltador y el trampolín están separados en el diagrama de cuerpos libres, y las fuerzas que actúan sobre cada uno de ellos se muestran en la Figura 4.23a. Si ambas fuerzas son iguales y opuestas, se anu-





**FIGURA 4.22 Fuerzas de movimiento.** (a) La fuerza que produce una rana al despegar es el resultado de su masa y su aceleración en ese instante ( $F = ma$ ). (b) Las fuerzas producidas colectivamente por ambas patas de una rana y por el suelo son opuestas pero iguales. El paralelogramo de vectores representa los componentes de cada fuerza. Si una rana de 50 g tiene una aceleración de  $100 \text{ m s}^{-2}$ , se genera una fuerza de 5 N ( $100 \times 0.5$ ) a lo largo de la línea de movimiento. Utilizando relaciones trigonométricas, podemos calcular las fuerzas componentes. Si el despegue se realiza a  $37^\circ$ , las fuerzas componentes son 4 N ( $\cos 37^\circ \times 5 \text{ N}$ ) y 3 N ( $\text{sen } 37^\circ \times 5 \text{ N}$ ).

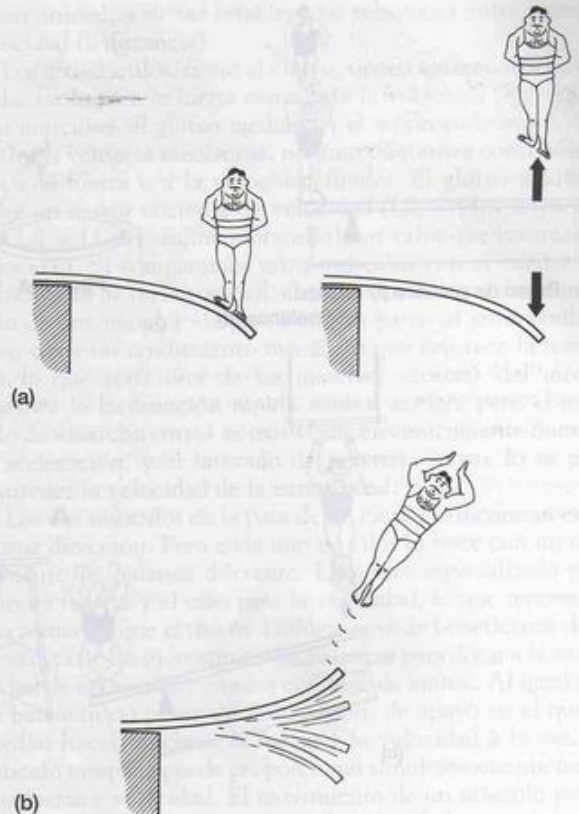
lan y resultan en equilibrio. Si no, se produce movimiento (Fig. 4.23b).

De forma práctica, la mecánica se divide entre estas dos condiciones. Cuando las fuerzas que actúan sobre un cuerpo se equilibran tratamos con una parte de la mecánica conocida como **estática**. Cuando las fuerzas no están en equilibrio, entran en el campo de la **dinámica**.

### Momentos y palancas

En los vertebrados, los músculos generan fuerzas y los elementos esqueléticos aplican dichas fuerzas. Existen varias formas de representar esto mecánicamente. Quizás la representación más intuitiva sea con tornos y palancas. La mecánica de los tornos y palancas es familiar porque la mayoría de las personas han experimentado de niños con sistemas de palanca simples, como los columpios y balancines de los parques. La acción del balancín depende de los pesos que se sientan en los extremos opuestos, y de la distancia de estos pesos al punto de pivote o apoyo, el **fulcro**. Esta distancia del peso al punto de apoyo es el **brazo de palanca** que se mide como la distancia perpendicular de la fuerza al punto de apoyo. Si se acorta el brazo de palanca, debe ponerse mayor peso para mantener el balancín en equilibrio (Fig. 4.24a). Si se alarga lo suficiente, la hermanita pequeña podrá mantener a sus hermanos mayores en el otro lado.

Una fuerza que actúa a cierta distancia (el brazo de la palanca) del punto de apoyo tiende a hacer girar el balancín

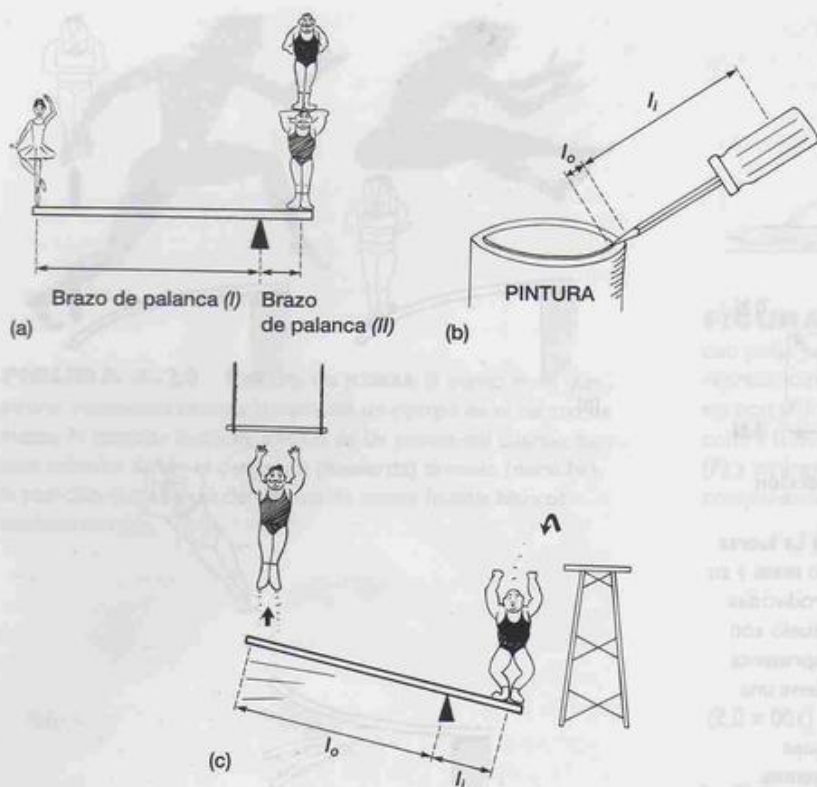


**FIGURA 4.23 Diagramas de cuerpos libres.** (a) Dos cuerpos físicos, el trampolín y el nadador, ejercen fuerzas uno sobre el otro. Si las fuerzas de ambos cuerpos son iguales, opuestas y en línea unas con otras, no se produce movimiento lineal ni de giro. Aunque las fuerzas están presentes, los dos cuerpos están en equilibrio (izquierda). Para representar gráficamente estas fuerzas (derecha) los dos cuerpos se separan en diagramas de cuerpos libres, y las fuerzas que actúan sobre cada cuerpo se representan por vectores (flechas). (b) Si las fuerzas son distintas, se produce el movimiento.

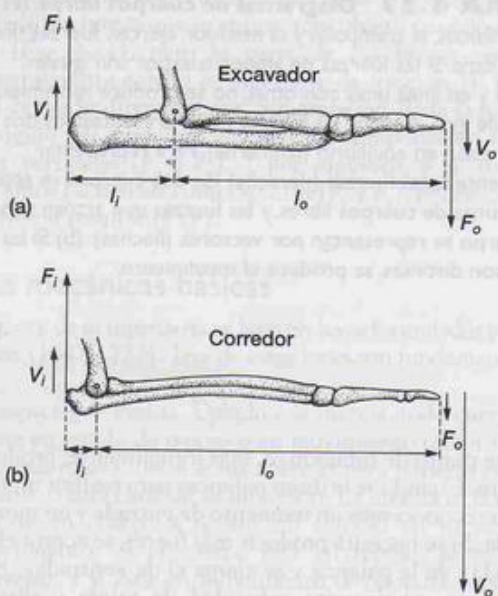
sobre ese punto de rotación; o, más formalmente, produce un **momento**. Cuando se utilizan palancas para realizar una tarea, también reconocemos un **momento de entrada** y un **momento de salida**. Si se necesita producir más fuerza, se acorta el brazo de «salida» de la palanca y se alarga el de «entrada». Si, por el contrario, se necesita velocidad de salida o distancia, entonces se alarga el brazo de salida y se acorta el de entrada (Fig. 4.24c). Por supuesto, esta mayor velocidad o distancia se consigue a expensas de la fuerza en el momento de salida. En términos de ingeniería, el brazo de palanca se conoce como **brazo de momento**.

La mecánica de las palancas significa que la fuerza y la velocidad de salida son opuestas. Un largo brazo de palanca favorece la velocidad, mientras que uno corto incrementa la fuerza. Independientemente de lo deseable que sea tener ambos en el diseño de, por ejemplo, la extremidad de un animal, la simple mecánica no lo permite. De igual forma, un largo brazo consigue una





**FIGURA 4.24** Principios de la palanca. (a) El equilibrio de fuerzas alrededor de un punto de apoyo (fulcro) depende de las fuerzas por las distancias a dicho punto, llamadas brazos ( $l$ ). (b) Para obtener más fuerza de salida, el punto de apoyo se traslada más cerca de la resistencia y más lejos de la potencia. En este diagrama el corto brazo de la resistencia ( $l_o$ ) y el largo brazo de potencia ( $l_i$ ) trabajan en favor de una mayor fuerza de salida. (c) Para producir una gran velocidad de salida, el punto de apoyo se coloca más cerca de la potencia ( $l_i$ ). Si el resto permanece invariable, la velocidad se consigue a expensas de la fuerza de resistencia.



**FIGURA 4.25** Fuerza contra velocidad. Las patas delanteras de un animal excavador (a) y un corredor (b) están dibujadas con la misma longitud total. Las fuerzas de entrada ( $F_i$ ) y su velocidad ( $V_i$ ) son las mismas, pero las fuerzas de salida ( $F_o$ ) y su velocidad ( $V_o$ ) difieren. Las diferencias son resultado de las diferencias entre los cocientes de los brazos de palanca en las dos extremidades. La fuerza de salida es mayor en el excavador que en el corredor, pero la velocidad de salida del excavador es menor. Formalmente, estas diferencias pueden expresarse como diferencias en el rendimiento mecánico y en los cocientes de velocidad.

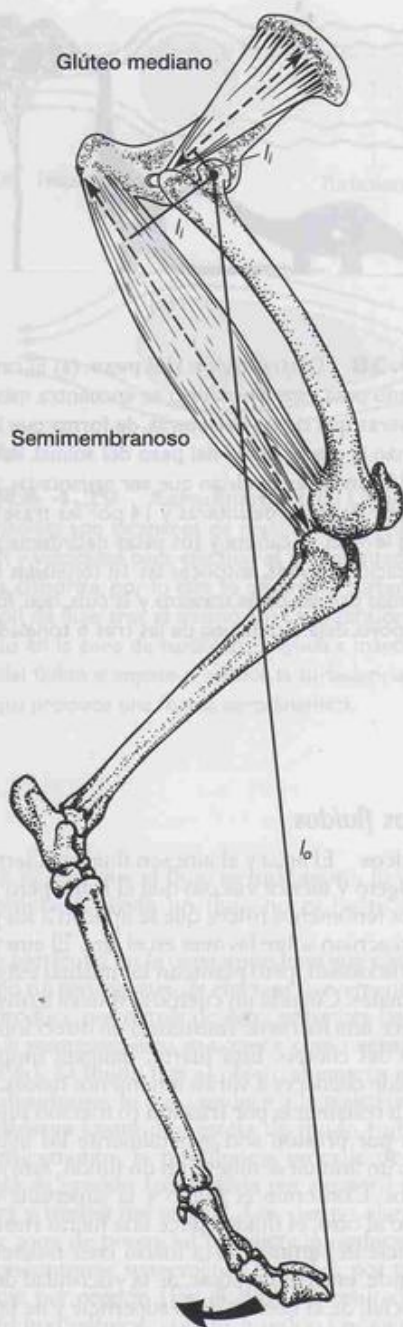
mayor distancia, mientras que un brazo corto mueve a lo largo de una distancia menor. Para una entrada concreta, la fuerza y la velocidad de salida no pueden ser máximas. Debe llegarse a un compromiso entre ambas en el diseño.

Consideremos las extremidades anteriores de dos mamíferos, uno un corredor especializado en la velocidad y el otro un excavador, especializado en generar fuerza. En la Figura 4.25a, el saliente del codo, relativamente largo, y el corto antebrazo del excavador favorecen la producción de fuerza. En el caso del corredor (Fig. 4.25b), el codo es corto y el antebrazo largo. Los brazos de palanca son menos favorables a la producción de fuerza en el animal corredor, pero incrementan la producción de velocidad. La velocidad del codo resulta aumentada por el relativamente mayor brazo de salida, pero esto se consigue a expensas de la fuerza de salida.

De manera más formal, podemos expresar la mecánica de las fuerzas de entrada y salida a diferentes velocidades con simples cocientes. El cociente  $F_o/F_i$ , la fuerza de salida con respecto a la de entrada, es el **rendimiento mecánico** (o **rendimiento de fuerza**). El cociente de los brazos de palanca de salida y entrada,  $l_i/l_o$ , es el **cociente de velocidad** (o **rendimiento de distancia**).

Como sería de esperar, los excavadores tienen un mayor rendimiento mecánico en su extremidad anterior, pero los corredores disfrutan de mayor cociente de velocidad. Por supuesto, hay otras maneras de producir fuerza de salida o velocidad. Un mayor tamaño, y por tanto fuerza, de los músculos de entrada y una mayor importancia de las células musculares de contracción rápida afectan al resultado. El sistema de palancas





**FIGURA 4.26** Músculos de marchas «largas» y «cortas». Tanto el músculo glúteo mediano como el semimembranoso giran la extremidad en la misma dirección, pero proporcionan distintas ventajas mecánicas al hacerlo. El brazo de palanca de un músculo es la distancia perpendicular al punto de rotación o de apoyo (punto negro) desde la línea de acción del músculo (línea de trazos). El cociente de velocidad es mayor en el glúteo mediano, que puede mover la extremidad más deprisa. Pero el semimembranoso mueve el miembro con una mayor potencia debido a su brazo de palanca más largo. Se indican los brazos de palanca de todos los músculos ( $l$ ) y el brazo de palanca común ( $l_0$ )

Según Hildebrand.

de un animal, a su vez establece las relaciones entre fuerza y velocidad (o distancia).

Los artiodáctilos, como el ciervo, tienen extremidades diseñadas tanto para la fuerza como para la velocidad (Fig. 4.26). Dos músculos, el glúteo mediano y el semimembranoso, con distintas ventajas mecánicas, realizan diferentes contribuciones a la fuerza o a la velocidad finales. El glúteo mediano tiene un mayor cociente de velocidad ( $l/l_0 = 44$ , comparado con  $l/l_0 = 11$  del semimembranoso), un valor que favorece la velocidad. Si comparamos estos músculos con el cambio de velocidades de un automóvil, el glúteo mediano sería un músculo de una marcha «larga». Por otra parte, el semimembranoso tiene un rendimiento mecánico que favorece la fuerza, por lo que sería una de las marchas «cortas» del motor. Durante la locomoción rápida, ambos actúan, pero el músculo de «marcha corta» es más eficaz mecánicamente durante la aceleración, y el músculo de «marcha larga» lo es para mantener la velocidad de la extremidad.

Los dos músculos de la pata de un ciervo la flexionan en la misma dirección. Pero cada uno de ellos lo hace con un rendimiento de palanca diferente. Uno está especializado para grandes fuerzas y el otro para la velocidad, lo que representa una forma en que el diseño biológico puede beneficiarse de la mecánica de los momentos y las palancas para dotar a la extremidad de un animal corredor con algo de ambas. Al igual que un balancín no posee un único punto de apoyo en el que se puedan hacer máximas la fuerza y la velocidad a la vez, un músculo tampoco puede proporcionar simultáneamente máximas fuerza y velocidad. El movimiento de un músculo puede favorecer bien la potencia o bien la velocidad, pero no ambas a la vez, y esta limitación procede de las leyes mecánicas, no de ninguna necesidad biológica. Para poder contender con ello, dos o más músculos deben repartirse el trabajo mecánico entre ellos para proporcionar a la extremidad fuerza, velocidad o distancia durante el movimiento de rotación. El diseño biológico debe acatar las leyes y limitaciones de la mecánica cuando aparecen problemas de este tipo en el funcionamiento animal.

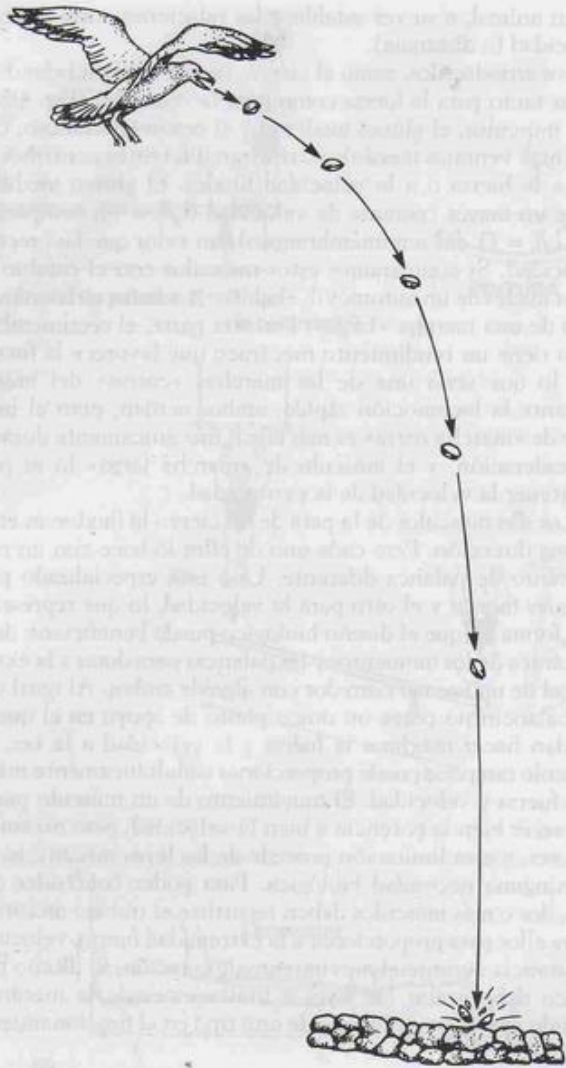
## Tierra y fluidos

Para los vertebrados terrestres, la mayoría de las fuerzas externas que experimentan proceden en último término de los efectos de la gravedad. Los vertebrados que se mueven en fluidos, como los peces en el agua o las aves en el aire, experimentan fuerzas adicionales del medio que los rodea. Como estas fuerzas son diferentes, los diseños que se enfrentan a ellas también lo son.

### La vida en tierra: gravedad

La gravedad actúa sobre un objeto para acelerarlo. En la superficie terrestre, la aceleración media de la gravedad es de unos  $9.81 \text{ m s}^{-2}$  hacia el centro de la Tierra. La segunda ley de Newton ( $F = ma$ ) nos dice que un animal con una masa de  $90 \text{ kg}$  produce una fuerza total de  $882.9 \text{ N}$  ( $90 \text{ kg} \times 9.81 \text{ m s}^{-2}$ ) contra la tierra sobre la que está. Un objeto que se mantiene en la mano ejerce una fuerza contra ella, que resulta de la masa del objeto y de la fuerza de la gravedad. Si se suelta el objeto, la aceleración por efecto de la gravedad se pone de manifiesto al acelerarse éste en su caída hacia el suelo (Fig. 4.27). El persistente intento de la gravedad de acelerar un animal terrestre y empujarlo al suelo constituye el peso del animal. En los tetrápodos, este peso es resistido por las patas.

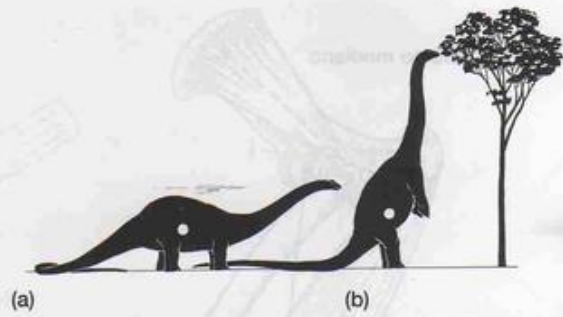




**FIGURA 4.27 Gravedad.** El bivalvo que suelta la gaviota se acelera por la fuerza de gravedad y toma velocidad hasta estrellarse en las rocas. Cada una de las seis flechas significa un intervalo de tiempo igual, lo que demuestra la aceleración del molusco.

El peso de un animal cuadrúpedo se distribuye entre sus cuatro patas. El peso soportado por las extremidades anteriores y las posteriores depende de sus respectivas distancias al centro de masas del animal. Así, un gran *Diplodocus* tendría que haber distribuido sus 18 toneladas métricas a razón de 4 toneladas para sus patas delanteras y 14 para las traseras (Fig. 4.28).

Cuando exploramos las consecuencias del tamaño y la masa al principio del capítulo, apuntamos que los animales grandes tienen que contener relativamente con más masa que los animales pequeños. Un pequeño lagarto se mueve tranquilamente por las hojas de los árboles y por paredes verticales; un lagarto grande está ligado a la tierra. La gravedad, como otras fuerzas, es parte del entorno de un animal, y afecta a su funcionamiento en proporción al tamaño corporal, que es también un factor que afecta a los animales que viven en medios fluidos, aunque las fuerzas predominantes tienden a ser distintas de la gravedad.



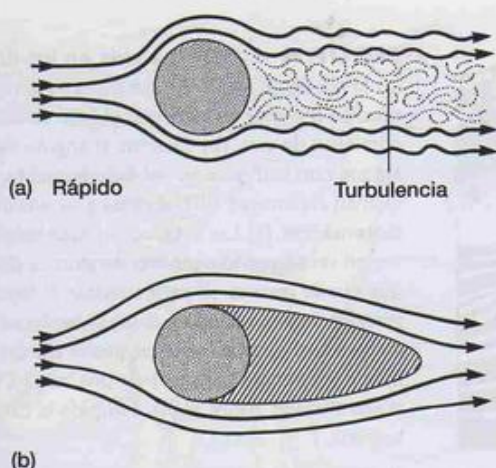
**FIGURA 4.28 Distribución del peso.** (a) El centro de gravedad estimado para este dinosaurio se encuentra más cerca de las patas traseras que de las delanteras, de forma que las primeras soportan la mayor parte del peso del animal. Para *Diplodocus*, sus 18 toneladas tendrían que ser aguantadas a razón de 4 toneladas por las patas delanteras y 14 por las traseras. (b) Si *Diplodocus* levanta su cabeza y sus patas delanteras para alcanzar la vegetación elevada, entonces las 18 toneladas tendrían que ser soportadas por las patas traseras y la cola, que, formando un trípode de apoyo, deja a cada una de las tres 6 toneladas que aguantar.

### La vida en los fluidos

**Fluidos dinámicos** El agua y el aire son fluidos. Ciertamente, el aire es más ligero y menos viscoso que el agua, pero también es un fluido. Los fenómenos físicos que se aplican a los peces en el agua también actúan sobre las aves en el aire. El aire y el agua difieren en su viscosidad, pero plantean las mismas exigencias a los diseños animales. Cuando un cuerpo se mueve a través de un fluido, éste ejerce una fuerza de resistencia en dirección opuesta al movimiento del cuerpo. Esta fuerza, llamada simplemente **resistencia**, puede obedecer a varios fenómenos físicos, pero las fuerzas debidas a **resistencia por fricción** (o fricción superficial) y a **resistencia por presión** son generalmente las más importantes. Cuando un animal se mueve en un fluido, éste se desliza por sus costados. Conforme el fluido y la superficie corporal pasan uno junto al otro, el fluido ejerce una fuerza (resistencia) sobre la superficie del animal. Esta fuerza crea resistencia por fricción y depende, entre otras cosas, de la viscosidad del fluido, del área superficial, de la textura de la superficie y de las velocidades relativas del fluido y la superficie.

Las partículas que se mueven en un fluido describen trayectorias individuales. Si se mapea la dirección media de tales partículas y se conectan los puntos a lo largo del flujo en conjunto, se obtienen líneas de flujo que no se solapan y que representan el patrón general en láminas o capas del flujo de un fluido. Por tanto, las **líneas de flujo** expresan el resumen estadístico del flujo laminar que se desliza suavemente, una capa sobre otra, en un fluido en movimiento. Se producen sucesos especiales, y a menudo complejos, en la llamada **capa limitante** o **capa inmediata**, la lámina de fluido más cercana al cuerpo. Generalmente se produce un delgado gradiente descendente, desde la velocidad del flujo general hasta cero en la superficie del objeto sobre el que se mueve el fluido. En un Boeing 747, la capa inmediata tiene aproximadamente un par de centímetros de grosor en el borde de salida del ala. Las inestabilidades naturales de la capa inmediata pueden hacer que el fluido pase a ser caótico, y





**FIGURA 4.29 Aerodinámica.** (a) Las partículas de la capa inmediata son incapaces de realizar el brusco cambio de dirección y velocidad para efectuar el giro alrededor del objeto de forma cilíndrica, por lo que se desarrolla turbulencia y separación de flujo tras el mismo. (b) La extensión y aguzamiento del objeto en la zona de turbulencia ayuda a mantener el flujo laminar del fluido e impide o reduce la turbulencia. Esta extensión del cuerpo produce una forma aerodinámica.

entonces se dice que el flujo es turbulento, lo que incrementa la resistencia. Cuando un flujo no es caótico, se denomina laminar.

Si las partículas en la capa inmediata que pasan alrededor de un cuerpo no son capaces de efectuar suavemente el giro brusco que se produce por detrás de éste, entonces las líneas de flujo tienden a romperse; esto se conoce como **separación de flujo** (Fig. 4.29a). El fluido tras el objeto se mueve más deprisa y la presión disminuye, lo que conduce a la resistencia por presión, que se observa como una estela de fluido turbulento tras un barco. Físicamente, la turbulencia procede de una sustancial diferencia de presión (resistencia por presión) entre las partes delantera y trasera del animal. Un cuerpo alargado y aguzado ocupa la zona de potencial turbulencia, induce a las líneas de flujo a encontrarse suavemente tras él y, por tanto, reduce la resistencia por presión (Fig. 4.29b). El resultado es una forma aero o hidrodinámica, común a todos los cuerpos que deban moverse rápida y eficazmente a través de un fluido. Un pez activo, un ave de vuelo rápido y un avión supersónico son aerodinámicos por la misma razón: para reducir la resistencia por presión (Fig. 4.30a-d).

Una pelota de golf en vuelo se enfrenta a los mismos problemas, pero está diseñada de forma distinta para solucionar los problemas de las fuerzas de resistencia. La superficie rugosa, con pequeñas excavaciones, de la pelota de golf ayuda a mantener más tiempo la capa inmediata, suaviza las líneas de flujo, reduce el tamaño de la estela turbulenta y, por tanto, disminuye la resistencia por presión. Como resultado, una pelota de golf rugosa llega, en igualdad del resto de condiciones, dos veces más lejos que una pelota lisa.

En conjunto, las resistencias por fricción y por presión contribuyen a la **resistencia del perfil**, que está relacionada con la silueta o forma que un objeto enfrenta al fluido en movimiento.

Si coloca la mano en forma de cuenco y la saca por la ventanilla de un automóvil en movimiento, podrá comprobar la diferencia entre dirigir al frente el canto o la palma. Un cambio en el perfil cambia la resistencia. El ala delgada y ancha de un ave que se enfrenta al aire con el canto presenta un perfil pequeño. Pero conforme el ala gira, cambiando el ángulo de ataque, el perfil ancho del ala se encuentra con el aire, aumentando la resistencia. Las aletas de los peces o de los buceadores, cuando se utilizan para efectuar giros bruscos, se mueven dirigiendo el perfil ancho contra el agua, de forma parecida al batido de un remo, aprovechando la resistencia del perfil.

Los ingenieros estudian los problemas físicos asociados con el movimiento a través de fluidos, mediante la hidrodinámica (agua) y la aerodinámica (aire). Aplicadas a los animales que se mueven en fluidos, estas disciplinas muestran cómo la forma y el tamaño afectan a la manera en que las fuerzas físicas de un fluido actúan sobre un cuerpo en movimiento.

En general, hay cuatro características físicas que afectan a la interacción dinámica de un cuerpo y un fluido. Una es la **densidad**, o masa por unidad de volumen del fluido. La segunda es el **tamaño** y la **forma** del cuerpo que se enfrenta al fluido. La resistencia que experimenta un remo cuando la pala se mete verticalmente en el agua es muy distinta de cuando se mete horizontalmente. La tercera característica física de un fluido es su **velocidad**. Finalmente, la **viscosidad** de un fluido describe su resistencia a fluir. Estas cuatro características se reúnen en una expresión conocida como número de Reynolds:

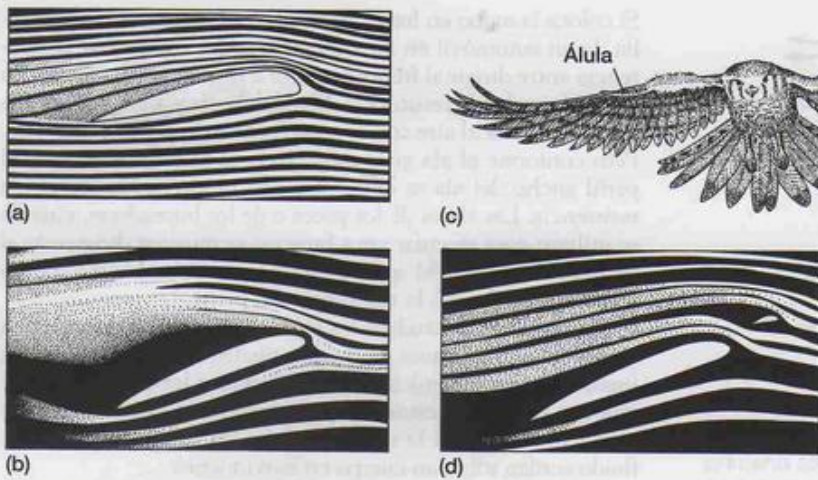
$$Re = \frac{\rho U l}{\mu}$$

donde  $\rho$  es la densidad del fluido y  $\mu$  es una medida de su viscosidad;  $l$  es una expresión de la forma y tamaño característicos del cuerpo; y  $U$  es su velocidad a través del fluido.

Quizás porque nosotros mismos somos vertebrados terrestres grandes, tenemos la intuición de la importancia de la gravedad, pero no sentimos en absoluto la trascendencia de lo que nos dice el número de Reynolds sobre la vida en los fluidos. Las unidades de todas las variables de la expresión se anulan unas a otras, lo que deja al número de Reynolds sin unidades. Ni pies por segundo, ni kilogramos por metro, nada. Es adimensional, otro factor que oculta su significado; pero es una de las expresiones más importantes que resume las presiones físicas que experimenta un cuerpo en un fluido. El número de Reynolds se desarrolló durante el siglo XIX para describir la naturaleza del movimiento de los fluidos, en concreto, cómo diferentes circunstancias pudieran resultar en movimientos de fluidos dinámicamente similares. El número de Reynolds nos indica cómo las propiedades de un animal afectan al movimiento de fluidos a su alrededor. En general, con números de Reynolds bajos, la fricción superficial es de gran importancia; con números de Reynolds elevados, la resistencia por presión puede predominar. Quizás lo más importante, al menos para un biólogo, es que el número de Reynolds nos informa de cómo los cambios en forma y tamaño pueden afectar a las funciones físicas de un animal que se desenvuelve en un fluido. Llama nuestra atención sobre las características del fluido (viscosidad) y las del cuerpo (tamaño, forma, velocidad) que más probablemente influyen sobre su funcionamiento.

El número de Reynolds ayuda a los científicos que llevan a cabo experimentos a construir un modelo a escala dinámicamente similar al original. Por ejemplo, varios biólogos quisieron examinar la ventilación de las madrigueras de los perrillos de las praderas, pero carecían del suficiente espacio para construir un sistema de túneles a tamaño natural en el laboratorio. En su





**FIGURA 4.30** La vida en los fluidos.

(a) El ala de un avión, que se muestra en sección transversal, favorece el flujo suave de la corriente de aire. (b) Cuando el ángulo de ataque con la dirección del flujo aumenta, se forman repentinamente turbulencias y se pierde la sustentación. (c) Las aves, como este halcón, tienen un pequeño penacho de plumas (álula) que puede levantarse para suavizar el flujo con grandes ángulos de ataque. (d) Cuando se forman turbulencias, este pequeño alerón puede levantarse para formar una ranura que acelera el aire sobre el ala, e impide la caída en barrena.

Modificado de McMahon y Bonner.

lugar, construyeron un sistema de túneles diez veces menor, pero compensado por vientos diez veces más veloces. Los biólogos confiaron en que el modelo a escala reproducía las condiciones del original porque un número de Reynolds parecido para cada túnel garantizaba que eran dinámicamente similares aunque sus tamaños fueran distintos.

**Fluidos estáticos** Los fluidos, incluso los sutiles y de baja densidad, como el aire, ejercen una presión sobre los objetos que se encuentran en su seno. La unidad de presión, el pascal (Pa) equivale a una presión de un newton sobre un metro cuadrado. La expresión «tan ligero como el aire» esconde la errónea y extendida creencia de que el aire no pesa. De hecho, el aire pesa 101 000 Pa (pascales) a nivel del mar, lo que equivale a una atmósfera (atm) de presión. La envuelta de aire que rodea la Tierra se extiende varios cientos de kilómetros. Aunque no es densa, la columna de aire sobre el suelo es bastante alta, por lo que el peso acumulado en su base produce una presión considerable en la superficie terrestre. Nosotros, como otros animales terrestres, no nos damos cuenta de esta presión porque procede de todas direcciones y está contrarrestada por una presión equivalente ejercida hacia fuera por nuestros cuerpos. Así, todas las fuerzas que actúan sobre un organismo se equilibran. Los sistemas respiratorios sólo necesitan producir cambios de presión relativamente pequeños para mover el aire dentro y fuera de los pulmones.

Si viajamos desde una zona baja a un lugar elevado en poco tiempo, podemos notar desagradablemente en nuestros oídos el desequilibrio de presión hasta que un bostezo o un movimiento de la mandíbula equilibra las presiones interna y externa. La mayoría de nosotros hemos experimentado el incremento de presión al bucear en el agua. A una profundidad determinada, la presión que rodea a un animal en el agua es la misma en todas direcciones. Cuanto más profundo, mayor es la presión. En el agua dulce, con cada metro de profundidad la presión aumenta  $9.8 \times 10^3$  Pa. A cinco metros, la presión atmosférica sería de  $49 \times 10^3$  Pa. A escala humana, eso sería como intentar respirar con una pesa de 90 kg sobre el pecho. Un saurópodo completamente sumergido experimentaría  $49 \times 10^3$  N sobre cada metro cuadrado de su caja torácica (Fig. 4.31). No es probable que ni siquiera los grandes músculos pectorales de este dinosaurio pudieran vencer semejante presión al tomar aire para respirar. Por tanto, *Branchiosaurus* y otros animales de cue-

llo largo probablemente no llevaban una vida acuática con sus cuerpos sumergidos profundamente y la cabeza por encima de la superficie para respirar. La respiración mediante un tubo o snorkel solamente funciona con pequeños animales cerca de la superficie del agua, como las larvas de mosquito o un cetáceo que asoma su espiráculo fuera del agua.

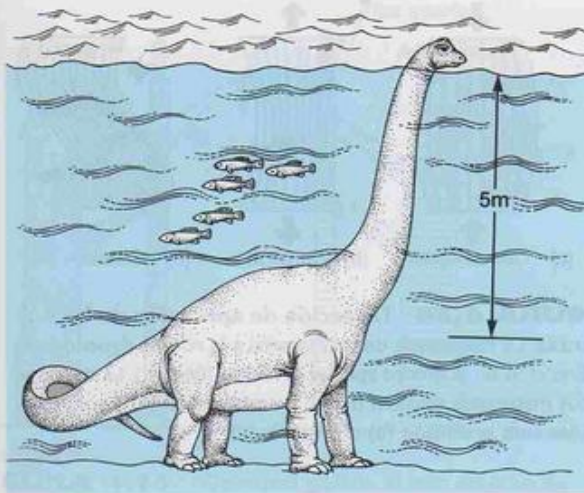
La flotación describe la tendencia de un objeto sumergido a hundirse o elevarse. Hace mucho tiempo, Arquímedes (287-212 a.C.) descubrió que la flotación estaba relacionada con el volumen que un objeto desplaza comparado con su propio peso. Si la densidad del objeto sumergido es menor que la del aire, entonces la flotación será una fuerza positiva hacia arriba; si la densidad es mayor que la del agua, la flotación será negativa y el objeto se hunde. Como la densidad está relacionada con el volumen, cualquier cambio en el volumen afectará a la tendencia del objeto a hundirse o flotar. Muchos peces óseos poseen una vejiga gaseosa flexible (la vejiga natatoria) que puede llenarse con distintos gases. Si el pez bucea profundamente, la presión aumenta, comprimiendo el aire y reduciendo el volumen y, por tanto, haciendo al pez más denso. La flotación negativa empuja al pez hacia abajo, y comienza a hundirse. Como veremos en el Capítulo 11, un pez así puede añadir más gas a su vejiga natatoria para aumentar su volumen y volver a la flotación neutra.

## Máquinas

Cuando estamos interesados en los movimientos de partes del mismo animal, es costumbre representar cada parte móvil como un eslabón o pieza articulada. Una serie de estas piezas o varillas de conexión constituye una **cadena cinemática** que representa los principales elementos de un animal. Si estas articulaciones están «flojas» o sin control, se dice que la cadena no está restringida. Una cadena cinemática con movimientos limitados está restringida, y formalmente constituye un **mecanismo**. El movimiento de una pieza producirá otro movimiento, definido y predecible, en el resto de las piezas del mismo mecanismo (Fig. 4.32a).

Un mecanismo cinemático reproduce los movimientos relativos de las partes del animal que representa, con lo que ayuda a identificar la función de cada una de ellas. Por ejemplo, ciertos elementos óseos en ambos lados del cráneo de un lagarto están implicados en la elevación del hocico cuando se





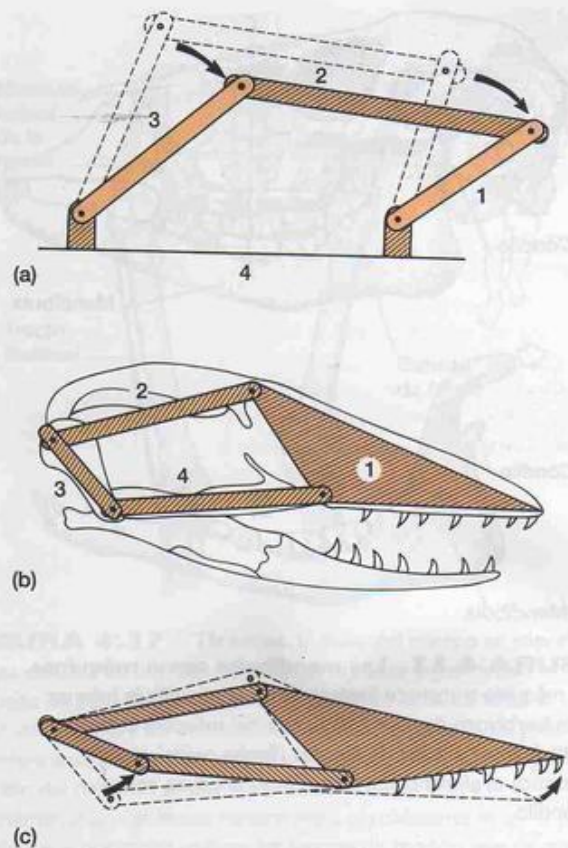
**FIGURA 4.31 Presión del agua.** La presión del agua aumenta con la profundidad, pero a una profundidad determinada, la presión es igual en todas direcciones. Por cada metro bajo la superficie, la presión del agua aumenta en 9800 Pa. Un gran saurópodo sumergido hasta el cuello experimentaría una presión de unos 45 000 Pa ( $5 \text{ m} \times 9800 \text{ Pa}$ ) en su pecho, demasiada para que pudiera expandir el tórax. La respiración sería imposible. Los saurópodos como *Brachiosaurus*, mostrado aquí, probablemente no eran del todo acuáticos.

alimenta. Estos elementos se pueden representar con una cadena cinemática que constituye el mecanismo mandibular del lagarto (Fig. 4.32b,c).

Muchas veces estamos interesados en algo más que simplemente el movimiento de un mecanismo. Podemos querer saber algo sobre la transferencia de fuerzas reales. Los mecanismos que transmiten fuerzas son **máquinas**. En una definición formal, una máquina es un mecanismo que transfiere o aplica fuerzas. En el motor de un automóvil, el pistón transfiere las fuerzas explosivas de la combustión de la gasolina a la biela, la biela al cigüeñal y éste a su vez a la caja de cambios, al eje y a las ruedas. El conjunto desde el pistón a las ruedas constituye una «máquina» que transfiere energía desde la gasolina en ignición hasta la carretera. Las palancas que transfieren fuerzas también son máquinas. La fuerza que se aplica a una máquina mediante un brazo de palanca es transferida a algún otro sitio, como fuerza de salida, por el brazo opuesto. En este sentido ingenieril, las mandíbulas de un herbívoro son una máquina en la que la fuerza producida por los músculos de la mandíbula se transfiere en ésta hasta los molares masticadores (Fig. 4.33).

### Resistencia de materiales

Una estructura que soporte un peso debe resistir las fuerzas que se apliquen sobre ella. Estas fuerzas pueden experimentarse de tres formas generales. Las fuerzas que aprietan un objeto para hacerlo más compacto son **fuerzas de compresión**, las que tiran de él y lo adelgazan son **fuerzas de tensión**, y las que desplazan unas partes con respecto a otras son **fuerzas de cizalla** (Fig. 4.34a-c). Sorprendentemente, la misma estructura no es capaz de resistir igualmente los tres tipos de fuerzas. Para cual-



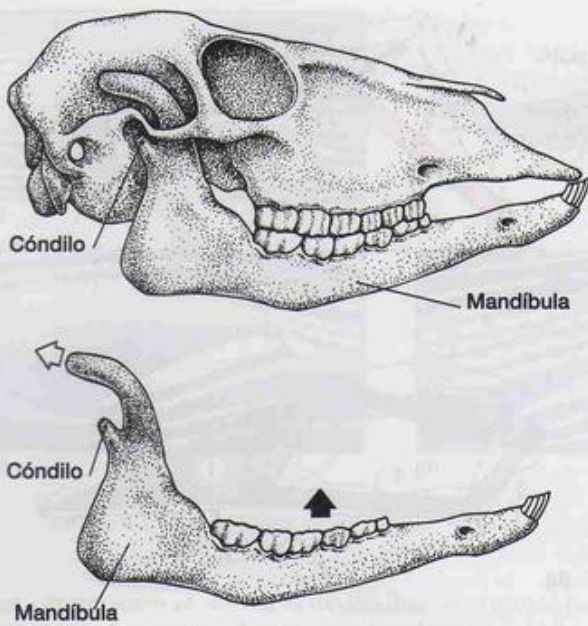
**FIGURA 4.32 Cadena cinemática.** (a) Este mecanismo de cuatro articulaciones está unido de forma que el movimiento del punto 3 transmite un movimiento específico a los otros tres puntos de articulación. (b) La cadena de cuatro puntos del cráneo de un lagarto (sin tener en cuenta la mandíbula inferior). (c) De nuevo, el movimiento del punto 3 transmite un movimiento específico a los otros puntos.

quier estructura, la máxima fuerza que soporta en compresión es su **resistencia a la compresión**, en tensión, su **resistencia a la tensión**, y en cizalla, su **resistencia al cizallamiento**. La Tabla 4.2 enumera la resistencia de diversos materiales expuestos a fuerzas de compresión, tensión y cizalla.

Véase que en esta tabla la mayoría de los materiales resisten mejor las fuerzas de compresión y peor las de tensión o cizalla. Esto es muy importante en el diseño. Generalmente, las columnas que soportan los edificios cargan el peso en compresión, su orientación más fuerte. Sin embargo, si una columna se dobla ligeramente, aparecen fuerzas de tensión, a las que es más susceptible.

Cuando cualquier objeto se dobla, se desarrollan fuerzas de compresión en el interior de la curva de dobléz y fuerzas de tensión en el exterior. Los lados opuestos sufren la aplicación de distintas fuerzas. La columna puede ser lo suficientemente resistente como para soportar fuerzas de compresión, pero la aparición de las de tensión introduce componentes nuevos ante los que su resistencia es más débil. Si se sigue doblando, pueden aparecer roturas por el lado que experimenta la tensión, propagarse por todo el material, y hacer que la columna caiga. Los arbotantes, brazos laterales de los principales pilares de soporte





**FIGURA 4.33** Las mandíbulas como máquinas. Una máquina transmite fuerzas. Aquí, la mandíbula inferior de un herbívoro transmite la fuerza del músculo temporal (flecha blanca) a la fila de dientes (flecha negra), donde se mastica el alimento. La rotación se produce sobre el cóndilo.

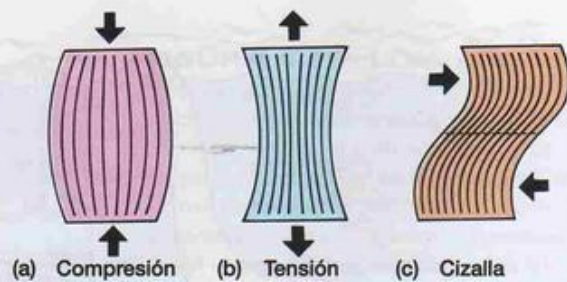
de las catedrales góticas, se utilizaron para impedir que los pilares se doblaran, manteniéndolos bajo compresión y permitiendo que soportaran mejor el peso de la bóveda arqueada de la catedral (Fig. 4.35).

### Peso

La forma en que un peso se coloca sobre una columna que lo soporta afecta a su tendencia a doblarse (Fig. 4.36a-c). Cuando el peso se distribuye equilibradamente sobre el eje principal de la columna, no induce ningún encorvamiento, y la columna sufre el peso como una fuerza de compresión (Fig. 4.36b). El mismo peso situado asimétricamente con respecto al centro hace que la columna se doble (Fig. 4.36c). Entonces aparecen fuerzas de tensión y de cizallamiento. Las fuerzas de tensión y compresión son máximas en la superficie de la columna y menores en su centro. El desarrollo de fuerzas de tensión superficiales es especialmente funesto debido a la intrínseca susceptibilidad de los elementos de soporte a dichas fuerzas, que nosotros percibimos como roturas y hundimientos.

### Diseño biológico y fallos biológicos

**Fractura por fatiga** Por un uso prolongado o intenso, los huesos, como las máquinas, pueden fatigarse y romperse. En su diseño inicial, las partes funcionales de las máquinas se construyen con materiales suficientemente fuertes como para resistir las fuerzas que se calcula que experimentarán. Sin embargo, con el uso a lo largo del tiempo, estas partes fallan a menudo, en lo que los ingenieros conocen como **fractura por fatiga**. No mucho después de la revolución industrial, los ingenieros se dieron cuenta que las partes móviles de las



**FIGURA 4.34** Dirección de aplicación de las fuerzas. La resistencia de un material a la rotura depende de la dirección en la que se aplique la fuerza (flechas). La mayoría de los materiales resisten mejor la compresión (a) y son más débiles ante la tensión (b) o la cizalla (c).

**TABLA 4.2** Resistencia de diversos materiales expuestos a fuerzas de compresión, tensión y cizalla

Material	Resistencia a la compresión (Pa)	Resistencia a la tensión (Pa)	Resistencia al cizallamiento (Pa)
Hueso	$165 \times 10^6$	$110 \times 10^6$	?
Cartilago	$27.6 \times 10^6$	$3.0 \times 10^6$	?
Cemento	$41.4 \times 10^6$	$4.0 \times 10^6$	?
Hierro colado	$620.5 \times 10^6$	$1.17 \times 10^6$	$124 \times 10^6$
Granito	$103 \times 10^6$	$10 \times 10^6$	$13.8 \times 10^6$

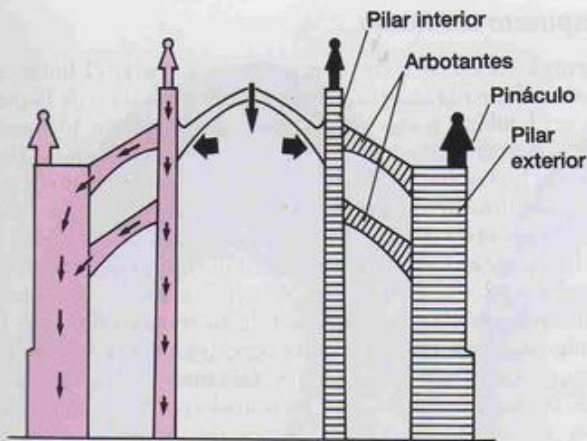
Se muestran las fuerzas máximas.

Fuente: Adaptado de J. E. Gordon, 1978. *Structures, or why things don't fall down*. Nueva York: DaCapo Press. También se han usado otras fuentes.

máquinas se rompían ocasionalmente con fuerzas o pesos dentro de los límites aceptables. Los ejes de los trenes, tras cierto tiempo de uso, se rompían de improviso sin razón aparente. Levas o bielas que habían soportado ciertos esfuerzos muchas veces se rompían de repente en trabajos rutinarios. Eventualmente, los ingenieros apreciaron que uno de los factores conducentes a estos fallos era la fractura por fatiga. Aunque una parte móvil puede ser al principio lo suficientemente fuerte para soportar pesos máximos, con el tiempo se forman pequeñas microfracturas en el material. Individualmente son insignificantes, pero en conjunto pueden sumarse en una fractura mayor que sobrepasa la resistencia del material y se produce la rotura.

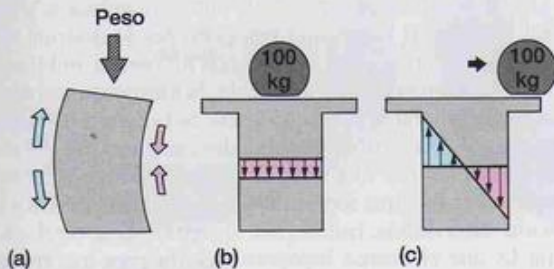
**Fractura por peso** En los vertebrados, los huesos reciben cargas simétricamente o, cuando esto no es posible, hay músculos y tendones que actúan como tirantes para reducir la tendencia de un peso a doblar el hueso (Fig. 4.37). El mayor esfuerzo tiene lugar en la superficie del hueso, mientras que las fuerzas son casi indetectables en su centro. En consecuencia, el interior de un hueso puede ser hueco sin pérdida significativa de su resistencia efectiva. Probablemente por la misma razón, las espadañas, los bambúes, los cuadros de las bicicletas y las cañas de pescar son también huecos. Esto economiza material sin pérdida apreciable de fuerza.





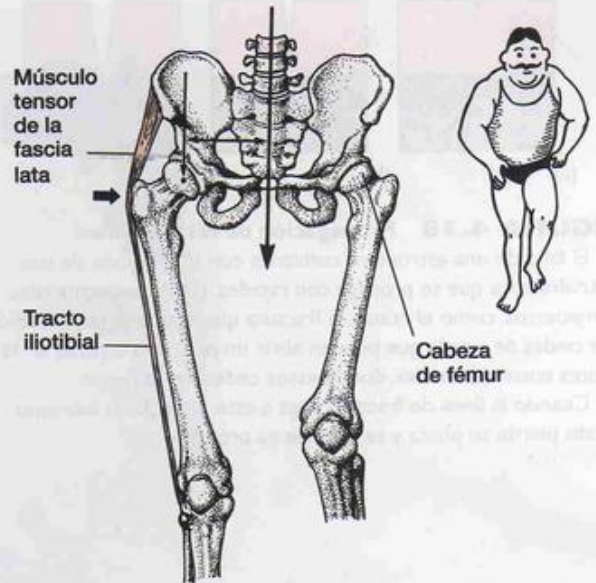
**FIGURA 4.35 Catedral gótica.** El lado derecho de esta catedral muestra sus elementos estructurales. El lado izquierdo ilustra cómo estas estructuras soportan las líneas de fuerza. En su forma más simple, la catedral tiene un pilar externo culminado por un pináculo, un pilar interno y un arbotante entre ambos pilares. El peso de la bóveda (techo) produce un esfuerzo oblicuo sobre los pilares interiores. El viento o la nieve caída acentúan esta presión lateral, que tiende a doblar los pilares interiores. Los arbotantes actúan en dirección opuesta para resistir esta tendencia y contribuyen a transmitir el empuje lateral del techo hasta el suelo (flechas pequeñas).

Según Gordon.



**FIGURA 4.36 Peso.** (a) Cuando un material se dobla bajo un peso, se desarrollan fuerzas de compresión (flechas negras) en su cara cóncava y fuerzas de tensión (flechas blancas) en la convexa. (b) Cuando una columna de soporte soporta un peso simétricamente (centrado), el único tipo de fuerza que experimenta es de compresión. Se representa gráficamente la distribución de un peso de 100 kg. Las longitudes de las flechas verticales muestran una distribución igual de las fuerzas de compresión en esta sección. (c) La disposición asimétrica de la misma masa hace que la columna se doble. La columna sufre fuerzas de compresión (flechas hacia abajo) y fuerzas de tensión (flechas hacia arriba). Ambas fuerzas son mayores cerca de la superficie y menores hacia el centro de la columna.

La mayoría de las fracturas comienzan en un lado de un hueso expuesto a fuerzas de tensión. La fractura se propaga a través de la matriz ósea, produciendo la rotura. Sin embargo, el hueso es un material compuesto, formado por varias sustancias con distintas propiedades mecánicas. En conjunto, estas



**FIGURA 4.37 Tirantes.** El peso del cuerpo se soporta en las cabezas de los fémures (izquierda). Esto significa que durante un paso largo, la cabeza de un fémur aguanta todo el peso del cuerpo, y en consecuencia, el fémur, que está cargado asimétricamente, tiende a doblarse. El tracto iliotibial, el largo tendón del músculo tensor de la fascia lata, que corre lateralmente por el fémur, contrarresta parcialmente esta tendencia y, por tanto, reduce las fuerzas de tensión que de otra forma actuarían sobre el fémur.

sustancias resisten mejor la propagación de la fractura que cualquiera de ellas por separado (Fig. 4.38a-c). Este mismo principio es la razón de la resistencia de la fibra de vidrio a la rotura. La fibra de vidrio consiste en fibrillas de cristal embutidas en una resina plástica. El vidrio es frágil y la resina blanda, pero el conjunto resulta muy fuerte porque puede mitigar pequeñas roturas e impedir su propagación. Cuando una rotura se aproxima a la frontera entre los dos materiales de la fibra de vidrio, la resina cede ligeramente. Se abre un pequeño espacio que recibe la punta de la rotura, absorbe las fuerzas concentradas e interrumpe su propagación. Un espacio en un material puede realizar la misma función; por eso las espumas rígidas resisten el agrietamiento. El hueso utiliza tanto la resistencia a la fatiga como pequeños espacios huecos y espacios para reducir la propagación.

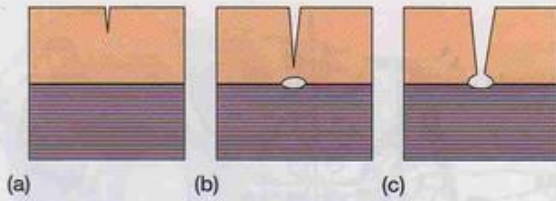
Las fibras de colágeno y los cristales de hidroxapatito son los materiales que componen la matriz del hueso. Se cree que funcionan de forma análoga a los cristales y la resina de la fibra de vidrio para atenuar pequeñas fracturas. Además, la orientación de las fibras de colágeno se alterna en capas sucesivas para resistir mejor las fuerzas de tensión y compresión.

Estructura del hueso (p. 179)

### Respuesta tisular al estrés mecánico

Los tejidos pueden cambiar como respuesta al estrés mecánico. Si un tejido vivo no trabaja, tiende a disminuir su importancia, una condición denominada **atrofia** (Fig. 4.39a). Si cada vez





**FIGURA 4.38 Propagación de las fracturas.**

- (a) El fallo de una estructura comienza con la aparición de una microfRACTURA que se propaga con rapidez. (b) En los materiales compuestos, como el hueso, la fractura que avanza está precedida por ondas de estrés que pueden abrir un pequeño espacio en los límites entre materiales, donde estos ceden ligeramente. (c) Cuando la línea de fractura llega a este espacio, su extremo agudo pierde su punta y se detiene su progreso.

experimenta más estrés, el tejido tiende a aumentar y reforzarse, lo que se conoce como **hipertrofia** (Fig. 4.39b). La división y proliferación celulares por efecto del estrés se denominan **hiperplasia**. Así, como respuesta al ejercicio, los músculos de un atleta aumentan de tamaño. Este aumento general se debe primeramente a un aumento en el tamaño de las células musculares existentes, no a un incremento de su número (hipertrofia, pero no hiperplasia). Durante el embarazo, los músculos lisos del útero aumentan tanto su tamaño como su número (hipertrofia e hiperplasia).

#### Respuesta muscular al ejercicio crónico (p. 375)

En ciertas circunstancias, los tejidos pueden pasar de un tipo a otro, una transformación denominada **metaplasia**. Las transformaciones metaplásicas son a menudo patológicas. Por ejemplo, el epitelio columnar pseudoestratificado y ciliado de la tráquea puede convertirse en un epitelio escamoso estratificado en las personas fumadoras. Sin embargo, algunos cambios metaplásicos parecen formar parte del crecimiento normal o de procesos de reparación. Por ejemplo, los reptiles tienen formación metaplásica del hueso durante el crecimiento de los huesos largos. Los condrocitos se convierten en osteoblastos y la matriz cartilaginosa pasa a ser ósea cuando el cartílago sufre una transformación directa en hueso osificado. Durante la reparación ósea en reptiles, anfibios y peces, el callo cartilaginoso parece proceder del tejido conjuntivo por metaplasia.

#### Tipos de tejido (p. 174)

Todos los tejidos retienen cierta capacidad fisiológica de adaptarse a nuevas exigencias, incluso después de completarse el desarrollo embrionario. El entrenamiento con pesas hace que los músculos de un atleta crezcan y sus tendones se refuercen. Las carreras de larga distancia estimulan la circulación, incrementan el volumen sanguíneo, mejoran la liberación de oxígeno en los tejidos y metabolizan más eficazmente los lípidos de reserva. Aunque el número de células nerviosas generalmente no aumenta como respuesta al estrés del ejercicio, la coordinación de la actividad muscular sí lo hace. Los tejidos continúan adaptándose fisiológicamente a los cambios a lo largo de la vida del individuo. Uno de los mejores ejemplos es el hueso porque ilustra la complejidad de la respuesta tisular.

### Respuesta del hueso

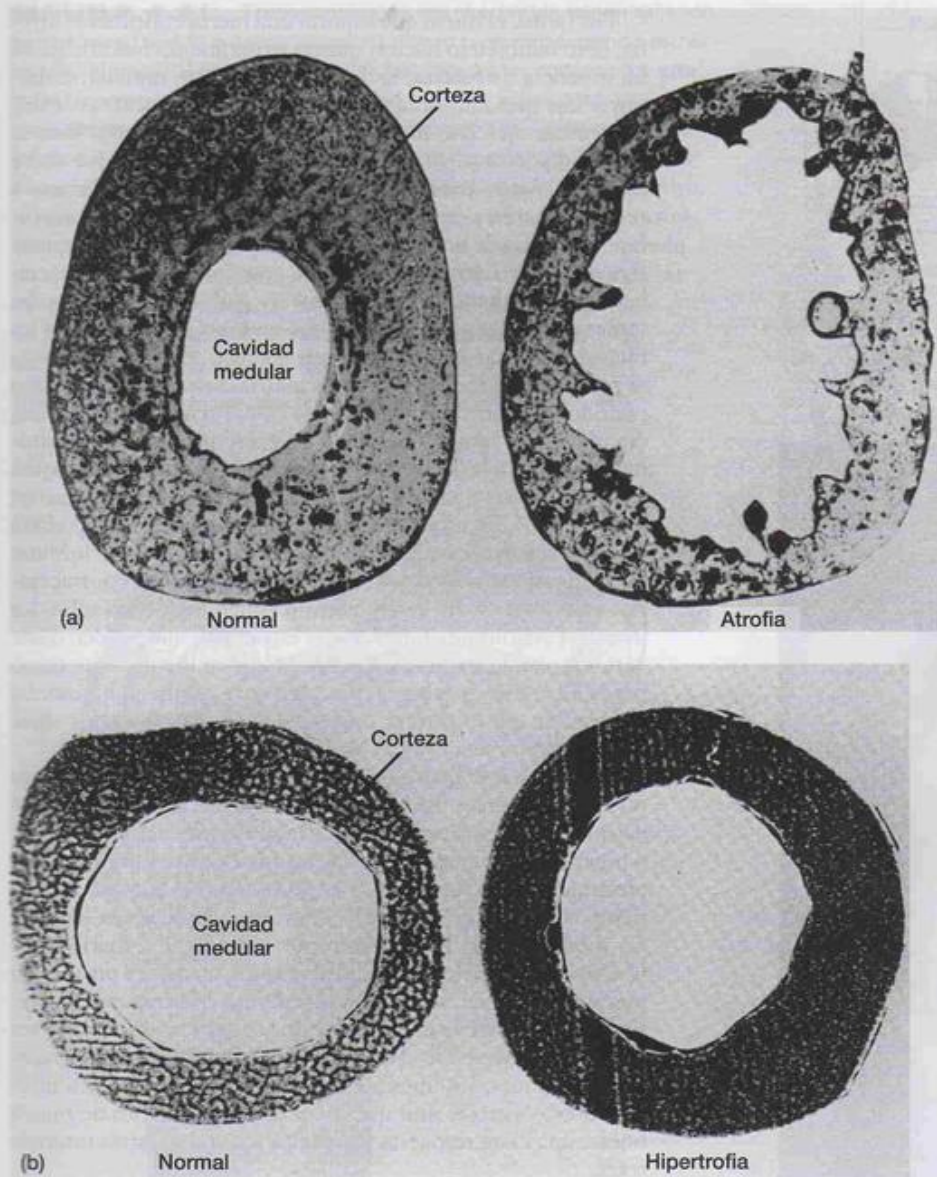
Mientras funciona como protección o soporte, el hueso no puede deformarse significativamente. Si los huesos de la piernas se doblaran como juncos, ciertamente serían ineficaces para soportar el cuerpo. Los huesos deben ser firmes. Pero como el hueso vivo es dinámico y responde a estímulos, cambia gradualmente durante la vida de un individuo. La información genética de una persona establece la forma básica de un hueso, pero los factores ambientales inmediatos también contribuyen a determinarla. Algunos pueblos del Nuevo Mundo desarrollaron la práctica de sujetar la cabeza de los recién nacidos a las tablas de la cuna (Fig. 4.40a, izquierda). Como resultado, la forma normal del cráneo del niño se alteraba, de manera que el lado presionado contra la tabla quedaba aplanado. En ciertas partes de África y Perú, el prolongado vendaje de la parte posterior de la cabeza producía el alargamiento del cráneo (Fig. 4.40a, derecha). Hasta hace muy poco, las niñas chinas de posición acomodada tenían los pies permanentemente encogidos y sujetos con vendas apretadas para que resultaran muy pequeños en estado adulto. Los dedos se recogían y el arco se exageraba. (Fig. 4.40b, derecha). El pie normal, grande en comparación, se consideraba feo en una mujer (Fig. 4.40b, izquierda). Al impedir el vendaje de los pies el funcionamiento biomecánico normal, también tenía la consecuencia, socialmente bien considerada, de mantener a las mujeres literalmente «en su sitio».

**Influencias ambientales** Hay cuatro tipos de influencias ambientales que alteran o cambian la forma básica del hueso establecida por el programa genético. Una son las enfermedades infecciosas. Un organismo patógeno puede actuar directamente para alterar el patrón de depósito de hueso y cambiar su aspecto general. O bien, el organismo patógeno puede destruir físicamente partes de un hueso. Una segunda influencia ambiental es la nutrición. Con una dieta adecuada, la formación normal del hueso queda generalmente garantizada. Si la dieta es deficiente, los huesos pueden sufrir anomalías considerables. El raquitismo, producido por una deficiencia de calcio en el hombre, hace que los huesos que soportan peso se doblen (Fig. 4.40c). La radiación ultravioleta transforma el dehidrocolesterol en vitamina D, que el cuerpo humano necesita para incorporar el calcio a los huesos. La luz solar y los derivados lácteos son generalmente suficientes para impedir el raquitismo. Las hormonas pueden ser el tercer factor que afecte a la forma de los huesos. El hueso es un depósito de calcio, lo que probablemente constituye su función más antigua. Cuando es necesario, se extrae calcio de la matriz ósea. Durante la lactancia, se producen pérdidas de calcio en la madre porque produce leche rica en esta sustancia; durante el embarazo, porque el esqueleto del feto comienza a osificarse; durante la puesta de huevos cuando se añade la cáscara, y durante el crecimiento de los cuernos al desarrollarse su parte ósea.

#### Control endocrino del calcio óseo (p. 589)

La cuarta influencia ambiental en la forma del hueso es el estrés mecánico (Fig. 4.40b,c). Cada hueso que soporta una carga experimenta la fuerza de la gravedad, y los músculos tiran de la mayoría de los huesos. Las fuerzas de la gravedad y la contracción muscular colocan al hueso en un entorno que determina su forma final. A lo largo de la vida de un individuo, estas fuerzas sobre el hueso cambian. Cuando una cría comienza a andar y desenvolverse, se hace más activa.





**FIGURA 4.39** Pérdida (atrofia) y crecimiento (hipertrofia) de un hueso.

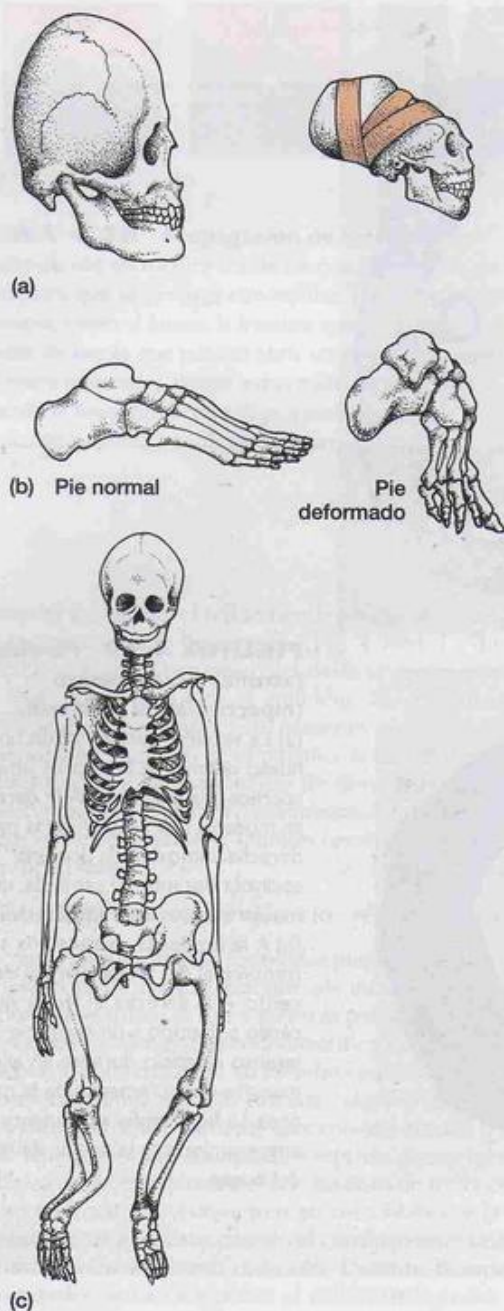
(a) La sección transversal de un hueso normal de la pata de un perro aparece a la izquierda. A la derecha se muestra una sección de la pata derecha, inmovilizada por una escayola durante 40 semanas, que muestra una atrofia significativa.

(b) A la izquierda aparece una sección transversal del fémur normal de un cerdo. A la derecha, el fémur de un cerdo sometido a un regular e intenso ejercicio durante un año muestra un incremento de la masa ósea. La hipertrofia es evidente por el engrosamiento y la mayor densidad del hueso.

Cuando es adulto, puede emigrar, luchar por el territorio o aumentar su ingesta para mantener a su propia descendencia. Conforme el animal se hace más grande, la escala se convierte en un factor. El incremento geométrico de la masa de un animal en crecimiento introduce mayores demandas mecánicas sobre los elementos de soporte de su cuerpo. Los atletas que siguen un programa de entrenamiento continuo incrementan intencionadamente las cargas sobre sus músculos y huesos para estimular la adaptación fisiológica a la actividad elevada. Por el contrario, la edad y el tipo de vida pueden conducir a una disminución de la actividad y a reducir el estrés sobre los huesos. Los dientes pueden caerse o estropearse, y esto altera el patrón de fuerzas de las mandíbulas. Una herida puede hacer que una extremidad funcione más que la otra. Por ello, y por razones muy variadas, las fuerzas que experimentan los huesos cambian.

**Atrofia e hipertrofia** La respuesta del hueso al estrés mecánico depende de la duración de las fuerzas. Si el hueso experimenta una presión continua, el tejido óseo se pierde y aparece la atrofia. Esta presión continua contra el hueso aparece ocasionalmente con anomalías del crecimiento, como tumores cerebrales que sobresalen de la superficie del encéfalo y presionan el interior del cráneo. Si esta presión continua se prolonga, el hueso se erosiona, formando una depresión poco profunda a lo largo de la superficie de contacto. Los aneurismas, dilataciones de los vasos sanguíneos en puntos débiles de su pared, pueden ejercer una presión continua sobre el hueso adyacente y producir la atrofia del hueso. Los aparatos de ortodoncia que los dentistas sujetan a los dientes fuerzan éstos contra las paredes de los alvéolos óseos en los que se alojan. La resorción del hueso sometido a un continuo estrés abre el camino para que el diente se mueva lenta pero firmemente hacia posiciones nuevas y presumiblemente mejores en las mandíbulas.





**FIGURA 4.40** Respuesta del hueso al estrés mecánico. (a) La continua presión de una tabla de la cuna aplanó el cráneo de este indio navajo (izquierda), y el vendaje de este nativo peruano (derecha) lo alargó. (b) Históricamente, muchos chinos seguían la costumbre de vendar fuertemente los pies de las niñas. Los pequeños y deformes pies que se muestran a la derecha eran considerados socialmente «atractivos». (c) Una deficiencia nutricional de calcio durante la infancia produce raquitismo, el cual debilitó el esqueleto de esta mujer de 70 años. Sus huesos se doblaron bajo el peso normal de su cuerpo.

Según Halsted y Middleton.

Por tanto, el hueso que soporta una fuerza continua se atrofia; pero también lo hace el que no experimenta fuerza alguna. En ausencia de fuerzas, la densidad del hueso también disminuye. Las personas obligadas a largas permanencias en cama sin realizar ejercicio muestran signos de osteoporosis. Esto se ha estudiado experimentalmente con perros a los que se ha escayolado una pata. La escayola inmovilizadora elimina o reduce considerablemente los pesos que normalmente soportan los huesos de una pata. Los huesos así impedidos muestran significativos signos de resorción, que pueden aparecer con bastante rapidez. Experimentos con gallos a los que se ha inmovilizado las alas muestran que en unas pocas semanas los huesos presentan una extensa osteoporosis. En los astronautas se produce una rarificación de la matriz ósea durante extensos períodos de ingravidez. Las sales de calcio abandonan el hueso, circulan en la sangre y su exceso se excreta. Cuando un astronauta regresa a la Tierra y a sus fuerzas gravitatorias, sus esqueletos recuperan gradualmente su densidad anterior. Incluso en largos viajes, el esqueleto osificado no parece que pudiera desaparecer por completo, sino que alcanzaría un mínimo determinado genéticamente. Y, por supuesto, las contracciones musculares mantienen cierto régimen de fuerzas sobre los huesos. Pero durante largos viajes espaciales, que pueden durar varios meses, la atrofia ósea puede progresar lo suficiente como para que el regreso a la gravedad terrestre resulte peligroso. La prevención de la atrofia ósea en los viajes espaciales sigue siendo un problema sin resolver.

Entre el hueso continuamente estresado y el hueso sin alterar existe un tercer tipo de aplicación de fuerzas, el estrés *intermitente*. El estrés intermitente estimula la formación de hueso, o hipertrofia. La importancia de las fuerzas intermitentes en el crecimiento y la forma del hueso se sospechó durante mucho tiempo debido a que el hueso se atrofia cuando cesan las fuerzas intermitentes. Por el contrario, cuando se sometió a los huesos de un conejo a estrés intermitente mediante un aparato mecánico especial, se produjo hipertrofia. Más recientemente, los huesos del ala de un gallo fueron sometidos a estrés una vez al día, permaneciendo el resto del tiempo inmovilizados. Transcurrido un mes, los huesos estresados artificialmente no mostraron osteoporosis sino que se apreció crecimiento de nuevo hueso, una clara respuesta fisiológica natural al estrés intermitente.

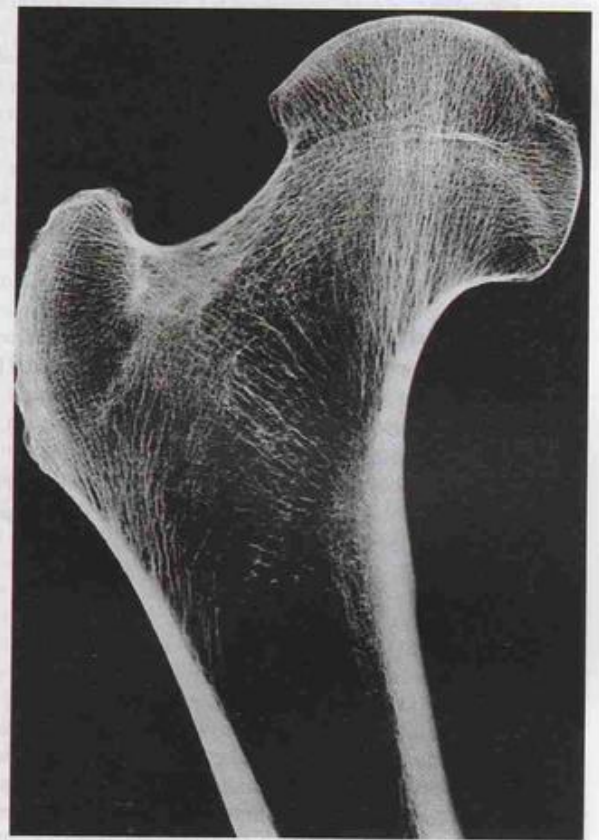
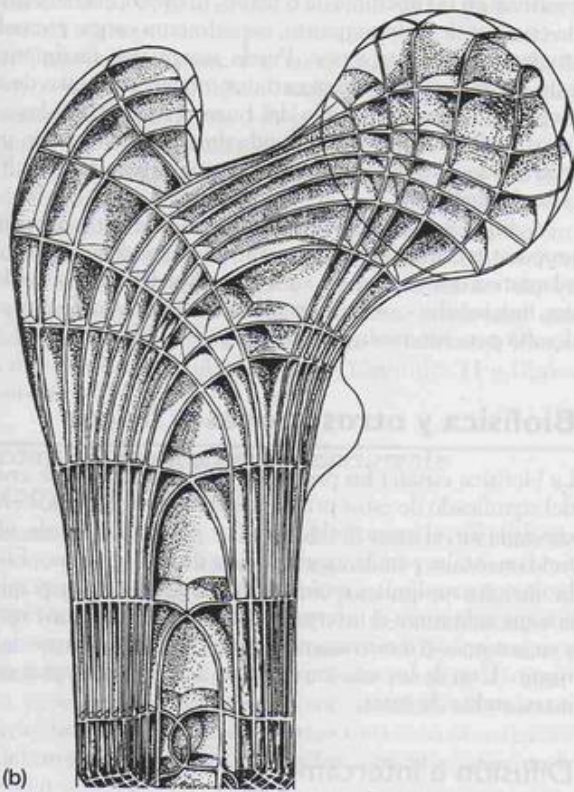
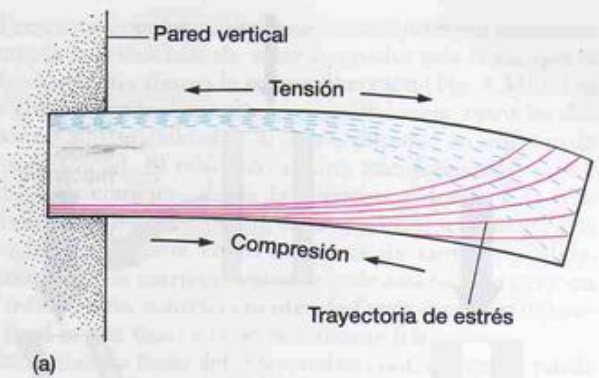
**Diseño interno** La forma general de un hueso refleja su papel como parte del sistema esquelético. El tejido óseo interno consiste en áreas de **hueso esponjoso** y de **hueso compacto**. La distribución del hueso compacto y esponjoso se cree que también está dirigida por factores mecánicos, aunque hay pocas pruebas concluyentes de esta relación. De acuerdo con una teoría de la ingeniería llamada teoría de las trayectorias, cuando se coloca un peso sobre un objeto, el material del interior de éste soporta las fuerzas internas resultantes a lo largo de trayectorias o líneas de estrés que transmiten estas fuerzas de molécula a molécula por el interior del objeto (Fig. 4.41a). Un tablón sujeto por su base a la pared se doblará por su propio peso. Su superficie inferior experimenta fuerzas de compresión al apretarse el material, mientras que el material de la superficie superior sufre tensión al separarse. Las fuerzas de compresión y tensión resultantes viajan por trayectorias de estrés que se cortan en ángulos rectos entre sí y se agrupan bajo la superficie del tablón.

Culmann y Meyer, ingenieros del siglo XIX, aplicó esta teoría de las trayectorias a la arquitectura interna del hueso. Como el fémur soporta el peso de la parte superior del cuerpo,



**FIGURA 4.41 Trayectorias de estrés.** (a) Un tablón saliendo de una pared tiende a doblarse por su propio peso, produciendo estrés interno al material de que está hecho. Los ingenieros contemplan este estrés interno como distribuido a lo largo de líneas llamadas trayectorias de estrés. Las fuerzas de compresión se concentran en el fondo del tablón, y las de tensión en la parte superior. (b) Trayectorias de tensión en el hueso vivo. Cuando esta teoría se aplica al hueso vivo, la matriz del hueso parece disponerse a lo largo de las líneas de estrés. El resultado es una económica red ósea, con el material concentrado en la superficie de un hueso tubular. Una sección transversal a través del extremo proximal de un fémur revela la red de espículas óseas en la cabeza, que resultan concentradas y compactadas a lo largo de las paredes de la caña del fémur.

*El modelo de red interna ha sido cedido amablemente por P. Dullemeijer, según Kummer.*

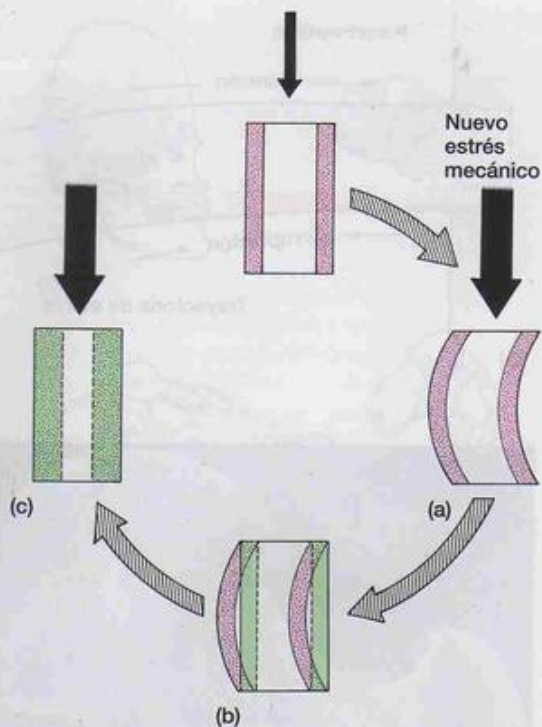


razonó que deberían aparecer trayectorias similares de estrés en este hueso. Para que el cuerpo construya una estructura fuerte economizando materiales, el tejido óseo debería depositarse a lo largo de las trayectorias de estrés, las líneas que realmente soportan el peso. Tras observar secciones de hueso, Culmann sugirió que la naturaleza había dispuesto las espículas óseas (**trabéculas**) en una red de hueso esponjoso en los extremos de los huesos largos (Fig. 4.41b). Como estas líneas de estrés se dirigen a la superficie cerca del centro del hueso, las trabéculas hacen lo mismo, y el resultado es un hueso tubular. Si las trabéculas óseas siguen las líneas internas de estrés, sería de esperar que estas trabéculas formasen una red de hueso

esponjoso tras el nacimiento, cuando se experimentan pesos funcionales por primera vez. Y así es. Las trabéculas de los fetos tienen una arquitectura reticulada al azar; sólo más tarde se organizan siguiendo las líneas de estrés.

**Ley de Wolff** Cuando las fuerzas mecánicas cambian, el hueso responde dinámicamente para adaptarse fisiológicamente al estrés cambiante. La ley de Wolff, llamada así en honor de un científico del siglo XIX que resaltó la relación entre la forma del hueso y su función, establece que se produce remodelación del hueso en proporción a las exigencias mecánicas que soporta.





**FIGURA 4.42 Remodelación del hueso.** Cuando el hueso tubular experimenta una nueva fuerza distorsionante (a), se produce una respuesta fisiológica que lo engrosa y refuerza. Se forma nuevo hueso a lo largo de la superficie cóncava (b), remodelando el hueso, y se restablece la forma recta (c). Más remodelación devuelve al hueso a su forma original (arriba), aunque las paredes deberían ahora ser más gruesas para soportar el nuevo y mayor peso.

Cuando un hueso experimenta nuevos pesos, el resultado es muchas veces una mayor tendencia a doblarse. Cuando esto ocurre, aparecen fuerzas de tensión. Los huesos son menos capaces de aguantar fuerzas de tensión que de compresión. Para compensar esto, el hueso se remodela fisiológicamente para adaptarse al nuevo peso (Fig. 4.42a-c). Inicialmente, la remodelación adaptativa implica el engrosamiento de la pared que sufre compresión. Eventualmente, la remodelación completa restablece la forma tubular del hueso. ¿Cómo resultan estimuladas las células del lado comprimido para depositar más hueso? Los nervios penetran en el hueso, por lo que serían una forma de inducir y coordinar la respuesta fisiológica de los osteocitos a los cambios de peso. Sin embargo, los huesos cuyos nervios han sido cortados todavía responden a la ley de Wolff y se ajustan a los cambios mecánicos.

Los músculos que tiran de los huesos afectan a la forma de los canales vasculares cerca de los puntos de inserción al hueso, lo que altera la presión sanguínea en los vasos que abastecen a las células sanguíneas. El incremento de actividad muscular que acompaña al aumento de carga puede, merced a estos cambios de presión sanguínea, estimular a las células óseas para llevar a cabo la remodelación. Sin embargo, la acción muscular sobre el

hueso, incluso aunque sea suficiente para cambiar la presión sanguínea, parece un mecanismo demasiado general como para conducir a las respuestas específicas de remodelación que realmente se aprecian en el hueso.

Las células óseas ocupan pequeñas lagunas o espacios en la matriz cálcica de un hueso. Unos ligeros cambios de configuración en las lagunas de las células ofrecen un mecanismo más prometedor. Bajo la compresión, las lagunas tienden a aplanarse; bajo la tensión tienden a redondearse. Si estos cambios de configuración producidos por la carga pudieran ser detectados por las células óseas que ocupan las lagunas, podrían iniciar una remodelación adecuada al tipo de estrés que experimenten.

Otro mecanismo podría implicar a la **piezoelectricidad** o cargas eléctricas de bajo nivel. Se trata de cargas superficiales que aparecen en cualquier material cristalino en condiciones de estrés: cargas negativas en la superficie de compresión y positivas en la superficie de tensión. El hueso, con su estructura de cristales de hidroxiapatito, experimenta cargas piezoeléctricas cuando soporta pesos. Puede imaginarse fácilmente que bajo un nuevo peso, aparecería un nuevo conjunto de cargas piezoeléctricas en el tejido del hueso estresado. Si las células óseas pudieran detectar individualmente estas cargas piezoeléctricas locales, podría producirse una respuesta específica de remodelación.

Aunque son prometedores, ninguno de estos mecanismos propuestos puede por sí solo explicar la remodelación fisiológica adaptativa que se produce en la respuesta del hueso a las demandas funcionales que actúan sobre él. Estos problemas son un desafío para futuras investigaciones.

## Biofísica y otros procesos físicos

La biofísica estudia los principios de intercambios de energía y del significado de estos principios para los organismos vivos. El uso de la luz, el intercambio de calor y la difusión molecular son fundamentales para la supervivencia de un organismo. El diseño biológico y sus límites están determinados por los principios físicos que gobiernan el intercambio de energía entre un organismo y su entorno, e internamente entre los tejidos activos del organismo. Uno de los más importantes de estos principios es el del intercambio de gases.

## Difusión e intercambio

### Presiones y presiones parciales

La presión del aire varía ligeramente con las condiciones atmosféricas, como los frentes de altas y bajas presiones, y con la temperatura. Cuando los animales ascienden a grandes alturas, la presión cae significativamente conforme el aire resulta menos denso, y la respiración se hace más trabajosa. Este descenso en la presión de los gases, especialmente del oxígeno, crea la dificultad. El aire es una mezcla de nitrógeno (alrededor del 78% en volumen), oxígeno (aproximadamente el 21% en volumen), dióxido de carbono y elementos traza. Cada gas del aire actúa de manera independiente produciendo su propia presión, sin relación con los otros gases de la mezcla. Del total de 101 000 Pa (presión del aire) a nivel del mar, corresponden 21 210 Pa ( $101\ 000\text{ Pa} \times 21\%$ ) al oxígeno, 78 780 Pa ( $101\ 000\text{ Pa} \times 78\%$ ) al nitrógeno y 1010 Pa a los restantes gases. La parte que cada gas tiene en la presión total es su **presión parcial**. La



tasa a la que puede inhalarse el oxígeno depende de su presión parcial. A 5300 m la presión del aire baja aproximadamente 0.5 atm, o 50 500 Pa. El oxígeno sigue constituyendo el 21% del aire, pero como éste es más ligero, hay menos oxígeno total. Su presión parcial cae a 10 605 Pa (50 500 Pa  $\times$  21%). Al disminuir la presión parcial de oxígeno, el sistema respiratorio obtiene menos, y la respiración se dificulta. Los animales que viven en las altas montañas, especialmente las aves que vuelan alto deben estar diseñados para afrontar estos cambios en la presión atmosférica.

Como el agua pesa mucho más que el aire por unidad de volumen, un animal que desciende en el agua experimenta un cambio de presión mucho más rápido que en el aire. Con cada descenso de 10.3 m la presión aumenta 1 atm. Por tanto, una foca a una profundidad de 20.6 m soporta casi dos atmósferas más que cuando está en la playa. El efecto de este cambio de presión en los líquidos y sólidos corporales probablemente no tiene consecuencias, pero el aire contenido en los pulmones o en la vejiga natatoria de los peces se comprime significativamente. Cada metro de descenso en el agua añade 9800 Pa de presión, o una libra por pulgada cuadrada de pared torácica. La compresión de los pulmones o de la vejiga natatoria reduce su volumen, y por tanto afecta a su flotabilidad.

El movimiento de gases dentro y fuera de la corriente sanguínea se ve afectado por la diferencia entre la presión parcial de oxígeno inhalado en la superficie y su presión parcial cuando se difunde en la sangre una vez que el animal se ha sumergido. Trataremos específicamente estas propiedades de los gases y la manera en que el cuerpo de los vertebrados está diseñado para acomodarse a ellas cuando examinemos los sistemas respiratorio y circulatorio en los Capítulos 11 y 12 respectivamente.

### **Intercambio contracorriente, concurrente y de corrientes cruzadas**

El intercambio es gran parte de la vida. El oxígeno y el dióxido de carbono pasan del ambiente al organismo y viceversa. Los animales que se enfrían toman el sol para captar calor de su entorno; los animales grandes y activos desprenden calor al ambiente para impedir el sobrecalentamiento. Los organismos intercambian iones con su entorno. Estos procesos de intercambio, ya sea de gases, calor o iones son llevados a cabo a veces por corrientes de agua o aire en contacto unas con otras. La eficacia del intercambio depende de si las corrientes pasan en la misma o en opuestas direcciones.

Imaginemos dos tubos idénticos, paralelos pero independientes, por los que fluyen corrientes de agua a la misma velocidad. El agua que entra por uno de ellos está caliente, y la que entra en el otro, fría. Si los tubos están hechos de material conductor y se ponen en contacto, el calor pasará de uno al otro (Fig. 4.43a,b). El flujo de agua puede ser en la misma dirección, un **intercambio concurrente**, o en direcciones opuestas, un **intercambio contracorriente**. La eficacia del intercambio entre los tubos se ve afectada por la dirección del flujo.

Si las corrientes son concurrentes, cuando los dos tubos se ponen en contacto, la diferencia de temperaturas será máxima, pero caerá conforme se transfiera calor del tubo caliente al frío. La corriente de agua fría se calentará, y la caliente se enfriará; así, en el punto de salida, ambas corrientes de agua se aproximarán a la media de sus temperaturas iniciales (Fig. 4.43a). Si tomamos los mismos tubos y las mismas temperaturas iniciales, pero dirigimos las corrientes

en direcciones opuestas, tenemos un intercambio contracorriente; la transferencia de calor es mucho más eficaz que si las dos corrientes tienen la misma dirección (Fig. 4.43b). Un flujo contracorriente mantiene una diferencia entre las dos corrientes a lo largo de todo su curso, y no sólo en el punto de contacto inicial. El resultado es una transferencia de calor mucho más completa desde la corriente caliente a la fría. Cuando los tubos se separan, la corriente inicialmente fría está casi tan caliente como la adyacente corriente cálida. Inversamente, la corriente caliente cede casi todo su calor en este intercambio contracorriente, de forma que su temperatura final es casi igual a la de la corriente fría.

Este principio físico del intercambio contracorriente puede incorporarse al diseño de muchos animales. Por ejemplo, las aves endotermas que nadan en aguas frías pueden perder gran parte de su calor corporal si la sangre caliente que circula por sus patas quedase expuesta al agua. Sustituir este calor perdido puede resultar muy costoso. Un intercambio contracorriente de calor entre la sangre caliente de las arterias, hacia la pata, y la sangre enfriada que vuelve por las venas, impide la pérdida de calor en las aves acuáticas. En la parte superior de las patas de tales aves, las pequeñas arterias se ponen en contacto con pequeñas venas, formando una **rete**, o red de vasos interconectados. Como la sangre arterial en estos vasos pasa en dirección opuesta a la sangre venosa, se establece un sistema contracorriente de intercambio de calor. Cuando la sangre de las arterias alcanza los pies, ha cedido casi todo su calor a la sangre venosa que retorna al cuerpo. De esta forma existe poca pérdida de calor hacia el agua a través del pie. El sistema contracorriente de la rete forma un **aislante calórico**, que impide la pérdida de calor corporal hacia el ambiente. Se han hecho estimaciones que indican que la rete es tan eficaz en la transferencia de calor que si por un lado se introdujera agua hirviendo por las arterias de un ave acuática y por el otro agua helada por sus venas, los vasos sanguíneos de las patas perderían menos de 1/10 000 de grado de temperatura.

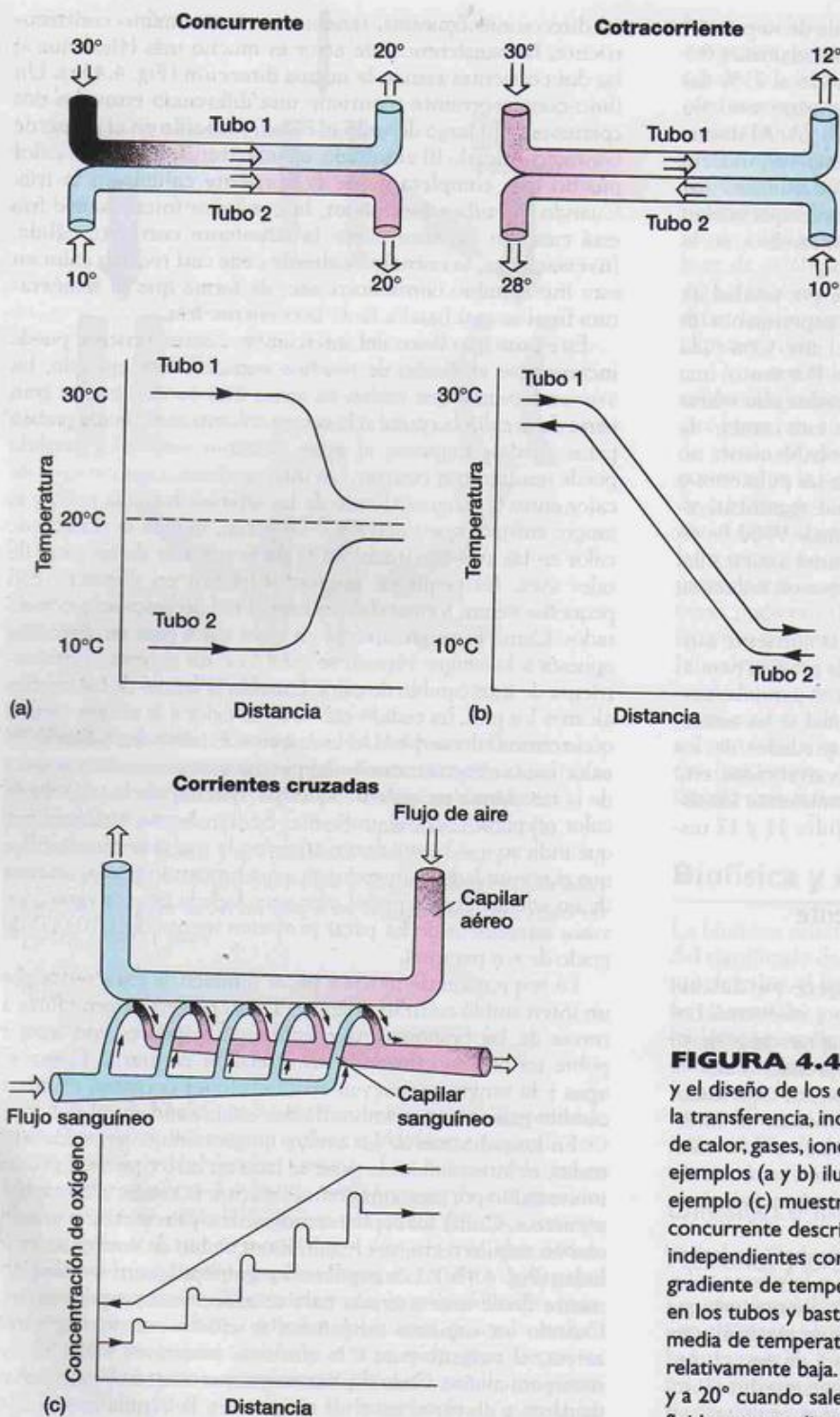
La respiración de muchos peces también se caracteriza por un intercambio contracorriente. El agua rica en oxígeno fluye a través de las branquias, que contienen capilares con sangre pobre en oxígeno fluyendo en dirección contraria. Como el agua y la sangre se mueven en direcciones opuestas, el intercambio gaseoso entre ambos fluidos es muy eficaz.

En los pulmones de las aves, y quizás también en otros animales, el intercambio de gases se basa en otro tipo de flujo, un intercambio por corrientes cruzadas entre la sangre y los capilares aéreos. Como los capilares sanguíneos y los aéreos se cruzan casi en ángulo recto, se crea un intercambio de corrientes cruzadas (Fig. 4.43c). Los capilares sanguíneos corren secuencialmente desde una arteriola para abastecer cada capilar aéreo. Cuando los capilares sanguíneos se cruzan con los capilares aéreos, el oxígeno pasa a la corriente sanguínea y el CO<sub>2</sub> se incorpora al aire. Cada capilar sanguíneo contribuye escalonadamente a elevar el nivel de oxígeno en la vénula con la que contacta. Las presiones parciales varían a lo largo de un capilar aéreo, pero el efecto aditivo de estos capilares sanguíneos en serie es conseguir eficaces niveles de oxígeno en la sangre venosa cuando abandona los pulmones.

### **Óptica**

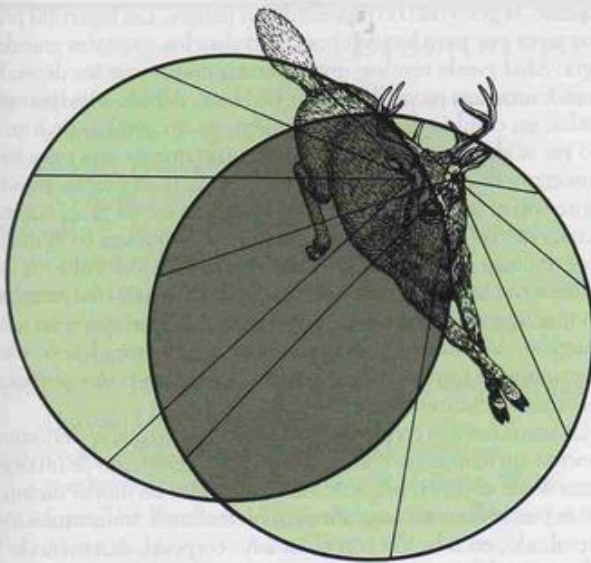
La luz transporta información sobre el entorno. El color, el brillo y la dirección están codificados en la luz. Descodificar esta información es la función de los órganos sensoriales fotorreceptores.





**FIGURA 4.43** Sistemas de intercambio. La dirección y el diseño de los conductos de intercambio afecta a la eficacia de la transferencia, independientemente de que el intercambio sea de calor, gases, iones u otras sustancias. Los primeros dos ejemplos (a y b) ilustran la transferencia de calor. El tercer ejemplo (c) muestra el intercambio gaseoso. (a) El intercambio concurrente describe la condición en la que fluidos independientes corren en la misma dirección. Debido a que el gradiente de temperatura entre los fluidos es alto cuando entran en los tubos y bastante bajo cuando sale de ellos, la diferencia media de temperatura intercambiada por los dos fluidos es relativamente baja. El fluido en el tubo 2 está a  $10^{\circ}$  cuando entra y a  $20^{\circ}$  cuando sale. (b) En el intercambio contracorriente, el fluido pasa en direcciones opuestas dentro de los dos tubos, de forma que la diferencia de temperatura entre ellos permanece relativamente alta en todo el trayecto. El fluido en el tubo 2 está a  $10^{\circ}$  cuando entra y a  $28^{\circ}$  cuando sale. Por ello, se transfiere más calor con el intercambio contracorriente que con el concurrente. (c) En el intercambio por corrientes cruzadas, cada rama de un capilar sanguíneo se cruza con un capilar aéreo en ángulo recto y extrae oxígeno de él. Los niveles de oxígeno aumentan considerablemente en la sangre que sale. Las flechas indican la dirección del flujo.





**FIGURA 4.44** Visión estereoscópica. Cuando los campos visuales cónicos del ciervo se superponen, producen visión estereoscópica (zona sombreada).

Sin embargo, la capacidad de beneficiarse de esta información depende de si el animal ve en el agua o en el aire, y también del grado de superposición de los campos visuales de ambos ojos.

### Percepción de la profundidad

La posición de los ojos en la cabeza representa una elección entre la visión panorámica y la percepción de la profundidad. Si los ojos se sitúan lateralmente, cada uno abarca mitades separadas del entorno, y el campo total de visión en un momento dado es grande. Allí donde los campos de visión no se superponen, un animal tiene **visión monocular**. Esto es común en animales que sirven de presa, y proporciona al individuo una gran percepción visual de su entorno para detectar la aproximación de amenazas potenciales desde la mayoría de las direcciones. La visión monocular estricta, en la que los campos visuales de ambos ojos están totalmente separados, es rara. Los ciclóstomos, algunos tiburones, las salamandras, los pingüinos y las ballenas tienen una visión monocular estricta.

Si los campos visuales se superponen, la visión es **binocular**. El hombre se caracteriza por una extensa superposición de los campos visuales. Tenemos 140° de visión binocular, con 30° de visión lateral monocular. La visión binocular es importante en las aves (hasta 70°), los reptiles (hasta 45°) y algunos peces (como mucho 40°). Dentro del área de superposición, los dos campos visuales se fusionan en una única **imagen estereoscópica** (Fig. 4.44). La ventaja de la visión estereoscópica es que proporciona una percepción de la profundidad. Al cerrar un ojo y moverse por la habitación se demuestra cuánto sentido de la profundidad se pierde cuando sólo se utiliza el campo visual de un ojo.

La percepción de la profundidad es el resultado de cómo el cerebro procesa la información visual. Con la visión binocular, el campo visual que ve cada ojo es dividido en el cerebro. La mitad va al mismo lado y la otra mitad cruza a través del **quiasma óptico** al lado opuesto del cerebro. Para una parte concreta del

campo visual, la información de ambos ojos se reúne en el mismo lado del cerebro. En el cerebro se compara la **paralaje** de las dos imágenes. La paralaje es la ligera diferencia en las imágenes que se obtienen de un objeto distante cuando se observa desde dos puntos diferentes. Mire a una luz lejana desde un lugar y entonces muévase unos pasos a un lado y mírela de nuevo. Se puede ver algo más de un lado de la luz, y algo menos del lado opuesto, y la posición con respecto a los puntos de referencia del fondo también cambia. El sistema nervioso aprovecha la paralaje producida por la posición de los ojos. Las imágenes visuales tomadas por cada ojo son ligeramente diferentes una de otra debido a la distancia entre ellos. Aunque esta distancia es pequeña, es suficiente para que el sistema nervioso produzca un sentido de la profundidad que resulta de las diferencias de paralaje.

### Percepción de la profundidad y visión estereoscópica (p. 679)

### Acomodación

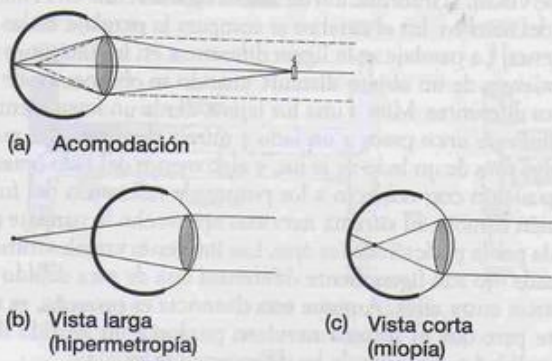
El enfoque nítido de una imagen visual sobre la retina se denomina **acomodación** (Fig. 4.45a). Los rayos de luz procedentes de un objeto distante llegan al ojo con un ángulo ligeramente distinto que los procedentes de un objeto cercano. Cuando un vertebrado pasa de fijarse en objetos cercanos a hacerlo en otros lejanos, su ojo debe ajustarse, o acomodarse para mantener la imagen enfocada. Si la imagen se forma detrás de la retina, se produce **hipermetropía**. Una imagen enfocada por delante de la retina produce **miopía** (Fig. 4.45b,c).

El cristalino y la córnea son especialmente importantes para enfocar la luz que entra. Su función se ve considerablemente afectada por el **índice de refracción** del medio que atraviesa la luz, una medida de la desviación de la luz al pasar de un medio a otro. El índice de refracción del agua es similar al de la córnea; por tanto, cuando la luz pasa a través del agua hasta la córnea en los vertebrados acuáticos, se desvía poco al converger sobre la retina. Pero cuando la luz pasa del aire al medio líquido de la córnea en los vertebrados terrestres, se desvía considerablemente. De igual forma, un animal acuático que ve un objeto en el aire debe compensar la distorsión producida por los diferentes índices de refracción del aire y el agua (Fig. 4.46). Como consecuencia de estas diferencias ópticas básicas, los ojos están diseñados para funcionar bien el aire o bien el agua. La visión en el agua no está necesariamente desenfocada. Solamente nos lo parece por nuestros ojos, adaptados a la visión aérea, cuando tratamos de enfocar la vista debajo del agua. Si colocamos una cámara de aire ante nuestros ojos (por ejemplo, unas gafas de buceo), recuperamos el índice de refracción para el que están diseñados nuestros ojos y vemos con claridad.

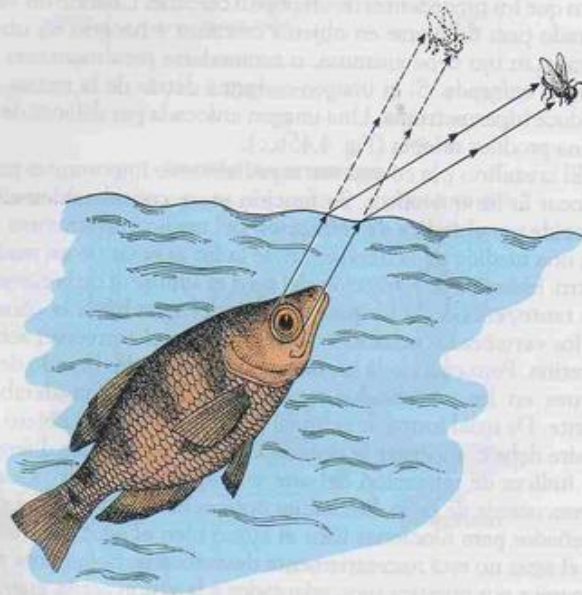
La acomodación puede llevarse a cabo por mecanismos que afectan al cristalino o a la córnea. Los ciclóstomos tienen un músculo corneal que altera la forma de ésta para enfocar la luz entrante. En los elasmobranquios, un músculo protractor cambia la posición del cristalino dentro del ojo. El ojo de los elasmobranquios está enfocado para la visión a larga distancia. Para enfocar los objetos cercanos, el músculo protractor mueve el cristalino hacia delante. En la mayoría de los amniotas, la curvatura de la lente cambia para acomodar el foco del ojo sobre objetos cercanos o lejanos. Los músculos ciliares (que no tienen nada que ver con los cilios microscópicos) actúan sobre la lente para cambiar su forma y, por tanto, alterar su capacidad de enfocar la luz que lo atraviesa.

### Los ojos y los mecanismos de acomodación (Cap. 17)





**FIGURA 4.45 Acomodación.** (a) Visión normal en la que la imagen está enfocada sobre la retina del ojo. (b) Hipermetropía, en la que el cristalino enfoca la imagen detrás de la retina. (c) Miopía, en la que el foco se sitúa delante de la retina.



**FIGURA 4.46 Refracción.** Los diferentes índices de refracción del agua y el aire desvían los rayos de luz que penetran en el agua desde el insecto. El resultado es que el insecto parece estar en una posición distinta de la real, indicada por las líneas de trazos. El pez arquero debe compensar este efecto para lanzar con precisión un chorro de agua que golpee al insecto real, no a su imagen ficticia.

## Resumen

El tamaño importa; y la forma también. Como cualquier otra característica del organismo, el tamaño y la forma tienen consecuencias para la supervivencia. Los organismos grandes tienen pocos enemigos importantes. Los organismos pequeños encuentran su fuerza en el número de individuos. Pero el tamaño y la forma tienen consecuencias físicas por sí mismos. Para un animal

pequeño, la gravedad no representa un peligro. Las lagartijas pueden trepar por paredes y techos. Pero para los animales grandes, la gravedad puede resultar una amenaza mayor que los depredadores. Como nos recuerda J. B. S. Haldane, debido a las distintas escalas, un cambio de tamaño requiere de un cambio de forma. Ello no se debe a razones biológicas, sino que es una necesaria consecuencia de la geometría. La superficie aumenta rápidamente con el incremento de tamaño, en una escala proporcional al cuadrado de las dimensiones lineales; el volumen (o la masa) se ve incluso más afectado, aumentando con el cubo de las dimensiones lineales. Inevitablemente, los animales mayores tienen una masa relativamente más grande que manejar, y en consecuencia, los sistemas locomotor y de soporte deben estar contruidos de forma diferente, más fuerte, para poder satisfacer las correspondientes demandas físicas.

La forma cambia en proporción al tamaño, lo que se denomina *alometría*, un fenómeno común durante el crecimiento de un organismo desde el joven pequeño hasta el adulto de mayor tamaño. Esto se puede ilustrar con gráficos o con mallas de transformación. El resultado, en relación con el tamaño corporal, es a menudo la aceleración del crecimiento de una parte, que llega a su tamaño final más tarde, cuando el adulto es suficientemente grande y maduro como para usarla. La forma es importante para los animales que se mueven con velocidades significativas en medios fluidos. Una forma delgada ante un fluido en movimiento contribuye a reducir la resistencia que de otra manera retrasaría el avance. Al girar hacia su lado ancho, una aleta o un ala utilizan la resistencia de su perfil para generar fuerzas. Una forma favorable, como la aerodinámica, favorece el flujo laminar suave, evitando las turbulencias. El número de Reynolds nos informa de cómo los cambios de tamaño y de forma pueden afectar al movimiento de un animal en un fluido, y pone de manifiesto la importancia de ambos al enfrentarse a las demandas físicas del entorno fluido.

Las fuerzas, producidas por músculos, se aplican mediante palancas del sistema esquelético. Las leyes newtonianas del movimiento identifican las fuerzas físicas a las que se enfrenta un animal, procedentes de la inercia, el movimiento y el principio de acción y reacción. Cuando se inicia el movimiento, el sistema musculoesquelético vence la inercia, acelera las extremidades o el cuerpo con el movimiento y el suelo o el fluido del entorno devuelve fuerzas de reacción. Los músculos aplican fuerza al sistema de palancas y éste libera dicha fuerza como trabajo. La relación entre entrada (*input*) y salida (*output*) representa el rendimiento mecánico, una forma de expresar si un músculo trabaja para aumentar la fuerza o la velocidad. Las cadenas de huesos articulados trabajan como máquinas para transferir las fuerzas de una parte del mecanismo a otra. Cuando genera o recibe fuerzas, el sistema de músculos y huesos está expuesto a estrés, que puede experimentar como fuerzas de compresión, tensión o cizallamiento. el nivel de fallo en cada una de ellas es distinto, y los huesos son generalmente más fuertes frente a la compresión y más susceptibles de romperse con la cizalladura. Además, las fuerzas resultantes no se transmiten por igual en el interior del elemento esquelético. La ley de Wolff establece que el hueso se remodela internamente de forma proporcional a la intensidad y distribución de estos tipos de estrés. También hemos visto los fundamentos de la difusión de los gases y de la óptica, que aplicaremos de forma más completa en posteriores capítulos. En éste, reconocemos que los organismos se enfrentan a problemas físicos que ponen en peligro su supervivencia. En consecuencia, acudimos a la disciplina que estudia tal relación física entre el diseño y los problemas, es decir, la ingeniería. A partir de ello aplicaremos de forma útil sus puntos de vista desde la biomecánica y la biofísica para comprender mejor las bases adaptativas de la arquitectura animal.



---

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Alexander, R. McN. 1981. Factors of safety in the structure of animals. *Sci. Prog. (Oxford)* 67:109-30.
- . 1983. *Animal mechanics*. Londres: Blackwell Scientific Publications.
- Alexander, R. M. 2003. *Principles of animal locomotion*. Princeton: Princeton University Press.
- Benjamin, M., y J. R. Ralphs. 1998. Fibrocartilage in tendons and ligaments—An adaptation to compressive load. *J. Anat.* 193:481-94.
- Calder, W. A. 1984. *Size, function, and life history*. Cambridge: Harvard University Press.
- Frost, H. M. 1990. Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU): 1. Redefining Wolff's Law: The bond modeling problem. *Anat. Rec.* 226:403-13.
- . 1990. Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU): 2. Redefining Wolff's Law: The remodeling problem. *Anat. Rec.* 226:414-22.
- . 1990. Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU): 3. The hyaline cartilage modeling problem. *Anat. Rec.* 226:423-32.
- . 1990. Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU): 4. Mechanical influences on intact fibrous tissues. *Anat. Rec.* 226:433-39.
- Gordon, J. E. 1968. *The new science of strong materials*. Londres: Penguin Books.
- . 1978. *Structures, or why things don't fall down*. Nueva York: DaCapo Press.
- Gould, S. J. 1977. *Ever since Darwin. Reflections in natural history*. Nueva York: W. W. Norton.
- Haldane, J. B. S. 1928. *On being the right size*. Nueva York: Harper.
- . 1956. On being the right size. En *The world of mathematics*, editado por James R. Newman. Nueva York: Simon and Schuster.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: Why is animal size so important?* Cambridge: Cambridge University Press.
- Thompson, D'A. W. 1942. *On growth and form*. 2.<sup>a</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vogel, S. 1994. *Life in moving fluids*. 2.<sup>a</sup> ed. Princeton: Princeton University Press.
- . 2003. *Comparative biomechanics: Life's physical world*. Princeton: Princeton University Press.
- 

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

### Embriología temprana

### Architectural Pattern and Diversity of Animals



# CAPÍTULO 5

## Ciclo vital

### INTRODUCCIÓN

#### EMBRIOLOGÍA TEMPRANA

Fecundación

Segmentación

*Anfioxo*

*Peces*

*Anfibios*

*Reptiles y aves*

*Mamíferos*

*Resumen de la segmentación*

Gastrulación y neurulación

*Anfioxo*

*Peces*

*Anfibios*

*Reptiles y aves*

*Mamíferos*

#### ORGANOGENESIS

Histogénesis

Epitelio

*Epitelios limitantes y de revestimiento*

*Epitelio glandular*

Tejidos conjuntivos

*Tejido conjuntivo general*

*Tejido conjuntivo especial*

Desarrollo del hueso y crecimiento

*Desarrollo del hueso endocondral*

*Desarrollo del hueso intramembranoso*

*Histología comparada del hueso*

*Remodelado y reparación del hueso*

*Articulaciones*

Crestas neurales y placodas ectodérmicas

#### MEMBRANAS EXTRAEMBRIONARIAS

*Reptiles y aves*

*Mamíferos*

*Placenta de los euterios*

*Otras placentas*

#### RESUMEN DEL DESARROLLO EMBRIONARIO TEMPRANO

#### DESARROLLO DEL CELOMA Y SUS COMPARTIMIENTOS

#### MADURACIÓN

*Metamorfosis*

*Heterocronía*

*Peramorfosis*

*Pedomorfosis*

#### ONTOGENIA Y FILOGENIA

*Ley biogenética*

*Ley de von Baer*

*Resumen de las leyes biogenéticas*

*Genes Hox y sus reinos*

*Del huevo al adulto*

*Posiciones y partes*

*Significado evolutivo*

*Epigénesis*

*Inducción*

*Filogenia*

#### RESUMEN

### Introducción

El político inglés Benjamin Disraeli hizo la siguiente declaración: «¡La juventud es un desatino, la madurez una lucha, la vejez una pena!» El curso del desarrollo de los acontecimientos normales desde el embrión hasta la muerte constituye el

ciclo vital de un individuo. Si se convierte en desatino, lucha y lamento, como declara Disraeli, es una cuestión que deben discutir los poetas. Para los biólogos, el ciclo vital comienza con la fecundación, seguida del desarrollo embrionario, la



maduración, y en algún caso la senectud; cada estado es el preludeo del siguiente. El **desarrollo embrionario**, u **ontogenia**, abarca desde el momento de la fecundación al del nacimiento o eclosión. Durante este tiempo, una única célula, el huevo, fecundada, se divide en billones de células de las que surge la organización estructural básica del individuo. La maduración comprende el período de tiempo que va desde el nacimiento hasta el momento de sus posibilidades reproductoras. La maduración, por lo general, implica crecimiento y adquisición de habilidades aprendidas, así como la aparición de características anatómicas que distinguen al adulto, listo para la reproducción. Los individuos prerreproductivos se denominan jóvenes o inmaduros. Si el joven y el adulto tienen una forma marcadamente diferente, y el cambio de uno a otro tiene lugar de forma brusca, la transformación se denomina **metamorfosis**. Un ejemplo familiar de metamorfosis es la transformación del renacuajo en rana (Fig. 5.1)

La pérdida del vigor físico y de las posibilidades reproductoras van parejas a la **senectud** o **vejez**. Este fenómeno es evidente en los seres humanos pero raro en los animales salvajes. En efecto, los animales viejos generalmente constituyen un alimento fácil y apetitoso para los ágiles depredadores. La mayoría de los ejemplos de animales senescentes se encuentran en los zoológicos, porque estos animales de zoo están separados de sus colegas libres, de su hábitat natural. Tan sólo se conocen unos pocos ejemplos de senectud en estado salvaje. Algunas especies de salmón envejecen rápidamente después de desovar, y mueren unas horas después. Ocasionalmente, sobreviven individuos viejos en las especies sociales, como los cánidos o los primates superiores; sin embargo, entre los seres humanos los individuos viejos generalmente gozan de una extensa vida postreproductiva, hecho poco común entre los vertebrados. Incluso antes de que apareciesen las medicinas para prolongar la vida y mejorar la salud, las sociedades antiguas se caracterizaban por tener personas mayores. El mérito de la vejez en las sociedades humanas no proviene de sus servicios como guerreros o cazadores o labradores, como tampoco puede encontrarse en su capacidad procreadora, puesto que su vigor físico ha declinado. Quizás, la importancia de los ancianos estuvo relacionada con el cuidado de los niños; o tal vez, porque eran bibliotecas vivientes, depositarios del conocimiento adquirido con las experiencias de la vida. Cualquiera que sean las razones, la mayoría de las sociedades humanas son poco comunes, ya que protegen a los ancianos dentro de una sociedad segura, y no los abandonan a los lobos.

## Embriología temprana

En el otro extremo del ciclo vital de un individuo están los acontecimientos de la embriología temprana; lo que, por propio derecho, es un estudio complejo y fascinante (Fig. 5.1). El desarrollo embrionario ha contribuido profundamente a la biología evolutiva y a la morfología. Al comienzo del desarrollo, las células del embrión se encuentran divididas en tres capas germinales primarias: **ectodermo**, **endodermo** y **mesodermo**. A su vez, cada capa da lugar a las regiones específicas que forman los órganos del cuerpo. Las estructuras de dos especies que durante el desarrollo embrionario pasan por etapas muy parecidas, pueden considerarse como una evidencia de homología entre dichas estructuras. Las homologías próximas testifican las relaciones filogenéticas de ambas especies.

Aunque el desarrollo embrionario es un proceso continuo, sin interrupciones, se reconocen diferentes estados para seguir

el curso de los acontecimientos y comparar los procesos del desarrollo entre los diferentes grupos. El estado más joven del embrión es el huevo fecundado, o **zigoto**, que se desarrolla posteriormente en los estados de **mórula**, **blástula**, **gástrula** y **néurula**. Durante estos primeros estados del desarrollo el **área embrionaria** se diferencia del **área extraembrionaria**, que soporta al embrión o que lleva los nutrientes, sin que sea una parte del propio embrión. El embrión esbozado se organiza primero en las capas germinales básicas, y luego pasa por la **organogénesis** (que significa «órgano» y «formación»); durante este proceso, las capas germinales, bien constituidas, se diferencian en órganos específicos.

## Fecundación

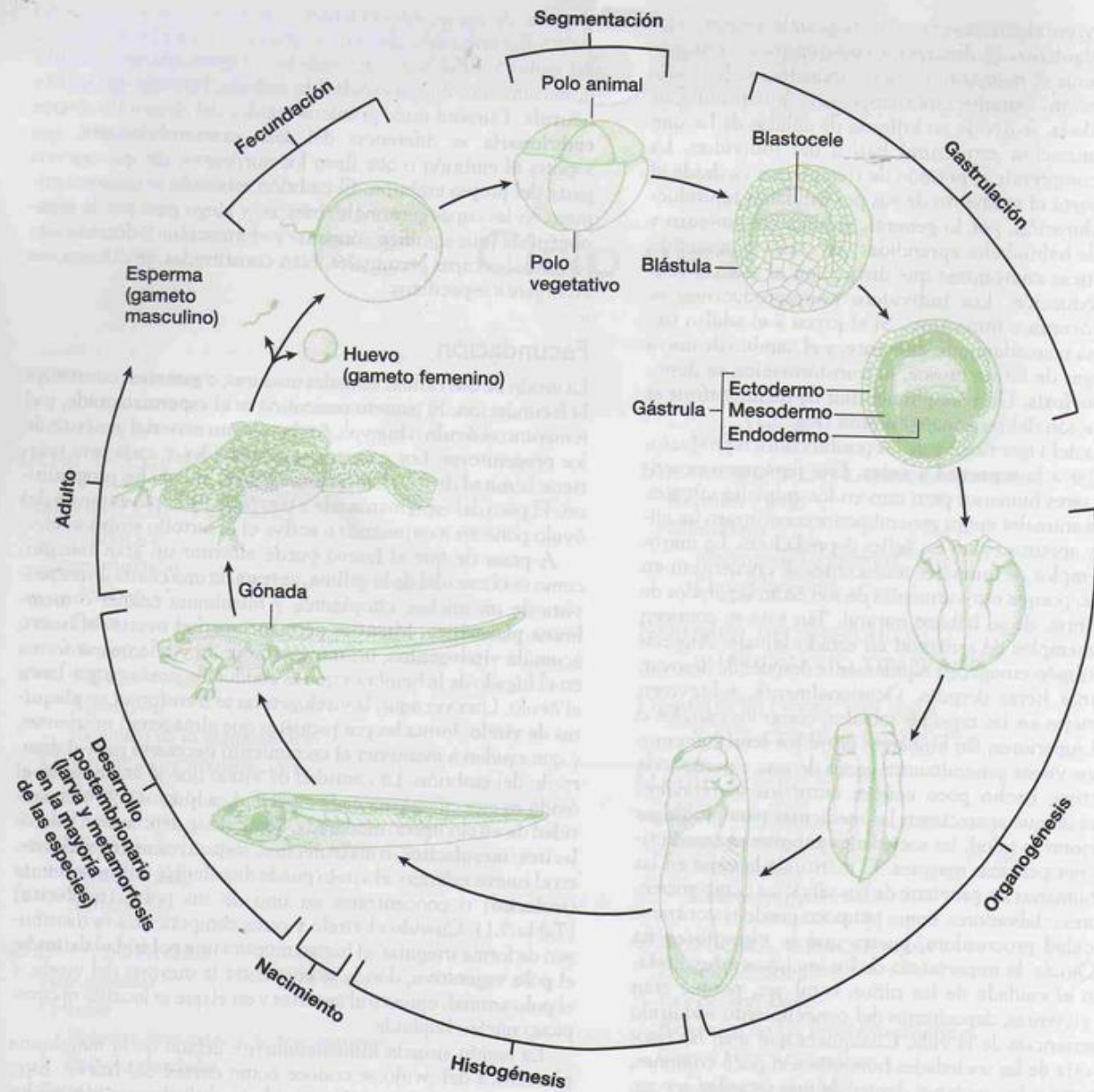
La unión de dos células sexuales maduras, o **gametos**, constituye la fecundación. El gameto masculino es el **espermatozoide**, y el femenino el **óvulo** o **huevo**<sup>1</sup>. Ambos llevan material genético de los progenitores. Los gametos son **haploides** y cada uno contiene la mitad de los cromosomas de cada uno de los progenitores. El paso del espermatozoide a través de las capas externas del óvulo pone en movimiento o **activa** el desarrollo embrionario.

A pesar de que el huevo puede alcanzar un gran tamaño, como es el caso del de la gallina, se trata de una célula única provista de un núcleo, citoplasma, y membrana celular o **membrana plasmática**. Mientras permanece en el ovario, el huevo acumula **vitelogenina**, un transportador de vitelo que se forma en el hígado de la hembra y que es conducido por la sangre hasta el óvulo. Una vez aquí, la vitelogenina se transforma en **plaquitas de vitelo**, formadas por paquetes que almacenan nutrientes, y que ayudan a mantener el crecimiento necesario para el desarrollo del embrión. La cantidad de vitelo que se acumula en el óvulo es específica para cada especie. Los huevos con una cantidad de vitelo ligera, moderada, o grande se denominan **microlecitos**, **mesolecitos**, o **macrolecitos**, respectivamente. Además, en el huevo esférico, el vitelo puede distribuirse uniformemente (**isolecito**) o concentrarse en uno de sus polos (**telolecito**) (Tabla 5.1). Cuando el vitelo y otros componentes se distribuyen de forma irregular, el huevo muestra una **polaridad** definida: el **polo vegetativo**, donde se encuentra la mayoría del vitelo, y el **polo animal**, opuesto al anterior y en el que se localiza el conspicuo núcleo haploide.

La región situada inmediatamente debajo de la membrana plasmática del óvulo se conoce como **córtex** del huevo. Éste, frecuentemente, contiene **gránulos corticales** especializados que se activan con la fecundación. Por fuera de la membrana plasmática hay tres envueltas que rodean al óvulo. La primera, **envuelta primaria del huevo**, se sitúa entre la membrana plasmática y las células ováricas que la rodean. El componente más consistente de esta capa primaria es la **membrana vitelina**, una envuelta transparente de proteína fibrosa. En los mamíferos la estructura homóloga se denomina **zona pelúcida**. Cuando se observa esta zona al microscopio lumínico, aparece como una línea estriada fina; se la denominó «zona radiata» porque se creía que era otro componente distinto de la capa primaria. Sin embargo, la alta resolución del microscopio electrónico ha revelado que la zona radiata no es una capa diferente, sino un efecto producido por una banda densa de microvellosidades que se prolongan desde la superficie del óvulo. Estas microvellosidades se intercalan con las que provienen de las células que rodean al

<sup>1</sup> N. del T. Consideramos aquí, como hace el original inglés, las palabras **óvulo** y **huevo** como sinónimos. No obstante, otros textos y autores, más estrictos, distinguen entre el gameto antes de ser fecundado (**óvulo**) y después de la fecundación (**huevo**).





**FIGURA 5.1** Desde una célula a millones, el ciclo vital de una rana. Un espermatozoide fecunda a una célula llamada huevo, y la célula comienza a dividirse (segmentación), alcanza un estado pluricelular, la blástula, con una cavidad (blastocele) llena de líquido. La principal redistribución (gastrulación) de las células en capas celulares formativas (ectodermo, mesodermo y endodermo) conduce al siguiente estado embrionario en el que estas células formadoras embrionarias se vuelven a distribuir en los órganos (organogénesis) y en tejidos específicos (histogénesis). Una vez que la larva eclosiona, se alimenta y crece hasta, por lo general, sufrir un cambio anatómico importante (metamorfosis) que la convierte en un joven y, posteriormente, en rana adulta, que se reproducirá y así se repetirá el ciclo.

ovario. Este conjunto de microvellosidades aumenta la superficie de contacto entre el óvulo y su medio. Después de la fecundación, a menudo se abre un espacio perivitelino entre la membrana perivitelina y la plasmática.

La envuelta secundaria del huevo está formada por células foliculares, o del ovario, que inmediatamente rodean y ayudan a transferir los nutrientes al óvulo. En la mayoría de los vertebrados, cuando el óvulo abandona el ovario, las células foliculares se desprenden de aquél. Sin embargo, en los mamíferos placentarios algunas células foliculares se adhieren al óvulo, ori-

ginando la corona radiata que le acompaña en su recorrido por el útero. Un espermatozoide con éxito debe atravesar las tres capas: células foliculares (en mamíferos placentarios), membrana vitelina y membrana plasmática.

La envuelta terciaria del huevo, envoltura exterior que rodea al huevo, se forma en el oviducto. En algunos tiburones constituye un simple envoltorio; en aves, reptiles y monotremas, incluye la cáscara, membrana de la cáscara y la envuelta de albúmina. La capa terciaria se añade después de la fecundación, cuando el óvulo se dirige hacia los conductos uterinos.



**TABLA 5.1** Comparación de los modelos de segmentación y vitelo acumulado en los vertebrados representados

Modelo de segmentación	Vitelo acumulado	Animales representativos
Holoblástica	Microlecito	Anfioxo, mamíferos euterios
	Mesolecito	Lampreas, amia, lepidósteo, anfibios
Meroblástica	Macrolecito	Elasmobranquios, peces teleósteos
Discoidal <sup>a</sup>	Macrolecito	Reptiles, aves, monotremas

<sup>a</sup>La segmentación discoidal es un caso extremo de la segmentación meroblástica.

Los vertebrados que ponen huevos encerrados en estas cáscaras, o en otras envueltas terciarias, son **ovíparos** (que significa «huevo» y «nacer»). Si los padres ponen los huevos en un nido para proporcionarles calor, los huevos son **incubados**. Aquellos vertebrados que paren sus embriones sin estas cáscaras son **vivíparos** (esto es, «vivo» y «nacer»). El período de **gestación** es el tiempo durante el cual el embrión se desarrolla en el interior de la madre.

La viviparidad ha evolucionado independientemente en los vertebrados más de un centenar de veces. Muchas de ellas tienen lugar en los peces, pero la mayoría sucede en los reptiles escamosos. Curiosamente no se conocen ejemplos de viviparidad en tortugas, cocodrilos, o aves, quizás porque los embriones utilizan sus cáscaras como un reservorio de calcio para la osificación de su esqueleto. En los reptiles escamosos, el calcio se almacena en el vitelo embrionario, así que la pérdida evolutiva de la cáscara del huevo no significa la pérdida de acceso al calcio almacenado. La viviparidad ha evolucionado repetidamente en los escamosos.

En algunas especies, las hembras retienen los huevos con cáscara en sus oviductos hasta que eclosionan o hasta que las cáscaras degeneran; a continuación, el joven es liberado al mundo desde el oviducto. Tales modelos de reproducción nos permiten distinguir entre el acto de dar a luz y el modo de proporcionar alimento al feto. Particularmente, **parto** es el acto de dar a luz por viviparidad, y **ovoposición** el acto de poner huevos. El término **parición** incluye a ambos. Para describir los modelos de alimentación fetal existen dos términos generales. Los embriones **lecitotróficos** son aquellos que toman los nutrientes del vitelo del óvulo. La nutrición lecitotrófica puede tener lugar por transferencia directa del vitelo a la parte que conecta con el tracto digestivo, como ocurre en algunos peces, o a través de las arterias y venas vitelinas, que proporcionan la conexión vascular entre el embrión y sus reservas de vitelo. Los embriones **matrotróficos** son aquellos que toman los nutrientes de fuentes alternativas. Así, la placenta vascular o las secreciones del oviducto que liberan nutrientes a los embriones son ejemplos de matrotrofia. Si después del nacimiento o eclosión se suministran nutrientes a la prole, puede continuar la matrotrofia. En los mamíferos, los nutrientes liberados cambian de matrotrofia preparto (placenta) a matrotrofia posparto (lactancia).

La **ovulación** es la liberación del óvulo desde el ovario. La fecundación, por lo general, tiene lugar inmediatamente después. Con la fusión del huevo y el espermatozoide, se restablece el número diploide de cromosomas. La activación del desarrollo, iniciada por la penetración del espermatozoide, conduce al siguiente proceso: la **segmentación**.

## Segmentación

Durante este proceso, se produce una repetida división celular mitótica del cigoto. El embrión puede experimentar un pequeño aumento de tamaño, o ninguno, pero el cigoto se transforma a partir de una célula en una masa maciza de células denominada **mórula**. Al final se forma una **blástula hueca** (Fig. 5.2a-c). Las células que resultan de estas divisiones de la segmentación temprana del óvulo se denominan **blastómeros**.

Los primeros surcos de segmentación aparecen en el polo animal y avanzan hacia el polo vegetativo. Cuando el vitelo está repartido, como ocurre en los huevos microlecitos del anfioxo y de los mamíferos placentarios, la segmentación es **holoblástica**: los surcos mitóticos pasan sucesivamente a lo largo de todo el cigoto, desde el polo animal al vegetativo. Los siguientes surcos mitóticos son perpendiculares a los primeros, hasta que se desarrolla una bola hueca de células alrededor de una cavidad llena de líquido. Estructuralmente, la blástula es la bola hueca de células que rodea la cavidad interna denominada **blastocoele**. En los embriones que tienen mucho vitelo, se dificulta la división celular, el surco mitótico se retarda, y sólo una porción del citoplasma se segmenta; cuando esto ocurre se dice que la segmentación es **meroblástica**. En casos extremos, como ocurre en los huevos de muchos peces, reptiles, aves y monotremas, la segmentación meroblástica se hace **discoidal**; ésta se caracteriza porque los surcos mitóticos no dividen la gran cantidad de vitelo del polo vegetativo, y la segmentación queda restringida a un casquete de células que se dividen en el polo animal.

En todos los grupos de cordados, la segmentación convierte al cigoto, unicelular, en una blástula hueca, multicelular. Las variaciones que existen en el proceso básico de la segmentación son una consecuencia de las diferencias que hay en las reservas de vitelo acumulado. El modelo más sencillo tiene lugar en el anfioxo, donde hay poca cantidad de vitelo. Los huevos de los anfibios poseen un poco más de vitelo que el del anfioxo. En la mayoría de los peces, reptiles, aves y monotremas, se almacena en el interior del huevo una gran cantidad de vitelo. Los mamíferos placentarios tienen poco vitelo (Fig. 5.2a-d; Tabla 5.1).

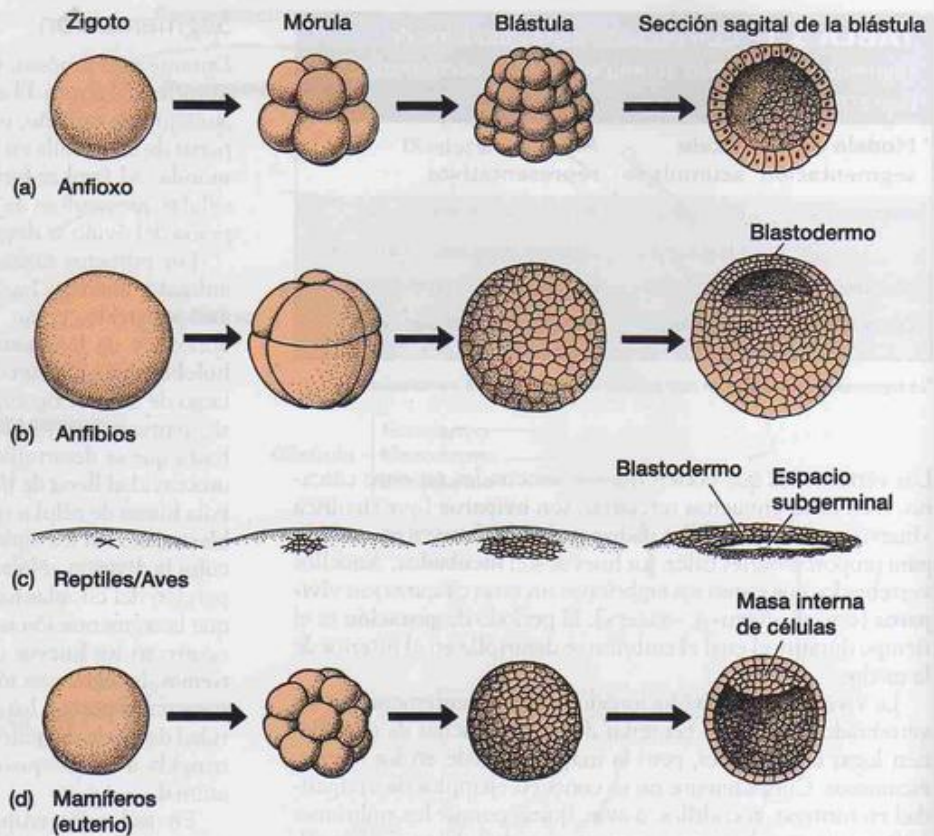
### Anfioxos

Los huevos del anfioxo son microlecitos. El primer plano de segmentación va desde el polo animal al polo vegetativo. El segundo plano está en ángulo recto respecto del primero y también pasa por los polos, produciendo un embrión de cuatro células que recuerda a una naranja con cuatro gajos. El tercer plano de segmentación está en ángulo recto con respecto a los dos primeros y queda entre los polos, justo encima del ecuador, produciendo un estado de **mórula** de ocho células (Fig. 5.2a). Las divisiones posteriores de los blastómeros, cada vez menos sincrónicas, conducen a una blástula de 32 células que rodean al blastocoele lleno de líquido.

### Peces

En los lepidósteos y *Amia* la segmentación es holoblástica, aunque los surcos de segmentación del polo vegetativo van más lentos. La mayor parte de la división celular queda restringida al polo animal (Fig. 5.3). Los blastómeros del polo vegetativo son relativamente mayores y contienen la principal reserva de vitelo; los del polo animal son relativamente menores, y forman el **blastodermo**, un casquete de células arqueadas sobre un blas-





**FIGURA 5.2** Estados de segmentación en cinco grupos de cordados. Los tamaños relativos no están representados a escala. (a) Anfibio. (b) Anfibios. (c) Reptiles y aves. (d) Mamífero euterio.

tocele pequeño. La blástula producida es muy parecida a la de los anfibios.

En los mixines, los condriictios, y en la mayoría de los teleosteos, la segmentación es acusadamente discoidal, y la mayor parte del citoplasma con vitelo del polo vegetativo queda sin dividir. La segmentación en los teleosteos produce dos poblaciones de células en la blástula. Una de ellas es el blastodermo, también denominado **blastodisco** por formar una pieza separada de tejido embrionario, o **disco embrionario** porque está destinado a formar el cuerpo del embrión (Fig. 5.4a-d). La otra población de células es el **periblasto**, una capa sincitial íntimamente adherida al vitelo insegmentado. El periblasto ayuda a movilizar el vitelo, de manera que el embrión en crecimiento puede utilizarlo (Fig. 5.9).

### Anfibios

En los anfibios, al igual que ocurre en los lepidósteos y *Amia*, los blastómeros del polo animal se dividen con más frecuencia que los del polo vegetativo; en éste, la división celular está presumiblemente retardada por las abundantes plaquetas vitelinas. Como consecuencia, las células del polo vegetativo, que sufren menos divisiones, son de mayor tamaño que las del polo animal, más activo. Cuando se alcanza el estado de blástula, los blastómeros pequeños del polo animal constituyen el blastodermo y forman una cubierta sobre el emergente blastocele.

### Reptiles y aves

En reptiles y aves el vitelo es tan abundante en el polo vegetativo, que los surcos de segmentación no pasan por él, por lo



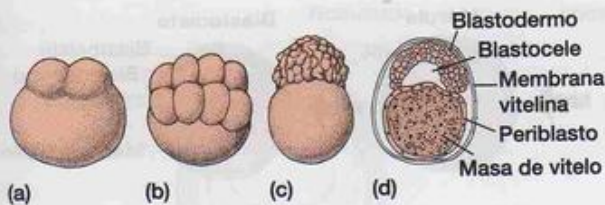
**FIGURA 5.3** Segmentación holoblástica en *Amia*.

Según Korschelt.

que la segmentación es discoidal. Los blastómeros que resultan de las segmentaciones quedan en el polo animal y forman el blastodermo (denominado por su forma *blastodisco*), situado por encima del vitelo indiviso (Fig. 5.2c). En este momento del desarrollo, se aplica el término **espacio subgerminal** a la cavidad llena de líquido que queda entre el blastodermo y el vitelo.

El blastodermo se vuelve **bilaminar** (dos capas). Las células del borde migran, por debajo del blastodermo, hacia el futuro extremo anterior del embrión. A lo largo de esta vía, dichas células quedan unidas a las células que se desprenden del blastodermo, un evento que se conoce como **ingresión**. Las células migradoras junto con las células que ingresan forman el nuevo **hipoblasto**. Las células restantes del blastodermo mermado constituyen ahora el **epiblasto**. El espacio situado entre los recién formados epiblasto e hipoblasto, es el blastocele comprimido.





**FIGURA 5.4 Segmentación discoidal en un teleosteo (pez cebra).** (a) La segmentación comienza con la aparición del primer surco mitótico. Después de sucesivas divisiones mitóticas (b) se forma la blástula (c). (d) Sección transversal de la blástula. Sobre la masa de vitelo indiviso se encuentra el vitelo a modo de casquete; la membrana vitelina todavía rodea a la blástula.

Según Beams y Kessel en Gilbert.

## Mamíferos

El estado de blástula de los mamíferos se denomina **blastocisto**. Los tres grupos de mamíferos actuales difieren en sus modos de reproducción. Los mamíferos actuales más primitivos, los monotremas, conservan el modo de reproducción reptiliano y ponen huevos con cáscara. Los marsupiales son vivíparos, pero el neonato eclosiona en un estado muy temprano del desarrollo. Los mamíferos placentarios retienen al embrión en el interior del útero hasta un estado posterior del desarrollo, y suplen la mayoría de sus necesidades nutritivas y respiratorias, mediante una placenta especializada. Debido a estas diferencias, el desarrollo embrionario de estos tres grupos se tratará por separado.

**Monotremas** En el óvulo de los monotremas, las plaquetas de vitelo se congregan para producir un huevo macrolecito. Cuando el óvulo es liberado del ovario, las células foliculares quedan relegadas. La fecundación tiene lugar en el oviducto, cuyas paredes secretan primero una capa parecida al albumen y luego, antes de la puesta, una cáscara coriácea. La segmentación, que es discoidal, comienza durante el paso del embrión por el oviducto para dar lugar al blastodermo, un casquete de células que se sitúa por encima del vitelo indiviso. El blastodermo crece por la periferia hasta envolver casi por completo al vitelo (Fig. 5.5a).

**Marsupiales** El óvulo en los marsupiales acumula sólo moderadas cantidades de vitelo. Después de la ovulación, queda rodeado por la zona pelúcida, pero carece de células foliculares (no tiene corona radiata; Fig. 5.5b). Una vez fecundado el óvulo, el oviducto añade una **capa mucosa**, y luego otra más externa y fina, la **membrana de la cáscara**. Aunque esta membrana no está calcificada, generalmente, se parece a la cáscara de los monotremas y de algunos reptiles ovíparos en cuanto al modo de formación, composición química y estructura. La membrana de la cáscara es una capa acelular, secretada por el epitelio de la luz de las trompas de Falopio y del útero. Se sitúa alrededor del embrión durante la segmentación y la formación del blastocisto, por lo que se supone que sirve para dar soporte al embrión en desarrollo. Se desprende al final de la gestación.

En los marsupiales la segmentación temprana no forma una mórula. En su lugar, los blastómeros se extienden alrededor de la superficie interna de la zona pelúcida y forman un **proto-**

**dermo** que rodea a una zona central llena de líquido. Inicialmente, el blastocisto es un protodermo **unilaminar** en torno a un blastocelo. Mediante el paso de líquidos uterinos, el blastocisto, su envuelta mucoide y la cáscara membranosa aumentan de tamaño. Las células de un polo del blastocisto dan lugar al embrión y a su amnios, mientras que el resto de las células forman el **trofoblasto**, cuyas células contribuyen a la formación del embrión durante su breve estancia en el útero, después de lo cual, participan en el intercambio fisiológico que tiene lugar entre los tejidos fetales y de la madre, contribuyen en la formación de las membranas extraembrionarias, y posiblemente protegen al embrión antes de su nacimiento del rechazo inmunológico prematuro por parte de la madre.

**Euterios** En los mamíferos euterios, el óvulo liberado del ovario contiene muy poco vitelo. Queda rodeado por la zona pelúcida y células foliculares adheridas que forman la corona radiada. Después de la fecundación, la segmentación conduce a la formación de la mórula, una bola compacta de blastómeros situada todavía en el interior de la zona pelúcida y con una capa mucosa externa. La aparición de cavidades llenas de líquido en el interior de la mórula preceden al blastocelo. Las células se organizan alrededor del blastocelo para formar el blastocisto. La zona pelúcida impide que el embrión se fije prematuramente al oviducto hasta que no alcance el útero. Una vez aquí, el blastocisto lisa una porción de la zona pelúcida y hace un pequeño hoyo donde se sitúa. En este momento, el blastocisto está formado por una esfera externa de células trofoblásticas y una **masa de células internas** adheridas a la pared (Fig. 5.5c). El trofoblasto contribuye a la formación de las membranas extraembrionarias que establecerán una asociación, nutritiva y respiratoria con la pared uterina. La masa de células internas contribuyen a la formación de membranas adicionales alrededor del embrión y, finalmente, forman el propio cuerpo embrionario.

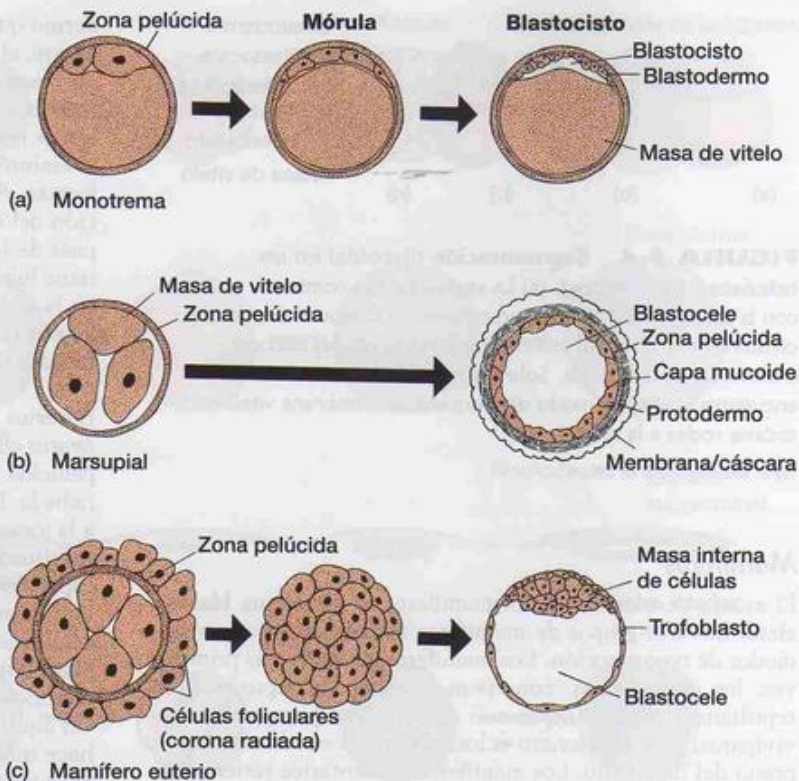
Recientemente se han suscitado dudas sobre la homología de las capas trofoblásticas de los mamíferos placentarios y los marsupiales. Los marsupiales se diferencian de los placentarios en que carecen de mórula y de la masa de células internas, así como en otros aspectos de la segmentación. Se han sugerido los términos *membrana coriovitelina* y *membrana corioalantoidea* para sustituir el término *trofoblasto*. Si se verifica que el trofoblasto es una estructura exclusiva de los placentarios, esto implica que se originaría como nueva estructura embrionaria en el Cretácico, cuando surgieron los mamíferos placentarios. Este nuevo trofoblasto podría haber sido un componente vital en el estilo reproductor emergente de los euterios, permitiendo un prolongado intercambio intrauterino entre los tejidos del feto y de la madre. Sin embargo, el trofoblasto de los marsupiales realiza casi las mismas funciones que el de los euterios. Hasta que las pruebas sean más convincentes, seguiremos el punto de vista convencional que considera al trofoblasto homólogo para ambos grupos.

### Resumen de la evolución de los mamíferos (p. 118)

### Resumen de la segmentación

Durante la segmentación, se producen repetidas divisiones celulares que van a dar origen a una blástula multicelular, en la que cada una de las células es una parte que contiene en su interior algo del citoplasma original del huevo. Puesto que los





**FIGURA 5.5** Segmentación en tres

grupos de mamíferos actuales. (a) Los monotremas muestran segmentación discoidal, con un blastocisto compuesto por una caperuza de blastodermo situada sobre el vitelo indiviso. (b) En los marsupiales la segmentación no produce un estado de mórula diferenciado, compuesto por una masa sólida de células; en su lugar, las células producidas durante la segmentación se extienden a lo largo del interior de la zona pelúcida y directamente forman el protodermo. El oviducto forma una capa mucosa y una cáscara membranosa fina. (c) Los mamíferos euterios pasan de mórula a blastocisto; en él las células se disponen formando una masa interna y una pared externa (el trofoblasto). Existe muy poco vitelo. La capa mucosa y la zona pelúcida, presentes alrededor de la mórula, no se muestran aquí.

*Monotrema* basado en Flynn y Hill.

componentes internos del óvulo polarizado original se han distribuido de forma desigual, cada célula contiene una ligerísima composición citoplasmática diferente, que lleva durante la migración a nuevas posiciones en el embrión. En algunas especies, la blástula absorbe líquidos uterinos para aumentar de tamaño, pero no crece por incorporación de nuevas células. Durante la gastrulación, estado que sigue a la formación de blástula, la mayoría de las células llegan a sus destinos finales. Aunque en este estado las células han perdido cierta capacidad inicial para diferenciarse a lo largo de muchas vías, la mayoría de las células están predestinadas a contribuir a una determinada parte del embrión. En los estados embrionarios posteriores, el destino celular se reduce mucho más, hasta que cada célula finalmente se diferencia en un tipo de célula terminal.

## Gastrulación y neurulación

Las células de la blástula sufren importantes redistribuciones en el embrión hasta que alcanzan los estados de gástrula y néurula. **Gastrulación** (de «intestino» y «formación») es el proceso por el cual el embrión forma un tubo endodérmico diferenciado, que constituye el digestivo primitivo. El espacio encerrado por el digestivo es el **gastrocele** o **arquenteron**. **Neurulación** (de «nervio» y «formación») es el proceso de formación de un tubo ectodérmico, el **tubo neural**. Este tubo es el precursor del sistema nervioso central y encierra el **neurocele**. La gastrulación y la neurulación ocurren simultáneamente en algunas especies, e incluyen otros acontecimientos embrionarios con consecuencias trascendentales. Durante este tiempo, las tres capas germinales pasan a ocupar sus posiciones características: ectodermo, en el exterior; endodermo, delimitando el tubo digestivo primitivo; mesodermo, entre las otras dos (Fig. 5.6a). Las láminas de

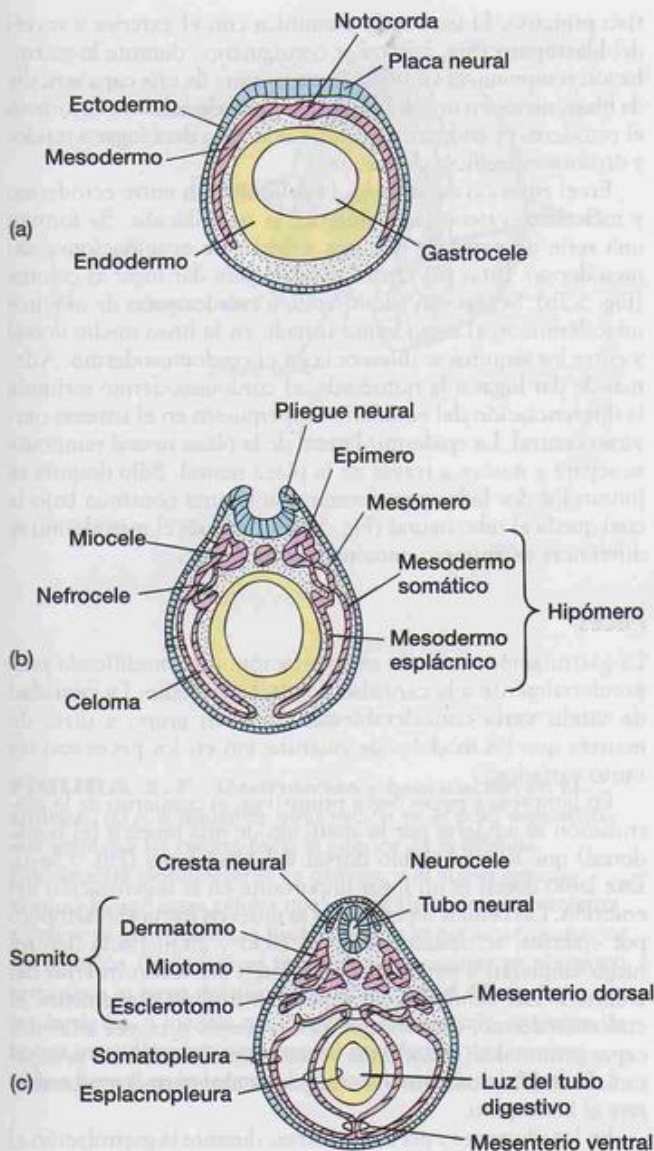
mesodermo se hacen tubulares, y la cavidad del cuerpo resultante, encerrada dentro del mesodermo, constituye el **celoma** (Fig. 5.6b).

La segmentación se caracteriza por la división celular; la gastrulación, por una importante redistribución de las células. Al final de la gastrulación, un gran número de células, originalmente situadas en la superficie de la blástula, se dividen y separan hacia el interior del embrión, un proceso que es mucho más que una simple mezcla de células. Como resultado de esta reorganización, se disponen estratégicamente las capas de tejidos y asociaciones en el interior del embrión. Las interacciones posteriores de unas capas con otras dependerán de forma importante de su situación. La interacción tejido-tejido es uno de los principales determinantes de la posterior formación de los órganos.

Aunque el modelo de gastrulación varía considerablemente entre los distintos grupos de cordados, generalmente está basada en una serie de combinaciones celulares correspondientes a unas pocas formas de movimiento. Así, las células pueden extenderse sobre la superficie externa como una unidad (**epibolia**); o bien, introducirse y luego extenderse sobre la superficie interna (**involución**); una pared de células puede formar una indentación o simplemente plegarse hacia dentro (**invaginación**); varias capas de células pueden desdoblarse en capas paralelas (**delaminación**); o bien, células sueltas de la superficie pueden migrar al interior del embrión (**ingresión**).

Por el método que sea, las células que se desplazan hacia el interior dejan atrás la capa de células superficiales que constituyen el ectodermo. El método más común de neurulación es la **neurulación primaria**, en la que el tubo neural se forma plegándose el ectodermo dorsal. Particularmente, la superficie ectodérmica aumenta su grosor y forma una banda de tejido que forma la **placa neural**, a lo largo de lo que será el lado dor-





**FIGURA 5.6** Pasos generales en la diferenciación sucesiva del mesodermo y el tubo neural. El mesodermo inicialmente se sitúa entre las otras dos capas germinales (a), y se diferencia en tres regiones principales: epímero, mesómero e hipómero (b). Cada una de ellas da lugar a capas específicas y grupos de poblaciones de células derivadas del mesodermo (c). La neurulación comienza con un espesamiento dorsal del ectodermo y da lugar a la placa neural (a). Esta placa se pliega (b), y sus pliegues se fusionan y forman el tubo neural (c). Nótese la formación y separación de las crestas neurales (c), a partir de los bordes de la placa neural original.

sal y en el eje anteroposterior del embrión (Fig. 5.6a). Después, los márgenes de la placa neural crecen hacia arriba formando dos crestas paralelas que constituirán los **pliegues neurales** (Fig. 5.6b). Éstos, eventualmente, se unen y fusionan en la línea media para formar el tubo neural, que encierra el neurocele (Fig. 5.6c). El tubo neural está destinado a diferenciarse en

el cerebro y la médula espinal (el sistema nervioso central). Justo antes, o cuando los pliegues neurales se fusionan, algunas células del interior de estos pliegues se separan y establecen una población diferente de **células de las crestas neurales**. En el tronco de los embriones, estas células están inicialmente organizadas en cordones, pero en la cabeza generalmente forman láminas. Desde su posición inicial, próximas al tubo neural en formación, las células de las crestas neurales migran según rutas definidas para contribuir a la formación de distintos órganos. Dichas células únicamente se presentan en los vertebrados y serán motivo de discusión al final del capítulo.

En las lampreas y los peces teleosteos (y en la región de la cola de los tetrápodos) la placa neural no forma directamente el cordón nervioso tubular por plegamiento. En cambio, se forma el tubo neural por un proceso de **neurulación secundaria**, en la que el neurocele se forma por un proceso de cavitación en un cordón anteriormente macizo. De manera específica, la placa neural engrosada se hunde a lo largo de la línea media dorsal, formando directamente una varilla maciza de células ectodérmicas, la **quilla neural**. Después aparece el neurocele por cavitación en la médula de la quilla neural maciza, para así producirse el característico tubo neural. Puesto que no hay plegamiento de la placa neural para formar el tubo, estrictamente no hay «cresta» en los peces que conduzca a la «cresta» neural. En las lampreas y peces teleosteos, las células de la cresta neural se separan de los bordes dorsolaterales de la quilla neural. Después de eso, su comportamiento y contribuciones a los tejidos son similares a las de los tetrápodos. Así se organizan diferentes poblaciones de células de las crestas que comienzan la migración ventral, antes (tronco) o después (cranial), a lo largo de distintas vías para, al final, llegar a los lugares de diferenciación.

El endodermo deriva de las células de la superficie externa de la blástula que se mueven hacia el interior. Un primer endodermo forma las paredes de un tubo digestivo simple que se extiende, en el interior del embrión, desde el lado anterior al posterior. Pero durante el desarrollo, se forman evaginaciones desde el digestivo que producen interacciones con otras capas germinales, dando lugar a las glándulas asociadas y sus derivados.

El mesodermo también se origina a partir de células que desde la superficie externa de la blástula se desplazan hacia el interior. Las células mesodérmicas proliferan y se extienden formando láminas de tejido alrededor del interior del cuerpo, entre el ectodermo, externo, y el endodermo, interno. Ocasionalmente, en lugar de formar una lámina, las células mesodérmicas se dispersan y producen un entramado laxo de células interconectadas denominado **mesénquima** (el término **ectomesénquima** se aplica a grupos laxos de células derivadas de la cresta neural). La notocorda se origina de la línea media dorsal, entre las láminas laterales del mesodermo. Cada lámina lateral de mesodermo se diferencia en tres regiones: una dorsal, **epímero** o **mesodermo paraxial**; una media, **mesómero** o **mesodermo intermedio**; y una ventral, **hipómero** o **mesodermo de la placa lateral** (Fig. 5.6b). La cavidad central del mesodermo constituye el **celoma embrionario** o **primario**. Con frecuencia, ciertas partes del celoma embrionario quedan encerradas en el mesodermo y dan lugar a: un **miocele** en el interior del epímero, un **nefrocele** en el interior del mesómero, y simplemente un **celoma** (cavidad del cuerpo) en el interior del mesodermo de la placa lateral.

Estas cavidades del interior del mesodermo pueden producirse de dos maneras. En la **enterocelia**, el método más primitivo de formación del celoma entre los cordados, la cavidad



interna está contenida dentro del mesodermo, que se forma primero por evaginación de otras capas de tejido. En la **esquizocelia**, el mesodermo se forma primero como una masa maciza que posteriormente se divide y ahueca. Si recuerda que los vertebrados son deuteróstomos caracterizados por la enterocelia, puede sorprenderse al aprender que en este grupo, en conjunto, predomina la esquizocelia. De hecho, los cefalocordados y las lampreas son los únicos cordados en los que el celoma se forma por enterocelia. Esto ha llevado a que muchos autores consideren que el modo de formación del celoma no es un criterio útil para la caracterización de grupos superfiléticos. Otros autores sostienen que la ausencia de enterocelia en la mayoría de los cordados es una condición secundaria derivada de sus ancestrales enterocélicos. La formación del celoma por fragmentación mesodérmica se puede atribuir a modificaciones del desarrollo, quizás para acomodarse a la acumulación de grandes cantidades de vitelo. Según esto, la esquizocelia evolucionó independientemente en vertebrados y protóstomos. Hasta que este dilema se resuelva, seguiremos considerando que la formación del celoma por esquizocelia en los vertebrados deriva de una enterocelia ancestral.

#### Significado filogenético de la formación del celoma (p. 48)

El mesodermo paraxial (epímero) se forma como un par de condensaciones cilíndricas adyacentes y paralelas a la notocorda. Este mesodermo se diferencia en grupos conectados de células mesenquimáticas verticiladas, denominados **somitómeros**. Alrededor del cuello y avanzando hacia la región posterior, se forman hendiduras entre los somitómeros para delimitar anatómicamente grupos separados de mesodermo condensado, los **somitos**. En la cabeza los somitómeros permanecen conectados, y su número puede ascender a siete en amniotas y teleósteos, y a cuatro en anfibios y tiburones, éstos dan lugar a los músculos estriados de la cara, mandíbulas y garganta, además de un componente conjuntivo derivado de la cresta neural. El número de somitos, en serie con los somitómeros, varía con las especies. A su vez, los somitos se fragmentan en tres poblaciones mesodérmicas separadas. Estas poblaciones de células somíticas contribuyen a la formación de la musculatura de la piel (**dermatomo**), la musculatura del cuerpo (**miotomo**), y las vértebras (**esclerotomo**). El mesómero da lugar a porciones del riñón. Cuando el celoma se expande en el interior del hipómero se definen las capas de células mesodérmicas interna y externa. La pared interna del hipómero constituye el **mesodermo esplácnico**, y la externa el **mesodermo somático** (Fig. 5.6b). Estas hojas de mesodermo se asocian al endodermo y ectodermo, con los que más tarde interaccionan para producir órganos específicos. En conjunto, el par de hojas de mesodermo esplácnico y la adyacente de endodermo forman la **esplacnopleura**; y la de mesodermo somático y del ectodermo adyacente forman la **somatopleura** (Fig. 5.6c).

#### Anfioxo

La gastrulación en el anfioxo tiene lugar por invaginación de la pared del polo vegetativo (Fig. 5.7a). Como las células del polo vegetativo crecen hacia el interior, obliteran el blastocele. Luego, las células del lado interno se separan en endodermo y mesodermo. Algunos investigadores prefieren resaltar el potencial de esta capa única denominándola futuros endodermo y mesodermo. Otros se refieren a ella como **endomesodermo** en reconocimiento a su unidad. Por último, el endomesodermo se desplaza hacia la pared interna del ectodermo y forma el diges-

tivo primario. El gastrocele comunica con el exterior a través del **blastoporo** (Fig. 5.7a). Por consiguiente, durante la gastrulación temprana, el embrión se transforma de una capa sencilla de blastómeros en una doble capa laminar de células que forman el ectodermo y endomesodermo. Cada capa dará lugar a tejidos y órganos específicos del adulto.

En el embrión de anfioxo, la delimitación entre ectodermo y mesodermo tiene lugar durante la neurulación. Se forman una serie de pares de saquitos a partir de evaginaciones del mesodermo. Estas cavidades se unen para dar lugar al celoma (Fig. 5.7b). Según van adquiriendo forma los pares de saquitos mesodérmicos, el mesodermo situado en la línea medio dorsal y entre los saquitos se diferencia en el **cordomesodermo**. Además de dar lugar a la notocorda, el cordomesodermo estimula la diferenciación del ectodermo superpuesto en el sistema nervioso central. La epidermis lateral de la placa neural temprana se separa y mueve a través de la placa neural. Sólo después se juntan los dos lados para formar una lámina continua bajo la cual queda el tubo neural (Fig. 5.7b). Después el mesodermo se diferencia en epímero, mesómero e hipómero.

#### Peces

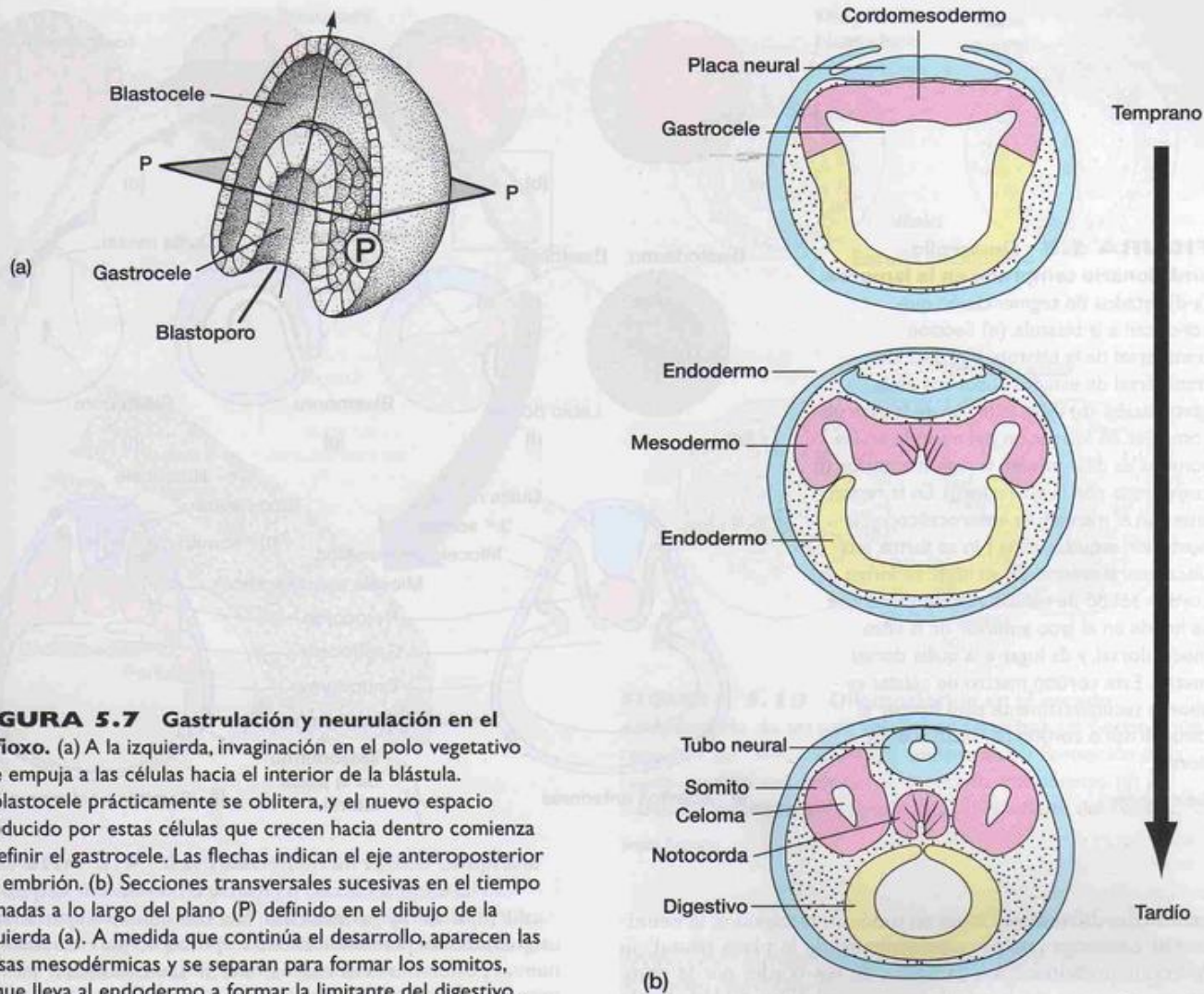
La gastrulación, como la segmentación, está modificada proporcionalmente a la cantidad de vitelo presente. La cantidad de vitelo varía considerablemente de un grupo a otro, de manera que los modelos de gastrulación en los peces son un tanto variados.

En lampreas y peces óseos primitivos, el comienzo de la gastrulación se advierte por la aparición de una muesca (el borde dorsal) que forma el **labio dorsal del blastoporo** (Fig. 5.8a-j). Este labio dorsal es un lugar importante en la organización del embrión. Las células superficiales se mueven hacia el blastoporo por epibolia, se deslizan sobre el labio y giran hacia dentro; luego empiezan a extenderse a lo largo del techo interno del embrión. Las células de la superficie interna constituyen el endomesodermo, nombre que nos recuerda otra vez a las dos capas germinales (endodermo y mesodermo), en las que se separará. El endomesodermo rodea al gastrocele y cuando crece oblitera el blastoporo.

En los tiburones y peces teleósteos, durante la gastrulación el blastodermo crece sobre la superficie del vitelo y finalmente lo rodea por completo para formar el **saco vitelino extraembrionario**. Mientras esto sucede, el endomesodermo se eleva por debajo y por los bordes del blastodermo extendido (Fig. 5.9a,b). El endomesodermo se continúa con la capa superficial del blastodermo, pero su origen es discutido. Algunos autores opinan que se forma a partir de células que provienen del borde del blastodermo. Otros suponen que las células profundas locales comienzan a redistribuirse para producir el endomesodermo. Sea cual sea su origen embrionario, el endomesodermo tiende a ser más grueso en el lado posterior del blastodermo y a concentrarse en el **escudo embrionario**, que origina el cuerpo del embrión (Fig. 5.10a-d).

La separación del endomesodermo en endodermo y mesodermo tiene lugar después. Cuando finalmente se separan, el endodermo es una lámina plana de células extendidas alrededor de toda la masa vitelina. Todavía no ha aparecido un gastrocele reconocible. En la línea media, el mesodermo forma el **cordomesodermo**, cuyas células dan lugar a la notocorda y a las láminas laterales del mesodermo que crecen alrededor del vitelo. Así, el vitelo queda finalmente encerrado por una membrana formada por: periblasto, mesodermo y ectodermo, pero no por endodermo.





**FIGURA 5.7 Gastrulación y neurulación en el anfioxo.** (a) A la izquierda, invaginación en el polo vegetativo que empuja a las células hacia el interior de la blástula. El blastocoele prácticamente se oblitera, y el nuevo espacio producido por estas células que crecen hacia dentro comienza a definir el gastrocele. Las flechas indican el eje anteroposterior del embrión. (b) Secciones transversales sucesivas en el tiempo tomadas a lo largo del plano (P) definido en el dibujo de la izquierda (a). A medida que continúa el desarrollo, aparecen las bolsas mesodérmicas y se separan para formar los somitos, lo que lleva al endodermo a formar la limitante del digestivo.

Entre los distintos grupos de peces, la gastrulación se basa en ciertas diferencias notables. En las lampreas el celoma es enterocélico, formado cuando el mesodermo se independiza del resto del endomesodermo. Esto es similar al modelo enterocélico del anfioxo y sugiere que la enterocelia representa el método primitivo de formación del celoma. Desconocemos cómo se forma el celoma en los mixines, pero en los demás vertebrados lo hace por esquizocelia: el celoma se forma por escisión de láminas macizas de mesodermo, lo que da lugar a espacios abiertos que constituirán la futura cavidad del cuerpo.

### Anfibios

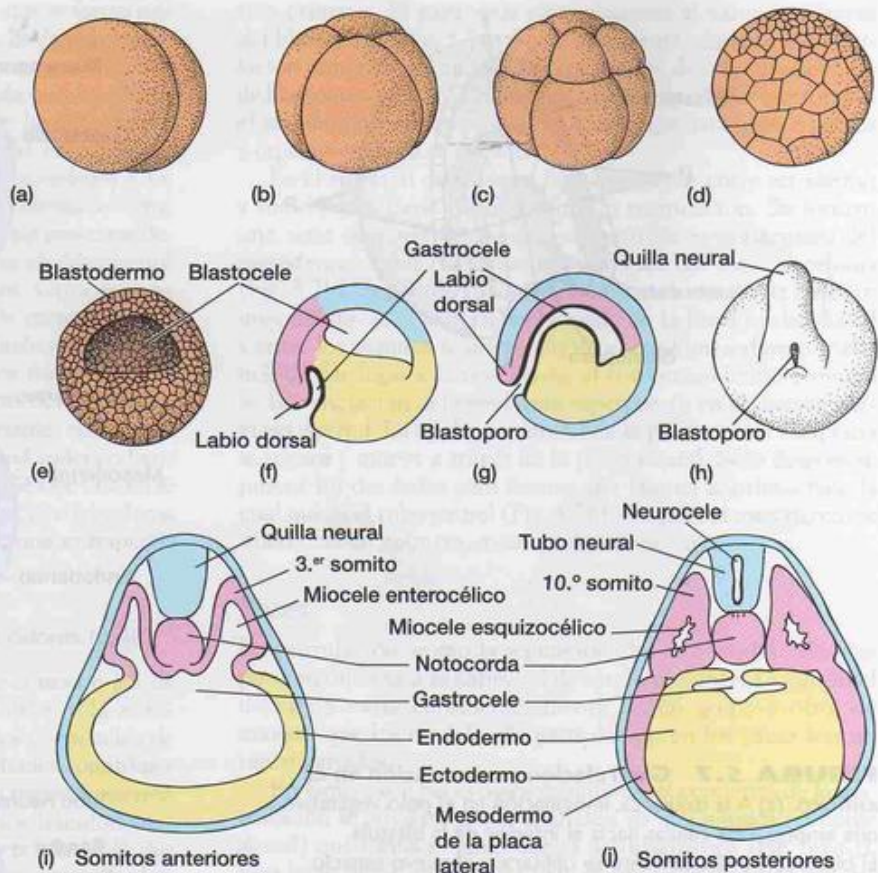
En los anfibios la presencia de un surco superficial indica el comienzo de la gastrulación, y constituye el labio dorsal del blastoporo. Existen tres movimientos celulares simultáneos y principales. Primero, el movimiento de las células superficiales por epibolia; en él las células se dirigen hacia el blastoporo en todas las direcciones (Fig. 5.11a). Segundo, estas células rodean los labios del blastoporo. Tercero, las células que entran por el blastoporo se dirigen hacia los lugares específicos que van a ocupar en el interior del embrión. Estas células

que entran por tales rutas migratorias forman parte del endomesodermo que rodea al gastrocele. El cordomesodermo, precursor de la notocorda, aparece en la línea mediodorsal dentro del endomesodermo. La separación del endomesodermo en dos capas germinales diferentes comienza con la aparición de un par de salientes de tejido, que crecen hacia arriba desde las paredes del endomesodermo lateral para situarse debajo de la notocorda en formación. Estos pares de salientes de tejido, junto con la región ventral de endomesodermo cargado de vitelo, se separan para dar lugar al endodermo. El resto del endomesodermo constituye el mesodermo. A partir de una lámina maciza de células, el mesodermo crece hacia abajo, entre el recién delimitado endodermo y el ectodermo externo. En el mesodermo se hacen evidentes el epímero, mesómero e hipómero, y por esquizocelia, la capa mesodérmica maciza se separa para originar el celoma (Fig. 5.11b).

La gastrulación define el ectodermo y el endodermo, oblitera el blastoporo, forma el nuevo gastrocele, y conduce a la formación de un blastoporo. Las células cargadas de vitelo que no se han introducido completamente en el interior del embrión, taponan parcialmente el blastoporo.

La neurulación en los anfibios comienza generalmente después de que el endomesodermo se haya separado en dos capas





**FIGURA 5.8** Desarrollo embrionario temprano en la lamprea.

(a-d) Estados de segmentación que conducen a la blástula. (e) Sección transversal de la blástula. (f,g) Sección transversal de estados sucesivos en la gastrulación. (h) Vista exterior de la gástrula completa. La formación del miocele en los somitos es diferente en la región anterior (i) comparada con la posterior(j). En la región anterior, el miocele es enterocélico; en la posterior, esquizocélico. No se forma una placa neural abierta. En su lugar, se forma un cordón sólido de células ectodérmicas que se hunde en el lado anterior de la línea media dorsal, y da lugar a la quilla dorsal maciza. Este cordón macizo de células se ahueca secundariamente para formar el característico cordón nervioso tubular dorsal.

Según Lehman.

germinales diferentes. Como en todos los tetrápodos, la neurulación comienza con el engrosamiento de la placa neural, su posterior invaginación y la unión de sus bordes por la parte superior, lo que da lugar al tubo neural (Fig. 5.11b). En la Figura 5.12 se representa una vista externa del desarrollo de un anuro, desde la fecundación hasta el desarrollo del opérculo y de las patas anteriores.

### Reptiles y aves

La enorme acumulación de vitelo en los reptiles y las aves altera los procesos embrionarios. La blástula aplanada incluye el epiblasto superficial, el hipoblasto bajo él, y el blastocelo entre ellos.

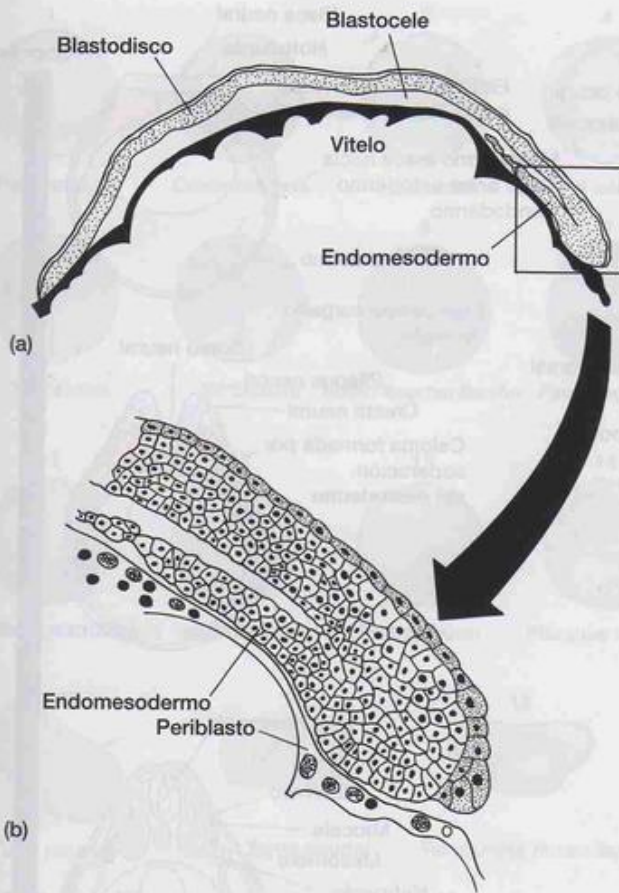
**Aves** El comienzo de la gastrulación se caracteriza por la aparición de un área engrosada en el epiblasto, que al final constituirá el lado posterior del embrión. Este área terminal engrosada constituye la **línea primitiva** (Fig. 5.13a,d) y se origina como una prominencia de células denominada **nudo primitivo** (nudo de Hensen). El **surco primitivo** es un estrecho canal situado bajo la línea primitiva. Las células que se extienden a través de la superficie del epiblasto por epibolia y alcanzan la línea primitiva, giran sobre sus bordes y entran en el embrión. Las células que penetran por esta vía contribuyen a la formación del mesodermo que se extiende entre el epiblasto y el hipoblasto, o forman el endodermo por hundimiento ulterior a nivel del hipoblasto. Aquí, desplazan a las células del hipoblasto hacia la periferia (Fig. 5.13b).

Al final de la gastrulación muchas células superficiales, originalmente pertenecientes al epiblasto, han emigrado a nuevas posiciones dentro del embrión. Las células que permanecen en la superficie constituyen el ectodermo. Las células que han girado sobre los bordes del epiblasto han empujado a las células del hipoblasto hacia áreas extraembrionarias. En su lugar, y situadas sobre el vitelo, se encuentran las células recién llegadas del endodermo embrionario. Entre el ectodermo y el endodermo se sitúa el mesodermo, también formado por células que han llegado por la línea primitiva. Dentro del mesodermo, y a lo largo de la línea media, se diferencia la notocorda (Fig. 5.13c).

La neurulación implica la formación de un tubo neural a partir de la placa neural. Al comienzo de la neurulación se han delimitado ya las tres capas germinales (Fig. 5.14a) y comienza la reorganización del mesodermo lateral. Al principio, el mesodermo es una lámina de tejido compacto que se sitúa a los lados de la notocorda; en él se reconocen epímero, mesómero e hipómero. El hipómero se separa formando las capas esplácnica y somática, entre las que se encuentra el celoma esquizocélico. La asociación de estas capas mesodérmicas con el endodermo adyacente y el ectodermo de la piel, constituye la esplacnopleura y la somatopleura, respectivamente (Fig. 5.14c). Aunque la línea primitiva no tiene una abertura como el blastoporo, funciona, al igual que éste, como el lugar a través del cual entran las células superficiales en el embrión.

**Reptiles** Los procesos de los inicios del desarrollo de los reptiles son menos estudiados que los de las aves, si bien se asume





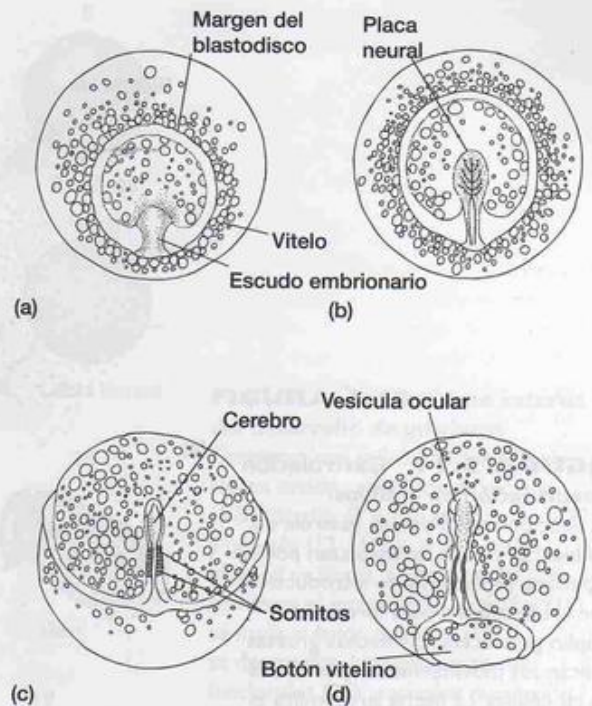
**FIGURA 5.9** Gastrulación en un estado temprano de un pez teleosteo (trucha). (a) Sección transversal del blastodermo arqueado sobre el blastocele comprimido. (b) Vista ampliada de la región posterior del blastodermo cuando aparece primero la capa secundaria: el endomesodermo.

Según Balinsky.

que básicamente son iguales. Basado en la morfología de los embriones tempranos, los estados de segmentación y neurulación son similares en reptiles y aves. Una diferencia notable es la gastrulación. Los reptiles conservan un blastoporo discreto que se asocia con los movimientos de los blastómeros durante la gastrulación; en las aves, falta el blastoporo, y la gastrulación implica una corriente de células que pasan por la línea primitiva.

### Mamíferos

**Monotremas** La gastrulación, como la segmentación, es bastante diferente en los tres grupos de mamíferos actuales. En los monotremas al igual que en los reptiles, la gastrulación da lugar a un blastodisco situado sobre una gran masa de vitelo. Al final de la segmentación el blastocisto es unilaminar. El blastodermo tiene un grosor de cinco a siete células en su parte central, pero se adelgaza en los bordes. Esta hoja de blastodermo crece por división mitótica de las células y se extiende alrededor del vitelo. Durante la pregastrulación, el blastocisto del monotrema se hace bilaminar. A medida que el blasto-



**FIGURA 5.10** Diferenciación en el escudo embrionario de un pez teleosteo (trucha). (a) Gastrulación temprana. (b) Gastrulación más adelantada. (c) Formación de la región anterior del embrión en el escudo embrionario. (d) El blastodermo casi ha completado su recubrimiento del vitelo.

Según Balinsky.

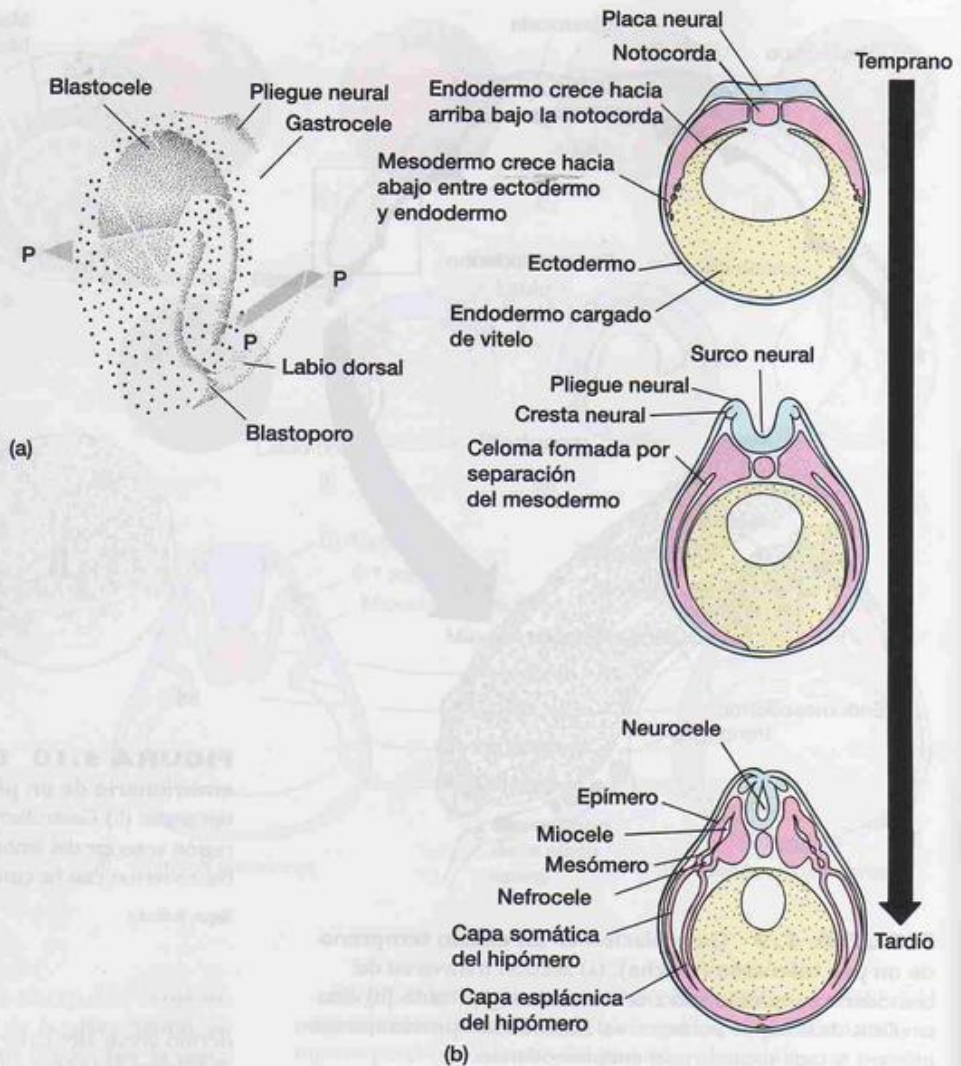
dermo crece alrededor del vitelo deja células en su interior, y se forman dos capas diferentes: ectodérmica y endodérmica. El endodermo se forma a partir de las células que se mueven hacia dentro; el ectodermo se compone de células que quedan en la superficie. Estas dos capas se desarrollan en el polo vegetativo, de manera que el vitelo queda completamente encerrado dentro del embrión.

Como en los reptiles y las aves, la gastrulación en los monotremas comienza con la aparición de la línea primitiva. Desde su desarrollo inicial como un área engrosada en el ectodermo, hacia la que convergen las células superficiales, la línea primitiva se convierte en el eje principal alrededor del cual se organiza el cuerpo del embrión. La placa neural (=placa medular de los antiguos) forma un engrosamiento temprano de las células ectodérmicas antes de que pueda diferenciarse la línea primitiva. No se conocen detalles de los movimientos celulares, pero es posible que las células superficiales que rodean la línea primitiva lleguen por epibolia e involución al interior del embrión.

El segundo acontecimiento de la gastrulación es la aparición de la hoja mesodérmica (Fig. 5.15a). Ésta, probablemente, se forma a partir de las células que entran por la línea primitiva, y quedan interpuestas en su posición habitual, es decir, entre el ectodermo y el endodermo.

En el equidna (monotremas), una especie de los monotremas, el aumento de tamaño del embrión tiene lugar dentro del útero, porque absorbe un líquido secretado por éste antes de que





**FIGURA 5.11 Gastrulación y neurulación en anfibios.**

(a) Sección sagital de una gástrula de anfibio. Las células se desplazan por la superficie (epibolia) y se introducen por el blastoporo para formar el amplio gastrocele. Las flechas gruesas indican los movimientos superficiales de las células. La flecha larga indica el eje anteroposterior del embrión.

(b) Secciones transversales en distintas fases realizadas por el plano (P) ilustrado en la sección sagital (a).

A medida que el desarrollo continúa, los lados del endodermo crecen, se fusionan y se diferencian del mesodermo, que crece hacia abajo y se diferencia en varias regiones del cuerpo. Nótese que el celoma se forma en el mesodermo por una separación de la capa mesodérmica.

lo envuelva una cáscara coriácea. Se cree que este líquido proporciona los nutrientes necesarios para el desarrollo del embrión durante los últimos días de gestación y los diez días de incubación.

La neurulación en los monotremas parece implicar el giro hacia arriba de la placa neural para formar el tubo neural.

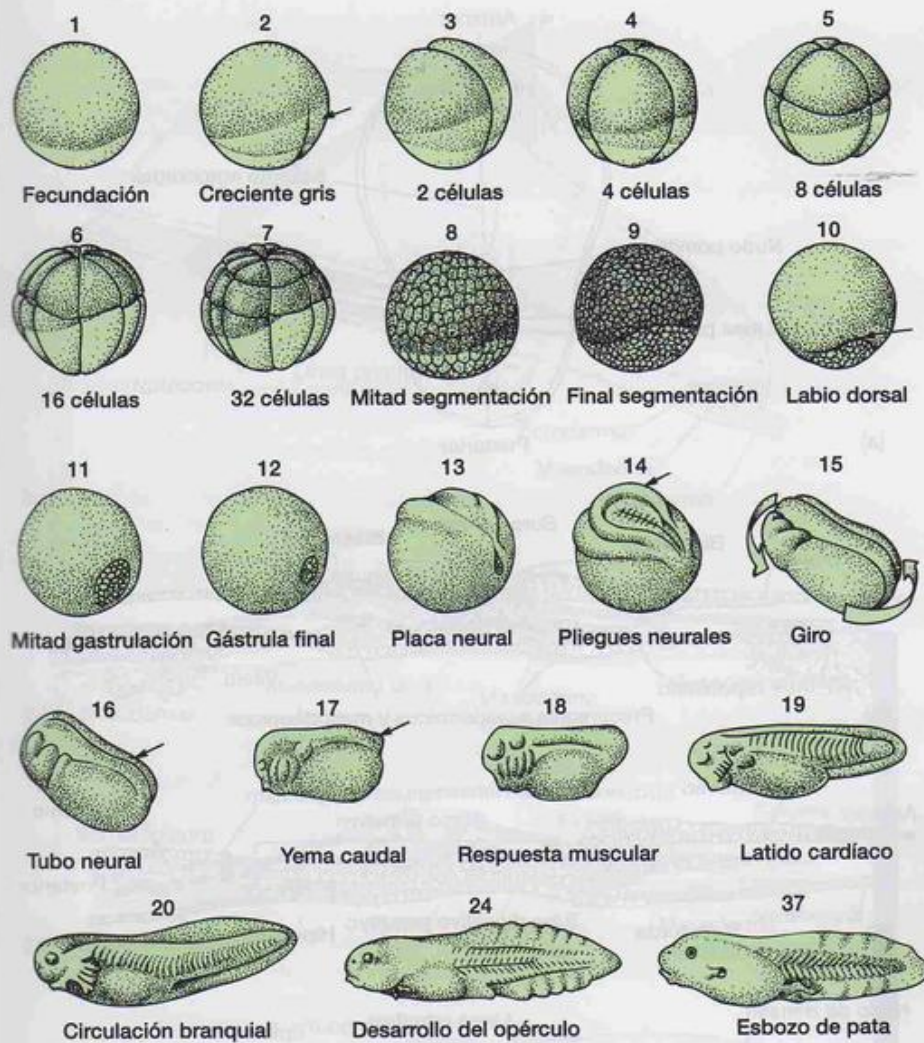
**Marsupiales** En los marsupiales, el blastocisto está formado por una capa de células protodérmicas que se extiende alrededor de la pared interna de la zona pelúcida. El blastocisto marsupial es distinto al de los demás mamíferos; no se forma un blastodisco como en los monotremas, ni una masa de células internas como en los placentarios. Exactamente, el blastocisto al final de la segmentación es unilaminar. Durante la pregastrulación, este blastocisto unilaminar se transforma en un embrión bilaminar, con un ectodermo y un endodermo. Las células del protoderma proliferan cerca del polo animal y migran alrededor de su propia superficie interna, dando lugar a una capa endodérmica profunda (Fig. 5.15b). En este momento, la capa de protoderma superficial se denomina ectodermo. Cuando las dos capas germinales se han delimitado, la línea primitiva aparece en el ectodermo, marcando el inicio de la gastrulación.

Hacia la línea primitiva se dirige un flujo de células superficiales que se introducirá en el interior del embrión. Una vez en su interior, contribuyen a la formación del mesodermo, que se extiende entre el ectodermo externo, y el endodermo más profundo (Fig. 5.15b).

Durante la gastrulación, como en otros vertebrados, la placa neural se dobla hacia arriba y forma el tubo neural.

**Euterios** Al final de la gastrulación, el blastocisto de los euterios se compone de dos poblaciones distintas de células: una externa, el trofoblasto, y una masa de células internas. Durante la pregastrulación, la reorganización de las células de la masa interna forma un disco embrionario compuesto por epiblasto (futuro ectodermo y mesodermo) e hipoblasto (futuro tejido extraembrionario; Fig. 5.15c). Esto sucede cuando algunas de las células de la masa interna salen de ella y migran hacia dentro y alrededor de la periferia del blastocelo, formando una capa hipoblástica delgada que a veces se denomina endodermo. Por tanto, el epiblasto está constituido por el resto de la población de células de la disminuida masa celular interna. El epiblasto, ahora aplanado y circular, junto con las células adyacentes y subyacentes del hipoblasto,





**FIGURA 5.12** Vista externa del desarrollo de un anuro.

Comienza con la fecundación (1) y le siguen estados sucesivos de mórula (6-8), blástula (9 y 10), gástrula (11 y 12), y néurula (13-16). En el desarrollo ulterior se forma la yema caudal (17), comienza el movimiento muscular (18), se inicia el latido cardíaco (19), se desarrollan branquias externas funcionales (20), y aparece circulación sanguínea en la aleta caudal. Los eventos siguientes incluyen la formación del opérculo (24) y de un pliegue de la piel de la cabeza que crece y cubre las branquias. Se desarrollan las patas posteriores y luego las anteriores. Finalmente el embrión sufre metamorfosis y se convierte en una rana joven. No se ilustran los estados 21-23 y 25-36.

Según Duellman y Trueb.

constituyen el disco embrionario. En este momento, el epiblasto contiene todas las células que formarán el embrión. La **membrana exocelomática** es un término que, ocasionalmente, se aplica a las células endodérmicas externas del disco embrionario; la utilización de este término se basa en la hipótesis de que las células endodérmicas provienen del trofoblasto y no de la masa de células internas, como lo hacen las células del hipoblasto.

En los euterios, al igual que en las aves, la aparición de la línea primitiva marca el comienzo de la gastrulación (Fig. 5.16a). Las células superficiales de la corriente epiblastica que se dirigen hacia la línea primitiva (epibolia) y hacia sus bordes (involución), alcanzan el interior. Algunas de estas células, como ocurre en los embriones de reptiles y aves, se mueven hacia el fondo del interior del embrión, desplazando el hipoblasto a la periferia, donde sus células contribuyen a la formación de los tejidos extraembrionarios. Otras células que penetran en el embrión se organizan en un mesodermo intermedio. Estas células mesodérmicas crecen hacia el exterior, entre el hipoblasto profundo (ahora más correctamente denominado endodermo) y el epiblasto superficial (ahora denominado ectodermo), que tiene menos células. La notocorda se

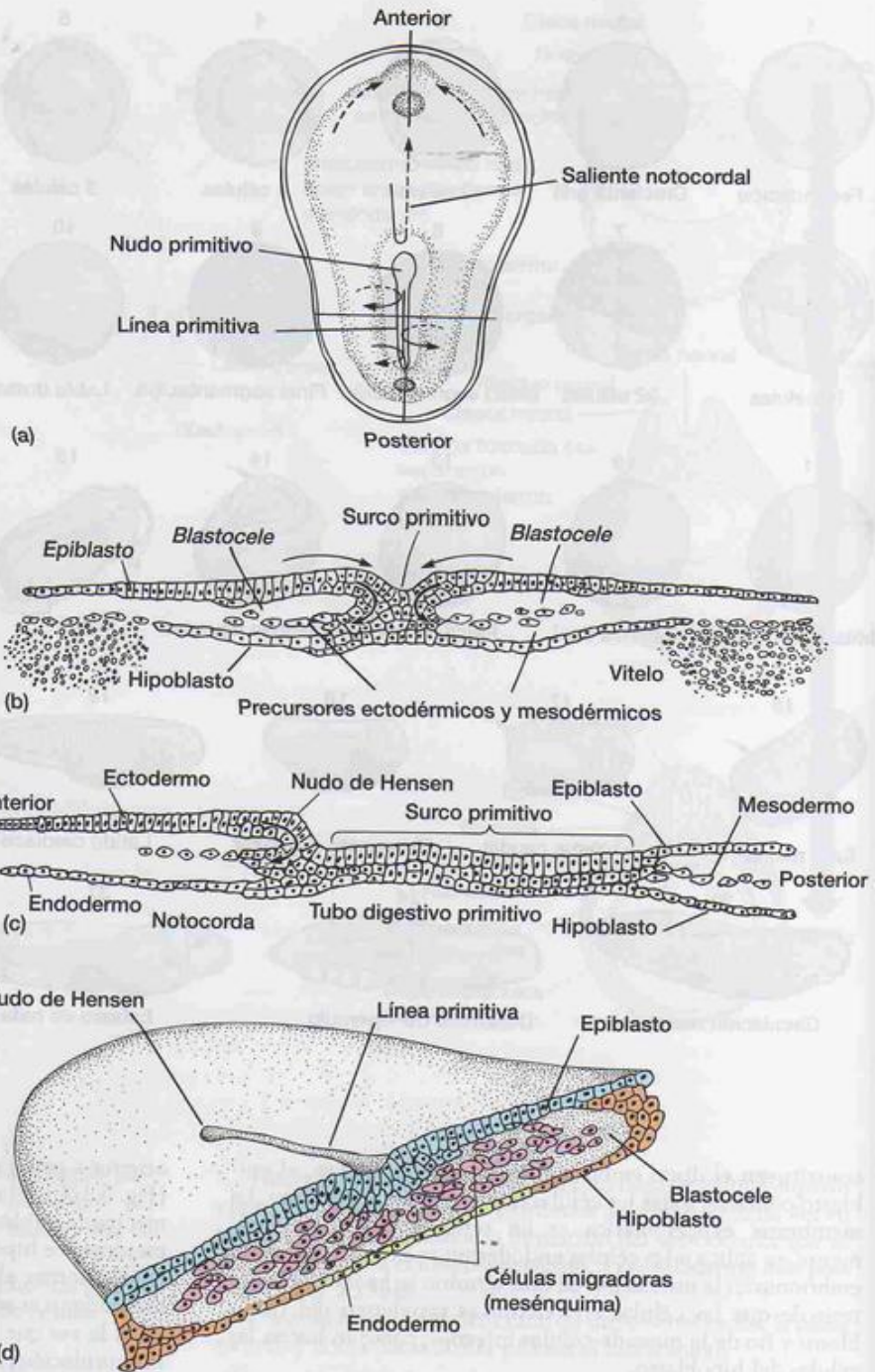
origina a partir de estas células que penetran en el embrión (Fig. 5.16b). El mesodermo lateral es al principio una lámina maciza de tejido que posteriormente se diferencia en epímero, mesómero e hipómero. La separación de la capa mesodérmica maciza forma el celoma por esquizocelia, y define las hojas mesodérmicas somática y esplácnica.

A la vez que la regionalización del mesodermo, tiene lugar la neurulación, con la formación del tubo neural a partir de la placa neural (Fig. 5.16b).

## Organogénesis

Al final de la neurulación se han realizado ya algunas de las principales reorganizaciones del embrión. Primero, la polaridad basada en el eje polo animal-polo vegetativo del huevo ha sido reemplazada por la simetría bilateral basada en un eje antero-posterior del cuerpo embrionario aparecido. Segundo, se han delimitado las tres capas germinales primarias: ectodermo, endodermo y mesodermo. En todos los vertebrados el ectodermo da lugar al tejido nervioso y a la epidermis; el endodermo da lugar a la limitante del digestivo y de los tubos





**FIGURA 5.13** Gastrulación en aves. (a) Vista dorsal de la línea primitiva. Las flechas indican la dirección de los principales movimientos celulares desde la superficie hacia el interior a través de la línea primitiva. (b) Sección transversal en la que se muestra el flujo de células hacia el interior. Algunas de estas células forman el mesodermo; otras desplazan el hipoblasto para dar lugar al endodermo. (c) Sección longitudinal medial del embrión, en la que se muestra la migración hacia la región anterior de una corriente de células que se separan para formar la notocorda. (d) Vista tridimensional de la línea primitiva durante la gastrulación temprana.

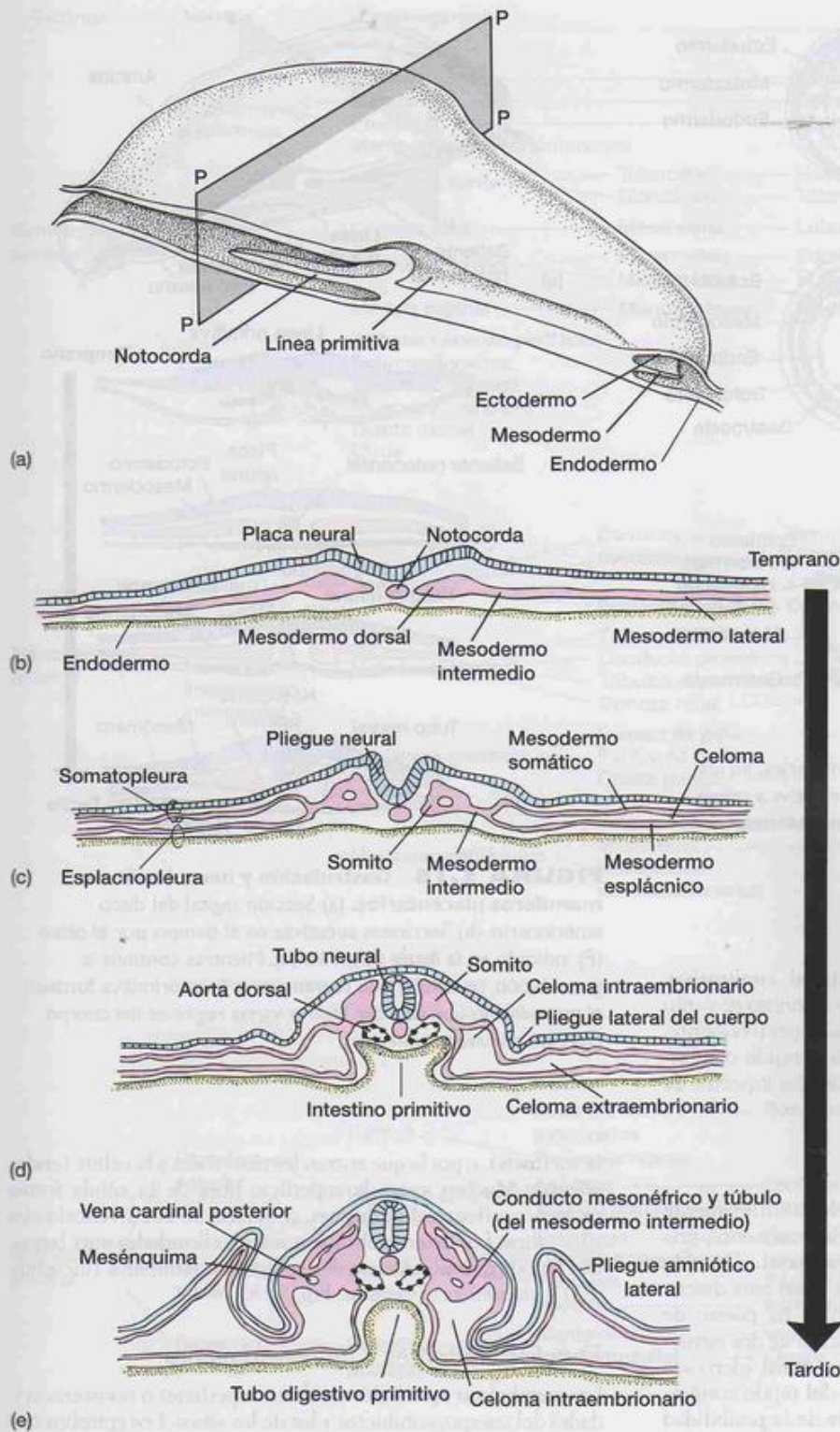
(a,b) Según Carlson; (c) según Balinsky; (d) según Duband y Thiery.

respiratorios; y el mesodermo a los sistemas esquelético, muscular, circulatorio y al tejido conjuntivo (Fig. 5.17). Aunque hay excepciones, por lo general en los distintos grupos de vertebrados el mismo tejido del adulto se origina en la misma capa germinal específica del embrión. Tercero, las tres capas germinales están situadas estratégicamente, próximas unas a otras, de manera que pueden actuar recíprocamente durante la formación de órganos a partir de tejidos, proceso denominado **organogénesis**. Con frecuencia y posteriormente, se combinan dos capas germinales para dar lugar a un órgano. Por ejemplo, el canal alimentario deriva de ambos, endo-

dermo (la limitante interna y la capa secretora) y mesodermo (músculo liso y capas externas que lo revisten).

El músculo liso (mesodermo) se añade al epitelio (endodermo) en el árbol respiratorio. El tegumento incluye una combinación de epidermis (ectodermo) y dermis (mesodermo). El mesodermo es especialmente importante en la organogénesis por sus asociaciones cooperativas con el ectodermo y el endodermo. Esto puede justificarse, en parte, por su propia diferenciación a partir de las otras dos capas; pero a su vez, las estimula o induce a formar determinadas partes de los órganos.





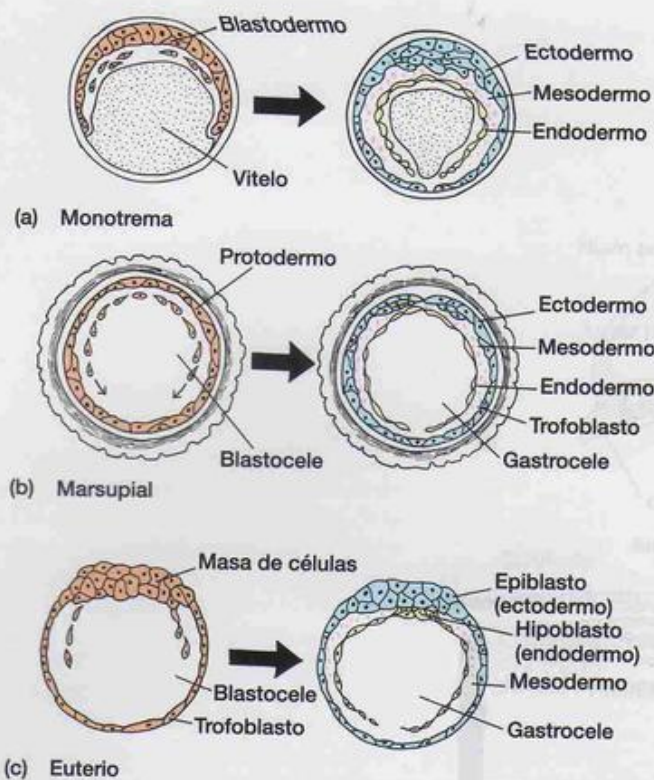
**FIGURA 5.14 Gastrulación y neurulación en las aves.** (a) Sección sagital del disco embrionario que muestra la línea primitiva y la extensión de las tres capas germinales primarias. (b-e) Secciones sucesivas en el tiempo, según el plano (P) marcado en la figura de arriba (a). Mientras prosigue la gastrulación, las células entran a través de la línea primitiva formando el mesodermo y endodermo. El mesodermo más tarde se diferencia en regiones específicas, y el endodermo se desplaza para formar el hipoblasto en la periferia. Las sucesivas secciones transversales muestran la neurulación, partiendo de la placa neural hasta los pliegues neurales que van a formar el tubo nervioso hueco. Nótese también las regiones del mesodermo y la aparición de las membranas extraembrionarias (pliegue amniótico lateral).

## Histogénesis

El medio que rodea a la célula se conoce como **matriz extracelular**, que significa «fuera de la célula», o **espacio intersticial (intersticio)**, que significa «alrededor de la célula». Pero dentro del cuerpo, rara vez se encuentran células separadas que funcionen de forma aislada. En su lugar, las células generalmente se encuentran asociadas en capas o grupos de células.

Cuando estas agregaciones de células semejantes están especializadas para desempeñar una función común, constituyen un **tejido**. Uno de los objetivos de la fase temprana del desarrollo embrionario es situar las células producidas durante la segmentación en una de las tres capas celulares: ectodermo, mesodermo y endodermo. A su vez, estas capas germinales se diferencian en los tejidos adecuados mediante el proceso de **histogénesis** (que significa «formación de tejidos»). Hay cua-



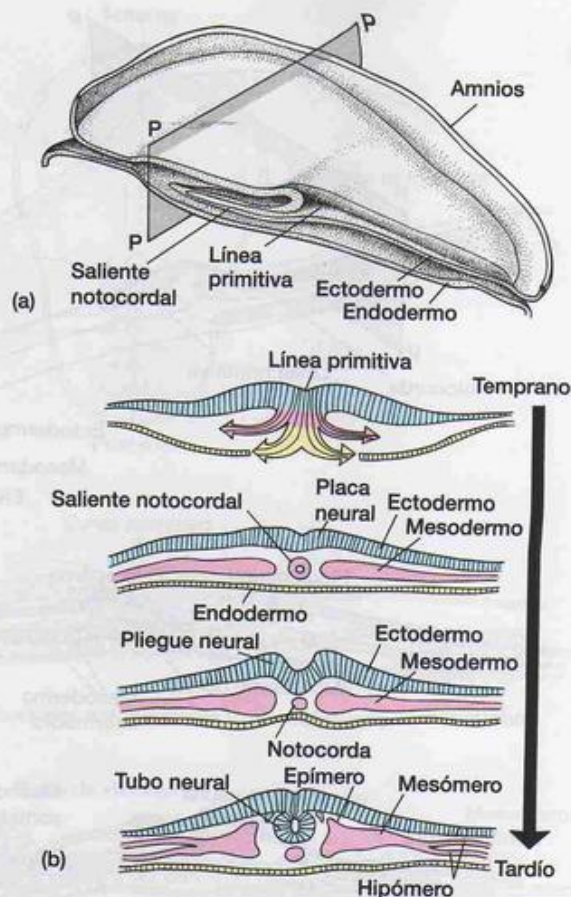


**FIGURA 5.15** Gastrulación en mamíferos. En los tres grupos de mamíferos se forma una línea primitiva a través de la cual entran las células para constituir el mesodermo. (a) Monotrema. (b) Marsupial. (c) Placentario.

tro categorías fundamentales de tejidos: **epitelial, conjuntivo, muscular y nervioso**. Los tejidos muscular y nervioso se verán mas detalladamente en los Capítulos 10 y 16, respectivamente. Puesto que de forma repetida unimos epitelio y tejido conjuntivo, se explican a continuación y se discuten los aspectos de sus desarrollos embrionarios.

## Epitelio

Los tejidos epiteliales están formados por células íntimamente unidas, con muy poca matriz extracelular. Generalmente, una parte del epitelio descansa sobre una **capa basal**. Durante muchos años se utilizó el término **membrana basal** para describir esta capa, pero el microscopio electrónico ha puesto de relieve que dicha membrana es una combinación de dos estructuras que tienen un origen distinto: la **lámina basal** (derivada del epitelio) y la **lámina reticular** (derivada del tejido conjuntivo). La elección de estos términos depende de la posibilidad de diferenciar dichas estructuras con el microscopio; se utiliza el término **membrana basal** cuando se observa a microscopía lumínica, y **lámina basal y reticular** cuando se utiliza microscopía electrónica. Opuesta a la capa basal se encuentra la **superficie libre** o **superficie apical**, que forma una **luz** (cavidad) o medio exterior. Las células epiteliales tienen polaridad diferente, con un lado que descansa sobre la membrana basal y el opuesto que **mira a la luz**. Esta superficie libre es el lugar que utilizan generalmente las células para liberar los productos de secreción



**FIGURA 5.16** Gastrulación y neurulación en mamíferos placentarios. (a) Sección sagital del disco embrionario. (b) Secciones sucesivas en el tiempo, por el plano (P) indicado en la figura de arriba (a). Mientras continúa la gastrulación, las células que entran por la línea primitiva forman el mesodermo que va a dar lugar a varias regiones del cuerpo (sección transversal inferior).

(exocitosis), o por la que entran los materiales a la célula (**endocitosis**). Muchas veces la superficie libre de la célula forma pequeños salientes digitiformes, como son las microvellosidades y los cilios. Los **estereocilios** son microvellosidades muy largas. Los epitelios se dividen en dos categorías: laminares (membranas) y glandulares (secretor; Fig. 5.18).

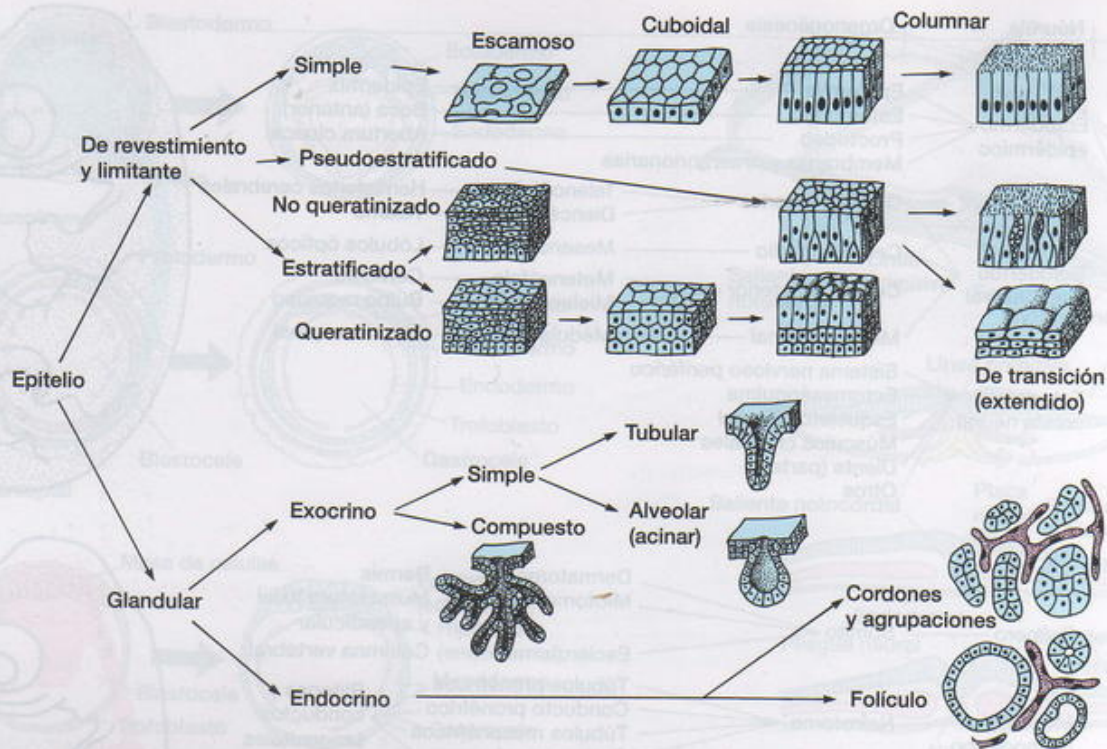
## Epitelios limitantes y de revestimiento

Las membranas epiteliales recubren superficies o revisten cavidades del cuerpo, conductos y luz de los vasos. Los epitelios que tienen una disposición laminar pueden ser: (1) **simples**, constituidos por una sola capa de células, o (2) **estratificados**, por más de una capa de células. Por la forma de sus células, el epitelio puede ser: **escamoso** (plano), **cuboidal** (forma cúbica), o **columnar** (alto). El nombre epitelio tiene la ventaja de abarcar las dos características, distribución y forma de las células. Por ejemplo, un epitelio simple escamoso está formado por una sola capa de células (por ello, simple) planas (de aquí el término escamoso). Este epitelio generalmente reviste cavidades









**FIGURA 5.18** Clasificación de los epitelios. Los epitelios pertenecen a uno de estos dos grupos: (1) laminar, que limitan o cubren cavidades, o (2) glandular, que secretan productos que actúan en otra parte del cuerpo. El epitelio laminar puede estar formado por una sola capa de células (simple) o por varias capas (estratificado). Según la forma de las células, el epitelio puede ser: escamoso, cuboidal o prismático. Las glándulas exocrinas liberan sus productos (secreciones) en conductos únicos (simple) o ramificados (compuesta). Las glándulas endocrinas liberan sus productos en los vasos sanguíneos; están distribuidas en racimos (cordones y agrupaciones) o en diminutas bolas (foliculos).

Según Leeson y Leeson.

del cuerpo y vasos. Se denomina **endotelio** al tejido que reviste los vasos sanguíneos y linfáticos, y **mesotelio** al que tapiza las cavidades del cuerpo. El epitelio cuboidal simple aparece en muchos conductos. El epitelio columnar simple reviste el tracto digestivo y alguna otra estructura tubular (Fig. 5.18).

En el epitelio escamoso estratificado, característico de la piel, boca y esófago, las células se encuentran apiladas en capas (epitelio estratificado) y las superficiales son planas (epitelio escamoso). Los epitelios de tipo cuboidal y columnar estratificados son raros. En los mamíferos constituyen un ejemplo de este tipo de epitelio las células de la uretra de los machos, y los foliculos de Graaf de los ovarios de las hembras.

Además del epitelio simple y del estratificado, el tercer tipo de epitelio de revestimiento es el **epitelio pseudoestratificado**, presente en la tráquea. A primera vista, cuando se observa este epitelio al microscopio, las células parecen estar apiladas; pero una observación más detallada nos permite comprobar que están falsamente apiladas. La distribución escalonada de los núcleos es la responsable de esta falsa («pseudo») estratificación. Todas las células del epitelio se asientan sobre la membrana basal.

El **epitelio de transición** es un tipo especial de epitelio pseudoestratificado que se encuentra sólo en la vejiga y conductos del sistema urinario. Las células se extienden cuando la vejiga está distendida, lo que permite acomodarse a los cambios de tamaño de la vejiga. Cuando la vejiga está relajada, las células

de transición se agrupan y parecen constituir un falso epitelio multilaminar. Existen investigaciones recientes que indican que cada célula toca la membrana basal, incluso cuando la vejiga está relajada; de manera que el tejido es un epitelio pseudoestratificado. El nombre de *epitelio de transición* es un nombre falso que se ha mantenido durante mucho tiempo, ya que erróneamente se interpretó como un epitelio intermedio (de aquí el término *transición*) entre otros tipos de epitelios.

### Epitelio glandular

A las células especializadas en la secreción de un producto se las denomina **glándulas**. Las **glándulas exocrinas** son aquellas cuyos conductos recogen y vierten al exterior sus productos. El producto de secreción liberado por las **glándulas endocrinas** es vertido directamente al sistema circulatorio. Generalmente las glándulas provienen del **epitelio glandular**. El ectodermo y el endodermo del embrión temprano son epitelios de revestimiento; por eso, los órganos del adulto que derivan de ellos son epitelios. Las glándulas epiteliales surgen como tubos o cordones sólidos mediante invaginaciones y excrecencias de estas dos capas germinales epiteliales. Sin embargo, en sentido estricto, no todas las células que producen secreciones son glándulas epiteliales derivadas del ectodermo o endodermo. Algunas células del tejido conjuntivo que derivan del mesénquima secretan productos que son liberados al exterior por conductos o vasos san-



guíneos, o simplemente son vertidos a la matriz extracelular que rodea la célula secretora. Así pues, la mayoría de las glándulas del cuerpo de un vertebrado tienen un origen epitelial.

Una **glándula pluricelular** está formada por un conjunto de células glandulares, y una **glándula unicelular** tiene solamente una única célula secretora. Las glándulas exocrinas pueden ser **tubulares** (cilíndricas) o **alveolares** (acinares; de forma redondeada). Las glándulas pueden ser **simples**, si vierten sus productos de secreción en un conducto único, o **compuestas**, si vierten sus productos en conductos ramificados. Las **células mioepiteliales** derivan del ectodermo (de ahí el término epiteliales), pero tienen propiedades contráctiles (de ahí el prefijo, *mio-*). Están asociadas a las regiones basales de las células secretoras, y contribuyen mecánicamente a la liberación de los productos de secreción de las glándulas exocrinas, que están formadas por agregados celulares en forma de **cordones** y **montones** (láminas y masas macizas) o **folículos** (diminutas esferas huecas; Fig. 5.18).

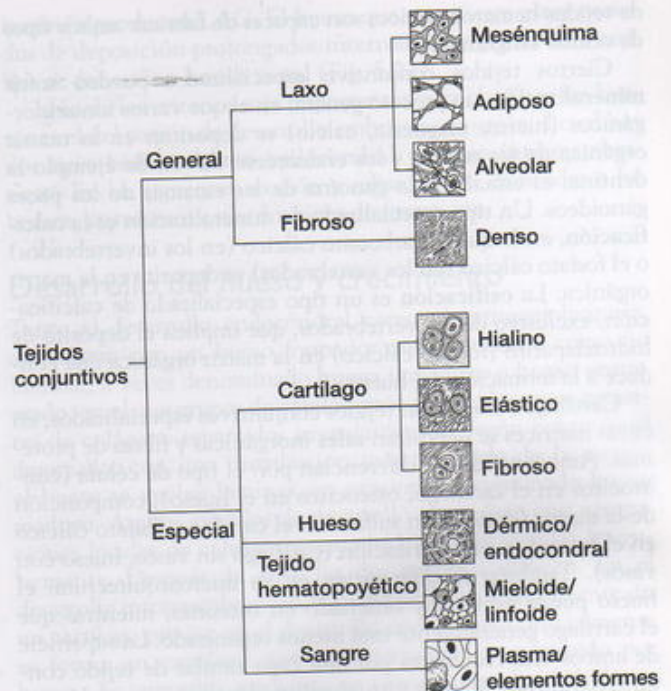
## Tejidos conjuntivos

Los tejidos conjuntivos generalmente engloban al hueso, cartílago, tejido conjuntivo fibroso, tejido adiposo y sangre (Fig. 5.19). A primera vista, los tejidos conjuntivos parecen ser el desajuste de la histología, el «sobrante» después de haber clasificado los demás tejidos. Los tejidos conjuntivos tienen diversas funciones y están presentes en distintos contextos. El tejido adiposo almacena lípidos; el hueso y el cartílago sostienen el cuerpo; la sangre transporta los gases respiratorios; el tejido conjuntivo denso envuelve los órganos. Las células del hueso se encuentran en una celda dura de fosfato cálcico (hidroxiapatito); las células sanguíneas, en el líquido plasmático. Para complicarlo más, los esquemas para clasificar los tejidos conjuntivos varían según los distintos libros de texto. Se han hecho esfuerzos vanos para encontrar un denominador común a todos los tejidos conjuntivos. Algunos fisiólogos los definen desde el punto de vista funcional, apoyándose en su función de soporte. El hueso, el cartílago y quizás el tejido conjuntivo fibroso, pueden clasificarse como tejidos de soporte, pero sin duda la sangre no. Otros, definen los tejidos conjuntivos como mesénquimas desarrolladas. Es cierto que muchos tejidos conjuntivos provienen del mesodermo, pero también hay excepciones. Por ejemplo, el tejido conjuntivo de los músculos de la mandíbula proviene de células de las crestas neurales, no del mesodermo.

Más que buscar una definición demasiado restrictiva, quizás sea mejor considerar a los tejidos conjuntivos como el resultado de un orden conveniente, lo que para otros sería un revoltijo de tipos de tejidos. Cada tipo de tejido conjuntivo generalmente comprende un *tipo celular* distintivo, que es aislado de otras células y rodeado o embebido por una *matriz extracelular* relativamente abundante. El tejido adiposo constituye una excepción, porque la mayoría de las células adiposas no están rodeadas por matriz.

La consistencia de la matriz extracelular circundante del tejido conjuntivo determina las propiedades físicas del tejido, y de aquí su papel funcional. En el hueso, la matriz es dura; en el tejido conjuntivo laxo, se parece a un gel; y en la sangre es un líquido. La matriz está formada por fibras de proteína y una **sustancia fundamental** circundante. La consistencia de la sustancia fundamental varía de líquida a sólida, dependiendo del tipo de tejido.

Los tejidos conjuntivos también se pueden clasificar en generales o especiales.



**FIGURA 5.19** Clases de tejido conjuntivo. Hueso, cartílago, tejido fibroso, tejido adiposo y tejido sanguíneo, son algunos de los tejidos conjuntivos del cuerpo. Cada tipo de tejido conjuntivo incluye un tipo celular distintivo, rodeado por una matriz extracelular.

### Tejido conjuntivo general

El tejido conjuntivo general está ampliamente distribuido por el cuerpo. El más común es el tejido conjuntivo fibroso que forma los tendones y ligamentos, así como gran parte de la dermis de la piel y las cubiertas externas de los órganos. La célula distintiva es el **fibroblasto**; la matriz extracelular secretada por los fibroblastos está formada principalmente por un entramado de fibras proteicas, y la sustancia fundamental en la que se encuentran es un gel de polisacáridos. El mesénquima, que al principio del capítulo situamos como un tejido embrionario, no debe confundirse con una capa germinal embrionaria (ectodermo, mesodermo, endodermo). A diferencia de las células epiteliales, las células mesenquimáticas no están polarizadas; no están emparejadas con otras por complejos de unión conspicuos, no descansan sobre una membrana basal. Generalmente, entre las células mesenquimáticas hay espacios intercelulares, que pueden persistir como fuente de células totipotentes que se diferencian y sustituyen a las células dañadas del adulto.

### Tejido conjuntivo especial

Son ejemplos de tejido conjuntivo especial el hueso, el cartílago, la sangre y los tejidos hematopoyéticos. Los dos tipos de **tejidos hematopoyéticos** que forman las células sanguíneas son: el **tejido mieloide**, localizado en las cavidades internas del hueso, y el **tejido linfoide** que aparece en el bazo, nódulos linfoides y otras partes. Se creyó que los tejidos linfoide y mieloide formaban solamente un tipo de célula sanguínea circulante, **linfocitos** y **mielocitos**, respectivamente. Hoy día sabemos que ambos tipos



de tejidos hematopoyéticos son capaces de fabricar ambos tipos de células sanguíneas.

Ciertos tejidos conjuntivo especializados pueden sufrir **mineralización**, un proceso general en el que varios iones inorgánicos (hierro, magnesio, calcio) se depositan en la matriz orgánica de los tejidos y los endurecen. Sirven de ejemplo la dentina, el esmalte y la ganofna de las escamas de los peces ganoides. Un tipo especializado de mineralización es la **calcificación**, en la que el carbonato cálcico (en los invertebrados) o el fosfato cálcico (en los vertebrados) se deposita en la matriz orgánica. La **osificación** es un tipo especializado de calcificación, exclusivo de los vertebrados, que implica el depósito de hidroxiapatito (fosfato cálcico) en la matriz orgánica que conduce a la formación del hueso.

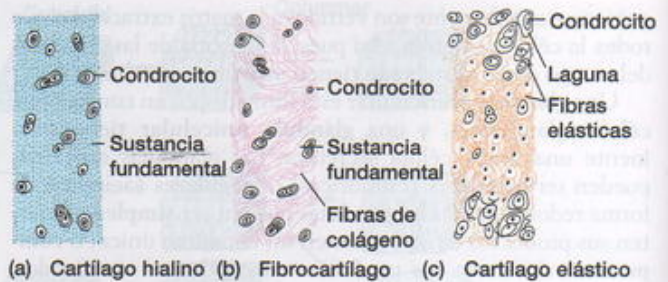
Cartílago y hueso son tejidos conjuntivos especializados, en cuyas matrices se depositan sales inorgánicas y fibras de proteínas. Ambos tejidos se diferencian por: el tipo de célula (condrocitos en el cartílago, osteocitos en el hueso), composición de la matriz (condroitín sulfato en el cartílago, fosfato cálcico en el hueso), y vascularización (cartílago sin vasos, hueso con vasos). También se diferencian en su microarquitectura: el hueso puede estar muy ordenado en osteonas, mientras que el cartílago generalmente está menos organizado. La superficie de ambos está recubierta por una capa similar de tejido conjuntivo fibroso. Aunque virtualmente idénticas, estas cubiertas fibrosas reciben distintos nombres, **pericondrio** la que rodea al cartílago y **periostio** la que rodea al hueso.

**Cartílago** Es un tejido conjuntivo especial, duro pero flexible. La matriz está formada principalmente por condroitín sulfato (sustancia general) y proteínas elásticas o colágeno (fibras). El cartílago de los agnatos actuales carece de colágeno, lo que indica que el colágeno se convirtió en la proteína estructural principal del cartílago posteriormente al origen de los gnatóstomos. En la matriz existen espacios denominados **lagunas** que alojan las células del cartílago, los **condrocitos**. Las propiedades físicas del cartílago, y por tanto su función, dependen mucho del tipo y abundancia de fibras proteicas en la matriz. Hay tres tipos de tejido cartilaginoso.

El **cartílago hialino** es el más extendido. En el embrión el cartílago hialino hace las funciones del hueso antes de sufrir la **osificación** (formación del hueso). En el adulto, el cartílago hialino persiste en los extremos articulares de los huesos largos, en la punta de las costillas, en los anillos traqueales y en muchas partes del cráneo. En la matriz hay fibras de colágeno, pero no en cantidad suficiente como para verse al microscopio lumínico. El adjetivo hialino significa «cristalino», refiriéndose a la apariencia homogénea de la matriz que parecen trozos de cristal esmerilado (Fig. 5.20a).

En las zonas donde el cartílago está sujeto a tensiones o torceduras, la sustancia fundamental se refuerza ampliamente con fibras de colágeno, lo que se hace patente con el examen microscópico. Dicho cartílago es el denominado **fibrocartílago** (Fig. 5.20b). La sustancia fundamental sólida es especialmente eficaz para resistir las fuerzas de compresión, mientras que las fibras de colágeno embebidas son mejores para las fuerzas de tensión. El fibrocartílago se encuentra en los discos intervertebrales, la sínfisis púbica, discos de la rodilla y selectivamente en otras partes.

El **cartílago elástico**, como sugiere su nombre, es flexible y elástico, propiedades que se deben a la presencia de fibras elásticas en la matriz (Fig. 5.20c). Un buen ejemplo de este tipo de cartílago lo constituyen el soporte interno del oído y de la epiglotis.



**FIGURA 5.20 Tipos de cartílago.** La célula del cartílago, o condrocito, está rodeada por una matriz formada por una sustancia fundamental y fibras proteicas. (a) Cuando se observa al microscopio lumínico la matriz del cartílago hialino, las fibras no son aparentes. (b) En el fibrocartílago abundan las fibras de colágeno, proporcionando resistencia mecánica a las fuerzas de tensión. (c) La elastina, la fibra proteica predominante en el cartílago elástico, hace al cartílago elástico y flexible.

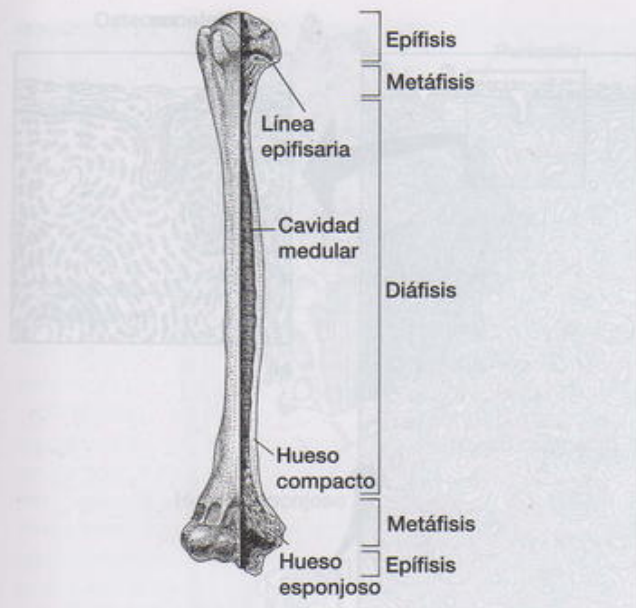
El cartílago no recibe directamente aporte sanguíneo. Los vasos sanguíneos se encuentran únicamente en la superficie del pericondrio. Así, los nutrientes y los gases deben pasar entre la sangre y los condrocitos por un amplio margen de difusión a través de la matriz interpuesta. Igualmente, los nervios no penetran directamente en el cartílago, que puede estar abundantemente impregnado de sales de calcio, como ocurre en el esqueleto de los peces condricios, pero no llega a estar nunca tan organizado como el hueso.

**Hueso** Es un tejido conjuntivo especializado, en cuya matriz se depositan fosfato cálcico y otras sales orgánicas. Las células del hueso se identifican según su actividad: **osteoblastos**, intervienen en la osteogénesis (producen hueso nuevo); **osteoclastos**, renuevan el hueso existente; y **osteocitos**, mantienen el equilibrio en el hueso totalmente formado.

Para clasificar los huesos se utilizan varios criterios. Por su aspecto se distinguen dos tipos: **hueso esponjoso** o **reticulado**, que es poroso, y **hueso compacto**, que a simple vista parece denso (Fig. 5.21). Por su posición se reconocen: **hueso cortical**, situado en la envuelta externa o corteza del hueso, y **hueso medular** que delimita la médula interna.

La presencia o ausencia de células óseas dan lugar respectivamente al hueso **celular** o **acelular**. El hueso puede describirse como **vascular** o **avascular** dependiendo de que lo atraviesen muchos o pocos canales sanguíneos. Uno de los criterios más utilizados para la clasificación de los huesos es su organización, especialmente la orientación del colágeno y la ordenación de las células óseas en la matriz. Puesto que estos criterios han sido ampliamente aplicados en varios grupos de vertebrados extinguidos y actuales, se ha desarrollado una amplia y variada terminología. Para nuestros propósitos, basados en los criterios descriptivos, reconoceremos dos categorías generales óseas: hueso laminar y no laminar. El hueso **no laminar** (=hueso fibro-laminar; hueso entramado) se caracteriza por la distribución desordenada e irregular del colágeno en la matriz (Fig. 5.22a). Es el típico hueso de crecimiento rápido. El **hueso laminar** se caracteriza por la distribución ordenada y regular de las fibras de colágeno en la matriz, generalmente acompañada por la orientación regular de las células óseas (Fig. 5.22b). Es el típico hueso de crecimiento lento. Se llama





**FIGURA 5.21** Regiones de un hueso largo. La diáfisis es la región media del hueso (vainas) y contiene la cavidad medular. En los mamíferos y otros pocos grupos, los extremos del hueso, o epífisis, son centros secundarios de osificación; a veces se utiliza este término para mencionar simplemente el extremo del hueso. Entre la diáfisis y la epífisis se encuentra la metafisis, región de crecimiento activo del hueso. El hueso compacto es denso; el hueso esponjoso (o reticulado) es poroso. La cavidad medular, y todos los espacios del hueso esponjoso, están llenos de tejido hematopoyético formador de sangre.

lámينا a una capa de la matriz ósea con sus fibras de colágeno densamente empaquetadas alineadas en paralelo. Las sucesivas capas de láminas pueden tener el alineamiento del colágeno orientado en ángulos diferentes entre láminas adyacentes. Esto produce una estructura en «contrachapado» que añade resistencia al hueso. Un tipo especial de hueso laminar es el **hueso haversiano** (Fig. 5.22c). Las sales orgánicas están distribuidas en unidades regulares muy ordenadas conocidas como **osteonas** (Figs. 5.22c,d y 5.23). Cada osteona es una serie de anillos concéntricos hechos por las células óseas y capas de matriz ósea, alrededor de un canal central por el que pasan los nervios, vasos linfáticos y vasos sanguíneos. Los canales de Volkmann corren diagonalmente por este sistema interconectando entre las osteonas los vasos sanguíneos.

Muchos huesos muestran **líneas de crecimiento interrumpido** (LAG, del inglés *lines of arrested growth*) en las que el crecimiento se ha parado o se han producido pequeñas lesiones o ha habido absorción de hueso previamente depositado (Fig. 5.22). Las LAG resultan de la actividad estacional, de la abundancia nutricional o de la calidad del alimento, de las diferencias en el ritmo de crecimiento según las edades, o como interrupciones del mismo, debido a estrés medioambiental (p. ej., épocas frías). Generalmente, los animales ectodérmicos exhiben LAG en una base estacional o anual, aunque unos pocos endotérmicos como ciertas perdices euroasiáticas, ratones de campo de Europa, el delfín común, varias especies de ratas de agua, visones, ciervo de Sika y gibones

también producen LAG. El hueso que manifiesta estos períodos de deposición prolongados interrumpidos por LAG o anillos se denomina **hueso zonal** (Fig. 5.22).

Uno de los criterios más importantes para clasificar los huesos es el del patrón de desarrollo embrionario, según el cual hay dos tipos básicos: **hueso endocondral** y **hueso intramembranoso**. En las siguientes secciones y subsecciones dedicadas a los huesos, trataremos estos dos tipos de formación.

## Desarrollo del hueso y crecimiento

Tanto el desarrollo endocondral como el intramembranoso, comienzan con un hueso formador que se muestra como no laminar, a veces denominado **hueso inmaduro** o **hueso entrado**, en el que grupos de células están esparcidas entre paquetes de colágeno esparcidos irregularmente. Según continúa el desarrollo, con una distribución más ordenada de la matriz, el hueso se vuelve laminar, en ocasiones denominado **hueso maduro**. Ambos modelos de desarrollo comienzan con agregaciones locales de células mesenquimáticas distribuidas irregularmente. Después de esto, los dos procesos difieren. En el desarrollo intramembranoso, el hueso se forma directamente sin un cartílago previo; en el desarrollo endocondral, inicialmente se forma un cartílago que posteriormente es sustituido por hueso. Es imposible mediante un examen visual, y fijándonos en el aspecto del hueso maduro, deducir si éste se produjo por desarrollo endocondral o intramembranoso. Veremos estos dos tipos de desarrollo con más detalle.

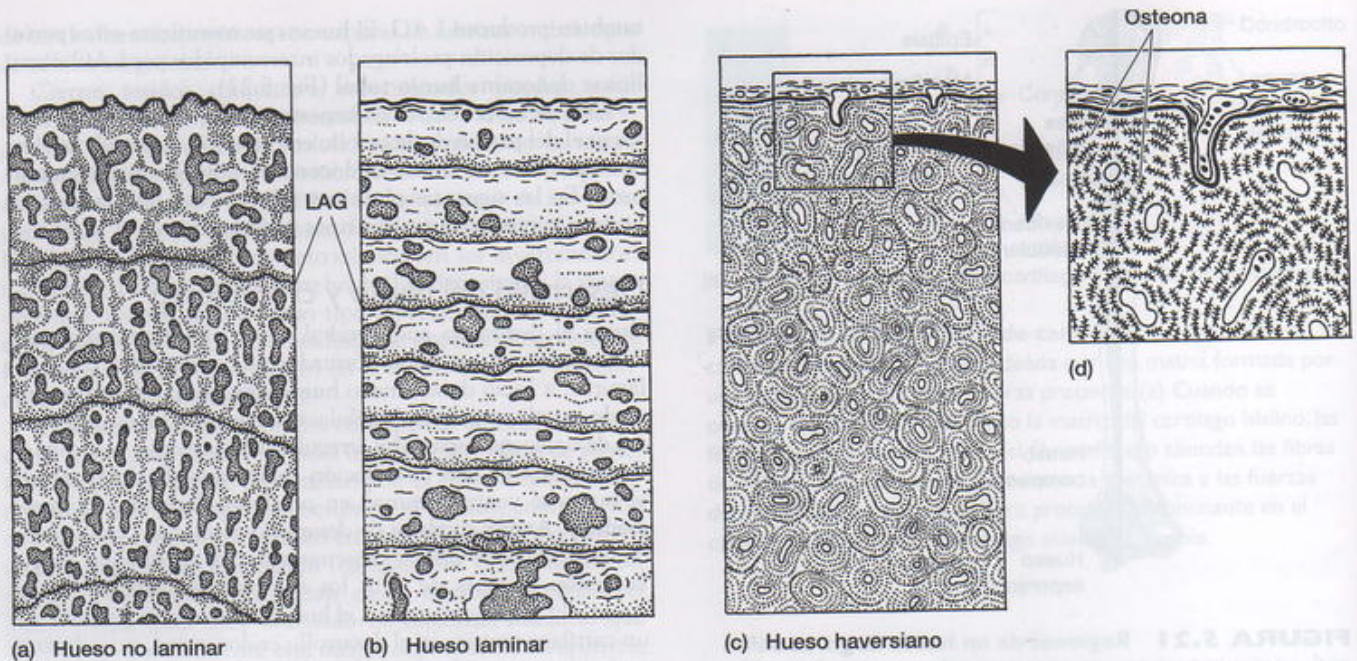
### Desarrollo del hueso endocondral

Endocondral significa *dentro* y *cartílago*, y los huesos que se forman por este proceso de desarrollo se conocen a veces como **huesos de cartílago** o de **sustitución**. Durante el desarrollo endocondral se pueden reconocer en el hueso tres regiones: la parte media constituye la **diáfisis**; cada extremo es una **epífisis**; y la región situada entre ellas es la **metafisis** o **placa epifisial** (Fig. 5.21). El desarrollo del hueso endocondral supone la formación de un cartílago, modelo del futuro hueso, a partir del tejido mesenquimático, y la consiguiente sustitución de este modelo de cartílago por tejido óseo. La sustitución del cartílago continúa durante la mayor parte de la primera etapa de la vida del individuo.

Los distintos pasos de este proceso se ilustran en la Figura 5.24a-g. Primero, los grupos sueltos de células mesenquimáticas se condensan para formar un modelo de cartílago hialino rodeado por pericondrio (Fig. 5.24a). Segundo, se forma un collar de hueso periosteal en la región de la diáfisis (Fig. 5.24b). Las células de la superficie interna del pericondrio de la diáfisis se convierten en osteoblastos y forman el collar óseo. Según comienza a formarse el collar óseo, se acumulan sales inorgánicas de calcio en la matriz para calcificar el cartílago en la médula de la diáfisis (Fig. 5.24c). El depósito de las sales de calcio también impide a los condrocitos el intercambio gaseoso y de nutrientes con los vasos sanguíneos de la superficie del cartílago. A medida que la calcificación continúa, los condrocitos encerrados mueren. Después, el sistema vascular invade este cartílago calcificado. Estos vasos sanguíneos erosionan los restos de cartílago para formar los espacios iniciales de la cavidad medular.

Finalmente, los osteoblastos aparecen en la médula del hueso y se establece el primer centro primario de osificación (Fig. 5.24d). En este centro de osificación, los antiguos trozos de cartílago calcificado se recubren de hueso nuevo. Las **trabéculas** espigadas son compuestos transitorios formados por hueso





**FIGURA 5.22** Tipos generales de hueso. (a) Hueso no laminar (=fibrolaminar), basado en un aligátor americano joven. (b) Hueso laminar, basado en varias tortugas actuales y extinguidas. (c) Hueso haversiano, una forma especializada de hueso laminar. (d) Sección ampliada del hueso haversiano. Fijese en las líneas de crecimiento detenido (LAG), que pueden aparecer en los demás tipos de hueso, y aquí delimitando regiones de zonas entre ellos. Hueso interrumpido por LAG a veces denominado hueso zonal.

(a) Según Reid, 1997; (b) según Ricqlès, 1976 y otros; (c) según Krstić. Artist: L. Laszlo Meszoly.

nuevo y cartílago calcificado en reabsorción. Después, cuando predomina una matriz osificada, las trabéculas constituyen las espículas óseas. Los nuevos osteoblastos que circulan por la sangre son conducidos por el tejido vascular invasor. Casi al mismo tiempo, aparecen también los osteoclastos, marcando la naturaleza activa del hueso que se remodela mediante depósito de matriz (osteoblastos) y eliminación (osteoclastos). La sustitución del cartílago comienza en la diáfisis y continúa en la metáfisis. La placa de la epífisis es un área activa de cartílago que crece, se calcifica, destruye y deposita hueso nuevo. A medida que se aproxima el proceso de osificación, los condrocitos proliferan e hipertrofian mientras se calcifica la matriz que los rodea (Fig. 5.24, parte inferior). Los vasos sanguíneos invaden y erosionan el cartílago calcificado. La osificación es el último proceso que sobreviene en una región y, finalmente, sustituye al cartílago restante.

La proliferación de cartílago en la epífisis produce el alargamiento del hueso. El depósito continuado de hueso bajo el periostio de la diáfisis contribuye a aumentar el grosor en la periferia del hueso. Los huesos de los peces, anfibios y reptiles crecen durante toda la vida, aunque el crecimiento es muy lento al final de la misma. Así, algunos peces, tortugas y lagartos pueden alcanzar tamaños bastante grandes. Sin embargo, en aves y mamíferos, el hueso detiene su crecimiento cuando se consigue el tamaño adulto.

En mamíferos y en los huesos de algunos lagartos y aves, aparecen centros secundarios de osificación (Fig. 5.24e,f). Los eventos que suceden aquí son similares a los que tienen lugar durante la osificación primaria en la pared del hueso; a saber: calcificación del cartílago, invasión de la epífisis por los vasos

sanguíneos, aparición de los osteoblastos y depósito de hueso nuevo. En los seres humanos estos centros secundarios de osificación aparecen a los dos o tres años de edad.

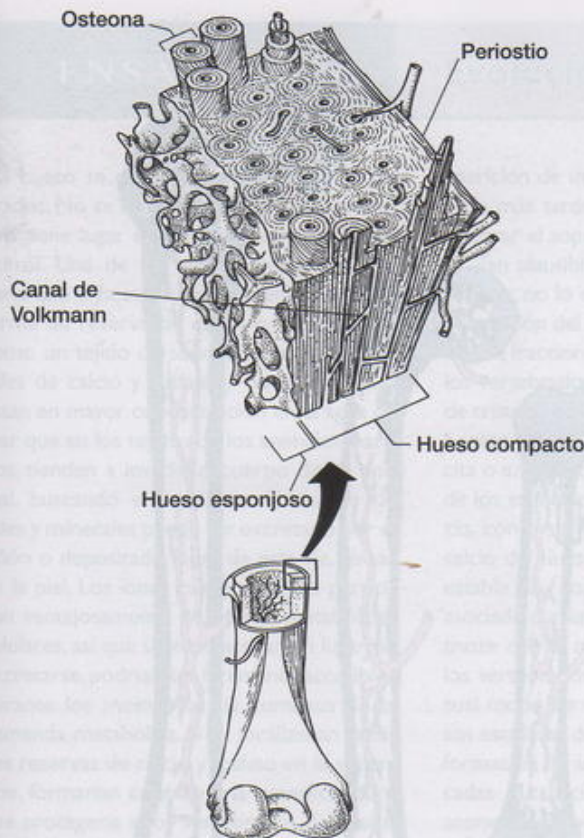
En el momento, o un poco después de que el mamífero alcance la madurez sexual, las placas epifisarias y las regiones metafisarias se osifican completamente (Fig. 5.24g). Dicho de otra manera, la zona de osificación alcanza la de proliferación del cartílago. En este punto, se acaba la fase de desarrollo principal del mamífero. Sin embargo, la remodelación activa y la reorganización de la matriz del hueso continúan a lo largo de la vida.

### Desarrollo del hueso intramembranoso

En el desarrollo del hueso intramembranoso el hueso se forma directamente del mesénquima, sin un cartílago precursor (Fig. 5.23). Inicialmente, el mesénquima se compacta en láminas o membranas; de aquí que el hueso resultante se conozca a veces como «hueso de membrana».

Al tiempo que se condensan las células mesenquimáticas se inicia rápidamente el abastecimiento de vasos sanguíneos. Entre estas células compactadas aparece una sustancia fundamental semejante a un gel. En ella se depositan barras densas de matriz ósea y, simultáneamente, los osteoblastos comienzan a ser evidentes por primera vez. Las barras densas se hacen más numerosas, sustituyendo finalmente al gel de la sustancia fundamental. El desarrollo posterior continúa con el depósito de sucesivas capas de hueso nuevo en la superficie de estas barras (Fig. 5.25a-c). Existen tres tipos de desarrollo de hueso intramembranoso especializado: hueso dérmico, hueso sesamoide y hueso pericondral.





**FIGURA 5.23** Arquitectura del hueso. Las osteonas forman el hueso compacto. Cada osteona consiste en una serie de anillos concéntricos de osteocitos y su matriz. En cada osteona los nervios y vasos sanguíneos pasan por un canal central. Las conexiones laterales, conocidas como canales de Volkmann, permiten a los vasos sanguíneos la interconexión entre osteonas. Cuando se forman nuevas osteonas, éstas por lo general anulan a las antiguas como parte del proceso dinámico del remodelado óseo.

Según Krstić.

Los huesos dérmicos se forman directamente por osificación del mesénquima. Se denomina así porque la fuente mesenquimática de estos huesos yace entre la dermis y la piel. Son ejemplos muchos huesos del cráneo, cintura pectoral y del tegumento. Ocasionalmente, los huesos dérmicos sustituyen estructural y funcionalmente a elementos endocondrales. La mandíbula humana, como en muchos otros grupos de vertebrados derivados, comienza como un elemento cartilaginoso, pero luego se rodea de una vaina de hueso dérmico que lleva los dientes.

Los huesos sesamoides se forman directamente en los tendones, que derivan de tejido conjuntivo. Son ejemplos la rótula de la rodilla y el hueso pisiforme del codillo. El desarrollo del hueso sesamoide parece ser una respuesta de los tendones al estrés mecánico.

Los huesos periostial y pericondral se forman a partir de la capa de células profundas del tejido conjuntivo fibroso que cubre el cartílago (pericondrio) o hueso (periostio). Este tipo de hueso se desarrolla pronto y conserva la posibilidad de formar

hueso directamente en el adulto. Los osteoblastos se diferencian en esta capa interna del pericondrio o periostio para producir hueso sin un cartílago precursor. Este tipo de formación directa de hueso superficial se denomina **desarrollo aposicional**.

Después de que tenga lugar la osificación y el hueso esté formado, la rotura o trauma de este hueso puede observarse por la aparición de cartílago, que como se forma después del desarrollo inicial de hueso, se denomina **cartílago secundario**. Siguiendo la rotura, el cartílago mantiene juntos los extremos rotos del hueso y, más tarde, es reemplazado por hueso de osificación endocondral. La recomposición de una fractura de este tipo está muy extendida en los vertebrados. Algunos embriólogos prefieren una definición más restringida; reconocen como cartílago secundario sólo al cartílago que se origina en los márgenes de los huesos intramembranosos a partir de células periostiales, como respuesta al estrés mecánico. Una vez formado, este cartílago puede osificarse o permanecer como cartílago durante toda la vida. Desde este punto de vista, solamente se conoce cartílago secundario en aves y mamíferos.

### Histología comparada del hueso

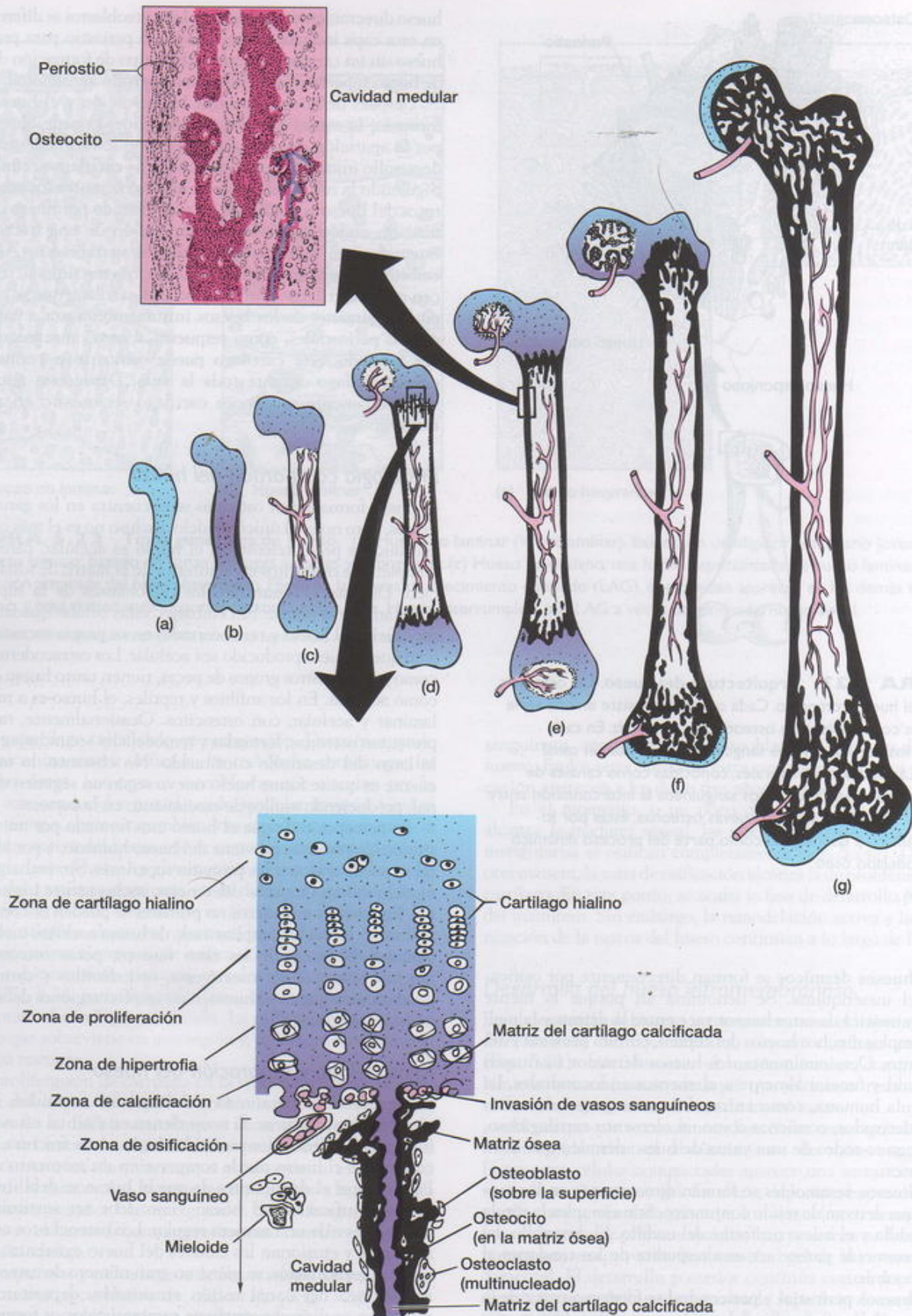
El hueso formado por osteonas se encuentra en los ganatostomados, pero no es el único modelo; incluso no es el más común. En muchos peces teleósteos, el hueso es acelular, carece por completo de osteocitos en el interior de la matriz de fosfato cálcico. Durante el desarrollo, los osteoblastos de la superficie secretan nueva matriz. Sin embargo, estas células quedan en la superficie del hueso y no encerradas en su propia secreción; de aquí que el hueso producido sea acelular. Los ostracodermos, así como también otros grupos de peces, tienen tanto hueso celular como acelular. En los anfibios y reptiles, el hueso es a menudo laminar y acelular, con osteocitos. Ocasionalmente, también presentan osteonas, formadas y remodeladas secundariamente a lo largo del desarrollo continuado. No obstante, lo más frecuente es que se forme hueso nuevo según un régimen estacional, produciendo anillos de crecimiento en la corteza.

La percepción de que el hueso está formado por un amplio sistema de osteonas proviene del hueso humano, y por lo general se puede aplicar a los primates superiores. Sin embargo, este modelo muestra muchas diferencias, incluso entre los mamíferos. En muchos mamíferos no primates se pueden encontrar en un mismo individuo amplias áreas de hueso acelular, incluso no vascular. El hueso de las ratas muestra pocas osteonas. En muchos marsupiales, insectívoros, artiodáctilos y carnívoros, puede ocurrir que en el hueso, o en amplias regiones del mismo, no haya osteonas.

### Remodelado y reparación del hueso

En la matriz mineralizada del hueso se acumulan con el tiempo microfroturas. Si no se tienen en cuenta, estas microfroturas pueden fusionarse y dar lugar a una fractura mayor, con lo que el hueso puede romperse en un momento crítico. Para reparar el daño, antes de que el hueso se debilite de un modo significativo, el hueso viejo debe ser sustituido por hueso nuevo de una manera regular. Los osteoclastos avanzan asociados y erosionan los canales del hueso existente. En pos de estos osteoclastos, se reúne un gran número de osteoblastos en la línea del canal recién erosionado, depositan hueso nuevo en anillos concéntricos característicos, y forman una nueva osteona, que a menudo sobremonta las laminillas de las viejas (Fig. 5.26).





**FIGURA 5.24** Etapas en el crecimiento del hueso endocondral. (a) Molde de cartilago hialino. (b) Aparición de un collar óseo. (c) Calcificación del cartilago en la diáfisis seguida de la invasión de vasos sanguíneos. (d) Principio de osificación. (d,e,f) Aparición de centros secundarios de osificación (epifisis). (g) En la madurez desaparece el centro de crecimiento (metáfisis). El recuadro de arriba representa una porción de la pared de la diáfisis en la que aparece, bajo el periostio, el hueso pericondral. El recuadro inferior corresponde a una sección a través de la metáfisis; en ella se muestra la proliferación sucesiva de cartilago nuevo, calcificación y reemplazo por la línea de avance de osificación.



El hueso se encuentra sólo en los vertebrados. No se sabe por qué su debut evolutivo tiene lugar en éste y no en otro grupo animal. Una de las teorías existentes sostiene que el hueso surge primero como una forma de reserva de calcio o fosfato, y no como un tejido de soporte. Puesto que las sales de calcio y fosfato y otros minerales están en mayor concentración en el agua de mar que en los tejidos de los animales marinos, tienden a invadir el cuerpo de un animal, buscando el equilibrio. El exceso de sales y minerales puede ser excretado por el riñón o depositado fuera de esta vía, quizás en la piel. Los iones calcio y fosfato participan ventajosamente en las vías metabólicas celulares, así que si se almacenan en lugar de excretarse, podrían ser fácilmente accesibles durante los momentos de aumento de la demanda metabólica. Si se localizaban grandes reservas de calcio y fosfato en la superficie, formarían también una superficie dura que protegería a los vertebrados del asalto físico de los depredadores. Este papel protector secundario podría favorecer el desarrollo de la armadura ósea, más extensa, característica de los peces primitivos. La

aparición de un esqueleto óseo interno llegaría más tarde, sometido a selección, para mejorar el soporte mecánico.

Tan plausible como esta hipótesis puede resultar, no lo es para la particular forma de adquisición del calcio del hueso, de vertebrados. La fracción inorgánica, dura, del hueso de los vertebrados es fosfato cálcico en forma de cristales de hidroxiapatito, en lugar de carbonato cálcico en la forma cristalina de calcita o aragonito que caracteriza a la mayoría de los esqueletos de los invertebrados. Quizás, como se ha sugerido recientemente, el calcio del hueso de los vertebrados es más estable bajo condiciones de estrés fisiológico asociado con un modo de vida activo. En contraste con la mayoría de los invertebrados, los vertebrados muestran un antiguo e inusual modo de vida caracterizado por intensos estallidos de actividad, que conducen a la formación de ácido láctico, seguido por marcadas fluctuaciones del pH de la sangre acompañada por prolongada acidosis (más ácido) antes de restablecer los niveles de pH. En condiciones de acidosis, el carbonato cálcico de los invertebrados literalmente tiende a disolverse, mientras que el fosfato cálcico

de los vertebrados es más estable. Un esqueleto que tiende a disolverse después de una intensa actividad, obviamente, podría debilitarse. Esto también conduciría a un exceso de calcio en la sangre circulante, añadiendo quizás complicaciones al metabolismo normal de los órganos internos.

Así, un esqueleto formado por calcio podría producir cierta protección mecánica, pero, en particular, uno de fosfato cálcico (pero no de carbonato cálcico) podría hacer más estable la matriz del hueso. Esto también reduciría las desventajas fisiológicas de la disolución del hueso, que por otra parte se podría crear en un animal que depende de estallidos de actividad. Esta hipótesis para la evolución del hueso de los vertebrados encaja bien con aquellas que suponen a los vertebrados primitivos o prevertebrados como animales que abandonaron el tipo de vida sedentaria de sus antecesores a favor de una más activa (ver también Ruben y Bennett, 1987).

#### Evolución temprana de los vertebrados (p. 71)

Este proceso de reparación ósea no sólo constituye una parte importante del mantenimiento preventivo, sino también un proceso de remodelado continuo, por el que el hueso se adapta a nuevas demandas funcionales durante toda la vida del individuo. Sin embargo, a pesar del mantenimiento preventivo, un giro o un golpe inesperado puede romper el hueso.

Una rotura inicia un proceso de reparación en cuatro etapas. Primero, se forma un coágulo de sangre entre los extremos rotos del hueso (Fig. 5.27a). La contracción del músculo liso y la coagulación normal sellan los extremos rotos de los vasos sanguíneos que circulan por el hueso. Segundo, entre los extremos de la rotura se forma un callo, cuyo desarrollo se debe principalmente a la actividad de las células del interior del periostio (Fig. 5.27b). El callo se compone de cartílago hialino y de fibrocartílago, a menudo con restos del coágulo sanguíneo. Al mismo tiempo también aparecen unas pocas espículas óseas nuevas. Tercero, el callo cartilaginoso es reemplazado por hueso, principalmente mediante un proceso que recuerda a la formación de hueso endocondral. El cartílago se calcifica, los condrocitos mueren, el tejido vascular invade la zona, llegan los osteoblastos y osteoclastos, y aparece la matriz ósea (Fig. 5.27c). Una vez que el cartílago es sustituido, los dos extremos del hueso roto se unen mediante espículas irregulares de hueso (Fig. 5.27d). Finalmente, los osteoclastos y osteoblastos participan en la remodelación de esta reparación rugosa para terminar el proceso de reparación que puede continuar durante meses. Si la rotura original fue grave, el área a

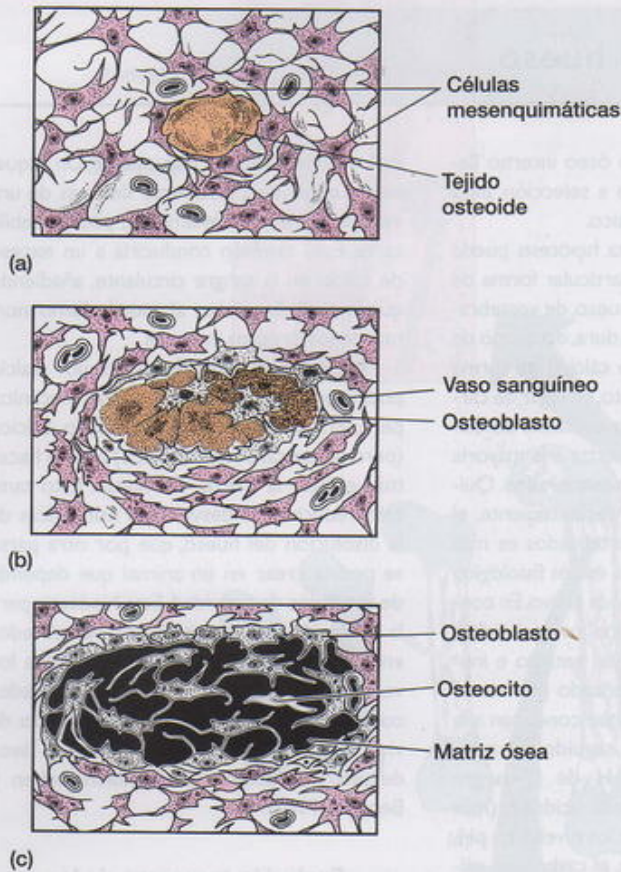
reparar puede quedar rugosa e irregular durante muchos años (Fig. 5.27e).

En 1843 el Dr. David Livingstone (el de «Dr. Livingstone, supongo»), el famoso escocés que exploró África al principio del siglo XIX, fue herido por un león. Presentaba una fractura grave en su brazo, pero sobrevivió para continuar una prolongada campaña misionera. Tras su muerte, 30 años después, sus restos se devolvieron a Inglaterra y se identificaron positivamente, en parte, por el callo de fractura todavía evidente.

#### Articulaciones

Las **uniones** o **articulaciones** se forman donde hacen contacto los distintos huesos o cartílagos. Las articulaciones pueden definirse según su función, dependiendo de que sean móviles o no. Si una articulación permite movimientos considerables se dice que es una **articulación sinovial** o **diartrosis**. Si la articulación es restrictiva, o no permite movimientos relativos entre los elementos articulados se denomina **sinartrosis**. Las articulaciones también se pueden definir por su estructura, dependiendo del tipo de tejido conjuntivo que las una. La articulación sinovial (diartrosis) se caracteriza por presentar una **cápsula sinovial** (o **articulación**) cuyas paredes están formadas por tejido conjuntivo fibroso denso, limitado por una **membrana sinovial** que secreta en el espacio restringido un líquido lubricante, el **líquido sinovial**; los extremos de con-



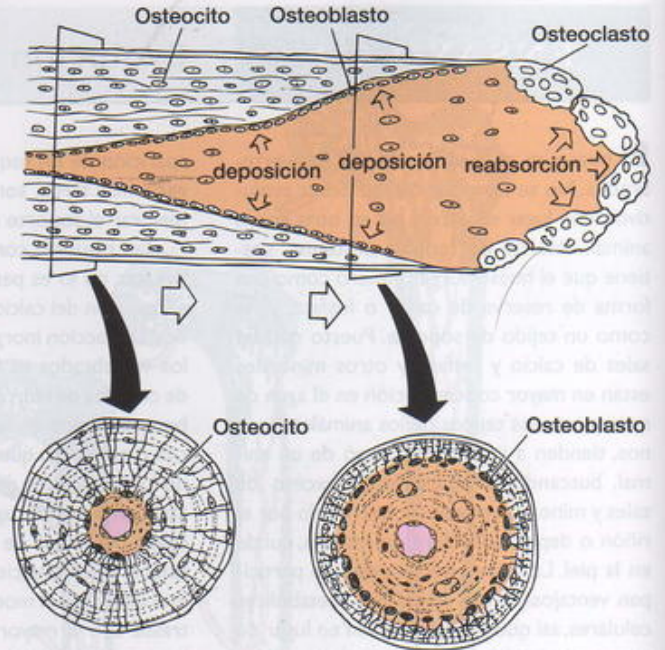


**FIGURA 5.25 Formación de hueso intramembranoso.** (a) Las células mesenquimáticas convergen y forman el tejido osteoide, un precursor de la matriz ósea. (b) Invasión de vasos sanguíneos, aparecen los osteoblastos, y el tejido osteoide inicial se enriquece con calcio, formando la matriz del hueso inmaduro. (c) Más tarde se forma una matriz más densa, y las células que hay en ella se denominan osteocitos. Los de la superficie todavía forman matriz ósea y se denominan osteoblastos.

Según Krstić.

tacto de los huesos están cubiertos con **cartílago articular**. La sinartrosis carece de estructuras sinoviales (cápsula, membrana, líquido) y es estructuralmente distinta a la diartrosis. Si en la sinartrosis la conexión entre los elementos es de tipo óseo, se dice que es una **sinostosis**; si la unión es de cartílago, **sincondrosis**, y si es de tejido conjuntivo fibroso, **sindesmosis**. Cuando una sinostosis representa la fusión de huesos que anteriormente estaban separados, la unión firme se considera como **anquilosada**. La mayoría de las sincondrosis, especialmente si se forman en la línea media, se denominan **sínfisis**. Podrían ser ejemplos las sínfisis mandibular y púbica. La mayoría de las **suturas** son sindesmosis.

Este doble criterio para definir las articulaciones —el uno funcional, el otro estructural— se basa ampliamente en las articulaciones de los mamíferos. Aunque estos términos se aplican generalmente a otros vertebrados, existen excepciones. La «sínfisis mandibular» de las serpientes permite movimientos relativos considerables de las divisiones de la mandíbula, y pue-



**FIGURA 5.26 Formación de una osteona nueva.** Un frente de osteoclastos avanza eliminando las células óseas por erosión a través de la matriz ósea existente para abrir un canal. Los osteoblastos aparecen a lo largo del perímetro del canal e inmediatamente comienzan a formar anillos concéntricos de matriz nueva organizada alrededor de un vaso sanguíneo central (abajo). Cuando estos osteoblastos quedan rodeados por la matriz, se transforman en osteocitos.

Según Lanyon y Rubin.

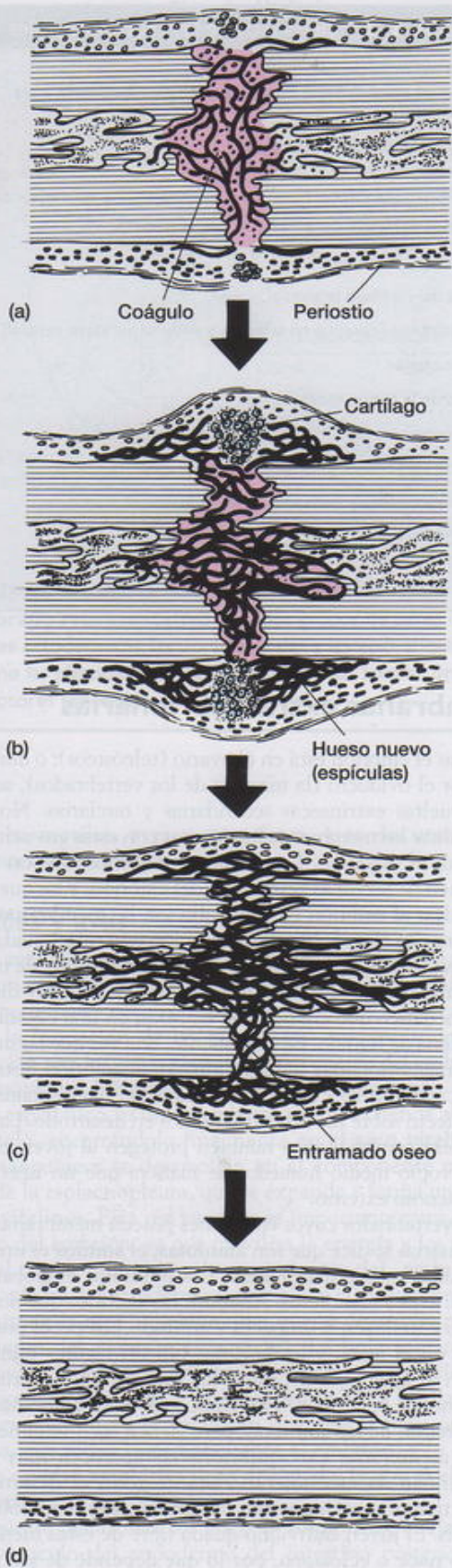
den carecer de cartílago. La sindesmosis entre elementos craneales laterales introduce un considerable grado de libertad, no restricciones; las superficies de articulación móviles pueden estar cubiertas por cartílagos articulares, pero carecer de cápsula sinovial completa. Algunos huesos craneales de las aves forman sindesmosis. No obstante, los huesos articulados pueden ser más finos, de modo que permiten una importante flexión a través de la articulación como parte del sistema de cinésis craneal del ave. Esta variación supone que no siempre puede predecirse la función de la articulación (movilidad) teniendo en cuenta sólo la estructura articular (tipo de tejido conjuntivo), o viceversa.

### Crestas neurales y placodas ectodérmicas

Las células de las crestas neurales, placodas ectodérmicas y sus muchos derivados, se conocen desde el siglo XIX; pero su extraordinario significado en la evolución de los vertebrados sólo ha recibido la atención merecida recientemente. Estas células y placodas son estructuras embrionarias exclusivas de los vertebrados, ya que no se encuentran en ningún otro grupo del reino animal, ni siquiera en los otros cordados no vertebrados.

En una fase temprana del desarrollo embrionario, son desechados amplios grupos de células de las crestas neurales. Antes de que se complete el cierre de los pliegues neurales, las células de las crestas neurales se desprenden del epitelio superficial, y se juntan temporalmente para formar distintos cordones sobre el





**FIGURA 5.27 Reparación de un hueso roto.**

(a) Cuando ocurre una fractura, inicialmente se forma un callo de sangre coagulada y restos entre los extremos del hueso roto (b), pero más tarde es sustituido por cartilago, que se calcifica, los vasos sanguíneos lo invaden, aparecen osteoblastos y osteoclastos, y se deposita una nueva matriz ósea. (c) Las espículas óseas entrelazadas mantienen juntos los extremos rotos de la fractura, y por un proceso de remodelado (d) se sustituye la región rota del hueso. (e) Una fractura curada. La mayoría de las roturas óseas se curan y el hueso vuelve a su forma prácticamente normal después del periodo de remodelado, aunque no siempre. Si la rotura es grave, y se hace un mal realineamiento, entonces la reparación puede ser imperfecta. Este húmero del Dr. David Livingstone muestra el lugar de la fractura sobrevenida durante el ataque de un león 30 años antes.

(a-d) Según Krstić, Ham; (e) según Halstøed y Middleton.



tubo neural en formación. Desde aquí migran por rutas definidas hacia lugares permanentes en el embrión, donde se diferencian en toda una variedad de estructuras, incluyendo los ganglios espinales y nervios craneales, las células de Schwann que forman la vaina aislante alrededor de los nervios periféricos, las células cromafines de la médula adrenal, las células pigmentarias del cuerpo (excepto en la retina y sistema nervioso), y varios tipos de células productoras de hormonas ampliamente dispersas. Las células de las crestas neurales de la cabeza dan lugar a la mayor parte del cartílago y hueso de la mandíbula inferior, así como del tejido conjuntivo de los músculos voluntarios. Los **odontoblastos** de la médula de los dientes, que secretan la capa interna de dentina, también provienen de células de las crestas neurales. Los derivados de estas células se resumen en la Tabla 5.2.

Las **placodas ectodérmicas** son anatómicamente diferentes de las células de las crestas neurales, aunque ambas pueden originarse por interacciones comunes del desarrollo. En los teleosteos, las placodas nasal y ótica se comportan como la quilla neural; forman unos salientes sólidos que luego secundariamente se ahuecan. En otros vertebrados, las placodas son espesamientos de la superficie del ectodermo que se hunden para formar receptores sensoriales específicos (Fig. 5.28). Las fibras sensoriales de los nervios espinales que salen a lo largo de la médula espinal, provienen embriológicamente de células de las crestas neurales. En el embrión, los nervios craneales que salen del cerebro provienen de las células de las crestas neurales y de las placodas ectodérmicas. En los peces y anfibios, las placodas que dan lugar a los nervios craneales se localizan en la cabeza y forman dos filas: la superior de **placodas dorsolaterales**, y la fila inferior de **placodas epibranchiales** que queda secuencialmente justo encima de las hendiduras branquiales (Fig. 5.28). Algunas células de las placodas dorsolaterales contribuyen también a la formación de otros sistemas sensoriales. Migran a sus lugares definitivos, sobre la cabeza y a lo largo del cuerpo, donde se diferencian en células receptoras, y se asocian a los nervios sensoriales del sistema sensorial de la línea lateral. La **placoda ótica** es un tipo especialmente característico de la serie de placodas dorsolaterales; desde la superficie se hunde como una unidad para formar el aparato vestibular, relacionado con el equilibrio y el oído.

#### Nervios craneales y espinales (Cap. 16); órganos sensoriales derivados de placodas (Cap. 17)

El par de **placodas olfativas** se forma en el extremo de la cabeza y se diferencia en receptores sensoriales del olfato, que crecen y se conectan con el cerebro. Entre las placodas olfativas, y quizá mostrando un origen filogenético común, hay una **placoda adenohipofisaria** impar; se trata de una evaginación medial del ectodermo que se dilata para formar la bolsa hipofisaria (bolsa de Rathke), contribuyendo la adenohipofisis a la formación de la pituitaria. El par de **placodas óticas** se forman lateralmente para dar lugar al cristalino del ojo. Las placodas pueden interactuar con la cresta neural, pero no derivan de ella. Todas las placodas de los vertebrados, excepto la placoda óptica, se diferencian en nervios sensoriales. En la Tabla 5.3 se resumen los derivados de las placodas ectodérmicas.

El cuerpo de los vertebrados, especialmente la cabeza, es en gran medida una colección de estructuras que se originan a partir de las crestas neurales o de las placodas. Aunque integradas armoniosamente en el adulto, estos derivados únicos distinguen a los vertebrados de los otros cordados.

**TABLA 5.2** Derivados de las crestas neurales

Sistema nervioso periférico <i>Incluye las raíces dorsales (espinales) y ganglios autónomos y sus neuronas postganglionares.</i>
Células productoras de hormonas <i>Células cromafines de la médula adrenal Células de calcitonina</i>
Células de Schwann
Partes de las meninges
Células del cartilago branquial
Cromatóforos (excepto en la retina y sistema nervioso central)
Odontoblastos
Dermis de la región facial
Vasorreceptores
Cápsulas sensoriales y partes del neurocráneo
Armadura cefálica y derivados (implicados)
Corazón <i>Tejido conjuntivo Músculo liso de los septos de salida</i>

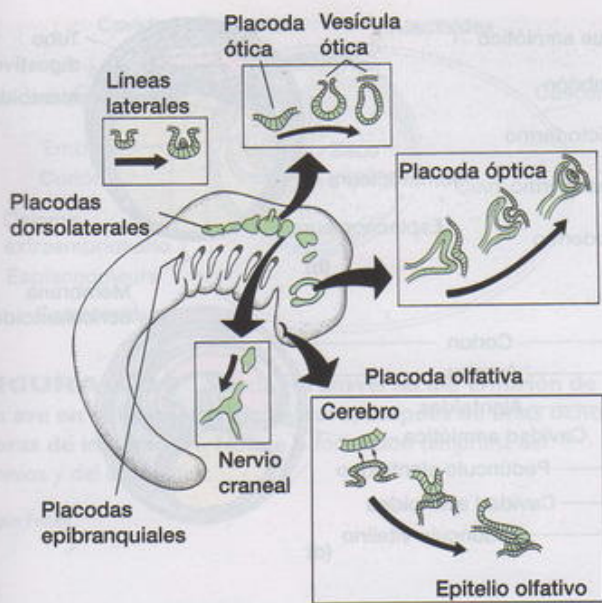
## Membranas extraembrionarias

Mientras el embrión está en el ovario (teleosteos), o durante su paso por el oviducto (la mayoría de los vertebrados), adquiere las envueltas extrínsecas secundarias y terciarias. No deben confundirse las membranas intrínsecas con estas envueltas añadidas por el oviducto. Las membranas intrínsecas son las que provienen de las capas germinales del embrión, y las que crecen para rodear al embrión en desarrollo son las **membranas extraembrionarias** (Fig. 5.29a-d). Su función está relacionada con la eliminación de los productos de desecho, transporte de nutrientes e intercambio de gases respiratorios. Crean un diminuto medio acuático que envuelve al embrión en una cápsula autónoma llena de líquido. Efectivamente, una vez que las membranas extraembrionarias se han formado, el embrión flota en un medio casi sin peso y en el que la gravedad tiene solamente un ligero efecto sobre sus delicados tejidos en desarrollo. Las membranas extraembrionarias también protegen al joven embrión en su propio medio húmedo, de manera que no necesita un medio acuoso externo.

Los vertebrados cuyos embriones poseen membranas extraembrionarias se dice que son **amniotas**; el **amnios** es una de las membranas extraembrionarias. Los amniotas engloban a los reptiles, aves y mamíferos. **Anamniotas** significa que no tienen amnios, e incluyen a los peces y anfibios. Los peces ponen sus huevos en el agua, y los anfibios buscan lugares húmedos o vuelven al agua para depositar los huevos. La mayoría de los embriones de peces y anfibios carecen de las membranas extraembrionarias de los amniotas, pero tienen saco vitelino.

Las membranas extraembrionarias aparecen muy pronto y continúan su crecimiento durante todo el desarrollo, al mismo tiempo que aumentan las necesidades metabólicas del embrión. El joven individuo queda libre de estas membranas cuando nace o eclosiona, por lo que depende de sus propios órganos internos para satisfacer sus necesidades nutritivas (tracto digestivo) y respiratorias (pulmones). En la Tabla 5.4 se resumen las cuatro membranas extraembrionarias y sus orí-





**FIGURA 5.28** Placodas ectodérmicas en un vertebrado representativo. Hay dos grupos de pares de placodas ectodérmicas, las dorsolaterales y las epibránquiales, así como las placodas olfativas y ópticas. Todas forman órganos o receptores sensoriales.

genes en reptiles, aves y mamíferos, y se discuten en las siguientes subsecciones.

### Reptiles y aves

En las aves, y por lo general en reptiles, las membranas extraembrionarias se forman bastante después de que se definan las capas germinales básicas. Las capas germinales que contribuyen a la formación de las membranas extraembrionarias se continúan con las capas germinales del cuerpo del embrión. La esplanopleura bilaminar, formada por endodermo y mesodermo esplácnico, es una membrana que se extiende alrededor del vitelo, encerrándolo finalmente en el **saco vitelino**. Los vasos sanguíneos se desarrollan en el componente mesodérmico de la esplanopleura, que se expande y forma una red de **vasos vitelinos**. Esta red vascular es importante para el crecimiento del embrión, ya que moviliza la energía y los nutrientes del vitelo durante el crecimiento del embrión. La somatopleura del ectodermo superficial y el mesodermo somático forman la otra hoja bilaminar que se desarrolla por fuera del cuerpo del embrión (Fig. 5.30). La hoja somatopleural crece sobre el embrión y forma los **pliegues amnióticos**, que posteriormente se unen y fusionan en la línea media. De los pliegues amnióticos se producen dos membranas: una es el amnios, que rodea inmediatamente al embrión, y lo encierra en una **cavidad amniótica** llena de líquido; la otra es el **corion**, más periférico (Fig. 5.29c).

Según se desarrollan los pliegues amnióticos, el **alantoides**, un divertículo del endodermo del intestino posterior, crece hacia fuera, llevando el mesodermo esplácnico con él. El endodermo y mesodermo esplácnico del alantoides continúan su expansión, y se deslizan entre el amnios y el corion; y entre el

**TABLA 5.3** Placodas y sus derivados

Placoda	Derivado
Dorsolateral	
Línea lateral	Mecanorreceptores de la línea lateral y electroreceptores
Ótica	Aparato vestibular
Nervio craneal	Ganglios nerviosos sensoriales
Epibránquial	
Nervio craneal	Ganglios nerviosos sensoriales, VII, IX, X
Olfativa	Epitelio sensorial
Óptica	Cristalino del ojo

saco vitelino y el corion. Finalmente, el alantoides externo y el corion se fusionan para formar una membrana compuesta, la **membrana corioalantoidea** (Fig. 5.29c,d). El mesodermo, encerrado entre estas membranas, forma una red extensa de **vasos alantoideos** implicados en el intercambio respiratorio a través de la cáscara porosa. La **cavidad alantoidea** rodeada por el alantoides se convierte en un depósito para los desechos de la excreción del embrión.

### Mamíferos

En los mamíferos aparecen estructuras homólogas de las cuatro membranas extraembrionarias de reptiles y aves: amnios, corion, saco vitelino y alantoides. En monotremas, las membranas extraembrionarias se forman de la misma forma que en reptiles y aves (Tabla 5.4). En marsupiales y algunos euterios, como los perros y los cerdos, el amnios se forma de los pliegues amnióticos en la somatopleura como sucede en reptiles, aves y monotremas. En otros euterios, como el hombre, aparecen espacios llenos de líquido dentro de una masa de células internas antes de que se formen las capas germinales. Estos espacios se unen para dar lugar a la cavidad amniótica inicial.

En los mamíferos terios, marsupiales y euterios existe una estructura homóloga al saco vitelino, pero no contiene plaquetas vitelinas. El disco embrionario está suspendido entre la cavidad amniótica y el saco vitelino. Como en otros amniotas, el alantoides comienza como una prolongación del intestino posterior que se expande hacia fuera, quedando revestido, cuando crece, por una capa de mesodermo. El corion de los mamíferos euterios es bilaminar, como en los reptiles y las aves, pero se forma a partir del trofoblasto y de la capa mesodérmica adyacente. El alantoides en expansión se pone en contacto y fusiona con la pared interna del corion, dando lugar a la membrana corioalantoidea. Los vasos alantoideos o **vasos umbilicales**, como se llaman en mamíferos, se desarrollan en el mesodermo interno de la membrana corioalantoidea. Estos vasos funcionan en el intercambio respiratorio y alimenticio con el útero de la madre.

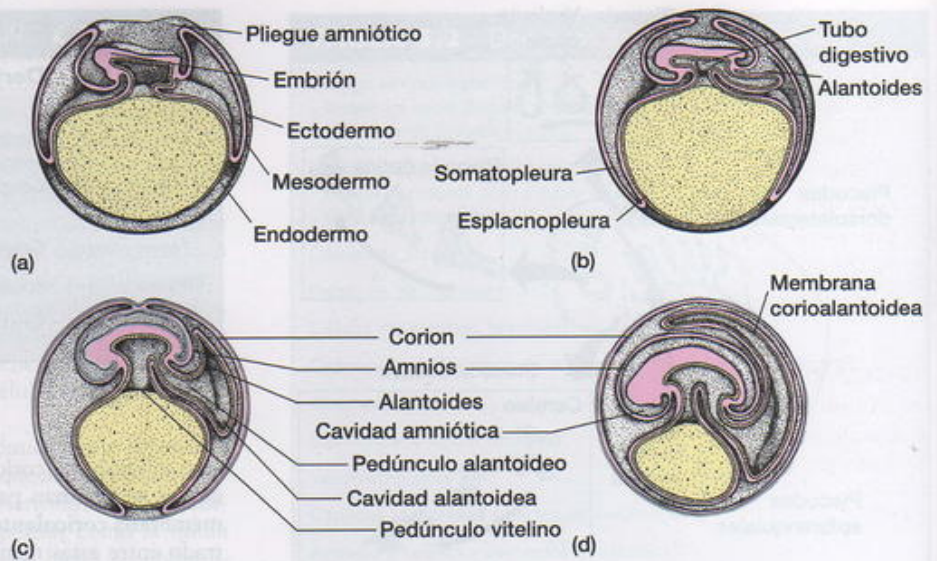
### Placenta de los euterios

La **placenta** es una estructura compuesta formada en parte por los tejidos del feto y, en parte, por los tejidos de la madre en la que ambos establecen un contacto vascular íntimo (Fig. 5.31). En los mamíferos euterios, la placenta está formada por dos membranas extraembrionarias separadas o juntas, según las especies. Una membrana es la membrana corioalantoidea. La placenta corioalantoidea es, frecuentemente, denominada



**FIGURA 5.29** Formación de las membranas extraembrionarias en un ave (secciones sagitales). La somatopleura crece por encima (a), y forma los pliegues amnióticos, que se unen (b) y fusionan (c) encima del embrión para formar el corion y el amnios. El alantoides se extiende y se asocia con el corion para formar la membrana corioalantoidea (d). Se forma un amplio plexo vascular en el mesodermo, y sirve como lugar de intercambio respiratorio de los gases que pasan a través de la cáscara porosa (no mostrada).

Según Arey.



**TABLA 5.4** Fuentes de las cuatro membranas extraembrionarias en la mayoría de los reptiles, aves y mamíferos

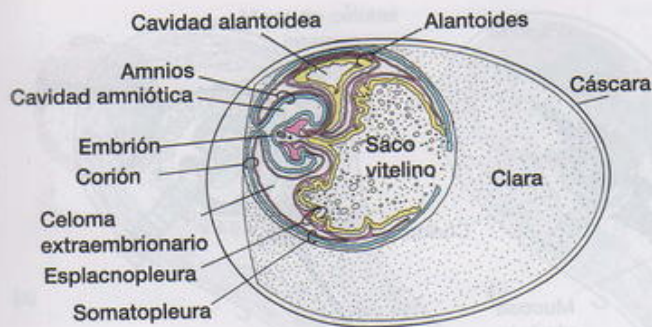
Grupo vertebrado	MEMBRANA EXTRAEMBRIÓNARIA				Membrana respiratoria
	Amnios	Corion	Alantoides	Saco vitelino	
FUENTES DE LA CAPA GERMINAL					
Aves	Ectodermo, mesodermo somático	Ectodermo, mesodermo somático	Endodermo, mesodermo espláncnico	Endodermo, mesodermo espláncnico	Corion, alantoides
Reptiles	Ectodermo, mesodermo somático	Ectodermo, mesodermo somático	Endodermo, mesodermo espláncnico	Endodermo, mesodermo espláncnico	Corion, alantoides
Monotremas	Ectodermo, mesodermo somático	Ectodermo, mesodermo somático	Endodermo, mesodermo espláncnico	Endodermo, mesodermo espláncnico	Corion, alantoides
Marsupiales	Ectodermo, mesodermo somático	Ectodermo, mesodermo somático	Endodermo, mesodermo espláncnico	Endodermo, mesodermo espláncnico	Corion, esplacnopleura
Mamíferos euterios	Ectodermo (trofoblasto), mesodermo somático	Ectodermo (trofoblasto), mesodermo somático	Endodermo, mesodermo espláncnico	Endodermo, mesodermo espláncnico	Corion, alantoides

placenta alantoidea porque los vasos sanguíneos del feto son proporcionados por el alantoides. La otra estructura extraembrionaria es el saco vitelino, que proporciona los vasos sanguíneos en la llamada **placenta vitelina**. El saco vitelino expandido hace contacto con el corion para formar la membrana coriovitelina doble que invade las paredes uterinas para formar la placenta. Parte de la membrana coriovitelina puede ser vascular, y otra parte avascular, formando respectivamente placenta vitelina vascular y avascular. En algunos euterios, como en los perros, la placenta vitelina es transitoria, mientras que en otros como los mapaches y los ratones, permanece funcional hasta el nacimiento. En la placenta la sangre de la madre no pasa al feto. Al contrario, la placenta contiene lechos de capilares en estrecha relación tanto del feto como de la madre, no en unión directa, pero permite el paso de nutrientes y oxígeno de la madre al feto, y de desechos nitrogenados y dióxido de carbono del feto a la madre.

Los mamíferos euterios se llaman también **mamíferos placentarios**, ya que la reproducción de los euterios se caracteriza por la presencia de una placenta, que en los mamíferos euterios comienza a formarse cuando el blastocisto contacta con la pared del útero. En los seres humanos la implantación del blastocisto supone su implantación en la pared uterina, unos seis días después de la ovulación (Fig. 5.32a-d). En algunas especies, la implantación se pospone durante semanas o meses, ya que el desarrollo posterior del blastocisto se detiene temporalmente. Este aplazamiento, denominado **retardo de implantación**, alarga el tiempo de gestación para evitar un nacimiento inoportuno, mientras la hembra alimenta la cría de la camada anterior, o porque las fuentes de recursos son escasas. Tejones, osos, focas, algunos ciervos y camellos, tienen implantación retardada.

Con la implantación, proliferan las células del trofoblasto para formar dos capas diferentes. Las células de la capa





**FIGURA 5.30** Sección transversal del embrión de un ave en el interior de la cáscara, después de unas ocho horas de incubación. Nótese la formación temprana del amnios y del alantoides.

Según Patten.

externa del **sintrofoblasto** (**sincitiotrofoblasto**) pierden sus envueltas para formar un sincitio multinucleado. El sintrofoblasto ayuda al embrión a penetrar en la pared uterina, y establece una asociación con los vasos uterinos maternos. La segunda capa derivada del trofoblasto es el **citotrofoblasto**, cuyas células conservan su carácter de envuelta y contribuyen a la formación del mesodermo extraembrionario (Fig. 5.32c).

En resumen, la placenta está formada por tejidos del feto y maternos. Los vasos sanguíneos del feto se desarrollan en el sintrofoblasto, donde establecen una asociación estrecha con los vasos sanguíneos maternos. La placenta proporciona al feto funciones respiratorias y alimentarias. Las hormonas producidas por la placenta estimulan a otros órganos endocrinos de la madre, y ayudan a mantener la pared uterina con la que está asociado el embrión.

#### Circulación sanguínea placentaria (p. 485)

#### Otras placentas

Mucha gente se sorprende al saber que los marsupiales e incluso algunos peces, anfibios y reptiles, desarrollan placentas; de hecho, las aves constituyen la única clase de vertebrados cuyos miembros no la poseen. Como los mamíferos euterios, los marsupiales y los reptiles tienen placentas alantoideas y vitelinas. Uno de los tipos de placenta más extendidos entre los marsupiales es la vitelina, que proporciona el intercambio de nutrientes y gases entre el feto y los tejidos uterinos (Fig. 5.33d). En algunos marsupiales como el koala y el bandicut están presentes ambos tipos de placentas (Fig. 5.33c). La implantación en el bandicut es similar a la de los euterios (Fig. 5.33f) en la que el corion invade el útero llevando consigo lechos de capilares sanguíneos de la madre, en estrecha relación con los del feto.

La mayoría de los reptiles, como las aves, ponen huevos, pero muchos lagartos y serpientes paren a sus crías. Estos reptiles vivíparos tienen ambos tipos de placenta. En ciertos reptiles, como los lagartos *Mabuya* sudamericanos, la membrana corioalantoidea se interdigita con el epitelio uterino para formar la **placentoma** (Fig. 5.33b), que es una placenta corioalantoidea especializada para el intercambio de nutrientes y gases que queda por encima del embrión.

## Resumen del desarrollo embrionario temprano

El vitelo almacenado afecta al modelo de segmentación y gastrulación subsiguiente. Cuando en el óvulo se acumula vitelo en grandes cantidades, éste interfiere mecánicamente con la formación de los surcos mitóticos, y restringe la segmentación al área relativamente libre de vitelo en el polo animal. En casos extremos, como en los peces teleósteos, reptiles, aves y monotremas, la segmentación es discoidal, con el blastodisco limitado a un capuchón de células sobre el vitelo. La gastrulación subsiguiente implica una redistribución de las células superficiales, que se mueven a través del botón embrionario o línea primitiva. Tanto los botones embrionarios como las líneas primitivas funcionan, al igual que los blastoporos, como áreas organizadoras embrionarias. Ambos pueden ser estructuras homólogas a los blastoporos, pero aplanados por acomodarse a la gran cantidad de vitelo.

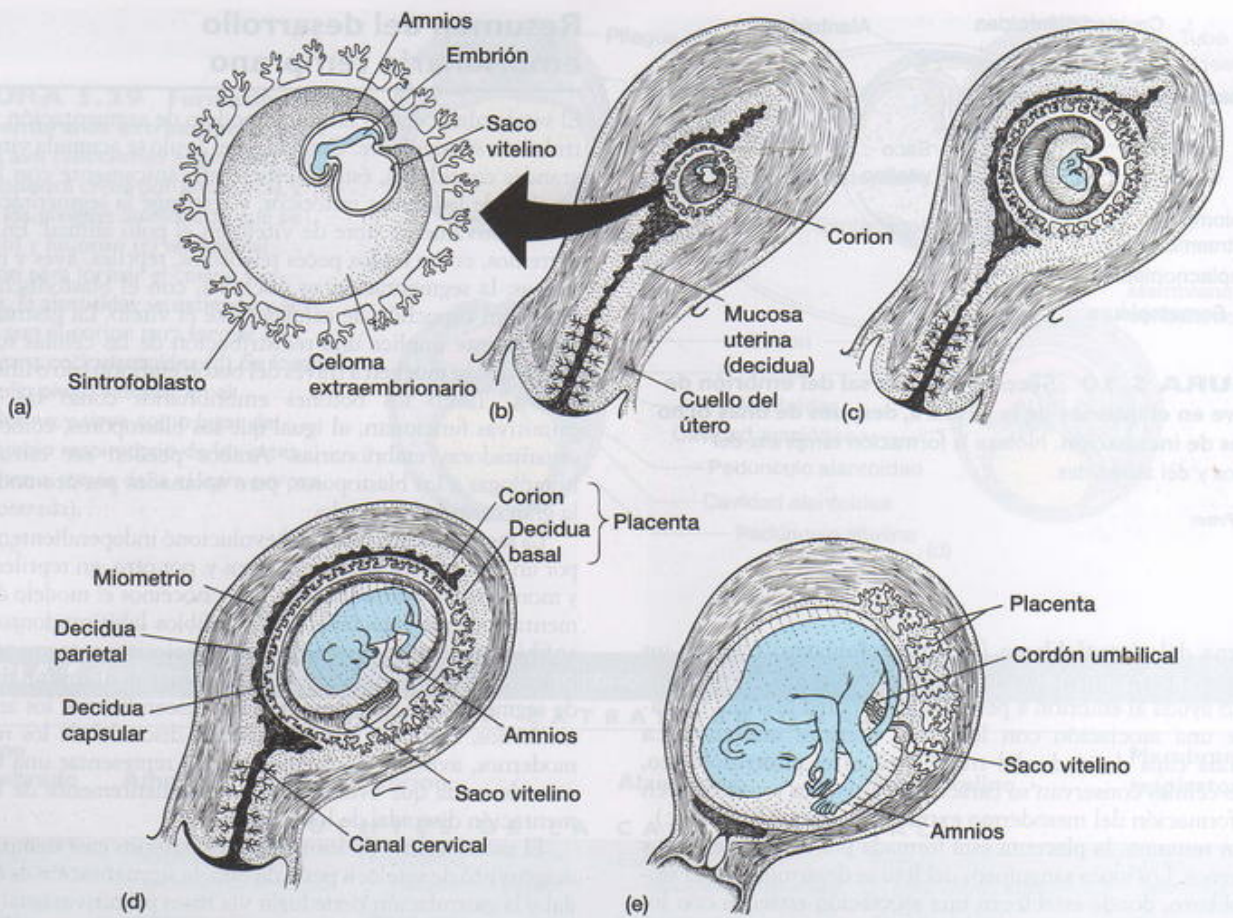
La segmentación discoidal evolucionó independientemente: por un lado, en los peces teleósteos y, por otro, en reptiles, aves y monotremas. Naturalmente, desconocemos el modelo de segmentación que caracterizó a los anfibios labirintodontos. Los anfibios modernos tienen huevos mesolecitos y segmentación holoblástica. Si los labirintodontos tuvieron el mismo modelo de segmentación que presentan sus descendientes, los anfibios modernos, entonces la segmentación discoidal de los reptiles modernos, aves y monotremas, podría representar una condición derivada que evolucionó independientemente de la segmentación discoidal de los teleósteos.

El saco vitelino de los mamíferos euterios casi siempre está desprovisto de vitelo; a pesar de ello, la segmentación es discoidal y la gastrulación tiene lugar vía línea primitiva, igual que si hubiera una gran cantidad de vitelo y las células tuvieran que moverse alrededor de tal obstáculo. De la misma manera, este proceso de segmentación representa la retención de los caracteres heredados de antecesores con huevos cargados de vitelo. Este modelo de desarrollo embrionario temprano sería difícil de explicar sin una referencia al origen filogenético de los mamíferos euterios.

La división de los vertebrados en amniotas y anamniotas, refleja la diferencia fundamental existente en el mecanismo de mantenimiento del embrión. En los reptiles, la aparición del amnios, junto con otras membranas extraembrionarias, representa una adaptación a un crecimiento importante de la vida terrestre que recibió las ventajas de muchas posibilidades nuevas. La mayoría de los reptiles, aves y monotremas tienen **huevos cleidoicos** o con cáscara. Una vez que evolucionó el huevo cleidoico, las hembras no tuvieron necesidad de desplazarse a lugares lejanos en búsqueda de agua para poner sus huevos a salvo. El huevo cleidoico es un pequeño mundo autónomo. El saco vitelino contiene los nutrientes para mantener al embrión en desarrollo, el alantoides sirve como un depósito interno en el que se pueden verter con seguridad, y lejos del cuerpo, los desechos nitrogenados, y en el amnios flota el embrión en una envuelta acuosa que impide la desecación y amortigua los choques mecánicos. Tanto el saco vitelino como el alantoides se vascularizan para contribuir a la función respiratoria.

En los mamíferos se puede observar una serie de cambios en el modelo de desarrollo embrionario. Cuando hay poco vitelo, el embrión aumenta recíprocamente su dependencia de los nutrientes en el oviducto y el útero. En los marsupiales los nutrientes se absorben directamente del huevo, aunque en





**FIGURA 5.31 El útero durante el embarazo.** (a-e) Se muestran estados sucesivos de desarrollo del embrión de un primate y sus membranas. La decidua es la limitante interna del útero y el miometrio la pared muscular externa. La parte de la decidua asociada con el corion fetal es la basal decidua. La placenta y el corion fetal forman la basal decidua materna y el corion fetal unidos. La decidua parietal y la decidua capsular componen el resto de la decidua. Una vez formada la placenta, el cordón umbilical lleva un par de arterias umbilicales, una vena umbilical impar, y el pedúnculo del saco vitelino unen la placenta al embrión. La cavidad amniótica continúa creciendo con el embrión hasta el final, a la vez que contiene líquido (la llamada bolsa de las aguas).

Según Patten y Carlson.

algunos de ellos se desarrolla una modesta placenta. Sin embargo, el desarrollo prolongado en el interior de la hembra crea problemas adicionales. A medida que el embrión crece aumentan las demandas respiratorias, y con ello, el aporte de oxígeno debe mejorar. En los mamíferos euterios se desarrolla una placenta completa para el intercambio de gases con la sangre materna, que soluciona este problema. Sin embargo surge otro problema potencial para el embrión, porque la placenta necesita mantenerse en estrecha relación con los tejidos maternos. Al menos la mitad del embrión es inmunológicamente extraño, ya que la mitad de sus proteínas se producen por aportación genética del macho; si la madre lo reconoce como extraño, su sistema inmunitario tratará de expulsar al embrión.

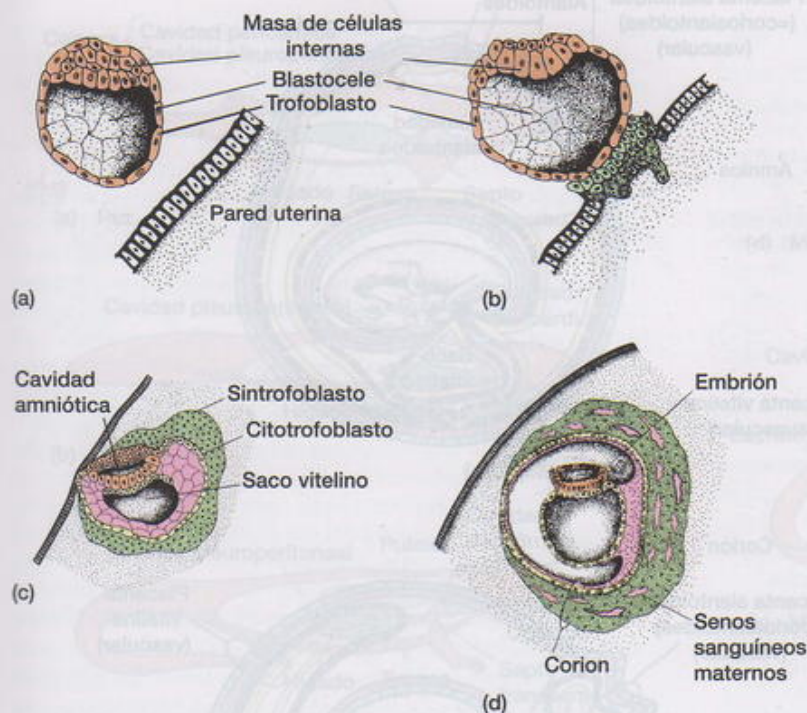
El embrión de los marsupiales pasa un tiempo relativamente breve en el útero, y su nacimiento tiene lugar en un estado temprano del desarrollo. Los canguros adultos pueden llegar a pesar 70 kg, pero el joven cuando nace pesa menos de 1 g. Un período corto de gestación permite, en parte, un posible rechazo inmunológico, lo que explica por qué el feto nace

prematuro. Además, el blastocisto marsupial está inicialmente protegido del reconocimiento inmunológico por una membrana inerte de la cubierta del huevo, de origen estrictamente materno, que es retenida durante la mayor parte del breve período de gestación. Se cree que la capa externa del trofoblasto de los mamíferos placentarios promueve la implantación, e impide la expulsión del embrión durante su prolongada gestación.

### Desarrollo del celoma y sus compartimientos

El celoma, formado en el interior del hipómero durante el desarrollo embrionario temprano, se divide más tarde. En los peces, anfibios y la mayoría de los reptiles, el celoma se subdivide en una cavidad pericárdica, que contiene el corazón, y una cavidad pleuropéritoneal que aloja la mayoría de las otras vísceras (Fig. 5.34a-c). El nombre de cavidad pleuropéritoneal, originada en los tetrápodos, se aplica también en los tiburones y





**FIGURA 5.32** Implantación de un embrión de mamífero (humano) en la pared uterina.

(a) A los cinco días, el blastocisto todavía no se ha fijado a la pared, pero nótese que la masa de células interna, el trofoblasto, y el blastocele están presentes y separados de la zona pelúcida. (b) Contacto inicial del blastocisto con la pared uterina. (c) Penetración profunda del blastocisto en la pared del útero. El trofoblasto da lugar al sintrofoblasto externo, que es un sincitio, y al citotrofoblasto interno. La cavidad amniótica se forma por cavitación en la masa de células internas. (d) Los senos sanguíneos de la circulación materna pasan por el sintrofoblasto para proporcionar al embrión soporte nutritivo e intercambio respiratorio.

Según McLaren en Austin y Short.

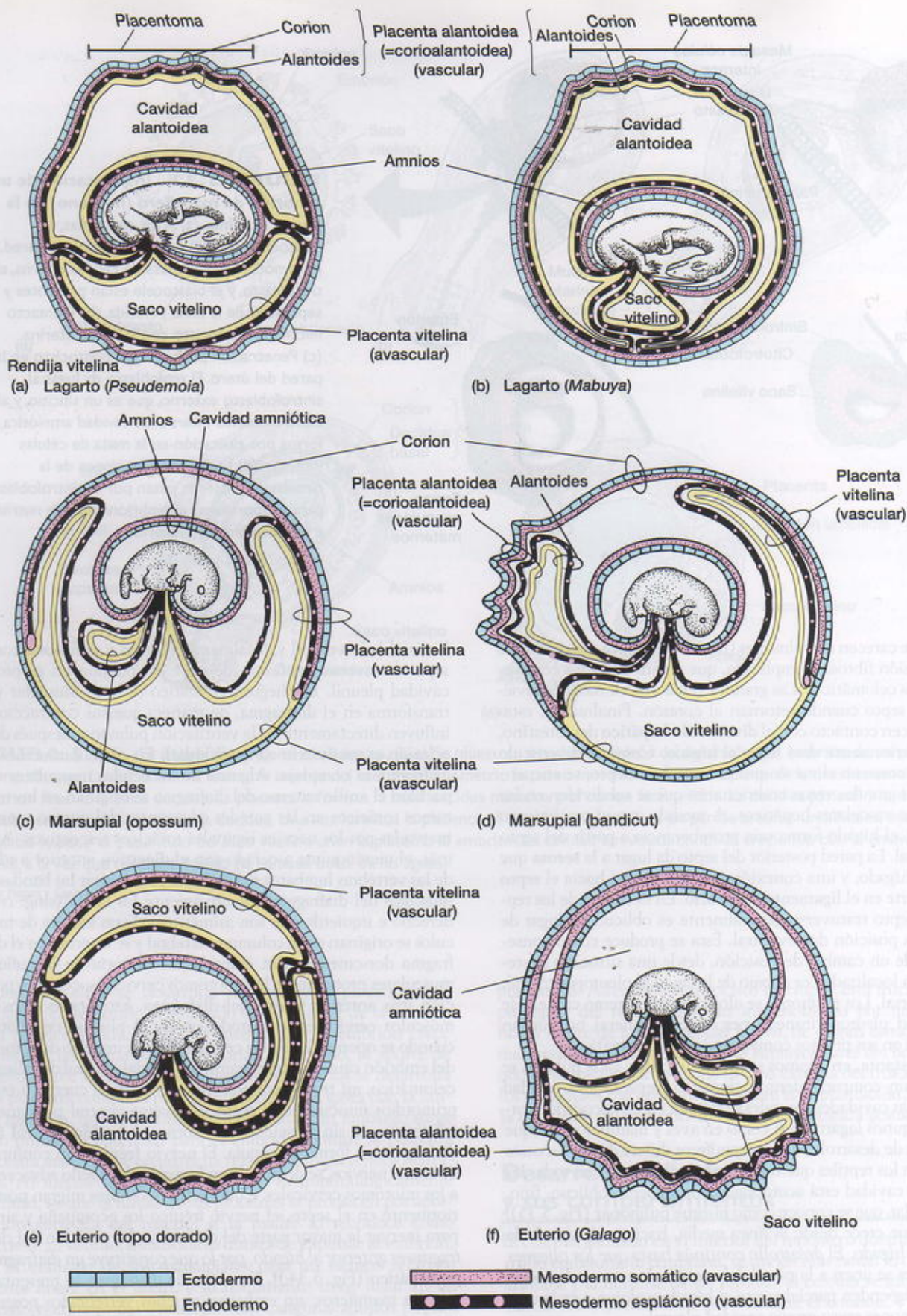
peces que carecen de pulmones (*pleuro-*). El **septo transverso** es una división fibrosa, complicada, que separa estos dos compartimientos celomáticos. Las grandes venas embrionarias atraviesan este septo cuando retornan al corazón. Finalmente, estas venas hacen contacto con el **divertículo hepático** del intestino, que posteriormente dará lugar al hígado. Como el divertículo hepático crece en el mesénquima central del septo, se encuentra a estas grandes venas embrionarias que se subdividen en los sinusoides vasculares hepáticos. A medida que el crecimiento continúa, el hígado forma una protuberancia a partir del septo transversal. La pared posterior del septo da lugar a la **serosa** que cubre el hígado, y una conexión que se estrecha hacia el septo se convierte en el **ligamento coronario**. En el cuerpo de los reptiles, el septo transverso generalmente es oblicuo en lugar de tener una posición dorsoventral. Ésta se produce como consecuencia de un cambio de posición, desde una situación posterior a otra localizada por debajo de la cavidad pleuroperitoneal, que es dorsal. Los pulmones se alojan en el extremo craneal de la cavidad pleuroperitoneal, pero por lo general no quedan separados en sus propios compartimientos celomáticos.

No obstante, en algunos grupos de reptiles, cada pulmón se aloja en un compartimiento celomático separado, la **cavidad pleural**. Las cavidades pleurales se forman en los cocodrilos, tortugas y algunos lagartos, así como en aves y mamíferos, aunque el modelo de desarrollo de los mamíferos difiere del de los otros grupos. En los reptiles que tienen cavidad pleural, y en todas las aves, esta cavidad está acordonada por un septo oblicuo, fino, no muscular, que se conoce como **pliegue pulmonar** (Fig. 5.35). Este pliegue crece desde la línea media, hacia, y dentro de la serosa del hígado. El desarrollo continúa hasta que los pliegues pulmonares se unen a la pared del cuerpo, de este modo, estos pliegues suspenden parcialmente al hígado y alojan a cada uno de los pulmones en su propia cavidad pleural.

En los mamíferos se forma un **pliegue celomático (membrana pleuroperitoneal)** en la pared dorsal del cuerpo, crece

hacia el lado ventral y, finalmente, alcanza y se fusiona con el septo transverso. La fusión deja a cada pulmón en su propia cavidad pleural. El pliegue celomático se hace muscular y se transforma en el **diafragma**, de manera que sus contracciones influyen directamente en la ventilación pulmonar después de la eclosión o nacimiento (Fig. 5.34d,e). La muscularización del diafragma es compleja. Algunas de las células musculares que pueblan el anillo externo del diafragma se originan en los miotomos torácicos en las paredes adyacentes del cuerpo y están inervadas por los nervios espinales torácicos respectivos. Además, el mesénquima asociado con el digestivo anterior a nivel de las vértebras lumbares se condensa para formar las bandas de músculos del diafragma, colectivamente los **crura** (sing. *crus*) derecho e izquierdo que son asimétricos. Estas bandas de músculos se originan en la columna vertebral y se insertan en el diafragma dorsomedial. Sin embargo, la mayoría de las células musculares proceden de los miotomos cervicales, con una posición más anterior y lejos del diafragma. Estos primordios de músculos cervicales se introducen en el pliegue celomático cuando se opone a la región cervical. El crecimiento diferencial del embrión causa un desplazamiento caudal gradual del pliegue celomático, así transporta posteriormente en el cuerpo a estos primordios musculares. El septo transverso ventral permanece relativamente sin muscularizar, y forma el **tendón central** del diafragma, en forma de cúpula. El **nervio frénico**, un conjunto de varios nervios, se desarrolla en la región del cuello adyacente a los miotomos cervicales. Como estos miotomos migran posteriormente en el septo, el nervio frénico los acompaña y sirve para inervar la mayor parte del diafragma. La posición del diafragma es anterior al hígado, por lo que constituye un **diafragma prehepático** (Fig. 5.34d). Este tipo de diafragma lo presentan sólo los mamíferos; sin embargo, muchos vertebrados poseen una hoja u hojas análogas formadas por músculo estriado con una posición posterior respecto al hígado. Estas hojas actúan en la ventilación pulmonar y se llaman **diafragmas poshepáticos**.

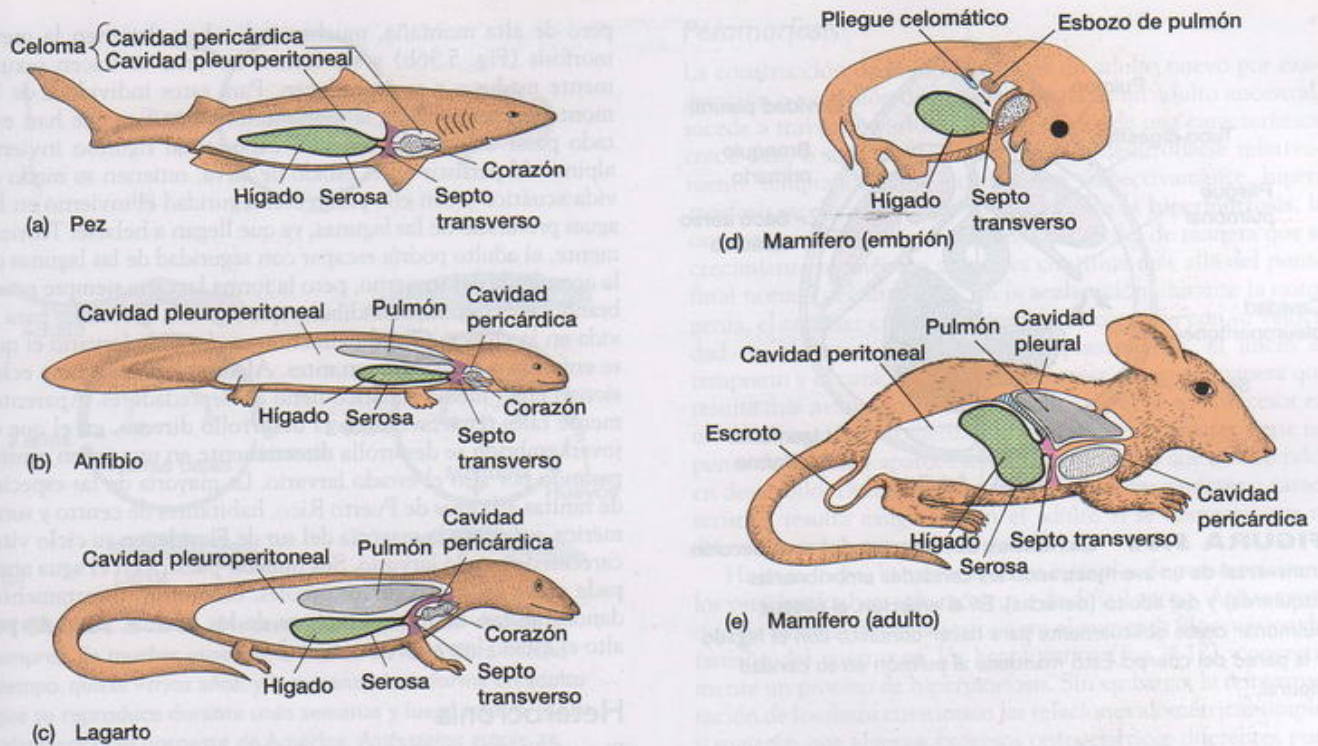




**FIGURA 5.33 Membranas extraembrionarias fetales.** La convergencia caracteriza la evolución de las membranas extraembrionarias en los amniotas. (A) Saco vitelino y placenta alantoidea, *Pseudemoia* (escinco de la hierba australiano). (b) Placenta alantoidea, *Mabuya* (escinco de *Mabuya* suramericano). (c) Placenta vitelina (regiones vascular y avascular) del opossum, *Didelphys* (marsupial). (d) Placenta alantoidea y vitelina del bandicut (marsupial). (e) Placenta alantoidea y vitelina del topo dorado (euterio). (f) Placenta alantoidea de un primate (euterio). Las células que ayudan a digerir el vitelo invaden la rendija vitelina que está presente en muchos escamosos.

Algunos, según Dawson; especialmente agradecidos a James R. Stewart.





**FIGURA 5.34 Cavidades del cuerpo.** En los peces (a), anfibios (b), y la mayoría de los reptiles (c) el celoma, que se origina en el hipómero, se divide mediante un septo transverso fibroso en las cavidades pericárdica y pleuroperitoneal. En los embriones de mamíferos se desarrolla un pliegue celomático que pasa por el lado posterior del pulmón, y contacta con el septo transverso (d), así se separa la cavidad pleural de la peritoneal. Después, este pliegue queda rodeado por primordios musculares y, junto con el septo transverso, forman el diafragma muscular prehepático del adulto (e). Los machos de algunas especies presentan una extensión posterior del celoma que atraviesa la pared del cuerpo, y forma la bolsa escrotal que acoge a los testículos.

Por ejemplo, en los cocodrilos los **músculos del diafragma** funcionan conjuntamente como un diafragma poshepático que empuja al hígado en sentido posterior, lo que utilizan como un émbolo para ayudar a hinchar los pulmones.

#### Diafragma de los vertebrados y ventilación pulmonar (p. 428)

Hojas celulares finas de mesotelio, una categoría especial de epitelio que se forman de las láminas laterales del mesodermo, delimitan el celoma y sus subdivisiones. Los mesotelios aseguran la integridad de las cavidades, definen los espacios en los que los órganos activos operan más libremente, y ayudan a separar órganos con actividades contradictorias. Por ejemplo, la cavidad pericárdica separa el corazón de otras vísceras para permitir, en estados críticos, en su ciclo de bombeo, el refuerzo momentáneo de la presión favorable alrededor de este órgano, de manera que sus cámaras se puedan volver a llenar. La cavidad pleuroperitoneal acomoda por completo al intestino, cuyas ondas peristálticas mueven el alimento durante la digestión. La cavidad proporciona al intestino una libertad de movimiento durante los procesos digestivos, no obstante la actividad del tracto digestivo permanece controlada por los mesenterios que lo suspenden. La división del celoma en compartimientos también permite un control más localizado de los órganos internos. Por ejemplo, los pulmones en las cavidades pleurales se sitúan

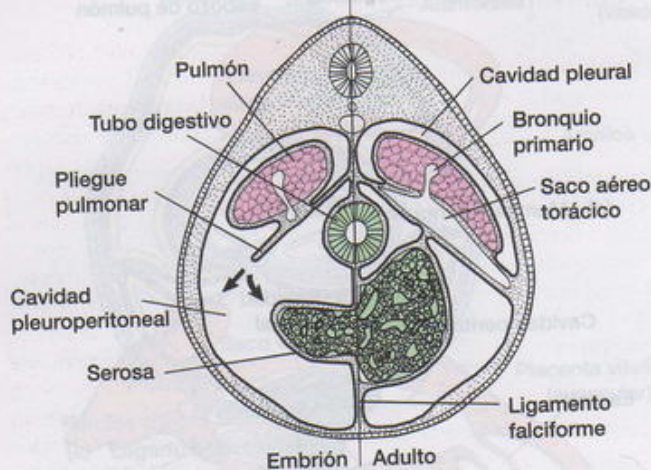
directamente bajo el control de los músculos que los ventilan. Algunos mamíferos poseen escroto, una bolsa celomática que sale al exterior de la cavidad del cuerpo, y ofrece un medio de refrigeración favorable a la producción y almacenamiento del esperma (Fig. 5.34e). Los mesotelios de los lados opuestos del cuerpo se unen, envuelven a los órganos internos y forman un pedúnculo conector que suspende a los órganos en la cavidad y conecta entre sí a los órganos adyacentes. Este pedúnculo de conexión es el **mesenterio**, consistente en dos capas de mesotelio con tejido conjuntivo, vasos sanguíneos y tejido nervioso entre ellas.

## Maduración

### Metamorfosis

Cuando los acontecimientos del desarrollo temprano se aproximan a su fin, el embrión adquiere forma. Si este individuo que emerge es fundamentalmente diferente del adulto, se denomina larva y finalmente sufrirá una metamorfosis, es decir, un cambio estructural radical y abrupto para hacerse adulto. Incluso en aquellos vertebrados que carecen de una metamorfosis diferenciada, el recién nacido todavía sufre un período de maduración durante el cual se desarrolla desde un estado juvenil a adulto. En sentido estricto, el proceso completo de la **ontogenia** (desarro-





**FIGURA 5.35** Cavidades del cuerpo del ave. Sección transversal de un ave mostrando las cavidades embrionarias (izquierda) y del adulto (derecha). En el embrión, el pliegue pulmonar crece oblicuamente para hacer contacto con el hígado y la pared del cuerpo. Esto mantiene al pulmón en su cavidad pleural.

llo) no termina con la eclosión o nacimiento, es un proceso que abarca toda la vida del individuo.

No es un hecho infrecuente que larva y adulto, o joven y adulto, tengan diferentes modos de vida, a menudo en medios bastante diferentes. Entre los cordados marinos, los tunicados tienen una larva libre y móvil o que es arrastrada por las corrientes a nuevos lugares. Estas larvas constituyen estados dispersivos. Menos limitados que los adultos sésiles, que viven fijados al fondo, las larvas de los tunicados seleccionan el lugar concreto que será su futura residencia como adulto. El tunicado adulto es un estado reproductor que se alimenta. En las ranas, la joven larva o renacuajo es un estado en el que el individuo fundamentalmente se alimenta para adquirir ventajas cuando los recursos son adversos, como cuando una charca se seca o hay una época de gran desarrollo de algas. El estado adulto, sexualmente maduro, está menos condicionado al agua. Si la larva y el adulto viven en medios diferentes, necesariamente tendrán diseños distintos.

Desde el punto de vista adaptativo, si las condiciones experimentadas por la larva son más favorables que las soportadas por el adulto, el equilibrio entre el tiempo que un individuo emplea como larva, comparado con el que pasa como adulto puede cambiar. Por ejemplo, en algunas especies de lampreas, el individuo puede permanecer en estado larvario durante varios años, y luego sufrir una metamorfosis que da lugar a una forma adulta breve, ya que sólo dura unas pocas semanas, el tiempo suficiente para que se reproduzca antes de morir. La única función del adulto, por tanto, es la reproducción (Fig. 5.36a).

En algunas especies de salamandra, la forma adulta ancestral no aparece durante el ciclo vital. En su lugar, la larva se hace sexualmente madura y se reproduce. Las poblaciones de individuos de la salamandra del noroeste, *Ambystoma gracile*, que habitan las tierras bajas, permanecen como larvas acuáticas durante varios años y luego metamorfosean en adultos terrestres sexualmente maduros. En las poblaciones de la misma especie,

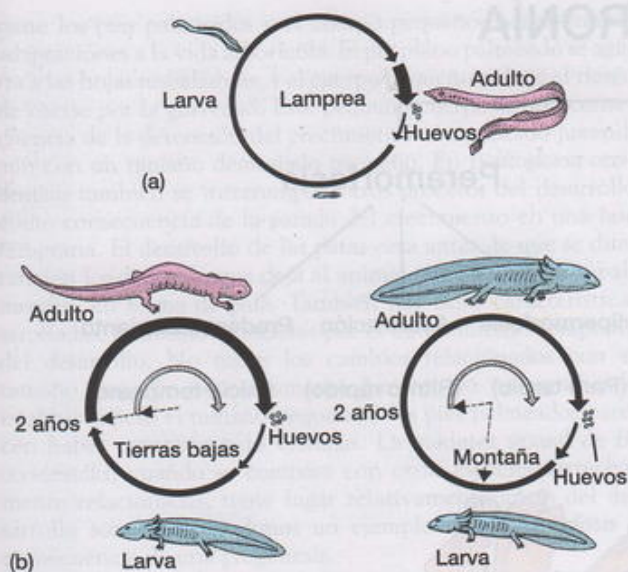
pero de alta montaña, muchos individuos detienen la metamorfosis (Fig. 5.36b) y sus formas larvarias se hacen sexualmente maduras y se reproducen. Para estos individuos de las montañas, renunciar a la metamorfosis significa que han evitado pasar a la forma terrestre expuesta al riguroso invierno alpino. Al persistir en el estado de larva, retienen su modo de vida acuático y con ello pasan con seguridad el invierno en las aguas profundas de las lagunas, ya que llegan a helarse. Teóricamente, el adulto podría escapar con seguridad de las lagunas de la acometida del invierno, pero la forma larvaria siempre posee branquias externas y mandíbulas que son más adecuadas para la vida en la charca. Ocasionalmente, es el estado larvario el que se enfrenta a riesgos importantes. Algunas larvas de rana eclosionan en el medio acuático lleno de depredadores. Apparentemente tales retos favorecen el desarrollo directo, en el que el joven embrión se desarrolla directamente en una joven ranita, pasando por alto el estado larvario. La mayoría de las especies de ranitas arbóreas de Puerto Rico, habitantes de centro y suramérica, así como la mayoría del sur de Florida, en su ciclo vital carecen de estado larvario. Sus huevos, puestos en el agua atrapada entre las ramas de los árboles, eclosionan directamente, dando ranitas, diminutas réplicas de los adultos, pasando por alto el estado larvario (renacuajo).

## Heterocronía

El embrión de todos los vertebrados en su camino hacia el estado adulto pasa por un estado larvario y/o juvenil. Aquí, al principio, en los estados tempranos de la ontogenia, a menudo comienzan las modificaciones evolutivas, por casualidades relativas en el cronometraje de los sucesos del desarrollo. El término **heterocronía** describe estos cambios filéticos, en los que hay un cambio ontogenético en el origen o en el tiempo de aparición de una característica en una especie comparada con su antecesor. Por ejemplo, el disco oral de las lampreas se ensancha tempranamente en su ontogenia larvaria. Sin embargo, en unas pocas formas parásitas, permanece pequeña hasta alcanzar la madurez sexual que es cuando se ensancha. Fíjese que la heterocronía se determina sobre una base relativa: descendiente comparado al antecesor, o más formalmente, un grupo comparado con el grupo externo. Éste es un cambio ontogenético con consecuencias filogenéticas. Ya que la heterocronía enlaza ontogenia con filogenia, ha sido centro de discusiones sobre los procesos que subyacen a los cambios evolutivos. Nuevas y a veces dramáticas novedades evolutivas de los adultos pueden ser hechas fuera de los cambios en el curso de los sucesos del desarrollo. Puesto que estos cambios resultan de variaciones en ontogenias existentes, en la escala del tiempo evolutivo pueden surgir rápidamente nuevas morfologías, originando nuevas posibilidades adaptativas. Desafortunadamente, han proliferado términos, se han empleado mal y cambiado el significado. Daremos un vistazo a unos pocos que nos pueden ayudar y ser rescatados del confuso uso previo.

La heterocronía incluye a algunos procesos ontogenéticos que afectan al ritmo del crecimiento de una parte, el principio de su inicio durante la embriología, o el final de su período de crecimiento. Según se cambie el ritmo, al principio o al final de la ontogenia, las consecuencias son que se producen dos resultados filogenéticos principales: pedomorfosis y peramorfosis. En la **pedomorfosis** (que significa «niño» y «forma»), las características embrionarias o juveniles de los antecesores aparecen en los adultos de los descendientes. En la **peramorfosis** (que significa «detrás de», «más allá» y «forma») los caracteres del adulto de los antecesores, exagerados o ampliados en forma, aparecen en





**FIGURA 5.36 Heterocronía.** (a) Ciclo vital de la lamprea. En muchas especies, el estado larvario dura mucho tiempo, quizás varios años, y la metamorfosis forma un adulto que se reproduce durante unas semanas y luego muere. (b) La salamandra del noroeste de América, *Ambystoma gracile*, se encuentra tanto en las tierras bajas como en las altas regiones montañosas. La larva de *Ambystoma* es acuática, el adulto más terrestre. En las poblaciones de las tierras bajas, la larva sufre metamorfosis hacia los dos años, se hace adulto y se reproduce. En las poblaciones de montaña, esta especie normalmente no sufre metamorfosis, aunque los individuos se hacen sexualmente maduros, y se reproducen alrededor de los dos años de edad. Así, en las poblaciones de montaña los individuos de dos años son, por su aspecto y hábitos, anatómicamente larvas; sin embargo, son capaces de reproducirse. La pedomorfosis define un individuo de anatomía larvaria, pero que es sexualmente maduro. La neotenia es un caso especial de pedomorfosis; en ella la madurez sexual tiene lugar por desarrollo somático ralentizado, permitiendo que persistan características juveniles. Como las manillas de un reloj, la madurez sexual (manilla pequeña) y el desarrollo somático (manilla grande) llegan, durante la metamorfosis, prácticamente a la vez (a los dos años) en las poblaciones de las tierras bajas. En las poblaciones de montaña, el desarrollo somático se retrasa y no hay metamorfosis, pero la madurez sexual llega más o menos a su tiempo. Esto indica un retraso relativo de la manilla grande (desarrollo somático) respecto a la manilla pequeña (desarrollo reproductivo). Éstas son formas neoténicas: adultos (sexualmente maduros) pero con un aspecto juvenil (anatómicamente larvas). La serie externa de flechas (líneas gruesas) siguen los cambios somáticos. La serie interna (líneas claras) muestran el principio y extensión de la madurez sexual durante el ciclo vital de la salamandra.

los adultos de los descendientes. Por ejemplo, en los humanos, nuestra cara plana en lugar de hocico, parece ser un carácter pedomórfico, la retención de la característica juvenil del primate joven. Sin embargo, nuestras piernas relativamente largas, parecen ser un carácter peramórfico, el resultado de un crecimiento prolongado de la longitud de la pierna después de la madurez sexual.

## Peramorfosis

La construcción de la morfología de un adulto nuevo por exageración o extensión de la morfología de un adulto ancestral, sucede a través de varios procesos, en donde una característica crece más, o más rápida, o comienza a desarrollarse relativamente temprano. Estos procesos son respectivamente, hiper-morfosis, aceleración y predesviación. En la **hipermorfosis**, la ontogenia es más larga y termina más tarde, de manera que el crecimiento alométrico de partes continúa más allá del punto final normal del antecesor. En la **aceleración**, durante la ontogenia, el carácter crece más rápido si se compara con su velocidad en el antecesor. En el **predesplazamiento**, el inicio es temprano y el carácter comienza a crecer antes, de manera que resulta más avanzado en su desarrollo que el de su antecesor en un estado similar. Comenzando temprano, el carácter tiene un punto de partida y aparece relativamente antes que otros tejidos en desarrollo. Debido a estos tres procesos, un carácter o característica resulta exagerado en el adulto si se compara con su desarrollo en el antecesor (Fig. 5.37).

Hasta la fecha, la mayoría de los ejemplos de peramorfosis en los vertebrados han sido teóricos o de difícil apoyo. Así, se creyó que un ejemplo de peramorfosis era el aumento filogenético del tamaño del cuerno en los brontoterios (Fig. 4.12), concretamente un proceso de hiper-morfosis. Sin embargo, la reinterpretación de los datos cuestionan las relaciones alométricas simples y sugieren que algunos procesos ontogenéticos diferentes pueden estar comprometidos. El «alce» irlandés, un artiodáctilo extinguido del Pleistoceno, poseía una enorme cornamenta. En esta familia de ciervos, las medidas del tamaño de las astas en relación con el tamaño del cráneo (o el del cuerpo) en los adultos muestra una fuerte relación alométrica positiva. Pero en estas relaciones alométricas, el alce irlandés queda comprendido como simplemente el mayor de los ciervos. Aparentemente, el crecimiento del alce irlandés continúa más allá del extremo final del crecimiento del antecesor (hipermorfosis), dando lugar a un ciervo con un gran tamaño del cuerpo y unas astas grandes.

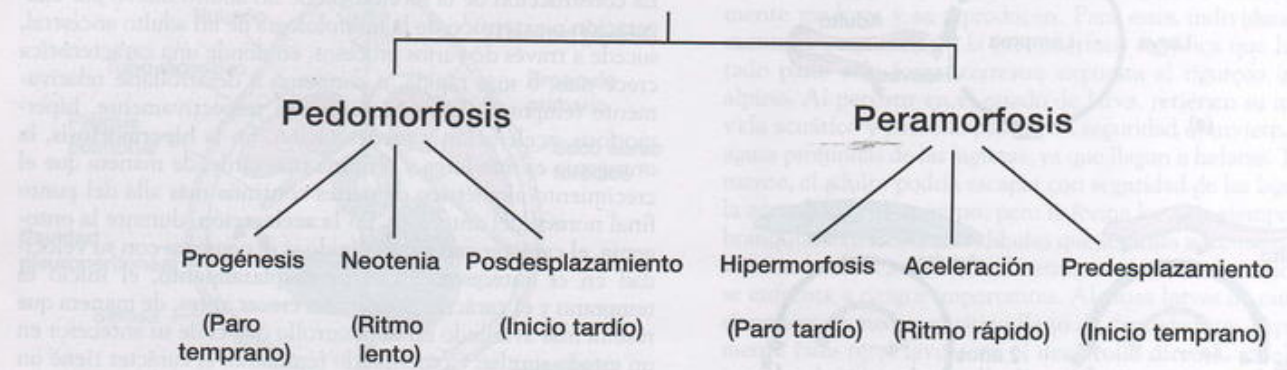
## Pedomorfosis

Los adultos son pedomórficos si se parecen a los jóvenes de sus formas ancestrales. Dicho de otra manera, existe pedomorfosis cuando la forma larvaria se hace reproductivamente madura. Desde el punto de vista adaptativo, representa un trueque entre las ventajas o desventajas de las morfologías larvaria y adulta. La pedomorfosis sucede a lo largo de determinados procesos en los que la forma del adulto está construida de caracteres juveniles porque los caracteres del adulto se manifiestan antes del final, crecen más lentos, o se desarrollan relativamente más tarde. Respectivamente son los procesos de progénesis, neotenia y postdesplazamiento (Fig. 5.37).

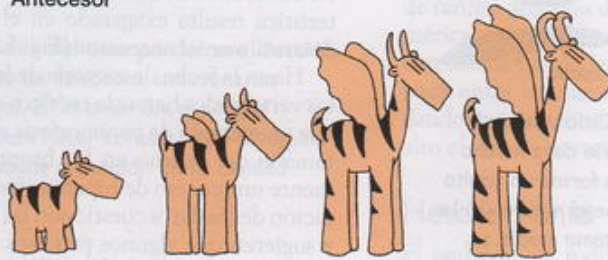
En la **progénesis**, hay un cese temprano en el desarrollo somático. El crecimiento se detiene a una edad relativamente temprana; los individuos se vuelven sexualmente maduros a edad temprana y por eso poseen, cuando adultos, caracteres juveniles. En relación con el desarrollo somático, la madurez sexual está acelerada. La progénesis se da en algunas estirpes de anfibios e insectos. Por ejemplo, durante gran parte del desarrollo, las manos y los pies de la salamandra tropical del género *Bolitoglossa* son palmeados. La diferenciación de los dedos sólo ocurre al final del desarrollo, y más adelante quedan completamente delineados. A diferencia de otros miembros de este género tropical, *Bolitoglossa occidentalis* vive en los árboles,



# HETEROCRONÍA



Antecesor



Pedomorfosis

Peramorfosis

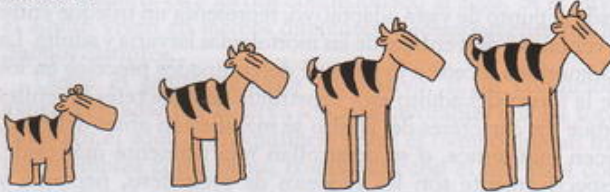
Progénesis



Hipermorfosis



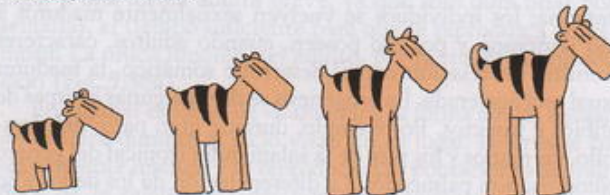
Neotenia



Aceleración



Posdesplazamiento



Predesplazamiento



**FIGURA 5.37 Heterocronía.** Tiene lugar cuando un adulto retiene caracteres juveniles, pedomorfosis, o exhibe caracteres prolongados, peramorfosis. En la progénesis, hay una aparición temprana del crecimiento somático y de los caracteres juveniles en relación a su antecesor, que caracteriza el adulto. En la hipermorfosis, hay una aparición tardía que produce un crecimiento continuado de los cuernos, cola y alas. En la neotenia, el ritmo de crecimiento de los cuernos y de la cola es lento; en la aceleración, éstos crecen rápido. En el posdesplazamiento, la aparición del crecimiento de cuerno y cola es posterior; en el predesplazamiento, resulta tempranamente.

Modificado de Kenneth J. McNamara, *Shapes of Time*; nuevos dibujos de Sarah Long.



tiene los pies palmeados y el cuerpo pequeño, siendo ambas adaptaciones a la vida arborícola. El pie plano palmeado se agarrará a las hojas resbaladizas, y el cuerpo pequeño reduce el riesgo de caerse por la gravedad. Este pequeño cuerpo es una consecuencia de la detención del crecimiento en un estado juvenil, aún con un tamaño demasiado pequeño. En *Bolitoglossa occidentalis* también se interrumpen otros procesos del desarrollo como consecuencia de la parada del crecimiento en una fase temprana. El desarrollo de las patas cesa antes de que se diferencien los dedos, lo que deja al animal con pies y manos palmeados, en forma de pala. También hay otras características atrofiadas, asimismo truncadas por el detenimiento temprano del desarrollo. No todos los cambios relacionados con el tamaño pequeño necesariamente han tenido un significado evolutivo; pero el tamaño pequeño y los pies palmeados parecen haber contrarrestado ventajas. La madurez sexual de *B. occidentalis*, cuando se compara con otras especies estrechamente relacionadas, tiene lugar relativamente antes del desarrollo somático, dándonos un ejemplo de pedomorfosis a consecuencia de una progénesis.

En la **neotenia**, los caracteres crecen a un ritmo menor que el del antecesor. La madurez sexual normal alcanza al desarrollo somático ralentizado, lo que origina un adulto pedomórfico (Fig. 5.36b). El perrillo de fango, *Necturus maculosus*, es permanentemente neoténico. Vive en los fondos lacustres y retiene durante toda su vida las branquias. Sin embargo, las poblaciones de la salamandra tigre *Ambystoma tigrinum* muestran neotenia en respuesta a condiciones inmediatas del medio. En el oeste de América del Norte, algunas poblaciones son neoténicas y se reproducen como formas acuáticas que respiran por branquias; otras pierden las branquias, desarrollan pulmones y se metamorfosean en adultos sexualmente maduros. Como se mencionó anteriormente, algunas poblaciones de salamandras del noroeste también presentan neotenia (Fig. 5.37b).

En el **postdesplazamiento**, un carácter aparece en el desarrollo después, si se compara con el momento de aparición en el antecesor. Empezando después, el carácter no alcanza la forma adulta al final de la maduración, se mantiene en calidad juvenil y se vuelve un carácter pedomórfico en el adulto.

Cada estado en ontogenia es adaptativo por derecho propio. Para llegar a ser un adulto con éxito, el individuo debe primero alcanzarlo en su estado infantil o juvenil. Las características larvianas y juveniles no funcionan exactamente como predecesoras de estructuras adultas venideras, sino que la mayoría son útiles al individuo en el medio que ocupan normalmente. Toda la ontogenia de un individuo es la suma total de respuestas adaptativas a los diferentes medios y a las presiones selectivas a lo largo de su vida. Los cambios en la intensidad entre morfologías larvianas y de adulto reflejan este cambio adaptativo en el tiempo, un paso individual en cada estado de su ciclo vital.

El término «recapitulación» es un término viejo y confuso relacionado con la heterocronía. En la **recapitulación**, las especies descendientes como *embriones* o juveniles se parecen a los estados *adultos* de los antecesores. Es un término confuso porque se ha usado de diferente manera por distintos autores, y ha sido el centro del debate sobre la «ley biogenética». Hay intentos recientes para reciclarlo y emplearlo para describir las consecuencias filogenéticas de los procesos heterocronicos. Por ejemplo, en el crecimiento los jóvenes alces irlandeses pasaron por un estado del tamaño del adulto de sus antecesores más pequeños, «recapitulando» esos estados, hasta que alcanzaron sus exagerados tamaños al ser adultos. Algunos caracterizan la

pedomorfosis como «recapitulación inversa», lo que significa que el antecesor es el inverso de los miembros derivados de la secuencia filogenética. Aunque no es compartida por todos los biólogos evolutivos, podría ser el momento de retirar el término de «recapitulación», tanto por su mal empleo histórico como por utilizarse términos más útiles. Para entender esto, revisaremos su historia volviendo al siglo XIX.

## Ontogenia y filogenia

### Ley biogenética

Desde hace tiempo se ha supuesto que la ontogenia, especialmente los eventos del desarrollo embrionario, retiene indicios comunes de eventos evolutivos distantes. Ernst Haeckel, un biólogo alemán del siglo XIX, se refirió audazmente a esto en lo que se conoce como la **ley biogenética**. Las hendiduras faríngeas, los numerosos arcos branquiales y otras características de los peces, aparecen incluso en los embriones tempranos de reptiles, aves y mamíferos, pero se pierden cuando estos embriones de tetrápodos prosiguen su desarrollo (Fig. 5.38). Aunque malogradas durante el desarrollo de los tetrápodos, éstas y otras estructuras similares, son remanentes de las características de peces de un pasado evolutivo. Haeckel argumentó que desde el óvulo hasta la formación del cuerpo completo, el individuo pasa a través de una serie de estados de desarrollo que son breves repeticiones condensadas de estados, a través de los cuales evolucionaron sus sucesivos ancestros. La ley biogenética dice que la ontogenia recapitula (repite) de forma abreviada la filogenia.

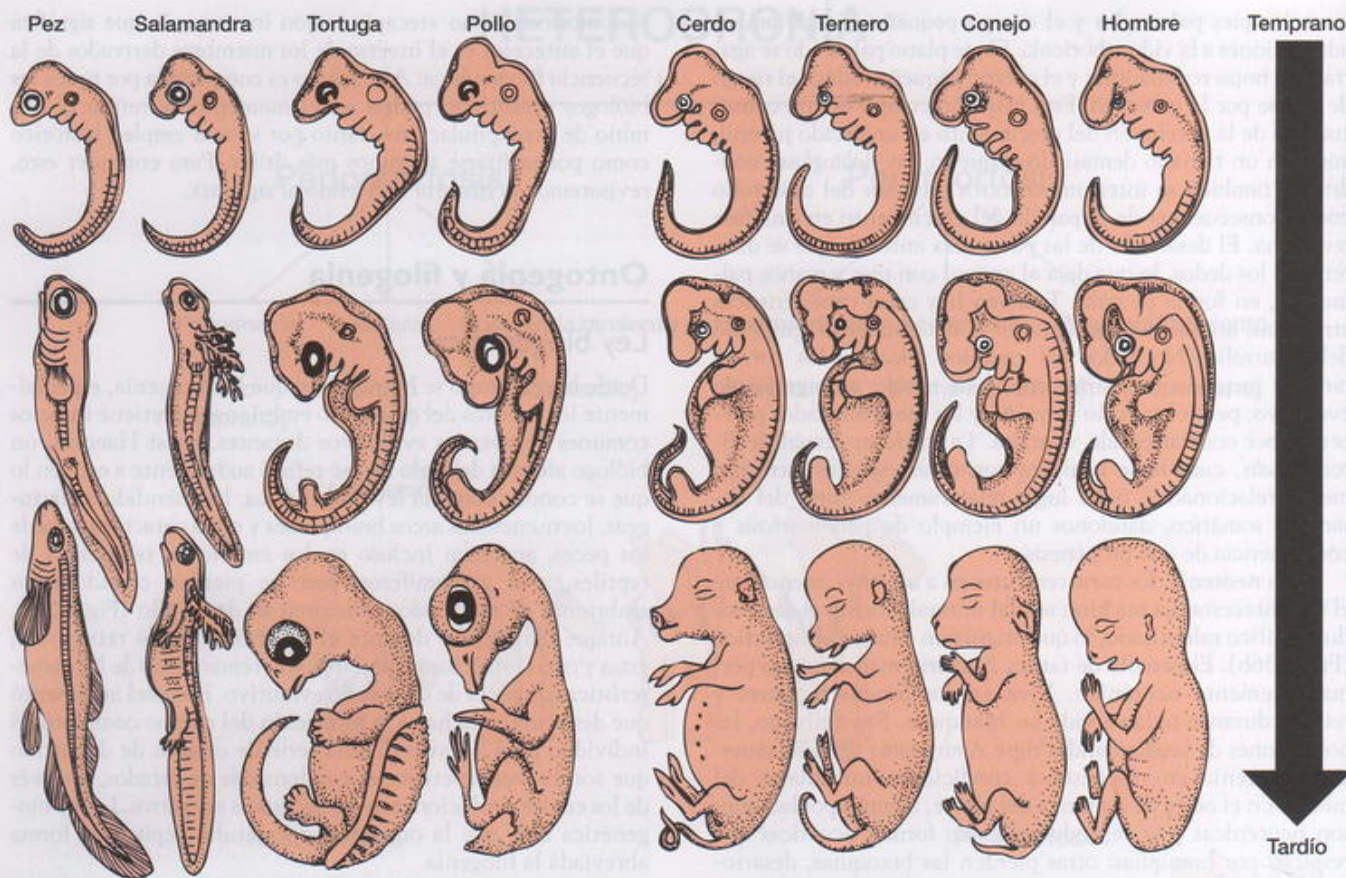
Ciertamente, Haeckel reconoció que la recapitulación era aproximativa. Comparándola con un alfabeto, insinuó que la antigüedad en pos de cada organismo podría ser una secuencia de estados A, B, C, D, E, ... Z, mientras que la embriología de un individuo descendiente podría pasar a través de una serie aparentemente imperfecta: A, B, D, F, H, K, M, etc. En este ejemplo, algunos estados evolutivos se han perdido de la serie evolutiva. Aunque la antigüedad de un organismo podría incluir una serie completa de pasos, Haeckel no creyó que todos ellos necesariamente deberían de aparecer en la ontogenia de un individuo posterior. Los estados evolutivos pueden desaparecer de las series evolutivas. A pesar de todo, encontró que las series básicas de los principales estados ancestrales permanecen igual, y así aplicó la ley biogenética.

Sin duda, el desarrollo exhibe un conservadurismo en el que los caracteres antiguos persisten a modo de herencia en los grupos modernos. Sin embargo, la ontogenia no es literalmente la repetición de la filogenia como propuso Haeckel. Un contemporáneo de éste, Karl Ernst von Baer, citó ejemplos relativos a embriones de animales descendientes que no estaban de acuerdo con la ley biogenética: los embriones de pollo carecen de escamas, vejiga natatoria, aletas con radios, y así sucesivamente, que caracterizaron a los peces adultos que los precedieron evolutivamente. Además, el orden de aparición de las estructuras ancestrales se altera a veces en los embriones descendientes. Haeckel aceptó excepciones, von Baer no. Von Baer afirmó que estas excepciones y «cientos» de otras eran demasiadas. Propuso leyes alternativas de desarrollo.

### Ley de von Baer

Von Baer propuso que el desarrollo avanza desde lo *general* a lo *específico*. El desarrollo comienza con células indiferenciadas de





**FIGURA 5.38** Comparaciones de Haeckel de los estados tempranos del desarrollo embrionario en varios grupos de vertebrados. En el esquema se representan ocho especies. El estado de desarrollo más joven de cada una de ellas se muestra en la parte superior, y es seguido por dos estados sucesivos posteriores.

Según Haeckel.

la blástula que más tarde se convertirán en capas germinales, tejidos y, finalmente, en órganos. Los embriones jóvenes no están diferenciados (general), pero a medida que prosigue el desarrollo aparecen los caracteres distintivos de la especie (específico): cuernos, cascos, plumas, caparazones. Cada embrión, en vez de pasar por todos los estados de antecesores remotos, se aparta más y más de ellos. Así, el embrión de un descendiente nunca es como el adulto de un antecesor y, generalmente, sólo es como el embrión ancestral. Además de von Baer, ha habido otros autores que también han diferido de la estricta aplicación de la ley biogenética. ¿Qué se puede hacer con todo esto?

### Resumen de las leyes biogenéticas

Primero, la ley biogenética, tal como la propuso Haeckel, no se considera como una descripción amplia de ontogenia y filogenia. No hay correspondencia general entre los embriones de los descendientes y los adultos de los antepasados. Como von Baer señaló, lo que observamos es mejor una correspondencia entre los embriones de los descendientes y los embriones de sus antecesores.

Segundo, la tendencia conservadora de los embriones de los vertebrados fue acentuada por Haeckel. Sus dibujos de los em-

briones tempranos de los vertebrados (Fig. 5.38) están muy estilizados, una trampa útil para apoyar su teoría de la recapitulación. En efecto, los embriones tempranos de los vertebrados en estados casi equivalentes del crecimiento de la cola pueden ser un tanto diferentes, especialmente si se comparan embriologías relacionadas lejanamente (p. ej., agnados con teleosteos, con anfibios, con amniotas) o si se examinan embriologías especializadas (p. ej., embriones de desarrollo directo) (Fig. 5.39). En este estado temprano de desarrollo caudal, los embriones pueden mostrar variaciones en el tamaño (hasta diez veces), en el número de somitos, en la marcha del desarrollo de partes y en el plan general del cuerpo. La libertad de no publicar estas diferencias, que Haeckel se tomó es censurado por investigadores científicos, y autores de libros de texto malintencionados (Gould, 2000); sin embargo, muchos investigadores han sido lentos en diferir verbalmente y quizás con buenas razones. Los embriones tempranos de los vertebrados retienen algunos restos de caracteres ancestrales. Después de todo, los jóvenes embriones de mamíferos, aves y reptiles desarrollan hendiduras faríngeas que, como mecanismos respiratorios, nunca son funcionales. Los tetrápodos conservan la notocorda incluso si con el tiempo se sustituye por las vértebras. A nivel genómico, secciones de genes homólogos impor-



tantes se conservan a lo largo de los grupos de vertebrados e incluso entre invertebrados y vertebrados. Aunque no como una intransigencia evolutiva como Haeckel creyó, los embriones tempranos verdaderamente conservan algunas semejanzas compartidas que son resistentes al cambio.

Tercero, las semejanzas embrionarias seguidas por el aumento de diferenciación hacia los estados adultos comúnmente suceden como propuso von Baer, de lo general a lo específico. Los caracteres generales aparecen primero. Se puede decir que un embrión temprano es de un vertebrado en vez de un artrópodo; que es un tetrápodo y no un pez; un ave y no un reptil; un ave de presa y no un pato. En el embrión de pez, según se aproxima al nacimiento, las yemas de sus «extremidades» se convierten en aletas, las extremidades anteriores de un ave se transforman en alas, las de un mamífero en zarpas, cascos o manos y así sucesivamente. No obstante, en situaciones especializadas puede suceder a la inversa. Los embriones pueden ser un tanto específicos; los adultos, generalmente, iguales. Durante el desarrollo directo de ranas, el estado larvario puede ser truncado y ser bastante diferente del de otras con desarrollo indirecto, pero el adulto resultante, por lo general, es similar a los adultos de otras especies.

Finalmente, deberíamos reconocer que los embriones están adaptados a sus medios. Por lo general, los anamniotas habitan en las aguas dulces o saladas, sus embriones también crecen en un medio acuático, el líquido amniótico. Hay un elemento de conservadurismo en la ontogenia, incluso si no es un exacto «concentrado» de los eventos evolutivos. ¿Esto es recapitulación? No. Es mejor pensar, por razones no demasiado difíciles de imaginar, que se trata de conservadurismo. Cada parte del adulto es el resultado de una preparación embrionaria previa durante el desarrollo. El cigoto se divide para formar la blástula; la gastrulación proporciona las capas germinales en su posición adecuada; el mesodermo interactúa con el endodermo para formar los rudimentos de los órganos; los tejidos de estos rudimentos se diferencian en órganos completos. Omite un paso, y toda la sucesión de acontecimientos del desarrollo pueden dejar de manifestarse adecuadamente.

La notocorda del embrión de los mamíferos es sustituida casi totalmente en el adulto por la columna vertebral maciza (Fig. 5.40). Para el joven embrión, la notocorda proporciona un eje inicial, un armazón a lo largo del cual se extiende el delicado cuerpo del embrión; también estimula el desarrollo del tubo nervioso situado sobre ella. Si se quita la notocorda, el sistema nervioso no se desarrolla.

El papel de soporte en el adulto lo ejerce la columna vertebral, pero la notocorda tiene un papel *embrionario* vital antes de desaparecer; principalmente sirve al joven embrión como un elemento central de organización embrionaria. La notocorda que persiste en el embrión de un mamífero no debería interpretarse como un momento sentimental de una historia filogenética lejana. En cambio, debería percibirse como un componente funcional del desarrollo embrionario temprano.

Otra razón del conservadurismo del desarrollo es la pleiotropía, en la que un único gen puede tener múltiples efectos sobre rasgos muy diferentes e incluso sin relacionar. Donde un gen o genes controlan un grupo de rasgos se hace difícil la simple modificación uno a uno. La modificación de un gen ligado a rasgos múltiples es, por lo tanto, probable que desorganice desfavorablemente un juego completo de caracteres en su efecto de cascada.

Las estructuras, genes y los procesos del desarrollo entrelazados producen el evidente conservadurismo del desarrollo. Y no se eliminan fácilmente sin una amplia desorganización de los acontecimientos siguientes. Las innovaciones anatómicas, estructuras nuevas que son funcionales en el adulto, generalmente, se incorporan al final de los procesos de desarrollo, no al principio. Si esta incorporación tuviera lugar al inicio del desarrollo, podría requerir muchas sustituciones simultáneas de muchos procesos de desarrollo interrumpidos después. Así, las innovaciones evolutivas surgen generalmente por un proceso de transformación más que por una construcción totalmente nueva.

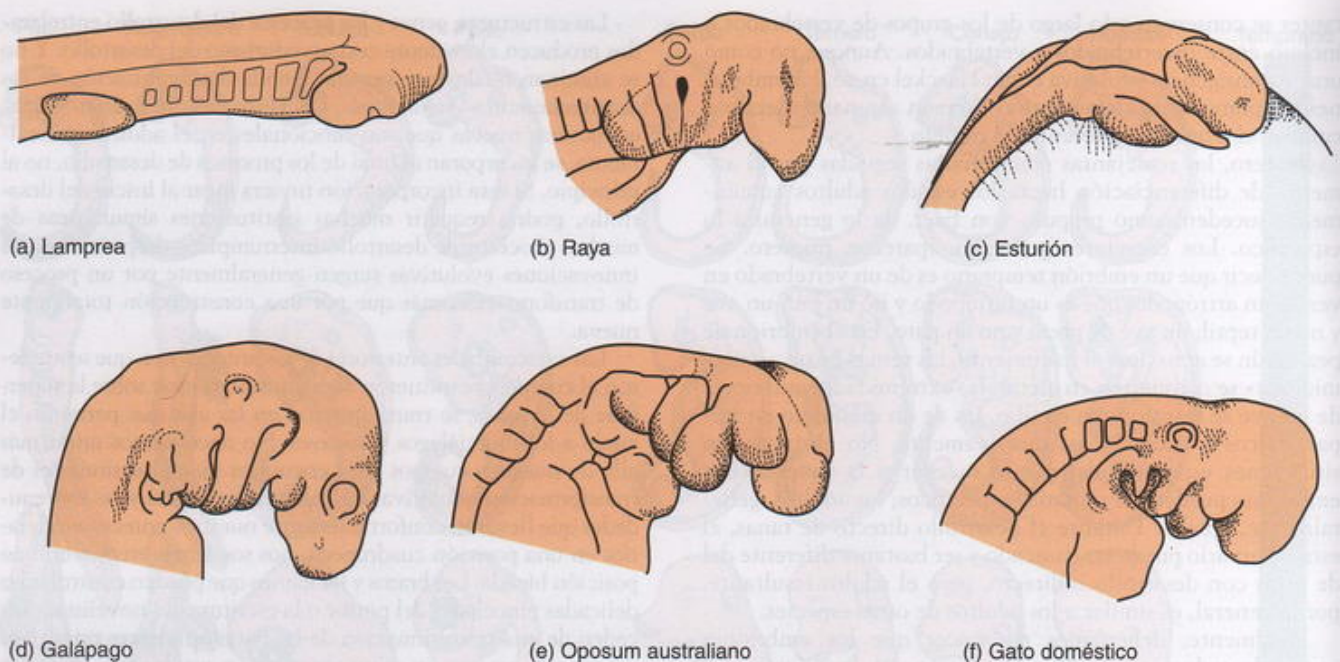
Las extremidades anteriores de los antecesores, que sostuvieron el cuerpo y permitieron al organismo retozar sobre la superficie de la tierra, se transformaron en las alas que permiten el vuelo a los murciélagos y las aves. No necesitamos mirar más allá de nuestros cuerpos para encontrar ejemplos similares de transformación evolutiva. La columna vertebral y las extremidades que llevaron confortablemente nuestros antecesores lejanos en una posición cuadrúpeda, nos sostienen erectos en una posición bípeda. Los brazos y las manos que pueden controlar las delicadas pinceladas del pintor o la escritura del novelista, proceden de una transformación de las patas anteriores primitivas que transportaron un tronco pesado, y ayudaron a nuestros antecesores a evadir el ataque de los depredadores. El pasado es duro de borrar. Cuando ya se dispone de las partes, es más fácil la renovación que la construcción nueva.

## Genes *Hox* y sus reinos

El término *homeótico* se lo debemos a William Bateson (1861-1926) y a su interés en las variaciones biológicas. Bateson observó que partes normales del cuerpo de animales y plantas con frecuencia se modificaban, transformando una parte en otra distinta, dando lugar a variedades raras. Por ejemplo, en ocasiones, observó los estambres de una flor transformados en pétalos. En 1894 denominó a estas variedades **mutantes homeóticos** (*homeo-*, lo mismo; *-otic*, estado). Un ejemplo más reciente es el de la mosca de la fruta. Los repetidos segmentos del cuerpo de una mosca normal están agrupados en tres regiones: cabeza, tórax y abdomen. La *cabeza* incluye los ojos, las piezas bucales y las antenas sensoriales; el *tórax* tiene alas, patas y halteres (órganos del equilibrio); el *abdomen* lleva la mayoría de los órganos del cuerpo pero carece de patas, alas, antenas u otros apéndices. Ocasionalmente, en alguna generación, sucede una brusca mutación transformante. Visto de cerca, el mutante homeótico parece salido de una película de ciencia ficción. En la cabeza una pata reemplaza a las antenas, o un segundo segmento que lleva alas se añade al tórax, dando al mutante dos pares de alas. Una parte del cuerpo es reemplazada por otra.

Hoy día sabemos que estos cambios fundamentales son debidos a los **genes homeóticos**: cambios en un gen maestro que conduce, bajo sus órdenes, legiones de genes secundarios a su vez responsables de la formación de las partes del cuerpo. Aunque primero se trabajó con artrópodos, en particular las moscas de la fruta, se han encontrado genes homeóticos similares en todo el reino animal, e incluso en las plantas y en los hongos (levaduras). El término de **genes *hox***, aunque a veces restringido a los vertebrados, se utiliza hoy día con más frecuencia para reunir a todos estos genes homeóticos en dondequiera que aparezcan. Antes de ver en detalle la acción de los genes *Hox* y su significado evolutivo, necesitamos primero conocer el contexto en el que actúan.





**FIGURA 5.39** Embriones de vertebrados en estados tempranos. Vista lateral. (a) lamprea (*Petromyzon marinus*), (b) tembladera o torpedó (*Torpedo ocellata*), esturión (*Acipenser ruthenus*), (d) galápago (*Emys orbicularis*), (e) opossum (*Trichosurus vulpecula*), y (f) gato doméstico (*Felis catus*).

De Richardson et al. 1997.

### Del huevo al adulto

El huevo es una célula, el adulto millones de ellas. Para llegar del huevo al adulto, deben suceder repetidas divisiones celulares, empezando con la fecundación. Inicialmente, la división se restringe a la segmentación del huevo, pero, con el tiempo, la proliferación de células que se dividen contribuyen al aumento en el tamaño del embrión. Cada célula somática formada por división contiene un complemento total de ADN equivalente.

Puesto que todas las células contienen el mismo juego de instrucciones de ADN, cualquier célula donde quiera que esté en el embrión podría formar músculo, o nervio, o contribuir al brazo o a la pierna. Pero estas células y partes no pueden manifestarse casualmente o el embrión sería un revoltijo de trozos y partes en lugares extraños. Los brazos deben desarrollarse en el lado anterior, las piernas en el posterior; los ojos deben de estar en la cabeza, de hecho, la cabeza debe de estar en el extremo anterior, y así sucesivamente. En el embrión, la situación y aparición de las partes del cuerpo deben surgir en posiciones correctas. Se necesita organización. Esta organización comienza con el establecimiento de la simetría básica del cuerpo (de delante a atrás, de arriba abajo). En definitiva, la **polaridad** del cuerpo se establece en el joven embrión donde se delimitan los extremos anterior y posterior (delante y detrás), y las regiones dorsal y ventral (arriba y abajo). Generalmente esto se hace mediante gradientes químicos, donde los distintos productos se concentran en una región y disminuyen hacia la otra, por ejemplo, de delante a atrás. Tales gradientes químicos, junto con otra información química, proporcionan en el embrión la **información posicional**. Los productos actúan como guías posteriores que dirigen la subsiguiente posición y situación de las partes. Al establecer este eje temprano, éste se sitúa como una heliografía

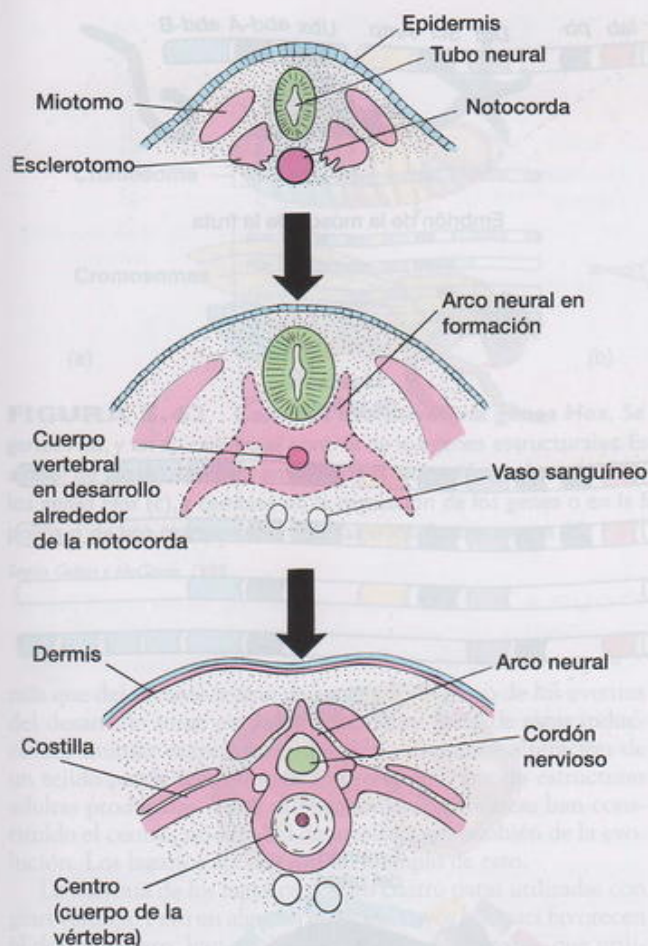
o andamiaje químico para guiar la siguiente situación y construir las partes del cuerpo. En algunos animales, los genes *Hox* efectivamente comienzan a originar la polaridad del cuerpo; en otros, la polaridad está establecida en el huevo no fecundado. La información de la posición se inicia tempranamente, para dirigir la colocación y desenlaces de las subsiguientes partes embrionarias del cuerpo.

### Dando forma: posiciones y partes

Establecida la polaridad del cuerpo, el embrión ahora puede formarse, y la mayoría de los genes *Hox* trabajan en este ambiente embrionario. La información de la posición en el embrión y las señales ambientales trabajan a través de intermediarios químicos activando los genes *Hox* y éstos, a su vez, activando grandes bancos de genes estructurales. Los genes *Hox* son *genes reguladores* que manejan partes del programa genético que controla genes estructurales; en realidad, los *genes estructurales* crean productos implicados en la construcción del fenotipo. Un ejemplo, los genes *Hox* determinan donde se forman los pares de alas o donde se desarrollan las patas. Los genes *Hox* se llaman *genes maestros del control* porque pueden regular 100 o más genes estructurales. Por tanto, incluso un cambio pequeño en un gen *Hox* puede ampliar los efectos enormes a través del torrente de genes estructurales sobre los que gobierna. Hay una asombrosa semejanza molecular en los genes *Hox* en el reino animal, testimonio adicional como, a nivel molecular, hacia la subyacente continuidad evolutiva entre los grupos.

Los genes *Hox* se encuentran en **grupos** con sus loci alineados en los cromosomas. El orden de los genes *Hox* en los grupos es el mismo orden de delante a atrás según la parte del cuerpo en que influyen (Fig. 5.41). Un cambio pequeño en un gen *Hox*





**FIGURA 5.40** Sustitución de la notocorda por vértebras en el embrión de mamíferos. Los esclerotomos están formados por grupos segmentados de células que se acumulan alrededor de la notocorda, y se diferencian en vértebras distribuidas segmentariamente, conociéndose el conjunto como columna vertebral. Las vértebras protegen la médula espinal y proporcionan un lugar para la fijación de los músculos. Funcionalmente, la columna vertebral sustituye a la notocorda, que persiste sólo como una pequeña médula de los discos intervertebrales entre las sucesivas vértebras.

en un grupo produce grandes cambios en la región del cuerpo sobre los que gobierna, añadiendo o eliminando segmentos, o patas, o alas.

### Significado evolutivo

Las investigaciones continúan. Muchas respuestas se esperan del resultado de las investigaciones. Pero son evidentes algunas correlaciones prometedoras entre cambios en los genes *Hox* y los principales acontecimientos evolutivos. Los cambios principales entre los grupos de filos mayores están correlacionados con duplicados en los genes *Hox* o por un incremento en el número de éstos (Fig. 5.42a). El número de las regiones del cuerpo sobre las que actúan los genes *Hox* puede ampliarse, de tal modo que se añaden segmentos, o se puede cambiar el carác-

ter de los segmentos típicos (Fig. 5.42b,c). Mediante mutaciones que cambian la acción génica descendente, se añaden o eliminan partes en los segmentos (Fig. 5.42d).

Los genes *Hox* son elegantes y complejos. Están anatómicamente muy conservados (secuencias de nucleótidos) y son uniformes en su expresión (genes reguladores). Lo que parece que ha evolucionado es cómo son activados y cómo los genes diana al final de la cascada responden a su vez. La investigación está levantando una trama más compleja. Aparentemente, durante el desarrollo embrionario algunos genes *Hox* se activan y desactivan repetidamente, respondiendo a los cambios químicos y a las condiciones anatómicas del embrión en desarrollo. No solamente lo hacen los genes *Hox* simultáneamente activando legiones de genes estructurales, sino que algunos pueden directa y selectivamente controlar también genes individuales.

Los genes *Hox* activados en un estado determinado del desarrollo embrionario pueden reactivarse más tarde produciendo efectos diferentes. Los genes *Hox* y sus disparadores pueden permanecer más o menos igual, pero los tejidos diana responden de manera diferente. En las moscas, el par de halterios se dispone en el segmento torácico posterior al par de alas, aparentemente es una modificación de las alas que ocupan su posición en los antepasados (Fig. 5.42d). Conforme nos los encontremos, trataremos los ejemplos de genes *Hox* que trabajan en varios sistemas de los vertebrados, contribuyendo a las bases genéticas del rápido cambio evolutivo.

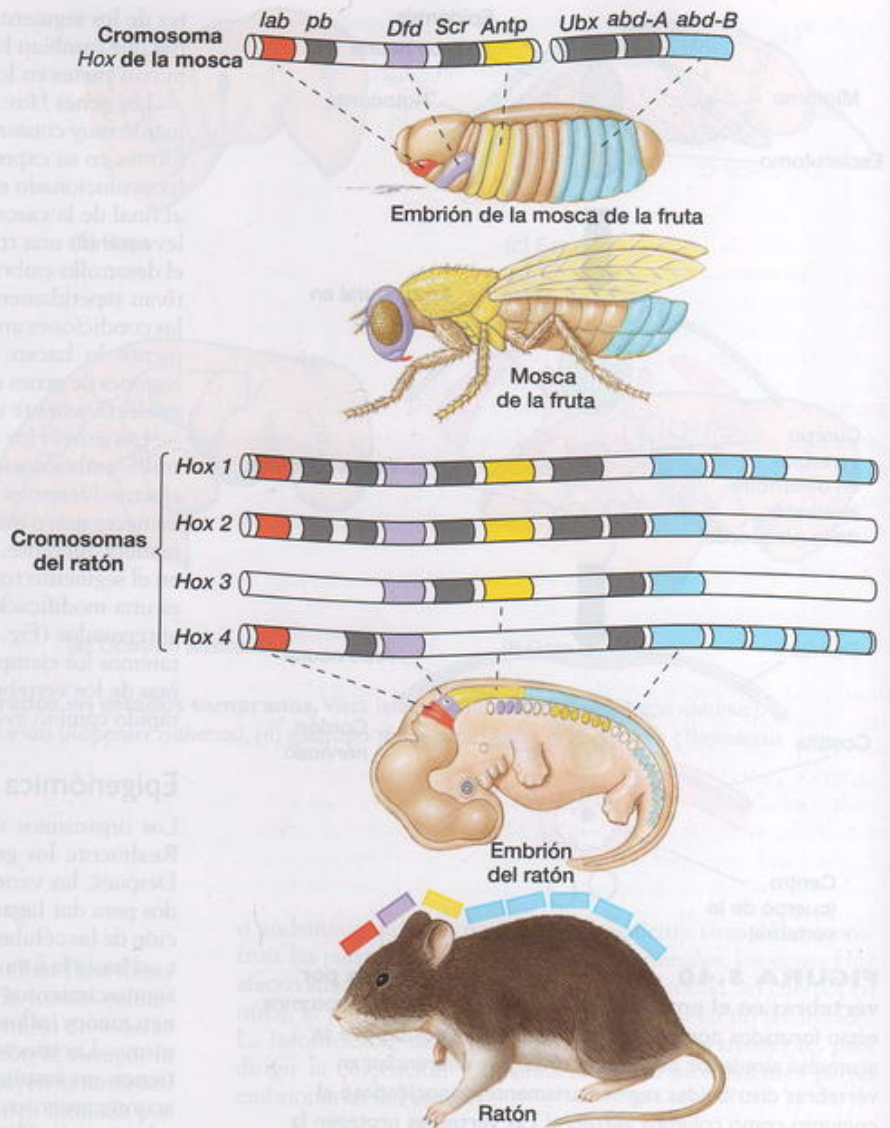
### Epigenómica

Los organismos son algo más que el producto de los genes. Realmente los genes sólo producen distintos tipos de ARN. Después, las variedades de ARN reúnen diferentes aminoácidos para dar lugar a las proteínas, que contribuyen a la formación de las células, las cuales se unen para dar lugar a los tejidos, y así hasta la formación de un organismo completo. Como estos acontecimientos van más allá de los genes, éstos cada vez tienen menos influencia directa en la construcción final del organismo. Las asociaciones mutuas entre las células y los tejidos tienen un amplio papel en el éxito final del desarrollo. Estos acontecimientos son epigenómicos (=epigenéticos), que literalmente significa «sobre los genes» o genoma. Cada nivel de organización —proteínas, células, tejidos, órganos, y demás— acontece bajo la jurisdicción de limitaciones adicionales que afectan al desarrollo posterior. Un ejemplo puede ayudar a entenderlo.

### Inducción

Durante el desarrollo temprano, los predecesores de la cadena de vértebras que componen la columna vertebral aparecen como una serie de pares de bloques o segmentos de tejido, los esclerotomos, apretados a cada lado contra el tubo neural (Fig. 5.40). Si el desarrollo continúa normalmente, los esclerotomos dan lugar a los cartílagos que finalmente se osifican en vértebras, y el tubo neural constituye la médula espinal. Si en este estado temprano, experimentalmente, se quita una parte del tubo neural, la parte afectada de la médula espinal deja de desarrollarse. Sin embargo, maravillosamente, la columna vertebral adyacente tampoco se desarrolla, incluso aunque los esclerotomos no sean afectados directamente. Esto ocurre porque el tubo neural, además de proporcionar la base de la médula espinal, también estimula el propio desarrollo de los esclerotomos próximos. El efecto estimulador entre distintas partes en desarrollo del embrión se conoce como **inducción**. Los acontecimientos del desarrollo





**FIGURA 5.41 Genes Hox.** En la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), los genes *Hox* se localizan en grupos en un único cromosoma, el cromosoma HOX de la mosca. En el ratón (*Mus musculus*), los genes similares se localizan en cuatro cromosomas. En la mosca y en el ratón estos genes controlan el desarrollo, de delante a atrás, de las partes del cuerpo.

están acoplados y entrelazados. En el adulto la columna vertebral protege a la médula espinal rodeándola. Los nervios que salen de la médula pasan entre las vértebras sucesivas. Nervios y vértebras deben emparejarse y crecer juntos para crear en el adulto estructuras bien acopladas. La inducción entre el tubo neural y los esclerotomos asegura su andadura al mismo tiempo, de modo que ninguno va prematuramente por delante del otro. Las interacciones de los tejidos, no de los genes, constituyen los acontecimientos más inmediatos del desarrollo para estimular y producir un buen resultado.

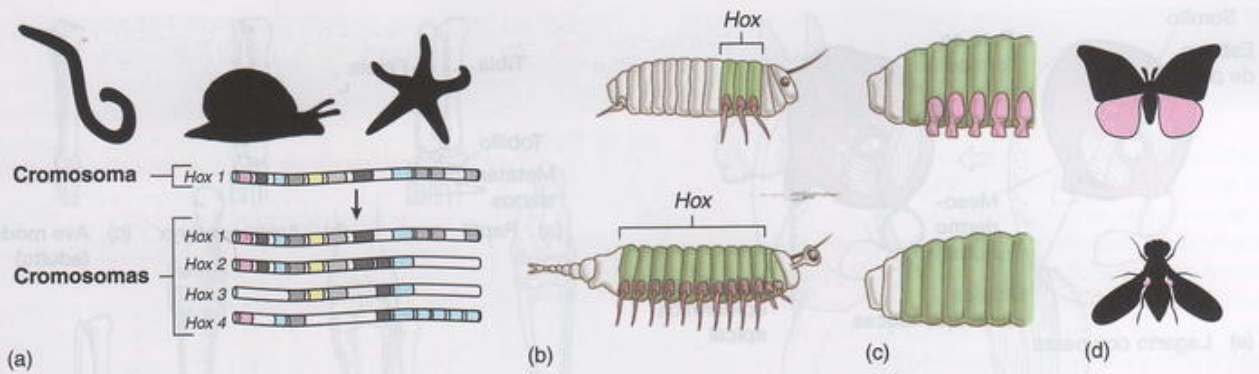
La inducción entre el tubo neural y los esclerotomos tiene lugar en un sentido (tubo neural a esclerotomos). El experimento inverso, quitar parte del esclerotomo, conduce a una pequeña interrupción en el desarrollo del tubo neural. No obstante, la inducción recíproca entre tejidos es habitual; un ejemplo de ello lo constituyen las patas en desarrollo del embrión de los tetrápodos. De cada lado del cuerpo brotan dos pares de muñones que corresponden a las futuras extremidades anteriores y posteriores; es la primera evidencia de las extremidades anteriores y posteriores. A medida que los esbozos de las extremida-

des se alargan, al igual que brota una rama, se van formando por este orden las partes proximal, media y distal. En el esbozo temprano de una extremidad, existe un núcleo mesodérmico reconocible y, en su extremo, una superficie engrosada de ectodermo: la **arista ectodérmica apical (AER, del inglés apical ectodermal ridge)**. Tanto el mesodermo como esta arista ectodérmica deben interactuar para formar la pata en desarrollo. Si se quita este ectodermo apical, inmediatamente cesa el desarrollo de la pata. Este ectodermo estimula el crecimiento hacia fuera del esbozo de pata. El mesodermo interno determina cuál de las patas formadas es anterior o posterior. En las aves, el cambio de los núcleos mesodérmicos entre la extremidad anterior y la posterior produce una distribución inversa de patas y alas. El ectodermo apical estimula el desarrollo del mesodermo, pero él, es mantenido por el mesodermo interno subyacente.

### Filogenia

El estrecho acoplamiento entre la yema ectodérmica apical y el mesodermo proviene de interacciones entre los propios tejidos,





**FIGURA 5.42 Cambios evolutivos vía genes *Hox*.** Se cree que algunos de los cambios principales se basan en cambios de los genes *Hox*, y en su camino el control de los genes estructurales. Éstos incluyen cambios en el número de genes *Hox* que producen cambios a nivel de filo (a), cambios amplios de la expresión de los genes *Hox* sobre las regiones del cuerpo (b), cambios locales de la expresión de los genes *Hox* (c), y cambios en la regulación de los genes o en la función, aquí cambiando las alas del segundo segmento alar de una polilla o de una mariposa por los halterios de una mosca (d).

Según Gellon y McGinnis, 1998.

más que del dictado lejano de los genes. El curso de los eventos del desarrollo surge predominantemente fuera de estas inducciones mutuas entre los tejidos. Una diminuta alteración de un tejido puede tener un efecto profundo sobre las estructuras adultas producidas. Tales interacciones epigenéticas han constituido el centro, no sólo del desarrollo, sino también de la evolución. Los lagartos ápodos son un ejemplo de esto.

La mayoría de los lagartos poseen cuatro patas utilizadas con gran ventaja. Pero en algunas especies, cuyos hábitats favorecen el deslizamiento, han evolucionado formas sin patas, que utilizan, como las serpientes, todo su cuerpo para deslizarse por los lugares estrechos. Al igual que en otros vertebrados, las patas de los lagartos también se originan a partir de muñones laterales que crecen a ambos lados del cuerpo del joven embrión. Además, ciertas partes de mesodermo de los somitos cercanos crecen hacia abajo, y sus células forman el mesodermo interno del esbozo de pata, estableciendo una interacción con la yema ectodérmica apical (Fig. 5.43a). En lagartos ápodos, estos somitos omiten totalmente su crecimiento hacia abajo, el ectodermo apical sufre regresión, y no se forma la extremidad (Fig. 5.43b). En estos lagartos especializados, por la simple modificación de un modelo del desarrollo temprano, ha tenido lugar un importante cambio adaptativo para la no presencia de patas. En este caso, la evolución no requiere la acumulación de cientos de mutaciones, cada una suprimiendo una diminuta parte anatómica de la pata: una para el pulgar, otra para el segundo dedo, etc. Al contrario, unos pocos cambios durante el crecimiento del esbozo de la pata, en un estado de desarrollo temprano, aparentemente dan lugar a la condición ápoda que encuentra un favor adaptativo en el hábitat especializado que frecuentan estos lagartos.

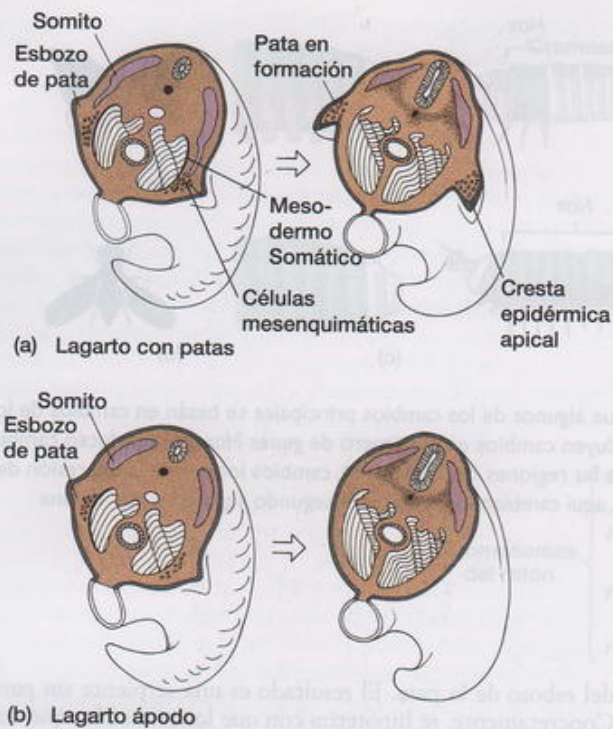
Este patrón de desarrollo sucede en las pitones, que son serpientes primitivas con extremidades posteriores rudimentarias. En el embrión aparecen los esbozos de extremidades posteriores pero el AER no se materializa o se activa (las yemas de las extremidades posteriores no hacen aparición, se han perdido pronto en la evolución.) Las bases genéticas de este patrón de desarrollo han sido descubiertas. Los genes maestros del control, los genes *Hox*, regulan la expresión del AER pero fallan al activar el AER, que a su vez deja de iniciar el desarrollo externo

del esbozo de la pata. El resultado es una serpiente sin patas. Concretamente, se hipotetiza con que los genes *Hox* que controlan la expresión del tórax o del pecho en los antepasados expanden sus dominios posteriormente, tomando la responsabilidad para el desarrollo del resto del cuerpo en las serpientes primitivas. De otra manera, el cuerpo de una serpiente, del cuello a la cloaca, es un pecho extendido. En los antepasados de las serpientes, las patas aparecían delante y detrás del tórax, pero no propiamente en la región del tórax. En consecuencia, la progresiva expansión caudal de los dominios del gen *Hox* del tórax debería acompañarse por la no expresión de la pata. En efecto, con el dominio tórax expandido, generalmente, debería suspenderse cualquier crecimiento local de esbozo de apéndice. Esto explica cómo la supresión de AER acompaña la pérdida de las patas anteriores y posteriores. Tales cambios a gran escala en la morfología se inician con relativamente pocos, pero importantes genes de control maestros, y podrían ser la base para rápidos cambios evolutivos.

La evolución de las especializadas patas de las aves modernas parece fundamentarse en una alteración similar de los patrones de desarrollo. En los reptiles, los huesos de la parte inferior de la pata, tibia y fíbula, tienen casi la misma longitud y se articulan con varios huesos en el tobillo (Fig. 5.44a). Esta característica comienza a cambiar en *Archaeopteryx*; aunque en él ambos huesos tienen la misma longitud, los huesos del tobillo se reducen a dos (Fig. 5.44b). En las aves modernas, la fíbula es corta y fina, pero la tibia se ha ensanchado para englobar los dos huesos del tobillo y formar un hueso compuesto único (Fig. 5.44c).

En un intento de clarificar la evolución de la pata del ave, el embriólogo Armand Hampé llevó a cabo una serie de experimentos en los que separó tanto tibia como fíbula, o proporcionó mesénquima adicional al tobillo durante el desarrollo temprano del esbozo de la pata. En ambos casos, reconoce en la pata formada un importante parecido con la pata de *Archaeopteryx*. Tibia y fíbula tenían la misma longitud, y los huesos del tobillo estaban separados (Fig. 5.44d). Gerd Müller amplió estos experimentos con la utilización de barreras inertes insertadas en las extremidades posteriores del embrión de pollo para separar las regiones que se diferencian en tibia y fíbula. La pata

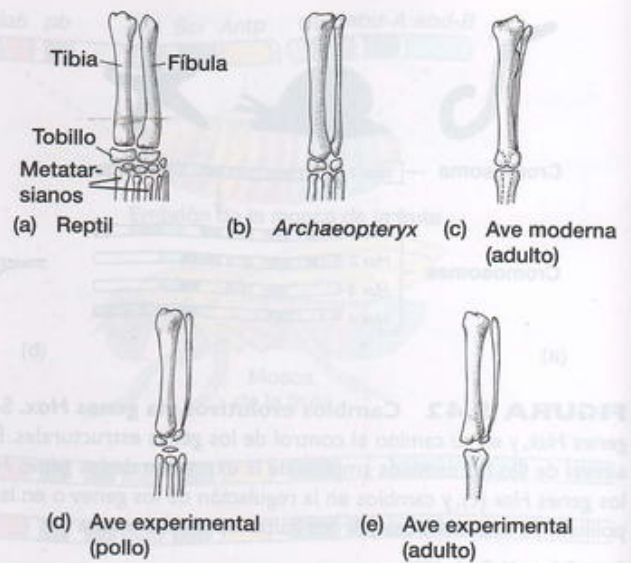




**FIGURA 5.43** Formación de una pata en lagartos. Se muestran secciones transversales del extremo posterior del embrión. (a) Las células mesenquimáticas, generalmente provenientes del mesodermo somático, penetran para formar el esbozo de la pata, y se transforman en la médula de la extremidad en desarrollo. Los salientes ventrales de los somitos locales crecen y alcanzan esta área de migración de células mesenquimáticas. (b) En los lagartos ápodos, se forma el esbozo rudimentario de la pata, pero no hay crecimiento de los somitos en su vecindad. Aparentemente esto contradice una influencia inductiva sobre los acontecimientos. La cresta epidérmica apical retorna, el esbozo retrocede, y no se desarrolla la pata.

resultante sugirió a Müller semejanzas con las patas de los reptiles, en las que la tibia y la fibula tenían la misma longitud y no se encontraban muy próximas (Fig. 5.44e). Además, el modelo de inserción de la musculatura de la pata posterior, sometida al experimento, presenta características reptilianas. Estas manipulaciones experimentales pudieron no afectar al genoma porque sólo se alteró el patrón de desarrollo. ¿Podría ser que experimentalmente Hampé y Müller hayan recorrido la evolución a la inversa, y descubierto el método sencillo por el cual inicialmente se efectuaron los cambios profundos en torno a las aves? En los primitivos arcosaurios, unas pocas mutaciones afectaron al suministro de células, o la interacción con la fibula podría haber tenido un efecto en cascada sobre el tobillo en desarrollo, y producir un diseño en el adulto ampliamente alterado.

Resulta tentador interpretar de manera similar otras estructuras especializadas. En los caballos modernos persiste un único dedo (el dedo medio o tercero) en cada pata, que forma el dedo funcional (Fig. 5.45a). Sin embargo, los caballos ancestrales, como *Protorohippus*, tenían cuatro dedos en los pies delanteros y tres en los traseros. Ocasionalmente, los caballos



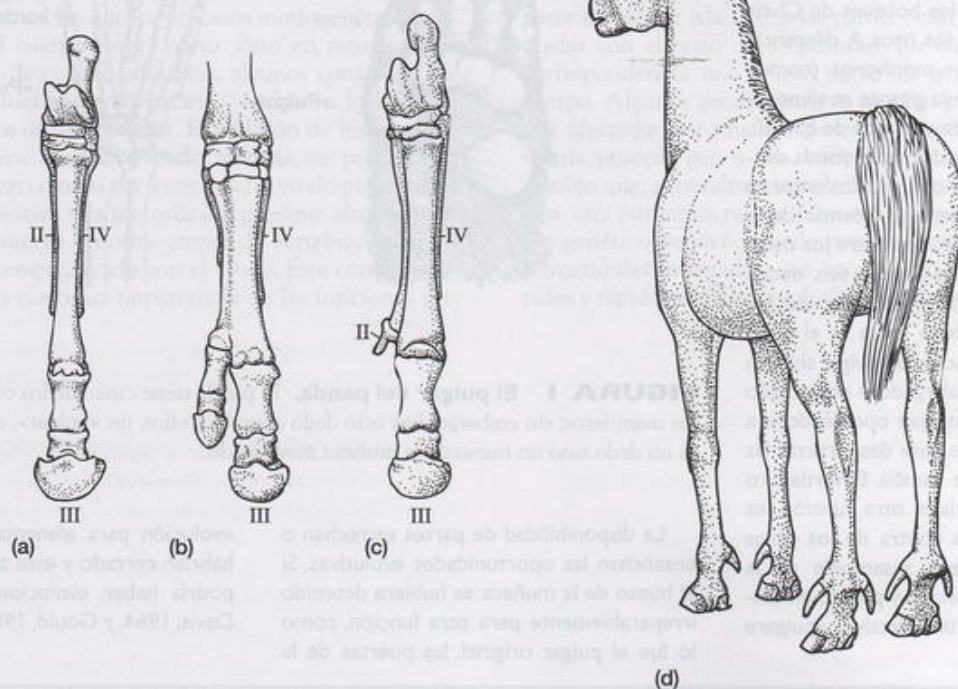
**FIGURA 5.44** Patas posteriores de un reptil (a), un ave primitiva (*Archaeopteryx*) (b), y otra moderna (c,d). Algunos huesos del tobillo de reptiles, así como el par de huesos de la canilla, fibula y tibia, se reducen a lo largo de la serie que conduce a las aves modernas. Aunque Müller no alteró el genotipo de los pollos experimentales, su barrera mecánica separando regiones diferenciadas, produjo una pata posterior embrionaria (d) y adulta (e) similar a la de *Archaeopteryx*, y especialmente parecida a la de los reptiles (a). Aparentemente, el programa de desarrollo subyacente en las aves modernas se alteró muy poco en el curso de la evolución. Müller fue capaz de recrear gran parte de la condición ancestral del pie, haciendo sólo pequeños cambios en el modelo de desarrollo de las aves modernas.

Según Müller y Alberch.

modernos desarrollan vestigios de esos viejos segundo y cuarto dedos (Fig. 5.45b-d). Cuando esto sucede, vislumbramos el modelo de desarrollo subyacente que forma el pie. La reducción de los dedos en los caballos tiene una ventaja adaptativa, ya que contribuye a la función locomotora. Literalmente, en la evolución de cuatro (o cinco) dedos ancestrales al dedo único de los caballos actuales, tienen lugar cientos de cambios estructurales en los huesos, músculos, ligamentos, nervios y vasos sanguíneos. Si esto, como la evolución de algunos lagartos ápodos, se basó en una reducción del modelo de desarrollo subyacente, estos cientos de cambios se podrían haber realizado con relativamente pocas mutaciones de genes.

Se puede intentar llevar a cabo pruebas experimentales para examinar los mecanismos posteriores a las alteraciones evolutivas del modelo de desarrollo. El esqueleto de las lampreas actuales carece de hueso; fundamentalmente está formado por cartílago sin calcificar y tejido conjuntivo denso. Pero la capacidad de producir hueso representa una condición ancestral encontrada entre los ostracodermos. Por lo tanto, en las lampreas, la ausencia de hueso representa una pérdida secundaria. El esqueleto sin calcificar de las lampreas es una condición pedomórfica en el que el desarrollo no alcanza el punto en el que se inicia la calcificación del tejido. Si se separan condrocitos del esqueleto de la lamprea y crecen *in vitro*





**FIGURA 5.45** Dedos extras en los caballos actuales. (a) Los caballos actuales tienen en cada pie solamente un dedo alargado, sólo una pezuña. El dedo evoluciona a partir de antecesores que tenían tres o cuatro dedos. En el curso de su evolución, los dedos periféricos IV, II y I se perdieron, y creció más el dedo central (III). (b, c) Sin embargo, aunque en raras ocasiones, reaparecen estos dedos «perdidos» o retazos, testificando la presencia tardía del modelo de desarrollo ancestral subyacente. (d) A veces, los caballos actuales, como el que se ilustra, exhiben dedos adicionales. Estos dedos extras de los caballos actuales representan un resurgir parcial de un modelo ancestral antiguo.

Para más información sobre dedos extras en los caballos actuales, ver Gould, S. J. 1983. *Hen's teeth and horse's toes. Further reflections in natural history.* Nueva York: W. W. Norton.

bajo condiciones favorables para la mineralización, los condrocitos forman cartilago calcificado. Este resultado experimental demuestra que los condrocitos de la lamprea retienen su antigua capacidad para formar un esqueleto mineralizado, incluso aunque no lo hagan las lampreas modernas. La pérdida de hueso en las lampreas puede proporcionar ventajas en la economización de material o en la producción de un cuerpo flexible adecuado para su especializado medio. Sin embargo, el mecanismo evolutivo se basa en la modificación del proceso embrionario de la formación de hueso. La evolución de un esqueleto sin osificar en las lampreas se logra por la suspensión de este antiguo potencial de desarrollo, justo antes de que se produzca esqueleto mineralizado.

La alteración evolutiva de los modelos de desarrollo ofrece una manera sencilla de producir cambios anatómicos profundos. Pero debemos tener en mente que sólo vemos los logros en retrospectiva, no los fracasos. Si las mutaciones de genes apropiados no aparecen en el momento oportuno, el organismo no puede hacer nada para aplazarlo hasta formar una parte deseada. Las necesidades no preceden a las mejoras genéticas deseadas. Para los caballos, aves, lagartos ápodos y lampreas, la aparición fortuita, pero oportuna, de nuevos genes que afectaron a los patrones de desarrollo, produjo estructuras adultas renovadas

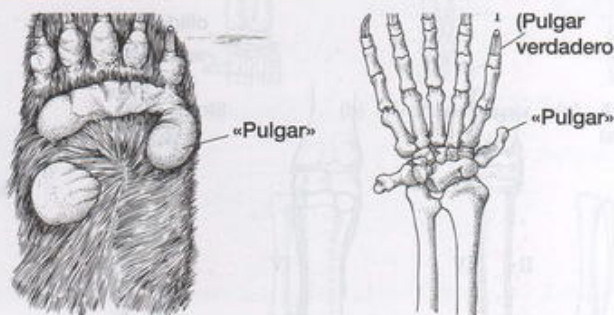
que encontraron una adaptación favorable en el momento. Por cada una de las estructuras que han tenido éxito y persistido, otras muchas han fallado y perecido. Estos modelos de desarrollo y evolución enseñan que una parte no es una isla. Todas las partes están unidas e integradas con el resto del organismo. En consecuencia, no existe una correspondencia uno a uno, entre genes y partes del cuerpo. La evolución no obra gen por gen, cada uno lleva un diminuto cambio que a lo largo de millones de años suma finalmente una nueva estructura. Con su influencia dispersada, un pequeño cambio genético puede producir grandes modificaciones estructurales integradas, que son la base de los principales y rápidos cambios evolutivos en el diseño.

## Resumen

Durante su vida, un organismo comienza como huevo fecundado; sufre el desarrollo embrionario; sale del cascarón o es parido, quizás pase a lo largo de un proceso de maduración como larva o juvenil; alcance la madurez sexual y puede llegar a la vejez antes de morir. Ésta es la historia de la vida. Durante el desarrollo embrionario, se diseñan diferentes tipos de células. Este aumento de la diversidad celular se denomina **diferencia-**



El panda gigante de los bosques de China está relacionado con los osos. A diferencia de los osos, que son omnívoros (comen cualquier cosa), el panda gigante se alimenta casi exclusivamente de vástagos de bambú, casi durante 15 horas diarias. El panda descortezza las hojas pasando los tallos entre su pulgar y dedos adyacentes. Además de la dieta, los pandas son únicos entre los osos, porque aparentemente poseen seis dedos en sus patas delanteras, en lugar de los cinco habituales. El dedo extra es el «pulgar», que realmente no es un pulgar sino un hueso de la muñeca alargado y controlado por músculos que trabajan oponiéndose a los otros cinco dedos para descortezar las hojas de los tallos de bambú. El verdadero pulgar se encomienda a otra función, es incapaz de actuar en contra de los otros dedos. El radial, hueso sesamoide de la muñeca, se ha remodelado y puesto en funcionamiento como un efectivo «pulgar» (Fig. 1).



**FIGURA 1 El pulgar del panda.** El panda tiene cinco dedos como la mayoría de los mamíferos; sin embargo, hay otro dedo opuesto a ellos, un «pulgar», que en realidad no es un dedo sino un hueso de la muñeca modificado.

La disponibilidad de partes estrechan o ensanchan las oportunidades evolutivas. Si el hueso de la muñeca se hubiera detenido irreparablemente para otra función, como lo fue el pulgar original, las puertas de la

evolución para alimentarse de bambú se habrían cerrado y este atractivo oso nunca podría haber evolucionado (ver también Davis, 1964, y Gould, 1980).

ción. Una vez diferenciadas, las células sufren desplazamientos importantes en el embrión hasta llegar a los lugares donde formarán los órganos básicos y la configuración del cuerpo del embrión que tomará la forma básica del adulto construido sobre el plan embrionario. Estos movimientos y reorganización de las células como partes de las capas de tejidos es la **morfogénesis** (cuerpo + forma). Antes de la fecundación, los constituyentes del óvulo pueden estar organizados desigualmente durante el tiempo que está en el ovario, de tal modo que definen un polo animal y otro vegetativo. La fecundación activa al óvulo al desarrollo, y restablece el complemento diploide de los cromosomas. La segmentación se caracteriza por las rápidas divisiones mitóticas que producen el paso de una célula denominada cigoto a una blástula (blastocisto) hueca, multicelular. Los modelos son muy distintos entre los embriones, principalmente debidos a la cantidad y distribución del vitelo. Durante la gastrulación y neurulación se diferencian las capas germinales básicas (ectodermo, mesodermo, endodermo), mediante procesos morfogenéticos específicos como la expansión superficial (epibolia), la expansión hacia el interior (involución), el plegamiento hacia dentro (invaginación) y/o la separación en hojas (delaminación) de las células. La neurulación primaria se origina por enrollamiento hacia arriba de los pliegues neurales. La neurulación secundaria se origina por cavitación en una quilla neural maciza (cordón medular), como se encuentra en los teleosteos, a lo largo de su cuerpo, y en la región caudal de todos los tetrápodos. En los vertebrados, debido a su importancia, las crestas neurales, aunque derivadas del ectodermo, deberían considerarse como una cuarta capa germinal. Dan lugar a los ganglios y a las fibras de los nervios sensoriales, a las células medulares de la glándula adrenal, a los melanóforos de la piel, a

los componentes del tejido conjuntivo y esquelético de los arcos branquiales y a otros tipos celulares. Durante la gastrulación, la simetría bilateral reemplaza a la simetría polo animal-vegetativo del cigoto. Derivados de las capas germinales básicas se diferencian cuatro tipo de tejidos básicos: epitelio, conjuntivo, muscular y nervioso. Durante la organogénesis, los tejidos interactúan para formar los órganos.

Las membranas extraembrionarias sostienen al embrión y a sus necesidades nutricionales y respiratorias, y en los amniotas, mantienen al embrión en un medio acuático. La eclosión o el nacimiento puede conducir al joven vertebrado a un medio en donde pasa su vida larvaria o juvenil. La maduración gradual, o bruscamente por metamorfosis, conduce a la madurez sexual que a veces se acompaña por un cambio del medio.

La heterocronía es un cambio filogenético basado en un cambio embrionario en un momento relativo de los sucesos del desarrollo. Los cambios en los momentos relativos, comparados con un antecesor, pueden suceder de hasta tres maneras: al principio, al final o en el ritmo del desarrollo de la parte en relación con el resto del embrión. El resultado es la pedomorfosis o la pedomorfosis, que pueden afectar a una parte del organismo o a todo él. La alteración evolutiva de los patrones del desarrollo ofrecen una manera simple de producir cambios anatómicos profundos. Pero debemos recordar que sólo vemos en retrospectiva los logros, no los fallos. Si en su momento oportuno, ciertas mutaciones de los genes no aparecen, no hay nada que el organismo pueda hacer para producir la parte deseada.

La aparición fortuita de nuevos genes que afectan a los patrones del desarrollo con el tiempo, generan estructuras adultas renovadas que pueden, o no, adquirir valor adaptativo. Para







## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Blackburn, D. G. 1993. Chorionallantoic placentation in squamate reptiles: Structure, function, development, and evolution. *J. Exp. Zool.* 266:414-30.
- Bockman, D. E., M. E. Redmond, K. Waldo, H. Davis, y M. L. Kirby. 1987. Effect of neural crest ablation on development of the heart and arch arteries in the chick. *Amer. J. Anat.* 180:332-41.
- Cohn, M. J., y C. Tickle. 1999. Development basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature* 399:474-79.
- Cowin, S. C., R. T. Hart, J. R. Balsler, y D. H. Kohn. 1985. Functional adaptation in long bones: Establishing in vivo values for surface remodeling rate coefficients. *J. Biomech.* 18:665-84.
- Davis, D. D. 1964. The giant panda: A study in evolutionary mechanisms. *Fieldiana. Zool. Mem.* 3:1-339
- DeBeer, G. R. 1958. *Embryos and ancestors*. 3.<sup>a</sup> ed., Londres: Oxford University Press.
- Frost, H. M. 1990. Skeletal structural adaptations to mechanical usage (SATMU): 1. Redefining Wolff's Law: The bond modeling problem. *Anat. Rec.* 226:403-13.
- Gellon, G. y W. McGinnis. 1998. Shaping animal body plans development and evolution by modulation of *Hox* expression patterns. *BioEssays* 20:116-25.
- Gould, S. J. 1980. *The panda's thumb. More reflections in natural history*. Nueva York: W. W. Norton.
- \_\_\_\_\_, 2000. Abscheulich! (Atrocious!). *Nat. Hist.* 3:42-49
- Herring, S. W. 1993. Formation of the vertebrate face: epigenetic and functional influences. *Amer. Zool.* 33:472-83.
- Holland, N., G. Panganiban, E. L. Heneyey, y L. Z. Holland. 1996. Sequence and developmental expression of *AmphiDll*, an amphioxus *Distal-less* gene transcribed in the ectoderm, epidermis and nervous system: Insights into evolution of craniate forebrain and neural crest. *Development.* 122:2911-20.
- Kardong, K. V. 2003. Epigenomics: The new science of functional and evolutionary morphology. *Anim. Biol.* 53:225-243.
- Langille, R. M., y B. K. Hall. 1993. Calcification of cartilage from the lamprey *Petromyzon marinus* (L.) in vitro. *Acta. Zool.* 74:31-41.
- McKinney, M. L., y K. J. McNamara. 1991. *Heterochrony: The evolution of ontogeny*. Nueva York: Plenum Press.
- Müller, G. B. 1989. Ancestral patterns in bird limb development: A new look at Hampé's experiment. *J. Evol. Biol.* 2:31-47.
- Northcutt, R. G. 1990. Ontogeny and phylogeny: A reevaluation of conceptual relationships and some applications. *Brain. Behav. Evol.* 36:116-40.
- Reid, R. E. H. 1997. Dinosaurian physiology: The case for «intermediate» dinosaurs. Páginas 449-473. En *The complete dinosaur*, editado por J. O. Farlow y M. K. Brett-Surman. Bloomington: Indian University Press, pp. 449-73.
- Richardson, M. K., J. Hanken, M. L. Gooneratne, C. Pieau, A. Raynaud, L. Selwood, y G. M. Wright. 1997. There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: Implications for current theories of evolution and development, *Anat. Embryol.* 196:91-106.
- Ricqlès, A. J. D. 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on the functional and evolutionary significance. Páginas 123-150. En *Morphology and biology of reptiles*, editado por A. d. A. Bellairs y C. B. Cox. Eds. Londres: Academic Press, pp. 123-50.
- Ruben, J. A. 1989. Activity physiology and evolution of the vertebrate skeleton, *Amer. Zool.* 29:195-203.
- Steward, J. R. 1990. Development of the extraembryonic membranes and histology of the placenta in *Virginia striatula* (Squamata: Serpentes). *J. Morph.* 205:33-43.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

### Vertebrate Reproduction

Development of Female Gametes and Structures Involved  
Fertilization and Development of the Embryo  
Hormonal Control of Events during Gestation  
Principles of Development/Embryology in Vertebrates



# Tegumento

## ORIGEN EMBRIONARIO

## CARACTERES GENERALES DEL TEGUMENTO

- Dermis
- Epidermis

## FILOGENIA

- Tegumento de los peces
  - Peces primitivos*
  - Condricios*
  - Peces óseos*
- Tegumento de los tetrápodos
  - Anfibios*
  - Reptiles*
  - Aves*
  - Mamíferos*

El tegumento (o piel) es un órgano compuesto: la **epidermis** se encuentra en la superficie, por debajo de ella la **dermis** y entre ambas se sitúa la **membrana basal** (lámina basal y lámina reticular). La epidermis deriva del ectodermo y genera la lámina basal (Fig. 6.1a). La dermis se desarrolla a partir del mesodermo y el mesénquima, y produce la lámina reticular. Entre el tegumento y la musculatura profunda del cuerpo hay una región subcutánea transitoria formada por un tejido conjuntivo muy laxo y por tejido adiposo. En un examen microscópico, esta región se denomina **hipodermis**. En la disección anatómica se denomina hipodermis a la **fascia superficial** (Fig. 6.1b).

El tegumento es uno de los órganos mayores del organismo, alcanza cerca del 15% del peso del cuerpo humano. Juntas, epidermis y dermis forman una de las estructuras más variadas que se encuentran en los vertebrados. La epidermis produce pelos, plumas, barbas de ballena, garras, uñas, cuernos, picos y algunos tipos de escamas. La dermis da lugar a huesos dérmicos y a los osteodermos de los reptiles. Conjuntamente, epidermis y dermis forman dientes, denticulos y escamas de los peces; de hecho, los destinos en el desarrollo de la dermis y de la epidermis están tan estrechamente unidos a través de la membrana basal, que la ausencia de uno de ellos hace que el otro resulte

## ESPECIALIZACIONES DEL TEGUMENTO

- Uñas, garras, pezuñas
- Cuernos y cuernas
- Barbas de ballenas
- Escamas
- Armadura dérmica
- Moco
- Color

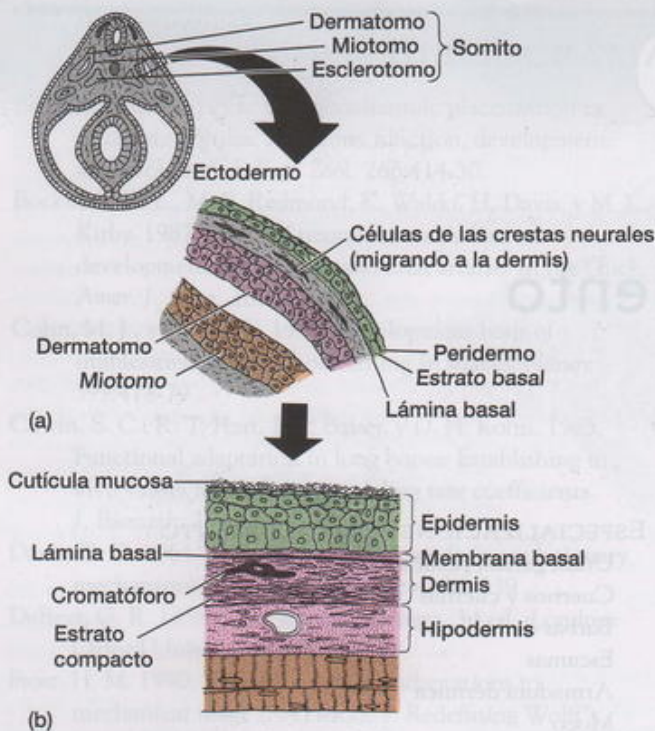
## RESUMEN

inhibido, o sea incapaz de formar por sí mismo estas estructuras especializadas. Por tanto, en términos de desarrollo embrionario, epidermis y dermis están emparejadas íntimamente, necesitando la una de la otra.

Como frontera crítica entre el organismo y su medio, el tegumento tiene varias funciones especializadas. Se espesa y forma parte del exoesqueleto para resistir lesiones mecánicas. La barrera establecida por el tegumento impide la entrada de organismos patógenos. Así mismo, este órgano ayuda a mantener la forma de un organismo. En unión con otros sistemas, el tegumento contribuye a la regulación osmótica, a la circulación y al movimiento alternativo de los gases e iones. La piel acumula el calor necesario, o irradia el exceso, y aloja a los órganos sensoriales. Tiene plumas para la locomoción, pelos para el aislamiento y cuernos para la defensa. Los pigmentos de la piel bloquean la dañina luz solar y exhiben colores brillantes durante el cortejo. La lista de funciones podría fácilmente ampliarse.

Hacer un breve resumen de las formas y funciones del tegumento resulta difícil, debido a la notable variedad de las estructuras y los distintos papeles que tienen. Empezaremos examinando el origen embrionario y el desarrollo de la piel.



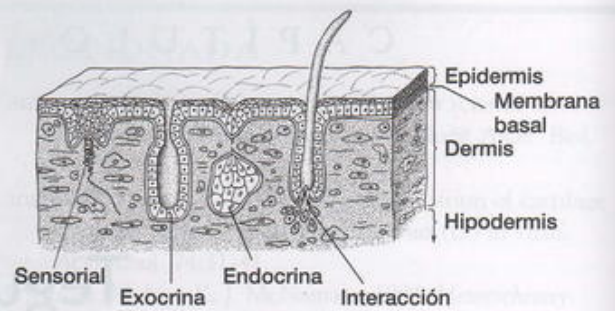


**FIGURA 6.1** Desarrollo embrionario de la piel. (a) Sección transversal que representa el embrión de un vertebrado. Inicialmente el ectodermo se diferencia en un estrato basal que rellena el peridermo externo. El dermatomo se asienta bajo la epidermis para diferenciarse en la capa de tejido conjuntivo de la dermis. Las células que migran de las crestas neurales pasan entre la dermis y la epidermis, y algunas se colocan entre estas dos capas para convertirse en cromatóforos. (b) Más adelante, la epidermis se diferencia en una capa estratificada que a veces tiene en la superficie una capa de moco o cutícula. El colágeno de la dermis forma capas diferentes que constituyen el estrato compacto. La membrana basal se sitúa entre la dermis y la epidermis. Entre la dermis y la capa de musculatura se encuentra la hipodermis, un conjunto de tejido conjuntivo laxo y tejido adiposo.

## Origen embrionario

En el embrión están delimitados la mayoría de los precursores de la piel al final de la neurulación. El ectodermo superficial monoestratificado comienza a producir la epidermis multiestratificada. La capa profunda de la epidermis, el **estrato basal** (**estrato germinativo**), se apoya sobre la membrana basal. Mediante una división celular activa, el estrato germinativo rellena la capa única de células externas llamada **peridermo** (Fig. 6.1a). Según avanza la diferenciación, se añaden capas de piel derivadas de estas dos.

La dermis proviene de varias fuentes, principalmente del dermatomo. Los **epimeros** segmentarios (somitos) se dividen dando lugar medialmente al **esclerotomo**, el origen embrionario de las vértebras, y lateralmente al **dermomiótomo**. Las células internas del dermomiótomo comienzan a reordenarse en el **miotomo**, la fuente principal del músculo esquelético. La capa externa del dermomiótomo se expande bajo el ectodermo como



**FIGURA 6.2** Especializaciones del tegumento. En la piel se localizan los receptores sensoriales. Las glándulas exocrinas, con conductos, y las glándulas endocrinas, sin conductos, se forman por invaginaciones de la epidermis. Como resultado de la interacción dermis-epidermis, se forman estructuras especializadas de la piel como el pelo, las plumas y los dientes.

un **dermatomo** más o menos visible que se diferencia en el tejido conjuntivo componente de la dermis. El tejido conjuntivo de la piel es por lo general difuso e irregular, aunque, en algunas especies, los paquetes de colágeno están distribuidos en una capa diferenciada y ordenada dentro de la dermis. Esta capa se denomina el **estrato compacto** (Fig. 6.1b). Las células que proceden de la cresta neural migran a la región situada entre la dermis y la epidermis, contribuyendo a una armadura ósea y a las células pigmentarias de la piel llamadas **cromatóforos** (que significa «que lleva color»), que, por lo general, residen en la dermis; no obstante, en algunas especies pueden enviar pseudópodos a la epidermis e incluso, instalarse los propios cromatóforos en ella y quedarse allí. A menudo, los cromatóforos están dispersos en el interior de la hipodermis. Nervios y vasos sanguíneos invaden el tegumento perfeccionando su composición estructural.

Fundamentalmente, el tegumento se compone de dos capas, epidermis y dermis, separadas por una membrana basal. Se añaden la vascularización e inervación junto con las aportaciones de la cresta neural. Tan sencillos ingredientes dan lugar a una gran variedad de elementos estructurales. El tegumento aloja órganos sensoriales que detectan la llegada de estímulos procedentes del medio externo. Invaginaciones de la superficie de la epidermis forman las glándulas de la piel: exocrinas, si retienen sus conductos, y endocrinas si se separan de la superficie y liberan los productos directamente a los vasos sanguíneos (Fig. 6.2). La interacción entre la epidermis y la dermis estimula especializaciones tales como dientes, plumas, pelos y escamas de diversos tipos (Fig. 6.3a-i).

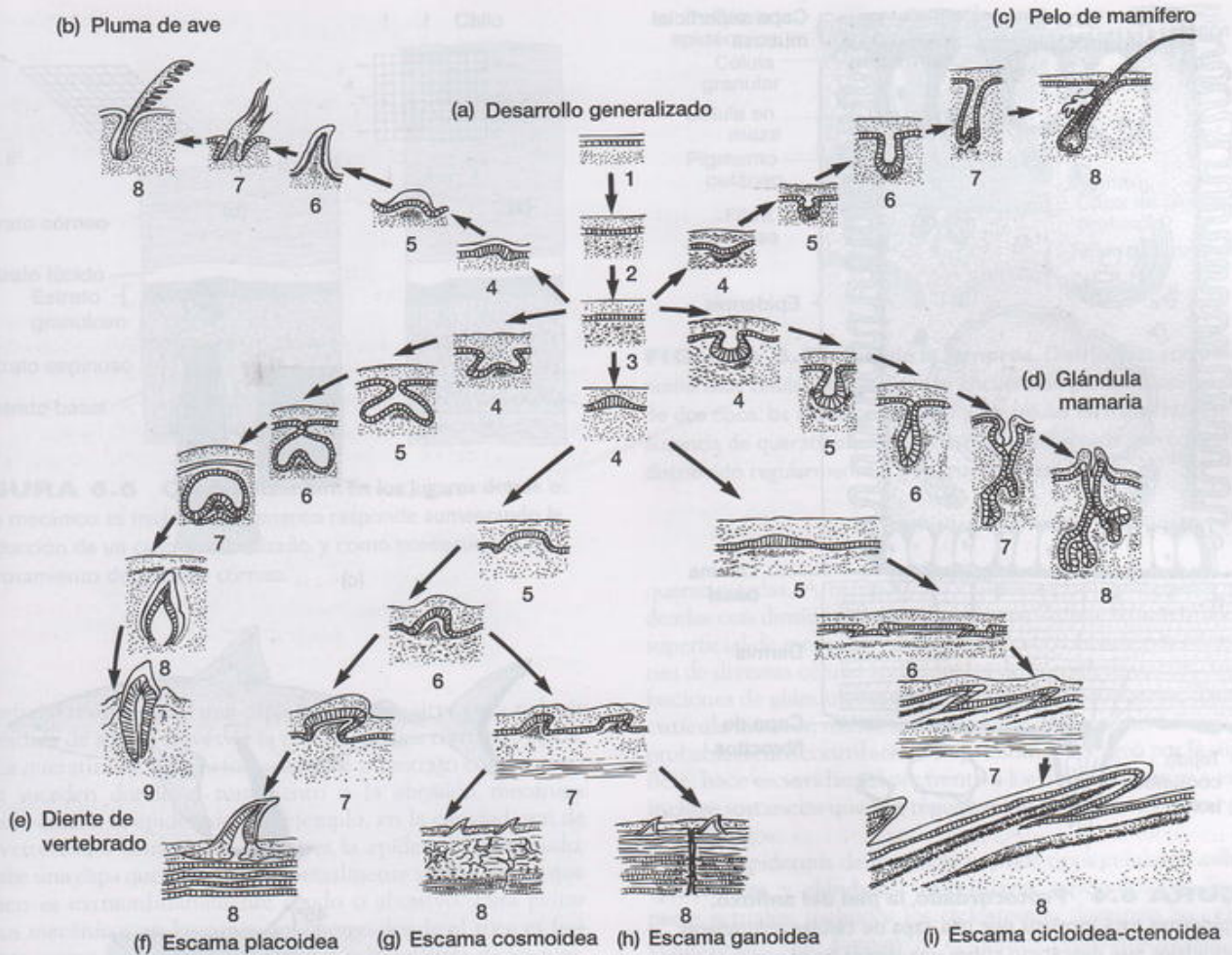
## Caracteres principales del tegumento

### Dermis

La dermis de muchos vertebrados produce directamente placas de hueso mediante osificación intramembranosa. Debido a su fuente embrionaria y a la posición inicial dentro de la dermis, estos huesos se denominan **huesos dérmicos**. Son notables en los peces ostracodermos, pero aparecen secundariamente incluso en grupos derivados, como en algunas especies de mamíferos.

Desarrollo del hueso dérmico (intramembranoso) (p. 181)





**FIGURA 6.3 Derivados de la piel.** (a) Aparte de la simple distribución de la epidermis y dermis, con una membrana basal entre ellas, se desarrollan una amplia variedad de tegumentos en los vertebrados. La interacción de la epidermis y de la dermis da lugar a las plumas de las aves (b), a los pelos y glándulas mamarias de mamíferos (c y d), a los dientes de los vertebrados (e), a las escamas placoideas de los condriktios (f), y a las escamas cosmoideas, ganoideas y ciclo-ctenoideas de los peces óseos (g-i).

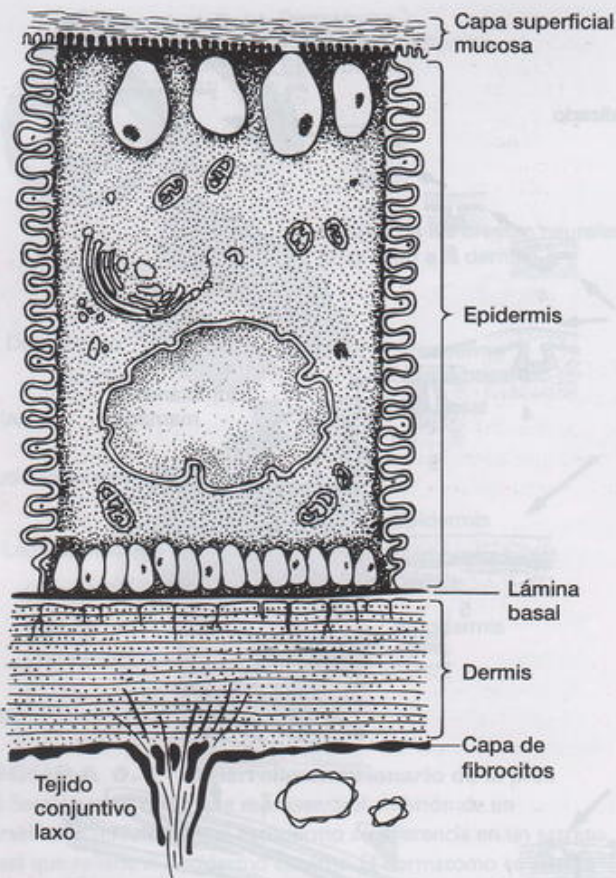
Basado en la investigación de Richard J. Krejsa en Wake.

El componente más conspicuo de la dermis es el tejido conjuntivo fibroso, compuesto principalmente por fibras de colágeno. Éstas pueden estar entretrejidas en diversos estratos denominados **capas**. La dermis del anfioxo, un protocordado, muestra una distribución del colágeno especialmente ordenada dentro de cada capa (Fig. 6.4). A su vez, las capas tienen una disposición laminar con una orientación muy regular pero alterna. Estas capas alternas actúan como una trama o como los hilos entretrejidos de una tela, dando algo de forma a la piel y evitando que se combe. En los vertebrados acuáticos, como los tiburones, los paquetes de colágeno se disponen formando un ángulo entre ellos, dando a la piel una **oblicuidad**, como un tejido sesgado; es decir, la piel se estira cuando se tensa oblicuamente a la dirección de los paquetes. Por ejemplo, si usted toma un trozo de tejido, como un pañuelo, y estira de sus hilos a lo largo o a lo ancho, la prenda bajo esta tensión paralela se extiende muy poco. Pero si se estira de las esquinas opuestas, la tensión a los hilos se aplica oblicuamente en un ángulo de 45°, y la prenda se estira considera-

blemente (Fig. 6.5a,b). Este principio parece gobernar la apretada trama de colágeno de la piel del tiburón. Su flexible piel oblicua se acomoda a los movimientos laterales del cuerpo y, simultáneamente, resiste las distorsiones de la forma del mismo. El resultado es que la piel se estira sin arrugarse, y debido a ello el agua fluye suavemente por la superficie del cuerpo sin turbulencias (Fig. 6.5d).

En peces y vertebrados acuáticos, incluyendo los escamosos acuáticos y los cetáceos, las fibras de colágeno de la dermis por lo general están distribuidas en pliegues ordenados que forman un estrato compacto reconocible. En los vertebrados terrestres el estrato compacto es menos obvio, puesto que la locomoción sobre la tierra depende más de las patas y menos del tronco. Y por supuesto, cualquier arruga de la piel es menos perjudicial en un vertebrado terrestre que se mueve por el aire. Por consiguiente, en la piel de los vertebrados terrestres, las fibras de colágeno están presentes, incluso son abundantes, pero están mucho menos regularmente ordenadas y, por lo general, no forman capas diferenciadas.





**FIGURA 6.4** Protocordado, la piel del anfibio.

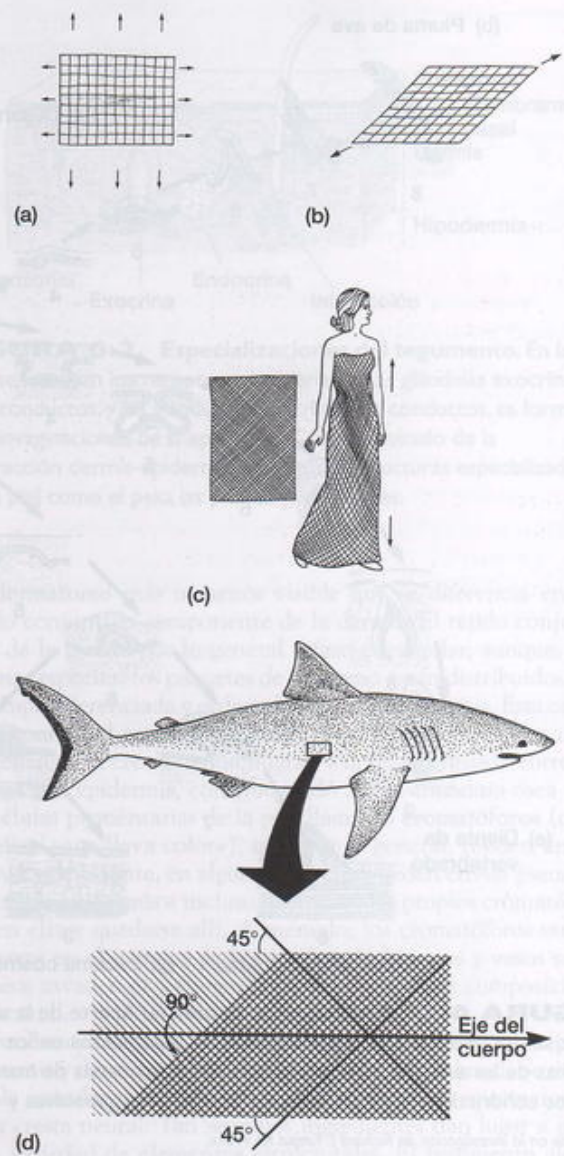
La epidermis está formada por una capa de células columnares o cuboidales que descansan sobre una lámina basal y que secretan un moco que cubre la superficie. La dermis está formada por fibras de colágeno muy ordenadas y distribuidas en capas alternas para formar un entramado que proporciona soporte estructural y flexibilidad a la pared externa del cuerpo. El pigmento es secretado por las propias células epidérmicas.

Según Olsson.

## Epidermis

La epidermis de muchos vertebrados produce moco para humedecer la superficie de la piel, lo que en los peces, parece proporcionar cierta protección contra las infecciones bacterianas, y ayuda a asegurar el flujo laminar de agua a lo largo de la superficie del cuerpo. En los anfibios, el moco probablemente cumple funciones similares y además impide que la piel se seque durante la estancia del animal en tierra.

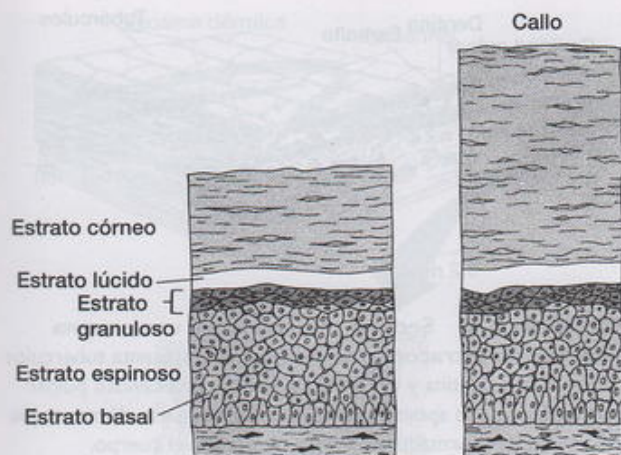
La piel que cubre el cuerpo de los vertebrados terrestres forma con frecuencia una capa **queratinizada** o **cornificada**, el **estrato córneo**. Por divisiones mitóticas se forman nuevas células epidérmicas, principalmente en el estrato basal profundo. Estas nuevas células epidérmicas empujan a las menos profundas hacia la superficie, donde, de manera ordenada, tienden a la autodestrucción. Al morir, acumulan diversos productos proteicos, y con ellos forman **queratina** en un proceso denominado **queratinización**. Así, la queratina es una clase de proteína producida durante la queratinización, y las células epidérmicas específicas que participan son **queratinocitos**. El estrato córneo



**FIGURA 6.5** Un material tejido al bies. (a) Las fibras de un tejido están formadas por filamentos longitudinales y transversales. Si las fuerzas de tensión son paralelas a los filamentos (indicadas por las flechas) la distorsión en el tejido es pequeña. (b) Sin embargo, la tensión oblicua, a  $45^\circ$  de los filamentos, da como resultado un cambio sustancial en la forma. (c) Los diseñadores de vestidos tienen en cuenta estas características de los tejidos cuando diseñan una prenda. Con una dirección oblicua laxa, los filamentos dan lugar a pliegues y arrugas, pero pueden mantener su forma a lo largo de los filamentos longitudinales y transversales. (d) Las capas de colágeno del estrato compacto de la piel de los peces actúan de forma similar. El bies, orientado a  $45^\circ$  según la longitud del cuerpo, hace flexible a la piel, y por eso se acomodan las ondulaciones laterales durante la natación. Esta distribución conserva la piel flexible pero prieta, de manera que la superficie no se arruga y, cuando el pez nada, no se induce a la corriente que pasa sobre el cuerpo a la formación de turbulencias.

Según Gordon.





**FIGURA 6.6 Queratinización.** En los lugares donde el roce mecánico es mayor, el tegumento responde aumentando la producción de un callo queratinizado, y como consecuencia el engrosamiento del estrato córneo.

superficial resultante es una capa muerta que sirve para reducir la pérdida de agua a través de la piel en medios terrestres secos.

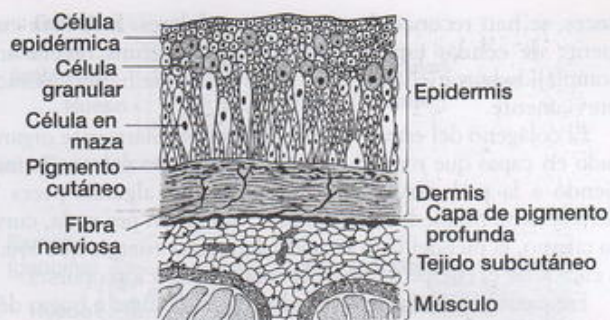
La queratinización y la formación de un estrato córneo también suceden donde el rozamiento o la abrasión mecánica directa daña a la epidermis. Por ejemplo, en la cavidad oral de los vertebrados acuáticos y terrestres la epidermis, a menudo, exhibe una capa queratinizada, especialmente si el alimento que comen es extraordinariamente agudo o abrasivo. Para evitar daños mecánicos en las zonas del cuerpo donde el roce es frecuente, como las palmas de las manos o las plantas de los pies, el estrato cornificado puede formar una gruesa capa protectora o callo (Fig. 6.6). El estrato córneo puede diferenciarse en pelos, pezuñas, vainas de cuerno u otras estructuras cornificadas especializadas. El término **sistema queratinizante** se refiere a la elaborada interacción de la epidermis con la dermis que produce la transformación ordenada de los queratinocitos en tales estructuras cornificadas.

Finalmente, dentro del tegumento de muchos vertebrados acuáticos y terrestres se forman escamas. Las escamas básicamente son pliegues en el tegumento. Si predominan las aportaciones de la dermis, especialmente en forma de hueso dérmico osificado, el pliegue se llama **escama dérmica**. Un pliegue epidérmico, especialmente en forma de capa queratinizada engrosada, forma una **escama epidérmica**.

## Filogenia

### Tegumento de los peces

Con pocas excepciones, la piel de la mayoría de los peces actuales está sin queratinizar y, en su lugar, cubierta por moco. En unos pocos grupos se incluyen excepciones de especializaciones queratinizadas: los «dientes» que tapizan el embudo bucal de las lampreas, la cubierta de las mandíbulas de algunos peces herbívoros y la superficie de roce de la piel de algunos peces semiterrestres son derivados totalmente queratinizados. No obstante, en la mayoría de los peces actuales, la epidermis es viva y activa, careciendo de una capa superficial de células muertas



**FIGURA 6.7 Piel de la lamprea.** Distribuidas entre las numerosas células epidérmicas se encuentran glándulas unicelulares de dos tipos: las células granulares y las células en maza. Nótese la ausencia de queratinización. La dermis está formada por colágeno distribuido regularmente, y por cromatóforos.

queratinizadas. A menudo, las células superficiales están moldeadas con diminutas **microcrestas** que quizás retienen la capa superficial de moco. La capa mucosa está formada por secreciones de diversas células individuales de la epidermis, con contribuciones de glándulas multicelulares. La capa mucosa, llamada **cutícula mucosa**, resiste la penetración de bacterias infecciosas, probablemente contribuye al flujo laminar del agua por la superficie, hace escurridizo al pez frente a los depredadores, y a veces incluye sustancias que son repugnantes, de aviso, o tóxicas para los enemigos.

En la epidermis de los peces hay dos tipos celulares: **células epidérmicas** y **glándulas unicelulares** especializadas. En los peces actuales, incluidos los ciclóstomos, dominan las células epidérmicas, que forman la epidermis pluriestratificada. Las células epidérmicas superficiales están estrechamente conectadas mediante uniones celulares, y contienen numerosas vesículas secretoras que son liberadas a la superficie, contribuyendo a la formación de la cutícula mucosa. Las células epidérmicas de la capa basal son columnares o cúbicas. Hay actividad mitótica pero está restringida al estrato basal.

Las glándulas unicelulares son sencillas, especializadas y están entremezcladas en la población de células epidérmicas. Hay varios tipos de glándulas unicelulares: la **célula en maza** es una glándula unicelular alargada, en ocasiones binucleada (Fig. 6.7). Ciertas sustancias químicas producidas por estas células provocan alarma o miedo, y se cree que son liberadas por individuos vigilantes para advertir a otros de un peligro eminente. La **célula granular** es una célula variada que se encuentra en la piel de las lampreas y otros peces (Fig. 6.7). Ambos tipos de células, en maza y granular, contribuyen a la formación de la cutícula mucosa, pero no se conocen totalmente sus otras funciones. La **célula calciforme** es un tipo de glándula unicelular que falta en la piel de la lamprea, pero que generalmente se encuentra en otros peces cartilaginosos y óseos. Sus secreciones también contribuyen a la formación de la cutícula mucosa y se reconocen por su forma de «copa», a saber, un tallo basal estrecho, y un extremo apical ancho que alberga las secreciones. El microscopio electrónico ha contribuido a diferenciar en la epidermis un tipo adicional de glándula unicelular, la **célula sacciforme**. Ésta alberga una gran vesícula con producto de secreción que, una vez liberado, parece actuar como repelente o tóxico frente a los enemigos. Según ha aumentado el interés por el estudio de la piel de los



peces, se han reconocido otros tipos celulares. Esta lista creciente de células especializadas de la epidermis revela una complejidad y variedad de funciones que no se había valorado previamente.

El colágeno del estrato compacto está regularmente organizado en capas que rodean en espiral el cuerpo del pez, permitiendo a la piel curvarse sin arrugarse. En algunos peces la dermis tiene propiedades elásticas. Cuando un pez nada, curva su cuerpo, la piel del lado estirado almacena energía que ayuda a enderezar el cuerpo y curvar la cola en dirección opuesta.

Frecuentemente la dermis de los peces da lugar a hueso dérmico y éste a escamas dérmicas. Además, la superficie de las escamas de los peces está, en ocasiones, recubierta por un esmalte duro, acelular, de origen epidérmico y una capa más profunda de dentina de origen dérmico. Hasta hace poco, tanto esmalte como dentina se identificaban por su aspecto, no por su composición química. Como el aspecto de la superficie de las escamas cambia entre los distintos grupos de peces, la terminología también varía. Filogenéticamente se pensó que el esmalte dio lugar a la «ganofina» y la dentina a la «cosmina». Estos términos se inspiraron en el aspecto superficial de las escamas, no en su composición química ni tampoco en su organización histológica. Quizás, lo mejor sea considerar la ganofina como una expresión morfológica diferente del esmalte, y la cosmina como una expresión morfológica diferente de la dentina; y como hemos dicho anteriormente, ambas con sutiles diferencias químicas.

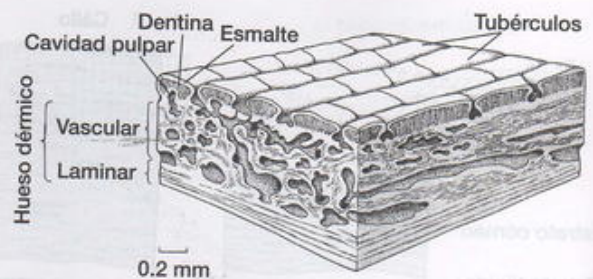
### Peces primitivos

En ostracodermos y placodermos, el tegumento produjo la armadura dérmica formada por prominentes placas óseas que encerraban sus cuerpos en un exoesqueleto. Los huesos dérmicos de la región craneal eran anchos y formaban el escudo cefálico; pero más posteriormente, a lo largo del cuerpo, los huesos dérmicos tendían a romperse en piezas más pequeñas: las escamas dérmicas. La superficie de estas escamas, a menudo, estaban decoradas con diminutos tubérculos en forma de seta. Estos tubérculos consistían en una capa superficial de esmalte, o de una sustancia parecida, sobre una capa interna de dentina (Fig. 6.8). En el interior de cada tubérculo había una o varias cavidades pulpares radiales. El hueso dérmico que sostenía estos tubérculos era laminar, organizado en capas.

La piel de los mixines y de las lampreas actuales difiere considerablemente de la de los peces primitivos fósiles. Se ha perdido el hueso dérmico y la superficie de la piel es lisa y sin escamas. La epidermis está formada por numerosas células epidérmicas vivas dispuestas en capas. Intercaladas con ellas hay glándulas unicelulares particularmente grandes, células granulares y células en maza. Además, la piel de los mixines incluye células filamentosas que, cuando se molesta al pez, descargan en la superficie de la piel gruesos cordones de moco. La dermis está altamente organizada en capas regulares de tejido conjuntivo fibroso, y en toda ella hay células de pigmento. La hipodermis incluye tejido adiposo. Los mixines también tienen en el interior de la dermis glándulas de moco multicelulares, que liberan sus productos a la superficie mediante conductos.

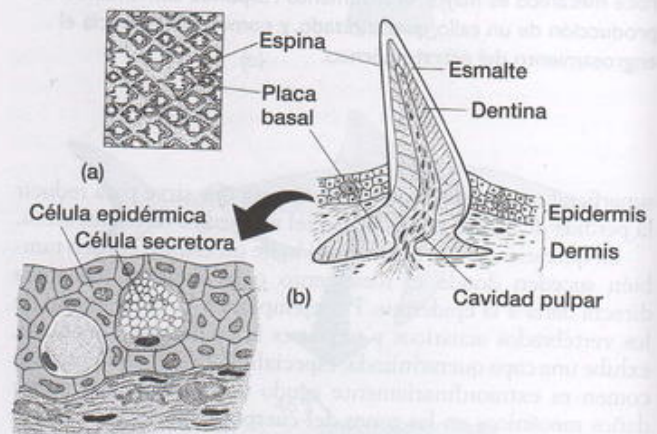
### Condrictios

En los peces cartilaginosos no hay hueso dérmico, pero sí denticulos superficiales denominados escamas placoideas, que dan a la superficie de la piel un tacto rugoso (Fig. 6.9a). Existen evidencias recientes que sugieren que cuando el pez nada hacia



**FIGURA 6.8** Sección transversal de una escama engrosada de ostracodermo. La superficie presenta tubérculos revestidos con dentina y esmalte, que cubren una cavidad pulpar. Estos tubérculos se apoyan sobre una capa de hueso dérmico, que forma parte de la armadura dérmica que cubre el cuerpo.

Según Klaer.



**FIGURA 6.9** La piel del tiburón. (a) Vista superficial de la piel que muestra la disposición regular de las escamas placoideas. (b) Sección transversal de la escama placoidea del tiburón. El saliente de la escama está formado por esmalte y dentina rodeando a una cavidad pulpar.

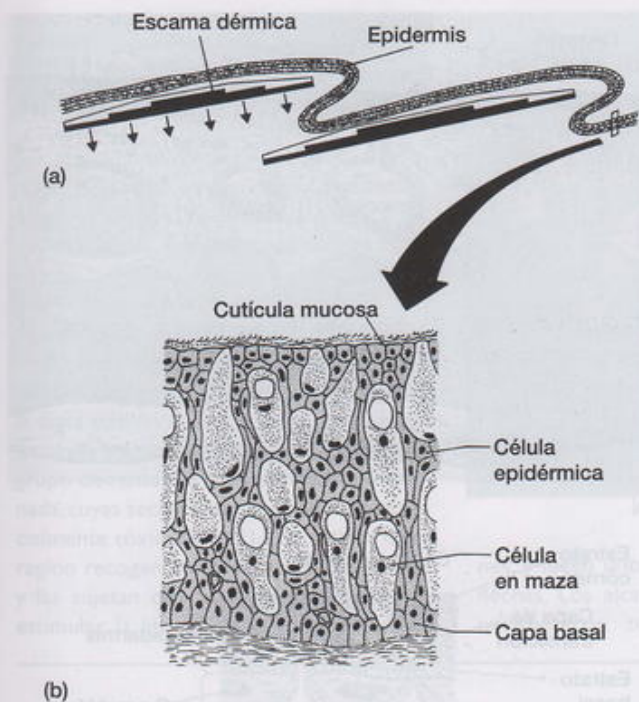
delante estas diminutas escamas afectan favorablemente al flujo del agua sobre la piel, ya que reducen la fuerza de rozamiento. En la epidermis están presentes numerosas células secretoras, así como células epidérmicas estratificadas. La dermis está formada por tejido conjuntivo fibroso, especialmente fibras elásticas y de colágeno, cuya distribución regular forma un entramado semejante al de una tela (Fig. 6.5d), lo que aporta resistencia a la piel e impide que ésta se arrugue durante la natación.

La escama placoidea se desarrolla en la dermis pero sobresale a través de la epidermis hasta alcanzar la superficie. Un capuchón de esmalte forma la punta; debajo de ella se encuentra la dentina, y en el interior de ésta existe una cavidad pulpar (Fig. 6.9a,b). En la parte inferior de la epidermis y en las regiones superiores de la dermis hay cromatóforos.

### Peces óseos

La dermis de los peces óseos está subdividida en dos capas: una capa superficial de tejido conjuntivo laxo y una capa pro-



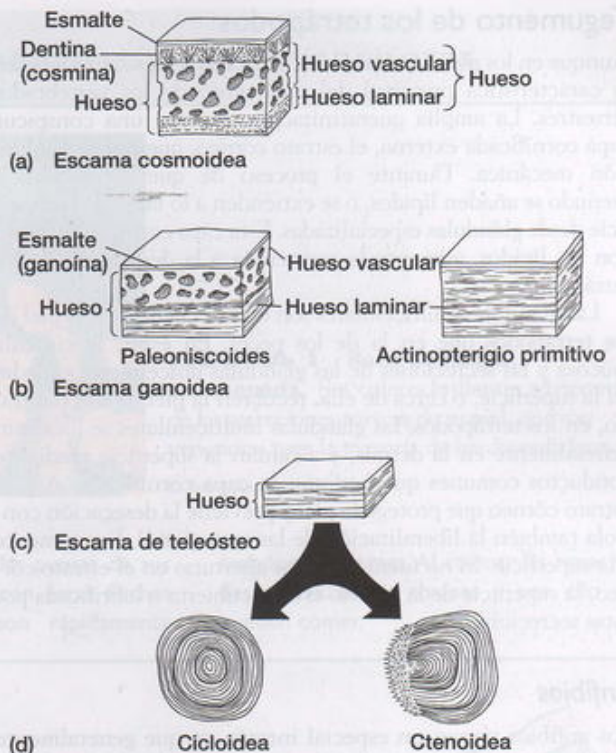


**FIGURA 6.10** La piel de un pez óseo. (a) Distribución de las escamas dérmicas en el interior de la piel de un pez teleosteo (las flechas indican la dirección del crecimiento de la escama). (b) Un detalle de la epidermis. Nótese las células epidérmicas y las células en maza.

(a) Según Spearman.

funda de conjuntivo fibroso. Los cromatóforos se encuentran en el interior de la dermis, cuyo producto estructural más importante es la escama. En los peces óseos las escamas dérmicas no perforan la epidermis, pero están tan próximas a la superficie que dan la impresión de que la piel es dura (Fig. 6.10a,b). La envoltura epidérmica contiene una capa basal de células. Por encima de ella hay células epidérmicas estratificadas. Como se mueven hacia la superficie, las células epidérmicas sufren transformaciones citoplasmáticas, pero no se queratinizan. Dentro de estas capas de células epidérmicas hay glándulas unicelulares sencillas: las células secretoras y las células en maza. Estas glándulas unicelulares, junto con las células epidérmicas, constituyen el origen de la cutícula mucosa, o superficie «viscosa».

Según su aspecto, se reconocen entre los peces óseos varios tipos de escamas. La **escama cosmoidea**, vista en los primitivos sarcopterigios, se encuentra sobre una doble capa de hueso: una capa vascular (hueso esponjoso) y otra laminar. Sobre la superficie externa del hueso hay una capa que hoy día se reconoce como dentina, y extendida superficialmente sobre ella una capa identificada como esmalte. El aspecto inusual de estas cubiertas de esmalte y dentina inspiró, en la vieja literatura, los nombres respectivos de «ganoína» y «cosmina», en la creencia equivocada de que la ganoína era un mineral fundamentalmente distinto del esmalte y que la cosmina lo era de la dentina. Aunque actualmente está clara la naturaleza química de estas capas, los nombres primitivos han permanecido para denominar a los diferentes tipos de escamas. En la escama cosmoidea hay una



**FIGURA 6.11** Tipos de escamas en los peces óseos. Sección transversal de una escama cosmoidea (a), ganoidea (b), y escama de un teleosteo (c). Vista superficial de dos tipos de escamas de teleosteos, escamas cicloideas y ctenoideas (d).

capa bien desarrollada, gruesa, de dentina (cosmina) bajo una fina capa de esmalte (Fig. 6.11a).

La **escama ganoidea** se caracteriza por la presencia de una gruesa capa superficial de esmalte (ganoína), sin una capa subyacente de dentina (Fig. 6.11b). La base de esta escama la forma el hueso dérmico, pudiendo presentarse como una capa doble de hueso vascular y laminar (en los peces paleoniscoides) o como una capa única de hueso laminar (en otros actinopterigios primitivos). Las escamas ganoideas son brillantes (debido al esmalte), están solapadas y entrelazadas. Los polipteriformes y lepidosteos actuales conservan escamas ganoideas. Sin embargo, en la mayoría de las líneas evolutivas de los peces óseos, las escamas ganoideas están reducidas por la pérdida de la capa de hueso vascular y por la pérdida del esmalte superficial. Esto produce en los teleosteos una escama bastante diferente.

La **escama del teleosteo** carece de esmalte, dentina y capa de hueso vascular. Sólo queda el hueso laminar, que es acelular y principalmente no calcificado (Fig. 6.11c). En los teleosteos se reconocen dos tipos de escamas. Una es la **escama cicloidea**, compuesta por anillos concéntricos o **circuli**. La otra es la **escama ctenoidea**, cuyo lado posterior presenta un borde con salientes (Fig. 6.11d). A medida que el teleosteo crece, aparecen nuevos círculos en la escama, semejantes a los anillos de un árbol. Es evidente la existencia de ciclos anuales, y desde este modelo de grupos de círculos de las escamas podemos determinar la edad de un pez.



## Tegumento de los tetrápodos

Aunque en los peces existe queratinización, ésta se convierte en la característica principal del tegumento de los vertebrados terrestres. La amplia queratinización produce una conspicua capa cornificada externa, el estrato córneo, que resiste la abrasión mecánica. Durante el proceso de queratinización, a menudo se añaden lípidos, o se extienden a lo largo de la superficie desde glándulas especializadas. Esta capa cornificada, junto con los lípidos, aumenta la resistencia a la desecación de los tetrápodos.

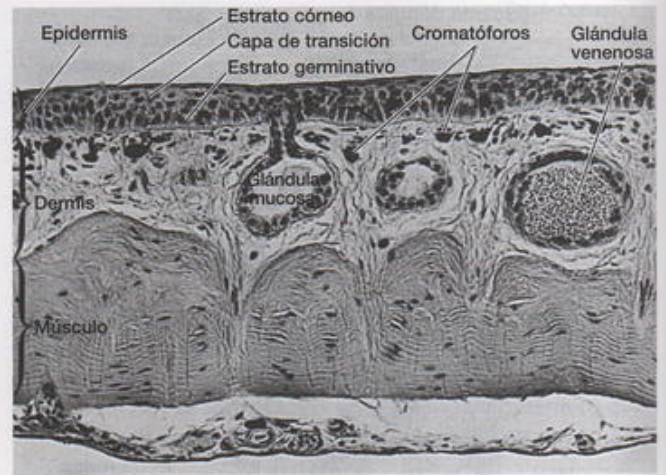
Las glándulas multicelulares son más frecuentes en la piel de los tetrápodos que en la de los peces. En éstos, la cutícula mucosa y las secreciones de las glándulas unicelulares situadas en la superficie, o cerca de ella, recubren la piel. Por el contrario, en los tetrápodos, las glándulas multicelulares se localizan generalmente en la dermis, y alcanzan la superficie mediante conductos comunes que perforan la capa cornificada. Así, el estrato córneo que protege la piel y previene la desecación controla también la liberalización de las secreciones directamente a la superficie. Si no fuera por estas aberturas en el estrato córneo, la superficie de la piel no estaría cubierta o lubricada por estas secreciones.

## Anfibios

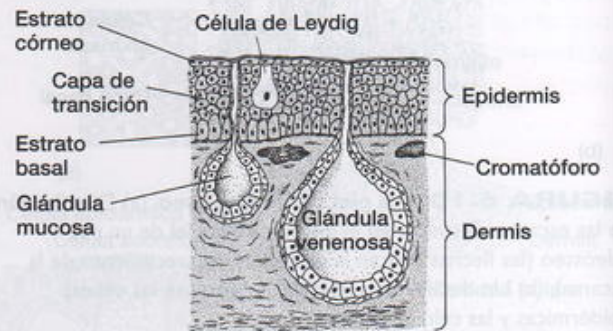
Los anfibios tienen un especial interés, ya que generalmente sufren metamorfosis en su ciclo vital, pasando de una forma acuática a una terrestre. En la mayoría de los anfibios modernos la piel está además especializada como superficie respiratoria; a través de ella tiene lugar el intercambio gaseoso, con capilares situados en la capa más interna de la epidermis y en la parte más profunda de la dermis. De hecho, algunas salamandras carecen de pulmones, y dependen totalmente de la **respiración cutánea** a través de la piel para cubrir sus necesidades metabólicas.

### Respiración cutánea (p. 409)

La mayoría de los anfibios primitivos tenían escamas como las de los peces de los que se originaron. Entre las formas actuales, las escamas dérmicas sólo están presentes como vestigios en algunas especies de cecílias tropicales (Apoda). Ranas y salamandras carecen de toda traza de escama dérmica (Fig. 6.12a). En las salamandras, la piel de sus larvas acuáticas incluye una dermis de tejido conjuntivo fibroso formado por un tejido suelto superficial situado sobre una capa compacta más profunda. En la epidermis hay células basales profundas y células apicales superficiales. Esparcidas por todos lados hay grandes **células de Leydig** a las que se atribuye la secreción de sustancias que impiden la entrada de bacterias o virus (Fig. 6.12b). Como en las larvas, la dermis de los adultos terrestres se compone de tejido conjuntivo fibroso. La epidermis carece de células de Leydig, sin embargo se pueden reconocer diferentes regiones, tales como el estrato basal, el espinoso, el granuloso y el córneo. La presencia de un estrato córneo fino proporciona cierta protección frente a la abrasión mecánica y retarda la pérdida de humedad del cuerpo, sin por ello dificultar en exceso el intercambio gaseoso cutáneo. Durante la época de cría se pueden formar **almohadillas nupciales** en los dedos o patas de las salamandras o ranas macho. Las almohadillas nupciales son callos de epidermis cornificada que ayudan al macho a sujetar a la hembra durante el apareamiento.



(a)



(b)

**FIGURA 6.12** La piel de un anfibio. (a) Sección transversal de la piel de una rana adulta. Se distinguen un estrato basal fino y un estrato córneo superficial. La capa de transición entre ellos incluye un estrato espinoso y un estrato granuloso. (b) Esquema de la piel de un anfibio que muestra las glándulas mucosas y de veneno que vierten sus secreciones a la superficie de la epidermis mediante conductos cortos.

Por lo general, la piel de salamandras y ranas incluye normalmente dos tipos de glándulas multicelulares: glándulas mucosas y glándulas de veneno. Ambos tipos se localizan en la dermis y desembocan en la superficie mediante conductos (Fig. 6.12b). Las **glándulas mucosas** tienden a ser más pequeñas; cada una de ellas está formada por un pequeño racimo de células que liberan sus productos en un conducto común. Las **glándulas de veneno** (glándulas granulares), tienden a ser algo mayores, y a veces contienen secreciones almacenadas en la luz de cada glándula. Las secreciones de las glándulas venenosas suelen ser desagradables e incluso tóxicas para los depredadores. Sin embargo, pocas personas que cogen anfibios son afectadas por estas secreciones, y no deben preocuparse, ya que solamente son potencialmente dañinas si se comen o inyectan en el torrente circulatorio.

Ocasionalmente se pueden encontrar cromatóforos en la epidermis, pero la mayoría de ellos residen en la dermis. Los capilares sanguíneos, restringidos a la dermis en la mayoría de los vertebrados, alcanzan la parte inferior de la epidermis en los anfibios, una característica que ayuda a la respiración cutánea.



La piel de la mayoría de los anfibios contiene glándulas que segregan productos desagradables e incluso tóxicos para los depredadores. Con frecuencia estas toxinas de la piel no son de la rana sino que son toxinas que han incorporado de sus presas.

Algunos especialistas en hormigas sugieren que los insectos pueden incorporar de la dieta toxinas o precursores de éstas. En las regiones tropicales de América viven un grupo de ranas, las ranas de flecha envenenada, cuyas secreciones de la piel son especialmente tóxicas (Fig. 1). Los nativos de la región recogen con frecuencia estas ranas y las sujetan con palos sobre fuego para estimular la liberación de estas secrecio-

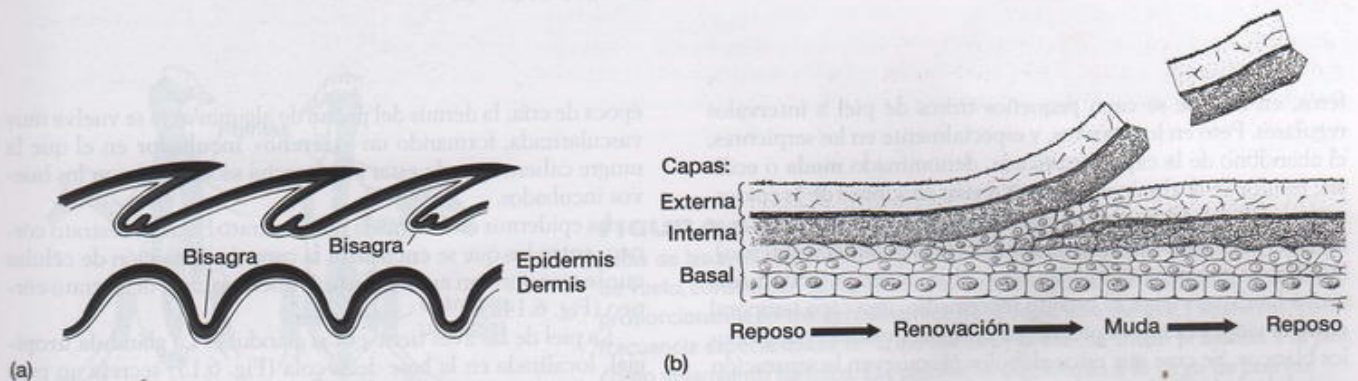


**FIGURA 1 Rana de flecha envenenada.** Sus colores brillantes advierten de las secreciones tóxicas de su piel, que son venenosas para la mayoría de los depredadores.

© Rob y Ann Simpson.

nes, y luego untarlas en las puntas de sus flechas. Los alcanzados con estas flechas untadas con toxinas son rápidamente

sedados o muertos. Al cocinar las ranas se desnaturalizan las toxinas y por ello se pueden comer.



**FIGURA 6.13 La piel de los reptiles.** (a) Escamas epidérmicas. La extensión de los salientes y el solapamiento de las escamas epidérmicas varían entre los reptiles, e incluso a lo largo del cuerpo de un mismo individuo. Se representan escamas de una serpiente (arriba) y escamas tuberculares típicas de muchos lagartos (abajo). Entre las escamas hay un área fina de epidermis, una «bisagra» que da flexibilidad a la piel. (b) Muda de la piel. Justo antes de que la capa externa de la epidermis sea mudada, las células basales producen una generación epidérmica interna. En la zona de separación se reúnen glóbulos blancos para separar la epidermis nueva de la vieja.

(a) Según Maderson; (b) según Landmann.

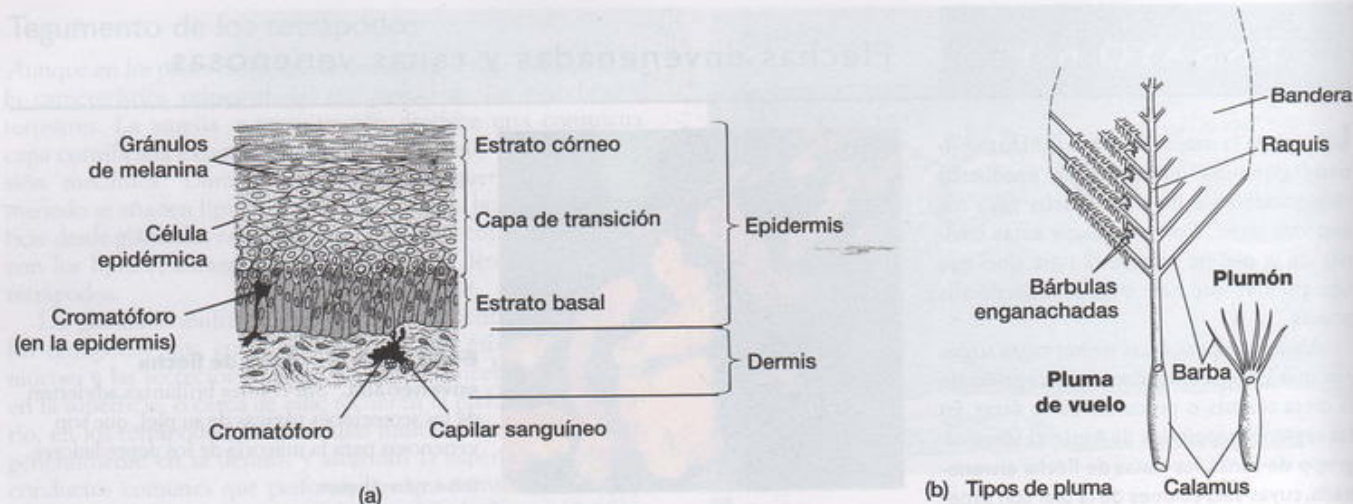
**Reptiles**

La piel de los reptiles refleja su mayor compromiso con una existencia terrestre. La queratinización está mucho más extendida y hay menos glándulas en la piel que en los anfibios. Existen escamas, pero éstas son básicamente distintas a las escamas dérmicas de los peces que se forman alrededor de hueso dérmico. Por lo general, la escama de los reptiles carece de hueso de soporte o de cualquier otra contribución estructural significativa de la dermis. En su lugar, la escama es un repliegue de la superficie epidérmica. La unión entre escamas epidérmicas adyacentes es una bisagra flexible (Fig. 6.13a). Si la escama epidérmica es grande y en forma de lámina, se la denomina escudo. Además, las escamas epidérmicas pueden modificarse en crestas, espinas o salientes que semejan cuernos.

Muchos reptiles presentan hueso dérmico, aunque generalmente no asociado a las escamas. Son ejemplos las **gastralias**, una colección de huesos en la zona abdominal. Los huesos que soportan la epidermis se denominan **osteodermis**, placas de hueso dérmico localizadas bajo las escamas epidérmicas. Se encuentran osteodermis en los cocodrilos, algunos lagartos y ciertos reptiles extinguidos. Algunos huesos del caparazón de la tortuga probablemente sean osteodermis modificados.

La dermis de la piel de los reptiles está compuesta por tejido conjuntivo fibroso. La epidermis generalmente presenta tres regiones delimitadas: estrato basal, granuloso y córneo. Sin embargo esta estructura cambia antes de la muda, ya que los reptiles desprenden grandes jirones de piel cornificada. La muda en tortugas y cocodrilos es modesta si se compara con aves y mamí-





**FIGURA 6.14** La piel de las aves y morfología de la pluma. (a) Sección de la piel que muestra el estrato basal y la capa superficial queratinizada, el estrato córneo. Las células que atraviesan la membrana basal permanecen primero un tiempo en la capa de transición antes de alcanzar la superficie. Esta capa media de transición es equivalente a las capas espinosa y granulosa de los mamíferos. (b) Morfología general de una pluma de vuelo y del plumón.

(a) Según Lucas y Stettenheim; (b) según Spearman.

feros, en los que se caen pequeños trozos de piel a intervalos regulares. Pero en los lagartos, y especialmente en las serpientes, el abandono de la capa cornificada, denominado **muda** o **ecdisis**, resulta de la eliminación de extensas secciones de la epidermis superficial. Cuando comienza la muda, el estrato basal, que ha dado lugar al estrato granuloso (interno) y córneo (externo), duplica las capas profundas de estos últimos, empujando hacia arriba las capas viejas. El **estrato intermedio**, una capa temporal entre la vieja y la nueva piel (Fig. 6.13b) es invadido por glóbulos blancos. Se cree que estos glóbulos promueven la separación y pérdida de la vieja capa superficial de la piel.

Las glándulas tegumentarias de los reptiles por lo general están restringidas a ciertos lugares del cuerpo. Muchos lagartos poseen filas de **glándulas femorales** en la parte inferior de las extremidades posteriores, en la región de los muslos. Los cocodrilos y algunas tortugas tienen **glándulas odoríferas**. En la cloaca de los caimanes de ambos sexos desembocan un par de glándulas odoríferas, y otro par en los márgenes de la mandíbula inferior. En algunas tortugas las glándulas odoríferas pueden producir un olor bastante acre, especialmente cuando al coger al animal éste se asusta. Se considera que la mayoría de las glándulas del tegumento de los reptiles tienen un importante papel en el comportamiento reproductor y en la disuasión de los depredadores, pero no se conoce bien la relación entre dichas glándulas y los comportamientos sociales de estos animales.

## Aves

**Estructura básica** Se ha dicho que las plumas de las aves son escamas elaboradas de reptiles, lo que simplifica mucho la homología, pero probablemente nada más. Desde luego la presencia de escamas epidérmicas a lo largo de las patas y pies de las aves testifica su deuda con los reptiles.

La dermis de la piel de las aves, especialmente cerca de los folículos plumosos, está ricamente provista de vasos sanguíneos, terminaciones nerviosas sensoriales y músculos lisos. Durante la

época de cría, la dermis del pecho de algunas aves se vuelve muy vascularizada, formando un «terreno» incubador en el que la sangre caliente puede estar en estrecha asociación con los huevos incubados.

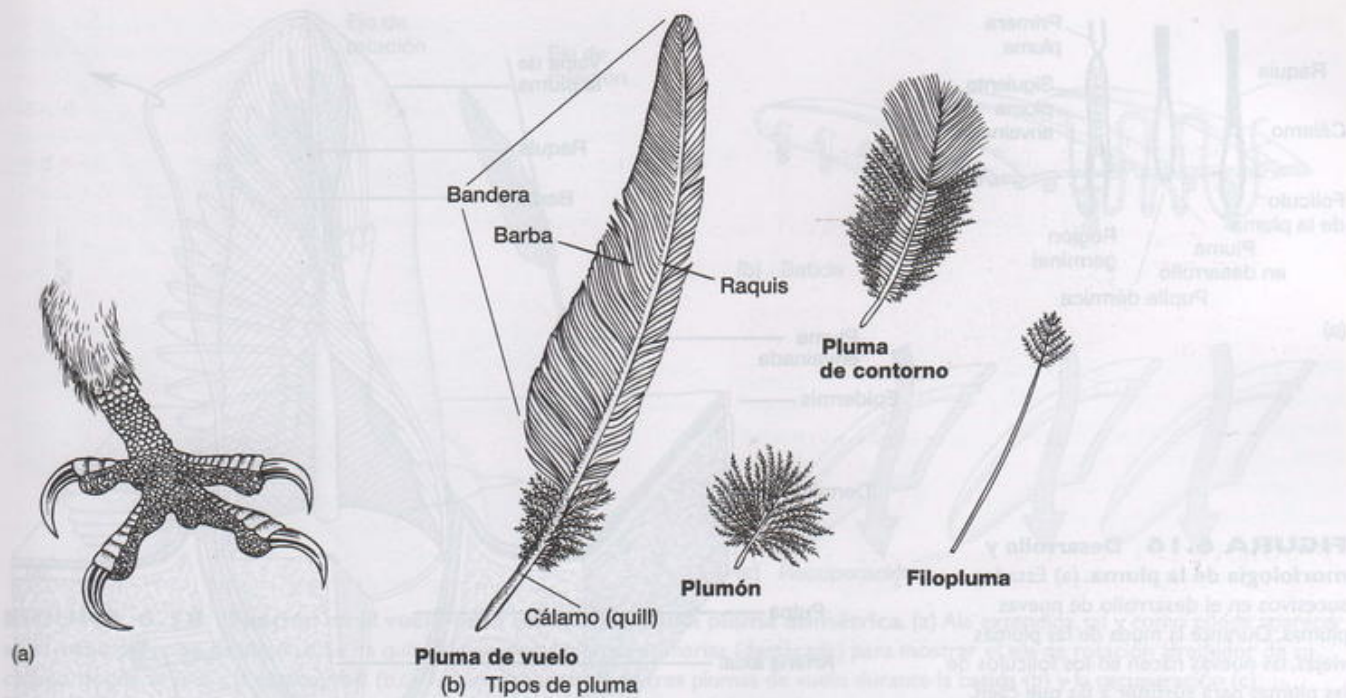
La epidermis está formada por el estrato basal y el estrato córneo, entre los que se encuentra la capa de transición de células que se transforman en la superficie queratinizada del estrato córneo (Fig. 6.14a,b).

La piel de las aves tiene pocas glándulas. La **glándula uropigial**, localizada en la base de la cola (Fig. 6.15) secreta un producto lipoproteico que las aves recogen con los laterales del pico y luego untan en sus plumas. Las plumas untadas con esta secreción se hacen repelentes al agua y esto probablemente condiciona a la queratina de la que están compuestas. La otra glándula es la **glándula de la sal**, que se localiza en la cabeza de algunas aves y está bien desarrollada en las aves marinas. La glándula de la sal excreta el exceso de sal obtenido cuando estas aves ingieren alimento marino y agua de mar. Las plumas y la piel del colorido pitohuí capiroto de Nueva Guinea están protegidas por una potente secreción tóxica, cuya naturaleza química es sorprendentemente semejante a las toxinas de la rana de flecha envenenada. Aparentemente, el veneno de las aves actúa como repelente frente al ataque de serpientes y aves de presa, lo cual puede también relacionarse con la brillante coloración que anuncia su toxicidad a los depredadores.

## Excreción salina (p. 517)

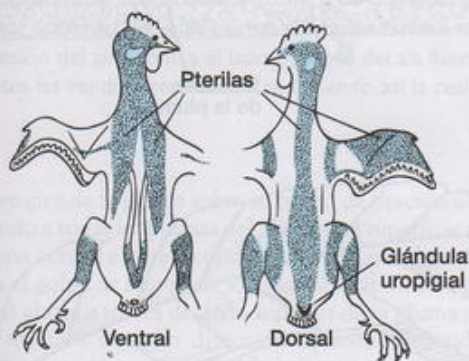
Las plumas distinguen a las aves de otros vertebrados. Pueden ser estructuralmente complejas y mostrar formas variadas. Son derivados de la piel, sin elementos vasculares ni nerviosos, principalmente de la epidermis y del sistema queratinizado. Están situadas en la superficie del cuerpo a lo largo de tramos diferentes denominados **pterilas** (Fig. 6.15b). Cada año las plumas son reemplazadas mediante una o varias mudas. Embriológicamente se desarrollan a partir de **folículos plumosos**, invaginaciones de la epidermis que se introducen en la dermis





(a)

Pluma de vuelo  
(b) Tipos de pluma



(c)

**FIGURA 6.15** Derivados epidérmicos en aves. (a) Los pies y patas de las aves presentan escamas epidérmicas. (b) Tipos de plumas. Plumitas de vuelo, constituyen la superficie locomotora principal. Plumitas de contorno, proporcionan la forma aerodinámica de la superficie del ave. Filoplumas, con frecuencia especializadas en la exhibición. Plumón, se sitúan próximas a la piel, como aislamiento térmico. Las plumas se distribuyen a lo largo de pterilas específicas o tractos con plumas.

Según Smith.

subyacente. La raíz del folículo plumoso, en asociación con la cavidad de la pulpa dérmica, comienza a formar la pluma. Ésta crece hacia afuera dentro de un estuche o cubierta (Fig. 6.16a). En el interior del estuche el eje central se divide en dos partes: un raquis distal, que lleva barbas con conexiones que se enganchan denominadas bárbulas, y un cálamo proximal que se fija al cuerpo (Fig. 6.16b).

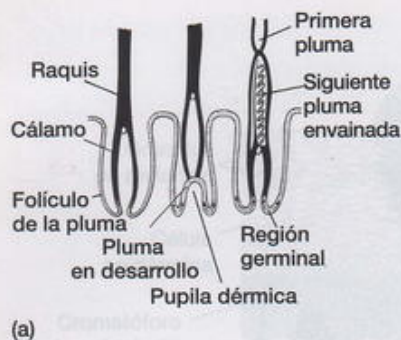
**Funciones** Existen varios tipos de plumas (Fig. 6.15b). Las plumas de contorno dan la forma aerodinámica a la superficie del ave. Tumbadas y próximas a la piel constituyen un aislante térmico. Las filoplumas están a menudo especializadas para la exhibición, y las plumas de vuelo forman la principal superficie aerodinámica. Las plumas de vuelo de las alas, **remiges** o **remeras**, se caracterizan por tener un raquis largo y una prominente **bandera** o **vexilo** (Fig. 6.16b). Aunque estas plumas poseen alguna utilidad como aislantes, su función primaria es la locomoción. La mayoría de las plumas reciben estímulos sensoriales y llevan colores para la exhibición o el cortejo. En la epidermis hay cromatóforos, y sus pigmentos son transportados

a las plumas para darles color. Así mismo, la refracción de la luz en las barbas y bárbulas de la pluma también crea ciertos tipos de colores iridiscentes.

Al menos existe un ave en la que sus plumas y su piel están ligeramente recubiertas por una toxina, que se supone disuade a los depredadores. El ave, brillantemente coloreada, es el pitohuí capiroto de Nueva Guinea, del tamaño de un arrendajo azul. El veneno actúa repeliendo a serpientes, aves de presa y otros depredadores, una vez que han probado una de sus plumas. El brillante plumaje del pitohuí podría representar una coloración de advertencia frente a los depredadores.

**Evolución de las plumas** Cuando pensamos en las plumas, lo hacemos teniendo en cuenta su papel en el vuelo, pero probablemente tuvieron otras funciones cuando se originaron. Uno de los puntos de vista existentes supone que las plumas, o sus predecesores escamosos, tuvieron un papel en el aislamiento de la superficie. Por supuesto, la superficie de aislamiento retiene el calor del cuerpo o protege a éste del exceso de calor del medio. Éstas pueden haber sido las ventajas iniciales de las

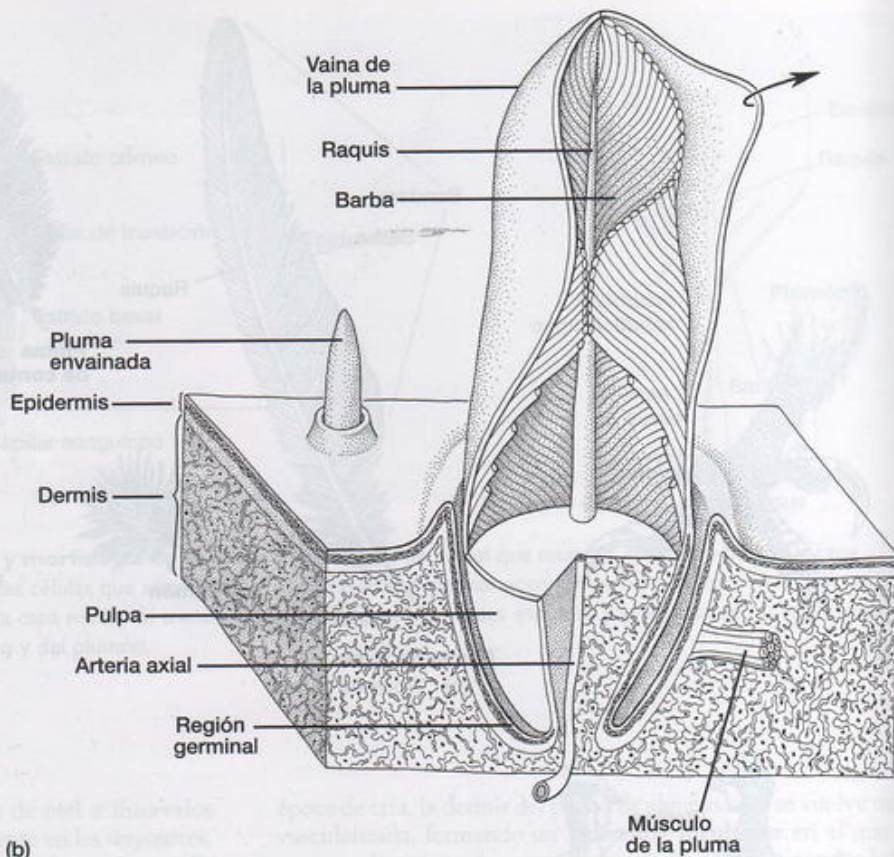




(a)

**FIGURA 6.16** Desarrollo y morfología de la pluma. (a) Estados sucesivos en el desarrollo de nuevas plumas. Durante la muda de las plumas viejas, las nuevas nacen en los folículos de las plumas para sustituir a las que caen. (b) Desarrollo de un folículo plumoso. La pluma en sí se forma en el interior de un estuche que, como la pluma, es un derivado queratinizado de la epidermis.

(a) Según Spearman.



(b)

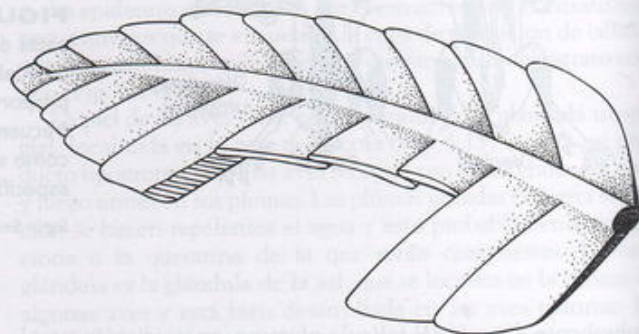
plumas. El aislamiento superficial podría haber interferido con la absorción del calor del medio, una desventaja si es que las aves ancestrales fueron ectotérmicas. Sin embargo, muchas especies de lagartos ectotérmicos han ensanchado las escamas superficiales. Una vez que el lagarto se ha soleado, gira, de manera que las escamas actúan como diminutos parasoles para dar sombra a la superficie de la piel e impedir una nueva toma de radiación solar (Fig. 6.17). Estas protoplumas, una vez que se alargaron y adquirieron la forma para la exclusión de calor, se preadaptarían para la retención del calor o para el vuelo.

Otra de las opiniones es la que supone que los antecesores de las aves fueron endotérmicos. Según esta teoría, la función inicial de las protoplumas era la de conservar el calor producido por el cuerpo; la evolución de los mecanismos aerodinámicos para el vuelo llegó después.

Ambos puntos de vista sugieren que cuando las plumas aparecieron por primera vez, tanto si fueron ectotérmicas como endotérmicas, tuvieron un papel en el aislamiento de la superficie del cuerpo, y fueron secundariamente elegidas para un papel en el vuelo. Las plumas se seleccionaron por su efecto favorable sobre las corrientes de aire que afectan al cuerpo o miembros de un animal planeador. Si los brazos de la protoave no hubieran sido aerodinámicos, la resistencia al avance y la turbulencia podrían haber reducido la eficacia aerodinámica. Sin embargo, las escamas superficiales del borde de ataque de la extremidad la habrían hecho aerodinámica, reduciendo la resistencia, y siendo así favorecida por la selección.

#### Principios aerodinámicos (p. 133)

Sin tener en cuenta si evolucionaron primero para el planeo o para el aislamiento, las plumas fueron escamas de reptiles

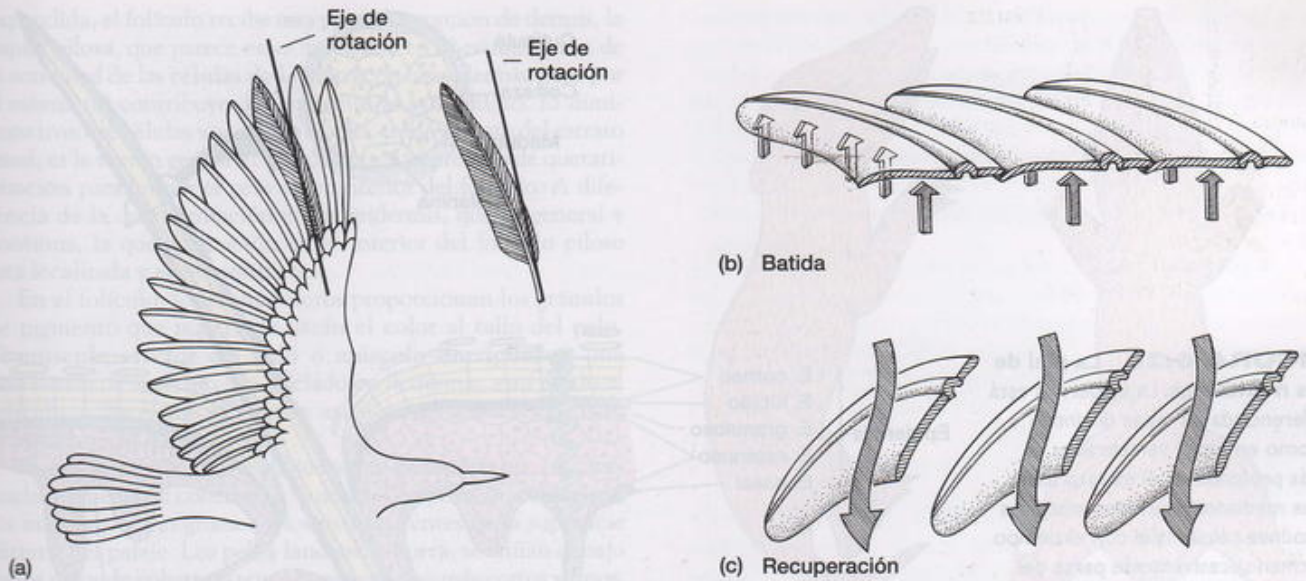


**FIGURA 6.17** Escama hipotética, estado intermedio entre una escama ensanchada de un reptil y una pluma primitiva. Algunos lagartos actuales utilizan escamas ensanchadas para reflejar el exceso de radiación solar. La subdivisión de la escama proporciona la flexibilidad requerida para el movimiento libre de un animal activo.

Según Regal.

modificadas. En las aves modernas, las plumas que sirven para el vuelo están bastante modificadas. Las barbas y bárbulas entrelazadas dan cierta integridad estructural a la flexible pluma de vuelo. En las remiges, el raquis está compensado haciendo asimétrica la bandera (Fig. 6.18a). Este diseño afecta a la acción de la pluma de vuelo durante el batido del ala. En el golpe de batido (bajada), la presión sobre el lado inferior de cada pluma actúa a lo largo de su línea media anatómica, el centro de presión. Pero como el raquis está compensado, el resultado es un





**FIGURA 6.18** Función en el vuelo de la superficie de una pluma asimétrica. (a) Ala extendida, tal y como puede aparecer en la mitad del golpe de impulso. Se ha quitado una de las plumas primarias (destacada) para mostrar el eje de rotación alrededor de su cálam, donde se une a la extremidad. (b,c) Sección transversal de tres plumas de vuelo durante la batida (b) y la recuperación (c). Durante el golpe de impulso, la presión del aire contra el lado inferior del ala puede ser experimentada a lo largo del centro de presión de cada pluma, la línea media anatómica de la pluma. Sin embargo, ya que el raquis está equilibrado, este centro de presión fuerza a la pluma a rotar sobre su eje, y las plumas primarias forman temporalmente una superficie uniforme cerrada. Durante el impulso de recuperación, la presión del aire contra el lado opuesto del ala fuerza a la rotación en dirección opuesta, se abren espacios entre las plumas, y pasa el aire entre las rendijas resultantes, reduciendo así la resistencia del ala recuperada.

leve giro de la pluma sobre su punto de fijación al brazo-ala, forzando a todas las plumas del ala en una superficie ancha que presiona contra el aire y conduce al ave hacia delante (Fig. 6.18b). En el golpe de recuperación (hacia arriba), el centro de presión está ahora a través del lado superior de la pluma asimétrica, que la fuerza a girar en dirección opuesta, abriendo una rendija entre las plumas (Fig. 6.18c). Esto reduce su resistencia a la corriente de aire, y permite al ala recuperarse y prepararse para el siguiente potente golpe de batida.

#### Vuelo del ave (p. 353)

Este giro controlado de las plumas de vuelo respondiendo pasivamente al batido del ala, depende del diseño asimétrico de la pluma, y por consiguiente, de la acción de la presión del aire contra ella durante el vuelo batido. Una mirada atenta a las plumas de vuelo de *Archaeopteryx* revela también un raquis compensado y una bandera asimétrica (Fig. 6.19), lo que sugiere que en la época de *Archaeopteryx* ya había evolucionado el vuelo batido.

#### Mamíferos

Como en otros vertebrados, las dos capas principales de la piel de los mamíferos son la epidermis y la dermis, que a su vez están unidas y separadas por una membrana basal; por debajo se encuentra la hipodermis, o fascia superficial, compuesta de tejido conjuntivo y grasa.

**Epidermis** Puede estar localmente especializada como pelos, uñas, o glándulas; sus células epiteliales son queratinocitos, que pertenecen al sistema queratinizante que forma la capa cornifi-



**FIGURA 6.19** Pluma de *Archaeopteryx*. Esta pluma del ala de un *Archaeopteryx* muestra su diseño asimétrico, lo que sugiere que podría haber sido utilizada durante el vuelo batido, como en las aves actuales.

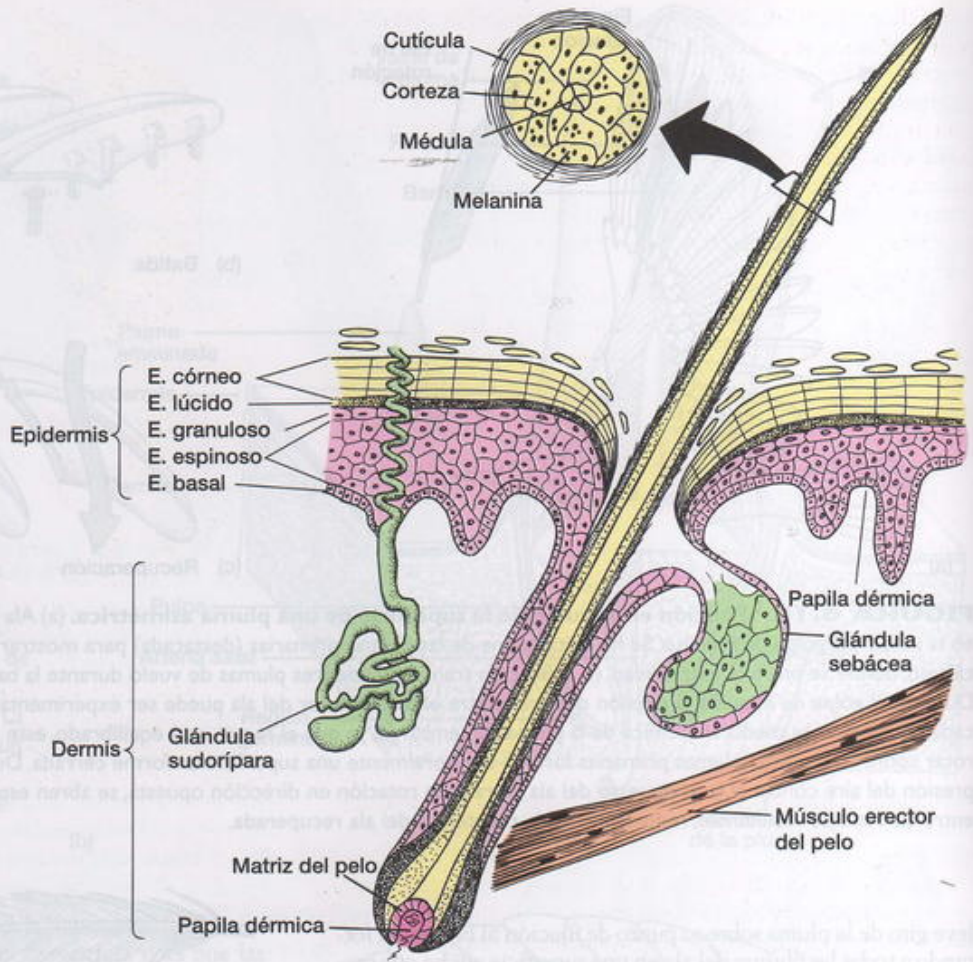
*Basado en Ostrom.*

cada, muerta, superficial de la piel. Las células queratinizadas superficiales son continuamente exfoliadas y sustituidas por células que proceden básicamente de la capa más profunda de la epidermis, el estrato basal. Las células basales se dividen mitóticamente, y de las células resultantes unas quedan para mantener la población de células troncales y otras son empujadas hacia la superficie. Según se desplazan hacia niveles superiores, pasan por capas sucesivas que muestran los distintos estados de queratinización: **estrato espinoso**, **estrato granuloso**, a veces un **estrato claro**, y un **estrato córneo** (Fig. 6.20). El proceso de queratinización es muy diferente en aquellas regiones del cuerpo donde la piel es más gruesa, como ocurre en las plantas de los pies. En otros lugares, estas capas, especialmente la clara (*stratum lucidum*), pueden ser menos aparentes.

Los queratinocitos constituyen el principal tipo celular de la epidermis. Se reconocen otros tipos, aunque sus funciones son menos conocidas. Las **células de Langerhans** son células estrelladas que se encuentran dispersas sólo en la parte superior del



**FIGURA 6.20** La piel de los mamíferos. La epidermis está diferenciada en capas distintas. Como en otros vertebrados, el más profundo es el estrato basal, que mediante divisiones mitóticas produce células que con el tiempo forman sucesivamente parte del estrato espinoso, estrato granuloso, a veces el estrato lúcido, y finalmente el estrato córneo superficial. La papila dérmica se eleva y da a la epidermis un aspecto ondulado. En la dermis se localizan las glándulas del sudor, los folículos pilosos y los receptores sensoriales. Nótese que los conductos del sudor pasan a través de la epidermis para liberar en la superficie de la piel su secreción acuosa.



estrato espinoso. En la actualidad existen evidencias que sugieren que tienen un importante papel en las acciones de intervención celular del sistema inmunitario. Las **células de Merkel**, originadas en las crestas neurales y asociadas con los nervios sensoriales cercanos, se cree que responden a la estimulación táctil (mecanorreceptores).

Además de estos tipos celulares, otro tipo celular destacado y que secundariamente se asocia a la epidermis es el cromatóforo. Los cromatóforos provienen de células de la cresta neural embrionaria, y la mayoría pueden encontrarse en cualquier parte del cuerpo. Los que alcanzan la piel se sitúan en las partes profundas de la epidermis. Secretan gránulos del pigmento melanina, que pasa directamente a las células epiteliales y, eventualmente, son transportados al estrato córneo o a la vaina de los pelos. El color de la piel resulta de la combinación del estrato córneo, amarillo, el rojo de los vasos sanguíneos subyacentes y los gránulos de pigmento oscuro producidos por los cromatóforos.

**Dermis** En los mamíferos es una capa doble. La más externa, o **capa papilar**, emite salientes digitales en la epidermis superior, denominados **papilas dérmicas**. La **capa reticular**, más profunda, incluye tejido conjuntivo fibroso irregularmente distribuido y que fija la dermis a la fascia subyacente. Vasos sanguíneos, nervios y músculo liso ocupan la dermis pero no

alcanzan la epidermis. La dermis de los mamíferos produce huesos dérmicos, pero éstos contribuyen a la formación del cráneo y de la cintura pectoral, y sólo raramente a la formación de escamas dérmicas en la piel. Una excepción la constituye *Glyptodon*, un mamífero fósil cuya epidermis estaba reforzada por hueso dérmico. Una situación similar existe en los armadillos actuales. Estas especies representan desarrollos secundarios de hueso dérmico en el tegumento de los mamíferos.

En la dermis penetran vasos sanguíneos y nervios. Los folículos pilosos y las glándulas se proyectan en la dermis (Fig. 6.20). Por lo general, la dermis está formada por tejido conjuntivo fibroso, irregularmente distribuido, que a menudo está impregnado con fibras elásticas para darle cierta capacidad de estirarse y volver a su forma original. Cuando una persona envejece, esta elasticidad se pierde y con ello la piel se afloja.

**Pelo** Son delgados filamentos queratinizados. La base de un pelo constituye la **raíz** y el resto de la longitud forma el **tallo**. La superficie externa del tallo a menudo forma una **cutícula** escamosa. Por debajo se sitúa la **corteza** y su parte central forma la **médula** (Fig. 6.20).

El tallo piloso se extiende por encima de la superficie de la piel, pero se produce dentro de un **folículo piloso**, epidérmico, enraizado en la dermis. La superficie de la epidermis se introduce en la dermis para formar el folículo piloso. En su base



expandida, el folículo recibe una pequeña porción de dermis, la **papila pilosa**, que parece estar implicada en la estimulación de la actividad de las **células de la matriz** de la epidermis, pero por sí misma no contribuye directamente al tallo piloso. El diminuto trozo de células vivas de la matriz, como el resto del estrato basal, es la región germinal que comienza el proceso de queratinización para formar el pelo en el interior del folículo. A diferencia de la queratinización en la epidermis, que es general y continua, la queratinización en el interior del folículo piloso está localizada y es intermitente.

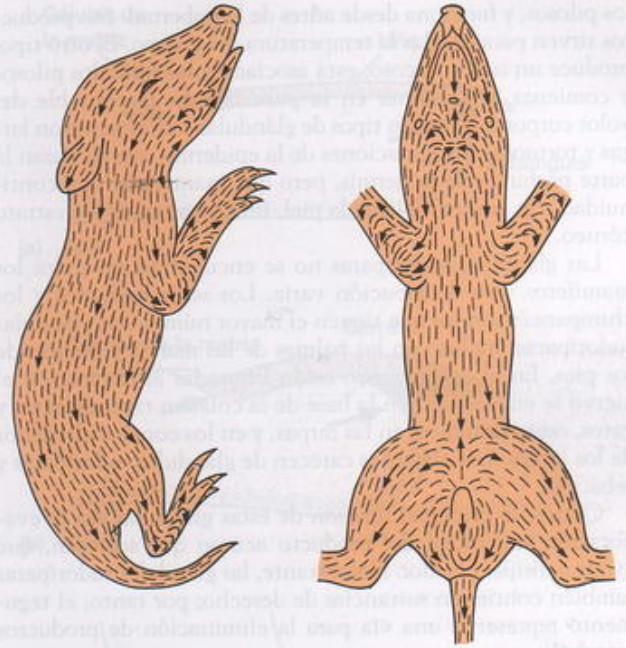
En el folículo, los cromatóforos proporcionan los gránulos de pigmento que más tarde darán el color al tallo del pelo. El **músculo erector del pelo** o **músculo horripilador**, una fina banda de músculo liso anclado en la dermis, está unido al folículo, y hace que el pelo se erice como respuesta al frío, al miedo o a la ira.

El **pelaje** es una espesa cubierta que generalmente está formada por pelos de cobertura y lanosos. Los **pelos de cobertura**, los más largos, son gruesos y los más aparentes de la superficie externa del pelaje. Los **pelos lanosos**, o **borra**, se sitúan debajo de los pelos de cobertura y por lo general son más cortos y finos. Ambos tipos de pelo funcionan principalmente como aislantes. En la mayoría de los mamíferos marinos, la lana se reduce o falta por completo y sólo son evidentes unos pocos pelos de cobertura. El pelo tiene una disposición determinada, es decir, sale en una dirección particular y resiste los movimientos en dirección opuesta (Fig. 6.21). Una excepción la constituyen los topos, que tienen que arrimarse a sus túneles por carecer de espacio a su alrededor. El pelo de los topos puede estar combado hacia delante o hacia atrás sin que exista una gran diferencia en la dirección.

Algunos pelos están especializados. Las **vibrisas**, o «bigotes» de los hocicos de muchos mamíferos, presentan terminaciones nerviosas asociadas a sus raíces. No sorprende que este tipo de pelos sea muy común en los mamíferos nocturnos, o en aquellos que viven en galerías con poca luz. Las **púas** del puercoespín, son pelos largos, rígidos y especializados para la defensa.

**Evolución del pelo** El origen filogenético del pelo permanece especulativo. Una de las teorías supone que el pelo se originó como una superficie de aislamiento, reteniendo el calor del cuerpo en los mamíferos primitivos endotermos. Una teoría alternativa es la que propone que el pelo evolucionó primero como diminutas varillas que se extendían entre las ranuras de las escamas, y que sirvieron como mecanismos táctiles. Estos «protopelos» pudieron controlar las informaciones de la superficie sensorial cuando el animal se escondía de un enemigo o se refugiaba de las tempestades. Si esta función aumentó en importancia, pudo haber favorecido tallos más largos y quizás la evolución de estructuras parecidas a las vibrisas. Este protopelo sensorial pudo, por tanto, haber evolucionado secundariamente en un pelaje aislante cuando los mamíferos se hicieron endotérmicos. Aunque en los mamíferos modernos la función del pelo es aislante, todavía retiene la función sensorial.

Por ser blando y degradable, el pelo no ha dejado un rastro fidedigno en el registro fósil. Algunos terápsidos, antecesores de los mamíferos, tenían diminutas fosetas en la región facial de sus cráneos. Estas fosetas se parecen a las que están en los cráneos asociados con vibrisas en los mamíferos modernos. Algunos han interpretado estas fosetas como una evidencia indirecta de pelo en los terápsidos. Pero los cráneos de algunos lagartos modernos con escamas tienen fosetas similares y, por supuesto, los lagartos no tienen pelo. Por tanto, estas estructuras no son una eviden-



**FIGURA 6.21** Zonas con pelos. El pelo crece en una dirección particular en la que queda inclinado. Nótese las diversas direcciones de crecimiento (flechas) en las que quedan los pelos del bandicoot, un marsupial.

Según Lyne.

cia concluyente de la presencia de pelo. Además, una impresión de la piel especialmente bien conservada de *Estemmenosuchus*, un terápsido del Pérmico superior, no muestra evidencia de pelos. La epidermis era lisa, sin escamas e indiferenciada, aunque estaba provista de glándulas. En vida, su piel posiblemente era blanda y arrugable. De este modo, todavía desconocemos si el pelo se origina primero en los mamíferos primitivos o en sus antecesores los terápsidos.

**Glándulas** Por lo general en los mamíferos hay dos tipos de glándulas principales: sebáceas y sudoríparas. Las glándulas odoríferas y las mamas derivan de aquéllas.

Las **glándulas sebáceas** producen una secreción oleosa, el **sebo**, que se libera en la base de los folículos pilosos con el objeto de ayudar a la piel a ser impermeable. Las glándulas sebáceas faltan en las palmas de las manos y plantas de los pies, pero están presentes, sin estar asociadas a los folículos pilosos, en la esquina de la boca, en el pene, cerca de la vagina y junto a los pezones. En estos lugares su secreción lubrica la superficie de la piel. Las **glándulas céreas** del conducto auditivo externo, que secretan la cera del oído, y las **glándulas de Meibomio**, de los párpados, que secretan una película oleosa sobre la superficie del globo ocular, probablemente deriven de glándulas sebáceas.

Las **glándulas sudoríparas** producen un producto acuoso denominado transpiración o **sudor**. Por lo general, se reconocen dos tipos basados en la viscosidad del sudor (viscoso o fluido), en sus asociaciones (con o sin folículo piloso) y en su principio funcional (en la pubertad o antes). Uno de estos tipos produce un sudor fluido, no está asociado con los folícu-



los pilosos, y funciona desde antes de la pubertad. Sus productos sirven para regular la temperatura del cuerpo. El otro tipo, produce un sudor viscoso, está asociado a los folículos pilosos y comienza a funcionar en la pubertad. Es responsable del «olor corporal». Ambos tipos de glándulas sudoríparas son largas y tortuosas invaginaciones de la epidermis que alcanzan la parte profunda de la dermis, pero que mantienen una continuidad con la superficie de la piel, incluso a través del estrato córneo.

Las glándulas sudoríparas no se encuentran en todos los mamíferos y su distribución varía. Los seres humanos y los chimpancés son los que tienen el mayor número de glándulas sudoríparas, incluso en las palmas de las manos y plantas de los pies. En el ornitorrinco están limitadas al hocico; en el ciervo se encuentran en la base de la cola; en ratones, ratas y gatos, están presentes en las zarpas, y en los conejos alrededor de los labios. Los elefantes carecen de glándulas sudoríparas y sebáceas.

Quizás, la principal función de estas glándulas sea la evaporación superficial del producto acuoso que secretan, que ayuda a disipar el calor. No obstante, las glándulas sudoríparas también contienen sustancias de desecho; por tanto, el tegumento representa una vía para la eliminación de productos metabólicos.

Las **glándulas odoríferas** derivan de las glándulas sudoríparas y producen secreciones que cumplen un importante papel en la comunicación social. Estas glándulas pueden estar localizadas en cualquier lugar del cuerpo, como en el mentón (algunos ciervos, conejos), la cara (ciervos, antílopes, murciélagos), región temporal (elefantes), pecho y brazos (muchos carnívoros), región anal (roedores, perros, gatos, mustélidos), vientre (buey almizclero), espalda (ratas canguro, pécaris, camellos, ardillas terreras), o patas y pies (muchos ungulados). Las secreciones de estas glándulas se utilizan para marcar el territorio, identificar a los individuos, y comunicarse durante el cortejo.

Las **glándulas mamarias** producen **leche**, una mezcla acuosa de grasas, hidratos de carbono y proteínas para nutrir al joven. En el embrión, y a lo largo del lado ventral, se localizan crestas mamarias ectodérmicas en cuyo interior se forman las glándulas mamarias, cuyo número varía entre las especies. La **lactancia** es la liberación de la leche al succionar.

Se ha citado lactancia en machos de algunas especies de murciélagos frugívoros, abriendo la posibilidad de que realmente estos machos puedan amamantar a su progenie. Aparte de estos murciélagos, solamente se ha señalado que exista lactancia en algunos machos de animales domesticados, que igualmente resultan de una reproducción anormal o de estados patológicos.

Salvo estas excepciones, las glándulas mamarias sólo son funcionales en las hembras, y están formadas por numerosos **lóbulos**, cada uno de los cuales consiste en un racimo de alvéolos secretores en los que se produce la leche. Los alvéolos pueden desembocar en un conducto común que, a su vez, suele desembocar en la superficie a través de una prominente papila epidérmica, o **pezón**.

Por lo general, el pezón está rodeado de un área pigmentada de la piel denominada **areola**. Los conductos alveolares también pueden desembocar en una cámara común, o **ubre**, con un largo cuello epidérmico, llamado **tetón**, que forma secundariamente un conducto que lleva la leche desde la ubre hasta la superficie (Fig. 6.22a-c). Por debajo, y alrededor de las glándulas mamarias, puede formarse un tejido adiposo para constituir las **mamas**.

En los monotremas no hay pezones ni tetillas y no se forman mamas. La leche se libera en la superficie de la piel, en un área láctea aplanada, o **areola** (Fig. 6.22a). La parte frontal de la nariz del recién nacido se ha formado para adaptarse a la superficie, permitiendo una vigorosa succión. Un joven equidna puede tomar el equivalente en leche de alrededor del 10% de su peso, en cuestión de 20 a 30 minutos de vigorosa succión. En los marsupiales y mamíferos placentarios hay tanto tetillas como pezones (Fig. 6.22b,c). Con la madurez sexual, el tejido adiposo crece bajo la glándula mamaria para formar la mama. El crecimiento de las glándulas mamarias tiene lugar bajo estimulación hormonal, muy poco antes del nacimiento del joven suctor. La succión estimula una respuesta neural en el sistema nervioso que resulta de la liberación de la **oxitocina**, la hormona que estimula la contracción de las células mioepiteliales que envuelven los alvéolos, y así es liberada la leche; acción que en lenguaje vulgar se conoce como *subida de la leche*.

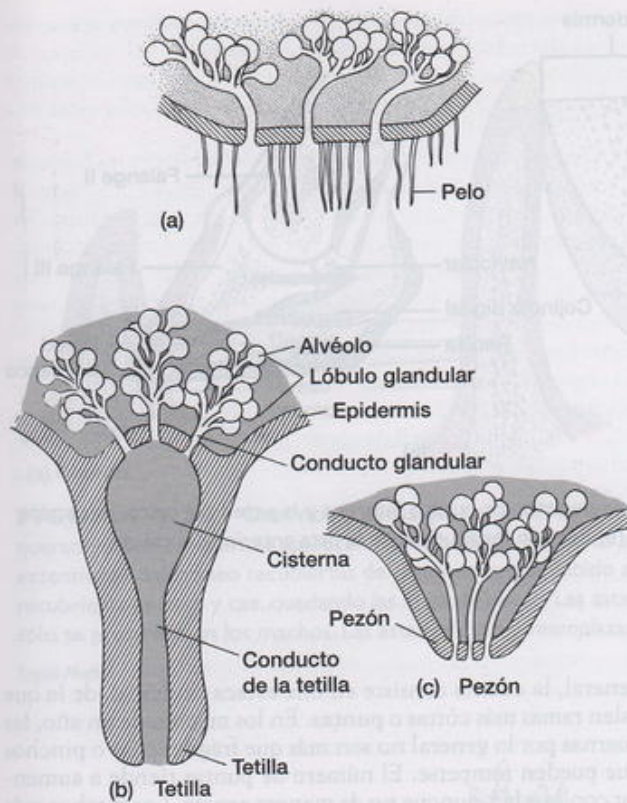
El origen de la lactancia en los mamíferos es un asunto complejo. En unos casos se ha pensado que ciertos grupos de mamíferos fósiles (triconodontos) fueron difiodontos (dientes de «leche» y definitivos), como los modernos mamíferos mamaros. En otros, se ha interpretado el hocico «foramina» de los terápsidos como portador de vasos sanguíneos y nervios a los labios musculosos que servían para mamar. No obstante, el reexamen de estas hipótesis sugiere, en su lugar, que los mamíferos primitivos exhibieron continuos cambios de dientes (polifiodontia). El hocico foramina visto en los terápsidos fósiles es similar al de los reptiles actuales que carecen de labios musculares o suctores.

#### Dientes (p. 501)

Las minuciosas semejanzas de las glándulas mamarias en monotremas, marsupiales y euterios actuales, abogan por un origen monofilético de estas glándulas, quizás por la combinación de funciones de glándulas sudoríparas y sebáceas preexistentes. Esto ha llevado a Daniel Blackburn a hipotetizar una serie de pasos en la evolución de la lactancia, empezando en los antecesores que incubaban huevos. Las secreciones de las glándulas de la piel de las hembras, que tenían propiedades antimicrobianas, podrían proteger la superficie del joven de bacterias, hongos y otros agentes patógenos. La ingestión de pequeñas cantidades de estas secreciones por los recién nacidos, reduciría los efectos patológicos y los microorganismos en el tracto digestivo. Si esta secreción incluía inmunoglobulinas maternas, también proporcionaría de forma directa inmunidad a la descendencia. Cualquier valor nutricional incluido con estas secreciones de las glándulas mamarias ancestrales, debería tener un mayor significado adaptativo. Un argumento podría ser el siguiente: primero las glándulas de una zona de incubación de la piel materna proporcionarían protección frente a los agentes patógenos y luego, secundariamente, se involucrarían en la nutrición del joven. Una evolución posterior incluyó el aumento de la secreción en un abundante flujo que fue mucho más nutritivo (es decir, leche). El aumento del contenido en leche-nutriente sustituye a la gran cantidad de vitelo proporcionada como base para el sustento del embrión. Esto fue además favorecido al aumentar la eficacia en la alimentación infantil (succión), especializaciones anatómicas (tetillas en los euterios), y control fisiológico de la producción y liberación de la leche (hormonas).

#### Liberación de leche (p. 600)



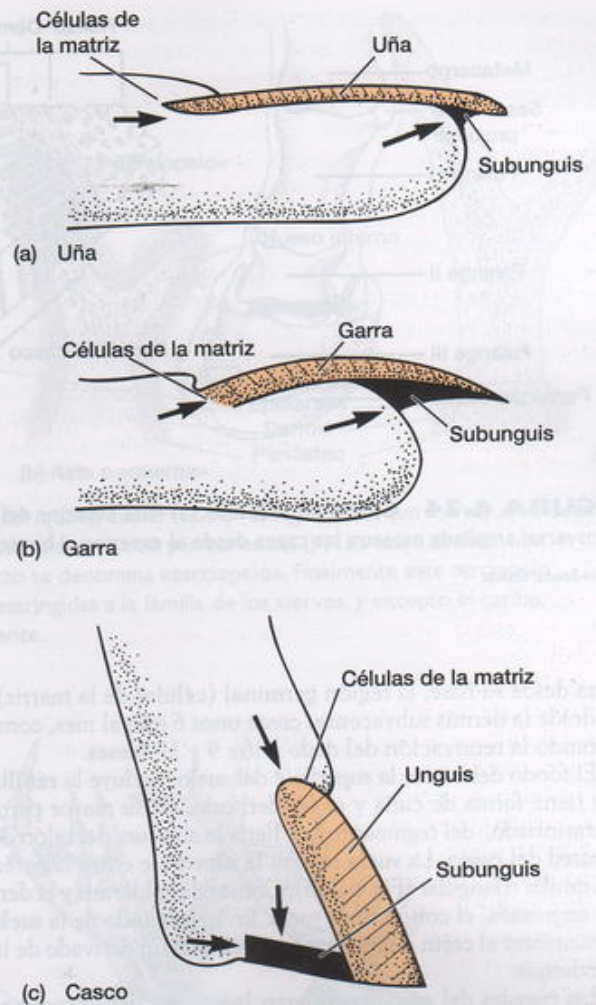


**FIGURA 6.22 Glándulas mamarias.** El tejido de la glándula mamaria es un derivado del tegumento que se encuentra en la dermis, y sus conductos alcanzan la superficie atravesando la epidermis. Las glándulas mamarias están distribuidas en lóbulos, cada uno de los cuales está formado por un conjunto de alvéolos y sus conductos. (a) Las glándulas mamarias de los monotremas desembocan directamente en la superficie de la piel sin especializar, y los jóvenes presionan sobre ella su hocico, que tiene la forma del lugar donde desembocan estas glándulas. (b) En algunos marsupiales y en muchos mamíferos placentarios los conductos de las glándulas mamarias desembocan a través de especializaciones del tegumento. La tetilla es una especialización tubular de la epidermis que se dilata en una cisterna basal, una cámara que recibe la leche de las glándulas mamarias antes de pasar por el conducto común de la tetilla a la cría que mama. (c) El pezón es una papila epidérmica alrededor de la cual se colocan directamente los flexibles labios de la cría para beber la leche secretada.

## Especializaciones del tegumento

### Uñas, garras y cascos

Las uñas son láminas bien compactadas de células epiteliales cornificadas y localizadas en la superficie de los dedos; así pues, son producto del sistema queratinizante de la piel. La **matriz de la uña** forma una nueva uña en su base, empujando a la ya existente hacia delante y sustituyendo la parte del borde libre de la uña que se gasta o rompe. Las uñas protegen los extremos de los dedos de los daños mecánicos inadvertidos; también ayudan a estabilizar la piel en los extremos de los dedos, de manera que en el lado opuesto, la piel puede sujetar con seguridad los objetos asidos.



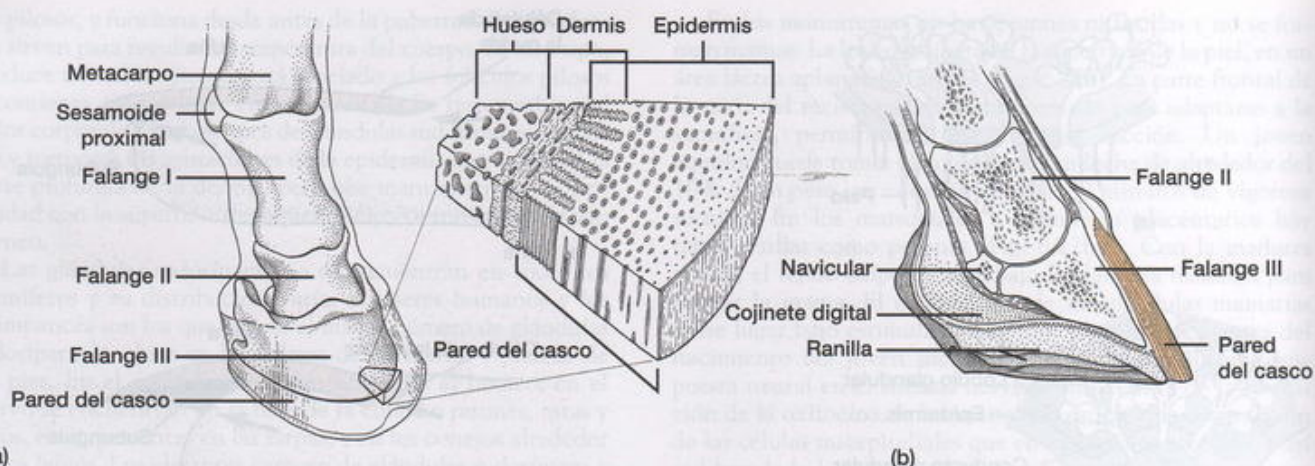
**FIGURA 6.23 Derivados epidérmicos.** (a) La uña (uña, garra, o pezuña) es una lámina de epitelio cornificado que crece hacia fuera desde una matriz de células en proliferación situada en su base, y desde una porción más blanda (subunguis) situada en su extremo.

Según Spearman.

Solamente los primates tienen uñas (Fig. 6.23a). En otros vertebrados, el sistema queratinizante al final de cada dedo forma garras o cascos (Fig. 6.23b,c). Las **garras**, o **zarpas**, son expansiones queratinizadas del extremo de los dedos, curvadas y lateralmente comprimidas. Se observan en algunos anfibios y en la mayoría de las aves, reptiles y mamíferos. Los cascos son láminas queratinizadas gruesas situadas sobre el extremo de los dedos de los ungulados.

El casco de los caballos consta de pared, suela y ranilla (Fig. 6.24). La pared del casco tiene forma de U abierta hacia el talón o **calcañal**, un derivado tegumentario. Comprende el **estrato externo** (=tectorium) queratinizado, una capa superficial fina y brillante; el **estrato medio**, grueso, también queratinizado y atravesado por canales tubulares retorcidos; y un **estrato interno** (=lamellatum) una capa plegada altamente e irregularmente laminada, que se interdigita con la dermis subyacente (=corium). Las paredes del casco crecen hacia





**FIGURA 6.24 Casco del caballo.** (a) Pata anterior del caballo que muestra los huesos internos y la pared del casco. La sección transversal ampliada muestra las capas desde el exterior al hueso interno. (b) Sección longitudinal de la pata anterior del caballo.

Según Banks; Stump.

fuera desde su base, la región germinal (células de la matriz), no desde la dermis subyacente; crece unos 6 mm al mes, completando la renovación del dedo entre 9 y 12 meses.

El fondo del casco, la superficie del suelo, incluye la **ranilla** que tiene forma de cuña y es un derivado, en su mayor parte queratinizado, del tegumento que llena la abertura del talón de la pared del casco. La **suela** rellena la superficie entre la pared y la ranilla triangular (Fig. 6.24b). Consta de epidermis y la dermis engrosada, el corion de la suela. En lo profundo de la suela se encuentra el **cojín digital** graso, o **cojinete**, un derivado de la hipodermis.

Las paredes del casco transfieren la energía del impacto al dedo a través de las laminaciones. Buena parte de la energía del impacto se absorbe también. Las fuerzas de la suela, ranilla y cojinete digital así como el movimiento hacia fuera del cartílago lateral crean un componente hidráulico de absorción del choque. Durante el contacto, oleadas cortas en los plexos venosos del casco alcanzan valores elevados de hasta 600-800 mm Hg.

## Cuernos y cuernas o astas

Los lagartos «cornudos» tienen salientes que se extienden por detrás de la cabeza y, aunque parecen cuernos, son escamas epidérmicas especializadas y puntiagudas. Los mamíferos son los únicos vertebrados con verdaderos cuernos o cuernas.

La piel, junto con el hueso subyacente, contribuye a la formación de los verdaderos cuernos y cuernas. A medida que se forman estas estructuras, el hueso subyacente crece hacia arriba llevando consigo el tegumento. En los **cuernos**, el tegumento asociado produce una vaina cornificada resistente que encaja sobre una médula de hueso (Fig. 6.25a). En las **cuernas**, la piel viva que lo recubre (llamada terciopelo) aparentemente forma y proporciona el soporte vascular para el crecimiento del hueso. En un determinado momento, el terciopelo se desprende y el hueso queda al descubierto; ha finalizado la formación de la cuerna (Fig. 6.25b).

Las cuernas auténticas aparecen sólo en los miembros de los cérvidos (p. ej., ciervo, alce, reno). Típicamente sólo los machos tienen cuernas; son ramificadas y caen anualmente. En el caribú, ambos sexos tienen cuernas. En el ciervo, por lo

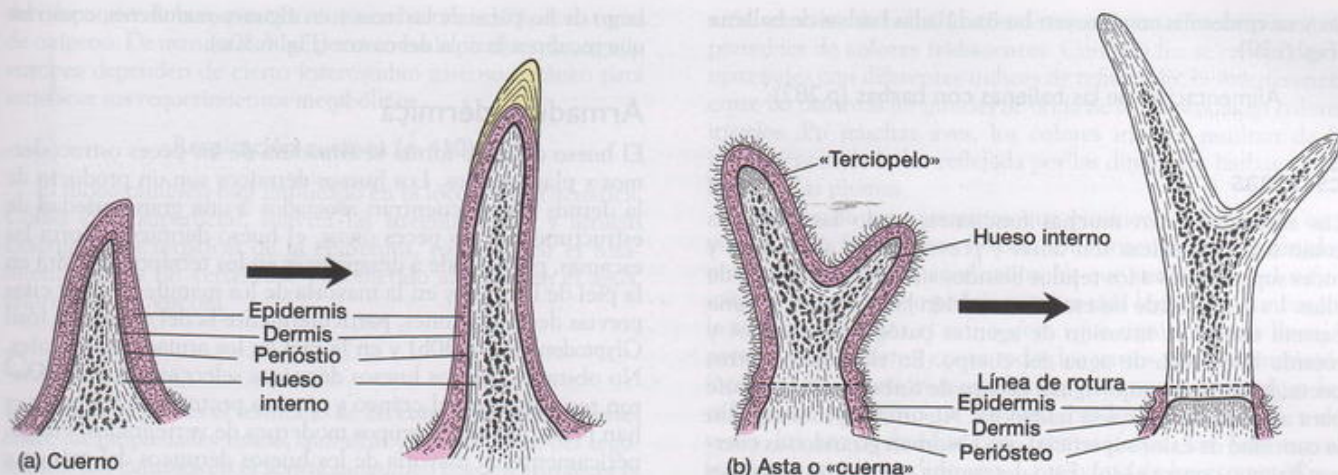
general, la cuerna consiste en una **estaca** principal, de la que salen ramas más cortas o **puntas**. En los machos de un año, las cuernas por lo general no son más que frágiles púas o pinchos que pueden romperse. El número de puntas tiende a aumentar con la edad, aunque no de manera exacta. Los machos más viejos pueden tener incluso puntas deformes. En el caribú, y especialmente en el reno, la parte principal de la cuerna está comprimida y **palmeada**, a modo de palas, con una serie de puntas que se extienden desde el borde.

En el ciervo de cola blanca, por ejemplo, el ciclo anual de crecimiento y caída tiene lugar por influjo hormonal. En primavera, el aumento de horas de luz estimula la glándula pituitaria de la base del cerebro a liberar hormonas que hacen que las cuernas broten en ciertos sitios de los huesos del cráneo. Al final de la primavera, las cuernas desarrolladas están cubiertas por «terciopelo». En otoño, las hormonas producidas por los testículos inhiben a la glándula pituitaria, y el terciopelo muere. El ciervo se desprende de su terciopelo frotando o enganchándolo sobre una superficie, para de esta manera dejar expuesta su cuerna totalmente formada, pero ahora de hueso muerto (Fig. 6.26a-e). Los machos utilizan sus cuernas en las luchas con otros machos para poder acceder a las hembras receptivas a la reproducción. Después de esta breve época de apareamiento, los cambios hormonales posteriores conducen a la rotura de la base de la cuerna, donde se une al hueso vivo del cráneo. Tras la caída de las cuernas, los ciervos pasan sin ellas durante un corto período de tiempo en el invierno.

Entre los mamíferos se encuentran verdaderos **cuernos**<sup>1</sup> en la familia de los bóvidos (p. ej., vaca, antílope, oveja, cabra, bisonte). Por lo común, es normal que tanto las hembras como los machos tengan cuernos, que se retengan todo el año, y que sigan creciendo a lo largo de la vida del individuo. Generalmente, el cuerno no está ramificado, y está formado por un hueso central rodeado de un estuche queratinizado (Fig. 6.27). Los cuernos de los machos están diseñados para soportar los

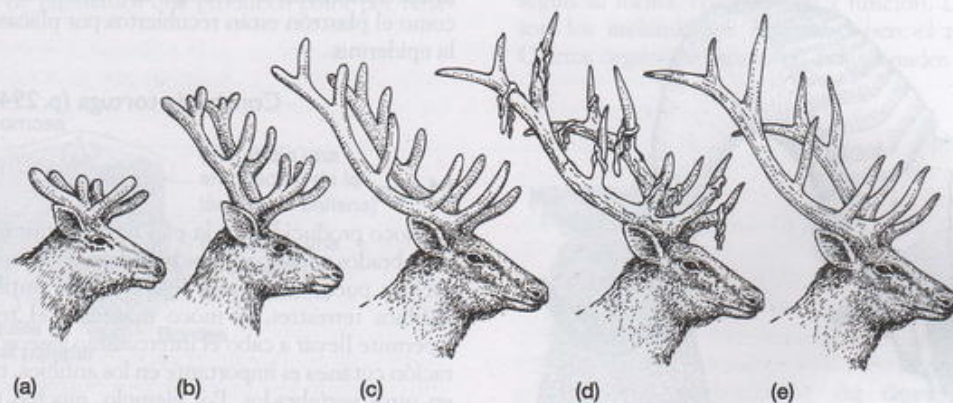
<sup>1</sup> N. de T. Aunque en el lenguaje corriente sean normales expresiones como «asta de toro», la precisión científica hace que la terminología reserve «cuerno» para los apéndices permanentes de los bóvidos y «cuerna» o «asta» para los caedizos de ciervos, gamos y alces.





**FIGURA 6.25 Cuernos y astas.** (a) Los cuernos son salientes del cráneo cubiertos por el tegumento, que forma un estuche queratinizado. Los cuernos aparecen en los bóvidos de ambos sexos y, generalmente, son permanentes. (b) Las astas también son extensiones del cráneo recubiertas de tegumento, que debido a su aspecto se denomina «terciopelo». Finalmente este terciopelo recubriente se seca y cae, quedando las astas de hueso. Las astas están restringidas a la familia de los ciervos, y excepto el caribú, sólo se presentan en los machos. Las astas se caen y reemplazan anualmente.

Según Modell.



**FIGURA 6.26 Crecimiento anual de las astas del ciervo.** (a,b) Las nuevas astas comienzan su crecimiento en abril. (c) En mayo las astas casi han terminado su desarrollo, y están recubiertas por el tegumento vivo (terciopelo). (d) Al final del verano, el terciopelo ha comenzado a secarse y se desprende. (e) Astas de hueso completamente formadas.

Según Modell.

cabezazos que se dan durante los combates. En las especies de gran tamaño, las hembras suelen tener cuernos, aunque no son tan largos y curvados como en los machos. En las especies pequeñas, las hembras con frecuencia carecen de cuernos.

A diferencia del verdadero cuerno de los bóvidos, los cuernos del berrendo, familia Antilocapridae, están ramificados en los machos. A principios del invierno se desprende la vieja cubierta cornificada externa, pero no el interior óseo (Fig. 6.28a). La nueva envuelta, que comienza a formarse siempre en el mismo sitio, crece y se ramifica por completo en verano. Los cuernos de las hembras de esta especie también tienen una cubierta queratinizada que es reemplazada anualmente, pero son mucho más pequeños y ligeramente ramificados. Los cuernos de la jirafa también son diferentes, pues se desarrollan a partir de salientes cartilaginosos que se osifican, se unen al extremo del cráneo y quedan revestidos de piel viva,

no cornificada (Fig. 6.28b). Los cuernos de los rinocerontes carecen de un interior óseo, son exclusivamente un derivado tegumentario formado por fibras queratinizadas compactadas (Fig. 6.28c).

### Barbas de ballena

El tegumento del interior de la boca de las ballenas misticetas forma láminas o **barbas de ballena**, no óseas, que actúan como un tamiz para extraer el krill del agua que tragan con su boca distendida. En ocasiones también se llaman «ballenas». Están formadas por una serie de láminas queratinizadas que proceden del tegumento. Durante su formación, grupos de papilas dérmicas se extienden y alargan hacia fuera quedando recubiertas por epidermis, que forma una capa cornificada sobre la superficie de las papilas salientes. Conjuntamente, estas papi-



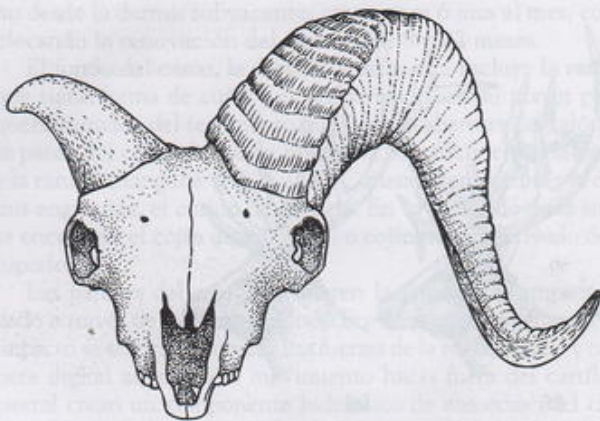
las y su epidermis constituyen las onduladas barbas de ballena (Fig. 6.29).

Alimentación de las ballenas con barbas (p.282)

## Escamas

Las escamas tienen muchas funciones; tanto las dérmicas como las epidérmicas son duras y previenen de abrasiones y roces superficiales a los tejidos blandos situados por debajo de ellas. La densidad de las escamas también las convierte en una barrera contra la invasión de agentes patógenos externos y retarda la pérdida de agua del cuerpo. En tiburones y otros peces, las escamas amortiguan la capa de turbulencia limítrofe para aumentar la eficacia nadadora. Algunos reptiles regulan la cantidad de calor superficial que absorben girando sus cuerpos hacia o contra el sol. Esto determina que los rayos solares sean desviados de toda la superficie de la escama, o brillen bajo el borde posterior de la escama girada para alcanzar la fina epidermis.

Las escamas epidérmicas constituyen el principal componente de la piel de los reptiles. También están presentes a



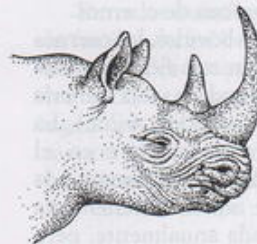
**FIGURA 6.27** Cuernos verdaderos en la cabra montés (Bóvidos). Se ha quitado la cubierta cornificada del cuerno del lado derecho de la cabra montés para mostrar el hueso interno.



(a) Berrendo



(b) Jirafa



(c) Rinoceronte

**FIGURA 6.28** Otros tipos de cuernos. (a) El hueso interno del cuerno del berrendo no está ramificado, pero el estuche cornificado sí. (b) Los cuernos de la jirafa son pequeños salientes osificados cubiertos por el tegumento. (c) Los rinocerontes tienen varios cuernos que descansan sobre un pequeño saliente del cráneo, pero estos cuernos carecen de hueso en su interior. Sólo son extensiones de la epidermis que están formadas principalmente por fibras queratinizadas compactadas.

Según Modell.

largo de las patas de las aves y en algunos mamíferos, como las que recubren la cola del castor (Fig. 6.30a).

## Armadura dérmica

El hueso dérmico forma la armadura de los peces ostracodermos y placodermos. Los huesos dérmicos son un producto de la dermis y se encuentran asociados a una gran variedad de estructuras. En los peces óseos, el hueso dérmico soporta las escamas, pero tiende a desaparecer en los tetrápodos. Falta en la piel de las aves y en la mayoría de los mamíferos. Hay citas previas de excepciones, particularmente la del mamífero fósil *Glyptodon* (Fig. 6.30b) y en la piel de los armadillos actuales. No obstante, ciertos huesos dérmicos seleccionados se hicieron resistentes en el cráneo y cintura pectoral de los peces, y han persistido en los grupos modernos de vertebrados. Filogenéticamente, la mayoría de los huesos dérmicos del cráneo y de los hombros se originan en la piel y, posteriormente, se hunden para formar parte del esqueleto. Esta participación de partes disponibles entre sistemas revela otra vez el carácter remodelador de la evolución.

La concha de las tortugas es una estructura compuesta. La mitad dorsal de ella es el **caparazón**, formado por la fusión de hueso dérmico con costillas expandidas y vértebras (Fig. 6.30c). La parte ventral constituye el **plastrón**, formado por huesos dérmicos fusionados a lo largo del vientre. Tanto el caparazón como el plastrón están recubiertos por placas queratinizadas de la epidermis.

Concha de tortuga (p. 294)

## Moco

El moco producido por la piel tiene distintas funciones. En los vertebrados acuáticos impide la entrada de agentes patógenos, e incluso puede tener una ligera acción antibacteriana. En los anfibios terrestres, el moco mantiene el tegumento húmedo y permite llevar a cabo el intercambio gaseoso. Aunque la respiración cutánea es importante en los anfibios, también tiene lugar en otros vertebrados. Por ejemplo, muchas tortugas dependen del intercambio gaseoso cutáneo cuando hibernan en los estanques cubiertos de hielo. Por supuesto, sus caparazones son demasiado gruesos para permitir un intercambio gaseoso significativo, pero las superficies expuestas de la piel alrededor de la cloaca ofrecen una oportunidad adecuada. Las serpientes marinas pue-



den depender de la respiración cutánea hasta un 30% de su toma de oxígeno. De manera similar, peces como la platija, o la anguila europea dependen de cierto intercambio gaseoso cutáneo para satisfacer sus requerimientos metabólicos.

### Respiración cutánea (p. 410)

El moco también está implicado en la locomoción acuática. Como capa superficial, suaviza las irregularidades y arrugas externas características de la epidermis, para reducir el rozamiento al que un vertebrado es sometido al nadar en el agua, relativamente viscosa.

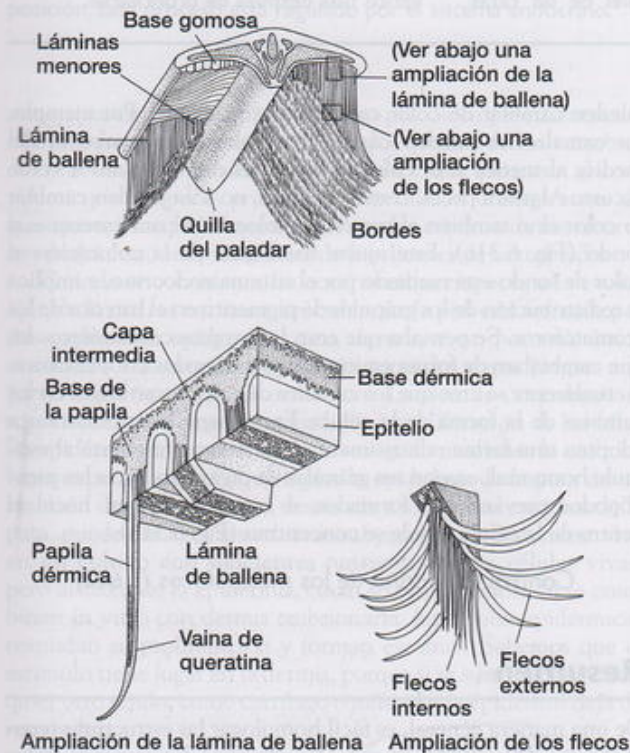
### Color

El color de la piel es el resultado de las complejas interacciones entre las propiedades físicas, químicas y estructurales del tegumento. Los cambios en el aporte sanguíneo pueden enrojecer la piel, como es el caso del rubor. La dispersión diferencial de la luz, llamada dispersión de Tyndall, es la base de muchos colores en la naturaleza. Éste es el fenómeno que hace que el cielo en un día claro aparezca de color azul. En las aves, las cavidades llenas de aire que hay en el interior de las barbas de las plumas favorecen este fenómeno de la dispersión, dando lugar a la coloración azul de las plumas del martín pescador, el arrendajo azul, o la carraca. Muchos colores negros, pardos, rojos, naranjas y amarillos resultan de pigmentos que producen color por refle-

xión selectiva de la luz. Los fenómenos de interferencia son responsables de colores iridiscentes. Como la luz se refleja desde materiales con diferentes índices de refracción, la interferencia entre las distintas longitudes de onda de la luz producen colores irisados. En muchas aves, los colores irisados resultan de la interferencia de la luz reflejada por las diminutas barbas y bárbulas de las plumas.

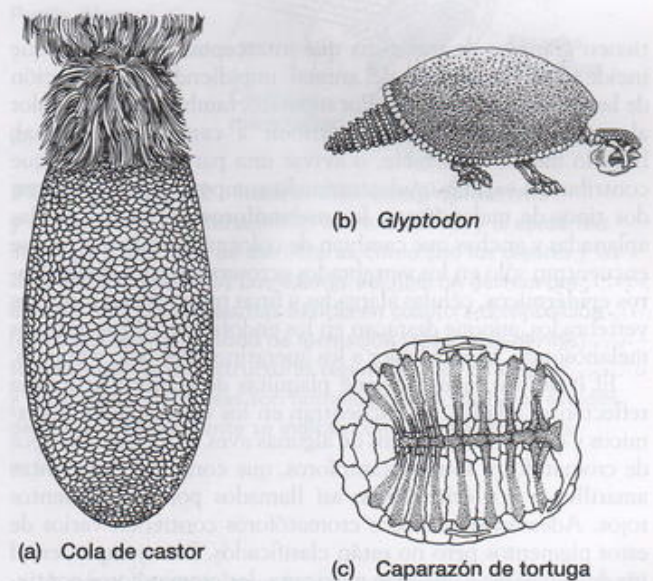
Muchos de los pigmentos que producen colores por esta variedad de fenómenos físicos, son sintetizados y retenidos por cromatóforos especializados. Ya que son células, el sufijo *-cito* en lugar de *-foro* podría parecer más lógico; sin embargo, la tradición de usar el sufijo *-foro* (que significa «que lleva») para los melanóforos y para todos los varios tipos de cromatóforos es una cuestión asumida, especialmente aplicado a las células de pigmento de los vertebrados ectotérmicos y de todos los invertebrados con cromatóforos. En este texto, seguimos este extendido uso. La mayoría de los cromatóforos provienen de las crestas neurales embrionarias, y pueden encontrarse en casi cualquier parte del cuerpo. No es infrecuente hallarlos asociados con las paredes del digestivo, en los mesenterios o alrededor de los órganos reproductores. La función de los cromatóforos en estos órganos está aún por resolver, pero se ha pensado que protegen las capas celulares profundas de la penetrante radiación solar.

Generalmente, se diferencian cuatro grupos de cromatóforos según su forma, composición y función. Los mejor conocidos son los melanóforos que contienen el pigmento melanina. Ciertos orgánulos celulares, denominados melanosomas, con-



**FIGURA 6.29** Barbas de ballena. El techo de la boca presenta un epitelio que tiene la posibilidad de formar estructuras queratinizadas. Éstas se desarrollan a partir de grupos de salientes epiteliales que al crecer se queratinizan y forman «flecos» que dan origen a la barba. La sección longitudinal de la capa queratinizada y el fleco están ampliados bajo el esquema de la barba.

Según Pivorunas.



**FIGURA 6.30** Derivados epidérmicos y dérmicos.

(a) Las escamas epidérmicas aparecen en algunas estructuras de mamíferos, como en esta cola de castor (vista dorsal). (b) Aunque las escamas dérmicas son raras, se presentan fusionadas en la armadura de *Glyptodon*, un mamífero fósil. (c) Caparazón de tortuga. La concha que cubre a una tortuga deriva de tres fuentes: las costillas y las vértebras provienen del endoesqueleto (punteado) y los huesos dérmicos del tegumento (blanco); la superficie de esta concha ósea está cubierta por escamas epidérmicas anchas y finas (no se muestran en el esquema).

Según Smith.



En los seres humanos, la conversión de dehidrocolesterol en vitamina D, que es necesaria para el metabolismo normal del hueso, requiere pequeñas cantidades de radiación ultravioleta. Si la vitamina D es insuficiente, el hueso se vuelve blando y deforme. Por otro lado, un exceso de radiación ultravioleta puede resultar muy dañina para los tejidos vivos profundos. Por sí misma, la piel no es especialmente efectiva reflejando o absorbiendo estas longitudes de onda de la radiación solar. Esta tarea recae sobre los cromatóforos y el pigmento que producen.

Tan solo se necesitan unos pocos minutos diarios de exposición a la luz solar para convertir una cantidad suficiente de precursor (dehidrocolesterol) en vitamina D que satisfaga las necesidades metabólicas del individuo. En las regiones tropicales cerca del Ecuador, la luz solar pasa directamente a través de las capas absorbentes de la atmósfera para incidir sobre la superficie de la Tierra. Los vertebrados terrestres

cubiertos con pelo, plumas o escamas presentan cierta protección externa contra la exposición solar. Los seres humanos, que esencialmente carecen de una gruesa capa de pelo, no. El exceso de radiación ultravioleta puede producir cantidades peligrosas de vitamina D, quemaduras, y una alta incidencia de cáncer de piel. La evolución del aumento del número de cromatóforos en la piel de la personas que viven en las regiones tropicales los protege contra el exceso de radiación ultravioleta. En las regiones templadas alejadas del Ecuador, el ángulo de incidencia de las radiaciones solares es bajo, ya que pasan más diagonalmente a través de la atmósfera y así filtran mucha de la radiación ultravioleta. La presencia de un bajo número de cromatóforos en la piel compensa el descenso de disponibilidad de radiación ultravioleta; según parece, permite justo la radiación necesaria para convertir el dehidrocolesterol en una cantidad suficiente de vitamina D. Las diferencias de color en la piel de las razas

humanas son el resultado de estos compromisos adaptativos. Así, el número de cromatóforos en la piel es una adaptación evolutiva al nivel de exposición a los rayos ultravioleta. En suma, la producción de gránulos de pigmento puede variar según los cambios a corto plazo en la exposición a la luz solar. Si la exposición a la luz es reducida, los cromatóforos disminuyen su nivel de síntesis de gránulos de pigmento, y la piel aclara. Si la exposición aumenta, la producción de gránulos de pigmento aumenta y la piel se oscurece. Este oscurecimiento de la piel tiene lugar en todas las razas humanas, pero es más conspicua en los caucásicos de piel clara. Una repentina exposición a niveles altos de luz solar puede producir una quemadura o constituir un peligro de radiación para el tegumento. Como ocurre con una quemadura producida por una estufa caliente, la piel se regenera y abandona las capas dañadas. Ésta es la explicación de por qué la piel se «pela» varios días después de broncearse.

tienen gránulos de melanina que interceptan la luz solar que incide sobre la superficie del animal, impidiendo la penetración de las radiaciones dañinas. Por supuesto, también aportan color al tegumento que puede contribuir a camuflar al animal, hacerlo menos detectable, o avivar una parte del cuerpo que contribuye a exhibir un determinado comportamiento. Existen dos tipos de melanóforos: los **melanóforos dérmicos**, células aplanadas y anchas que cambian de color rápidamente y que se encuentran sólo en los vertebrados ectotermos, y los **melanóforos epidérmicos**, células alargadas y finas presentes en todos los vertebrados, aunque destacan en los endotermos. Al aportar los melanosomas, añaden color a los queratinocitos, pelo y plumas.

El **iridóforo**, que contiene plaquitas de guanina cristalina reflectantes a la luz. Se encuentran en los vertebrados ectotérmicos y en el iris de los ojos de algunas aves. Los otros dos tipos de cromatóforos son los **xantóforos**, que contienen pigmentos amarillos, y los **eritróforos**, así llamados por sus pigmentos rojos. Además, unos pocos cromatóforos contienen varios de estos pigmentos pero no están clasificados. Por ejemplo, en el iris de la paloma campestre mexicana, los cromatóforos contienen plaquitas reflectantes (como en los iridóforos) y melanina (como en los melanóforos), lo que sugiere que la diferenciación de los cromatóforos a partir de células primordiales de las crestas neurales, debe responder a una diversidad de señales en el desarrollo que producen células de pigmento con propiedades intermedias.

La luz puede inducir cambios fisiológicos en la actividad de los cromatóforos. El aumento de exposición estimula el aumento de producción de gránulos de pigmento, dando lugar al oscurecimiento de la piel durante una serie de días. En algunos vertebrados la respuesta es más inmediata. Algunos peces y lagartos

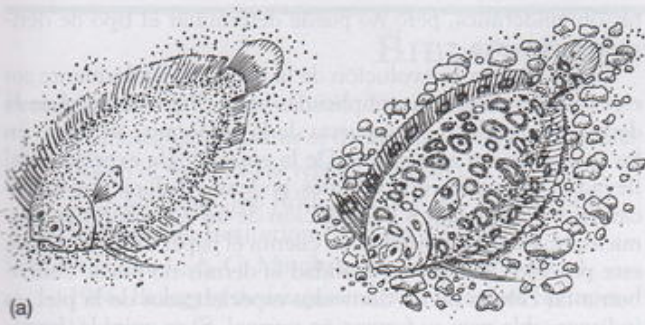
pueden cambiar de color casi instantáneamente. Por ejemplo, los camaleones pueden cambiar su color para igualar el del medio, al menos si el color de fondo es marrón claro a verde oscuro. Algunos peces, como la platija, no sólo pueden cambiar su color sino también el patrón de coloración para parecerse al fondo (Fig. 6.31a). Este ajuste fisiológico de la coloración al color de fondo está mediado por el sistema endocrino, e implica la redistribución de los gránulos de pigmento en el interior de los cromatóforos. Se pensaba que eran los propios cromatóforos los que cambiaban de forma emitiendo pseudópodos citoplásmicos. Actualmente se cree que los cambios de color no se basan en los cambios de la forma de la célula. En su lugar los cromatóforos adoptan una forma relativamente fija, y como respuesta al estímulo hormonal, envían sus gránulos de pigmento hacia los pseudópodos previamente formados, o bien los dirigen hacia el centro de la célula donde se concentran (Fig. 6.31b).

#### Control endocrino de los melanóforos (p.602)

### Resumen

De una manera general, es fácil homologar las estructuras tegumentarias (Fig. 6.32). El pelo, las plumas y las escamas de los reptiles son en su conjunto productos de la epidermis, de manera que son homólogos en sentido amplio. Pero por separado, existen controversias acerca de sus homologías. Por ejemplo, algunos autores creen que el pelo es una escama de reptil transformada, originalmente de función protectora. Otros argumentan que el pelo es un derivado de cerdas epidérmicas, originalmente con función sensorial. Algunos autores destacan la





(a)



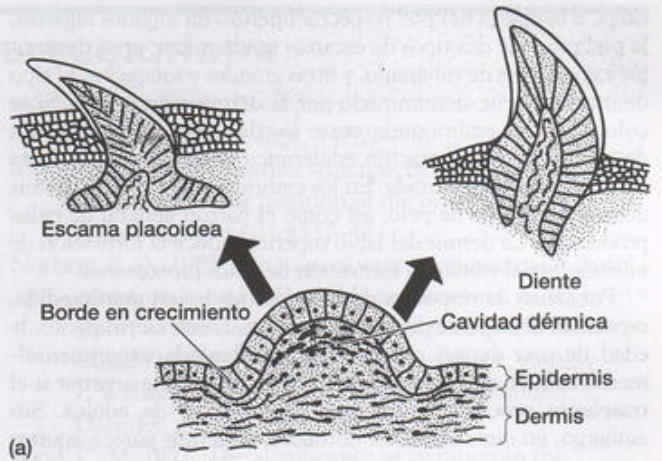
(b)

**FIGURA 6.31 Cambios de color.** (a) El lenguado cambia el color de su superficie corporal según lo haga la textura y el tipo de sustrato. (b) Para cambiar el color y el modelo de coloración de la piel, los gránulos de pigmento presentes en las prolongaciones de los cromatóforos del tegumento, cambian su posición. Este proceso está regulado por el sistema endocrino.

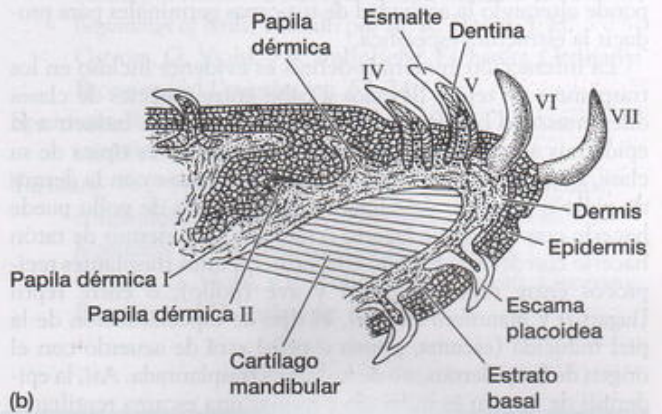
semejanza estructural entre la escama placoidea y los dientes del tiburón, para apoyar la idea de que los dientes de los vertebrados provienen de escamas de tiburones. Otros disienten al considerar que los peces primitivos presentaban dientes antes de que aparecieran los tiburones, así que las escamas de los tiburones podrían no ser precursores de los dientes de vertebrados.

Cuando se consideran las controversias respecto a la evolución de la piel, es necesario recordar que la piel está formada por dos capas, una epidermis y una dermis, y no por una única estructura. Las interacciones entre estas dos capas juegan una parte importante en su evolución. La dermis contribuye al soporte, regula y determina los tipos y proliferación de las células epidérmicas, lo que ha sido investigado mediante la embriología experimental. Por ejemplo, la epidermis de la pata de un embrión de pollo, que está destinada a formar las escamas de la pata, puede aislarse de su dermis subyacente y mantenerse viva en un cultivo con suficientes nutrientes. Estas células vivas, pero aisladas de la epidermis, cesan su proliferación. Si se combinan in vitro con dermis embrionaria, las células epidérmicas reanudan su proliferación y forman escamas. Sabemos que el estímulo tiene lugar en la dermis, porque si se sustituye por cualquier otro tejido, como cartílago o músculo, la epidermis deja de responder.

En unos pocos ejemplos se verá cómo la epidermis actúa independientemente de la dermis. Cuando se expone al aire una epidermis de pollo aislada, ésta muestra la capacidad intrínseca de transformarse en una capa queratinizada, sin que haya contacto con la dermis subyacente. Aunque no se comprende bien, este grado de autonomía epidérmica parece depender de la capacidad de la epidermis de reconstruir la membrana basal o su equivalente químico.



(a)



(b)

**FIGURA 6.32 Interacción entre epidermis y dermis.** (a) Las interacciones entre la dermis y la epidermis dan lugar a una serie de estructuras, como son los dientes y las escamas placoideas. (b) Los dientes del tiburón derivan del epitelio oral. Las semejanzas básicas en cuanto a composición (esmalte, dentina) y modo de formación (epidermis-dermis) sugieren que, como estructuras tegumentarias, los dientes y las escamas placoideas son homólogos. Los sucesivos estados del desarrollo del diente se indican con números romanos.

(b) Según Smith.

A pesar de su independencia ocasional, la actividad de la epidermis está ampliamente influida por la dermis subyacente, como es el caso de su diferenciación. Por ejemplo, la dermis de las patas del embrión de pollo induce a la epidermis a la formación de escamas queratinizadas, y la dermis del tronco induce a su epidermis a la formación de plumas. Si experimentalmente se sustituye la dermis del tronco por la dermis de la pata, la epidermis que reviste el tronco produce espesamientos en forma de escamas en lugar de formar plumas. Si en la cobaya se trasplanta la dermis del tronco, la oreja o la planta del pie bajo la epidermis de cualquier lado del cuerpo, la epidermis responde produciendo derivados epidérmicos característicos del tronco, la



oreja, o la planta del pie, respectivamente. En algunos lagartos, la piel produce dos tipos de escamas epidérmicas, unas diminutas y con forma de tubérculo, y otras grandes y solapadas. El tipo de escama viene determinado por la dermis subyacente. Si se coloca dermis embrionaria entre los dos tipos de escamas en desarrollo, la diferenciación epidérmica tiene lugar de acuerdo con la dermis trasplantada. En los embriones de ratón, la dermis determina el tipo de pelo, así como el patrón general de pelos producidos. La dermis del labio superior induce la formación de vibrisas; la del tronco la formación de pelos protectores.

Por tanto, la respuesta de la epidermis es, en gran medida, específica del tipo de dermis subyacente. Hasta cierto punto, la *edad de una dermis o epidermis trasplantada experimentalmente influye en su respuesta. El resultado tiende a variar si el trasplante procede de un embrión joven o de adulto. Sin embargo, en circunstancias normales, la dermis parece aportar un sustrato físico necesario y la organización del suministro de nutrientes a la epidermis. Este efecto estimulador de la dermis sobre la epidermis se conoce como inducción embrionaria. Aunque la dermis no contribuye directamente a la formación de las células propias de los derivados epidérmicos (pelo, pluma, escama), induce el tipo de especialización. La epidermis responde alterando la actividad de sus capas germinales para producir la estructura específica.*

La interacción epidermis-dermis es evidente incluso en los trasplantes de tejido llevados a cabo entre especies de clases diferentes. No obstante, generalmente no puede inducir a la epidermis a formar una especialización que no es típica de su clase. La epidermis de lagarto puede combinarse con la dermis de pollo o de ratón. Igualmente, la epidermis de pollo puede hacerlo con dermis de lagarto o ratón, y la epidermis de ratón hacerlo con dermis de pollo o lagarto. En estos trasplantes recíprocos entre reptil (lagarto) y ave (pollo), o entre reptil (lagarto) y mamífero (ratón), el tipo de especialización de la piel inducida (escama, pluma o pelo) está de acuerdo con el origen de la epidermis, no de la dermis trasplantada. Así, la epidermis de lagarto es inducida a formar una escama reptiliana, la del pollo a formar una pluma, la del ratón a formar un pelo; todo ello independientemente del origen de la dermis con la que se ha emparejado. Es interesante considerar que si la dermis trasplantada no proviene de una región que produzca una especialización de la piel, parece que carece de la disponibilidad necesaria de inducir una epidermis de clase cruzada para formar una especialización. Además, las especializaciones inducidas por este tipo de trasplantes de la dermis no llegan a desarrollarse por completo. Las escamas de lagarto, las plumas de ave y el pelo de mamífero llegan a formarse, pero detienen su crecimiento en un determinado momento. Aparentemente, la dermis trasplantada está capacitada para estimular la prolife-

ración epidérmica, pero no puede determinar el tipo de derivado epidérmico.

Según parece, la evolución de la piel y particularmente sus especializaciones, están implicadas en la disponibilidad de la dermis para inducir la respuesta de la epidermis, así como en las interacciones entre ellas. De la embriología experimental llevada a cabo en formas actuales, podemos deducir que si únicamente consideramos la evolución de las estructuras epidérmicas, no estamos teniendo en cuenta el papel de la dermis en este proceso. Aunque en realidad la dermis no puede contribuir a las células de los derivados especializados de la piel, es indispensable para su formación normal. Si se quita la dermis de la cavidad pulpar de una escama placodea, el esmalte y la dentina no se desarrollan con normalidad. Si falta la dermis por debajo de la cavidad pulpar de un diente en formación, el esmalte del diente se forma de manera incompleta; y al revés, si se quita la epidermis, la dermis sola es incapaz de formar una escama placodea o el diente del vertebrado, respectivamente. La interacción de la epidermis y la dermis es necesaria para formar un derivado de la piel normal.

La embriología experimental ha ampliado estas investigaciones a los acontecimientos evolutivos. Es evidente que las aves modernas carecen de dientes. El pollito rompe el cascarón con lo que se ha llamado «diente del huevo»; en realidad, no es un diente sino un saliente cornificado del pico; lo que se sabe gracias a las investigaciones recientes de Koller y Fisher. Estos autores transplantaron dermis de mandíbula de ratón, inductora de dientes, debajo del pico de un ave, y permitieron al conjunto diferenciarse. En alguno de los experimentos llevados a cabo con éxito apareció un diente rudimentario. ¡La dermis del ratón ha inducido a la epidermis del pollo a formar diente! Aunque este diente no se forma en las aves modernas, la epidermis de las aves no ha perdido totalmente su potencial formador del diente. Este potencial latente en las aves no se manifiesta porque se ha perdido la interacción inductiva entre la dermis y la epidermis, por tanto, éstas están presentes en las aves, pero ha variado su interacción.

Quizá el centro de los acontecimientos evolutivos ocurridos en el tegumento reside tanto en su interacción como en la capas que lo forman. Obviamente, las interacciones no fosilizan, y son difíciles de caracterizar estructuralmente. Es un poco sorprendente que existan controversias acerca de su homología. Si pensamos en la epidermis, la dermis y sus interacciones como una unidad evolutiva, entonces sus productos especializados (pelo, plumas, escamas reptilianas) son ampliamente homólogas. Las escamas del tiburón; el diente de los vertebrados, y las escamas de los peces óseos pueden considerarse producto de las interacciones del sistema epidérmico-dérmico; por lo tanto, son estructuras tegumentarias homólogas.



## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Bennet, A. F., y J. D. Ruben. 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids. En *The ecology and biology of mammal-like reptiles*, editado por N. Hotton, P. D. MacLean, J. J. Roth, y E. C. Roth. Washington: Smithsonian Institution Press, pp. 207–18.
- Bereiter-Hahn, J., A. G. Matoltsy, y K. S. Richards (eds.). 1986. *Biology of the integument*, vol. 2. Berlin: Springer-Verlag.
- Blackburn, D. G. 1991. Evolutionary origins of the mammary gland. *Mammal Rev.* 21:81–96.
- Blackburn, D. G., V. Hayssen, y C. J. Murphy. 1989. The origins of lactation and the evolution of milk: A review with new hypotheses. *Mammal Rev.* 19:1–26.
- . 1993. Lactation: Historical patterns and potential for manipulation. *J. Dairy Sci.* 76:3195–212.
- Koller, E. J., y C. Fisher. 1980. Tooth induction in chick epithelium: Expression of quiescent genes for enamel synthesis. *Science* 207:993–95.
- Maderson, P. F. A. 1965. Histological changes in the epidermis of snakes during the sloughing cycle. *Amer. Zool.* 146:98–113.
- . 1972. When? Why? and How? Some speculations on the evolution of the vertebrate integument. *Amer. Zool.* 12:159–71.
- . 1975. Embryonic tissue interactions as the basis for morphological change in evolution. *Amer. Zool.* 15:315–27.
- . 1985. Some developmental problems of the reptilian integument. *Biol. Rept.* 14:523–98.
- McGowan, C. 1989. Feather structure in flightless birds and its bearing on the question of the origin of feathers. *J. Zool. (London)* 218:537–47.
- Norberg, R. A. 1985. Function of vane asymmetry and shaft curvature in bird flight feathers; inferences on flight ability of *Archaeopteryx*. En *The beginnings of birds*, editado por M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl, y P. Wellnhofer. Eichstätt, Germany: Bronner and Daentler, pp. 303–18.
- Pond, C. M. 1977. The significance of lactation in the evolution of mammals. *Evolution* 31:177–99.
- Regal, P. J. 1975. The evolutionary origin of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 50:35–66.
- . 1985. Common sense and reconstructions of the biology of fossils: *Archaeopteryx* and feathers. En *The beginnings of birds*, editado por M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl, y P. Wellnhofer. Eichstätt, Germany: Bronner and Daentler, pp. 67–74.
- Spearman, R. I. C., y P. A. Riley (eds.). 1980. The skin of vertebrates. *Linn. Soc. Symp. Series no. 9.*
- Tarsitano, S. F. 1985. The morphological and aerodynamic constraints on the origin of avian flight. En *The beginnings of birds*, editado por M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl, y P. Wellnhofer. Eichstätt, Germany: Bronner and Daentler, pp. 319–32.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Integumentary Systems  
Vertebrates: Macroscopic Anatomy of the Integument  
Vertebrates: Microscopic Anatomy of the Integument  
Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 7

## Sistema esquelético: el cráneo



### INTRODUCCIÓN

#### CONDROCRÁNEO

Embriología

#### ESPLACNOCRÁNEO

Embriología

Origen de las mandíbulas

Tipos de fijación mandibular

#### DERMATOCRÁNEO

Partes del dermatocráneo

*Series de huesos dérmicos*

#### RESUMEN DE LA MORFOLOGÍA DEL CRÁNEO

Caja craneana

Mandíbulas

Aparato hioideo

#### CINESIS CRANEAL

#### FILOGENIA CRANEAL

Agnatos

*Ostracodermos*

*Ciclóstomos*

#### Gnastomados

*Peces*

*Tetrápodos primitivos*

*Amniotas primitivos*

*Reptiles modernos*

*Aves*

*Sinápsidos*

#### RESUMEN DE LA FUNCIÓN Y DISEÑO DEL CRÁNEO

Captura de presas

*Alimentación en el agua*

*Alimentación en el aire*

Deglución

#### RESUMEN

Cresta neural craneal

Aparición de los mamíferos

Modificaciones evolutivas de las formas inmaduras:

acinésis en mamíferos

Cráneo compuesto

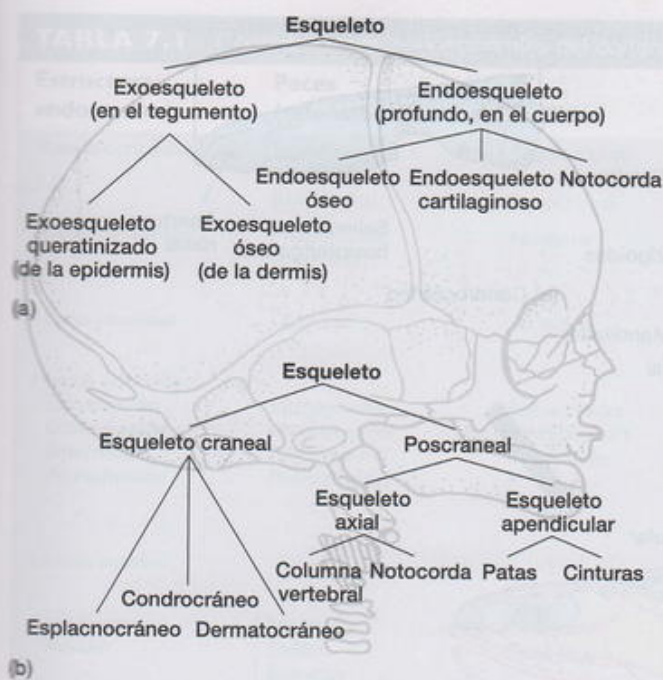
El esqueleto proporciona a los vertebrados la forma del cuerpo, soporta su peso, ofrece un sistema de palancas que, junto con los músculos, produce movimientos, y protege las partes blandas tales como nervios, vasos sanguíneos y otras vísceras. Puesto que el esqueleto es duro, a veces sobreviven a la fosilización trozos de él, mejor que lo hacen las partes blandas del cuerpo; así, nuestro contacto más directo con los animales extinguidos hace tiempo, se produce a menudo mediante sus esqueletos. En la arquitectura del esqueleto está escrita la historia de la función y evolución de los vertebrados.

El sistema esquelético se compone de un exoesqueleto y de un endoesqueleto (Fig. 7.1a). El exoesqueleto se forma en el tegumento: la dermis da lugar al hueso, y la epidermis a la queratina. El endoesqueleto se forma a partir del mesodermo o de

otras fuentes, y no directamente del tegumento. Los tejidos, que contribuyen a la formación del endoesqueleto, incluyen al tejido conjuntivo fibroso, al cartílago y al hueso.

Durante la evolución de los vertebrados, la mayoría de los huesos del exoesqueleto se encontraban en el tegumento y protegían las estructuras superficiales. Son ejemplos la armadura dérmica de los ostracodermos y escamas óseas de los peces. Otros huesos se hundieron y fusionaron con huesos profundos y elementos cartilagosos del endoesqueleto para formar estructuras compuestas. En la práctica, este hecho dificulta el examen del exoesqueleto y el endoesqueleto por separado, ya que es frecuente que se encuentren juntas partes de ambos tipos de esqueleto. En cambio, seleccionamos unidades estructurales compuestas y seguimos su evolución. Esta





**FIGURA 7.1 Organización de los tejidos esqueléticos en los vertebrados.** Los componentes del sistema esquelético funcionan juntos como una unidad pero, por conveniencia, se pueden dividir en distintas partes para realizar un análisis más ajustado. (a) El esqueleto se puede dividir, como un sistema de protección y soporte, en estructuras del exterior del cuerpo (exoesqueleto) y del interior (endoesqueleto). (b) Según su posición, se puede tratar el esqueleto como dos componentes separados, el esqueleto craneal (cráneo) y el esqueleto poscraneal, que incluye los esqueletos axial y apendicular.

forma de dividir el esqueleto para su estudio nos proporciona dos unidades: el cráneo, o **esqueleto craneal**, y el **esqueleto poscraneal** (Fig. 7.1b). El esqueleto poscraneal incluye la columna vertebral, extremidades, cinturas y estructuras asociadas, como costillas y caparazones. En los Capítulos 8 y 9 trataremos del esqueleto poscraneal. Nuestro examen del esqueleto comienza por el cráneo.

## Introducción

El **cráneo** de los vertebrados es realmente una estructura formada por tres partes distintas, aunque fusionadas formando una unidad armoniosa. La más antigua constituye el **esplacnocráneo** (**cráneo visceral**); aparece por primera vez en los protocordados para sostener las hendiduras faríngeas (Fig. 7.2a). La segunda parte, el **condrocáneo**, rodea y da soporte al cerebro; está formado por cartílago o hueso endocondral (Fig. 7.2b). La tercera parte del cráneo es el **dermacráneo**, una contribución posterior de la envuelta externa del cráneo en la mayoría de las formas de vertebrados. Como su nombre sugiere, el dermacráneo se compone de huesos dérmicos (Fig. 7.2c).

## Hueso endocondral y dérmico (p. 179)

Además de estos dos componentes formales, se aplican dos términos a las partes del cráneo. La **caja craneana** es un término colectivo, referido a los componentes craneales fusionados que rodean y encierran al cerebro. La caja craneana puede estar formada, según las especies, por estructuras del dermacráneo, del condrocáneo, e incluso del esplacnocráneo. Algunos autores utilizan el término **neurocráneo** como equivalente al de condrocáneo. Otros amplían el término para incluir el condrocáneo con las cápsulas sensoriales fusionadas o unidas: cápsulas ópticas y óticas, y el soporte nasal. Hay autores que consideran como neurocráneo sólo las partes osificadas del condrocáneo. Prepárese para los distintos significados existentes en la literatura. Aunque rara vez utilizo el término *neurocráneo*, para mí incluye la caja craneana (osificada o no) más las cápsulas sensoriales asociadas.

## Condrocráneo

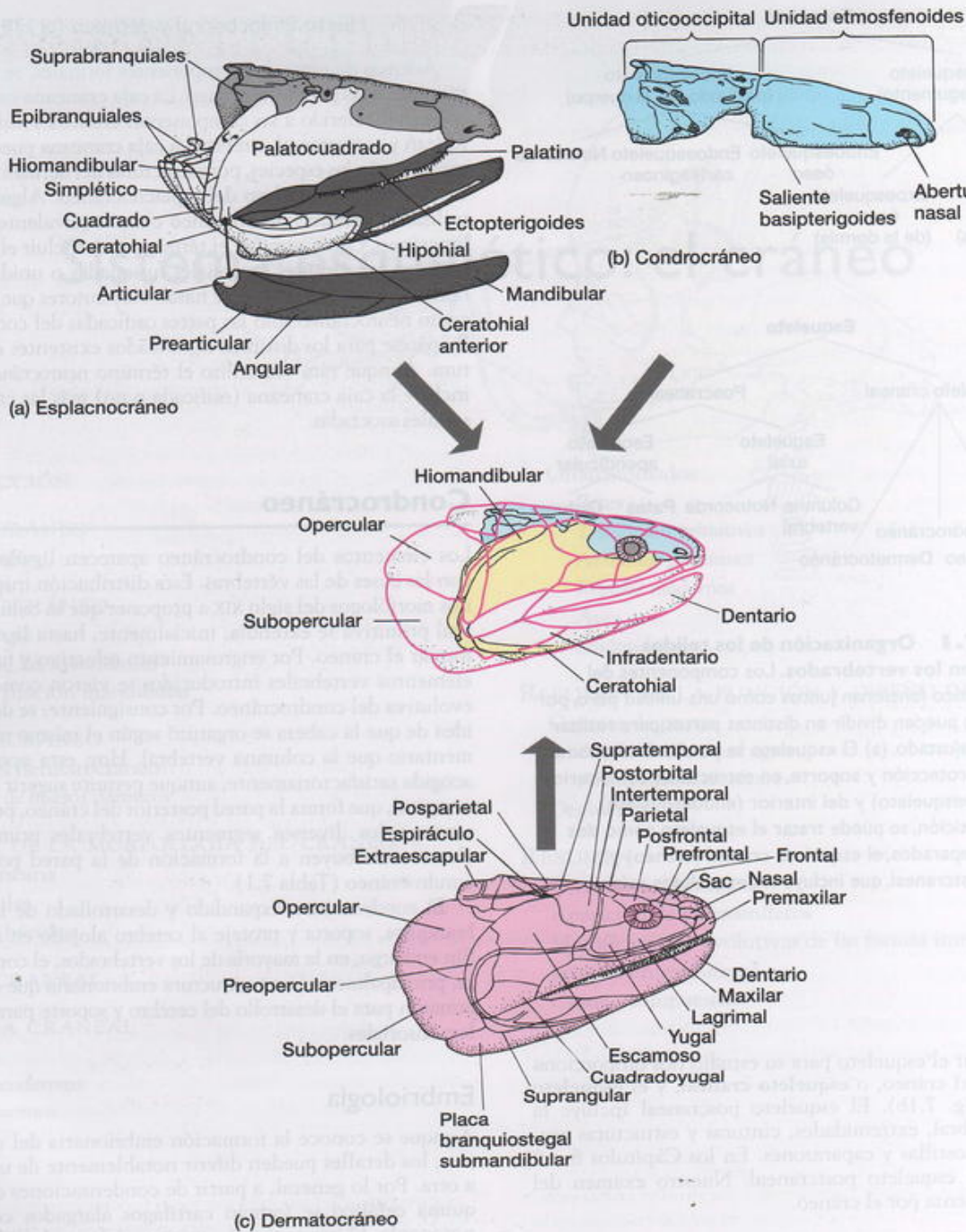
Los elementos del condrocáneo aparecen ligados en series con las bases de las vértebras. Esta distribución inspiró a algunos morfólogos del siglo XIX a proponer que la columna vertebral primitiva se extendía, inicialmente, hasta la cabeza para formar el cráneo. Por engrosamiento selectivo y fusión, estos elementos vertebrales introducidos se vieron como la fuente evolutiva del condrocáneo. Por consiguiente, se desarrolló la idea de que la cabeza se organizó según el mismo modelo segmentario que la columna vertebral. Hoy, esta opinión no es acogida satisfactoriamente, aunque permite sugerir que el arco occipital, que forma la pared posterior del cráneo, puede representar a los diversos segmentos vertebrales primitivos que ahora contribuyen a la formación de la pared posterior del condrocáneo (Tabla 7.1).

El condrocáneo expandido y desarrollado de los elasmobranchios, soporta y protege al cerebro alojado en su interior. Sin embargo, en la mayoría de los vertebrados, el condrocáneo es, principalmente, una estructura embrionaria que sirve como armazón para el desarrollo del cerebro y soporte para las cápsulas sensoriales.

## Embriología

Aunque se conoce la formación embrionaria del condrocáneo, los detalles pueden diferir notablemente de una especie a otra. Por lo general, a partir de condensaciones del mesénquima cefálico se forman cartílagos alargados cerca de la notocorda. El par anterior constituyen las **trabéculas**, el posterior los **paracordales**, y entre ellos, en algunos vertebrados, quedan un par de **cartílagos polares** (Fig. 7.3a). Detrás de los paracordales, generalmente también aparecen algunos **cartílagos occipitales**. Además de estos cartílagos, las cápsulas sensoriales asociadas con la nariz, ojos y oídos, desarrollan cartílagos de soporte: las **cápsulas nasales**, **ópticas** y **óticas**, respectivamente. En la formación del condrocáneo se diferencian dos tipos de células embrionarias: las células de las crestas neurales, que forman la cápsula nasal, trabéculas (posiblemente sólo la parte anterior), y quizás parte de la cápsula ótica (Fig. 7.4a) y el mesénquima de origen mesodérmico que contribuye a la formación del resto del condrocáneo (Fig. 7.4b). A medida que avanza el desarrollo, estos cartílagos se fusionan. La región situada entre las cápsulas nasales,





**FIGURA 7.2 Cráneo compuesto.** El cráneo es un mosaico formado por la aportación de tres partes principales: el condrocráneo, el esplacnocráneo y el dermatocráneo. Cada uno de ellos tiene un origen evolutivo separado. El cráneo de *Eusphenopteron*, un pez ripidistio del Devónico, ilustra cómo las partes de las tres fuentes filogenéticas forman la unidad. (a) El esplacnocráneo (blanco) aparece primero, y se muestra asociado con el condrocráneo (gris claro) y partes del dermatocráneo (gris oscuro). La mandíbula derecha está por debajo de su punto de articulación para poner mejor de relieve los huesos más profundos. (b) El condrocráneo en *Eusphenopteron* está formado por la unión entre al esfenetmoides anterior y las unidades posteriores occipitales. (c) La pared superficial de los huesos compone el dermatocráneo. La figura central representa la posición relativa de cada grupo de huesos, que juntos contribuyen a proporcionar el cráneo completo. (Sac: serie nasal.)



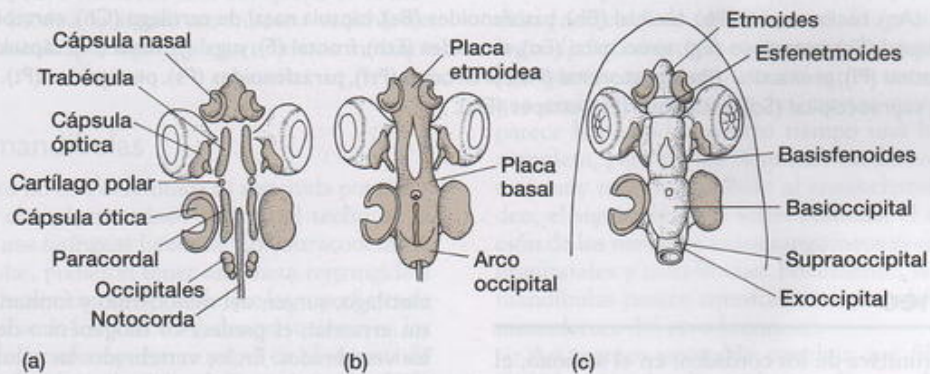
**TABLA 7.1** Contribuciones endocondrales del condrocraqueo

Estructura endocondral	Peces (teleosteos)	Anfibios	Reptiles/Aves	Mamíferos	
Huesos occipitales	Supraoccipital Exoccipital Basioccipital	Supraoccipital Exoccipital Basioccipital	Supraoccipital Exoccipital Basioccipital	Supraoccipital Exoccipital Basioccipital	} Huesos occipitales
Hueso mesetmoides	Mesetmoides <sup>a</sup> (internasal)	No existe	No existe	Mesetmoides (ausentes en los mamíferos primitivos, ungulados)	
Región etmoidea	Osificada	Sin osificar	Sin osificar	Turbinales ( etmo-, naso-, maxilo-)	} Etmoides
Huesos esfenoides	Esfenetmoides Orbitosfenoides Basisfenoides Pleurosfenoides	Esfenetmoides Orbitosfenoides Basisfenoides ?	Esfenetmoides Orbitosfenoides Basisfenoides Pleurosfenoides (cocodrilos, anfibisbénidos)	Preesfenoides Orbitosfenoides Basisfenoides No existe	
Laterosfenoides			Laterosfenoides (serpientes)	No existe	
Cápsula ótica Periótico	{ Proótico Epiótico Esfenótico	Proótico Opistoótico	Proótico Opistoótico Epiótico ( no existe en aves)	Petroso con proceso mastoide	

<sup>a</sup>Este hueso es de origen dérmico.

<sup>b</sup>Este hueso generalmente no existe o está reducido en los peces.

<sup>c</sup>Alisfenoides de la contribución del esplanocraqueo.



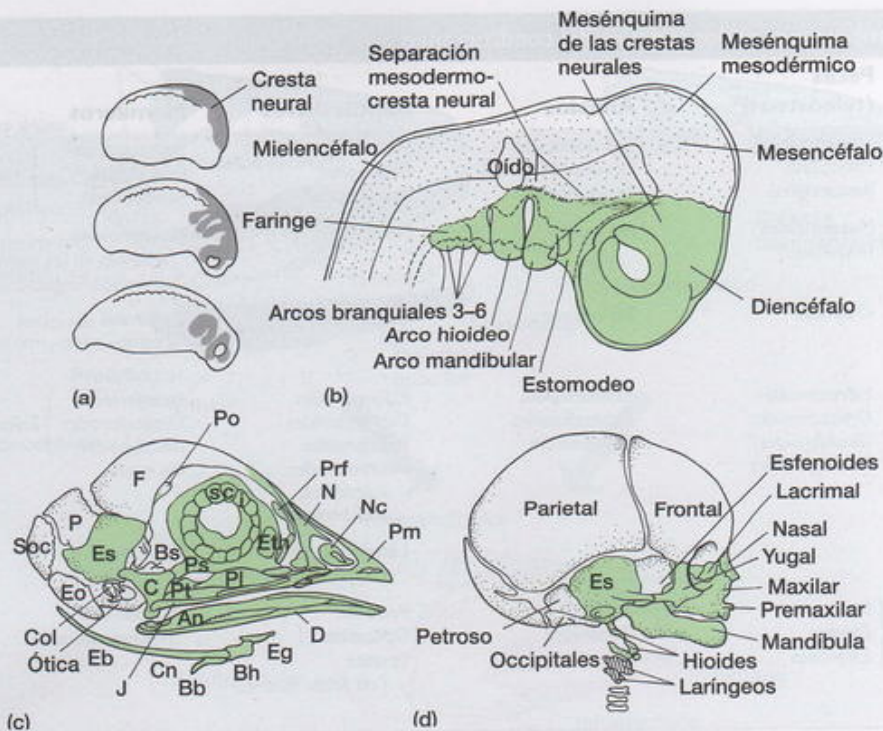
**FIGURA 7.3** Desarrollo embrionario del condrocraqueo. El primero en aparecer es el cartilago (gris), pero en la mayoría de los vertebrados es sustituido por hueso (blanco) en el desarrollo posterior. El condrocraqueo incluye estos elementos cartilaginosos que forman la base y la parte posterior del cráneo, junto con las cápsulas que sostienen los órganos sensoriales. La condensación temprana de células mesenquimáticas se diferencia en cartilago (a) que crece y fusiona para formar las regiones básicas etmoidea, basal y occipital (b) que posteriormente se osifican (c) y dan lugar a los huesos básicos y a las cápsulas sensoriales.

Según deBeer.

formada por la fusión de las puntas de las trabéculas, constituye la **placa etmoide**. Los paracordales crecen juntos a través de la línea media para dar lugar a la **placa basal**, situada entre las cápsulas óticas. Los occipitales crecen hacia arriba y alrededor del cordón nervioso para formar el **arco occipital** (Fig. 7.3b). Colectivamente, todos estos cartilagos se expan-

den y fusionan constituyendo el condrocraqueo. En los elasmobranchios el condrocraqueo no se osifica. En su lugar, el cartilago crece todavía más hacia arriba y sobre el cerebro para completar las paredes protectoras y el techo de la caja craneana. En los demás vertebrados, el condrocraqueo se osifica parcial o completamente (Fig. 7.3c).





**FIGURA 7.4** Aportaciones de las crestas neurales al cráneo. (a) Embrión de salamandra en el que se muestra la expansión secuencial de las células de las crestas neurales. Al principio del desarrollo embrionario las células de las crestas neurales aportan a la cabeza mesénquima, que es denominada ectomesodermo debido al origen de las crestas neurales. (b) También proporcionan al mesénquima céfalico células de origen mesodérmico, el mesénquima mesodérmico. En el embrión de pollo se señalan la posición del mesénquima mesodérmico (punteado) y el de las crestas neurales (sombreado) y la interfase entre ellos. Cráneo de un pollo (c) y de un feto humano (d) en los que se muestran los huesos o porciones de huesos derivados de las células de las crestas neurales (sombreado). Abreviaturas: angular (An), basibranchial (Bb), basihial (Bh), basisfenoides (Bs), cápsula nasal de cartilago (Cn), ceratobranquial (Cb), dentario (D), epibranchial (Eb), entoglosa (Eg), exoccipital (Eo), etmoides (Eth), frontal (F), yugal (J), nasal (N), cápsula del cartilago nasal (Nc), parietal (P), palatino (Pl), premaxilar (Pm), postorbital (Po), prefrontal (Prf), parasfenoides (Ps), pterigoides (Pt), cuadrado (C), osículo escleral (Sci), supraoccipital (So), escamoso (Es), estapes (Est).

Segun Noden.

## Esplacnocráneo

Es una estructura primitiva de los cordados; en el anfibio, el esplacnocráneo, o al menos su precursor, está asociado con las superficies filtradoras utilizadas en la alimentación.

En los vertebrados el esplacnocráneo por lo general ofrece soporte a las branquias y fijación a los músculos respiratorios. Los elementos del esplacnocráneo contribuyen a la formación de las mandíbulas y del aparato hioideo de los gnatostomados.

## Embriología

La opinión errónea de que el esplacnocráneo se desarrolla a partir de las mismas fuentes embrionarias que las paredes del tracto digestivo, llevó a denominarlo cráneo «visceral», un nombre que afortunadamente está quedando en el olvido. Embriológicamente el esplacnocráneo procede de las células de las crestas neurales, no de las placas laterales del mesodermo como sucede con la musculatura lisa de las paredes del digestivo. En los protocordados no existen crestas neurales. Las barras faríngeas, formadas por tejido conjuntivo fibroso pero nunca por hueso o

cartilago, surgen del mesodermo y forman una cesta branquial sin articular, el predecesor filogenético del esplacnocráneo de los vertebrados. En los vertebrados las células de las crestas neurales parten de los lados del tubo neural y se introducen en las paredes de la faringe, entre las sucesivas hendiduras branquiales, para diferenciarse en los arcos faríngeos respectivos. Por lo general, los arcos faríngeos de los vertebrados acuáticos están asociados con el sistema de branquias respiratorias. Debido a esta asociación se conocen como **arcos branquiales**.

Cada arco está formado, a cada lado, por una serie de hasta cinco elementos articulados; empezando por el elemento dorsal, y hacia el lado ventral, son: **faríngeobranquial**, **epibranchial**, **ceratobranquial**, **hipobranquial** y **basibranchial** (Fig. 7.5). Uno o más de estos arcos anteriores pueden bordear la boca, soportar los tejidos blandos y llevar dientes. Los arcos branquiales que sostienen la boca se denominan **mandíbulas**. A cada arco se le da un nombre o se le numera secuencialmente; el primer arco, totalmente funcional, es el arco de las mandíbulas y recibe el nombre de **arco mandibular**, el mayor y más anterior de la serie de arcos modificados. Por el lado dorsal, el arco mandibular está formado por el **palatocadrado**, y por el lado ventral por el **car-**



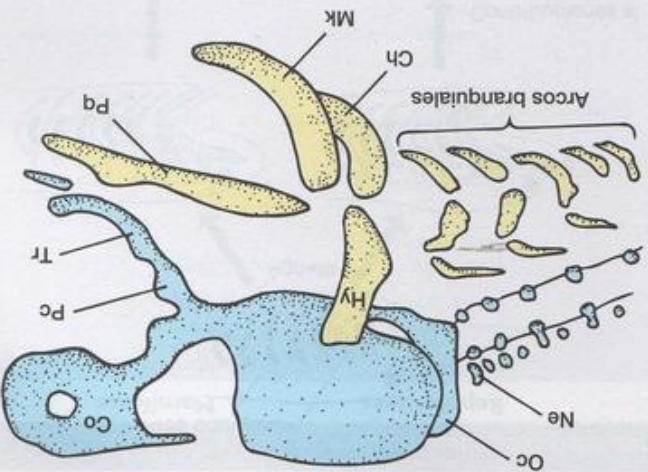
mandibular, hioideo y seis arcos branquiales. En lugar de la idea subsecuente se les ha denominado: terminal, premandibular, y las primitivas tenían diez arcos branquiales; al primero y más actuales (Fig. 7.7b). En su hipótesis, propone que las formas actuales de peces fósiles y en la embriología de las formas actuales, una visión más completa, que se basa en sus estudios.

El paleontólogo sueco Erik Jarvik propuso la teoría comostomados (Fig. 7.7a). El resto de los arcos dieron lugar a los arcos branquiales de los gnathostomados (Fig. 7.7a). El siguiente arco branquial exclusivamente el arco hioideo, y el primer, o quizás el segundo arco branquial primitivo, produjo exclusivamente el arco mandibular; simple; sostiene que el primero, o quizás el segundo arco branquial primitivo. La derivación del arco mandibular también crea una controversia. La teoría *seriada* es el punto de vista más seguro, tercero, incluso del cuarto arco branquial, del ancestro, asegurar que las mandíbulas representen derivados del primer, queda por dilucidar cual de los arcos. Por ejemplo, no podemos arcos branquiales dieron lugar a las mandíbulas, pero todavía Así, parece razonable concluir que filogenéticamente los muscúlatras del arco branquial.

mandíbulas parece transformarse y modificarse a partir de las branquiales y mandíbulas. Finalmente, la muscúlatra de la ción de los nervios y vasos sanguíneos es similar al de los arcos, el siguiente de la serie. Además, el modelo de distribución, debido al ensanchamiento del arco hioideo, pero en los tiburones modernos es más estrecho y completa, parece haber sido en otro tiempo una hendidura branquial que ambas proceden de las crestas neurales. El espírculo branquiales se desarrollan en series semejantes (Fig. 7.6), y logía de los tiburones sugiere que las mandíbulas y los arcos

ción provienen de varias fuentes. En primer lugar, la embriología de los tiburones sugiere que las mandíbulas y los arcos

**FIGURA 7.6 Embrión de tiburón, el pez gato Scyllium.** Las mandíbulas tienen una disposición seriada respecto a los arcos branquiales. El arco mandibular es el primero, seguido por el hioideo y luego algunos arcos branquiales. Esta disposición de las mandíbulas, en serie con los arcos, es una evidencia de que las mandíbulas derivan del arco branquial más anterior. Abreviaturas: ceratohial (Ch), hioideomandibular (Hy), cartilago de Meckel (Mk), arco neural (Ne), arco occipital (Oa), cartilago orbital (Co), cartilago polar (Pc), palatoc cuadrado (Pq), trabécula (Tr). No se incluyen los cartilagos labiales.

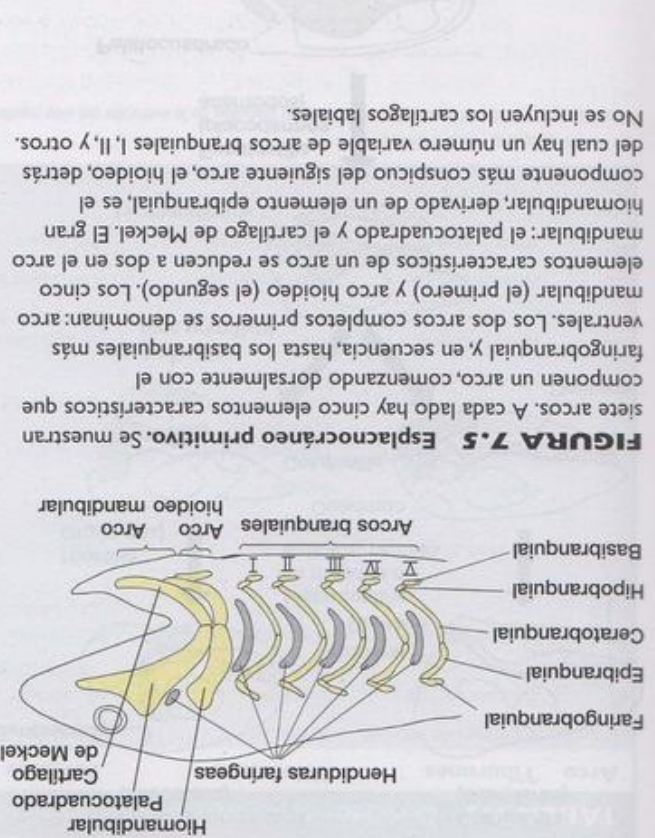


La boca de los agnatos no está delimitada ni sostenida por mandíbulas; en cambio, el esplanocráneo soporta el techo de la faringe y las hendiduras faríngeas laterales. Los ostracodermos, carentes de mandíbulas, pudieron tener una dieta restringida a pequeñas partículas de alimento. Es posible que las superficies de alimentación mucociliar de los protocordados persistieran en los ostracodermos para tener un importante papel en el sistema de recogida de alimento. En algunos grupos, la boca está rodeada de estructuras semejantes a pequeños dientes, derivadas de escamas superficiales. Quizás los ostracodermos utilizaron estos «dientes» rugosos para raspar la superficie de las rocas y sacar algas incrustadas y otros organismos. Cuando estas partículas de alimento quedaban suspendidas en el agua, los ostracodermos las dirigían a su boca por medio de una corriente inhalante. Las paredes de la faringe, forradas de moco, recogían estas partículas de alimento desprendidas de la corriente circulante.

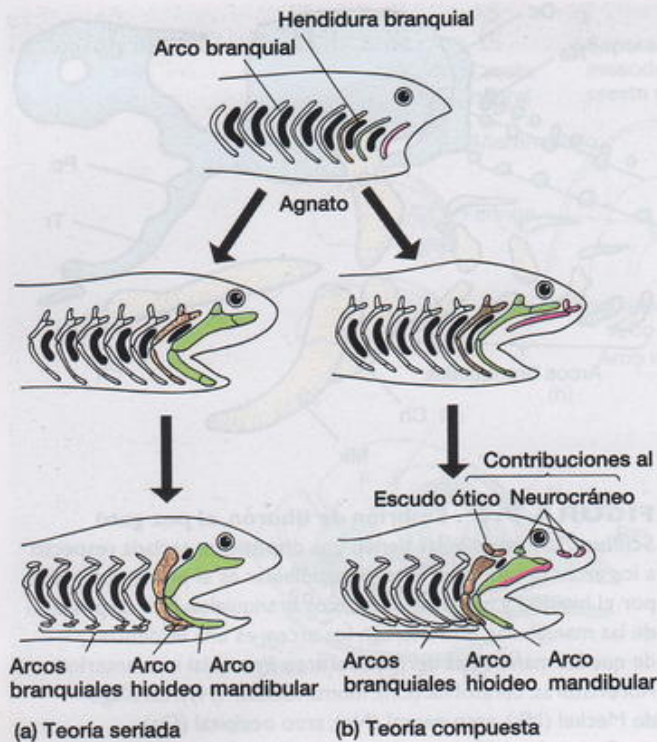
Las mandíbulas aparecen por primera vez en los peces acantocordados toda la presa o tomado trocitos de presas mayores. Entre estos grupos, las mandíbulas también sirvieron como mecanismos de trituración o masticación para procesar el alimento en la boca. Con el advenimiento de las mandíbulas, estos peces se hicieron depredadores más libres en aguas abiertas. Las mandíbulas se originan a partir del par anterior de arcos branquiales. Los testimonios que apoyan esta asevera-

**Origen de las mandíbulas**

**FIGURA 7.5 Esplanocráneo primitivo.** Se muestran siete arcos. A cada lado hay cinco elementos característicos que componen un arco, comenzando dorsalmente con el faringobranchial y, en secuencia, hasta los basibranchiales más ventrales. Los dos arcos completos primeros se denominan: arco mandibular (el primero) y arco hioideo (el segundo). Los cinco elementos característicos de un arco se reducen a dos en el arco mandibular: el palatoc cuadrado y el cartilago de Meckel. El gran hioideomandibular, derivado de un elemento epibranchial, es el componente más conspicuo del siguiente arco, el hioideo, detrás del cual hay un número variable de arcos branquiales I, II, y otros. No se incluyen los cartilagos labiales.



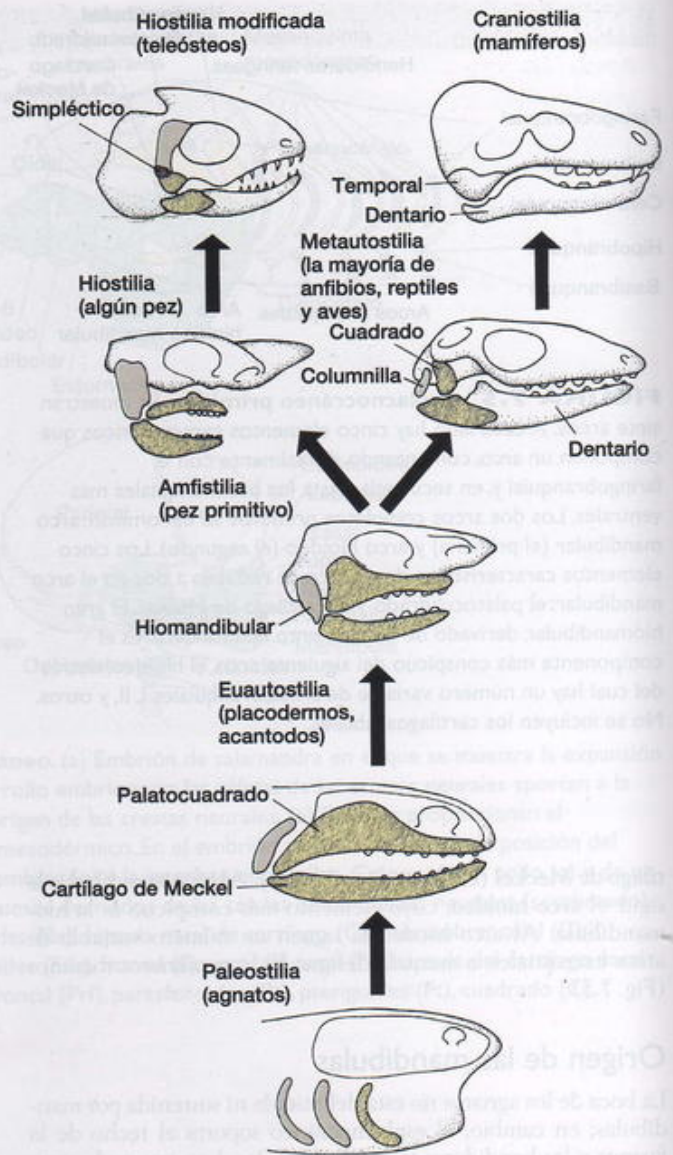




**FIGURA 7.7** Teorías seriada y compuesta del desarrollo mandibular. (a) La teoría seriada sostiene que las mandíbulas se originan a partir de uno de los arcos branquiales anteriores. Algunos elementos pueden perderse, pero otros de otros arcos no participan. (b) En la teoría compuesta, el arco mandibular se forma a partir de elementos de algunos arcos adyacentes que también participan en el neurocráneo.

de «un arco, una mandíbula», su teoría se basa en una serie compleja de pérdidas o fusiones entre partes selectivas de algunos arcos branquiales, que juntos dieron lugar a la única mandíbula compuesta. Según esta teoría, el arco mandibular de los gnatosomados está formado por la fusión de partes del arco premandibular y del mandibular de los ancestros carentes de mandíbulas. El palatocadrado se forma a partir de la fusión del epibranchial del arco premandibular con el epibranchial, y un faringobranquial del arco mandibular. El cartílago de Meckel procede del elemento ceratobranquial expandido. Filogenéticamente, el siguiente arco, el hioideo, se origina a partir de los elementos epibranchial, ceratobranquial e hipobranquial del tercer arco branquial primitivo. El resto de los arcos branquiales persisten en un orden seriado. Los otros elementos de los arcos primitivos se han perdido o fusionado con el neurocráneo.

La embriología descriptiva proporciona muchas de las evidencias expresadas en estas teorías. Sin embargo, la embriología descriptiva no puede, por sí misma, seguir la pista con una seguridad total a los componentes de los arcos, desde el embrión hasta las estructuras del adulto. Como ayuda se aplican técnicas más modernas, como la utilización de marcadores celulares. Por ejemplo, al principio del desarrollo embrionario, se pueden marcar poblaciones de células con productos o marcadores celulares, y seguir sus posiciones eventuales de residencia en el adulto.



**FIGURA 7.8** Suspensión mandibular. Los puntos en los que las mandíbulas se fijan al resto del cráneo definen el tipo de suspensión mandibular. Nótese los arcos mandibular (zonas rayadas) e hioideo (gris claro). El hueso dérmico (zonas blancas) de la mandíbula inferior es el dentario.

Estos marcadores podrían permitirnos detectar las aportaciones de los arcos branquiales a las mandíbulas o al condrocráneo. No obstante, aun cuando algunos autores discuten ciertos detalles, en general se sabe que las mandíbulas de los vertebrados son derivados de antiguos arcos branquiales (Tabla 7.2).

### Tipos de fijación mandibular

La evolución de las mandíbulas, y debido a la importancia de éstas, se investiga a menudo en relación con su forma de fijación al cráneo (p. ej., su suspensión; Fig. 7.8). Los agnatos



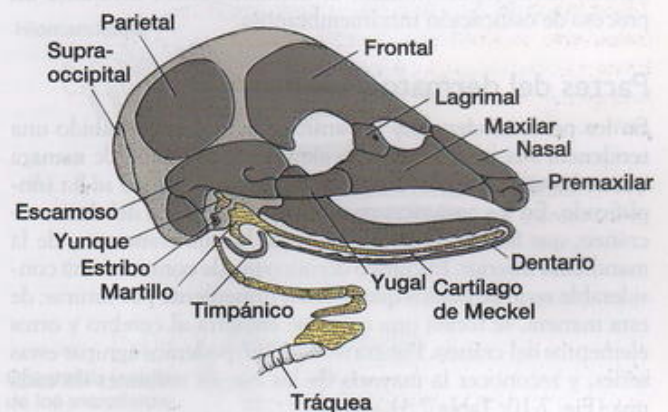
**TABLA 7.2** Derivados de los arcos branquiales en tiburones, teleósteos y tetrápodos

Arco	Tiburones	Teleósteos	Anfibios	Reptiles/aves	Mamíferos
I	Cartilago de Meckel	Articular <sup>a</sup>	Articular	Articular	Martillo <sup>b</sup>
	Palatoc cuadrado	Cuadrado Epipterigoides	Cuadrado Epipterigoides	Cuadrado Epipterigoides	Yunque <sup>b</sup> Alisfenoides
II	Hiomandibular	Hiomandibular Simpléctico Interhial	{ Columnilla Extracolumnilla	Columnilla Extracolumnilla	Estribo <sup>b</sup>
	Ceratohial	Ceratohial Hipohial		Ceratohial Hipohial	Ceratohial
	Basihial	Basihial		Cuerpo del hioides	Cuerpo del hioides
III	Faringobranquial	Faringobranquial Epibranquial Cerato branquial Hipobranquial	Cuerpo del hioides	2.º cuerno del hioides	2.º cuerno del hioides
	Epibranquial				
	Cerato branquial				
	Hipobranquial				
IV	Arco branquial		Último cuerno y cuerpo del hioides Cartilagos laríngeos (?)	Último cuerno y cuerpo del hioides Cartilagos laríngeos (?)	Cartilagos del tiroides (?)
V	Arco branquial	Arco branquial	Cartilagos laríngeos (?)	Cartilagos laríngeos (?)	Cartilagos laríngeos
VI	Arco branquial	Arco branquial	No existe	No existe	No existe
VII	Arco branquial	Arco branquial			

<sup>a</sup>En ocasiones aporta hueso dérmico.

<sup>b</sup>Véase la figura 7.53 y el texto relacionado para la discusión de la evolución del oído medio.

representan el estado más primitivo, **paleostílico**, en el que ninguno de los arcos se une directamente al cráneo. La condición mandibulada más primitiva, la **euautostílica**, se encuentra en los placodermos y acantodos. El arco mandibular se une al cráneo sin la ayuda del arco hioideo (por eso es «auto»). En los tiburones primitivos, algunos osteóctios y en los ripidistios, la suspensión mandibular es **anfistílica**; esto es, la mandíbula se une a la caja craneana mediante dos articulaciones primarias: anteriormente, por un ligamento que une el palatoc cuadrado al cráneo y posteriormente por la hiomandíbula. Muchos, quizás la mayoría, de los tiburones modernos muestran una variación de la suspensión mandibular anfistílica. En la mayor parte de los peces óseos modernos la suspensión mandibular es **hiostílica**: el arco mandibular está unido a la caja craneana principalmente a través de la hiomandíbula. Un elemento dérmico nuevo, el **hueso simpléctico**, se añade a menudo en la suspensión mandibular. En los elasmobranquios el cráneo es cartilaginoso, pero en los peces óseos y en los tetrápodos, aparecen centros de osificación que aportan características óseas al cráneo. En la mayoría de los anfibios, reptiles y aves, la suspensión mandibular es **metautostílica**. Las mandíbulas se fijan directamente a la caja craneana mediante el cuadrado, un hueso formado en la parte posterior del palatoc cuadrado (Fig. 7.8). La hiomandíbula no interviene en el soporte mandibular; en cambio, da lugar a la delgada **columnilla** o **estapes**, implicada en la audición. Otros elementos del segundo y tercer arco contribuyen al **hioides** o **aparato hioideo**, que sostiene la lengua y el suelo de la boca. En los mamíferos la suspensión mandibular es **cranioestílica**. Toda la mandíbula superior se incorpora a la caja craneana, pero la mandíbula inferior está suspendida del hueso dérmico **escamoso** de la caja. La mandíbula inferior de los mamíferos está formada únicamente por hueso dentario, que es también de origen dérmico. Se desarrollan los cartilagos pala-



**FIGURA 7.9** Cráneo del embrión de armadillo. Durante la formación de los tres huesecillos del oído medio (yunque, estribo, martillo), el yunque y el estribo provienen del arco mandibular, testificando la derivación filogenética de los huesos de ese arco. Se ha cortado el dentario para ver el cartilago de Meckel, el cual se osifica en su extremo posterior para formar el martillo. (En gris claro la contribución del condrocraqueo; en punteado la contribución del esplanocraqueo; en gris oscuro, el dermatocraqueo.)

Según Goodrich.

to cuadrado y de Meckel, pero sólo se osifican sus extremos posteriores, que respectivamente dan lugar al **yunque (incus)** y al **martillo (malleus)** del oído medio. Así, en los mamíferos el esplanocraqueo no contribuye a la formación de la mandíbula del adulto o a su suspensión. En cambio, el esplanocraqueo forma el aparato hioideo, el estiloide y tres huesos del oído



medio: martillo, yunque y estribo. El esplanocráneo, a través del cartílago de Meckel, contribuye al armazón alrededor del cual se forma el hueso dentario.

## Dermatocráneo

Los huesos dérmicos que contribuyen a la formación del cráneo pertenecen al dermatocráneo. Filogenéticamente, estos huesos se originan a partir de las armaduras óseas tegumentarias de los peces primitivos, que se hundieron y ponen en contacto con el condrocráneo y el esplanocráneo. Los elementos óseos de la armadura se asocian con elementos endocondrales de la cintura pectoral para dar lugar a los componentes dérmicos de esta cintura.

### Cintura dérmica (p. 330)

La primera asociación de huesos dérmicos con el cráneo tuvo lugar en los ostracodermos. En grupos posteriores, también contribuyeron a la formación del cráneo huesos dérmicos del tegumento que lo recubre. El dermatocráneo forma los lados y techo del cráneo para completar la caja ósea que protege al cerebro; forma la mayoría de la limitante ósea del techo de la boca y encierra parte del esplanocráneo. Los dientes que se originan en la boca, generalmente, se apoyan en huesos dérmicos.

Como sugiere el nombre, los huesos del dermatocráneo proceden directamente del mesénquima y ectomesénquima de la dermis. Estos tejidos forman el dermatocráneo, mediante un proceso de osificación intramembranosa.

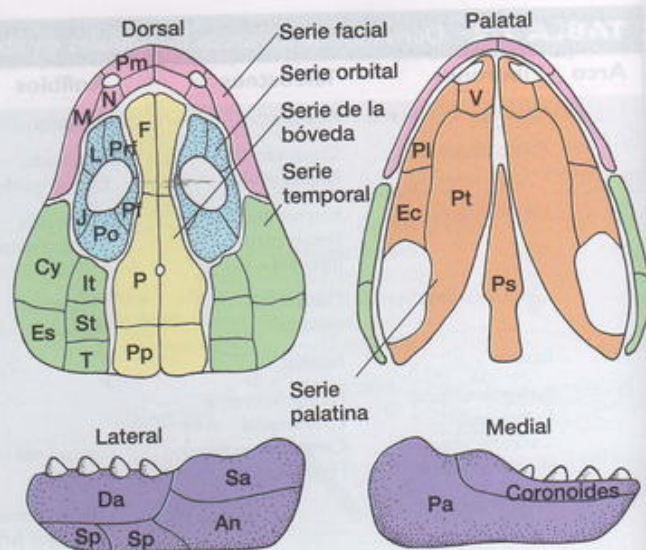
### Partes del dermatocráneo

En los peces modernos y los anfibios actuales, ha habido una tendencia a la falta o fusión de elementos dérmicos, de manera que se ha reducido el número de huesos y el cráneo se ha simplificado. En los amniotas predominan los huesos del dermatocráneo, que forman la mayor parte de la caja craneana y de la mandíbula inferior. El cráneo dérmico puede contener una considerable serie de huesos que se unen firmemente por suturas; de esta manera, se forma una caja que encierra al cerebro y otros elementos del cráneo. Por conveniencia, podemos agrupar estas series, y reconocer la mayoría de los huesos comunes de cada una (Fig. 7.10; Tabla 7.3).

### Series de huesos dérmicos

**Serie facial** Encierra la narina externa y en conjunto forma el hocico. El **maxilar** y el **premaxilar** (incisivo) definen los márgenes del hocico y por lo general llevan dientes. En medio del hocico queda el **nasal**. El **septomaxilar** es un pequeño hueso dérmico de la serie facial que suele faltar. Cuando existe, normalmente se localiza por debajo de los huesos superficiales y contribuye a formar la cavidad nasal.

**Serie orbital** Los huesos dérmicos rodean al ojo para definir superficialmente la órbita. El **lagrimal** toma su nombre del conducto nasolagrimal de los tetrápodos, que atraviesa o pasa cerca de este hueso. El **prefrontal**, el **posfrontal**, y el **postorbital** continúan el anillo de huesos por encima y detrás de la órbita. El **yugal** generalmente completa el anillo inferior de la misma. No hay que confundirlos con los **osículos escleróticos** de las crestas neurales, huesos dérmicos que cuando están presentes se alojan dentro de la órbita definida por el anillo de huesos dérmicos.



**FIGURA 7.10 Principales huesos del dermatocráneo.** Un grupo de huesos dérmicos de la serie facial rodea las narinas. La serie orbital rodea el ojo y la serie temporal compone las paredes laterales por detrás del ojo. La bóveda, los huesos del techo, forman la parte superior del cráneo por encima del cerebro. El cartílago de Meckel (no mostrado) está encerrado en la serie mandibular de la mandíbula inferior. Abreviaturas: angular (An), dentario (D), ectopterigoides (Ec), frontal (F), intertemporal (It), yugal (J), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), prearticular (Pa), palatino (Pl), premaxilar (Pm), postorbital (Po), posparietal (Pp), prefrontal (Prf), parasfenoides (Ps), pterigoides (Pt), suprangular (Sa), esplenial (Sp), escamoso (Es), supratemporal (St), tabular (T), vómer (V).

**Serie temporal** Se sitúa por detrás de la órbita, completando la pared posterior de la caja craneana. En muchos tetrápodos primitivos existe una indentación en esta serie, la **muesca temporal**. Como se creyó que fijaba al tímpano se la denomina muesca ótica; ahora se piensa de otra manera y quizás tenga que ver con la acomodación del espiráculo, un tubo respiratorio. En muchos tetrápodos, en esta región de la caja craneana externa aparecen aberturas denominadas **ventanas** o **fenestrae** (sing., *fenestra*) asociadas con la musculatura mandibular. Una fila de huesos: **intertemporal**, **supratemporal** y **tabular**, forman la parte media de la serie temporal. Esta fila está reducida en los tetrápodos primitivos, y suele faltar en especies posteriores. Lateralmente, el **escamoso** y **cuadradoyugal** completan la serie temporal y forman la mejilla.

**Serie de la bóveda** Los huesos del techo, o bóveda, se encuentran a lo largo de la parte superior del cráneo y protegen al cerebro. Por la parte anterior incluyen el hueso **frontal**, y por la posterior el **postparietal** (interparietal); entre ellos se sitúa un **parietal** de gran tamaño que ocupa el centro del techo y que define, cuando existe, un pequeño **foramen parietal**. Este foramen es una diminuta abertura en el techo del cráneo



**TABLA 7.3** Principales huesos dérmicos del cráneo

CAJA CRANEANA				MANDÍBULA	
Serie facial	Serie orbital	Serie temporal	Serie bóveda	Serie palatal	Serie mandibular
Premaxilar	Lagrimal	Intertemporal	Frontal	Vómer	Huesos laterales:
Maxilar	Prefrontal	Supratemporal	Parietal	Palatino	Dentario (dientes)
Nasales (septomaxilar)	Posfrontal Postorbital	Tabular	Posparietal	Ectopterigoides	Espleniales (2)
	Yugal	Escamoso Cuadradoyugal		Pterigoides Parasfenoides (impar)	Angular Suprangular
					Huesos medios: Prearticular Coronoides

que permite la exposición directa al sol de la glándula pineal, una glándula endocrina.

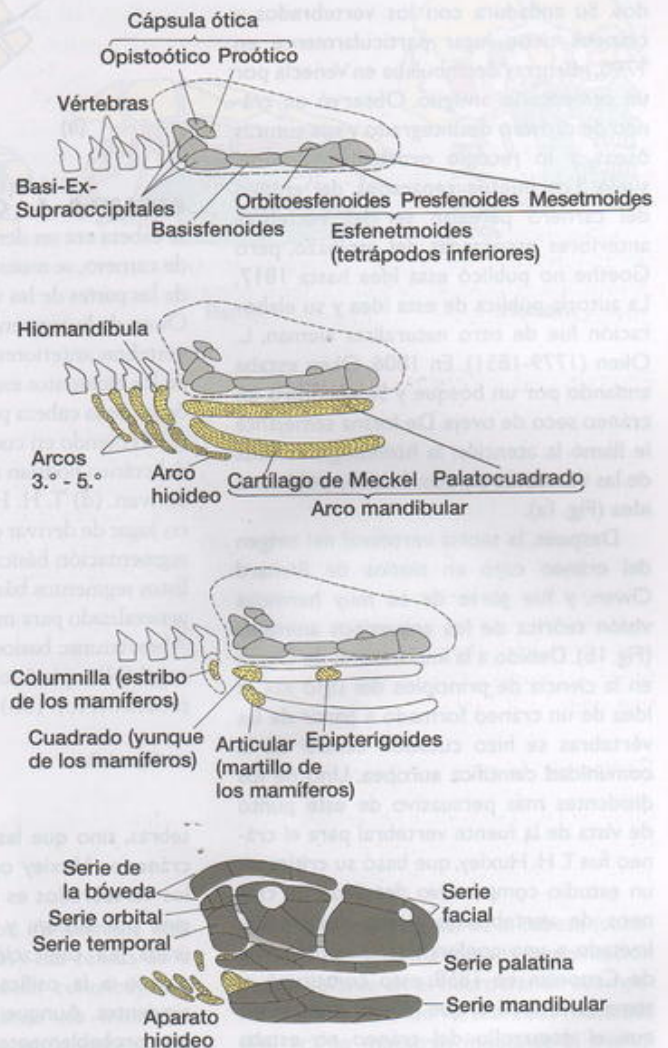
**Serie palatal** Los huesos dérmicos del paladar primario cubren buena parte del techo de la boca. El más grande y medial es el pterigoides. A los lados se encuentran el vómer, el palatino y el ectopterigoides. En cualquiera de estos cuatro huesos del paladar puede haber dientes. En los peces y tetrápodos inferiores también hay un hueso dérmico medial e impar, el paraesfenoides.

**Serie mandibular** Por lo general los huesos dérmicos de la serie mandibular encierran el cartilago de Meckel. La pared de esta serie incluye, en posición lateral, el hueso dentario, con dientes, y uno o dos espleniales; en el extremo posterior de la mandíbula el angular, y encima el supraangular. Muchos de estos huesos envuelven el lado medio de la mandíbula, y se unen al prearticular y a uno o varios coronoides para completar la pared media de la misma. Las mandíbulas izquierda y derecha suelen estar unidas anteriormente, en la línea media, por una sínfisis mandibular. Si es firme, la sínfisis mandibular las une en un arco único. De forma muy notable en las serpientes, la sínfisis mandibular está formada por tejidos blandos que permiten el movimiento independiente de cada mandíbula.

## Resumen de la morfología del cráneo

### Caja craneana

La caja craneana de los peces condricios es un complicado estuche cartilaginoso que rodea al cerebro. No hay dermatocráneo, lo que refleja la eliminación de casi todo el hueso del esqueleto. No obstante, en la mayoría de los peces óseos y en los tetrápodos, la caja craneana está ampliamente osificada con aportaciones de diversas fuentes. Resulta útil considerar a la caja craneana, con fines descriptivos, como una caja con una plataforma constituida por elementos endoesqueléticos que soportan el cerebro, y todo ello encerrado por huesos exoesqueléticos (Fig. 7.11). La plataforma endoesquelética está formada por una serie de huesos esfenoides unidos. Los huesos occipitales, que aparentemente han derivado de las vértebras anteriores, forman la parte posterior de la plataforma. Estos huesos occipitales,



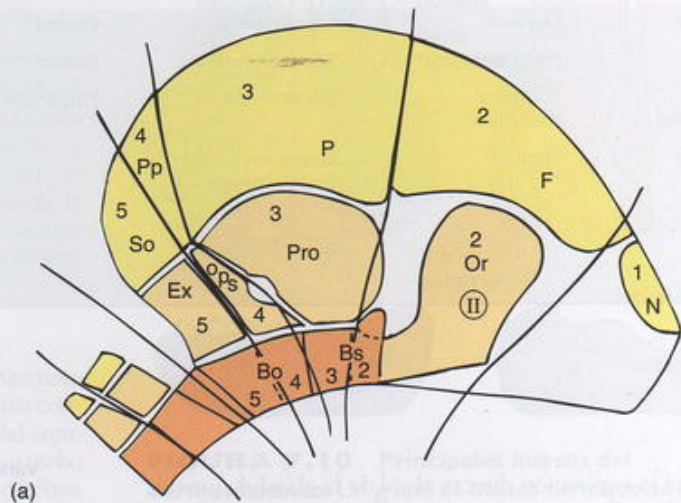
**FIGURA 7.11** Aportaciones en el cráneo.

El condrocráneo (gris claro) establece una plataforma de soporte unida a aportaciones del esplanocráneo (punteado), en particular, del epipterigoides. Otras partes del esplanocráneo dan lugar al articular, cuadrado e hiomandíbula, así como al aparato hioideo. El dermatocráneo (gris oscuro), encierra la mayor parte del condrocráneo junto con aportaciones del esplanocráneo.



La idea de que el cráneo deriva de vértebras segmentarias compactadas proviene del siglo XVIII. Aunque aparentemente el primero en pensarlo fue el naturalista y poeta alemán W. Goethe (1749-1832), no lo fue en escribirlo. Goethe utilizó la palabra *morfología*, que encaminó a la búsqueda del significado subyacente del diseño orgánico o de la forma. Entre sus descubrimientos se encuentran las observaciones de que los pétalos de las plantas con flores son tallos modificados reunidos. Su andadura con los vertebrados y cráneos tiene lugar particularmente en 1790, mientras deambulaba en Venecia por un cementerio antiguo. Observó un cráneo de carnero desintegrado y sus suturas óseas, y lo recogió ordenadamente del suelo. Los huesos separados del cráneo del carnero parecían ser las vértebras anteriores escorzadas del espinazo, pero Goethe no publicó esta idea hasta 1817. La autoría pública de esta idea y su elaboración fue de otro naturalista alemán, L. Oken (1779-1851). En 1806, Oken estaba andando por un bosque y se encontró un cráneo seco de oveja. De forma semejante le llamó la atención la homología seriada de las vértebras y poco después publicó la idea (Fig. 1a).

Después, la teoría vertebral del origen del cráneo cayó en manos de Richard Owen, y fue parte de su muy hermosa visión teórica de los arquetipos animales (Fig. 1b). Debido a la importancia de Owen en la ciencia de principios del siglo XIX, la idea de un cráneo formado a partir de las vértebras se hizo cuestión central en la comunidad científica europea. Uno de los disidentes más persuasivo de este punto de vista de la fuente vertebral para el cráneo fue T. H. Huxley, que basó su crítica en un estudio comparativo detallado de cráneos de vertebrados y sus desarrollos. Invitado a una conferencia, la conferencia de Croonian en 1858, esto constituyó el tema central, en el que Huxley argumentó que el desarrollo del cráneo no estaba formado por vértebras. Sugirió que «el cráneo no es un derivado más de las vér-



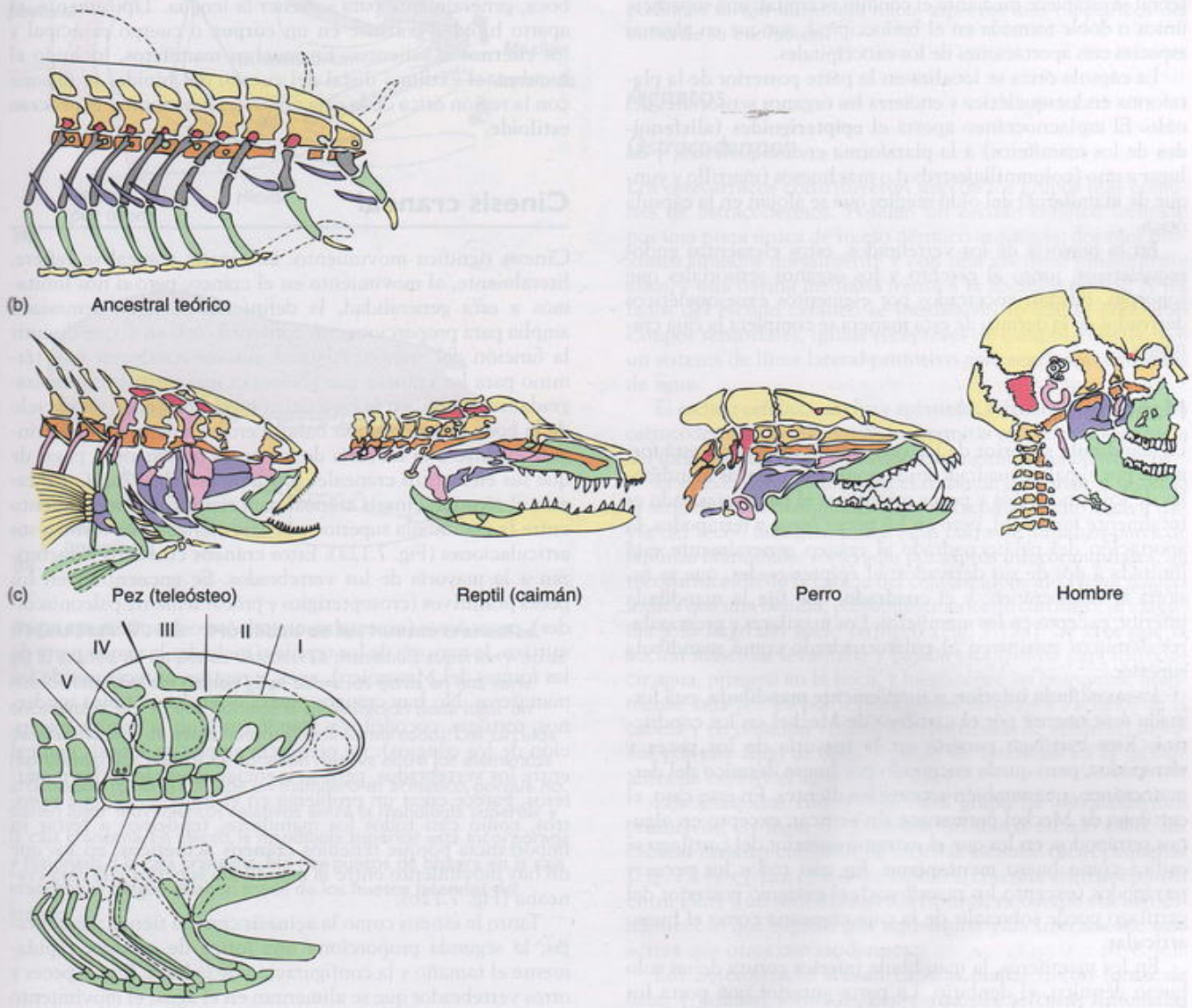
**FIGURA 1 Origen de la cabeza.** Goethe y Oken propusieron, por separado, que la cabeza era un derivado de las vértebras anteriores. Owen difundió sus ideas. (a) Cráneo de carnero, se muestra cómo su supuesto patrón vertebral podría interpretarse un derivado de las partes de las vértebras anteriores que se extienden. (b) Idea elaborada por Richard Owen de la segmentación de la cabeza a partir de vértebras. Owen propuso que las vértebras anteriores del cuerpo se desplazan hacia delante para contribuir a la formación de los elementos esqueléticos de la cabeza. Por lo tanto, Owen creía que los elementos óseos de la cabeza podrían homologarse a las partes del modelo vertebral fundamental. (c) Teniendo en cuenta algunas vértebras, indicó la manera en que determinadas partes del cráneo podrían representar partes respectivas del modelo vertebral sostenido del que derivan. (d) T. H. Huxley alternativamente propuso que los componentes de la cabeza, en lugar de derivar de las vértebras que se desplazan hacia ella, derivaron de una segmentación básica sin relacionar con la segmentación vertebral posterior al cráneo. Estos segmentos básicos (números romanos) atraviesan un cráneo de vertebrado generalizado para mostrar las respectivas contribuciones a las partes específicas. Abreviaturas: basioccipital (Bo), basisfenoides (Bs), exoccipital (Eo), frontal (F), nasal (N), opistótico (Ops), orbitosfenoides (Or), parietal (P), postparietal (Pp), proótico(Pro). (So) Supraoccipital.

(a) Según Jollie.

tebras, sino que las vértebras derivan del cráneo». Huxley opinó que el cráneo de los vertebrados es una unidad que se origina por fusión, y que no es una serie unida. La osificación del cráneo no se parece a la osificación de las vértebras siguientes. Aunque el argumento de Huxley probablemente era cierto para la mayoría de los cráneos, la región occipital se osifica de forma parecida a las vérte-

bras. Es posible que la fragilidad real de esta teoría vertebral consista, como otros pudieron apuntar más tarde, en que las vértebras aparecen filogenéticamente después de las cabezas, ¡así que su origen ancestral es diferente! Al tiempo que criticaba la teoría vertebral, Huxley la sustituyó por una teoría segmentaria, imputando la segmentación a los somitos, no a las vértebras (Fig. 1c). Tomó la cápsula ótica que





(b) Ancestral teórico

(c) Pez (teleosteo)

Reptil (caimán)

Perro

Hombre

(d)

(b-c) Según Reader; (d) según Jollie.

aloja al oído como una marca «fija» y consideró cuatro somitos por delante (preóticos) y cinco por detrás (postóticos) como origen segmentario para los segmentos derivados de la cabeza adulta.

Hoy día, algunos pueden considerar que la cabeza es un sistema de desarrollo único

sin ninguna relación con los somitos segmentarios (somitómicos). Las células de la cresta neural que también contribuyen a ciertas partes del cráneo no muestran patrones segmentarios en la cabeza. Sin embargo, al menos en los peces, los arcos branquiales son segmentarios, como lo es

el mesodermo paraxial de la cabeza (somitómicos) y aparentemente la segmentación puede llevarse en el neurocráneo acompañante. En la serie de vertebrados mostrada (Fig. 1c), se muestran mediante el mismo sombreado las partes derivadas del antecesor teórico (Fig. 1b).



hasta cuatro (**basioccipital**, **supraoccipital**, y un par de **exoccipitales**), cierran la pared posterior de la caja craneana, excepto por un gran orificio, el **foramen magnum**, a través del cual discurre la médula. La articulación del cráneo con la columna vertebral se establece mediante el **cóndilo occipital**, una superficie única o doble formada en el basioccipital, aunque en algunas especies con aportaciones de los exoccipitales.

La cápsula ótica se localiza en la parte posterior de la plataforma endoesquelética y encierra los órganos sensoriales del oído. El esplanocráneo aporta el **epipterigoides** (**alisfenoides** de los mamíferos) a la plataforma endoesquelética, y da lugar a uno (columnilla/estribo) o más huesos (martillo y yunque de mamíferos) del oído medio, que se alojan en la cápsula ótica.

En la mayoría de los vertebrados, estos elementos endoesqueléticos, junto al cerebro y los órganos sensoriales que soportan, quedan encerrados por elementos exoesqueléticos derivados de la dermis; de esta manera se completa la caja craneana.

## Mandíbulas

La **mandíbula superior** de los vertebrados primitivos está formada por el palatoc cuadrado endoesquelético. En las mandíbulas de los condictios y peces primitivos el palatoc cuadrado es totalmente funcional, pero en los peces óseos y tetrápodos, la aportación del palatoc cuadrado al cráneo generalmente está limitada a dos de sus derivados: el **epipterigoides**, que se fusiona al neurocráneo, y el **cuadrado**, que fija la mandíbula inferior, excepto en los mamíferos. Los maxilares y premaxilares dérmicos sustituyen al palatoc cuadrado como mandíbula superior.

La **mandíbula inferior**, o simplemente **mandíbula**, está formada únicamente por el cartílago de Meckel en los condictios. Este cartílago persiste en la mayoría de los peces y tetrápodos, pero queda encerrado por hueso dérmico del dermatocráneo, que también soporta los dientes. En este caso, el cartílago de Meckel permanece sin osificar, excepto en algunos tetrápodos, en los que el extremo anterior del cartílago se osifica como hueso **mentoniano**. En casi todos los peces y tetrápodos (excepto los mamíferos), el extremo posterior del cartílago puede sobresalir de la caja craneana como el hueso **articular**.

En los mamíferos, la mandíbula inferior consta de un solo hueso dérmico, el dentario. La parte anterior que porta los dientes es el **ramus**. Los músculos que cierran la mandíbula se insertan en el **proceso coronoides**, una extensión hacia arriba del dentario. En la parte posterior, el dentario se expande transversalmente en el **cóndilo mandibular**, un saliente redondeado que se articula con la **fosa glenoidea**, una depresión en la caja craneana del escamoso. De esta manera, en los mamíferos, el cóndilo mandibular del dentario sustituye al hueso articular como la superficie de la mandíbula inferior a través de la cual se establece la articulación mandibular con la caja craneana.

## Aparato hioideo

El hioideo, o aparato hioideo, es un derivado ventral del esplanocráneo situado detrás de las mandíbulas. Los elementos del aparato hioideo derivan de la parte ventral del arco hioideo y de partes de los primeros arcos branquiales. En larvas y anfibios pedomórficos persisten las barras branquiales,

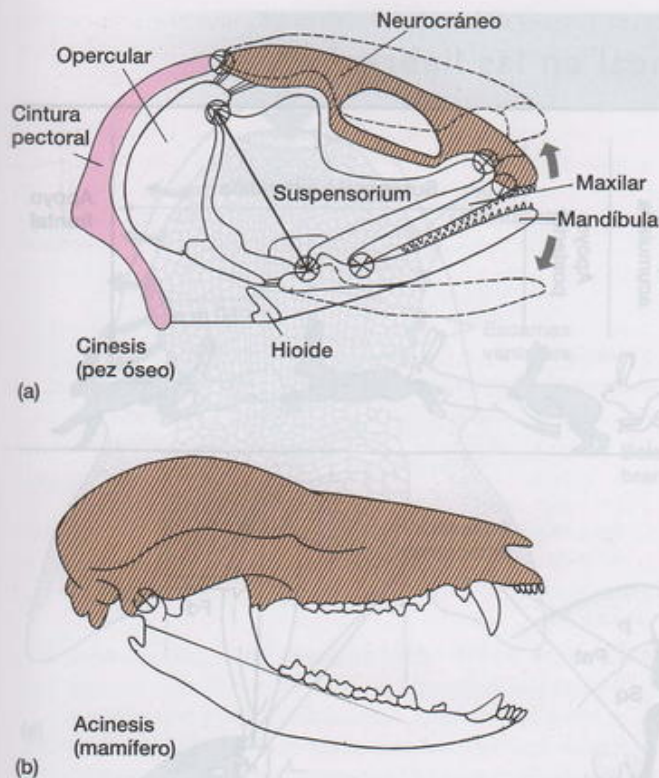
pero forman un aparato hioideo reducido que proporciona soporte al suelo de la boca y a las branquias funcionales. Los anfibios adultos carecen de branquias y partes asociadas del aparato hioideo, aunque persisten elementos en el suelo de la boca, generalmente para sostener la lengua. Típicamente, el aparato hioideo consiste en un **corpus** o cuerpo principal y los **cuernos** o salientes. En muchos mamíferos, incluido el hombre, el extremo distal del cuerno del hioideo se fusiona con la región ótica de la caja craneana para formar el **proceso estiloide**.

## Cinesis craneal

Cinesis significa movimiento. La cinesis craneal se refiere, literalmente, al movimiento en el cráneo, pero si nos limitamos a esta generalidad, la definición se hace demasiado amplia para proporcionar un contenido útil en el que discutir la función del cráneo. Algunos autores restringen este término para los cráneos que presentan una articulación abisagrada transversal en la base del cráneo, deslizando en el cielo de la boca la articulación basal. Pero esta definición restringida excluye a la mayoría de los peces teleosteos, a pesar de que sus elementos craneales son muy móviles. Aquí, utilizamos el término cinesis craneal para significar el movimiento entre la mandíbula superior y la caja craneana en torno a sus articulaciones (Fig. 7.12a). Estos **cráneos cinéticos** caracterizan a la mayoría de los vertebrados. Se encuentran en los peces primitivos (crospterigios y probablemente paleoniscoides), peces óseos (especialmente teleosteos), anfibios muy primitivos, la mayoría de los reptiles (incluidas la mayor parte de las formas del Mesozoico), aves, y reptiles antecesores de los mamíferos. No hay cráneos cinéticos en los anfibios modernos, tortugas, cocodrilos y mamíferos (con la posible excepción de los conejos). La presencia amplia de cinesis craneal entre los vertebrados, pero su esencial ausencia en los mamíferos, parece crear un problema en el hombre. Porque nosotros, como casi todos los mamíferos, tendemos a restar su importancia porque tenemos **cráneos acinéticos**, en los que no hay movimiento entre la mandíbula superior y la caja craneana (Fig. 7.12b).

Tanto la cinesis como la acinesis craneal tienen sus ventajas; la segunda proporciona una forma de cambiar rápidamente el tamaño y la configuración de la boca. En los peces y otros vertebrados que se alimentan en el agua, el movimiento rápido crea una repentina reducción de la presión en la cavidad bucal, de manera que el animal puede succionar a una presa sorprendida. Este método de captura, que tiene la ventaja de producir un vacío violento para sorber el agua que lleva el futuro alimento, se conoce como **alimentación por succión**. La cinesis craneal también permite a los huesos portadores de dientes, moverse rápidamente hacia posiciones estratégicas durante la alimentación veloz. Por ejemplo, algunos peces teleosteos giran hacia delante los huesos anteriores que llevan dientes en el momento de alcanzar rápidamente a la presa sorprendida. En muchas serpientes venenosas, los huesos unidos a los lados del cráneo pueden girar hacia delante. La serpiente levanta el hueso maxilar que lleva el colmillo y lo gira desde una posición plegada hacia el frente de la boca, a lo largo de su labio superior, donde puede liberar más fácilmente el veneno en la presa. En muchos reptiles con cráneos cinéticos, los dientes de la mandíbula superior pueden reorientarse con respecto a la presa; consiguen así una





**FIGURA 7.12 Movilidad de los huesos craneales.**

(a) El cráneo de un pez es cinético. La mandíbula superior y otros huesos laterales del cráneo giran sobre los otros en una serie encadenada, por lo que durante la alimentación tiene lugar un desplazamiento de estos huesos (perfil sombreado). Los círculos representan los puntos de rotación relativa entre los elementos articulados. (b) El cráneo de un mamífero es acinético, porque no tienen lugar movimientos relativos entre la mandíbula superior y la caja craneana. En efecto, la mandíbula superior está incorporada a la caja craneana. No hay puntos de bisagra en la caja craneana ni ningún eslabón móvil de los huesos laterales del cráneo.

posición más favorable durante su captura o alinear mejor las superficies masticadoras mientras traga. Aquí la cinesis craneal proporciona contactos casi simultáneos y el cierre sobre las presas de ambas mandíbulas. Por otro lado, la pérdida de cinesis en los cráneos de los mamíferos les conduce a un cráneo acinético que permite a los jóvenes succionar con facilidad. Los mamíferos jóvenes, y los adultos, pueden masticar firmemente con grupos de dientes especializados que trabajan de forma adecuada y segura en un cráneo acinético.

Estructura del diente y oclusión (p. 500)

## Filogenia craneal

El cráneo es una estructura compuesta que deriva del esplanocráneo, dermatocráneo y condrocráneo. Cada uno de estos

componentes procede de una fuente filogenética distinta. El curso de la evolución del cráneo es complejo, reflejando los distintos estilos de alimentación.

Ahora, con una visión general de la estructura del cráneo, podemos dirigir la mirada hacia aspectos más específicos del curso de su evolución.

## Agnatos

### Ostracodermos

Los osteostracos constituyeron uno de los grupos más comunes de ostracodermos. Poseían un escudo cefálico formado por una pieza única de hueso dérmico arqueado, dos ojos próximos situados dorsalmente y con una abertura pineal entre ellos, y una narina mediana frente a la abertura pineal. A los lados del escudo cefálico se localizaban lo que se cree eran campos sensoriales, quizás receptores de campos eléctricos, o un sistema de línea lateral primitivo para sentir las corrientes de agua.

El escudo cefálico, ancho y aplanado, rebajaba el perfil de los ostracodermos, lo que quizás les permitía acariciar la superficie del fondo; su cuerpo ligero sugiere que eran peces bentónicos.

El escudo cefálico formaba el techo de la faringe, y sostenía la serie de arcos branquiales que se extendían como vigas a través del techo faríngeo. Entre estas barras se situaban pares de láminas branquiales sostenidas por septos interbranquiales. La reconstrucción de la cabeza del cefalaspídomorfo *Hemicyclospis* indica que una lámina, presumiblemente de cartílago, se extendía a lo largo del suelo faríngeo (Fig. 7.13a). Se cree que la acción muscular levantaba y bajaba esta lámina para introducir agua, primero en la boca, y luego sobre las branquias; finalmente salía por los poros branquiales situados a los lados de la cabeza y en posición ventral. Las partículas de alimento llevadas por este flujo de agua podrían ser retenidas en la faringe antes de expeler el agua (Fig. 7.13b).

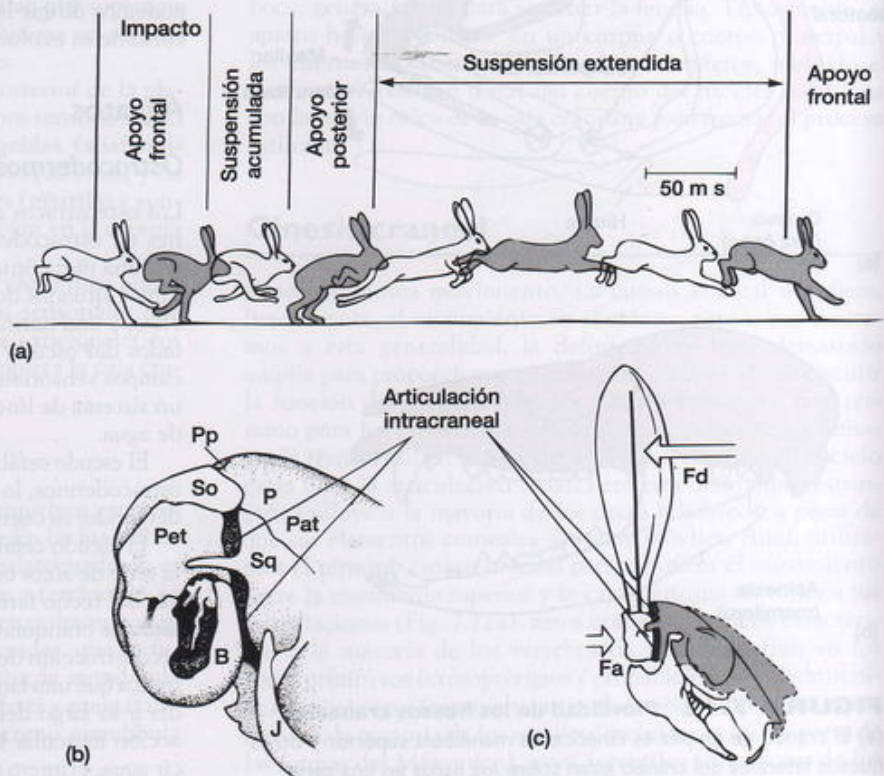
Los anáspidos constituían otro grupo de ostracodermos primitivos; en lugar de presentar un único escudo óseo, sus cabezas estaban cubiertas de muchas escamas óseas pequeñas (Fig. 7.14a-c). Los ojos eran laterales, con una abertura pineal entre ellos y un sencillo hocico frontal; su cuerpo era aerodinámico, lo que sugiere que tenían una vida ligeramente más activa que otros ostracodermos.

Los heterostracos tenían cabezas planas o con forma de bala, y estaban formadas por varias placas óseas fusionadas (Fig. 7.15a). Sus ojos eran pequeños y laterales, con abertura pineal mediana pero sin hocico. Presumiblemente el agua fluía a través de la boca, atravesaba las hendiduras branquiales de su gran faringe, pasaba a un conducto común y salía por un poro único. La boca de algunos heterostracos estaba rodeada de escamas orales afiladas y puntiagudas; se supone que podían utilizarlas para separar el alimento de las rocas, permitiendo que se unieran a la corriente de agua que entraba por la boca (Fig. 7.15b).

Algunos científicos piensan que unos pocos ostracodermos eran depredadores que utilizaban su cavidad bucal para recoger grandes presas, pero dado que carecían de mandíbulas, es posible que su alimentación no se basara en grandes bocados o en la masticación. Las pesadas y aplanadas cabezas, y los cuerpos ligeros de la mayoría de los ostracodermos, inducen a pensar que tenían un tipo de vida relativamente inactivo, ocupado en alimentarse de detritos y restos orgánicos removidos, para conducirlos hacia el interior de la faringe.



En las liebres (pero no en las pikas, parientes distantes, o en los fósiles ancestrales), permanece abierta en los adultos una sutura entre las regiones de la caja craneana fetal, que forma una articulación intracraneal (Fig. 1). Esta articulación intracraneal se sitúa a lo largo de los lados y la base de la caja craneana adulta, y gira por encima y a través del postparietal. La articulación permite un movimiento relativo entre las partes anterior y posterior de la caja craneana. Se ha establecido la hipótesis de que esta articulación contribuye a absorber las fuerzas del impacto sostenidas por los golpes de las patas anteriores con el suelo, cuando el animal corre. En el impacto, la deformación mecánica de la articulación puede absorber cierta energía cinética según gira la charnela. Esta deformación y absorción pueden reducir el choque sustentado por la parte anterior de la caja craneana. Además, las fuerzas de impacto pueden tender a dirigir la sangre de los senos intracraneales al interior de una asociación compleja de canales venosos y espacios que hay en el interior del cráneo. Esto puede ayudar a disipar estas fuerzas cinéticas para que no actúen contra la resistencia ofrecida por las paredes del sistema vascular sanguíneo. El oído externo de las liebres (pinnas) irradia el calor generado durante la fuerte actividad, pero manifiestamente sólo después de cesar el ejercicio locomotor. Durante la locomoción, generalmente las orejas se mantienen erguidas debido a la fuerte musculatura de su base. Se ha hipotetizado que estas orejas erguidas ayudan a reabrir la articulación intracraneal cuando la liebre se impulsa para saltar y acelerar otra vez, así en cierto sentido «recoloca» su mecanismo intracraneal y se prepara para actuar como un mecanismo de absorción del choque cuando sus patas anteriores chocan con el suelo (Fig. 1c). Todavía se debate sobre el significado funcional de la articulación intracraneal. Sin embargo, si se confirmasen tales hipótesis, esta articulación especial de las



**FIGURA 1** Posible cinesis craneal en las liebres. (a) Se ilustran las fases de un salto durante la carrera. Nótese que las patas anteriores reciben el impacto inicial en el aterrizaje. (b) Regiones posteriores del cráneo de la liebre americana *Lepus*. La articulación intracraneal se extiende a lo largo de los lados del cráneo entre las regiones del escamoso (Es) y la ótica, y luego a lo largo de la base del cráneo. Los huesos interparietales forman la articulación de la parte alta del cráneo. (c) Durante la fase de suspensión extendida de la carrera, las orejas mantenidas erguidas y fijadas a la parte posterior del cráneo pueden ayudar al reposicionamiento de la parte posterior del cráneo en relación a la parte anterior. Se indica el supuesto movimiento (ligeramente exagerado) de la caja craneana anterior con relación a la posterior. Fa es el vector fuerza debido a la aceleración resultante del empuje y Fd el vector fuerza debido a la resistencia de las orejas por el viento cercano. Abreviaturas: bula (B), Escamoso (E), Parietal (P), petroso (Pet), postparietal (Pp), supraoccipital (So), yugal (Y).

liebres junto con sus orejas prominentes, también podrían servir para reducir la sacudida de los ojos situados en la parte anterior de la caja craneana. Entre los mamíferos, la cinesis de la liebre representa un estado aparentemente único e indepen-

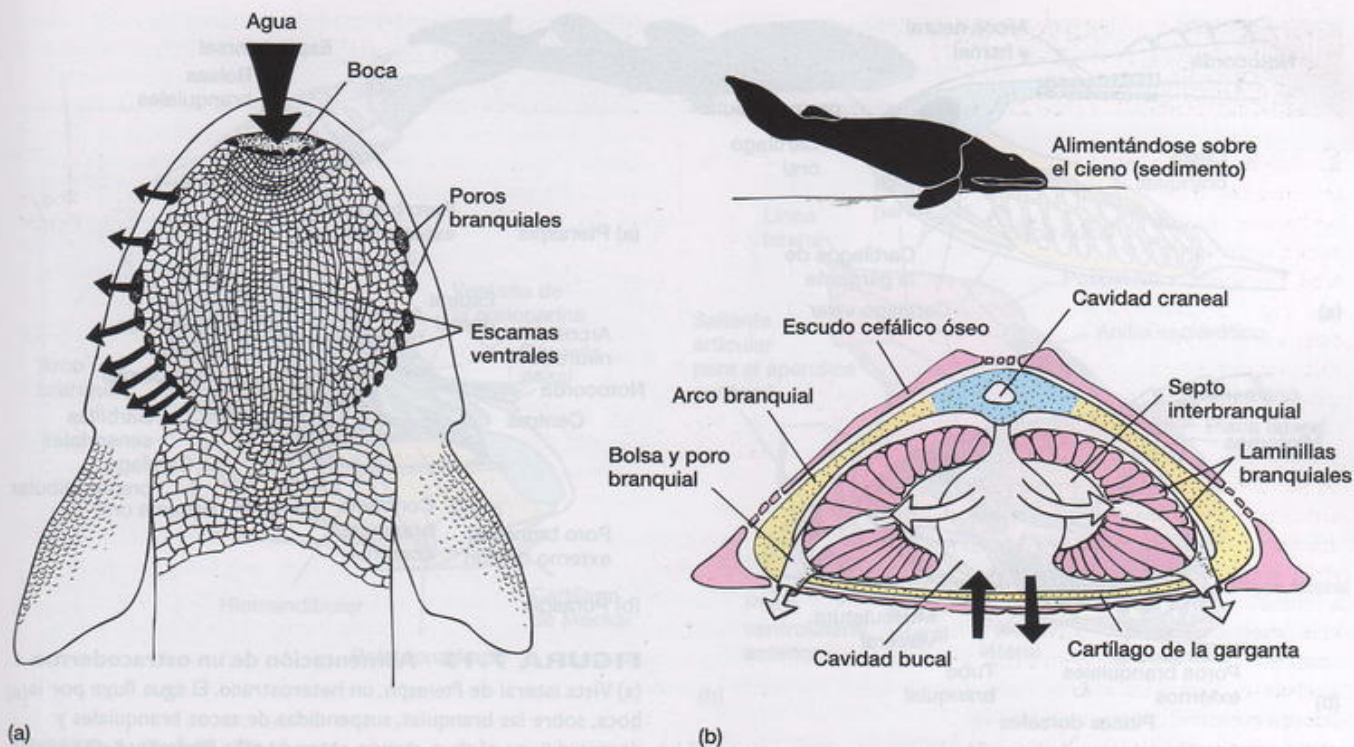
diente que no evolucionó de la cinesis de los terápsidos. Además, ha evolucionado no por sus ventajas en la alimentación sino más bien por sus ventajas durante la locomoción veloz. (Basado en la investigación de D. Bramble.)

**Ciclóstomos**

Las lampreas y los peces bruja (mixines) son los únicos agnatos supervivientes y herederos de los ostracodermos. No obstante, y debido a especializaciones posteriores, los ciclóstomos presentan anatomías bastante distintas a las de los ostracodermos primitivos. Los ciclóstomos carecen por completo de hueso y están espe-

cializados en una vida parásita o carroñera; para ello dependen de su lengua raspadora, con la que extraen tejidos para alimentarse. Las lampreas tienen una narina única y una abertura pineal. La caja craneana es cartilaginosa. Presentan sacos branquiales que forman una cesta branquial. Los peces bruja tienen una narina mediana, pero carecen de abertura pineal externa.





**FIGURA 7.13** El ostracodermo *Hemicyclaspis*, un cefalaspídomorfo. (a) Vista ventral que muestra los poros branquiales, lugares por los que se supone salía el agua que se movía a través de la faringe. (b) Sección transversal de la faringe en la que se muestran las laminillas branquiales respiratorias y los arcos branquiales que contribuyen a su soporte. Presumiblemente el suelo de la faringe podría levantarse y bajarse para introducir activamente agua en la boca, y dirigirla hacia fuera a través de varios poros branquiales. La corriente atraviesa las branquias respiratorias antes de salir. El alimento en suspensión pudo haberse recolectado en la faringe, y luego pasar al esófago.

Según Jarvik.

## Gnatostomados

Todos los vertebrados, excepto los agnatos, tienen mandíbulas y forman el grupo de los gnatostomados («boca con mandíbulas»). Algunos biólogos señalan el advenimiento de las mandíbulas de los vertebrados como una de las más importantes transiciones de su evolución. La presencia de potentes músculos para el cierre de las mandíbulas, derivados de la musculatura del arco branquial, hacen de ellas poderosas herramientas para morder o atrapar las presas. No sorprende pues, que con la llegada de las mandíbulas, los gnatostomados experimentaran un cambio en la dieta, alejándose de la alimentación suspensívora de los ostracodermos hacia un alimento mayor. El cambio de dieta también supuso un modo de vida más activo.

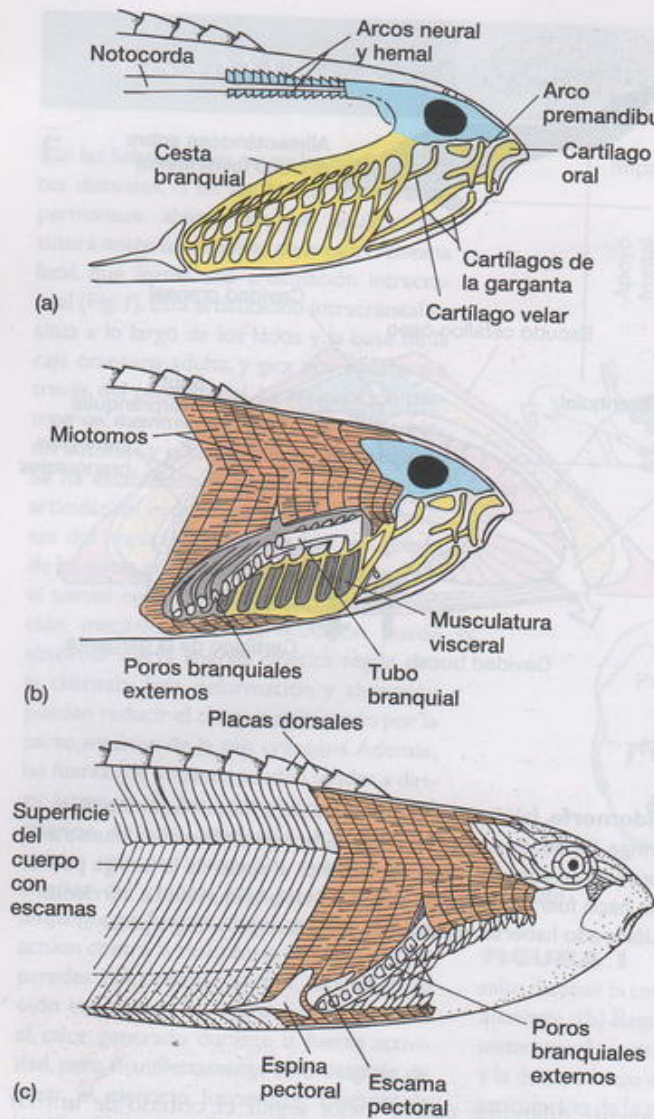
## Peces

**Placodermos** Entre un tercio y la mitad anterior del cuerpo de los placodermos estaba formado por placas pesadas de hueso dérmico, que también encerraban la faringe y la caja craneana. El resto del cuerpo estaba cubierto por pequeñas escamas óseas. Las placas dérmicas de la cabeza eran gruesas y estaban estrechamente unidas formando una unidad denominada **escudo craneal** (Fig. 7.16a,b). Se ha comparado el modelo de estas placas dérmicas con las escamas de los peces óseos, pero debido a que su distribución era lo suficiente-

mente diferente, parece mejor seguir el criterio de utilizar diferentes nombres hasta que se alcance algún acuerdo sobre sus homologías. La caja craneana estaba densamente osificada, y la mandíbula superior se unía a ella. En la mayoría, existía una articulación bien definida entre la caja craneana y la primera vértebra. Aparentemente carecían de espiráculo. El agua entraba por la boca y salía por la parte posterior, en la abertura existente en la zona de unión entre los escudos craneal y truncal. La mayoría de los placodermos eran de 1 m de longitud, aunque una especie que poseía fuertes mandíbulas alcanzaba cerca de 6 m.

**Acanthodios** Son los gnatostomados que presentan el registro fósil completo más antiguo. La mayoría eran de pequeño tamaño, algunos centímetros de longitud, con cuerpos aerodinámicos; lo que sugiere un modo de vida nadador activo. Los cuerpos estaban cubiertos por escamas óseas dérmicas, en forma de diamante y no solapadas. Las escamas óseas de la cabeza se alargaban para formar placas pequeñas. El modelo de escama dérmica craneal recuerda al de los peces óseos, pero como sucede en los placodermos, generalmente cada una recibe su propio nombre. Algunas especies tenían **opérculo**, una solapilla ósea que cubría la salida branquial; los ojos eran grandes, lo que sugiere que la información visual era especialmente importante para estos peces. *Acanthodes* (de principios del Pérmico) pre-

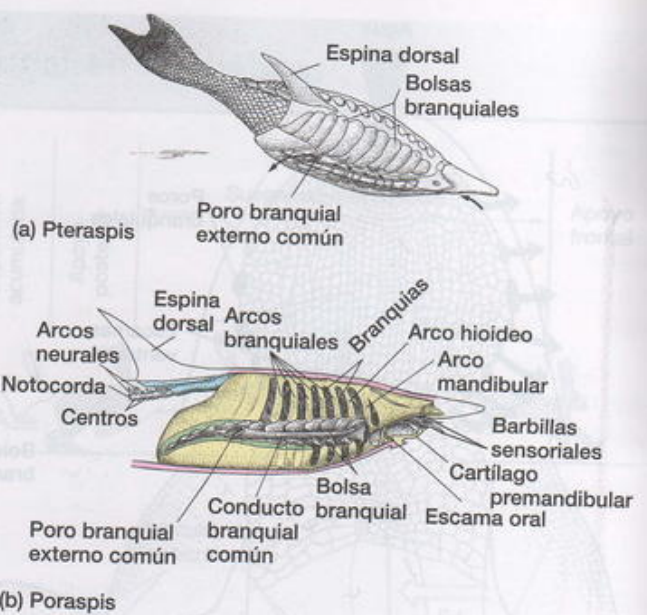




**FIGURA 7.14 El ostracodermo *Pterolepis*, un anáspido.** (a) Se muestra el cráneo. El esplanocráneo incluía unos pocos elementos alrededor de la boca, y el condrocráneo sostenía el ojo. Había notocorda y los elementos vertebrales restantes se apoyaban en ella. (b,c) Reconstrucción de los músculos y de algunas de las escamas superficiales. Los cartílagos de la garganta soportaban el suelo de la cavidad bucal, que podría haber sido parte de una bomba para dirigir el agua a la boca, y forzarla a pasar por las branquias y salir por los poros branquiales externos.

Según Stensiö.

sentaba una **fisura craneal lateral**, una hendidura que dividía parcialmente la caja craneana posterior, que es una característica importante de los peces actinoptergios, y que permitía la salida del décimo nervio craneal. El arco mandibular que formaba las mandíbulas se parecía mucho más al de los tiburones que al de los peces óseos. En el palatocadrado aparecían tres centros de osificación: dos de ellos, el metapterigoides y el **autopalatino**, articulados con partes de la caja craneana; y el tercero, el cuadrado, con una posición posterior, y articulado con el osi-



**FIGURA 7.15 Alimentación de un ostracodermo.** (a) Vista lateral de *Pteraspis*, un heterostraco. El agua fluye por la boca, sobre las branquias, suspendidas de sacos branquiales y dentro de una cámara común antes de salir finalmente vía poros branquiales. El escudo cefálico estaba formado por grandes placas óseas fusionadas. Las escamas óseas de la cola eran pequeñas para acomodarse a las flexiones laterales de la misma. (b) Reconstrucción esquemática de la cabeza de un heterostraco. En punteado se muestran las escamas orales rugosas que bordeaban la boca, y que podrían utilizarse para rascar y separar el alimento de la superficie de las rocas. Esta reconstrucción de un heterostraco se basa principalmente en *Poraspis*.

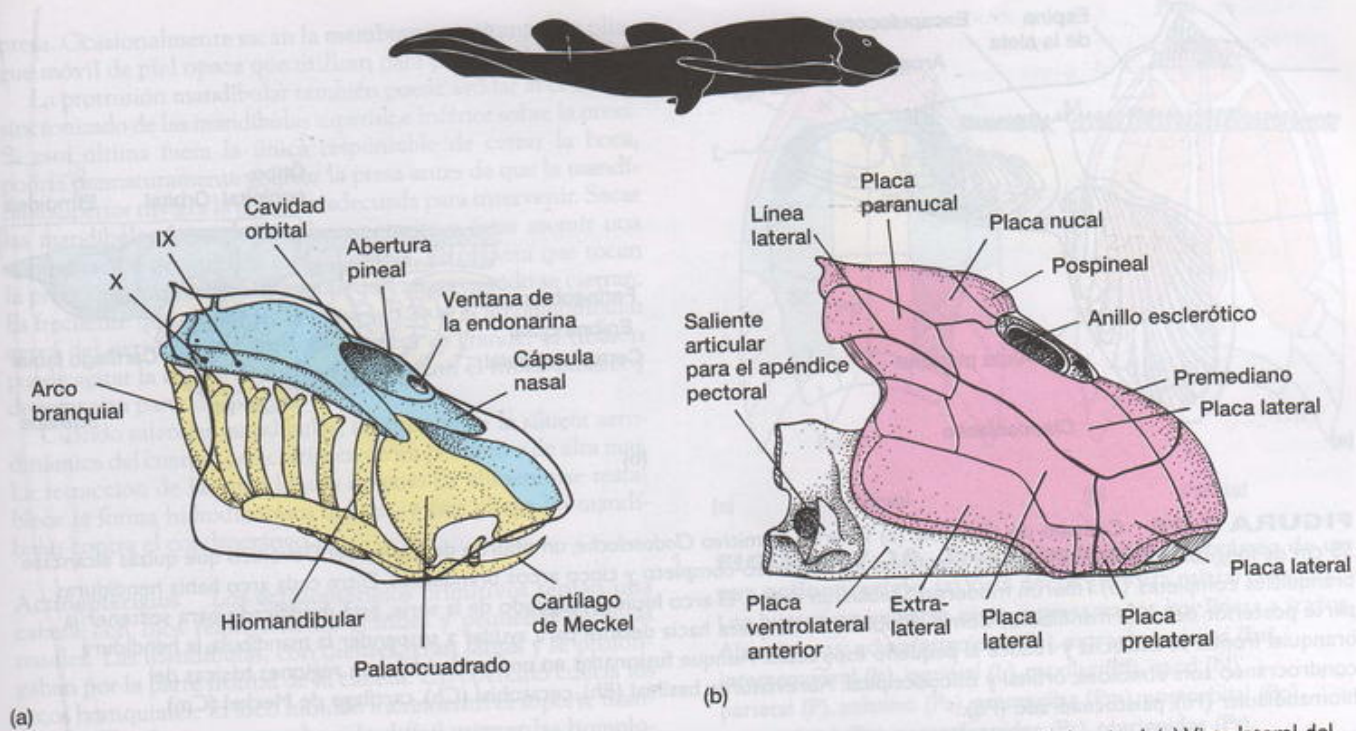
Según Stensiö.

ficado cartílago de Meckel (Fig. 7.17a). Un hueso dérmico, el **mandibular**, reforzaba el borde ventral de la mandíbula inferior. En *Acanthodes* había un arco hioideo y cinco arcos branquiales sucesivos (Fig. 7.17b).

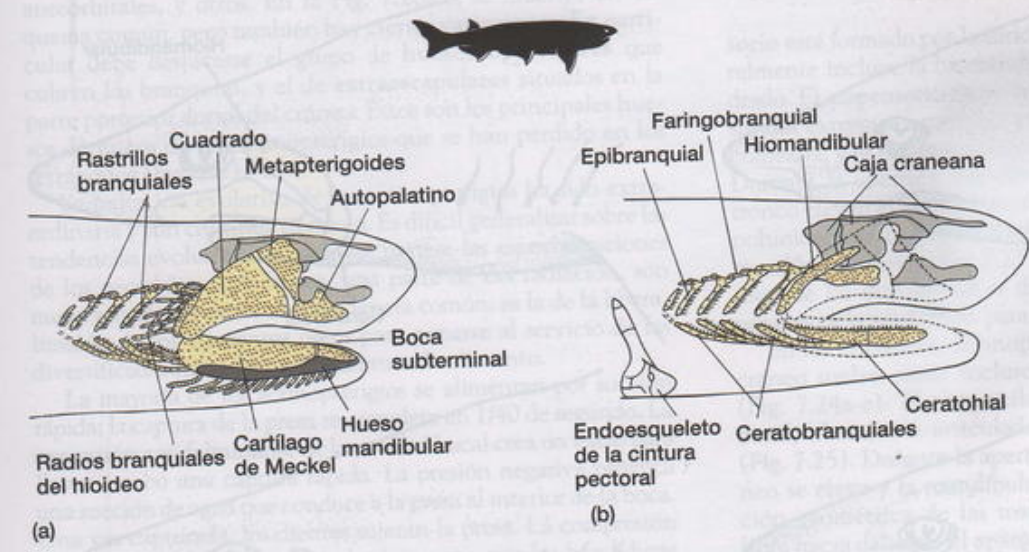
**Condrictios** Son peces cartilaginosos que casi no tienen huesos. Presentan dentículos que son vestigios de escamas formadas por esmalte mineral y dentina. Carecen de dermatocráneo, en cuyo lugar, se ha expandido hacia arriba y hacia el extremo de la cabeza para formar una caja craneana. Como consecuencia, el condrocráneo es un componente del cráneo mucho más prominente que en el resto de los vertebrados. Las regiones anteriores **etmoideas** y **orbitales**, y la posterior **oticooccipital**, se fusionan en una caja indivisa. Presentan esplanocráneo. Los condrictios primitivos tenían seis arcos branquiales a continuación de las mandíbulas (Fig. 7.18a,b). La mandíbula superior (palatocadrado) de los tiburones primitivos era sostenida por la caja craneana y, probablemente, por la hiomandíbula.

Por lo general, los tiburones modernos carecen de una fijación directa y fuerte entre la hiomandíbula y el palatocadrado. En su lugar, las mandíbulas están suspendidas por el ceratohial y por el cartílago de Meckel, así como por una conexión ligamentosa fuerte que va, desde la base de la cáp-





**FIGURA 7.16** Cráneo de un placodermo. *Bothriolepis*, del Devónico medio, tenía unos 15 cm de longitud. (a) Vista lateral del esplanocráneo y del condrocráneo. (b) Cráneo con el dermatocráneo colocado en su lugar. Nótese las placas dérmicas. Según Stensiö, 1969.

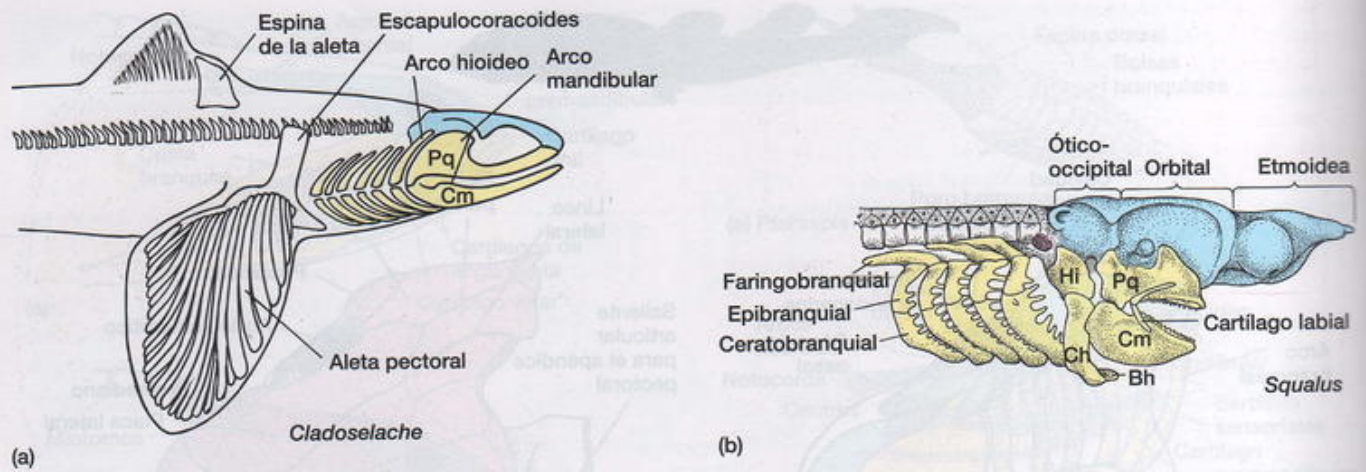


**FIGURA 7.17** Cráneo de *Acanthodes*, un acantodido. (a) Vista lateral en la que se muestra el arco mandibular en su posición natural. (b) Arco mandibular retirado para mostrar el condrocráneo, el arco hioideo y los sucesivos cinco arcos branquiales. (Gris oscuro, hueso dérmico; punteado, esplanocráneo; gris claro, condrocráneo.) Según Jarvik.

sula nasal al saliente orbital del palatoc cuadrado. Como el ceratohial, y en alguna medida la hiomandíbula, se ha movido para contribuir al soporte de la mandíbula, la hendidura branquial que está enfrente se ha reducido dejando solamente una abertura pequeña, el **espiráculo**. En algunos tiburones (el gran blanco, marrajos y martillos) y en muchos peces óseos el espiráculo ha desaparecido totalmente. En ciertos condriktios, como los holocéfalos, las mandíbulas rompen mecánicamente las conchas duras de sus presas; pero en los condriktios activos, como los tiburones depredadores, las mandíbulas capturan las presas. Los tiburones pueden succionar pequeñas presas hacia

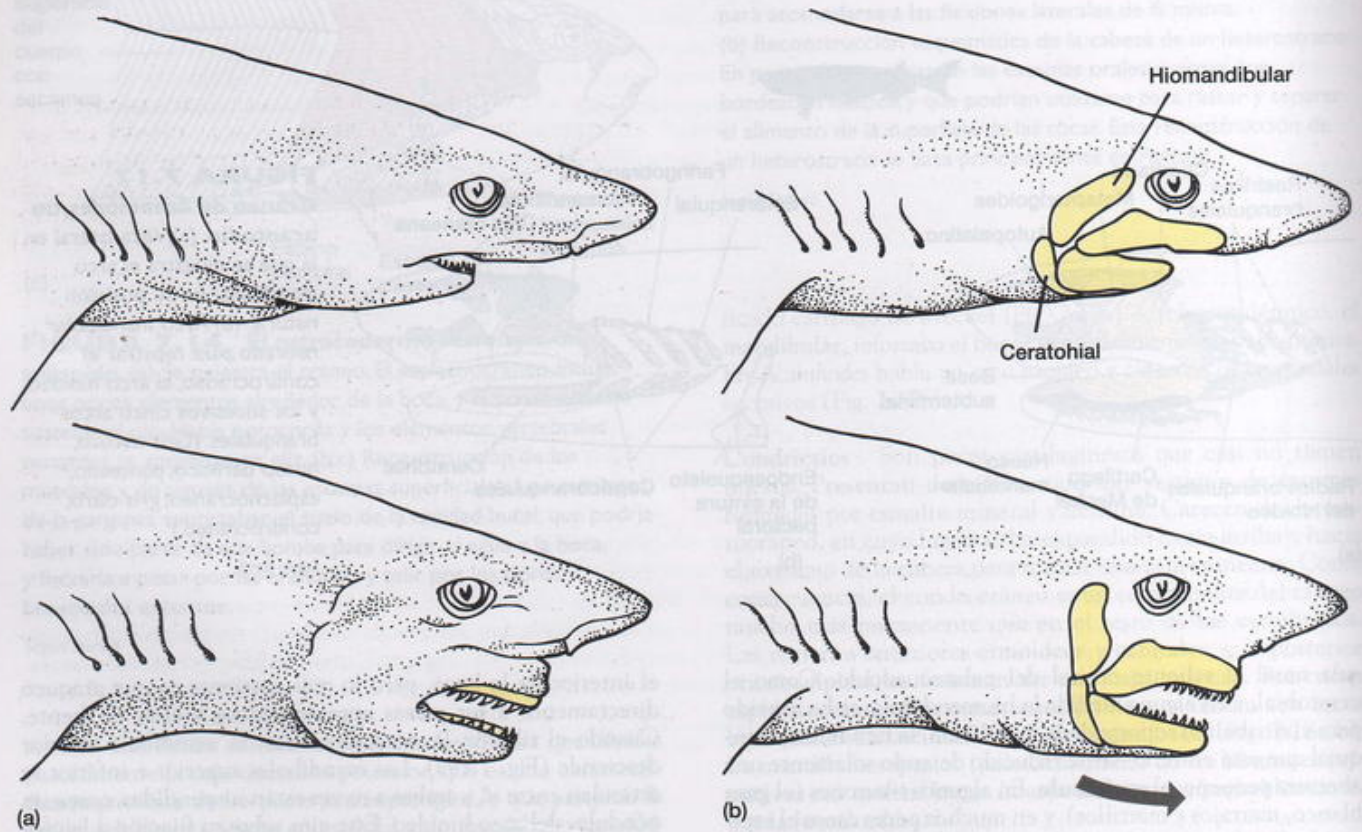
el interior de la boca, pero lo más corriente es que ataquen directamente a sus presas aproximándose a ellas de frente. Cuando el tiburón levanta su cabeza, la mandíbula inferior desciende (Fig. 7.19a). Las mandíbulas superior e inferior se articulan entre sí, y ambas a su vez están suspendidas, como un péndulo, del arco hioideo. Este gira sobre su fijación a la caja craneana, lo que permite a las mandíbulas descender y desplazarse hacia abajo y hacia delante sobre la presa (Fig. 7.19b). Los dientes de las mandíbulas superior (palatoc cuadrado) e inferior (cartilago de Meckel), a menudo están orientados con sus puntas hacia arriba para encajar en la superficie de la





**FIGURA 7.18 Cráneo de tiburón.** (a) Tiburón primitivo *Cladoselache*, un tiburón de finales del Devónico que quizás alcanzase 55 cm de longitud. A las mandíbulas les seguían el arco hioideo completo y cinco arcos branquiales. Entre cada arco había hendiduras branquiales completas. (b) Tiburón moderno *Squalus*, un cazón. El arco hioideo, segundo de la serie, está modificado para sostener la parte posterior del arco mandibular. Como el hioides se desplaza hacia delante para ayudar a suspender la mandíbula, la hendidura branquial frontal se estrecha y reduce al pequeño espiráculo. Aunque fusionadas en una unidad, las tres regiones básicas del condrocráneo son: etmoidea, orbital y óticooccipital. Abreviaturas: basihial (Bh), ceratohial (Ch), cartilago de Meckel (Cm), hiomandibular (Hi), palatocadrado (Pq).

(a) Según Zangerl.



**FIGURA 7.19 Alimentación en los tiburones.** (a) Croquis del tiburón con las mandíbulas cerradas (arriba) y abiertas manualmente (abajo). (b) Interpretación de los cambios de posición en el arco mandibular según monta adelante en su suspensión desde el ceratohial. La posición representada está próxima al cierre completo de la mandíbula sobre la presa. La flecha señala el deslizamiento ventral y hacia delante de las mandíbulas.

Basado y simplificado en la investigación de T. H. Frazzetta.



presa. Ocasionalmente sacan la membrana nictitante, un pliegue móvil de piel opaca que utilizan para proteger los ojos.

La protrusión mandibular también puede ayudar al contacto sincronizado de las mandíbulas superior e inferior sobre la presa. Si esta última fuera la única responsable de cerrar la boca, podría prematuramente golpear la presa antes de que la mandíbula superior tuviera la posición adecuada para intervenir. Sacar las mandíbulas fuera de la cabeza permite a éstas asumir una configuración geométrica más favorable, de manera que tocan la presa simultáneamente y evitan desviarlas cuando se cierran. Es frecuente que al morder la presa se saque el arcomandibular cerca del extremo de cierre. Si la presa es grande, el tiburón puede agitar la cabeza de forma violenta con el fin de morder y devorar una parte de la presa.

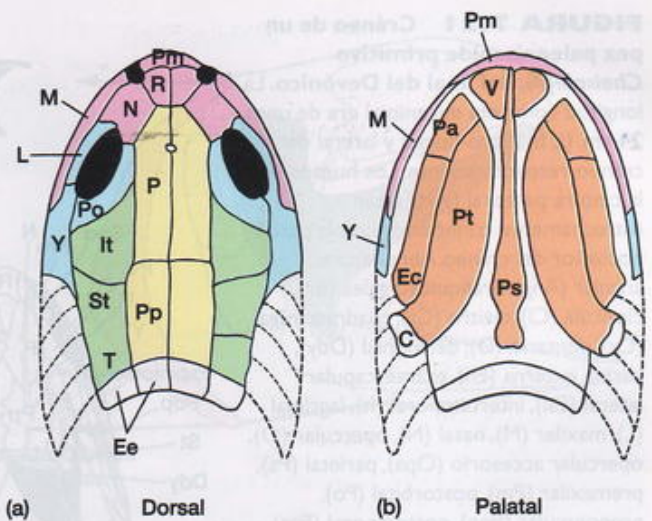
Cuando salen las mandíbulas, se interrumpe la silueta aerodinámica del cuerpo, característica de un pez activo de alta mar. La retracción de las mandíbulas después de alimentarse restablece la forma hidrodinámica del pez, y éste pliega las mandíbulas contra el condrocraqueo.

**Actinoptergios** Los actinoptergios primitivos tenían una cabeza con ojos relativamente grandes y pequeñas cápsulas nasales. Las mandíbulas, con dientes, eran largas y se prolongaban por la parte frontal de la cabeza. Un opérculo cubría los arcos branquiales. El arco hioideo incrementó el soporte mandibular. En algunos grupos ha sido difícil asignar las homologías de los huesos, en parte por la proliferación de huesos adicionales, especialmente huesos faciales. Alrededor de las narinas externas pueden existir varios huesos diminutos que reciben el nombre de la posición que ocupan: nasales, rostral, anteorbitales, y otros. En la Fig. 7.20a,b, se muestra un esquema común, pero también hay ciertas variaciones. En particular debe destacarse el grupo de **huesos operculares** que cubren las branquias, y el de **extraescapulares** situados en la parte posterior dorsal del cráneo. Éstos son los principales huesos dérmicos de los actinoptergios que se han perdido en los tetrápodos (Fig. 7.21a-b).

La radiación evolutiva de los actinoptergios ha sido extraordinaria y aún continúa siéndolo. Es difícil generalizar sobre las tendencias evolutivas del cráneo, porque las especializaciones de los peces óseos modernos, una parte de esa radiación, son muy variadas. Si existe una tendencia común, es la de la liberación de los elementos óseos para ponerse al servicio de las diversificadas funciones en la captura de alimento.

La mayoría de los actinoptergios se alimentan por succión rápida; la captura de la presa se completa en 1/40 de segundo. La expansión casi fulminante de la cavidad bucal crea un vacío para llevar a cabo una captura rápida. La presión negativa provoca una succión de agua que conduce a la presa al interior de la boca. Una vez capturada, los dientes sujetan la presa. La compresión de la cavidad bucal expelle posteriormente, por las hendiduras branquiales, el exceso de agua. Los peces que se alimentan por succión toman cantidades considerables de alimento en suspensión. Las partículas grandes de alimento tienen más inercia y requieren un mecanismo de alimentación más enérgico. En consecuencia, los suctores poseen una cavidad bucal bien musculada y potentes mandíbulas cinéticas.

En los primitivos actinoptergios, como el fósil *Cheirolepis* y el actual *Amia* (Figs. 7.21a-b y 7.22a,b), el aparato de alimentación incluye diversas unidades. Una es el neurocráneo, al que generalmente están fusionados los maxilares y premaxilares. La parte posterior del cráneo se articula y puede girar con la vértebra anterior. Los huesos operculares forman una unidad a lo largo de los lados de la cabeza. En distintas especies el **suspen-**



**FIGURA 7.20** Principales huesos del cráneo de un pez actinoptergio. (a) Vista dorsal. (b) Vista palatal (ventral). Los huesos operculares están representados por líneas a trazos. Abreviaturas: ectoptergoideos (Ec), extraescapulares (Ee), intertemporal (It), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), palatino (Pa), premaxilar (Pm), postorbital (Po), postparietal (Pp), paraesfenoidal (Ps), pterigoideos (Pt), rostral (R), cuadrado (C), supraesfenoidal (St), tabular (T), vómer (V), yugal (Y).

sorio está formado por la fusión de varios huesos, aunque generalmente incluye la hiomandíbula, varios pterigoideos y el cuadrado. El suspensorio tiene la forma de un triángulo invertido, sus dos extremos superiores se articulan con el hocico y la caja craneana, y el tercero, el inferior, se articula con la mandíbula. Durante la apertura mandibular, los músculos epiaxiales del tronco elevan el neurocráneo y la mandíbula superior; los esternohioideos de la garganta mueven el aparato hioideo hacia la mandíbula inferior (Fig. 7.23 a,b). Los potentes músculos aductores de las mandíbulas se dirigen directamente desde el suspensorio a la mandíbula para cerrar la mandíbula inferior.

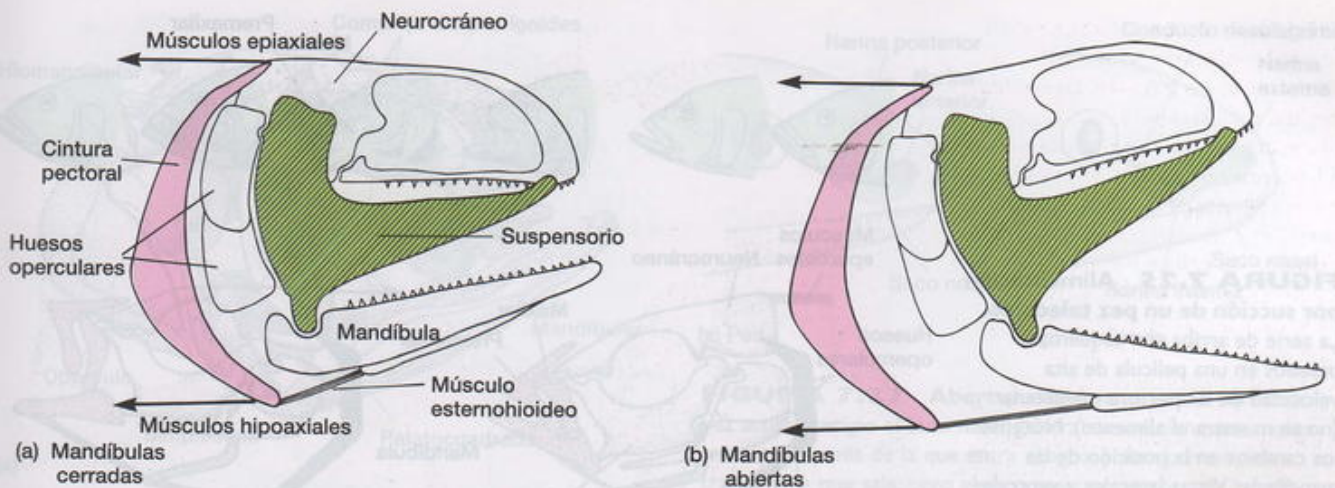
En los teleosteos, actinoptergios superiores, los huesos del cráneo suelen tener incluso mayor libertad de movimiento (Fig. 7.24a-e). El premaxilar y el maxilar están, por lo general, libremente articulados entre sí y con el neurocráneo (Fig. 7.25). Durante la apertura de la mandíbula, el neurocráneo se eleva y la mandíbula desciende. Además, la distribución geométrica de las mandíbulas permite el movimiento libre hacia delante. El aparato hioideo forma contrapuntos con el suelo de la cavidad bucal. Cuando la musculatura de la garganta lo empuja hacia atrás, estos tirantes del hioideo contribuyen al empuje de las paredes laterales de la cavidad bucal; con ello favorecen su ensanchamiento súbito, y generan la succión en su interior.

**Sarcopterigios** En los peces pulmonados primitivos la mandíbula superior (palatocuadrado), que estaba fusionada a la caja craneana osificada, tenía una sola fila de dientes aplanados semejantes a placas, lo que sugiere que estos peces primitivos comían alimento duro, como sus contemporáneos, que poseían dientes aplanados similares y mandíbulas para comer almejas, caracoles y crustáceos. Los ripidistios, el otro grupo de sarco-



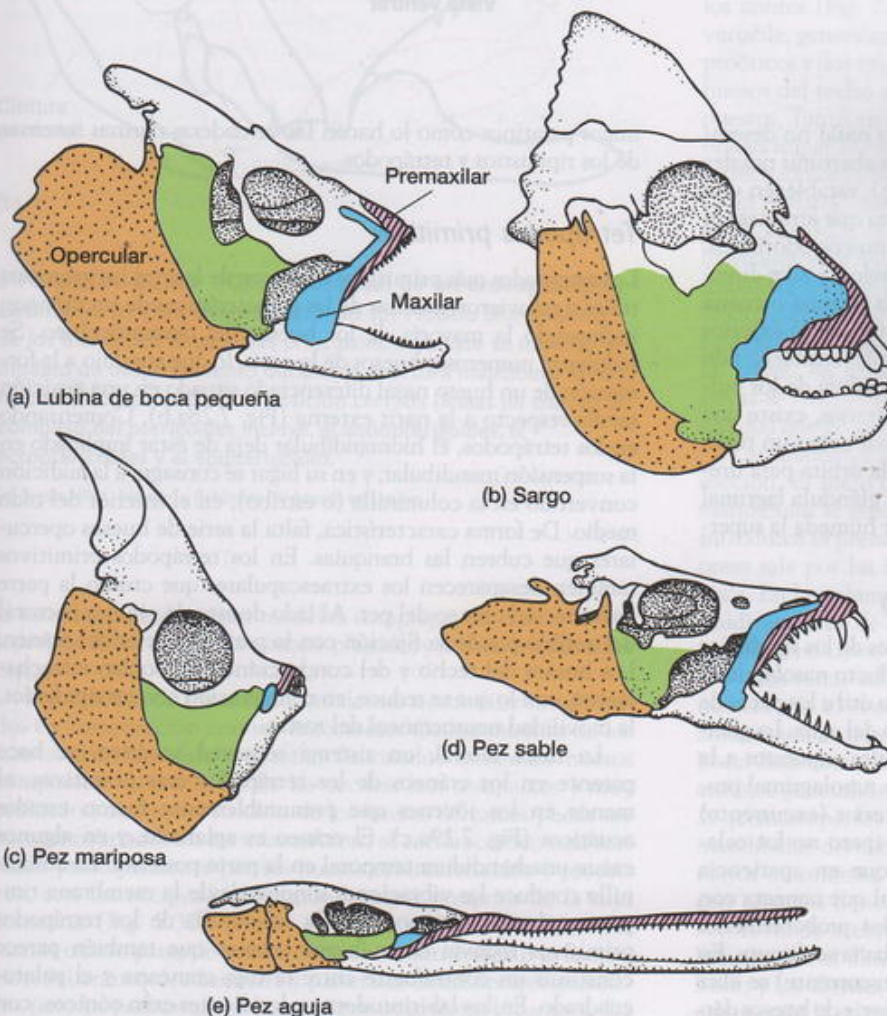






**FIGURA 7.23** Abertura mandibular en un pez actinopterigio primitivo. (a) Mandíbulas cerradas. (b) Mandíbulas abiertas. Las mandíbulas giran sobre su articulación con el suspensorio, que a su vez se articula con los huesos operculares. La cintura pectoral permanece relativamente fija en su posición, pero el neurocráneo gira sobre él para levantar la cabeza. Las líneas de acción de los músculos principales se representan por flechas.

Según Lauder.

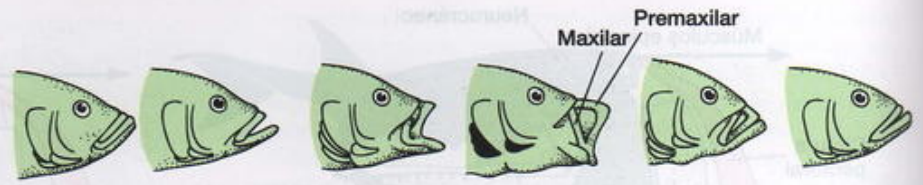


**FIGURA 7.24** Cráneos de teleosteos. A pesar de la gran diversificación de los teleosteos, en muchos hábitats, se conserva el modelo básico de los huesos del cráneo. (a) Lubina de boca pequeña (*Micropterus dolomieu*). (b) Un sargo (*Archosargus probatocephalus*). (c) Pez mariposa (*Chaetodon ocellatus*). (d) Pez sable (*Trichiurus lepturus*). (e) Pez aguja (*Tylosurus marinus*).

Según Radinsky.

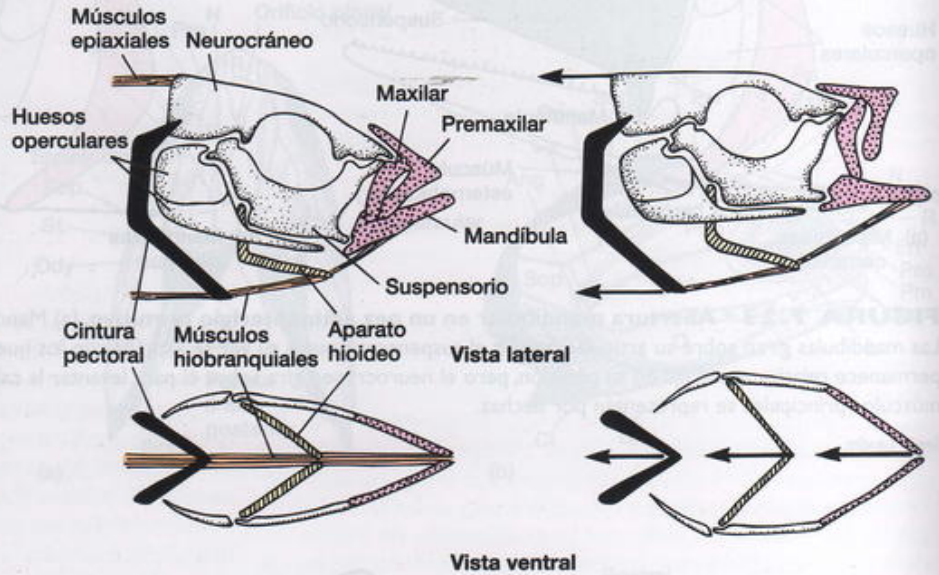


FIGURA 7.21 Cráneos de un pez pulmonado de primario. *Chonetes*, al final del Devónico. La imagen muestra el cráneo de un pez pulmonado de primario, *Chonetes*, al final del Devónico. La imagen muestra el cráneo de un pez pulmonado de primario, *Chonetes*, al final del Devónico. La imagen muestra el cráneo de un pez pulmonado de primario, *Chonetes*, al final del Devónico.



**FIGURA 7.25 Alimentación por succión de un pez teleósteo.**

La serie de arriba son esquemas basados en una película de alta velocidad de la apertura mandibular (no se muestra el alimento). Nótese los cambios en la posición de las mandíbulas. Vistas laterales y ventrales, respectivamente, de los huesos cinéticos principales del cráneo, que se muestran cuando las mandíbulas se cierran (izquierda) y cuando se abren (derecha). Nótese el movimiento hacia delante de las mandíbulas (zonas punteadas) y la expansión hacia delante de la cavidad bucal. Las líneas de acción muscular se representan con flechas.



Según Liem.

Generalmente, en los actinopterigios el saco nasal no desemboca directamente en la boca. En cambio, sus aberturas nasales anterior (incurrente) y posterior (excurrente), establecen una ruta en sentido único para la corriente de agua que atraviesa el epitelio olfativo, liberando los productos químicos odoríferos. Por el contrario, cada saco nasal de los tetrápodos se abre directamente en la boca por medio de una narina interna o coana (Fig. 7.27b). También, cada saco nasal desemboca al exterior por medio de la **narina externa** (ventana nasal), estableciendo así una ruta respiratoria de entrada y salida de los pulmones. Además de las narinas externas e internas, existe una tercera abertura que comienza en el saco nasal como un tubo, el **conducto nasolagrimal**, y se dirige hacia la órbita para drenar y expulsar el exceso de secreciones de la glándula lagrimal adyacente, después de contribuir a mantener húmeda la superficie del ojo.

#### Órganos olfativos (p. 666)

Entre los sarcopterigios, las cápsulas nasales de los ripidistios eran similares a las de los tetrápodos. El conducto nasolagrimal de los ripidistios es una adaptación que resulta útil a los peces de superficie que asoman sus ojos y narinas fuera del agua. La glándula lagrimal humedece los órganos sensoriales expuestos a la superficie y que podrían secarse. El conducto nasolagrimal probablemente sea homólogo de la narina posterior (excurrente) de los peces actinopterigios. Los ripidistios (pero no los celacantos) también poseen narinas internas, que en apariencia representan un derivado nuevo del saco nasal que conecta con la boca. No obstante, los peces pulmonados probablemente carecen de narinas internas, aunque esto todavía se discute. En los peces pulmonados, la narina posterior (excurrente) se abre cerca del borde de la boca, pero no perfora la serie de huesos dérmicos

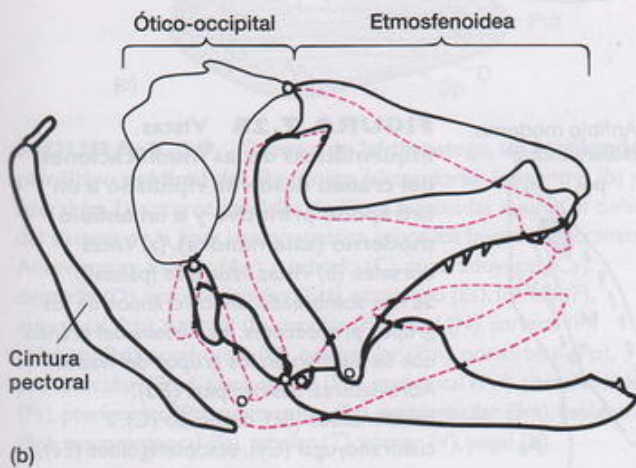
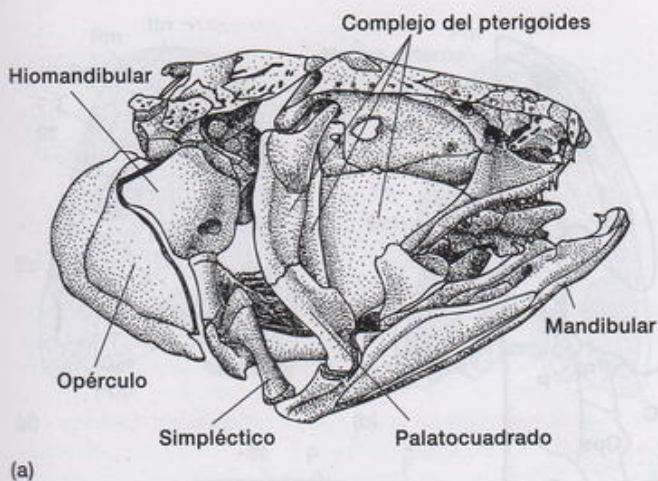
palatinos como lo hacen las verdaderas narinas internas de los ripidistios y tetrápodos.

#### Tetrápodos primitivos

Los tetrápodos más primitivos surgieron de los ripidistios ancestrales y retuvieron muchas de las características de sus cráneos, incluyendo la mayoría de los huesos del dermatocráneo. Se redujeron numerosos huesos de la nariz, lo que condujo a la formación de un hueso nasal diferenciado situado en una posición media respecto a la nariz externa (Fig. 7.28a,b). Comenzando en los tetrápodos, el hiomandibular deja de estar implicado en la suspensión mandibular, y en su lugar se consagra a la audición convertido en la columnilla (o estribo), en el interior del oído medio. De forma característica, falta la serie de huesos operculares que cubren las branquias. En los tetrápodos primitivos también desaparecen los extraescapulares que cruzan la parte posterior del cráneo del pez. Al lado de esto, la cintura pectoral del anfibio pierde su fijación con la parte posterior del cráneo. Los huesos del techo y del condrocráneo se asocian estrechamente, con lo que se reduce, en comparación con los ripidistios, la movilidad neurocraneal del rostro.

La línea lateral, un sistema sensorial acuático, se hace patente en los cráneos de los tetrápodos más primitivos, al menos en los jóvenes que presumiblemente fueron estados acuáticos (Fig. 7.29a,c). El cráneo es aplanado, y en algunos existe una hendidura temporal en la parte posterior. La columnilla conduce las vibraciones sonoras desde la membrana timpánica al oído interno. Pero la columnilla de los tetrápodos primitivos todavía es un hueso robusto que también parece constituir un contrafuerte entre la caja craneana y el palato-cuadrado. En los labirintodontos, los dientes eran cónicos, con



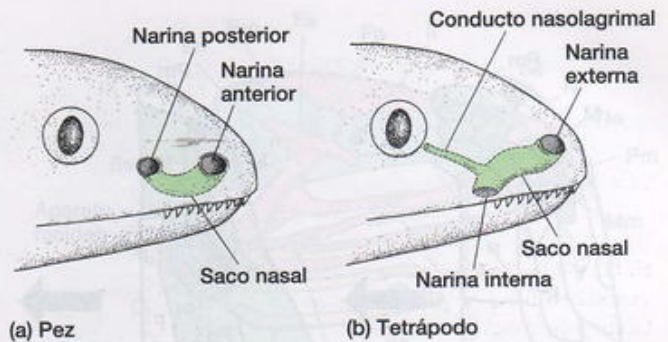


**FIGURA 7.26** Cinesis craneal de un crosopterigio, *Latimeria*. (a) Vista lateral del cráneo. (b) Modelo biomecánico de los elementos funcionales principales, en el que se muestra el modelo de desplazamiento durante la apertura mandibular (líneas macizas), comparada con la posición cerrada (líneas de trazos). El complejo del pterigoides incluye, el endopterigoides, el ectopterigoides y el epipterigoides.

(a) Según Millot, Anthony, y Robineau; (b) basada en Lauder.

el esmalte plegado según modelos complejos. El diente de los lepospóndilos carecía del esmalte plegado, y no había hendidura ótica.

Los cráneos de los anfibios modernos están muy simplificados en comparación con sus antecesores fósiles; muchos de los huesos dérmicos faltan o están fusionados formando huesos compuestos. Los cráneos de las cecilias son compactos y muy osificados, aunque el modelo de los huesos dérmicos puede ser bastante variado. En las salamandras, el condrocraáneo está formado principalmente por los huesos orbitosfenoideos y proóticos, con los occipitales cerrando la parte posterior de la caja craneana (Fig. 7.30), por lo general hay huesos nasales. Al menos cuatro pares de huesos del techo contribuyen a la formación del cráneo: los frontales y parietales están siempre presentes, pero los prefrontales y lagrimales varían según los grupos. En



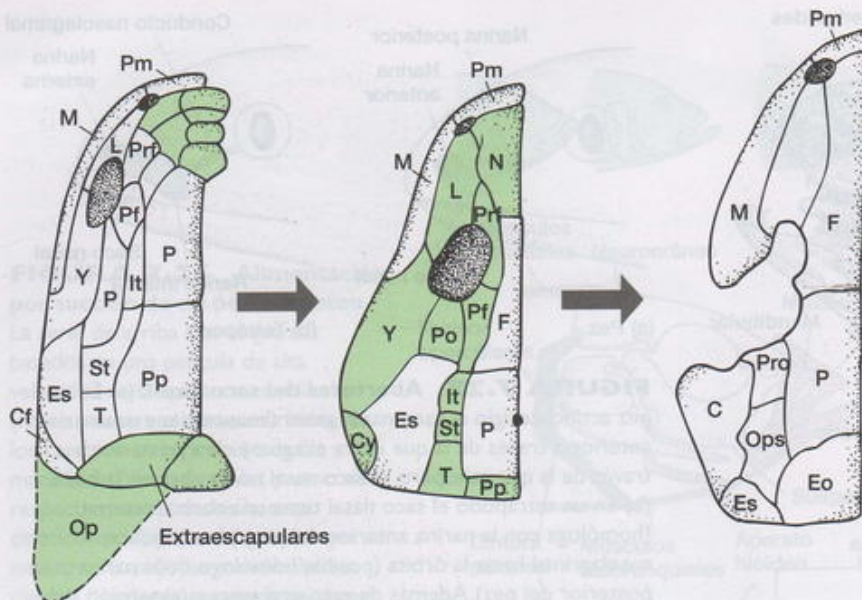
**FIGURA 7.27** Aberturas del saco nasal. (a) En un pez actinopterigio el saco nasal, generalmente, tiene una narina anterior, a través de la que entra el agua, y otra posterior a través de la que sale; pero el saco nasal no se abre en la boca. (b) En un tetrápodo el saco nasal tiene una narina externa (homóloga con la narina anterior del pez) y un conducto nasolagrimal hacia la órbita (posible homólogo de la narina posterior del pez). Además de esto, una tercera extensión del saco nasal, la narina interna, desemboca en la cavidad bucal a través del techo de la boca.

los anuros (Fig. 7.31), la osificación del condrocraáneo es muy variable; generalmente hay cinco huesos: un esfenoetmoides, dos proóticos y dos exoccipitales. Existe un hueso nasal, pero de los huesos del techo sólo quedan un par de frontoparietales compuestos. Tanto en las ranas como en las salamandras, el parasfenoideo impar se ha extendido para formar una gran placa que ha estrechado otros huesos del paladar.

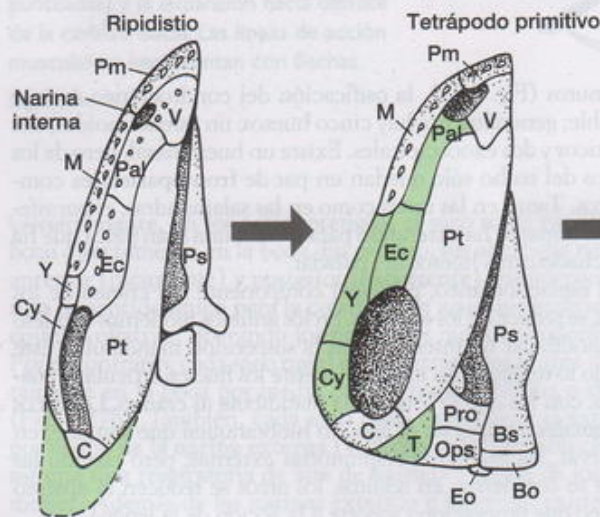
El esplanocráneo, principal componente del cráneo de los peces, se reduce en los anfibios. En los anfibios modernos el hueso hiomandibular no interviene en la suspensión mandibular. Este trabajo lo realizan casi exclusivamente los huesos articular y cuadrado, con los que se articula la mandíbula al cráneo. Los arcos branquiales componen el aparato hiobranquial que sostiene, en las larvas, las branquias respiratorias externas; pero cuando las larvas se convierten en adultos, los arcos se reducen al aparato hioideo que proporciona soporte a la acción de la lengua.

Las salamandras generalmente se alimentan en el agua por succión. El suelo de la garganta se expande rápidamente y las mandíbulas se separan lo suficiente para que el agua impulsada introduzca la presa (Fig. 7.32). El exceso de agua tragado con la presa sale por las hendiduras branquiales situadas detrás de la boca. En las salamandras, como en los peces, hay una corriente unidireccional de alimento y agua que entra por la boca y sale por las hendiduras branquiales. Las salamandras metamorfoseadas y las ranas adultas carecen de hendiduras branquiales, de manera que el exceso de agua que entra por la boca durante la alimentación debe invertir su dirección y salir también por la boca. Esta corriente se dice que es bidireccional. En tierra, los anfibios generalmente utilizan una lengua protractil y pegajosa. A quemarropa, los músculos lanzan la lengua por encima de las mandíbulas divididas y entran en contacto con la presa. Con mayor autonomía, la acción muscular trabaja en cooperación con espacios llenos de líquido existentes dentro de la lengua, con el fin de acelerar su paso a lo largo del aparato hioideo. La lengua, con el alimento adherido a ella, se retrae dentro de la boca, y los dientes cierran ésta para controlar mejor los movimientos de la presa.





(a) Dorsal



(b) Ventral

**FIGURA 7.28** Vistas esquemáticas de las modificaciones del cráneo desde un ripidistio a un tetrápodo primitivo y a un anfibio moderno (salamandra). (a) Vistas dorsales. (b) Vistas ventrales (palatal).

Se han sombreado, en los cráneos de los grupos precedentes, los huesos del cráneo que se pierden en los grupos derivados.

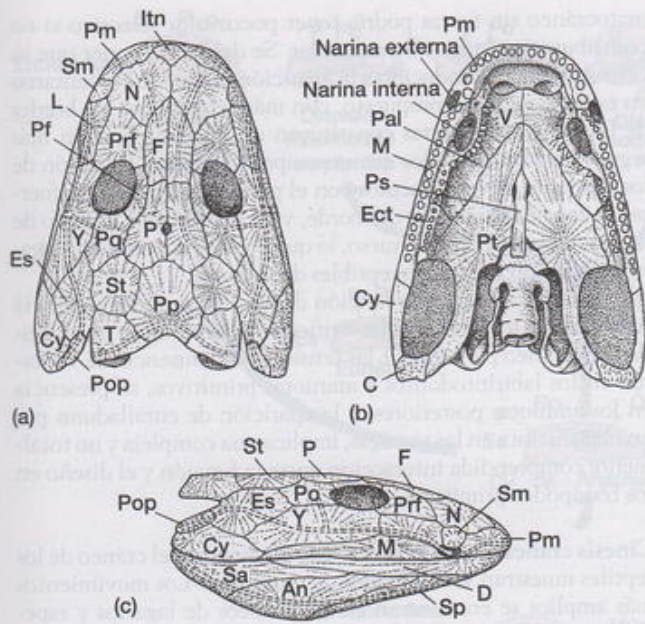
Abreviaturas: basioccipital (Bo), basisfenoides (Bs), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), ectopterigoides (Ec), escamoso (Es), exoccipital (Eo), frontal (F), intertemporal (It), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), opercular (Op), opistoótico (Ops), parietal (P), palatino (Pal), postfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), prefrontal (Prf), proótico (Pro), postparietal (Pp), parasfenoides (Ps), pterigoides (Pt), supratemporal (St), tabular (T), vómer (V), yugal (Y).

### Amniotas primitivos

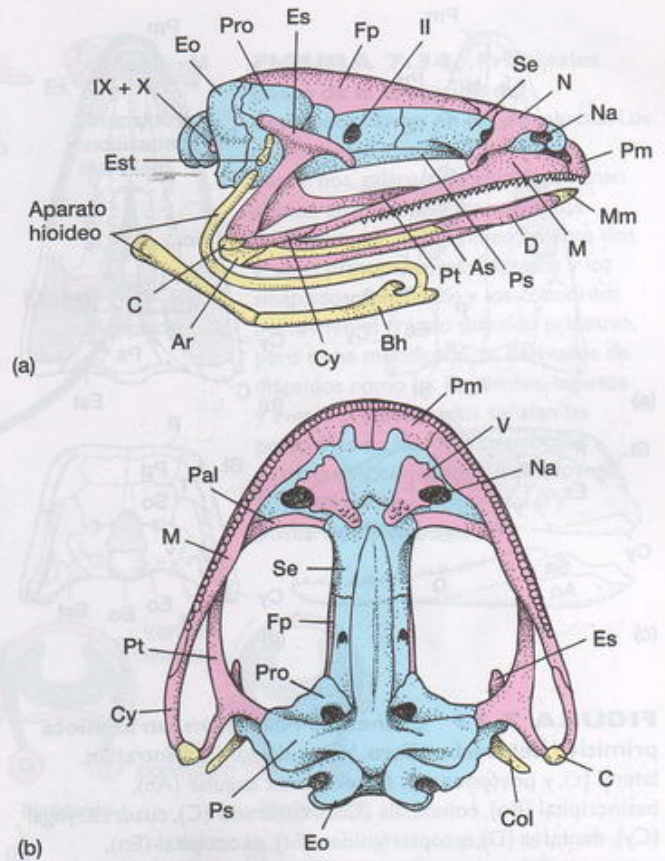
Los primeros amniotas eran de pequeño tamaño, posiblemente su aspecto general podría recordar al de los lagartos. El techo del cráneo, como el de los anfibios primitivos, estaba formado por el dermatocráneo, provisto de aberturas para los ojos, el órgano pineal y las narinas (Fig. 7.33a-d). Los rebordes y salientes de fijación robustos ponen en evidencia la presencia de fuertes músculos para el cierre de las mandíbulas. El palatocadrado del arco mandibular se redujo a un pequeño epipterigoides y a un cuadrado, ambos separados. El arco hioideo dio lugar a la columbilla, un hueso del morro que rodeaba la parte posterior del dermatocráneo contra el condrocráneo. Estos tetrápodos primitivos carecían de hendidura (muesca) temporal. La transmisión del sonido al oído interno podía tener lugar a lo largo de los huesos de la mandíbula inferior.

**Ventanas craneanas** Como se dijo anteriormente, la región temporal del dermatocráneo contiene características particularmente reveladoras del linaje de los amniotas (Fig. 7.34). Las ventanas son aberturas en el exterior del dermatocráneo. El cráneo anápsido carece de ventanas temporales. Las tortugas actuales a menudo presentan **entalladuras** por encima del borde posterior del techo del cráneo; se trata de grandes muescas que funcionan de manera similar a las ventanas, aunque son derivados filogenéticos independientes. El cráneo diápsido presenta dos ventanas temporales, una característica que se encuentra en *Sphenodon*, en cocodrilos, y sus afines. No obstante, las barras temporales inferior y superior se pierden con frecuencia en otras formas modernas, lo que nos proporciona algunas variaciones contemporáneas de un cráneo diápsido modificado, en el que la condición diápsida está sustancialmente alterada, como en



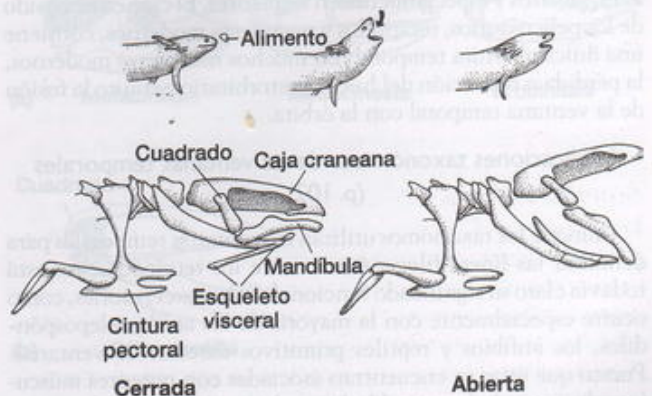


**FIGURA 7.29** Cráneo de *Ichthyostega*, un tetrápodo primitivo del final del Devónico. Vistas dorsal (a), ventral (b) y lateral (c). Los trazos paralelos de líneas punteadas indican el curso del sistema de la línea lateral acuática sobre los huesos del cráneo. Abreviaturas: angular (An), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), dentario (D), ectopterigoides (Ect), escamoso (Es), frontal (F), internasal (ltn), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), palatino (Pal), postfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), preopercular (Pop), postparietal (Pp), prefrontal (Prf), parasfenoides (Ps), pterigoides (Pt), suprarangular (Sa), septomaxilar (Sm), esplenial (Sp), supratemporal (St), tabular (T), vómer (V), yugal (Y).



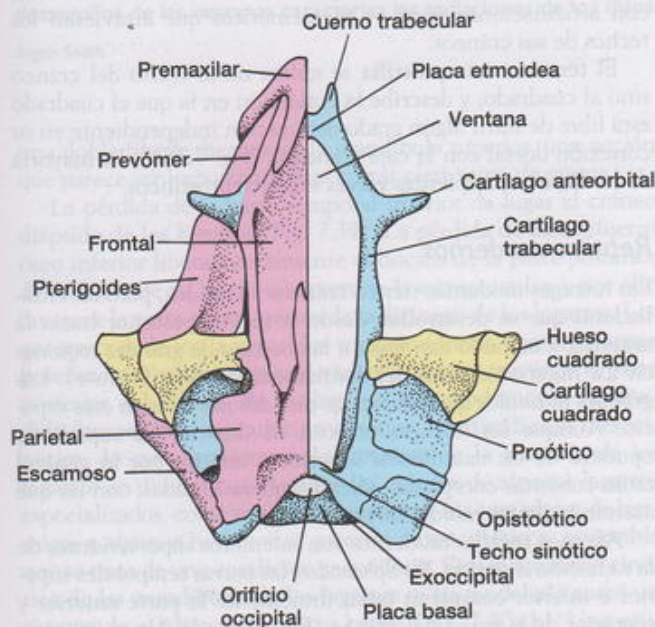
**FIGURA 7.31** Cráneo de rana. Vistas lateral (a) y ventral (b). Abreviaturas: articular (Ar), anguloesfenoides (As), basihial (Bh), columnilla (Col), dentario (D), exoccipital (Eo), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), escamoso (Es), estribo (Est), frontoparietal (Fp), maxilar (M), mentón meckeliano (Mm), nasal (N), narina (Na), palatino (Pal), premaxilar (Pm), proótico (Pro), parasfenoides (Ps), pterigoides (Pt), esfenetmoides (Se), vómer (V). Los números romanos indican los orificios que están al servicio de los nervios craneales específicos.

Según Marshall.



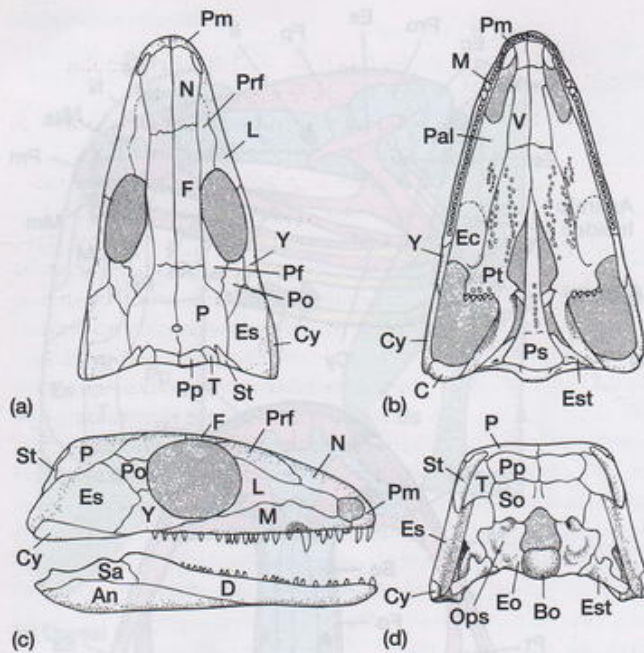
**FIGURA 7.32** Alimentación por succión en una salamandra acuática. Esquema de la secuencia: antes, durante y después de la alimentación por succión, dibujado a partir de una película de alta velocidad (serie de arriba). Nótese la interpretación de las posiciones de los elementos del cráneo cuando las mandíbulas se cierran (izquierda abajo) y se abren (derecha abajo).

Según Lauder.



**FIGURA 7.30** Cráneo de *Necturus*, un anfibio moderno. A la izquierda se señalan los huesos superficiales del cráneo. En la derecha, estos huesos se han quitado para mostrar el condrocraqueo y derivados del esplanocráneo.





**FIGURA 7.33** Cráneo de *Paleothyris*, un amniota primitivo del Carbonífero. Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c), y posterior (d). Abreviaturas: angular (An), basioccipital (Bo), columnilla (Col), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), dentario (D), ectopterygoides (Ec), exoccipital (Eo), escamoso (Es), estapes (Est), frontal (F), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), opistoótico (Ops), parietal (P), palatino (Pal), posfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), postparietal (Pp), prefrontal (Prf), parasfenoides (Ps), pterigoides (Pt), supraangular (Sa), supraoccipital (So), supratemporal (St), tabular (T), vómer (V), yugal (Y).

Según Carroll.

aves, lagartos y especialmente en serpientes. El cráneo sinápsido de los pelicosaurios, terápsidos y mamíferos modernos, contiene una única abertura temporal. En muchos mamíferos modernos, la pérdida o reducción del hueso postorbitario permite la fusión de la ventana temporal con la órbita.

#### Implicaciones taxonómicas de las ventanas temporales (p. 107)

Aunque los taxónomos utilizan las ventanas temporales para delimitar las líneas filogenéticas entre los tetrápodos, no está todavía claro su significado funcional. Salvo excepciones, como ocurre especialmente con la mayoría de los anfibios leospónidos, los anfibios y reptiles primitivos carecen de ventanas. Puesto que éstas se encuentran asociadas con potentes músculos aductores de las mandíbulas, se ha sugerido que el espacio abierto en el cráneo es para que estos músculos se comben durante la contracción (Fig. 7.35a-d). Pero es difícil aceptar cómo dicha función podría proporcionar alguna ventaja inicial favoreciendo su evolución. Al principio, las ventanas debieron ser demasiado pequeñas para proporcionar un hueco por el que sobresaliesen los músculos, y pudieran favorecer su aparición. Alternativamente, algunos han sugerido que el hueso del der-

matocráneo sin fuerza podría tener poco valor selectivo si no contribuyese a la fijación muscular. Se debería suponer que su pérdida hubiera conducido a la aparición inicial de las ventanas en esas áreas. Se ha propuesto, con más certeza, que los bordes de las ventanas abiertas constituyen un lugar de fijación más seguro para los músculos que una superficie plana. La fusión de los tendones de los músculos con el periostio aumenta las fuerzas de tensión alrededor del borde, y las distribuye a lo largo de la extensa superficie del hueso, lo que podría proporcionar lugares de fijación menos susceptibles de ruptura.

Cualquiera que sea la función de las ventanas, su presencia sería posible solamente si los orificios no debilitaran la capacidad del cráneo para resistir las tensiones. La ausencia de ventanas en los labirintodontos y amniotas primitivos, su presencia en los amniotas posteriores, y la aparición de entalladuras por una vía distinta en las tortugas, implica una compleja y no totalmente comprendida interacción entre la función y el diseño en los tetrápodos primitivos.

**Cinesis craneal en los reptiles** Los elementos del cráneo de los reptiles muestran varios grados de movilidad. Los movimientos más amplios se encuentran en los cráneos de lagartos y especialmente de serpientes. En estos dos grupos existe una **articulación intracraneal**, una charnela transversa que se extiende a través del techo del cráneo. Según la posición de esta articulación se aplican tres nombres: **metacinesis**, si la articulación pasa a través de la parte posterior del cráneo, permitiendo la rotación entre el neurocráneo y el dermatocráneo externo (Fig. 7.36a); **mesocinesis**, cuando la articulación pasa a través del dermatocráneo por detrás del ojo; **procinesis**, cuando la articulación en el dermatocráneo pasa por delante de las órbitas. Según el número de articulaciones, el cráneo puede ser: **monocinético**, si sólo tiene una, o **dicinético** (anficinético) si tiene dos. Aunque rara, la mesocinesis puede presentarse en los anfisbénidos y algún lagarto excavador. La procinesis es típica de las serpientes y las aves. La mayoría de los lagartos modernos son dicinéticos, con articulaciones meso- y metacinéticas que atraviesan los techos de sus cráneos.

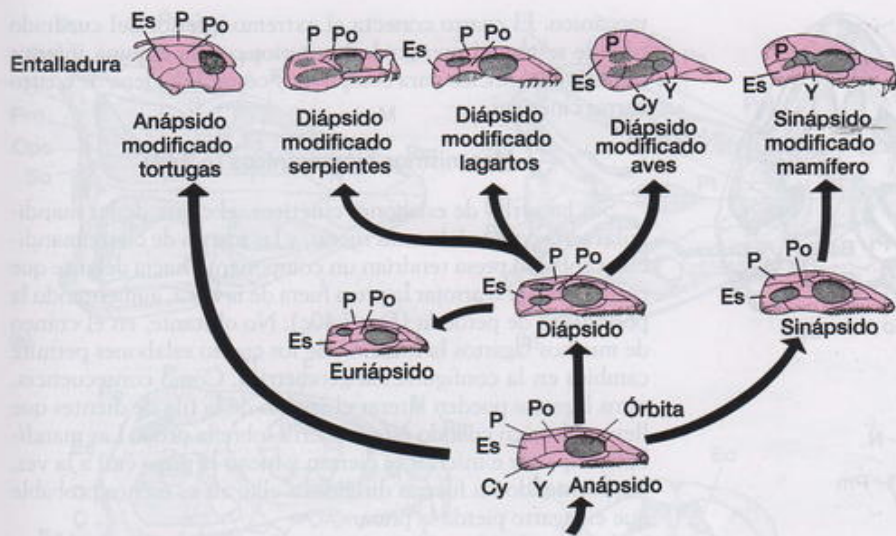
El término **estreptostilia** se aplica no al techo del cráneo sino al cuadrado, y describe la condición en la que el cuadrado está libre de sufrir algún grado de rotación independiente en su conexión dorsal con la caja craneana (Fig. 7.36b). La mayoría de los lagartos, serpientes y aves son estreptostílicos.

#### Reptiles modernos

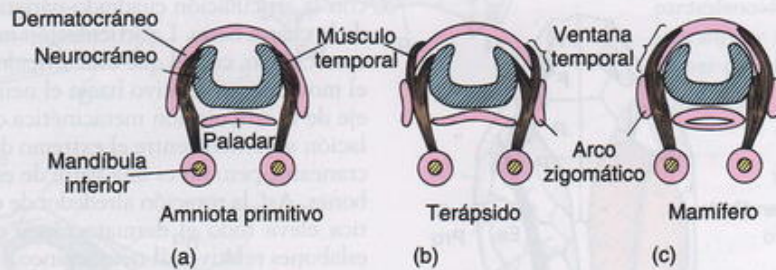
Las tortugas modernas tienen cráneos anápsidos, pero las entalladuras que se desarrollan desde la región posterior hacia la anterior, a menudo dan lugar a la abertura de grandes regiones en los huesos externos del dermatocráneo (Fig. 7.37a-e). Los grandes músculos que cierran las mandíbulas ocupan este espacio. Aunque las tortugas carecen de dientes, las superficies opuestas de las mandíbulas superior e inferior por lo general están cubiertas con placas «diente» queratinizadas, con las que astant potentes mordiscos para comer.

Algunos reptiles modernos son miembros supervivientes de la radiación diápsida. En *Sphenodon* las barras temporales superior e inferior completas unen firmemente la parte anterior y posterior de la pared del cráneo (Fig. 7.38a-d). No existe articulación transcraneal y paladar móvil. En consecuencia, no puede haber una movilidad significativa en el dermatocráneo. No obstante, la mandíbula se desliza hacia atrás y hacia delante sobre el cuadrado, que está fijo, y del cual queda suspendida. La única fila de dientes de la mandíbula inferior se mueve entre





**FIGURA 7.34** Principales líneas de la evolución del dermatocráneo en los amniotas. Los cotilosaurios y sus descendientes modernos, galápagos y tortugas, tienen cráneo anápsido. De los anápsidos evolucionaron independientemente dos grupos principales, los diápsidos y los sinápsidos. *Sphenodon* y los cocodrilos mantienen el cráneo diápsido primitivo, pero se ha modificado en derivados de diápsidos como las serpientes, lagartos y aves. Los sombreados señalan las posiciones de las fosas temporales y órbitas. Abreviaturas: cuadradoyugal (Cy), escamoso (Es), parietal (P), postorbital (Po), yugal (Y).

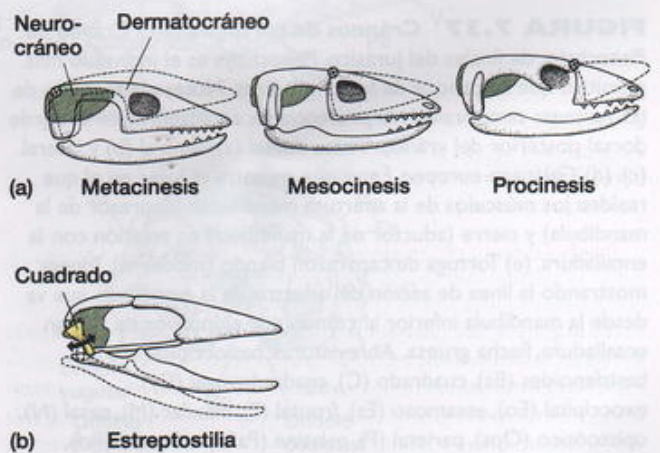


**FIGURA 7.35** Ventanas temporales. Se muestra el cambio en la fijación de la musculatura a la mandíbula. (a) Cráneo anápsido. En los amniotas primitivos, los músculos temporales van desde el neurocráneo a la mandíbula inferior. Este tipo de cráneo se conserva en las tortugas modernas. (b) Perforaciones en el dermatocráneo abren las ventanas temporales, y la fijación de los músculos de la mandíbula se expanden por los lados de estas aberturas. (c) Fijación extensiva de los músculos mandibulares a la superficie del dermatocráneo. Estos desarrollos de las ventanas caracteriza las radiaciones de los diápsidos y sinápsidos.

Según Smith.

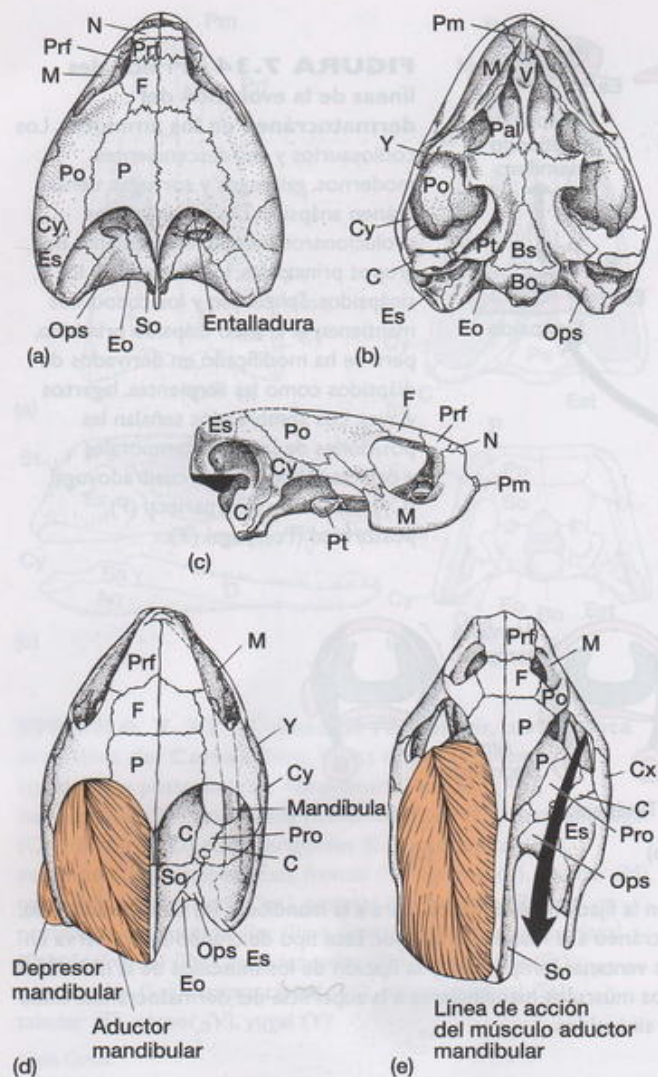
una doble fila de dientes en la mandíbula superior, una acción que parece ser importante para cortar cierto tipo de presas.

La pérdida de la barra temporal inferior da lugar al cráneo diápsido de los lagartos (Fig. 7.39). La pérdida de este refuerzo óseo inferior libera lateralmente el hocico de la parte posterior del cráneo, de tal modo que permite la estreptostilia, y por ello favorece la parte mesocinética de la dicinesis de los lagartos. Los antecesores de los lagartos, los younginiformes, aparentemente poseían una única articulación metacínética a través de la parte posterior del cráneo. En los lagartos más modernos se ha añadido una segunda articulación cinética, la articulación mesocinética, lo que convierte a los cráneos de la mayoría de los lagartos en dicinéticos. Aunque los cráneos de algunos lagartos especializados, como son los excavadores, los comedores de hormigas y algunos herbívoros, parecen monocinéticos, es posible que se trate de una condición secundaria. Esta maquinaria cinética de las mandíbulas de los lagartos se ha modelado como un sistema de eslabones de cuatro barras (Fig. 7.40a,b). Una unidad de forma triangular es el hocico. Su pared posterior forma uno de los cuatro eslabones. La esquina dorsal del hocico participa en la articulación mesocinética y forma un segundo eslabón cinético con el extremo dorsal del cuadrado a través del techo del cráneo. El cuadrado representa el tercer eslabón



**FIGURA 7.36** Cinesis craneal en los escamosos. (a) Hay tres tipos de cinesis craneal basados ampliamente en la posición en la cual se encuentra la articulación (X) a través del techo del cráneo. La articulación puede ir a través del lado posterior del techo del cráneo (metacinesis), detrás de la órbita (mesocinesis) o enfrente de la órbita donde se articula la nariz (procinesis). (b) Se denomina estreptostilia a la capacidad del cuadrado para girar alrededor de su extremo dorsal.





**FIGURA 7.37** Cráneos de tortugas. (a-c) Cráneo de *Pleisochelys*, de finales del Jurásico. *Pleisochelys* es el individuo más primitivo que se conoce de los criptodios. Nótese la ausencia de las ventanas temporales y la presencia de entalladuras en el borde dorsal posterior del cráneo. Vistas dorsal (a), ventral (b) y lateral (c). (d) Galápagos europeo *Emys*, que muestra el lugar en el que residen los músculos de la apertura mandibular (depressor de la mandíbula) y cierre (aductor de la mandíbula) en relación con la entalladura. (e) Tortuga de caparazón blando (moderna) *Trionyx*, mostrando la línea de acción del aductor de la mandíbula que va desde la mandíbula inferior al cráneo por el interior de la gran entalladura, flecha gruesa. Abreviaturas: basioccipital (Bo), basisfenoides (Bs), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), exoccipital (Eo), escamoso (Es), frontal (F), maxilar (M), nasal (N), opistoótico (Ops), parietal (P), palatine (Pal), prefrontal (Prf), premaxilar (Pm), proótico (Pro), postorbital (Po), pterigoides (Pt), supraoccipital (So), vómer (V), yugal (Y).

(a-d) Según Carroll; (e) según Romer.

mecánico. El cuarto conecta el extremo inferior del cuadrado (donde se une el pterigoides) anterior con la esquina inferior posterior del hocico para completar y cerrar la cadena de cuatro barras cinéticas.

### Mecanismos biomecánicos (p. 144)

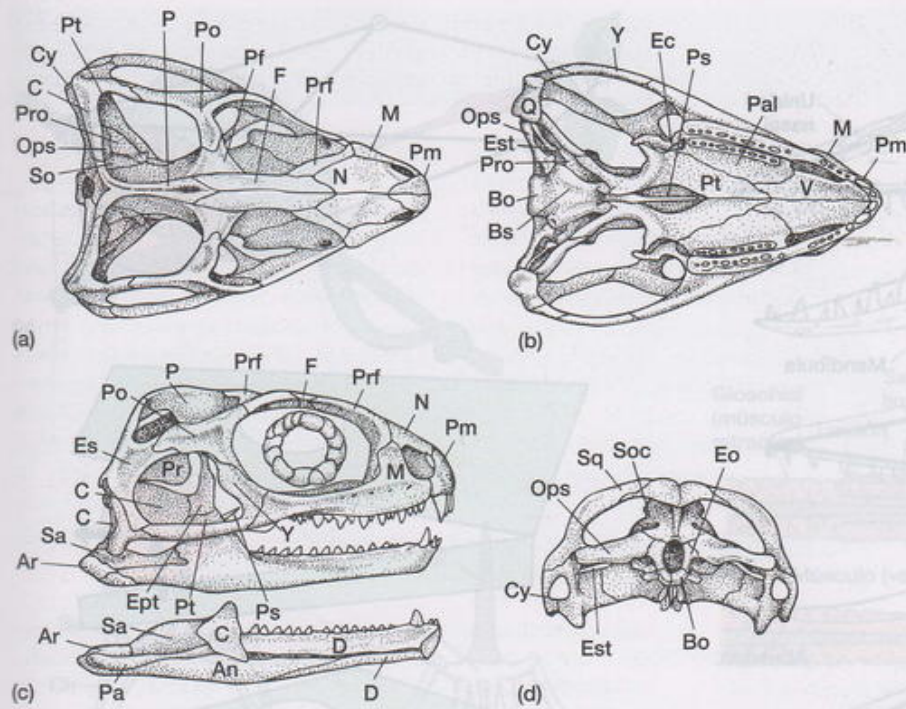
Sin las series de eslabones cinéticos, el cierre de las mandíbulas sería como el de unas tijeras, y las fuerzas de cierre mandibular sobre la presa tendrían un componente hacia delante que podría desviar o arrojar la presa fuera de la boca, aumentando la posibilidad de perderla (Fig. 7.40c). No obstante, en el cráneo de muchos lagartos la rotación de los cuatro eslabones permite cambios en la configuración geométrica. Como consecuencia, estos lagartos pueden alterar el ángulo de la fila de dientes que lleva el hocico cuando éste se cierra sobre la presa. Las mandíbulas superior e inferior se cierran y tocan la presa casi a la vez, transmitiendo las fuerzas dirigidas a ella; así es menos probable que el lagarto pierda la presa.

La articulación metacinética no forma parte directa de esta serie de eslabones óseos, aunque el eje transversal es coincidente con la articulación cuadrado-parietal del mecanismo de unión de la cuarta barra. La articulación metacinética permite al dermatocráneo, con el que está articulada la cadena de eslabones, el movimiento relativo hacia el neurocráneo más profundo. El eje de la articulación metacinética casi coincide con la articulación superficial entre el extremo dorsal del cuadrado y la caja craneana, pero no es una parte de esta cadena externa de eslabones. Así, la rotación alrededor de esta articulación metacinética eleva todo el dermatocráneo con el grupo completo de eslabones relativos al neurocráneo.

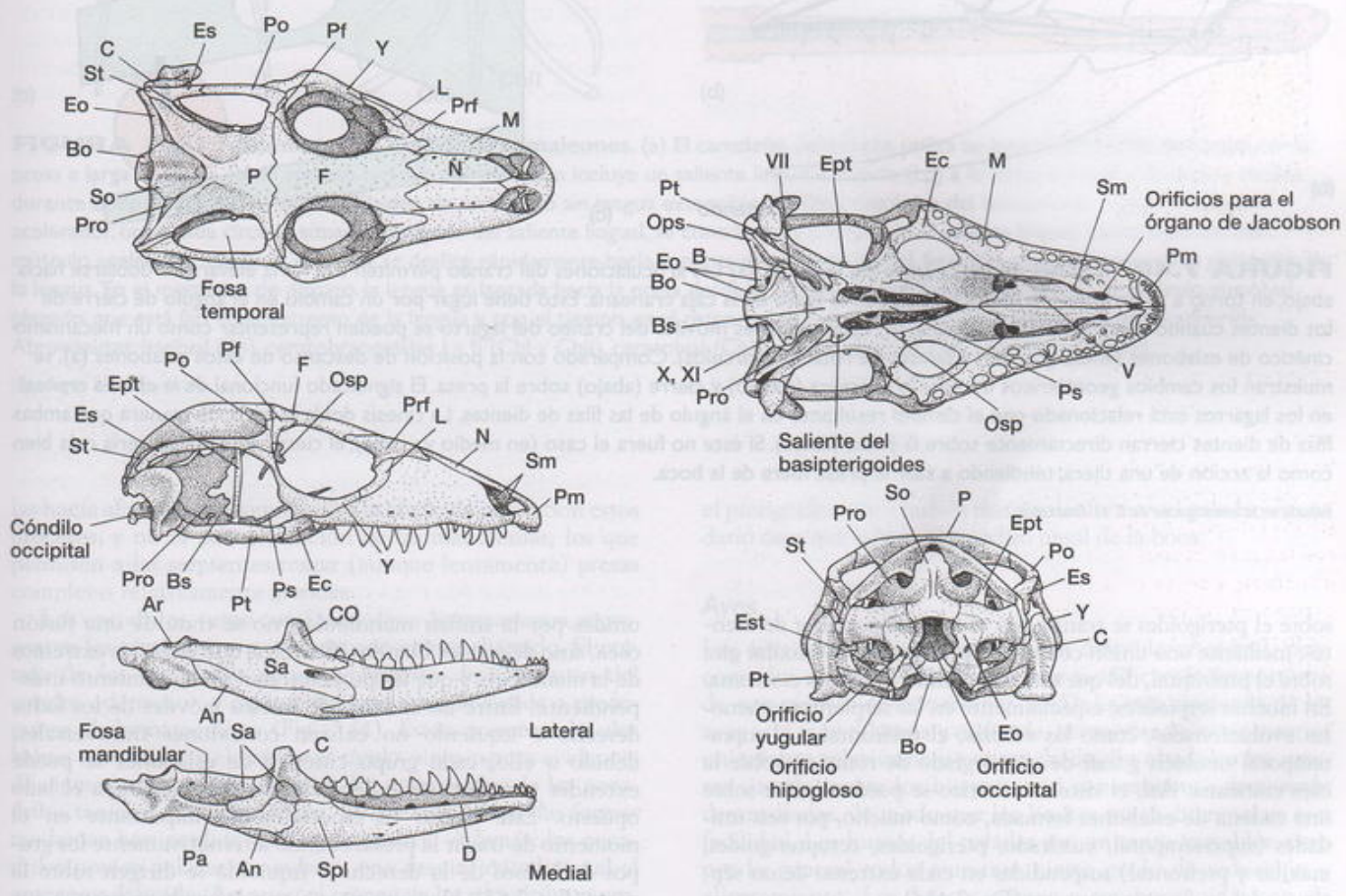
Algunos lagartos, al igual que muchas salamandras terrestres, extienden su lengua cuando se alimentan. Por sacar de forma conspicua la lengua se dice que el lagarto utiliza una **alimentación lingual** (Fig. 7.41a). Las mandíbulas se apartan y la pegajosa lengua se lanza hacia la presa. Los camaleones presentan un **músculo acelerador** circular que se enrolla alrededor del saliente lingual del aparato hioideo (Fig. 7.41b,c). Al contraerse, el músculo acelerador comprime el saliente lingual, coge velocidad al deslizarse bajo el saliente puntiagudo, quizás como cuando se aprieta una resbaladiza pastilla de jabón, y lo transporta hasta el extremo glandular de la lengua (Fig. 7.41d). La fuerza de contracción del extremo plegado de la lengua lanza a ésta fuera de la boca y hacia la presa. En el impacto, el extremo flexible y glandular de la lengua se aplasta contra el objetivo, estableciendo una firme adhesión. La retracción de la lengua al interior de la boca arrastra la presa. Entonces las mandíbulas se cierran y sujetan a la presa capturada.

Los huesos frontal y parietal del techo craneal de las serpientes se han alargado, rodean los lados del cráneo y forman así la mayor parte de las paredes de la caja craneana (Fig. 7.42). Su alargamiento implica el estrechamiento o pérdida de muchos de los otros huesos dérmicos. Los cráneos de las serpientes son procinéticos. Frente a las órbitas se forma una articulación a través del cráneo, entre las regiones frontal y nasal. Sin embargo, la mayor parte de la amplia movilidad de la mandíbula de la serpiente se debe a los cambios de diseño de los huesos laterales. Faltan las barras temporales, tanto la superior como la inferior, eliminando así los refuerzos que en otros cráneos diápsidos forman refuerzos limitados a través de la región temporal. La maquinaria cinética del cráneo de la serpiente incluye más elementos que el sistema de uniones de los lagartos (Fig. 7.43 a-c). Al igual que en éstos, el cuadrado es estreptostílico pero su articulación con el pterigoides es más débil. Las fuerzas que inciden



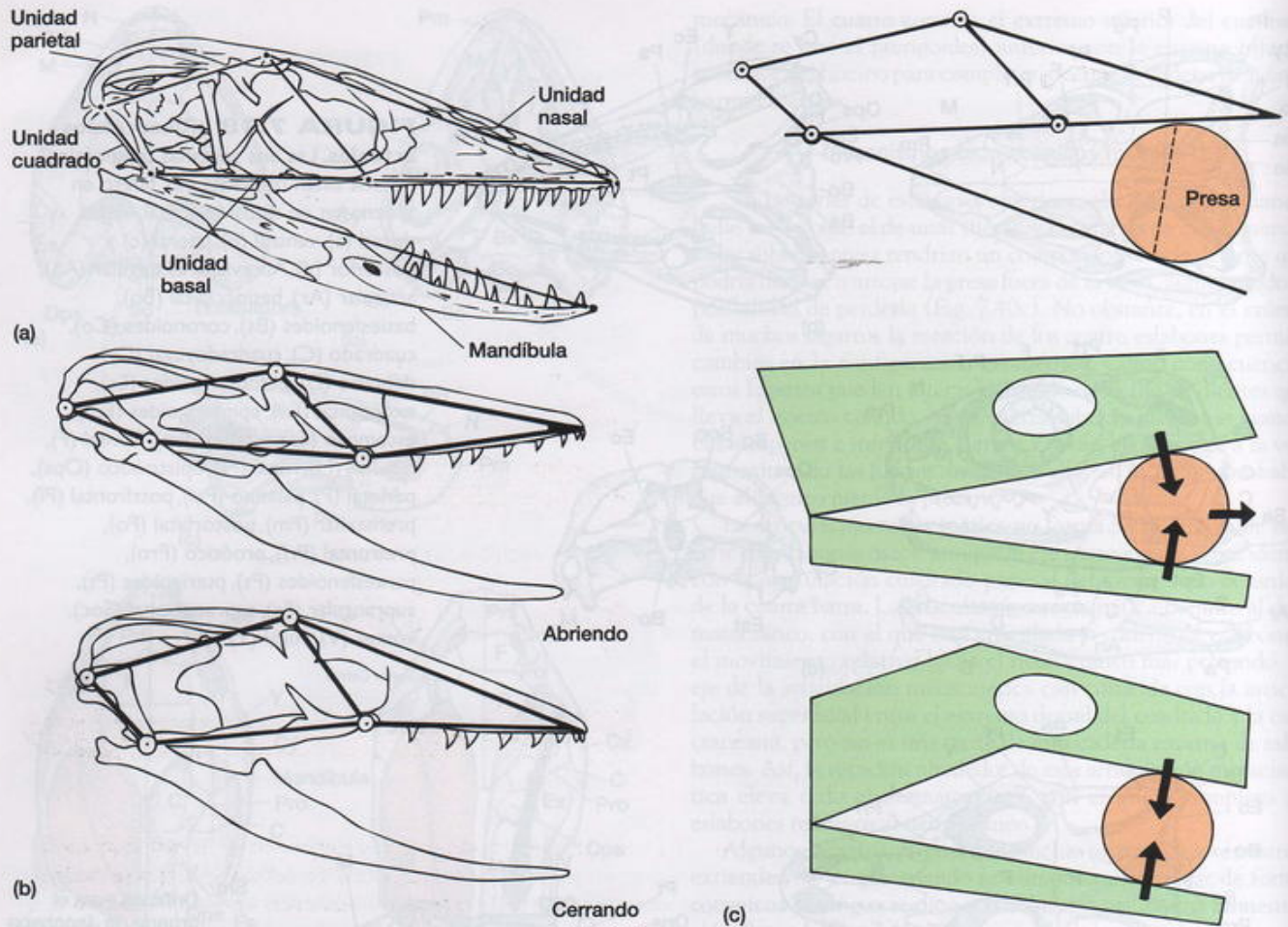


**FIGURA 7.38** Rinocéfalos actuales. Las dos ventanas temporales todavía están rodeadas por hueso en *Sphenodon*, un diápsido actual. Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c) y posterior (d). Abreviaturas: angular (An), articular (Ar), basioccipital (Bo), basiesfenoides (Bs), coronoides (Co), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), dentario (D), ectopterigoides (Ec), exoccipital (Eo), epipterigoides (Ept), escamoso (Es), estapes (Est), frontal (F), maxilar (M), nasal (N), opistoótico (Ops), parietal (P), palatino (Pal), postfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), prefrontal (Prf), proótico (Pro), paraesfenoides (Ps), pterigoides (Pt), suprangular (Sa), supraoccipital (Soc), vómer (V), yugal (Y).  
Según Carroll.



**FIGURA 7.39** Cráneo de lagarto. Los lagartos son diápsidos modificados. Hay dos ventanas, pero existe el borde óseo ventral de la ventana inferior; estos cambios sirven para aumentar la cinesis craneal. Abreviaturas: angular (A), articular (Ar), basioccipital (Bo), basiesfenoides (Bs), coronoides (Co), cuadrado (C), dentario (D), ectopterigoides (Ec), exoccipital (Eo), epipterigoides (Ept), escamoso (Es), estribo (Est), frontal (F), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), opistoótico (Ops), orbitoesfenoides (Osp), parietal (P), prearticular (Pa), palatino (Pal), posfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), prefrontal (Prf), paraesfenoides (Ps), proótico (Pro), pterigoides (Pt), suprangular (Sa), septomaxilar (Sm), esplenial (Sp), supraoccipital (So), vómer (V), yugal (Y).  
Según Jollie.





**FIGURA 7.40** Cinésis de un cráneo de lagarto. (a) Las articulaciones del cráneo permiten a la nariz elevarse o doblarse hacia abajo, en torno a su articulación mesocinética, con el resto de la caja craneana. Esto tiene lugar por un cambio en el ángulo de cierre de los dientes cuando el animal atrapa su presa. (b) Estas unidades móviles del cráneo del lagarto se pueden representar como un mecanismo cinético de eslabones (líneas gruesas) y puntos de rotación (círculos). Comparado con la posición de descanso de estos eslabones (a), se muestran los cambios geométricos durante la apertura (medio) y cierre (abajo) sobre la presa. El significado funcional de la cinésis craneal en los lagartos está relacionado con el cambio resultante en el ángulo de las filas de dientes. La cinésis dobla la nariz, de manera que ambas filas de dientes cierran directamente sobre la presa (abajo). Si éste no fuera el caso (en medio y arriba), el cierre mandibular sería más bien como la acción de una tijera, tendiendo a salir la presa fuera de la boca.

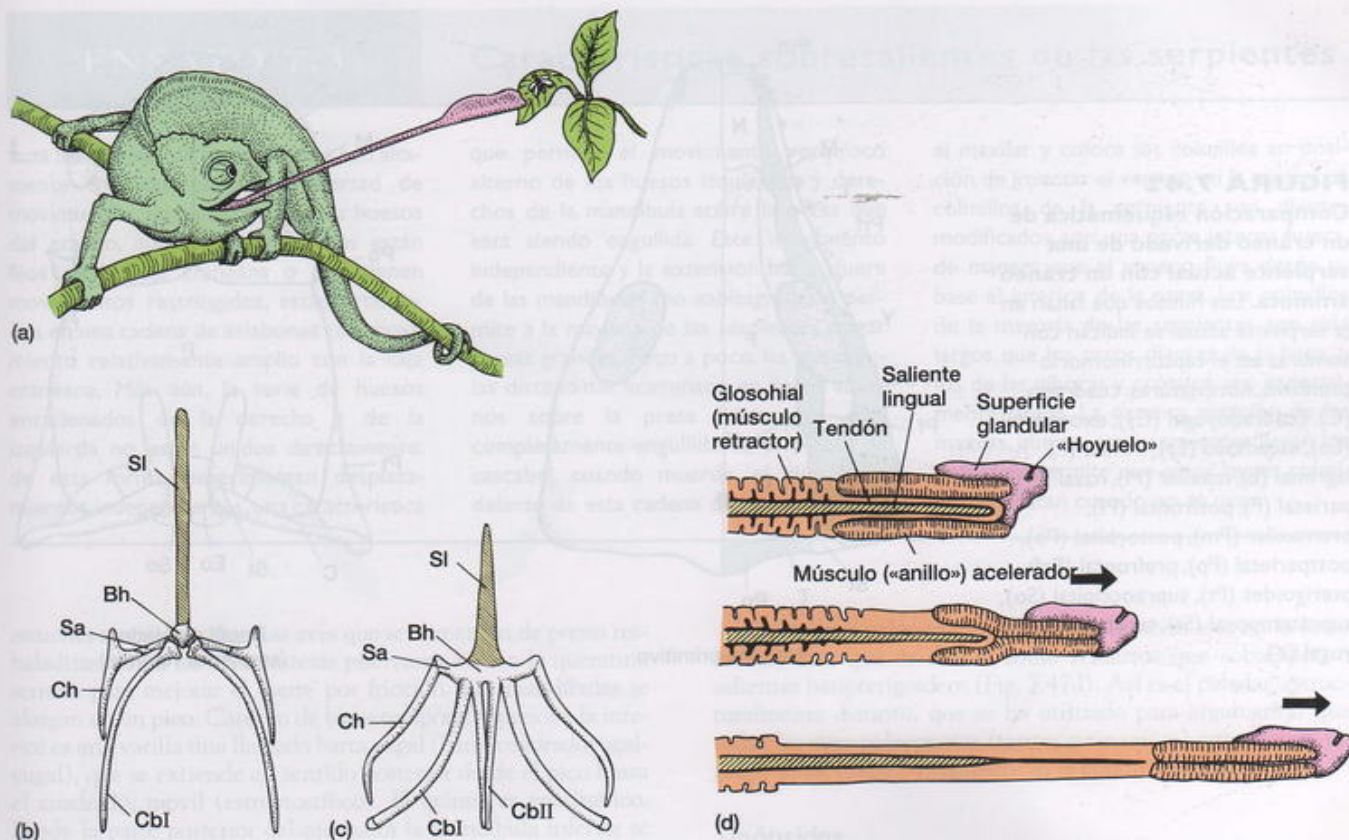
Basado en la investigación de T. H. Frazzetta.

sobre el pterigoides se transmiten al maxilar portador de dientes, mediante una unión con el ectopterigoides. El maxilar gira sobre el prefrontal, del que está suspendido de la caja craneana. En muchas serpientes, especialmente en las serpientes venenosas evolucionadas, como las víboras, el prefrontal y el supratemporal también gozan de cierto grado de rotación sobre la caja craneana. Así, el sistema cinético se puede diseñar sobre una cadena de eslabones formada, como mucho, por seis unidades (supratemporal, cuadrado, pterigoides, ectopterigoides, maxilar y prefrontal) suspendidas en cada extremo de un séptimo eslabón, la caja craneana (Fig. 7.43d).

La mandíbula de las serpientes, que se fija al cuadrado, incluye un dentario con dientes que se articula con un hueso compuesto posterior que deriva de la fusión del suprangular con el angular. Por lo general, existe un diminuto esplénial en la parte media. Las dos mitades de la mandíbula inferior están

unidas por la sínfisis mandibular; no se trata de una fusión ósea, sino de tejidos blandos, flexibles, que unen los extremos de la mandíbula y que les proporcionan un movimiento independiente. Entre las cadenas de huesos móviles de los lados derecho e izquierdo no existen conexiones transversales; debido a ello, cada grupo cinético de eslabones se puede extender y mover con independencia del que ocupa el lado opuesto. Este hecho es especialmente importante en el momento de tragar la presa, cuando alternativamente los grupos de huesos de la derecha e izquierda se dirigen sobre la presa (Fig. 7.63). Hay una creencia equivocada respecto a que las serpientes «desarticulan» sus mandíbulas cuando tragan. En su lugar, un conjunto de factores contribuyen a dar flexibilidad a las mandíbulas: la gran libertad de rotación entre los elementos de las cadenas cinéticas, el movimiento independiente de cada uno, y la capacidad de extender las mandíbulas





**FIGURA 7.4 | Alimentación lingual en camaleones.** (a) El camaleón de Jackson utiliza su lengua extensible para capturar la presa a larga distancia. (b) El aparato hioideo del camaleón incluye un saliente lingual alargado (Lp) a lo largo del cual la lengua se desliza durante el lanzamiento. (c) Aparato hioideo de un lagarto sin lengua extensible. (d) Base mecánica del lanzamiento lingual. El músculo acelerador, una banda circular situada alrededor del saliente lingual, se contrae para comprimir el saliente lingual. La contracción del músculo acelerador ocasiona que éste se deslice rápidamente hacia la punta del saliente lingual, llevando con ella la superficie glandular de la lengua. En el momento de disparo, la lengua es lanzada hacia la presa desde el saliente lingual. También es sacado el músculo glossohial plegado, que está fijo en el extremo de la lengua y, con el tiempo, es el responsable de la retracción de la lengua y la presa adherida. Abreviaturas: basihial (Bh), ceratobranquiales I y II (Cbl y CbII), ceratohial (Ch), saliente anterior (Sa), saliente lingual (SI).

(b,c) Según Bramble y Wake.

las hacia afuera para acomodarse a la abultada presa. Son estos procesos, y no la desarticulación de las mandíbulas, los que permiten a las serpientes tragar (aunque lentamente) presas completas relativamente grandes.

Los cocodrilos, junto con *Sphenodon* y los escamosos, representan los reptiles supervivientes con cráneo diápsido. El cráneo de los cocodrilos es un compuesto de elementos del condro-, dermato-, y esplanocráneo, aunque tiende a predominar el dermatocráneo (Fig. 7.44). Están presentes las dos barras temporales y el cráneo es rígido, sin ninguna evidencia de cinesis craneal. Sin embargo, los antepasados de los cocodrilos tenían cráneos cinéticos, lo que sugiere que las formas modernas han perdido esta característica. Además, los cocodrilos poseen paladar secundario, una desviación adicional al antecesor diápsido. Así pues, el cráneo de los cocodrilos muestra un diseño bastante primitivo, desviándose muy poco del de los primitivos fósiles diápsidos. La principal diferencia se encuentra en el techo de la boca, donde los huesos marginales (premaxilar, maxilar, palatino) crecen hacia dentro y se unen en la línea media, por debajo de la región esenoidea. Junto con

el pterigoides, estos huesos marginales forman el paladar secundario óseo que separa el pasadizo nasal de la boca.

### Aves

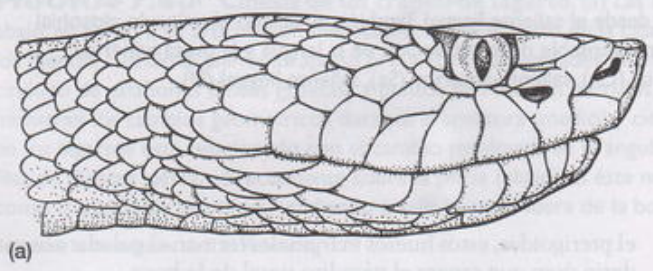
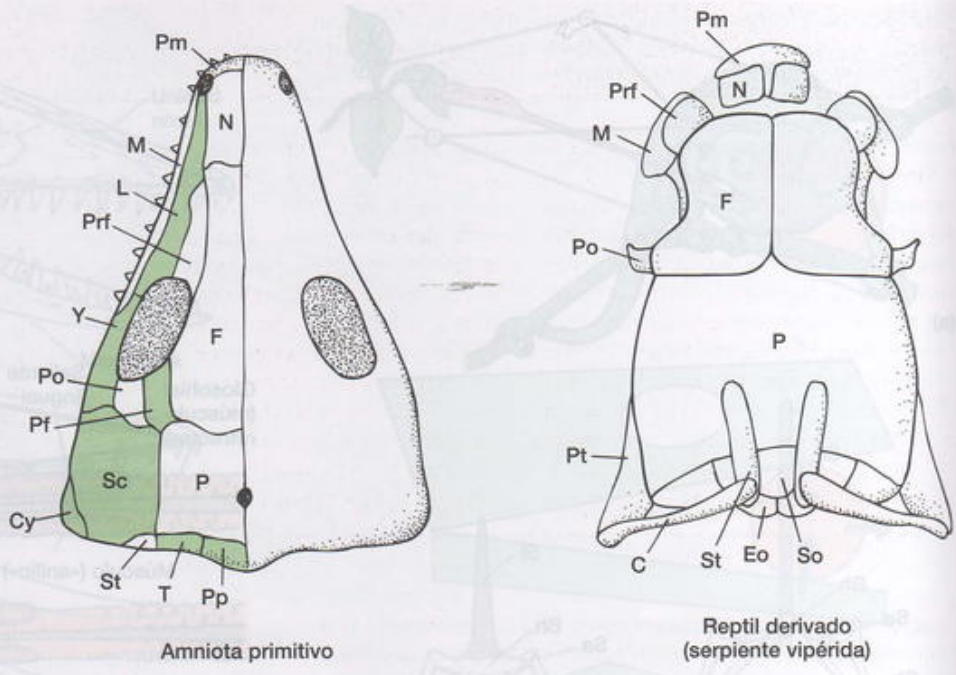
Las aves también provienen de un diápsido ancestral, pero como los escamosos, muestran una modificación importante de este modelo de cráneo (Fig. 7.45). La caja craneana de las aves está muy dilatada y osificada, acomodando en su interior un cerebro relativamente ensanchado. En el adulto las suturas situadas entre los huesos están generalmente demasiado desarrolladas, de modo que los límites no se diferencian con facilidad. Los huesos del paladar son un tanto variables, pero por lo general todos muestran cierto grado de reducción y aligeramiento. Los huesos vómer y ectopterigoides son de pequeño tamaño; los pterigoides son refuerzos cortos que se articulan con el cuadrado, y los epipterigoides suelen faltar (Fig. 7.46a-d).

Del mismo modo que las tortugas y algunos dinosaurios, las aves carecen de dientes, y sus mandíbulas están recubiertas por

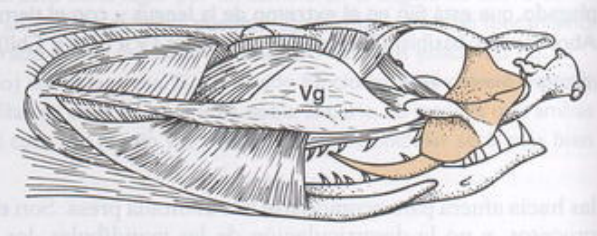


**FIGURA 7.42**

Comparación esquemática de un cráneo derivado de una serpiente actual con un cráneo amniota. Los huesos que faltan en la serpiente actual se indican con sombras en el captorrinomorfo primitivo. Abreviaturas: cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), exoccipital (Eo), escamoso (Es), frontal (F), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), posfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), postparietal (Pp), prefrontal (Prf), pterigoides (Pt), supraoccipital (So), supratemporal (St), tabular (T), yugal (Y).



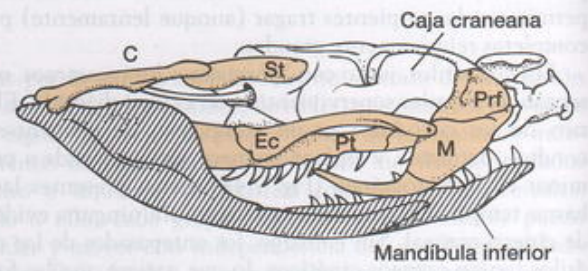
(a)



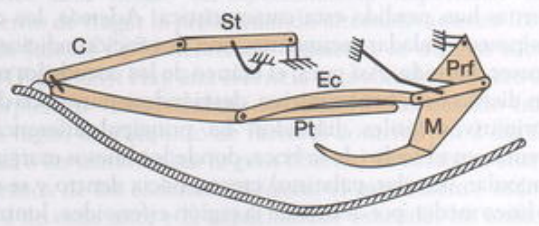
(b)

**FIGURA 7.43** Modelo cinético de los huesos móviles del cráneo en una serpiente venenosa, el mocasín de agua. Cabeza completa (a), con la piel quitada (b), y sin los músculos, dejando ver los huesos del cráneo (c). Los huesos relativamente móviles de la caja craneana están en color; la mandíbula inferior está rayada. (d) Modelo biomecánico de huesos móviles que giran alrededor de conexiones en gozne. Los huesos móviles incluyen al cuadrado (C), ectopteriogoides (Ec), maxilar (M), pterigoides (Pt), prefrontal (Prf), supratemporal (St). También se muestra la localización de la glándula venenosa principal (Vg).

Según Kardong.



(c)



(d)



Las mandíbulas de las serpientes son altamente cinéticas, con gran libertad de movimientos. En las serpientes los huesos del cráneo, que en otros reptiles están fijos en la caja craneana o que tienen movimientos restringidos, están articulados en una cadena de eslabones con movimiento relativamente amplio con la caja craneana. Más aún, la serie de huesos encadenados de la derecha y de la izquierda no están unidos directamente; de esta forma experimentan desplazamientos independientes, una característica

que permite el movimiento recíproco alterno de los huesos izquierdos y derechos de la mandíbula sobre la presa que está siendo engullida. Este movimiento independiente y la extensión hacia afuera de las mandíbulas (no «abisagradas») permite a la mayoría de las serpientes tragar presas grandes. Poco a poco, las mandíbulas distendidas «caminan» en pasos alternos sobre la presa hasta que está completamente engullida. La serpiente de cascabel, cuando muerde, el giro hacia delante de esta cadena de huesos levanta

el maxilar y coloca los colmillos en posición de inyectar el veneno en la presa. Los colmillos de la serpiente son dientes modificados con una parte interna hueca, de manera que el veneno fluye desde su base al interior de la presa. Los colmillos de la mayoría de las serpientes son más largos que los otros dientes de la boca, y los de las víboras y crótalos son especialmente largos. La extensa rotación de las maxilas, que en estas serpientes llevan los colmillos, permite que estos largos colmillos se abatan cuando no se usan.

estuches queratinizados. Las aves que se alimentan de presas resbaladizas, como las aves costeras piscívoras, tienen la queratina serrada para mejorar el cierre por fricción. Las mandíbulas se alargan en un pico. Carecen de barra temporal superior y la inferior es una varilla fina llamada barra yugal (barra cuadradoyugal-yugal), que se extiende en sentido posterior desde el pico hasta el cuadrado, móvil (estreptostílico). El cráneo es procinético. Desde la parte posterior del ojo hasta la mandíbula inferior se extiende un fuerte **ligamento postorbital**. Las aves neognatas tienen el paladar funcionalmente dividido en la articulación pterigo-palatina (Fig. 7.47a,b). El par de pterigoides que lo cubren se unen, o casi se unen, en la línea media para emparejarse aquí con los palatinos (Fig. 7.47b). En este emparejamiento, los huesos forman una articulación que se desliza a lo largo del borde ventral del septo orbital. Las articulaciones nasofrontal y palato-maxilar son flexibles, no sinoviales, aunque pueden representarse como bisagras sobre las que tiene lugar la rotación. Los huesos mecánicamente importantes están diseñados como un sistema de eslabones de cinco barras a cada lado (Fig. 7.47c). Cuando los músculos que se insertan tiran del cuadrado y del paladar hacia delante, el paladar dividido se desliza a lo largo del septo y empuja a los palatinos hacia delante, que a su vez empujan girando contra la base del pico, rotando sobre la articulación nasofrontal, y elevan el pico. Este emparejamiento de uniones deslizantes es un **mecanismo «de manivela»**. (Los músculos que actúan directamente sobre la mandíbula inferior activan su apertura.) Los músculos de cierre de las mandíbulas actúan de manera opuesta para mover el pico hacia abajo para sujetar el alimento, y volver la maquinaria cinética a la posición de descanso. La fina barra yugal generalmente se arquea hacia afuera durante la apertura mandibular, pero significativamente no contribuye al mecanismo que produce la elevación de la mandíbula superior.

Muchas aves utilizan su pico como una sonda para llegar hasta las larvas barrenadoras o insectos escondidos en la corteza de un árbol o en los suelos blandos. Estas aves utilizan con frecuencia una forma de rincocinesis, es decir, suben los extremos del pico en torno a los puntos de rotación de las mandíbulas (Fig. 7.47e). Éstas no necesitan estar muy separadas para trocear el alimento. Otras aves, con picos cortos que abren semillas, tienen mandíbulas cortas que concentran las fuerzas de cierre en la base de sus picos.

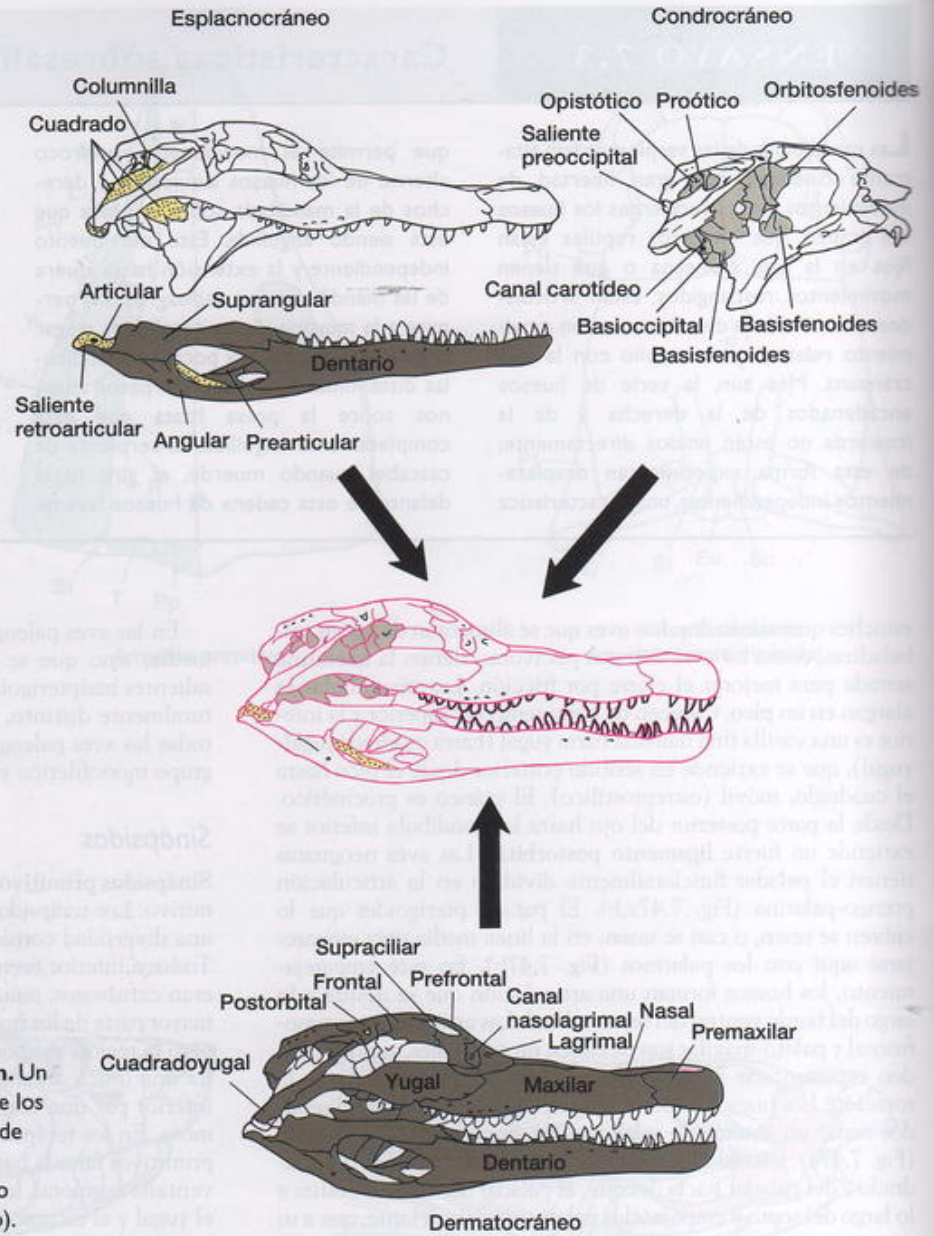
En las aves paleognatas el pterigoides no se une en la línea media, sino que se desliza sobre refuerzos que sobresalen o salientes basipterigoideos (Fig. 7.47d). Así es el paladar, estructuralmente distinto, que se ha utilizado para argumentar que todas las aves paleognatas (ratites y tinamúes) constituyen un grupo monofilético y representan la condición primitiva.

### Sinápsidos

**Sinápsidos primitivos** *Dimetrodon* representa un sinápsido primitivo. Los terápsidos continúan la línea sinápsida y muestran una diversidad considerable (Fig. 7.48). Durante el Pérmico y Triásico inferior fueron relativamente abundantes. La mayoría eran carnívoros, aunque había algunos herbívoros. Persisten la mayor parte de los huesos del cráneo de los amniotas primitivos, pero la región temporal característica de los sinápsidos desarrolla una única abertura, limitada horizontalmente en su borde inferior por una conexión ósea entre los huesos yugal y escamoso. En los terápsidos más evolucionados y en los mamíferos primitivos falta la barra vertical que divide la órbita de la única ventana temporal, lo que deja a la estrecha conexión ósea entre el yugal y el escamoso inclinada hacia afuera en la región de la mejilla. La barra ósea escamoso-yugal por lo general pasa a denominarse **arco zigomático**. En los terápsidos existe una tendencia a que la abertura temporal se desplace dorsalmente, y a que se diseñe el arco zigomático.

**Mamíferos** El cráneo de los mamíferos representa un modelo sinápsido altamente modificado. En los mamíferos terios faltan diversos elementos dérmicos, entre los que se incluyen el septomaxilar, prefrontal, postorbital, posfrontal, cuadradoyugal y el supratemporal (Fig. 7.49). Los posparietales, generalmente pares en los reptiles, se fusionan en los terápsidos para formar un único **interparietal** mediano; éste puede incorporar en los mamíferos el tabular, y fusionarse con los huesos occipitales. Los monotremas retienen algunas características del cráneo reptiliano, incluyendo los huesos prefrontal, posfrontal y pleurosfenoides junto con los occipitales sin fusionar. Los monotremas también presentan algunas especializaciones. Los terios carecen de lagrimal y los huesos yugales son pequeños (Fig. 7.50 a-d). En el oído medio de los monotremas existe un anillo timpánico que encierra los huesos, pero en la mayoría de los terios, este anillo





**FIGURA 7.44** Cráneo de caimán. Un cráneo compuesto, modelo característico de los vertebrados. El cráneo es una combinación de elementos que provienen del aporte del condrocráneo (gris claro), el esplacnocráneo (punteado) y el dermatocráneo (gris oscuro).

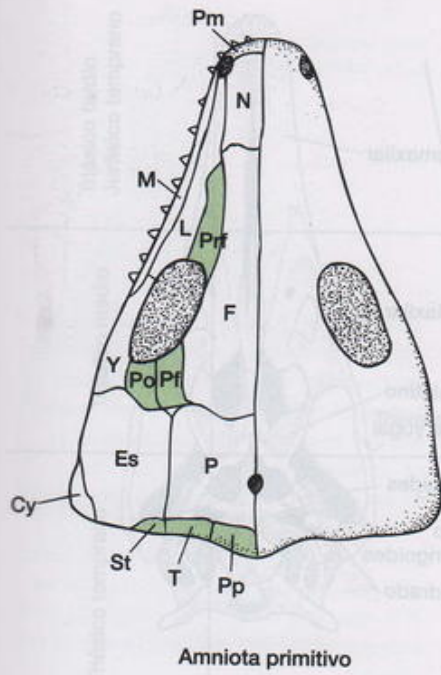
se amplía y forma una gran cápsula dilatada, la **bula auditiva**, donde se alojan los oscículos del oído medio (Fig. 7.51a-c).

**Mamíferos placentarios** En el cráneo de los mamíferos placentarios, los centros de osificación separados se fusionan y forman huesos compuestos. El hueso occipital, único, representa la fusión del basioccipital, dos exoccipitales, supraoccipital e interparietal (y quizás el tabular) (Fig. 7.52a). El hueso occipital define el foramen magnum y cierra la pared posterior de la caja craneana. Como en los monotremas y en los marsupiales, por el lado ventral de la primera vértebra de la región cervical, existe un cóndilo occipital bilobulado que se articula con el atlas. Por el lado dorsal se puede formar, a través de la parte posterior de la región occipital, una **cresta nugal** que ofrece un lugar de fijación seguro a los músculos y ligamentos del cuello que sostienen la cabeza.

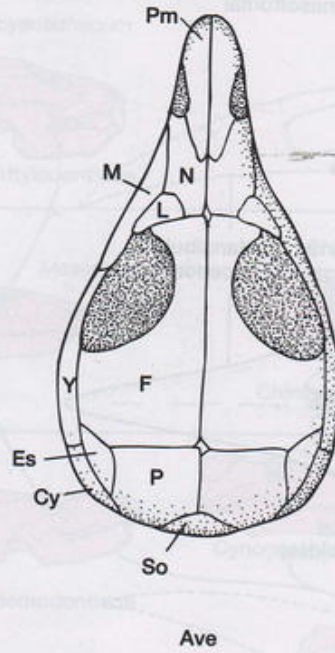
Algunos centros embrionarios contribuyen a la formación del hueso esfenoides, representando al orbitosfenoides, presfenoides, basisfenoides y un gran alisfenoides (el epipterigoides de los vertebrados inferiores) (Fig. 7.52b).

En el lado de la caja craneana que queda detrás de la órbita, se forma un gran hueso **temporal** por la fusión de aportaciones de las tres partes del cráneo (Fig. 7.52c y 7.53). En muchos mamíferos el dermatocráneo aporta el escamoso y la **bula timpánica** (un derivado del angular). El condrocráneo contribuye con el **petroso**, de igual manera un derivado de los huesos proótico y opistoótico (Fig. 7.52c). Frecuentemente el petroso lleva un saliente dirigido hacia la parte ventral, el saliente o **apófisis mastoide**. El esplacnocráneo aporta los tres diminutos huesos del oído medio (martillo, yunque y estribo) y el estiloides (Fig. 7.54). En la mayoría de los tetrápodos la cápsula nasal permanece sin osificar; sin embargo, en los mamíferos la por-



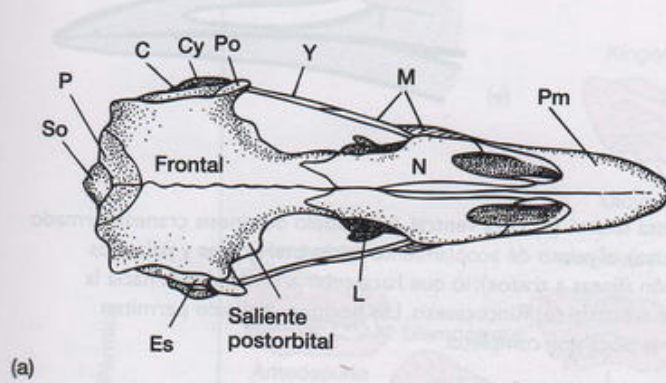


Amniota primitivo

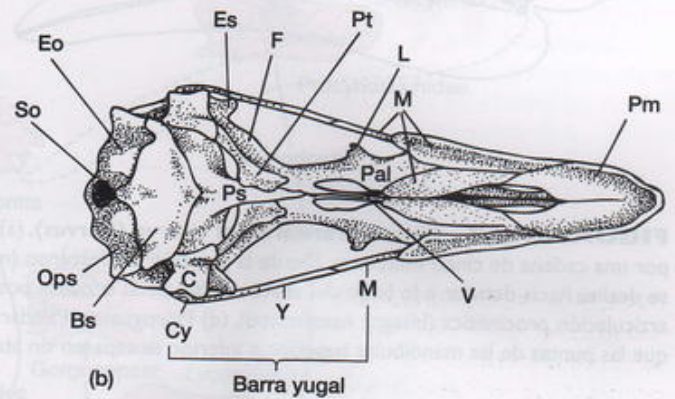


Ave

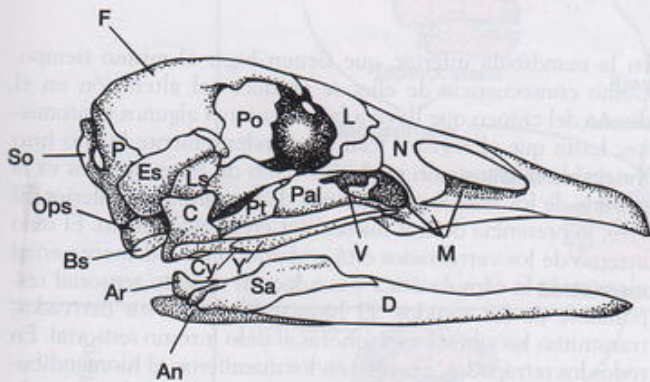
**FIGURA 7.45** Comparación esquemática de un cráneo derivado de ave con el cráneo de un amniota primitivo. Los huesos que faltan en las aves se somborean en el reptil primitivo. Abreviaturas: cuadradoyugal (Cy), escamoso (Es), frontal (F), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), posfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), posparietal (Pp), prefrontal (Prf), supraoccipital (So), supratemporal (St), tabular (T), yugal (Y).



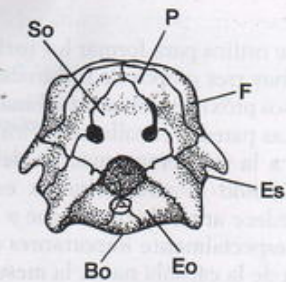
(a)



(b)



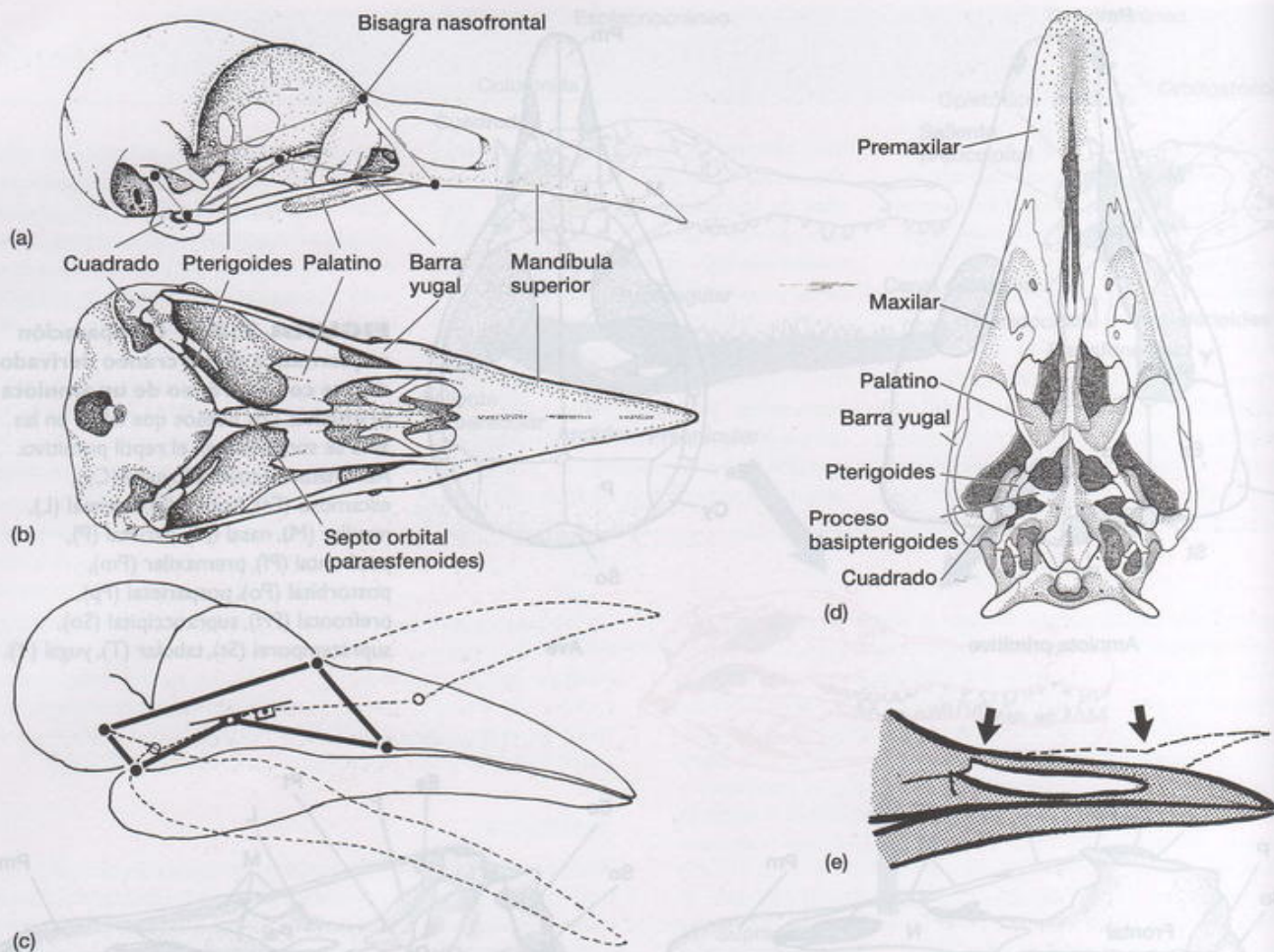
(c)



(d)

**FIGURA 7.46** Cráneo de ave. En el ave adulta, las suturas entre los huesos del cráneo se sueldan para obliterar los bordes identificables. Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c) y posterior (d) del cráneo de un ganso joven (*Anser*) antes de fusionarse los huesos. Abreviaturas: angular (An), articular (Ar), basioccipital (Bo), basiesfenoides (Bs), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), dentario (D), exoccipital (Eo), escamoso (Es), frontal (F), lagrimal (L), lateroesfenoides (Ls), maxilar (M), nasal (N), opistoótico (Ops), parietal (P), prearticular (Pa), palatino (Pal), premaxilar (Pm), postorbital (Po), paraesfenoides (Ps), pterigoides (Pt) suprangular (Sa), supraoccipital (So), vómer (V), yugal (Y).





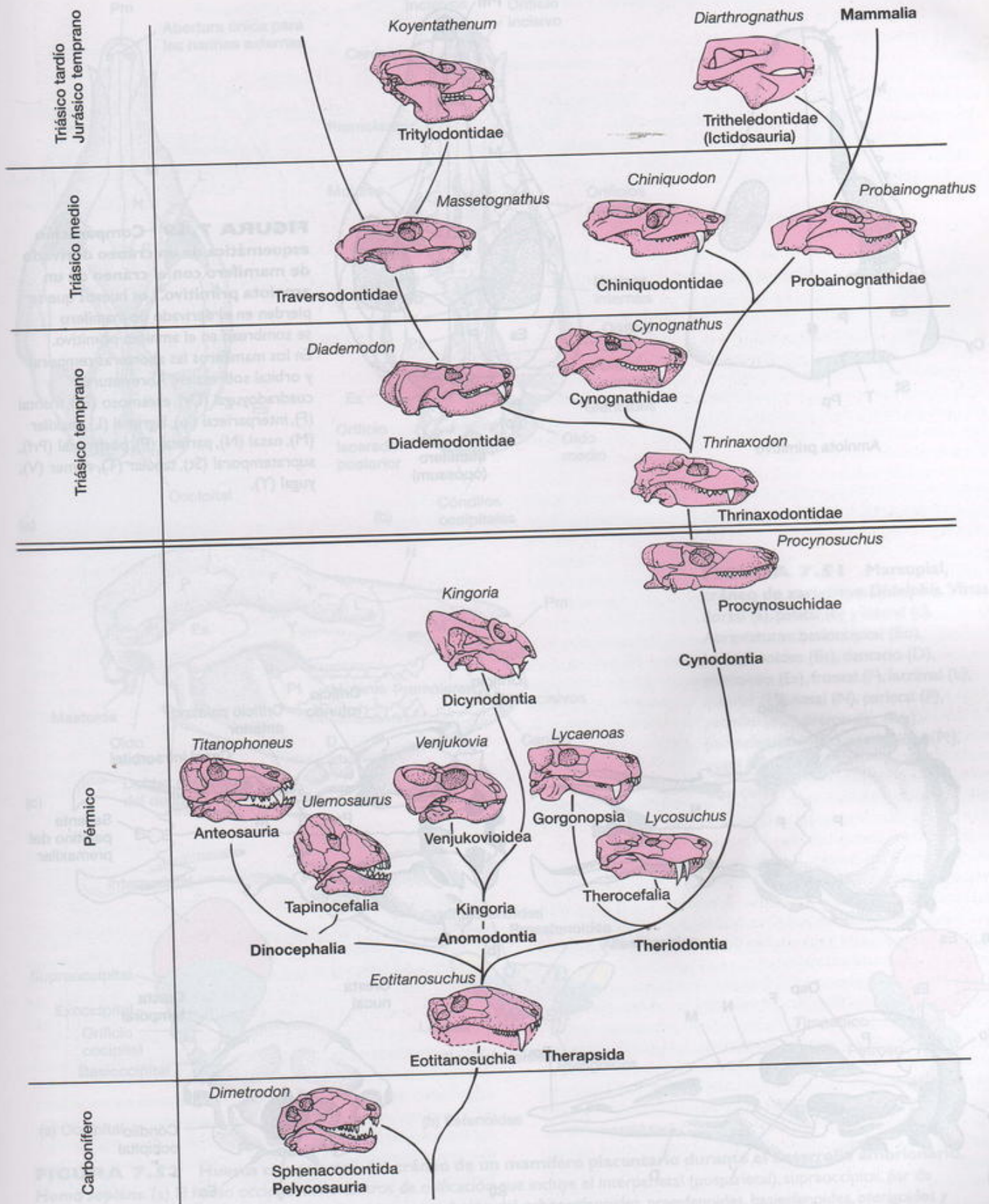
**FIGURA 7.47** Cinesis craneal en el cuervo (*Corvus*). (a) Vista lateral. (b) Vista ventral. (c) Modelo de cinesis craneal formado por una cadena de cinco eslabones. Desde la posición de descanso (maciza), el punto de acoplamiento entre pterigoides y palatinos se desliza hacia adelante, a lo largo del septo orbital, hacia la nueva posición (líneas a trazos); lo que hace subir a la mandíbula hacia la articulación procinética (bisagra nasofrontal). (d) Paleognatos. Paladar de avestruz. (e) Rincocinesis. Las flexiones del pico permiten que las puntas de las mandíbulas superior e inferior se separen sin abrir la boca por completo.

ción etmoidea se osifica para formar los **turbinales** (cornetes). Por lo general, hay tres grupos de turbinales que se fijan a los respectivos huesos próximos: el **nasoturbinale**, **maxiloturbinale** y **etmoturbinale**. Las paredes enrolladas de los turbinales proporcionan soporte a la membrana mucosa del interior del conducto nasal. Cuando el aire entra en estos conductos, se calienta y humedece antes de que llegue a los pulmones, funciones que son especialmente importantes en los endotermos. Hay otra región de la cápsula nasal, la **mesetmoidea** que, aunque falta en los ungulados, está presente en la mayoría de los órdenes, como roedores, carnívoros y primates. Este elemento forma el tabique situado entre las cápsulas nasales y, por lo general, permanece cartilaginoso. Entre el área nasal y la cavidad craneal se sitúa la **placa cribiforme** transversa y delicadamente perforada (Fig. 7.54). Los nervios olfativos, que se originan en el epitelio olfativo de la cápsula nasal, atraviesan esta placa para alcanzar el bulbo olfativo del cerebro.

**Huesos del oído medio.** La transición de los terápsidos a los mamíferos (Fig. 7.55) está marcada por dos cambios profundos

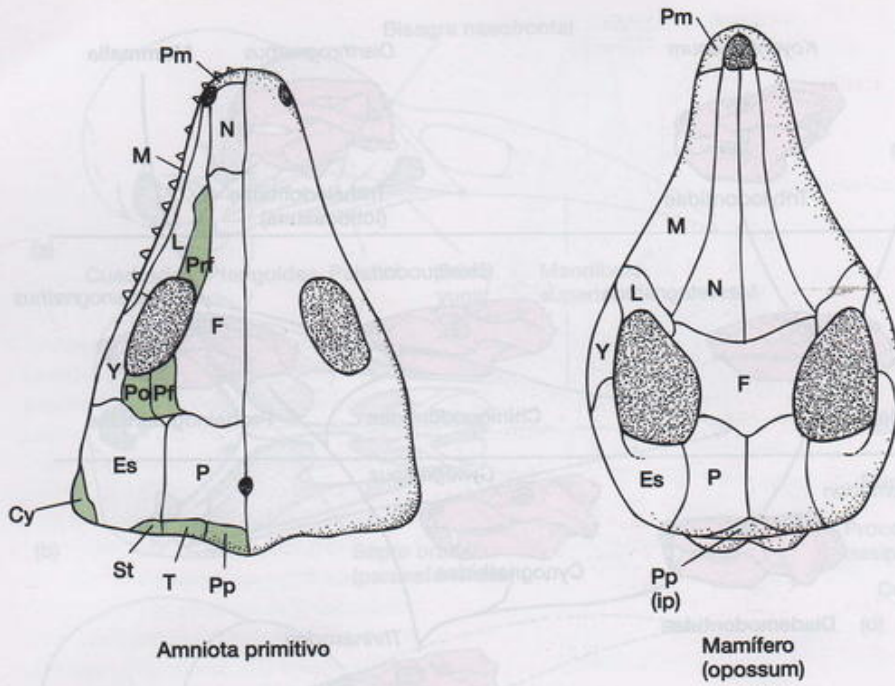
en la mandíbula inferior, que tienen lugar al mismo tiempo. Como consecuencia de ello, se produce tal alteración en el diseño del cráneo que llevó a la confusión a algunos anatomistas, hasta que el registro fósil sorprendentemente bueno hizo innegable la transición evolutiva. Uno de estos cambios es la pérdida de los huesos posdentarios de la mandíbula inferior. El otro, la presencia de tres huesecillos en el oído medio. El oído interno de los vertebrados está embutido profundamente en el interior de la cápsula ótica y conduce al aparato sensorial responsable de los sonidos. El hiomandibular, o sus derivados, transmiten las vibraciones sonoras al oído interno sensorial. En todos los tetrápodos, excepto en los mamíferos, el hiomandibular tiende a reducirse en un hueso ligero y fino denominado **columnilla** o **estapes**. A veces, hay un segundo hueso derivado del hiomandibular, la **extracolumnilla**, que por lo general, está suspendida en la cavidad del oído medio, donde está minimizada la amortiguación de las vibraciones debida a fijaciones restrictivas. Los diferentes sonidos ponen en movimiento el tímpano, y la pequeña y sensible **columnilla** recibe estas vibraciones. Su extremo opuesto se expande a menudo para alcanzar



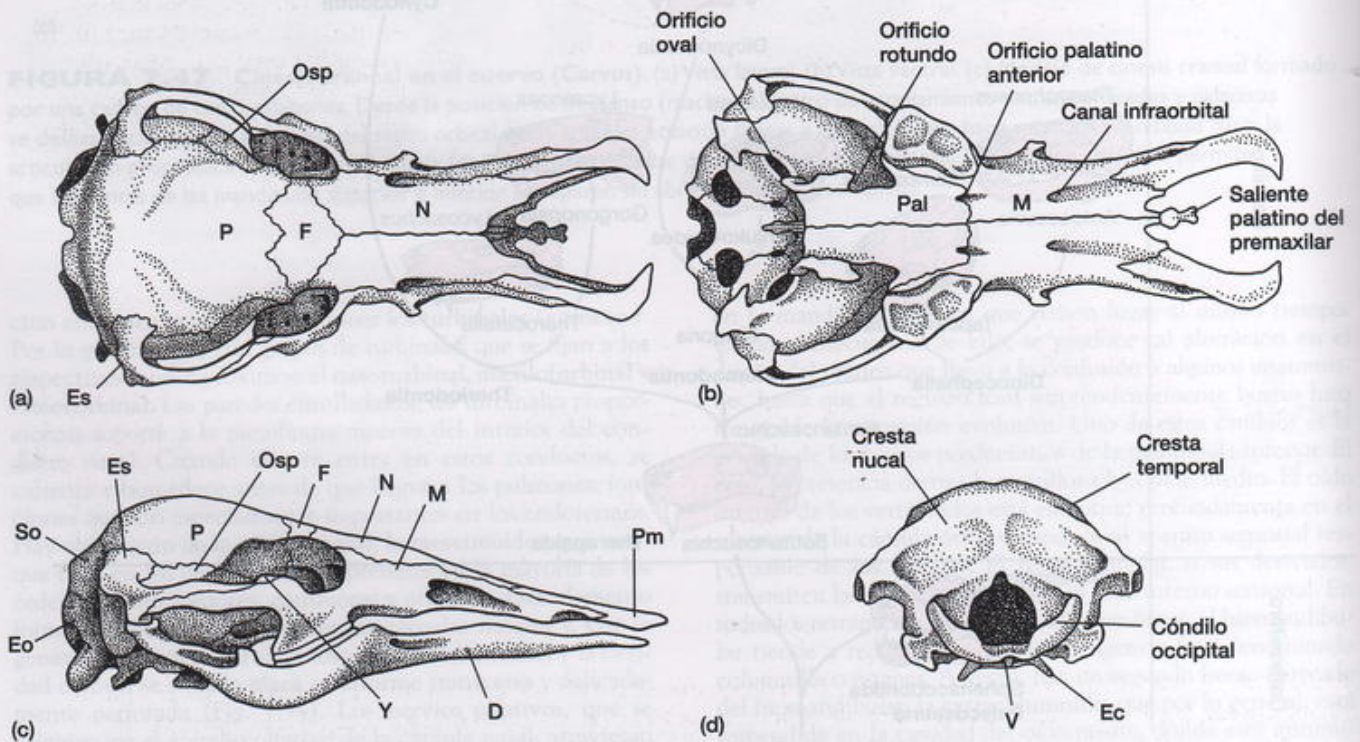


**FIGURA 7.48 Radiación de los terápsidos.** Los terápsidos continúan la línea sinápsida y muestran una considerable diversidad. Durante un tiempo, en el Pérmico y principios del Triásico, fueron familiarmente abundantes. Algunos eran herbívoros; la mayoría, carnívoros. Basado en la investigación de James A. Hopson.



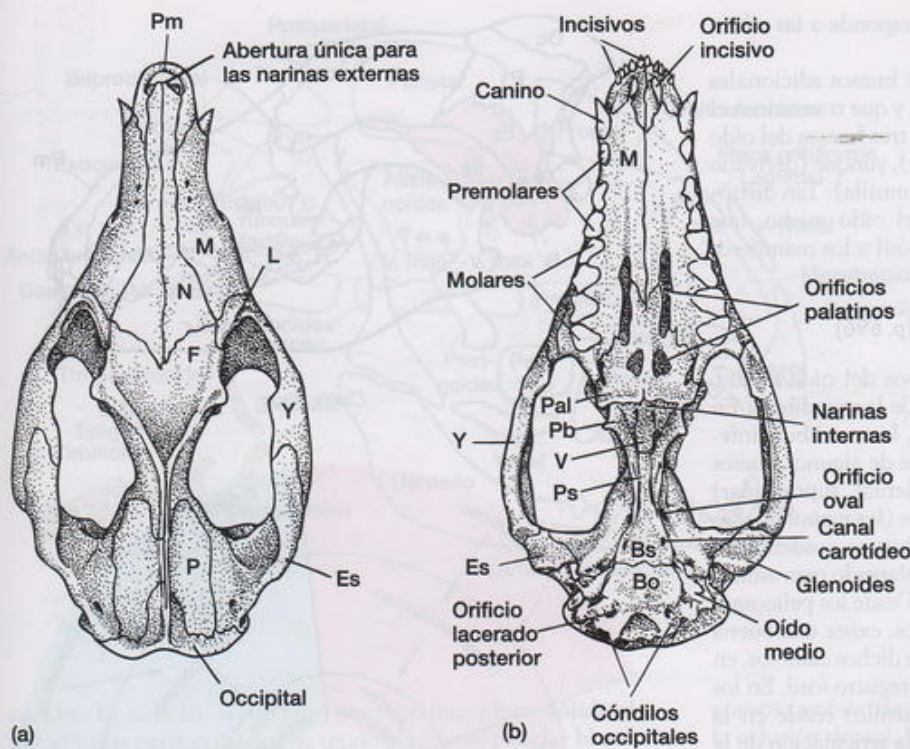


**FIGURA 7.49** Comparación esquemática de un cráneo derivado de mamífero con el cráneo de un amniota primitivo. Los huesos que se pierden en el derivado de mamífero se sombreen en el amniota primitivo. En los mamíferos las aberturas temporal y orbital sobresalen. Abreviaturas: cuadradoyugal (Cy), escamoso (Es), frontal (F), interparietal (ip), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), posfrontal (Prf), supratemporal (St), tabular (T), vómer (V), yugal (Y).

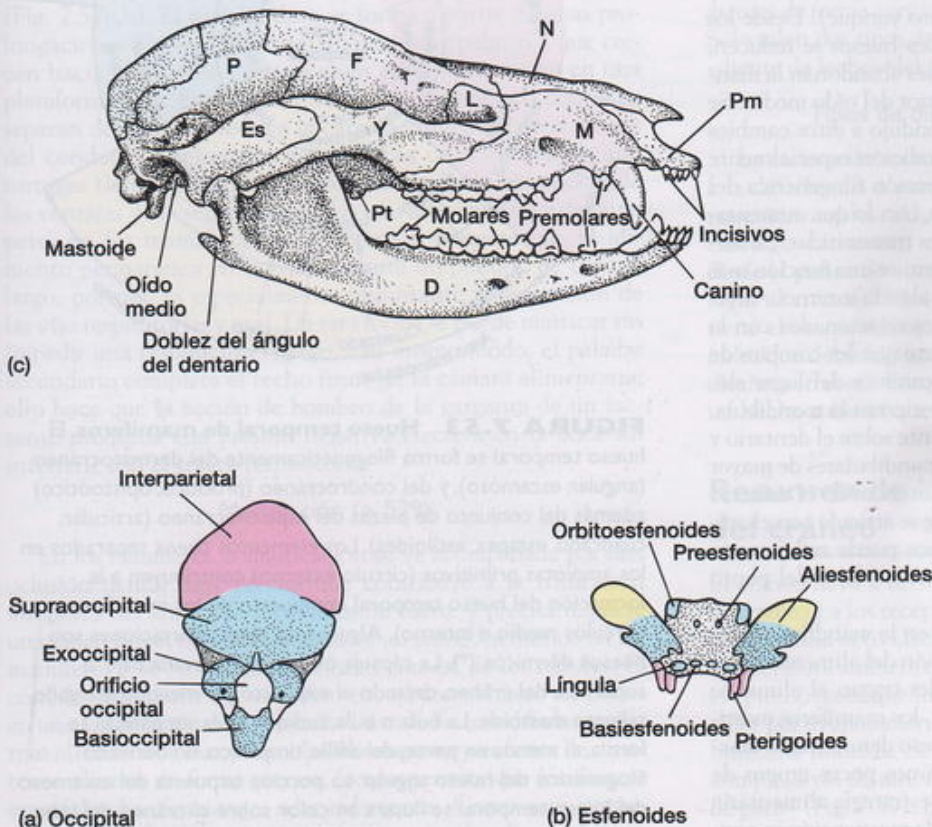


**FIGURA 7.50** Monotrema, cráneo del ornitorrinco *Ornithorhynchus*. Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c) y posterior (d). Abreviaturas: basiesfenoides (Bs), dentario (D), ectopterigoides (Ec), exoccipital (Eo), escamoso (Es), frontal (F), maxilar (M), nasal (N), orbitoesfenoides (Osp), parietal (P), palatino (Pal), premaxilar (Pm), supraoccipital (So), vómer (V), yugal (Y).





**FIGURA 7.51** Marsupial, cráneo de zarigüeya *Didelphis*. Vistas dorsal (a), palatal (b) y lateral (c). Abreviaturas: basioccipital (Bo), basiesfenoides (Bs), dentario (D), escamoso (Es), frontal (F), lacrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), palatino (Pal), premaxilar (Pm), paraesfenoides (Ps), pterigoides (Pt), yugal (Y).  
Según Carroll.



**FIGURA 7.52** Huesos compuestos del cráneo de un mamífero placentario durante el desarrollo embrionario, *Homo sapiens*. (a) El hueso occipital tiene centros de osificación que incluye el interparietal (posparietal), supraoccipital, par de occipitales y el basioccipital. (b) El hueso esfenoides es una fusión del orbitoesfenoides, preesfenoides, basiesfenoides, pterigoides y aliesfenoides (epipterigoides). En muchos mamíferos, estos huesos fusionados se unen a partes del pterigoides y la lingula. (c) El hueso temporal resulta principalmente de la combinación del escamoso, petroso (proótico más opistoótico) y timpánico.

Según Hyman.



el aparato sensorial del oído interno, que responde a las vibraciones liberadas por la columbilla.

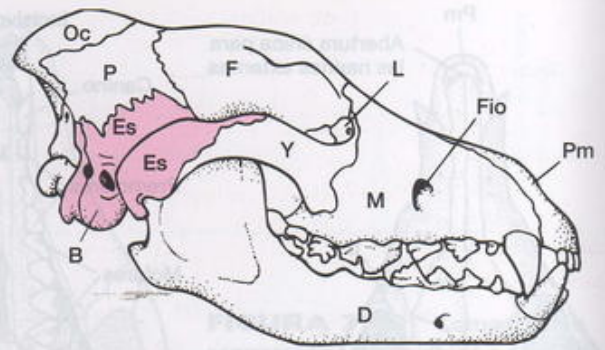
En los mamíferos, existen dos diminutos huesos adicionales que se unen a la columbilla del oído medio, y que transmiten el sonido al oído interno. Concretamente, los tres huesos del oído medio son el martillo (derivado del articular), yunque (derivado del cuadrado) y estribo (derivado de la columbilla). Tan distintiva es la presencia de los tres huesos del oído medio, que muchos anatomistas marcan la transición fósil a los mamíferos en el momento de su adquisición.

#### Anatomía y función del oído (p. 696)

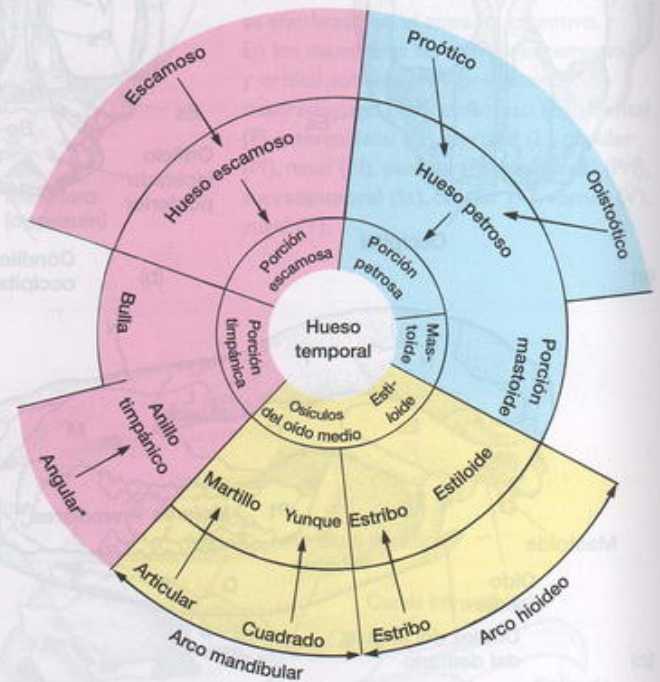
Junto con la evolución de los tres huesos del oído medio, están los cambios de los huesos posteriores de la mandíbula. En los sinápsidos primitivos (los pelicosaurios), la mandíbula inferior incluye el dentario, con dientes, además de algunos huesos posdentarios (coronoides, prearticular, esplenial, suprangular) (Fig. 7.56). En los derivados de los sinápsidos (los mamíferos) se ha perdido por completo este conjunto de huesos posdentarios de la mandíbula inferior, y el dentario se ha alargado para asumir el papel exclusivo de la mandíbula inferior. Desde los pelicosaurios a los terápsidos y de éstos a los mamíferos, existe una buena documentación de los detalles anatómicos de dichos cambios, en una secuencia ordenada en el tiempo por el registro fósil. En los pelicosaurios, el hueso articular (futuro martillo) reside en la parte posterior de la mandíbula y establece la articulación de la mandíbula inferior con el cuadrado (futuro yunque). Desde los primeros a los últimos terápsidos, estos dos huesos se reducen, junto con los huesos posdentarios, y después abandonan la mandíbula inferior y se sitúan en la parte superior del oído medio. Se considera que el motivo funcional que condujo a estos cambios está relacionado con una mejora de la audición especialmente los sonidos de rango más amplio. La reducción filogenética del tamaño de estos huesos reduciría su masa, con lo que aumentaría su respuesta oscilatoria a las vibraciones transmitidas. Su alejamiento de la articulación mandibular permite una función más especializada en la transmisión del sonido al oído interno. Alternativamente, o a lo largo de estos cambios relacionados con la audición, algunos morfólogos han propuesto que los cambios de estilo de alimentación condujeron a los cambios del lugar elegido para la inserción de los músculos que cierran la mandíbula, en particular el desplazamiento hacia delante sobre el dentario y más próximo a los dientes. Los músculos mandibulares de mayor tamaño actúan junto a la fila de dientes, atenuando el esfuerzo en la parte posterior de la mandíbula donde se articula con el cráneo. La pérdida de los huesos posdentarios puede reflejar este cambio de las fuerzas hacia la fila de dientes y lejos del punto donde estos huesos se formaron.

A la vez que ocurrieron estos cambios en la mandíbula inferior, también cambió el modo de preparación del alimento antes de su deglución. La mayoría de los reptiles tragan el alimento entero o en grandes trozos. Por lo general, los mamíferos mastican el alimento antes de tragarlo, un proceso denominado **masticación**. Ésta también la llevan a cabo unos pocos grupos de peces y lagartos. Pero en los mamíferos la estrategia alimentaria se basa en la masticación del alimento. Si la masticación se convierte en la parte más característica de la preparación del alimento, es de esperar que cambien los músculos que cierran la mandíbula y se trasladen de forma destacada hacia el dentario.

**Paladar secundario y acinesis** El paladar secundario de los mamíferos, además de estar relacionado con los cambios ocurridos en la mandíbula inferior, también lo está con la masti-



*Canis dirus*

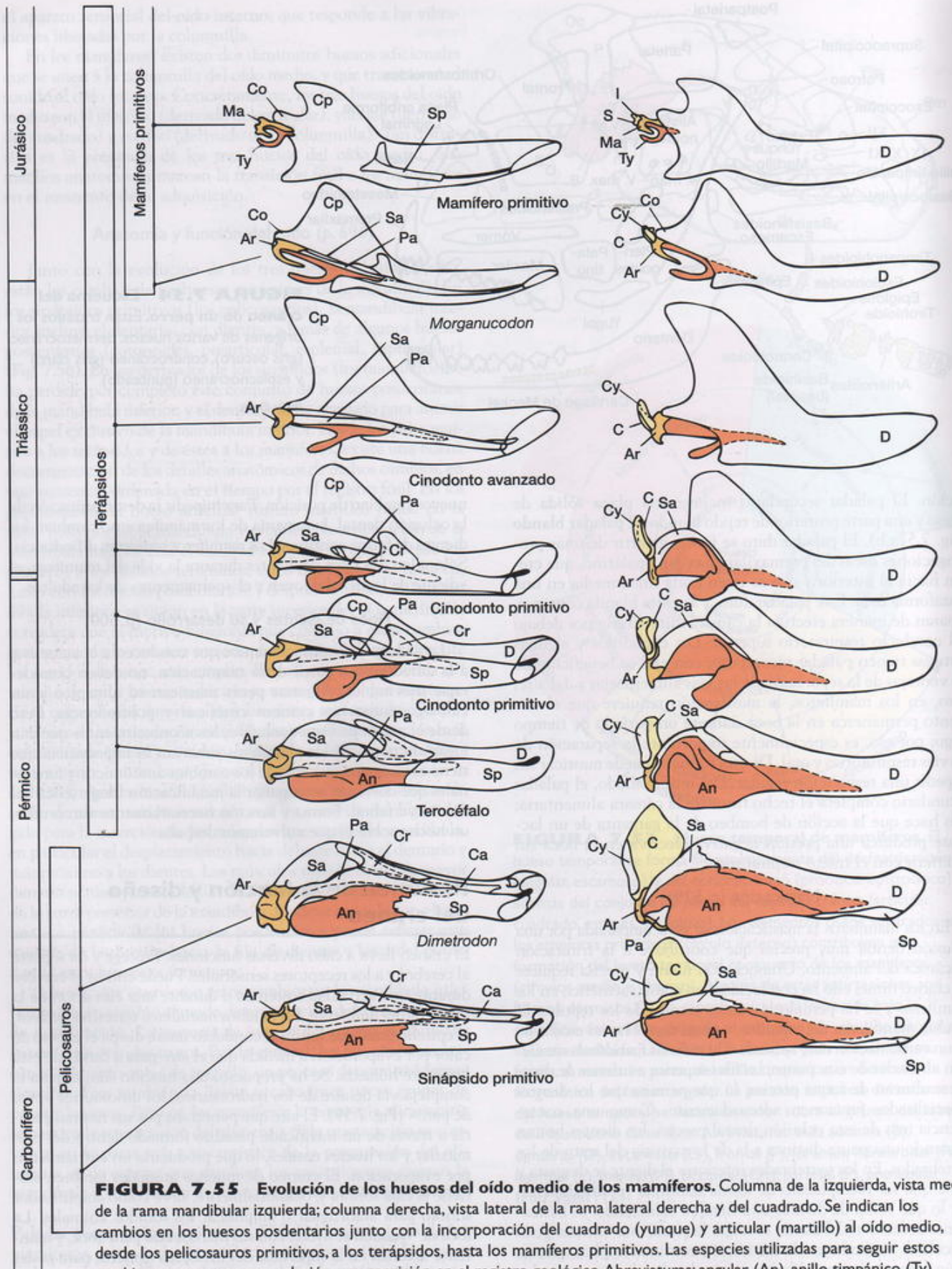


**FIGURA 7.53 Hueso temporal de mamíferos.** El hueso temporal se forma filogenéticamente del dermatocráneo (angular, escamoso), y del condrocráneo (proótico, opistótico) además del conjunto de piezas del esplancocráneo (articular, cuadrado, estapes, estiloides). Los elementos óseos separados en los amniotas primitivos (círculo externo) contribuyen a la formación del hueso temporal compuesto de los mamíferos (círculos medio e interno). Algunas de estas aportaciones son huesos dérmicos (\*). La cápsula ótica está excavada bajo la superficie del cráneo, dejando el expuesto y a menudo alargado saliente mastoide. La bula o bula auditiva (bula timpánica) se forma, al menos en parte, del anillo timpánico, un derivado filogenético del hueso angular. La porción expuesta del escamoso del hueso temporal se ilustra en color sobre el cráneo del lobo del Pleistoceno *Canis dirus*. Abreviaturas: bula auditiva (B), dentario (D), escamoso (Es), frontal (F), foramen infraorbital (Fio), lagrimal (L), maxilar (M), occipital (Oc), parietal (P), premaxilar (Pm), yugal (Y).





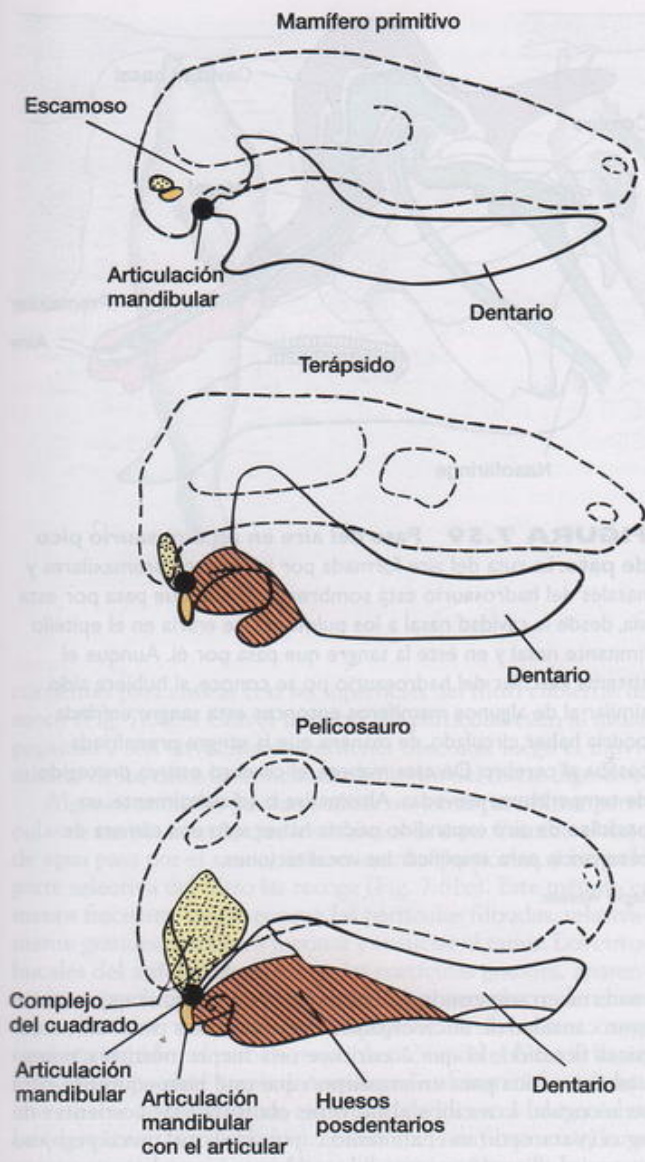




**FIGURA 7.55** Evolución de los huesos del oído medio de los mamíferos. Columna de la izquierda, vista medial de la rama mandibular izquierda; columna derecha, vista lateral de la rama lateral derecha y del cuadrado. Se indican los cambios en los huesos posdentarios junto con la incorporación del cuadrado (yunque) y articular (martillo) al oído medio, desde los pelicosaurios primitivos, a los terápsidos, hasta los mamíferos primitivos. Las especies utilizadas para seguir estos cambios se muestran con relación a su aparición en el registro geológico. Abreviaturas: angular (An), anillo timpánico (Ty), articular (Ar), coronoides (Cr), coronoides anterior (Ca), cóndilo del dentario (Co), saliente del coronoides (Cp), cuadrado (C), cuadradoyugal (Cy), dentario (D), esplenial (Sp), estribo (S), martillo (Ma), prearticular (Pa), supraangular (Sa), yunque (I).

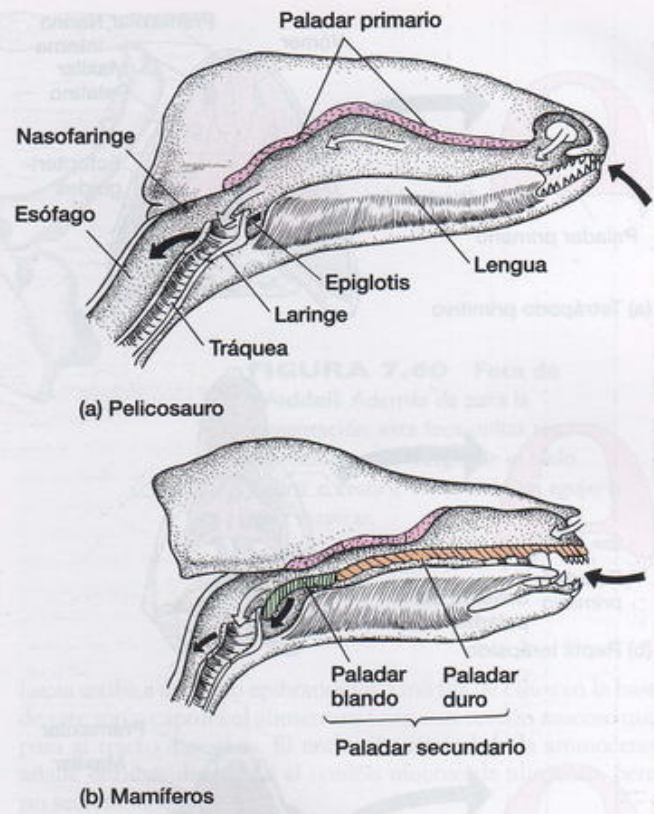
Basado en la investigación de James A. Hopson y Edgar F. Allin.





**FIGURA 7.56** Cambios en la articulación mandibular durante la transición de los primeros (pelicosaurios) a los últimos (mamíferos) sinápsidos. En los mamíferos los huesos posdentarios de la mandíbula inferior se pierden y el dentario se alarga. Los huesos implicados en la articulación mandibular de los pelicosaurios, el articular y el complejo del cuadrado (cuadrado y cuadradoyugal), se reducen y se mueven para formar parte de los osículos del oído medio de los mamíferos. La articulación mandibular en los mamíferos se realiza entre el dentario y el escamoso. No se muestra el estribo.

Estos ejemplos nos recuerdan que el cráneo es una «herramienta» multiuso implicado en una gran variedad de funciones. Sus diseños reflejan e incorporan estos múltiples papeles. Las generalizaciones acerca de la función y el diseño del cráneo pueden resultar engañosas si no tenemos en cuenta sus diversas funciones. No obstante, si somos precavidos, podemos llegar a entender cómo el diseño del cráneo refleja problemas funcionales fundamentales. La función primaria del cráneo es formar parte del sistema de alimentación de los vertebrados. Cómo



**FIGURA 7.57** Paladar secundario. (a) En la mayoría de los reptiles el aire entra por las narinas y el alimento por la parte delantera de la boca, mostrando un único paso, aunque cada uno sale por un sitio diferente detrás de la boca. El aire entra en la tráquea y el alimento viaja por el esófago. (b) En los mamíferos, las vías del aire y del alimento están separadas desde el principio de su camino por el paladar secundario, una estructura formada por hueso (paladar duro) y tejido blando (paladar blando). Las flechas blancas indican el camino del aire; las negras el paso del alimento.

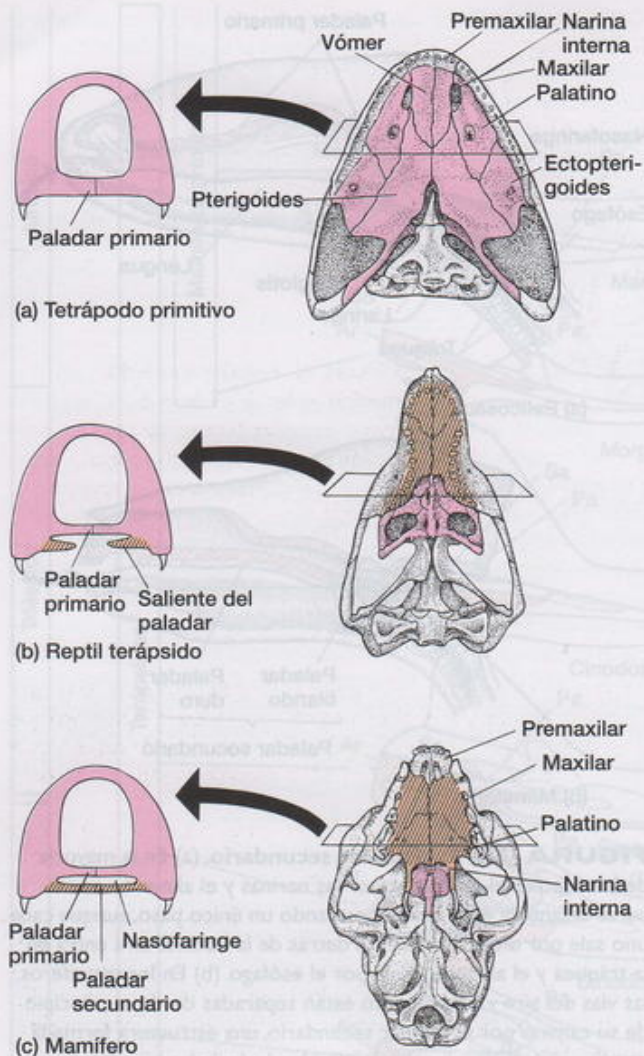
afectan al cráneo los problemas de la alimentación depende mucho de donde tiene lugar ésta, en el aire o en el agua. Cada medio presenta distintas limitaciones y oportunidades. La viscosidad del agua y la flotabilidad de los diminutos organismos en ella significan que el agua, mucho más densa que el aire, contiene una comunidad mucho más rica de organismos planctónicos flotantes. La alimentación suspensívora y la recolección de estos diminutos organismos resulta económica, y los mecanismos para filtrar el alimento gozan de cierto favor adaptativo. El proceso de alimentación tiene lugar en dos fases: la captura del alimento y la posterior deglución. A continuación veremos cada una de ellas.

**Captura de presas**

**Alimentación en el agua**

El primer paso en el proceso de alimentación es la captura del alimento, que por lo general depende del medio en el que tenga lugar. La gran viscosidad del agua presenta tanto problemas como soluciones para el animal que se alimenta dentro del agua.



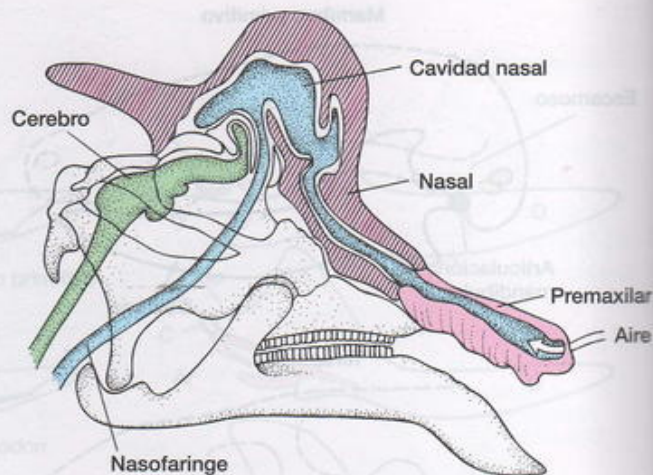


**FIGURA 7.58 Evolución del paladar secundario.** (a) Anfibio con paladar primario; en sección transversal (izquierda) y vista ventral (derecha). (b) Terápsido con paladar secundario formado por la extensión medial del premaxilar y maxilar. (c) Mamífero con paladar secundario que, además de las prolongaciones premaxilares y maxilares, incluye parte del hueso palatino.

Según Smith.

La alimentación en este medio tiene la desventaja de que, de manera natural, el agua impulsa ondas de choque o de presión («ondas de arco») inmediatamente delante del depredador que se aproxima al alimento. Estas ondas de presión pueden llegar hasta la presa un instante antes de que lo haga el depredador, lo que puede alarmar o apartar a la presa deseada. Por otro lado, cuando un vertebrado sorbe agua en su boca, la viscosidad de aquélla también arrastra a la presa. Esta viscosidad hace posible la **alimentación por succión**, utilizada con presas relativamente grandes.

Para capturar alimento pequeño, los animales acuáticos utilizan la **alimentación por suspensión**. La densidad del agua le proporciona la viscosidad necesaria para retardar la caída de



**FIGURA 7.59 Paso del aire en un dinosaurio pico de pato.** La ruta del aire formada por los huesos premaxilares y nasales del hadrosaurio está sombreada. El aire que pasa por esta vía, desde la cavidad nasal a los pulmones, se enfría en el epitelio limitante nasal y en éste la sangre que pasa por él. Aunque el sistema vascular del hadrosaurio no se conoce, si hubiera sido similar al de algunos mamíferos entonces esta sangre preenfriada podría haber circulado, de manera que la sangre preenfriada pasaba al cerebro. De esta manera, el cerebro estuvo protegido de temperaturas elevadas. Alternativa o adicionalmente, un pasadizo de aire expandido podría haber sido una cámara de resonancia para amplificar las vocalizaciones.

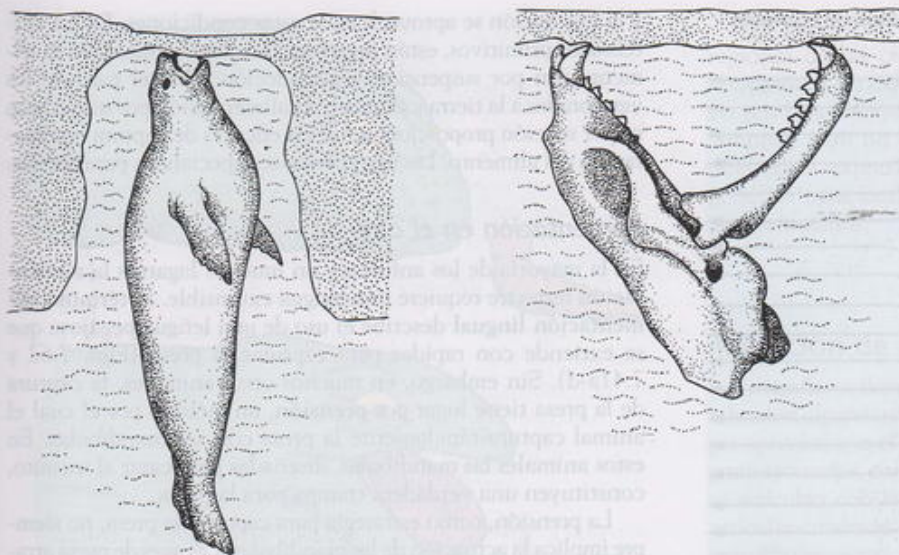
Según Wheeler.

material en suspensión. Comparado con el aire, el agua retiene gran cantidad de microorganismos y diminutas partículas orgánicas flotando, lo que constituye una fuente nutritiva potencialmente rica para un organismo que esté bien equipado para su recogida. Los cilios al moverse controlan las corrientes de agua (y transportan el alimento capturado), y el moco pegajoso atrapa el alimento suspendido en la corriente de agua que se desliza por él.

**Alimentación por suspensión** Es ésta una estrategia de alimentación muy limitada, casi exclusivamente, a los animales acuáticos. Algunos, desde un punto de vista esotérico, argumentan que los murciélagos «filtran» los insectos «suspendidos» en el aire, pero éstos no comprenden el sentido exacto. El aire es demasiado fino para mantener mucho tiempo el alimento en suspensión. Los murciélagos capturan o tragan las presas, pero realmente no utilizan un aparato filtrador, ni tampoco se enfrentan a los mismos problemas mecánicos que los organismos acuáticos en un medio viscoso; es decir, no son suspensívoros. La mayoría de los suspensívoros son organismos bentónicos (habitantes del fondo) o están asociados con un tipo de alimentación herbívoro/detrítivo. La respiración y la alimentación están estrechamente emparejados. Con frecuencia, la misma corriente de agua sostiene ambas actividades.

Los animales suspensívoros utilizan diversos métodos para interceptar y recoger los nutrientes que viajan con las corrientes de agua. Por lo general, las partículas capturadas son más pequeñas que los poros del filtro. Pueden directamente chocar con el filtro (Fig. 7.61a), o debido a su inercia, desviarse de las





**FIGURA 7.60** Foca de Weddell. Además de para la alimentación, esta foca utiliza sus mandíbulas para desgastar el hielo y abrir o reabrir en el hielo un agujero para respirar.

Según Kooyman.

corrientes para chocar con las superficies del filtro cubiertas de moco (Fig. 7.61b). Con el impacto, las partículas caen al moco pegajoso y son envueltas en cordones mucosos; luego el movimiento de los cilios las conducen al interior del tracto digestivo.

Algunos animales pueden utilizar un tamiz para filtrar partículas de mayor tamaño que los orificios de éste. Cuando el flujo de agua pasa por el tamiz, éste retiene las partículas, y luego la parte selectiva del filtro las recoge (Fig. 7.61c). Este método es menos frecuente quizás porque las partículas filtradas, relativamente grandes, tienden a taponar y ensuciar el tamiz. Los cirros bucales del anfioxo interceptan las partículas grandes, aparentemente para impedir que entren en la faringe y obstruyan el sistema filtrador. Las branquias espinosas de los peces óseos también impiden el paso de partículas. Cuando el filtro se llena, estos peces pueden limpiarlo expulsando el material mediante una especie de tos, o rápida expansión de los arcos branquiales. Los larváceos (urocordados) abandonan su filtro cuando se taponan, secretan un nuevo filtro y continúan filtrando microorganismos de la corriente de agua circulante.

En algunos invertebrados, el moco está cargado de electricidad. Una leve atracción empuja a las partículas fuera de la suspensión, y en contacto con las paredes del mecanismo filtrador. No obstante tales mecanismos de alimentación suspensiva se desconocen en los vertebrados y protocordados.

El endostilo y el epitelio faríngeo del anfioxo secretan moco que los cilios de la faringe mueven hacia arriba. La corriente principal que dirigen los cilios pasa por los cirros situados sobre la entrada y penetra en la boca y faringe; a través de las hendiduras branquiales pasa al atrio y sale de nuevo al medio externo por el atrio poro. Las pequeñas partículas suspendidas en la corriente pasan a las barras faríngeas. Algunas son desviadas de la corriente de agua al chocar y quedar atrapadas en la capa de moco, que, junto con las partículas capturadas, se dirige al surco epibranchial dorsal, donde se forma un cordón mucoso que otros cilios llevan al tracto digestivo.

En la larva ammocetes de las lampreas la alimentación suspensiva es semejante a la del anfioxo, excepto que en lugar de cilios presentan un par de solapas velares musculares que baten rítmicamente para generar la corriente que circula en la faringe. Los cilios dirigen el moco, secretado a los lados de la faringe,

hacia arriba a un surco epibranchial. Una fila de cilios en la base de este surco captura el alimento y forma un cordón mucoso que pasa al tracto digestivo. El endostilo ventral de la ammocetes añade enzimas digestivas al cordón mucoso de alimento, pero no secreta moco.

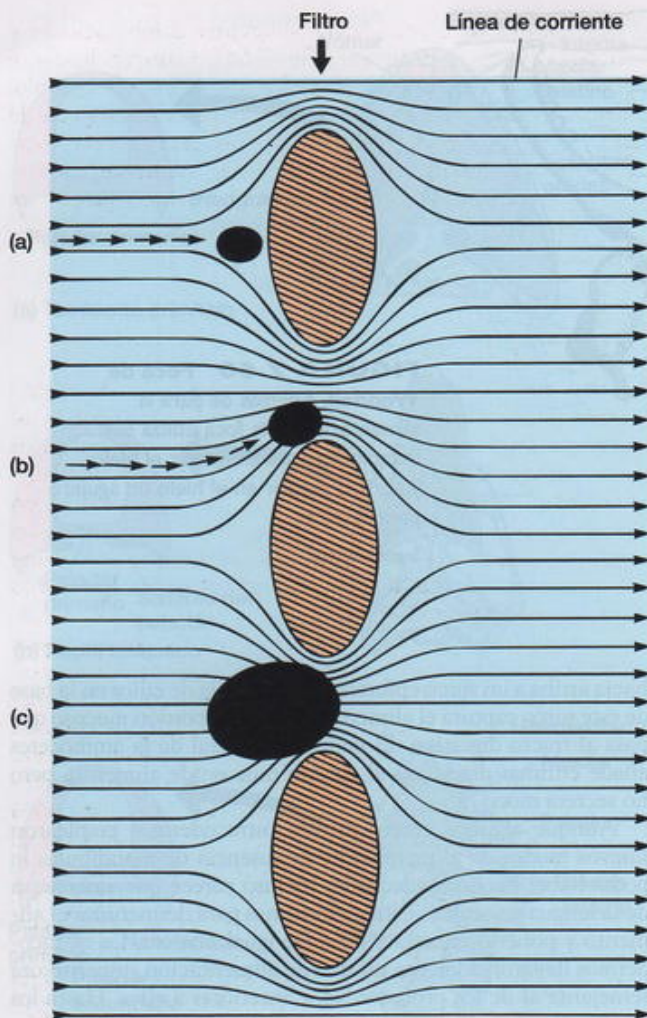
Aunque algunos creen que los ostracodermos emplearon nuevos modos de alimentación, la ausencia de mandíbulas lo podría haber hecho inadecuado. Incluso parece que carecieron de la lengua muscular de los ciclóstomos para desmenuzar el alimento y ponerlo en suspensión. De igual manera, los ostracodermos llevaron adelante un tipo de alimentación suspensiva semejante al de los protocordados anteriores a ellos. Hasta los gnatostomados no se observa una tendencia significativa diferente de la alimentación suspensiva.

En los gnatostomados la alimentación suspensiva es menos común. Algunos actinopterigios utilizan filtros branquiales para tamizar las partículas de mayor tamaño llevadas por la corriente de agua. La larva de los anuros emplea una bomba bucal. Suctionan la corriente de agua que contiene partículas de alimento o raspan la superficie de las rocas para enriquecer con este material arrancado el flujo de agua que entra.

El éxito y la eficacia de la alimentación suspensiva dependen del tamaño y de la velocidad de las partículas que pasan. Es más eficaz cuando las partículas de alimento son de pequeño tamaño, ya que no ensucian el filtro ni se escapan del moco pegajoso limitante. Para aprovechar las partículas grandes evolucionó otro estilo de alimentación, la alimentación por succión.

**Alimentación por succión** Como la mayoría de los peces, los anfibios que viven en el agua generalmente utilizan la alimentación por succión (Figs. 7.25 y 7.32). La cavidad bucal se expande rápidamente, disminuye la presión, y el alimento es aspirado al interior de la boca. La geometría y el alargamiento de la cavidad bucal están controlados por el esqueleto visceral muscularizado. El exceso de agua tragado con el alimento se ajusta de diversas maneras. En las salamandras, antes de su metamorfosis, y en los peces, las hendiduras branquiales posteriores a la boca ofrecen una salida al exceso de agua: La corriente es unidireccional. En las salamandras, después de la





**FIGURA 7.61 Alimentación suspensiva: interceptación de las partículas de alimento en suspensión.** (a) La interceptación directa de las partículas de alimento tiene lugar cuando éstas golpean el mecanismo filtrador. El alimento es llevado por la corriente laminar que atraviesa el filtro alimentario. (b) Las partículas pequeñas, más densas, fluyen a lo largo de la corriente laminar hasta que el líquido es apartado con fuerza. La inercia particular ocasiona que las partículas de alimento se desvíen del flujo laminar, choquen con el mecanismo filtrador y se adhieran a la capa de moco del filtro. (c) El aparato filtrador puede funcionar como un colador, reteniendo las partículas grandes que no pasan a través de los pequeños poros. Los cilios dirigen el alimento adherido al moco hacia el tubo digestivo.

metamorfosis, en las ranas y en otros vertebrados acuáticos, no existen hendiduras branquiales, de manera que el exceso de agua que entra por la boca invierte la dirección de la corriente para salir por el mismo camino. La corriente es bidireccional. Las tortugas poseen un esófago expansivo y, temporalmente, recogen este exceso de agua hasta que puede ser lentamente expelido sin perder la presa capturada.

En la evolución de los vertebrados, los estados primitivos tienen lugar en el agua, principalmente en aguas marinas, ocasionalmente en aguas dulces. Las adaptaciones para la alimentación

y la respiración se aprovechan de estas condiciones. En los vertebrados primitivos, están presentes las adaptaciones para la alimentación por suspensión y por succión. Con el paso de los vertebrados a la tierra y al aire, ni la alimentación por suspensión ni por succión proporcionan formas eficaces de captura o preparación del alimento. Las mandíbulas se especializan para apresar

### Alimentación en el aire

En la mayoría de los anfibios y en muchos lagartos la alimentación terrestre requiere una lengua extensible. El término **alimentación lingual** describe el uso de una lengua pegajosa que se extiende con rapidez para capturar la presa (Figs. 7.62 y 7.41a-d). Sin embargo, en muchos otros animales, la captura de la presa tiene lugar por **presión**, un método por el cual el animal captura rápidamente la presa con sus mandíbulas. En estos animales las mandíbulas, diseñadas para cazar al incauto, constituyen una verdadera trampa para la presa.

La presión, como estrategia para capturar la presa, no siempre implica la actuación de las mandíbulas. Las aves de presa atrapan la presa con sus talones, y los mamíferos depredadores utilizan a menudo garras para cazar y controlar después la presa deseada. Las mandíbulas se utilizan secundariamente para coger a la víctima que lucha o para proporcionarle un mordisco mortal.

### Deglución

Una vez que el animal ha capturado y matado su presa, debe tragarla para digerirla. En los suspensivos la acción ciliar sincronizada es la que conduce a los cordones mucosos hacia el esófago. Generalmente, otros animales tragan toda la presa o grandes trozos de la misma. Los suctores expanden rápida y repetidamente la cavidad bucal para mandar la presa capturada hacia el esófago. Los vertebrados terrestres utilizan la lengua para colocar el bolo alimenticio y dirigirlo a la parte posterior de la boca. Los cráneos extraordinariamente cinéticos de las serpientes proporcionan gran libertad al movimiento mandibular. Una serpiente traga un animal relativamente grande poniendo los huesos portadores de dientes sobre la presa (Fig. 7.63a,b).

### Mecanismos de deglución de los vertebrados terrestres (p. 510)

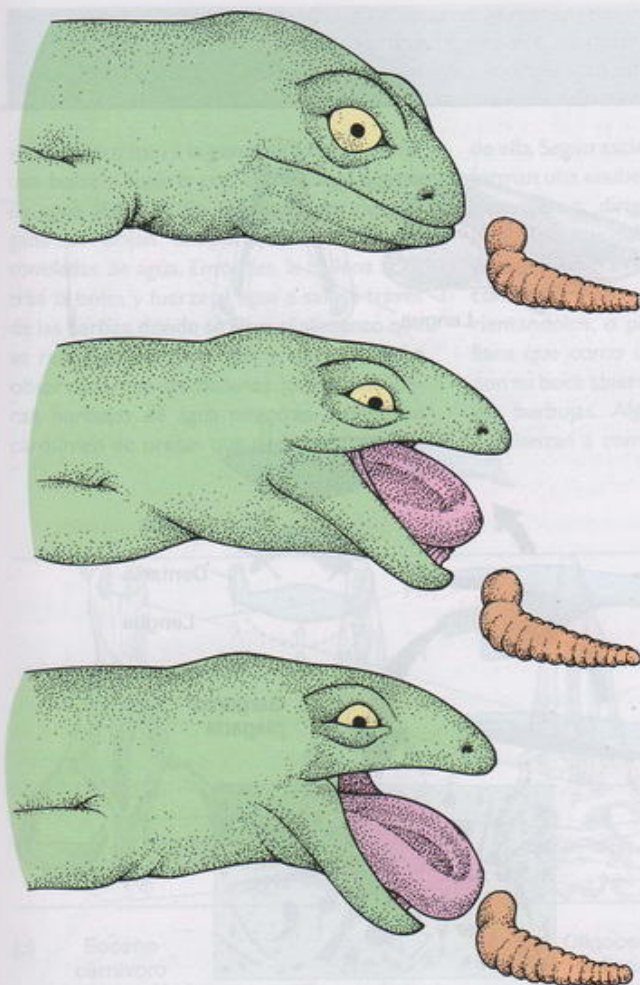
Como se ha visto en muchos vertebrados, la deglución implica masticación (trituration del alimento). La masticación tiene lugar en unos pocos grupos de peces y en los lagartos. En los mamíferos la masticación ha tenido una profunda influencia en el diseño del cráneo, dando lugar a un cráneo acinético con oclusión dental precisa y sólo dos grupos de reemplazamiento de dientes, un paladar secundario, una amplia musculatura de cierre mandibular y cambios en la estructura de la mandíbula inferior.

### Resumen

#### Cresta neural craneal

Las células de la cresta neural craneal dejan su localización inicial, próximas al tubo neural, y forman corrientes de células que contribuyen al mesénquima que se diferenciará en células nerviosas craneales, hueso, cartílago y otras estructuras variadas de la cabeza. En particular, observe cómo el cerebro posterior está segmentado en compartimientos denominados rombómeros. Las células de la cresta neural derivadas de ciertos rombómeros migran y van a poblar ciertos arcos faríngeos, que a su vez dan





**FIGURA 7.62 Alimentación terrestre de una salamandra.** En esta secuencia tomada de una película, las mandíbulas de la salamandra se abren (arriba), su lengua comienza a salir (en medio) y luego hace contacto con la presa (abajo).

Basado en la investigación de J. H. Larsen.

lugar a determinadas estructuras craneales (Fig. 7.64). En los tetrápodos, generalmente, las células de la cresta neural de los rombómeros 1 y 2 (y en algunos taxones de la cresta neural del cerebro medio y anterior) migran al interior del primer arco faríngeo (mandibular), para producir algunos de los huesos faciales, cartílago de Meckel de la mandíbula inferior y, en los mamíferos, el yunque y el martillo. Células del rombómero 4 entran en el segundo arco faríngeo (hioideo) para dar lugar a la columnilla (estribo), proceso del estiloides y contribuye al hioides. El rombómero 6 libera células de la cresta neural a los arcos faríngeos 3 y 4 contribuyendo a los cartílagos hioides y tiroides. Las células de los rombómeros 3 y 5 no migran.

Un poco sorprendente, en al menos los tetrápodos, es que ambos elementos del arco mandibular, los cartílagos de Meckel y palatoc cuadrado, derivan sólo de una única condensación de células de la cresta neural que pueblan el primer arco faríngeo. Sin embargo, el arco maxilar no deriva del primer arco faríngeo sino de algunos lugares de la cabeza distintos de las crestas neurales.

Los genes *Hox* expresados en diferentes combinaciones y regiones de la cresta neural (Fig. 7.64) instruyen bastante temprano a las células de qué tejidos formarán. Por ejemplo, un gen *Hox* se expresa en el arco mandibular de una especie de lamprea, pero no en los gnatostomados. Esta aparente pérdida en la expresión del gen *Hox* puede haber sido la base genética para facilitar la evolución de las mandíbulas en los gnatostomados.

Cresta neural (p. 238)

## Aparición de los mamíferos

Los mamíferos llevan muchas innovaciones al diseño de los vertebrados; algunas se relacionan con el cráneo. Uno de ellos, siempre apreciado, es el de la mandíbula inferior. Por lo general en los gnatostomados, como en los amniotas primitivos, las mandíbulas se articulan con la caja craneana por medio de la articulación articular-cuadrado. En los mamíferos es bastante diferente; las mandíbulas se articulan a través del dentario-temporal. Durante esta transición, algunos huesos posdentarios se pierden y unos pocos se desplazan hacia el oído. El dentario se extiende en sentido posterior para formar una nueva articulación con el cráneo: la articulación dentario-temporal. Aunque se discuten los factores que favorecen estos cambios, la realidad de éstos no. Los huesos localizados por detrás de la mandíbula inferior de los amniotas primitivos se perdieron o alteraron en función de la articulación mandibular de la audición. Pero este hecho causa un nuevo problema. ¿Cómo podrían los huesos implicados en la suspensión mandibular cambiar la función sin desorganizar las especies intermedias? Si los huesos posdentarios se desplazan al oído medio ¿cómo podrían abandonar la suspensión mandibular sin formar un individuo sin método de soporte de la mandíbula con el cráneo? El anatomista francés del siglo XIX, G. Cuvier, contestaría al dilema. Cuvier argumentó que la evolución no debería suceder sólo por esta razón, porque un cambio en la estructura podría romper la función y detener el camino de la evolución antes de empezar.

*Diarthrogathus*, uno de los últimos cinodontos próximos a los mamíferos primitivos, sugiere la respuesta. Su nombre significa dos (*di-*) lados de articulación (*arthro-*) de la mandíbula (*gnathus-*). Además de la articulación articular-cuadrado heredada de los reptiles, aparentemente tenía una articulación dentario-escamoso. Desconocemos el tipo de vida de *Diarthrogathus*, así que no podemos asegurar el papel biológico desarrollado por esta segunda articulación.

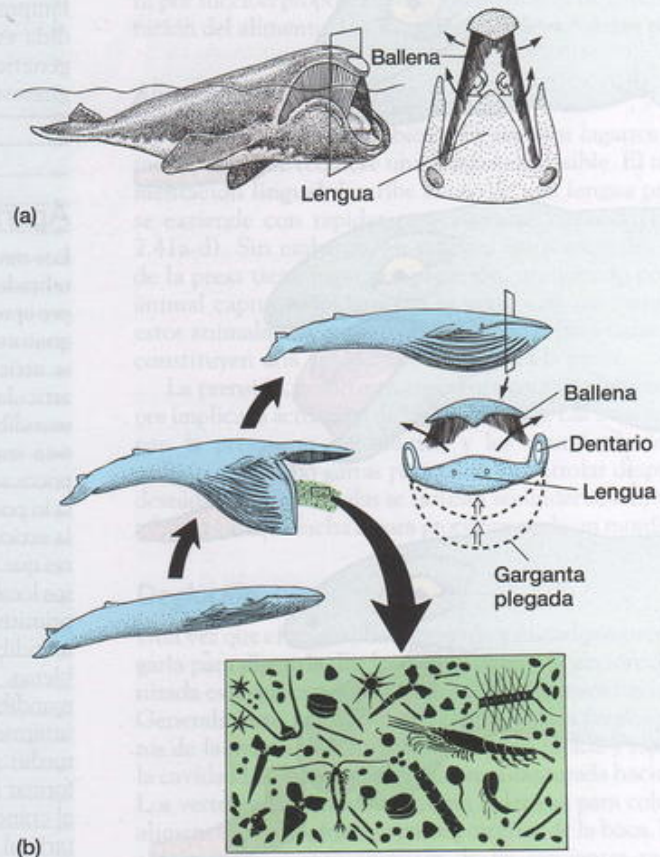
¿Qué sugieren los vertebrados actuales? Algunas aves, como por ejemplo la conocida como picotijera, se alimentan dejando su mandíbula inferior justo bajo la superficie del agua y volando con rapidez hasta que tocan un pez. Entonces cierra de golpe las mandíbulas para atraparlo. La presencia de una articulación secundaria parece que refuerza la mandíbula inferior e impide su dislocación cuando choca con el pez. *Diarthrogathus* no se alimentaba de peces, pero pudo haber luchado con presas fuertes o combatido con competidores. Una segunda articulación mandibular pudo hacer más fuerte la mandíbula. Cualquiera que sean sus ventajas, la articulación dentario-escamoso se estableció antes de que los huesos posdentarios se desplazaran de la mandíbula inferior; por lo tanto, cuando los huesos cuadrado y articular se separan, ya había en su lugar un método alternativo de articulación cráneo-mandibular. Esto es significativo porque la pérdida o movimiento de estos huesos para intervenir en la audición no interrumpió la función que abandonaron, la suspensión man-



El mayor animal que vive en la actualidad es la ballena azul. Hace su vida como un animal filtrador. El mecanismo de filtración son las barbas de ballena, una especialización del epitelio oral en forma de cepillo que ocupa los lugares en la mandíbula superior, donde se podría esperar que estuvieran los dientes. El término es incorrecto porque no hay huesos en las barbas. Puesto que las ballenas están deshinchadas, actúan como un tamiz que permite la captura de las partículas de alimento que lleva el flujo de agua que las atraviesa. La preferencia del alimento depende un poco de las especies, pero la mayoría de las ballenas con barbas filtran pequeños peces o crustáceos, conocidos con el nombre de «krill», que están en cardúmenes o reunidos en densos enjambres. La lengua libera el alimento retenido en las ballenas y luego es tragado.

Las ballenas azul y jorobada representan un subgrupo de ballenas barbadas denominadas ballenas de aleta o rorcuales. El otro subgrupo constituyen las ballenas francas. Ambos grupos carecen de dientes, tienen barbas, y el cráneo se alarga y arquea para alojar al equipo filtrador.

Para comer, la ballena franca aparta ligeramente sus mandíbulas y nada a través de los enjambres de krill. La corriente de agua entra por delante de la boca y sale por los laterales donde están suspendidas las barbas. Aquí el krill se queda atrapado entre las barbas desfiladas y es lamido y tragado (Fig. 1a). La ballena azul se alimenta de otra forma. Según se acerca a los cardúmenes de peces o al krill abre su enorme boca, nada sobre ella y traga las presas concentradas junto con agua acompañante. La presencia de surcos plegados a lo largo de su cuello y



**FIGURA 1 Alimentación de las ballenas.** (a) La ballena franca tiene suspendidas de su mandíbula superior largas láminas de ballenas, y se alimenta nadando entre el plancton con la boca abierta. El agua que entra pasa por los lados de la lengua y luego sale por la cortina de ballenas, quedando el plancton atrapado en las ballenas. (b) Una ballena de aleta se aproxima a una concentración de organismos planctónicos, generalmente krill, abre su boca y engulle a estos organismos junto con el agua en que residen. Su garganta plegada permite una expansión considerable de la boca para introducir el agua llena de plancton. La ballena sube la garganta y obliga al agua a salir entre las ballenas, que retienen el alimento, pero que permiten salir fuera al exceso de agua. La lengua lame el alimento retenido por las ballenas que luego es engullido. (c) El cráneo de las ballenas se ha

dibular. La existencia de una articulación dentario-escamoso en cierto sentido estaba «lista para servir», preadaptada por una función nueva o ampliada.

#### Preadaptación (p. 18)

Al igual que *Diarthrognathus*, *Probaiognathus*, otro cinodonto postrero, muestra una extensión posterior del dentario para establecer un punto secundario de articulación de la mandíbula con el cráneo (Fig. 7.65). *Probaiognathus*, *Diarthrognathus*, y algunos otros cinodontos avanzados con una similar doble articulación mandibular transitoria, sugiere cómo podría haber sucedido una transición armoniosa en cuanto a forma y función.

Otra vez nos recuerda que una serie de cambios anatómicos sólo son una expresión incompleta acerca de acontecimientos evolutivos. Se debe unir a la hipótesis acerca del acompañamiento funcional de la serie de cambios. Forma y función caminan juntas, y ambas deben recibir la atención si queremos comprender algo sobre los procesos de los cambios evolutivos.

#### Modificaciones evolutivas de las formas inmaduras: acinesis en los mamíferos

A veces, olvidamos que una modificación evolutiva puede comenzar en un estado embrionario o infantil, y después incor-



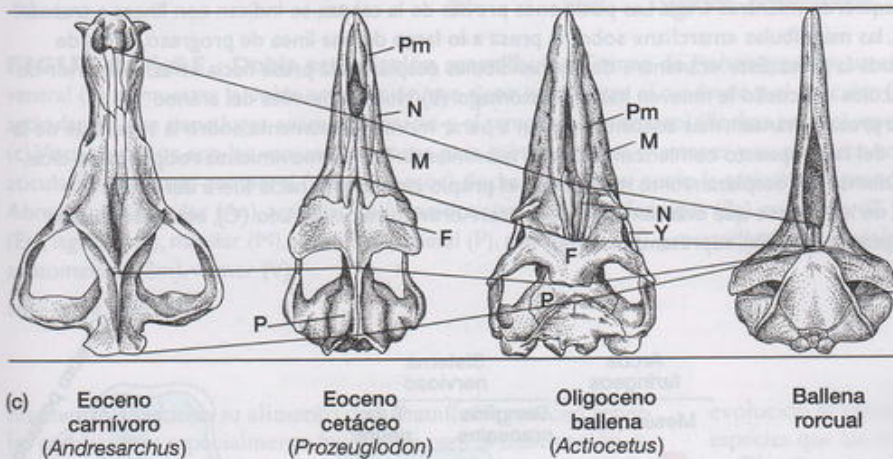
vientre permiten a la garganta inflarse como una bolsa y llenarla con esta inmensa masa de agua (Fig. 1b). En esta garganta desplegada se alojan temporalmente hasta 70 toneladas de agua. Entonces, la ballena contrae la bolsa y fuerza al agua a salir a través de las barbas, donde se filtra el alimento que es recogido por la lengua y tragado. Se ha observado que las ballenas jorobadas liberan burbujas de agua mientras rodean un cardumen de presas que nadan por encima

de ella. Según ascienden las burbujas de aire, forman una «nube de burbujas» que pueden acorralar o dirigir al cardumen hasta la superficie, por delante de la ballena. La nube de burbujas también puede inmovilizar o confundir a los cardúmenes presa, desorientándolos, o puede enmascarar a la ballena que como una ola surge hacia arriba con su boca abierta por el centro de la nube de burbujas. Algunas ballenas jorobadas comienzan a comer ladeando o golpeando

su cola contra el agua, como cuando bucean. Justo cuando la aleta caudal está a punto de volver a entrar, la ballena flexiona su cola, de manera que la cola golpea el agua, dejando un burbujeo efervescente en la superficie. Se piensa que asusta a las presas y éstas se ponen estrechamente juntas en un cardumen. Entonces, la ballena libera una nube de burbujas según bucea y es seguido por una arremetida a través de la nube de burbujas para introducir las presas en su boca.

Las ballenas fósiles más antiguas provienen del Oligoceno y tienen un indudable parecido con los mamíferos terrestres primitivos. Tuvieron dientes diferenciados: incisivos, caninos, premolares y molares. Desde estas primitivas ballenas surgieron dos líneas modernas principales. Unas son las ballenas con barbas, normalmente llamadas misticetos. La otra línea son las ballenas con dientes, odontocetos, que incluyen entre otros a los cachalotes y las orcas.

En ambos grupos de ballenas, el cráneo es telescópico. Algunos huesos están comprimidos e incluso se solapan, y todavía persiste una larga nariz (Fig. 1c). En los odontocetos el alargamiento hacia atrás de los huesos faciales forman la nariz. En los misticetos, los huesos occipitales son empujados hacia adelante. Aunque diferentemente terminados, el resultado es el mismo, la nueva situación de las narinas a una posición más central y dorsal. Cuando una ballena respira en superficie, esta posición de las narinas le permiten fácilmente ventilar los pulmones y meter aire fresco sin necesidad de que la ballena tenga que sacar toda la cabeza fuera del agua.



modificado mucho a lo largo de su evolución, en especial el diseño de la cara y posición de las narinas. *Andresarchus*, un carnívoro terrestre del Eoceno, pudo haber pertenecido al grupo del que surgieron los cetáceos primitivos. Para comparar se ilustran: (*Prozeuglodon*) del Eoceno, (*Actiocetus*) del Oligoceno y una ballena moderna. Aunque no en una línea evolutiva directa con la otra, estas comparaciones muestran los cambios en el diseño del cráneo de los cetáceos, especialmente en la región facial. Abreviaturas: escamoso (E), frontal (F), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), premaxilar (Pm), supraoccipital (So), yugal (Y).

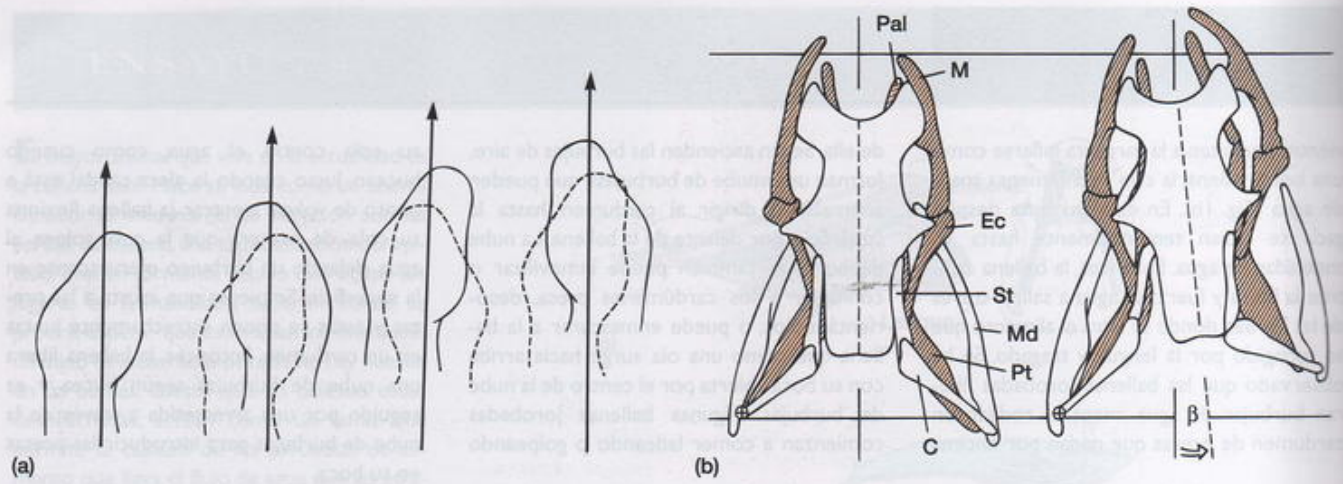
(a, b) Según Pivoninas; (c) según Olsen; Romer.

porarse o ampliarse en el adulto. Tal pudo ser el caso de la acinesis en mamíferos. En todos los mamíferos, los pequeños succionan la leche de sus madres. La succión requiere una bomba y un tapón. Los labios flexibles proporcionan el tapón alrededor de la tetilla de la glándula mamaria, la boca es la cámara que recibe la leche, y la acción de subir y bajar la lengua bombea la leche desde la madre a la boca y esófago del pequeño. Si la respiración y la alimentación compartieran una cámara común, como ocurre en la mayoría de los reptiles, los pequeños tendrían que dejar de alimentarse y soltar su fijación al pezón para respirar. La presencia de un paladar secundario hace innecesaria esta interrupción. La separación de la boca de la cámara nasal implica la separación de la alimentación de la respiración. Pero

un paladar secundario que separa la boca del conducto nasal también fusiona las mitades derecha e izquierda del cráneo, impidiendo así cualquier movimiento en, o a través, de la caja craneana. El resultado es un cráneo acinético.

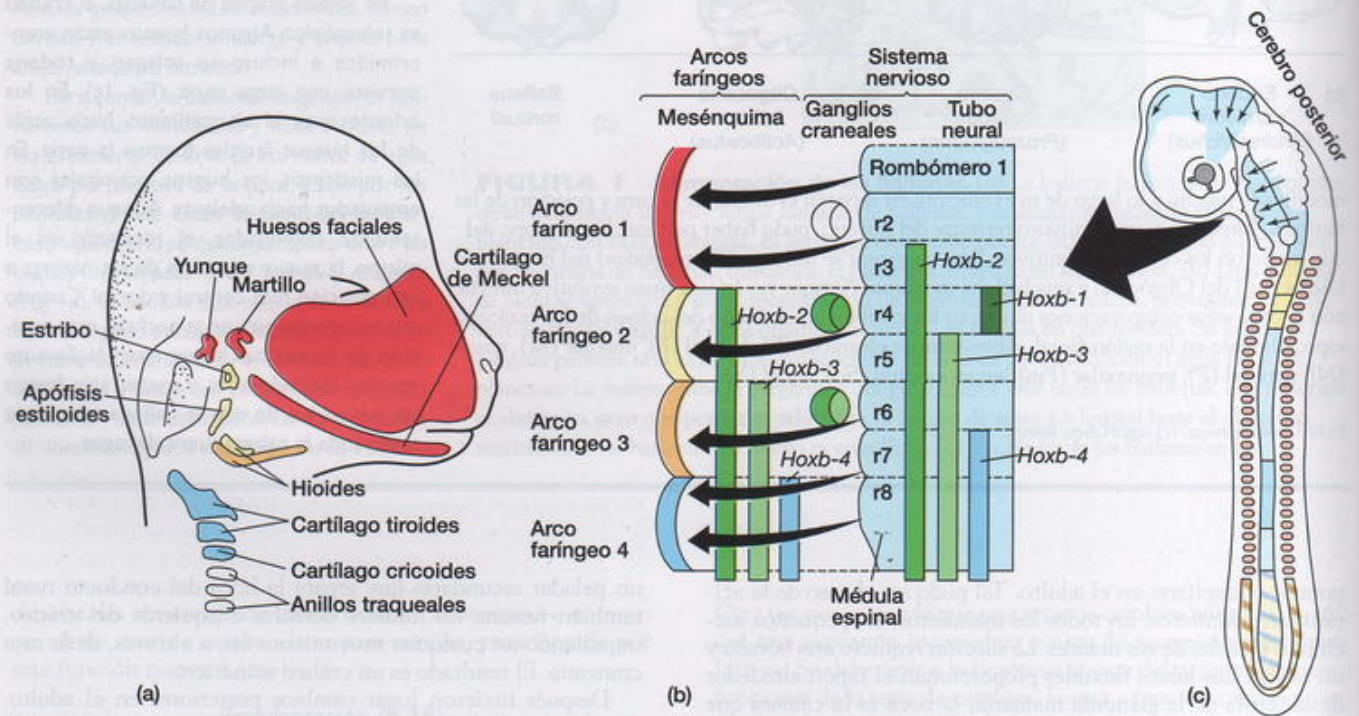
Después tuvieron lugar cambios posteriores en el adulto. Con la pérdida de la cinesis, el cráneo es firme y está preparado para recibir los potentes músculos que cierran la mandíbula. Con la masticación, el desarrollo de dientes especializados para ello (con filas de dientes que encajan con precisión) y una lengua muscular (que coloca el alimento entre las filas de dientes), podrían entonces encontrar un beneficio adaptativo. Ciertamente existen otras formas de masticar el alimento. Algunos peces con cráneos cinéticos y dientes que se reemplazan conti-





**FIGURA 7.63** Vista dorsal de la deglución en una culebra de escalera, *Elaphe*. (a) Silueta de la cabeza de la serpiente durante los sucesivos movimientos, derecha e izquierda, mientras traga. Las posiciones previas de la cabeza se indican con líneas a trazos. Con avances alternativos, a derecha e izquierda, las mandíbulas «marchan» sobre la presa a lo largo de una línea de progreso, el eje de deglución, hasta que las mandíbulas pasan por toda la presa. Este «caminar» de las mandíbulas desplaza a la presa hacia atrás, al interior de la garganta, donde las contracciones de los músculos del cuello la mueven hasta el estómago. (b) Huesos móviles del cráneo (sombreados), en un lado giran hacia fuera de la presa y avanzan, más adelante vuelven a parar momentáneamente sobre la superficie de la presa en su nueva posición. Los huesos móviles del lado opuesto comienzan ahora su movimiento. Por tal movimiento recíproco, se dice que las mandíbulas «caminan» sobre la presa. Además del desplazamiento mandibular, el propio cráneo gira hacia fuera del eje de deglución (flecha), un ángulo ( $\beta$ ) en la dirección de los huesos que avanzan sobre la presa. Abreviaturas: cuadrado (C), ectopterigoides (Ec), maxilar (M), mandíbula (Md), palatino (Pal), pterigoides (Pt), supratemporal (St).

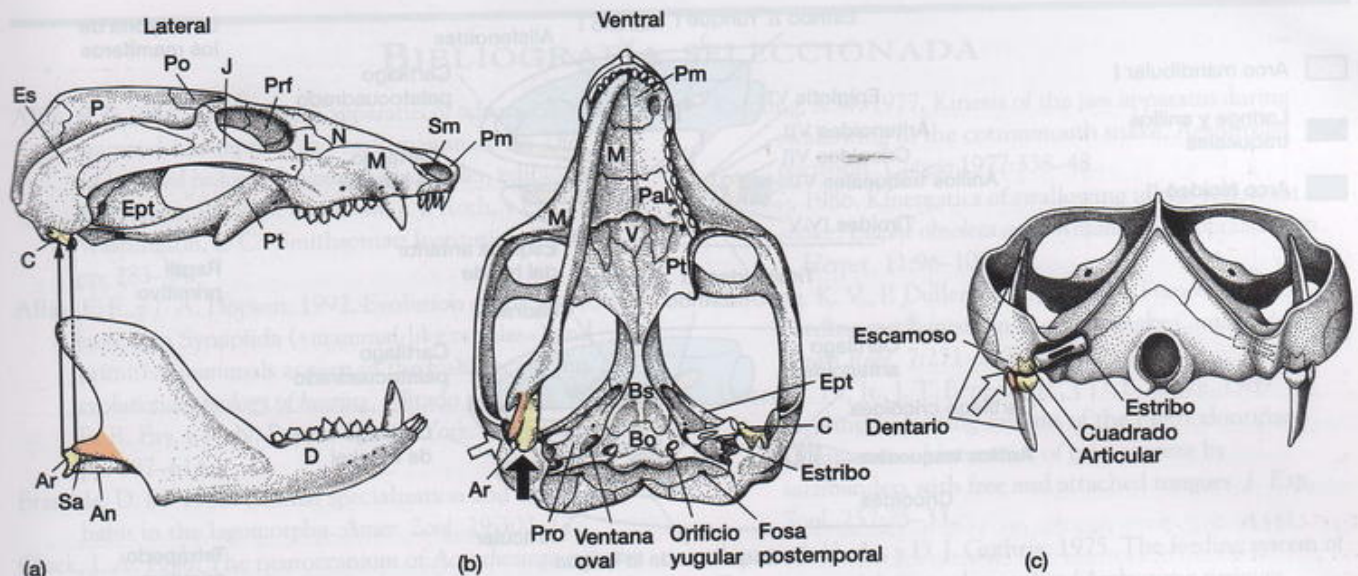
Según Kardong.



**FIGURA 7.64** Migración de la cresta neural craneal y genes *Hox* en un tetrápodo generalizado. (a) Diversas estructuras craneales derivadas de los distintos arcos faríngeos. (b) A su vez, estos arcos faríngeos son poblados por la cresta neural que migra (flechas), saliendo de los rombómeros del cerebro posterior. (c) Embrión mostrando la localización de los arcos faríngeos y del cerebro posterior. Los patrones de expresión *Hox* en la cresta neural muestran los límites de estos genes dominantes. Clave de abreviaturas: r2-r8, rombómeros 2-8.

Según McGinnis y Krumlauf, Carlson.





**FIGURA 7.65** Doble articulación mandibular. Cráneo de *Probainognathus*, un cinodonto tardío (terápsido). En lateral (a) y ventral (b) se muestra la doble articulación que tiene lugar entre el cuadrado y el articular (flechas delgadas), la condición primitiva y otra articulación que tiene lugar entre el dentario y el temporal (escamoso) (flechas anchas), que será la que se realice en los mamíferos. (c) Vista posterior con las ventanas cortadas para mostrar como el estapes y su contacto con el cuadrado reducido. Se presentan la nueva articulación, dentario-temporal (vía escamosos), flechas anchas, así como la articulación mandibular primitiva, cuadrado-articular. Abreviaturas: angular (An), articular (Ar), basiocipital (Bo), basifenoides (Bs), cuadrado (C), dentario (D), epipterigoides (Ept), escamoso (Es), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), parietal (P), prefrontal (Prf), premaxilar (Pm), proótico (Pro), postorbital (Po), pterigoides (Pt), septomaxilar (Sm), vómer (V).

Según Carroll; según Romer.

nuamente, mastican su alimento. Los mamíferos parecen tener las condiciones especialmente favorables para la masticación, y encontramos esta adaptación en la mayoría de las especies de mamíferos, incluyendo su parecido en algunos de los últimos terápsidos. El análisis de los acontecimientos evolutivos a menudo se centran en los estados adultos, aun entendiendo que estos acontecimientos pueden venir de un conocimiento del ciclo vital completo de la especie.

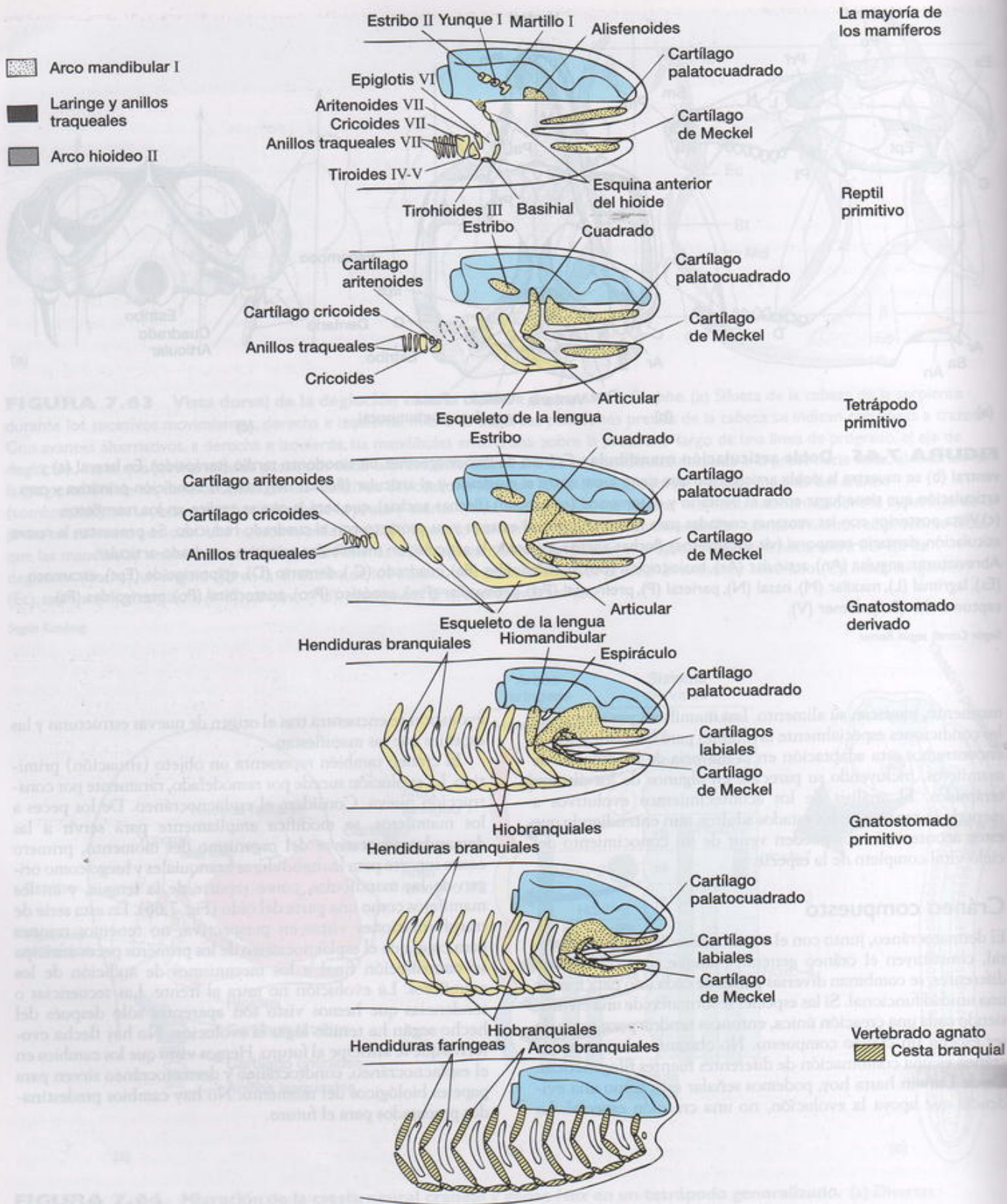
### Cráneo compuesto

El dermatocráneo, junto con el condrocráneo y el cráneo visceral, constituyen el cráneo general. Aunque sus orígenes son diferentes, se combinan diversas partes de cada uno para formar una unidad funcional. Si las especies se formaron de una en una, siendo cada una creación única, entonces tendría poca razón de ser esperar un cráneo compuesto. No obstante, claramente el cráneo es una combinación de diferentes fuentes filogenéticas. Desde Darwin hasta hoy, podemos señalar esto como una evidencia que apoya la evolución, no una creación especial. La

evolución se encuentra tras el origen de nuevas estructuras y las especies que las manifiestan.

El cráneo también representa un objeto (situación) primitivo. La evolución sucede por remodelado, raramente por construcción nueva. Considere el esplanocráneo. De los peces a los mamíferos, se modifica ampliamente para servir a las demandas adaptativas del organismo del momento, primero como soporte para las hendiduras branquiales y luego como origen de las mandíbulas, como soporte de la lengua, y en los mamíferos como una parte del oído (Fig. 7.66). En esta serie de transformaciones vistas en perspectiva, no tenemos razones para creer que el esplanocráneo de los primeros peces anticipa su contribución final a los mecanismos de audición de los mamíferos. La evolución no mira al frente. Las secuencias o tendencias que hemos visto son aparentes sólo después del hecho según ha tenido lugar la evolución. No hay flecha evolutiva que se anticipe al futuro. Hemos visto que los cambios en el esplanocráneo, condrocráneo y dermatocráneo sirven para papeles biológicos del momento. No hay cambios predestinados preparados para el futuro.





**FIGURA 7.66 Filogenia del esplancocráneo.** Nótese cómo los arcos branquiales se remodelan para ponerse al servicio de varias funciones en cada grupo futuro. Partes de la red branquial dan lugar a las mandíbulas, cartílagos traqueales, soporte de la lengua, componentes del neurocráneo y osículos del oído. Los números romanos indican el número del arco branquial.



## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Allin, E. F. 1986. The auditory apparatus of advanced mammal-like reptiles and early mammals. En *The ecology and biology of mammal-like reptiles*, editado por N. Hotton, III, P. D. MacLean, J. J. Roth, y E. C. Roth. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, pp. 283-94.
- Allin, E. F., y J. A. Hopson. 1992. Evolution of the auditory system in Synapsida («mammal-like reptiles») and primitive mammals as seen in the fossil record. En *The evolutionary biology of hearing*, editado por D. B. Webster, R. R. Fay, y A. N. Popper. Nueva York: Springer-Verlag, pp. 587-614.
- Bramble, D. M. 1989. Cranial specialization and locomotor habit in the lagomorpha. *Amer. Zool.* 29:303-17.
- Clack, J. A. 1998. The neurocranium of *Acanthostega gunnari* Jarvik and the evolution of the otic region in tetrapods. *Zool. J. Linn. Soc.* 122:61-97.
- Cerny, R., P. Lwigale, R. Ericsson, D. Meulemans, H.-H. Epperlein, y M. Bronner-Fraser. 2004. Developmental origins and evolution of jaws: new interpretation of «maxillary» and «mandibular». *Dev. Biol.* 276:225-236.
- Erdman, S., y D. Cundall. 1984. The feeding apparatus of the salamander *Amphiuma tridactylum*: Morphology and behavior. *J. Morph.* 181:175-204.
- Frazzetta, T. H. 1968. Adaptive problems and possibilities in the temporal fenestration of tetrapod skulls. *J. Morph.* 125:145-57.
- . 1986. The origin of amphikinesis in lizards. *Evol. Biol.* 20:419-61.
- German, R. Z., y A. W. Crompton. 1996. Ontogeny of suckling mechanisms in opossums (*Didelphis virginiana*). *Brain Behav. Evol.* 48:157-64.
- Gorniak, G. C., H. I. Rosenberg, y C. Gans. 1982. Mastication in the tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): Structure and activity of the motor system. *J. Morph.* 171:321-54.
- Grogan, E. D., R. Lund, y D. Didier. 1999. Description of the chimaerid jaw and its phylogenetic origins. *J. Morph.* 239:45-59.
- Homberger, D. G., y R. A. Meyers. 1989. Morphology of the lingual apparatus of the domestic chicken, *Gallus gallus*, with special attention to the structure of the fasciae. *Amer. J. Anat.* 186:217-57.
- Hopson, J. A., y H. R. Barghusen. 1986. An analysis of therapsid relationships. En *The ecology and biology of mammal-like reptiles*, editado por N. Hotton, III, P. D. MacLean, J. J. Roth, y E. C. Roth. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, pp. 83-106.
- Jarvik, E. 1980. *Basic structure and evolution of vertebrates*. 2 vols. Nueva York y Londres: Academic Press. Primarily a detailed study of certain extinct or primitive fishes.
- Jollie, M. 1977. Segmentation of the vertebrate head. *Amer. Zool.* 17:323-33.
- Kardong, K. V. 1977. Kinesis of the jaw apparatus during swallowing in the cottonmouth snake, *Agkistrodon piscivorus*. *Copeia* 1977:338-48.
- . 1986. Kinematics of swallowing in the yellow rat snake, *Elaphe obsoleta quadrivittata*: A reappraisal. *Jpn. J. Herpet.* 11:96-109.
- Kardong, K. V., P. Dullemeijer, y J. A. M. Fransen. 1986. Feeding mechanism in the rattlesnake *Crotalus durissus*. *Amph.Rept.* 7:271-302.
- Larsen, J. H., Jr., J. T. Beneski, Jr., y D. B. Wake. 1989. Hyolingual feeding systems of the Plethodontidae: Comparative kinematics of prey capture by salamanders with free and attached tongues. *J. Exp. Zool.* 252:25-33.
- Larsen, J. H., Jr., y D. J. Guthrie. 1975. The feeding system of terrestrial tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum melanostictum* Baird). *J. Morph.* 147:137-54.
- Lauder, G. V. 1979. Feeding mechanics in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva*. *J. Zool. (London)* 187:543-78.
- . 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: A functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia*. *J. Morph.* 163:283-317.
- . 1982. Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes. *Amer. Zool.* 22:275-85.
- . 1985. Aquatic feeding in lower vertebrates. En *Functional vertebrate morphology*, editado por M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem, y D. B. Wake. Cambridge: Harvard University Press, pp. 210-29, 397-99.
- Liem, K. F. 1980. Acquisition of energy by teleosts: Adaptive mechanisms and evolutionary patterns. En *Environmental physiology of fishes*, editado por M. A. Ali. Nueva York: Plenum Press, pp. 299-334.
- . 1990. Aquatic versus terrestrial feeding modes: Possible impacts on the trophic ecology of vertebrates. *Amer. Zool.* 30:209-21.
- Lombard, R. E., y D. B. Wake. 1977. Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. *J. Morph.* 153:39-80.
- Mallatt, J. 1996. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: A new mouth. *Zool. J. Linn. Soc.* 117:329-404.
- . 1998. Crossing a major morphological boundary: The origin of jaws in vertebrates. *Zool., Anal. Comp. Sys.* 100:128-40.
- McGinnis, W., y R. Krumlauf. 1992. Homeobox genes and axial patterning. *Cell* 68:283-302.
- Miller, B. T., y J. H. Larsen, Jr. 1990. Comparative kinematics of terrestrial prey capture in salamanders and newts (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *J. Exp. Zool.* 256:135-53.



- Nishikawa, K. C., y D. C. Cannatella. 1991. Kinematics of prey capture in the tailed frog *Ascaphus truei* (Anura: Ascaphidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 103:289-307.
- Noden, D. M. 1984. Craniofacial development: New views on old problems. *Anat. Rec.* 208:1-13.
- Rafferty, K. L., y S. W. Herring. 1999. Craniofacial sutures: Morphology, growth, and in vivo masticatory strains. *J. Morph.* 242:167-79.
- Rieppel, O. 1980. The evolution of the ophidian feeding system. *Zool. J. Anat.* 103:551-64.
- Sanderson, S. L., J. J. Cech, Jr., y M. R. Patterson. 1991. Fluid dynamics in suspension-feeding blackfish. *Science* 251:1346-48.
- Sanderson, S. L., y R. Wassersug. 1990. Suspension-feeding vertebrates. *Sci. Amer.* (March):96-101.
- Schwenk, K. 2000. An introduction to tetrapod feeding. En *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*, editado por K. Schwenk. San Diego: Academic Press, pp. 21-61.
- So, K-K. J., P. C. Wainwright, y A. F. Bennett. 1992. Kinematics of prey processing in *Chamaeleo jacksonii*: Conservation of function with morphological specialization. *J. Zool. (London)* 226:47-64.
- Voroby, E., y H.-P. Schultze. 1991. Description and systematics of panderichthid fishes with comments on their relationship to groups of tetrapods. En *Origins of higher groups of tetrapods*, editado por H.-P. Schultze y L. Trueb. Ithaca, N.Y.: Comstock Pub. Assoc., pp. 68-109.
- Wainwright, P. C., D. M. Kraklau, y A. F. Bennett. 1991. Kinematics of tongue projection in *Chamaeleo oustaleti*. *J. Exp. Biol.* 159:109-33.
- Wainwright, P. C., y A. F. Bennett. 1992. The mechanism of tongue projection in chameleons. I. Electromyographic tests of functional hypotheses. II. Role of shape change in a muscular hydrostat. *J. Exp. Biol.* 168:1-21; 23-40.
- Weinrich, M. T., M. R. Schilling, y C. R. Belt. 1992. Evidence for acquisition of a novel feeding behaviour: Lobtail feeding in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *Anim. Behav.* 44:1059-72.

---

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Skeletal Systems

Vertebrates: Macroscopic Anatomy of the Skeleton

Vertebrates: Microscopic Anatomy of the Skeleton  
Vertebrate Laboratory Exercises.



# Sistema esquelético: el esqueleto axial

## INTRODUCCIÓN

### COMPONENTES BÁSICOS

- Vértebras
  - Regiones de la columna vertebral*
  - Centros
- Costillas
- Esternón
- Gastralia

### DESARROLLO EMBRIONARIO

- Peces
- Tetrápodos

### FILOGENIA

- Peces
  - Agnatos*
  - Gnatóstomados*

### Tetrápodos

- Tetrápodos primitivos*
- Amniotas*

### FORMA Y FUNCIÓN

- Medio acuático
- Medio terrestre
- Diseño de las vértebras
  - Dirección de la espina neural*
  - Altura de la espina neural*
- Regionalización de la columna vertebral

### RESUMEN

## Introducción

Los vertebrados presentan dos componentes estructurales que se combinan para definir el eje longitudinal del organismo, ofrecer un lugar para la fijación de la musculatura, impedir el acortamiento del cuerpo y soportar gran parte del peso. Uno de estos ejes es la notocorda, el otro, la columna vertebral. La **notocorda** es una larga varilla continua formada por tejido conjuntivo fibroso, que envuelve a un núcleo de células llenas de líquido o a un líquido. La **columna vertebral** consiste en una serie repetida de elementos óseos o cartilagosos separados. Desde el punto de vista filogenético, la notocorda es el más antiguo de los dos componentes estructurales, pero ésta tiende a dar paso a la columna vertebral, que en la mayoría de los vertebrados más recientes asume el papel de soporte del cuerpo.

Primitivamente, en los fósiles de *Haikouella* y *Haikouichthys*, la columna vertebral comienza con indicios de bloques segmentarios a lo largo de la notocorda. Los mixines actuales poseen notocorda pero carecen de vértebras. En las lampreas, unos pocos y pequeños elementos cartilagosos, arcos neuro-

les y espinas, cabalgan sobre la notocorda, pero carecen de los cuerpos vertebrales. Solamente encontramos unos pocos ostracodermos con un ligero indicio de columna vertebral. La causa de ello puede ser que tuvieran vértebras sin osificar o que éstas se conservaron mal; o, lo más probable, que carecieran de vértebras, o que su presencia fuera rara. En cambio, el eje central del cuerpo de los ostracodermos estaba formado por la conspicua notocorda. La evolución subsiguiente de la columna vertebral en peces y tetrápodos también resulta complicada, en parte porque alguno de los componentes se ampliaron, otros se perdieron y algunos evolucionaron independientemente varias veces. Los acontecimientos de la embriología temprana, que a menudo deben consultarse para ayudar a clarificar tales dudas filogenéticas, nos fallan en esta circunstancia, porque existen opiniones diferentes, incluso sobre detalles comparativos básicos de los acontecimientos embrionarios de las formas actuales.

Quizá sea mejor empezar con una visión generalizada de la estructura de la columna vertebral y la terminología acompa-



ñante. Después, con ejemplos reales, veremos cada tipo de vértebra, cuya función original fue proteger a la médula espinal y a la aorta dorsal. Más tarde, las vértebras se hicieron importantes como lugares para la fijación de la musculatura del cuerpo. En los tetrápodos su papel se amplía para incluir la suspensión del cuerpo y la locomoción terrestre.

## Componentes básicos

### Vértebras

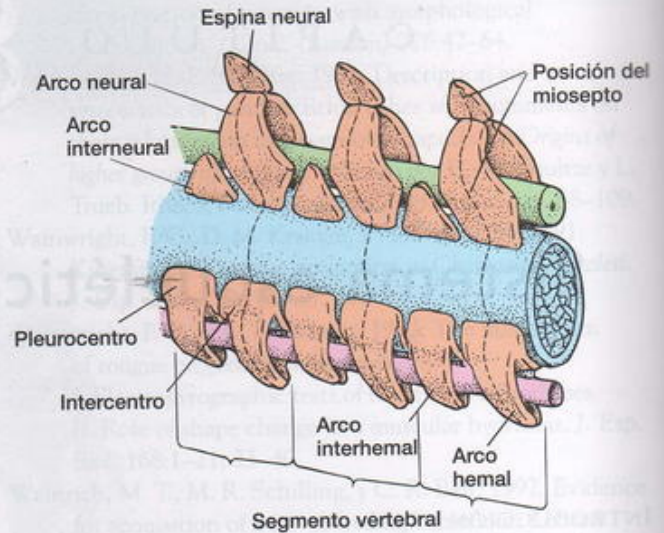
Los primeros componentes de las vértebras en aparecer fueron los arcos dorsal y ventral que se apoyan en la notocorda (Fig. 8.1). Los arcos dorsales, **arcos neural e interneural** (intercalar), protegen al tubo neural. Los arcos ventrales, **arcos hemal e interhemal**, encierran los vasos sanguíneos. El siguiente paso en la evolución de los elementos básicos de una vértebra fue la formación de dos centros: un **intercentro** (hipocentro) y un **pleurocentro**. Las bases de los arcos ventrales se extienden para formar estos centros que se juntan con la notocorda. Los centros sirven para fijar y dar soporte a estos arcos.

### Regiones de la columna vertebral

Cada **segmento vertebral** está formado por arcos y centros: hasta dos arcos dorsales (neural e interneural), hasta dos arcos ventrales (hemal e interhemal) y a veces dos centros (intercentro e hipocentro). La evolución de estos elementos vertebrales básicos se caracteriza, en primer lugar, por el aumento de alguno de los elementos a expensas de otros. Segundo, los componentes vertebrales sustituyen generalmente a la notocorda como eje mecánico primario del cuerpo. Tercero, los segmentos vertebrales que componen la columna axial tienden a estar diferenciados regionalmente en la columna vertebral a la que en conjunto definen (Fig. 8.2). En la mayoría de los peces la columna vertebral se diferencia en dos regiones: una **región troncal anterior** y una **región caudal posterior**. La parte más anterior del tronco de los tetrápodos se diferencia en un cuello, o **región cervical**, y la posterior en la cadera, o **región sacra**. En los tetrápodos primitivos, una región postsacra de hasta cinco o seis vértebras, generalmente continuaba tras la región sacra, llevaba fusionada las bases proximales de sus respectivas costillas. Además, en el tronco de algunos tetrápodos se diferencia un pecho, o **región torácica**, y un área entre el tórax y la cadera denominada **región lumbar**.

### Centros

En los vertebrados existe una gran variación en cuanto a la estructura de los centros, importancia relativa del pleurocentro comparada con el intercentro, en la extensión de la osificación y en el grado en el que los centros complementan o sustituyen a la notocorda como elementos mecánicos de la columna axial. Cada centro constituye el **cuerpo** de la vértebra. Algunos vertebrados carecen de centros (**aspondilia**). Otros muestran uno (**monospondilia**) o dos (**diplospondilia**) centros por segmento. En muchos anamniotas las vértebras caudales pueden ser diplospóndilas y las del tronco monospóndilas. En algunos grupos, el centro único en las vértebras del tronco deriva del pleurocentro; en otros, deriva del intercentro. En los holocéfalos y dipnoos el número de centros puede aumentar secundariamente hasta cinco o seis por segmento (**polispondilia**). En los amniotas predomina el pleuro-



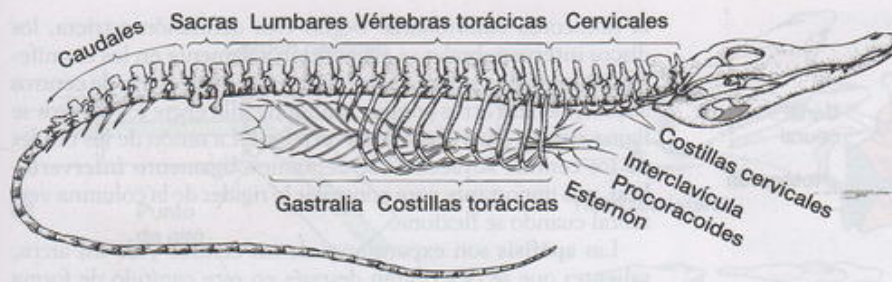
**FIGURA 8.1** El esqueleto axial de un gnatostomado primitivo generalizado. Se ilustran tres segmentos vertebrales de la cola. La notocorda es conspicua. Los elementos vertebrales están representados por un par de centros (intercentro, pleurocentro), sus arcos vertebrales asociados (hemal, interhemal) y los arcos dorsales (neural, interneural) que a menudo llevan una espina neural. Las líneas punteadas señalan la localización de los mioseptos, vainas de tejido conjuntivo que rodean cada sección de la musculatura del cuerpo.

centro y se convierte en el cuerpo de cada segmento vertebral. Los restos del intercentro contribuyen a la formación de las vértebras cervicales y, quizás en una forma menor, a los otros elementos vertebrales; pero en su mayor parte, el intercentro se convierte en el cartílago intervertebral (disco) de la columna vertebral de los amniotas.

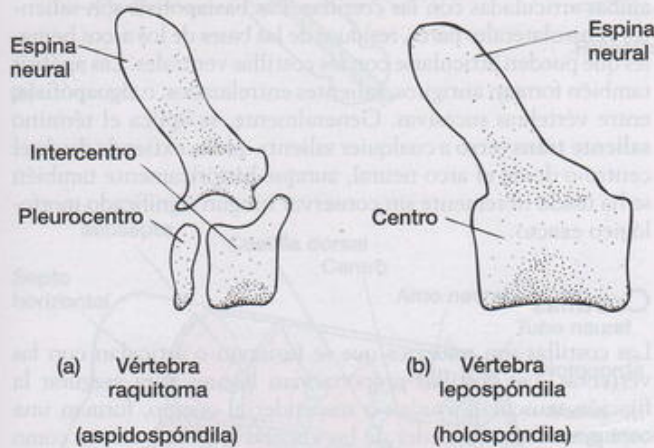
Se ha desarrollado una terminología descriptiva para caracterizar, en los tetrápodos, las dos relaciones anatómicas generales entre los centros y sus arcos neurales (Fig. 8.3a,b). En una condición, denominada **aspidospondilia**, todos los elementos están separados. Específicamente, los tres elementos del arco (intercentro, pleurocentro y arco neural), tanto pares como únicos, permanecen como elementos osificados separados. Las **vértebras raquitomas**, encontradas en algunos crossopterigios y algunos tetrápodos primitivos, son un tipo especializado de vértebra aspidospóndila. El término significa «espina deshecha», en referencia a las numerosas partes separadas que constituyen cada segmento vertebral (Fig. 8.3a). Tanto el gran intercentro como el pequeño pleurocentro generalmente son pares, y con ellos está asociado un arco neural separado. Se reconocen algunos tipos de vértebras derivadas de las aspidospóndilas. En la **vértebra embolómera** existen centros separados de aproximadamente igual tamaño. En la **vértebra estereospóndila**, la vértebra consiste en un único cuerpo derivado totalmente del intercentro.

En la otra situación vertebral general de los tetrápodos, denominada **holospondilia**, todos los elementos vertebrales de un segmento están fusionados en una pieza única. Característi-





**FIGURA 8.2** Regiones de la columna vertebral. En todos los peces, la cadena de vértebras que componen la columna axial está diferenciada en dos regiones (tronco y cola), pero en los amniotas se pueden diferenciar hasta cinco regiones (cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal). El dibujo, en el que se representa la columna vertebral de un caimán, ilustra estas cinco regiones.



**FIGURA 8.3** Tipos generales de vértebras. (a) La vértebra aspidoespóndila se caracteriza porque todos los elementos osificados permanecen separados. El tipo específico que se muestra en la figura corresponde a una vértebra raquitoma, formada por tres partes diferentes: pleurocentro, intercentro y espina neural. (b) La vértebra holospóndila se caracteriza por la fusión de todos los componentes óseos. El tipo específico que se muestra corresponde a una vértebra lepospóndila, cuyo centro tiene forma de vaina.

camente, el centro fusionado deriva del pleurocentro. Si está presente, el intercentro permanece entre las vértebras como un añadido, sin osificar, al cartílago intervertebral. En la **vértebra lepospóndila**, un tipo de vértebra holospóndila especializada, el centro de la vértebra maciza tiene forma de vaina y por lo general está perforado por un canal notocordal (Fig. 8.3b).

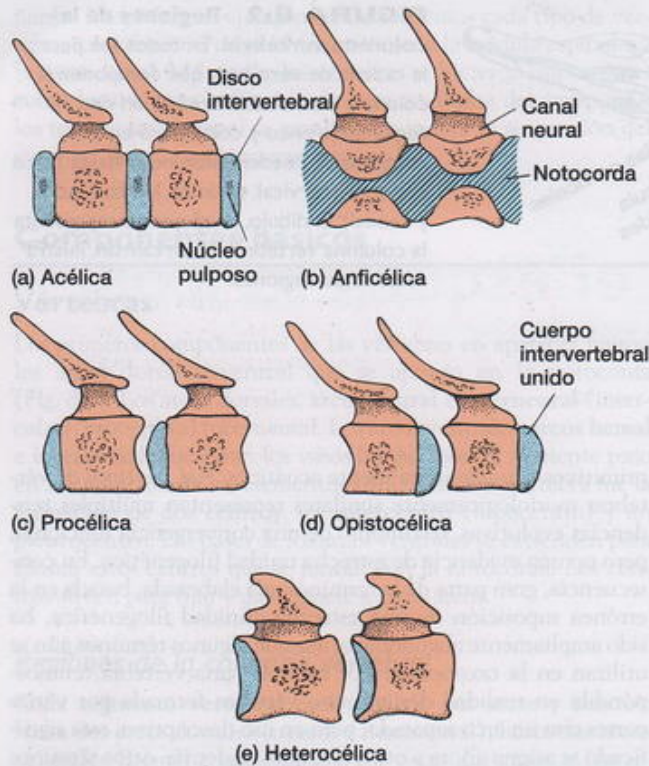
Hace tiempo se utilizó el tipo vertebral como criterio principal para definir los grupos de tetrápodos, y cada tipo se pensó que caracterizaba a una tendencia filogenética separada. Con este énfasis taxonómico, especialmente en los anfibios, surgió una proliferación de terminología descriptiva para trazar la supuesta filogenia vertebral; sin embargo, con esta aproximación los problemas se hacen evidentes. Muchos vertebrados primitivos evolucionaron desde un antecesor acuático a nuevos hábitats terrestres, y sus vértebras se modificaron para acomodarse a la vida terrestre donde predomina la marcha. Pero otros derivados de anfibios reinviadieron o secundariamente volvieron a hábitats acuáticos, donde la natación recibió renovado énfasis. Las vértebras de estos últimos anfibios, secundariamente acuáticos, son similares a las vértebras de los anfibios más

primitivos y fundamentalmente acuáticos. Así, los tipos de vértebras morfológicamente similares representan múltiples tendencias evolutivas, testimonio de una convergencia funcional, pero no una evidencia de estrecha unidad filogenética. En consecuencia, gran parte de la terminología elaborada, basada en la errónea suposición de una estrecha afinidad filogenética, ha sido ampliamente abandonada, aunque algunos términos aún se utilizan en la taxonomía. Por ejemplo, una vértebra temnospóndila en realidad designa una vértebra formada por varias partes con un arco separado, pero en uso descriptivo, este significado se asigna ahora a otros términos. Además, otros términos supervivientes, aunque desarrollados para referirse a los tetrápodos, se aplican con frecuencia a las vértebras de peces por conveniencia descriptiva.

Los centros están unidos sucesivamente en una cadena de vértebras, la **columna vertebral**. La forma de las superficies de los extremos articulares de los centros, afecta a las propiedades de la columna vertebral y a la manera en que se distribuyen las fuerzas entre las vértebras. Sería deseable un esquema funcional para clasificar los centros, pero el análisis de sus complicadas funciones mecánicas lo hace difícil y permanece incompleto. Así, se utiliza frecuentemente el criterio anatómico más tradicional que emplea la forma de articulación, admitiendo varios tipos de centros.

Los centros que tienen extremos aplanados son **acélicos (anfiplanos)**, y parecen especialmente adecuados para recibir y distribuir fuerzas en la columna vertebral (Fig. 8.4a). Si cada superficie es cóncava, el centro es **anficélico**, un diseño que parece permitir un movimiento limitado en casi todas direcciones (Fig. 8.4b): Los centros que son anteriormente cóncavos y posteriormente cóncavos se denominan **procélicos** (Fig. 8.4c). La forma inversa, posteriormente cóncavo y anteriormente convexo, caracteriza a los centros **opistocélicos** (Fig. 8.4d). Los centros **heterocélicos** tienen las superficies articulares de ambos extremos en forma de silla de montar (Fig. 8.4e). Tanto en los centros procélicos como en los opistocélicos, la superficie articular convexa de un centro se fija en la superficie cóncava del siguiente para formar un tipo de articulación esférica, que permite un movimiento extenso en la mayoría de las direcciones sin comprimir el cordón nervioso que protege sus arcos neurales. En comparación, si la serie de vértebras acélicas o anficélicas se dobla, los centros adyacentes giran alrededor de sus bordes. Si la rotación es amplia, como si se abriera una puerta, el espacio entre los centros tenderá a ampliarse y el cordón nervioso central, que discurre por encima de ellos, a comprimirse (Fig. 8.5a). Sin embargo, en los centros procélicos y opistocélicos, con articulación esférica, el punto de articula-





**FIGURA 8.4** Formas generales de los centros.

Las formas de los extremos de articulación de los centros definen tipos anatómicos específicos: (a) acélico, ambos extremos son planos; (b) anficélico, ambos extremos son cóncavos; procélico, el extremo anterior es cóncavo; (d) opistocélico, el extremo posterior es cóncavo; (e) heterocélico, los extremos de articulación tienen forma de silla de montar. Anterior hacia la derecha.

Según Kent.

ción no está en el borde sino en el centro de la superficie convexa del centro. La flexión de la serie vertebral no abre un espacio entre ellas y no se comprime indebidamente el cordón nervioso central (Fig. 8.5b). Los centros heterocélicos permiten una mayor flexión lateral y vertical, pero impiden el retorcimiento o rotación de la columna vertebral alrededor de su eje (Fig. 8.5c). Los centros heterocélicos son más comunes en la tortugas que retraen el cuello y en las vértebras cervicales de las aves.

Esta clasificación anatómica solamente incluye el criterio de la forma del centro, pero los tejidos blandos suelen estar asociados y, por lo general, son de extrema importancia en lo relativo a la función. La notocorda, o sus derivados en el adulto, a menudo atraviesa y llena las concavidades de los extremos articulares de los centros, que están recubiertos por almohadillas cartilaginosas. El término **disco intervertebral** ha sido ampliamente usado para designar cualquier almohadilla de tejido situada entre las superficies articulares de los centros. Sin embargo, en sentido estricto, un disco intervertebral de un adulto es una almohadilla de fibrocartilago cuyo interior, semejante a un gel, se denomina **núcleo pulposo** y es un derivado de

la notocorda embrionaria. Según esta definición estricta, los discos intervertebrales se encuentran solamente en los mamíferos, en los que se sitúan entre las superficies sucesivas de centros adyacentes. En otros grupos, la almohadilla entre los centros se llama **cuerpo** o **cartilago intervertebral**. La unión de los bordes de los centros adyacentes se denomina **ligamento intervertebral**, y es importante para controlar la rigidez de la columna vertebral cuando se flexiona.

Las **apófisis** son expansiones de los centros y de los arcos, salientes que se describirán después en este capítulo de forma más detallada, cuando se haga el estudio de la columna axial. En general, las apófisis engloban a las **diapófisis** y las **parapófisis**, ambas articuladas con las costillas. Las **basiapófisis** son salientes ventrolaterales pares, residuos de las bases de los arcos hemales que pueden articularse con las costillas ventrales. Las apófisis también forman antiguos, salientes entrelazados, o **zigoapófisis**, entre vértebras sucesivas. Generalmente, se aplica el término **saliente transverso** a cualquier saliente que se extiende desde el centro o desde el arco neural, aunque históricamente también se ha usado libremente sin conservar ningún significado morfológico exacto.

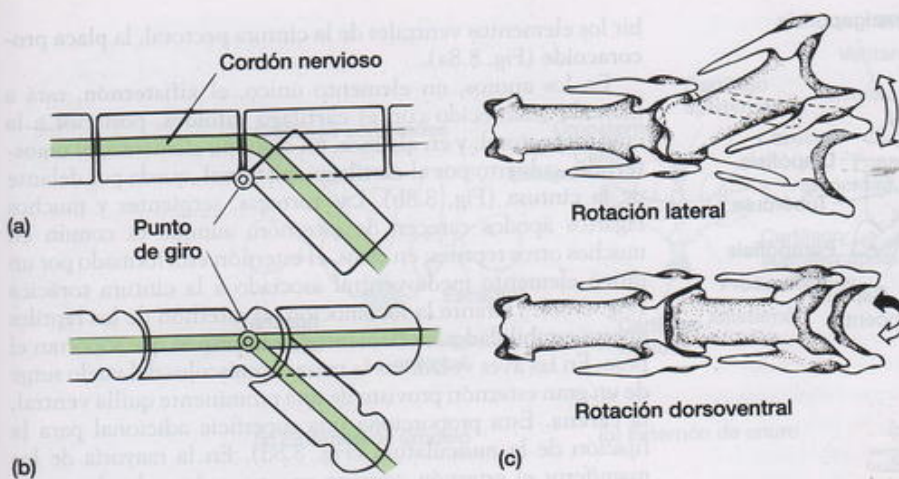
## Costillas

Las costillas son refuerzos que se fusionan o articulan con las vértebras. Las costillas proporcionan lugares para asegurar la fijación muscular, ayudan a suspender el cuerpo, forman una caja protectora alrededor de las vísceras y a veces sirven como mecanismo accesorio para la respiración. Embriológicamente, las costillas se forman a partir del cartilago de los **mioseptos**, es decir, en las hojas de tejido conjuntivo dorsoventrales que dividen los bloques sucesivos de musculatura segmentaria del cuerpo (Fig. 8.6a-c). En los labirintodontos la región postsacra lleva costillas cortas, pero en la mayoría de los tetrápodos no hay región postsacra y las vértebras caudales nunca desarrollan costillas.

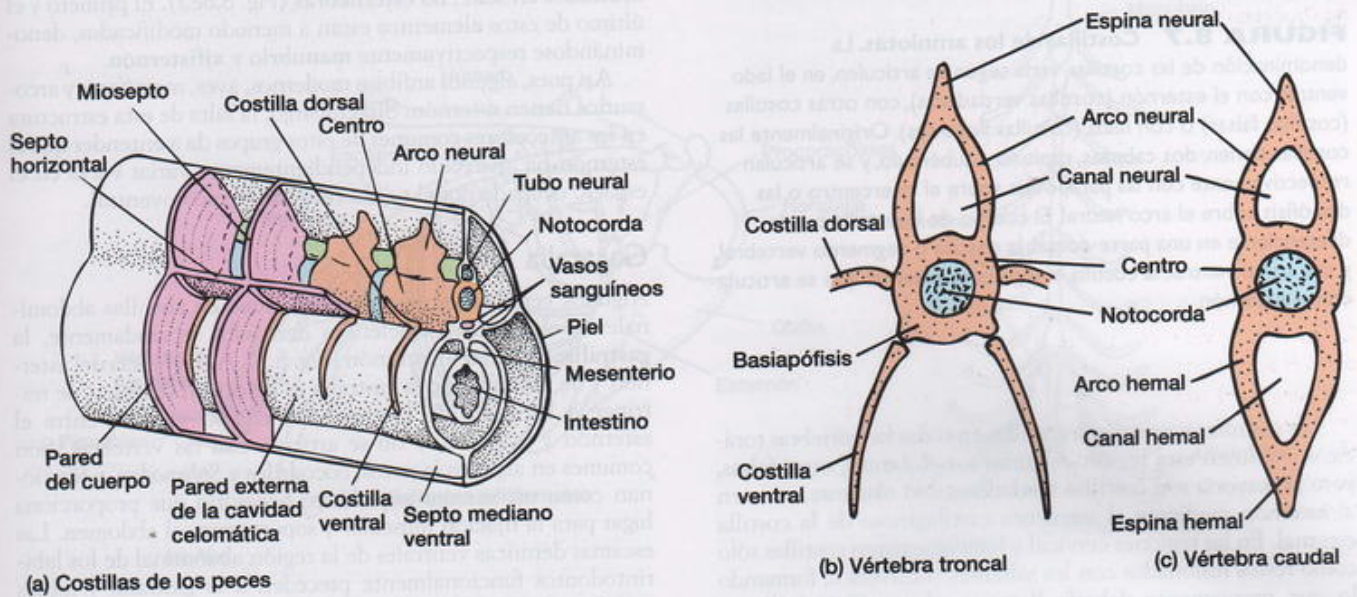
Muchos peces presentan en cada segmento vertebral dos grupos de costillas: uno dorsal y otro ventral. Las **costillas dorsales** se forman en la intersección de cada miosepto con el **septo horizontal** (septo esqueletógeno horizontal), una hoja longitudinal de tejido conjuntivo (Fig. 8.6a). Las **costillas ventrales** se forman en los puntos donde los mioseptos se unen a las paredes de la cavidad celomática. Son seriadamente homólogas de los arcos hemales de las vértebras caudales (Fig. 8.6c). En los tetrápodos uno de estos grupos de costillas se pierde y el otro, aparentemente las costillas dorsales, persiste y se convierte en las costillas de los vertebrados terrestres. Las costillas de los tetrápodos primitivos son **bicéfalas**, es decir, tienen dos cabezas que se articulan con las vértebras. La cabeza ventral de la costilla, o **capítulo**, se articula con la **parapófisis**, un saliente ventral del intercentro. La cabeza dorsal, o **tubérculo**, se articula con la **diapófisis**, un saliente del arco neural (Fig. 8.7). Si no se desarrollan estos salientes vertebrales, se conserva la superficie articular formando una pequeña concavidad, la **faceta**, para recibir a la costilla. En los amniotas se pierde el intercentro o se incorpora a otro elemento, de manera que el capítulo debe cambiar su articulación al **pleurocentro** (en la mayoría de los reptiles y aves) o entre los centros (en mamíferos).

Aunque en los tetrápodos las costillas intervienen en la locomoción, se convierten, con creces, en una parte importante del sistema respiratorio para mover el aire en los pulmones. La clasificación de las costillas de los tetrápodos se basa en el tipo de asociación que establecen con el esternón. Las costillas que





**FIGURA 8.5 Funciones de los centros.** (a) Los centros anficélicos o acélicos giran en torno a un punto situado en sus bordes, tendiendo a estirar el cordón nervioso dorsal. (b) Los centros opistocélicos y procélicos presentan una articulación esférica en sus extremos que establece un punto de rotación localizado en el centro, en lugar de en uno de los bordes; con ello se elimina el daño potencial que supone el estiramiento del cordón nervioso. (c) En los centros heterocélicos las superficies opuestas, en forma de silla de montar, encajan entre sí y permiten el giro lateral. Vista ventral de dos vértebras del avestruz *Struthio*.



(a) Costillas de los peces

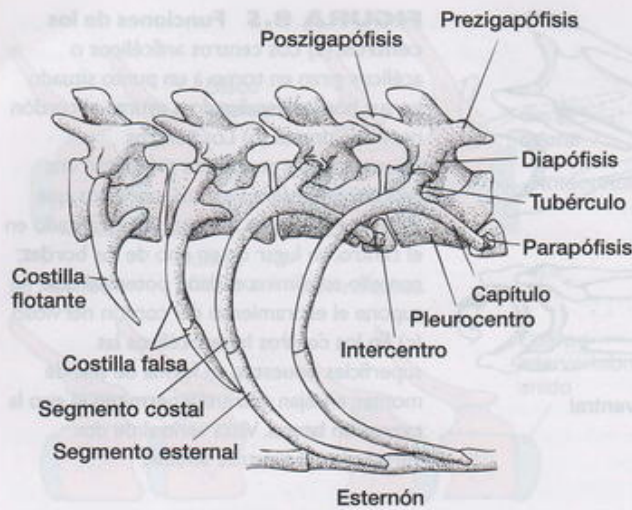
**FIGURA 8.6 Costillas.** (a) Las costillas dorsales de los peces se desarrollan donde los mioseptos se entrecruzan con el septo horizontal, y las ventrales donde los mioseptos se unen con la pared de la cavidad celomática. (b) Sección transversal de la vértebra troncal de un pez. (c) Sección transversal de la vértebra caudal de un pez. Las costillas troncales ventrales son seriadamente homólogas de los arcos hemales caudales.

se unen ventralmente con el esternón constituyen las **costillas verdaderas**. Las que se articulan con otras, pero no con el esternón, son las **costillas falsas**. Las que no se articulan ventralmente con nada constituyen las **costillas flotantes**. Las costillas verdaderas están formadas por dos segmentos articulados: la **costilla vertebral (costal)**, un segmento proximal articulado con las vértebras, y la **costilla esternal**, o segmento distal que generalmente es cartilaginosa y se une al esternón. La unión entre los segmentos vertebral y esternal se acomoda a los cambios de forma del tórax durante la expansión y compresión respiratorias.

En las aves se reducen las costillas cervicales y se fusionan a las vértebras. Las primeras costillas de la región torácica son flotantes; el resto son costillas verdaderas que se articulan con el esternón. Algunas de las costillas flotantes, y la mayoría de las

costillas verdaderas, presentan salientes o apófisis uncinadas: prolongaciones que se extienden hacia atrás desde el segmento proximal de las costillas. Los **salientes uncinados**, como sucede con el resto de la caja torácica, sirven para la fijación de la musculatura respiratoria y del hombro. En las aves, estos salientes fundamentalmente actúan como brazos de palanca de los músculos inhaladores que ensanchan la caja torácica. Salientes semejantes de las costillas también se encuentran en algunos reptiles fósiles y actuales, así como en los labirintodontos primitivos. En *Acanthostega* e *Ichthyostega*, se extienden posteriormente para solaparse con la costilla adyacente siguiente. Este solapamiento entre costillas sucesivas puede proporcionar casi toda la firmeza a las costillas torácicas, lo que da lugar a una integridad funcional para actuar como una unidad durante la ventilación pulmonar y la locomoción.





**FIGURA 8.7** Costillas de los amniotas. La denominación de las costillas varía según se articulen, en el lado ventral, con el esternón (costillas verdaderas), con otras costillas (costillas falsas) o con nada (costillas flotantes). Originalmente las costillas tienen: dos cabezas, capitulo y tubérculo, y se articulan respectivamente con las parapófisis sobre el intercentro o las diapófisis sobre el arco neural. El cuerpo de la costilla puede diferenciarse en una parte dorsal, la costilla o segmento vertebral, y una parte ventral, la costilla o segmento esternal que se articula con el esternón.

Los mamíferos presentan costillas en todas las vértebras torácicas y definen esta región. Algunas son flotantes, otras falsas, pero la mayoría son costillas verdaderas. No obstante, se unen al esternón mediante el segmento cartilaginoso de la costilla esternal. En las regiones cervical y lumbar, existen costillas sólo como restos fusionados con los salientes transversos, formando lo que propiamente debería llamarse pleurapófisis (saliente transverso más resto de costilla).

### Esternón

Es una estructura esquelética medioventral; su origen embrionario es endocondral y surge dentro del tejido conjuntivo ventral del septo y de los mioseptos adyacentes (Fig. 8.8a-f). El esternón ofrece un lugar de origen para los músculos torácicos. También asegura las puntas ventrales de las costillas verdaderas para completar una caja protectora formada por costillas condricadas u osificadas. Esta **caja torácica** rodea a las vísceras y consta de costillas y elementos esternales. Los cambios de tamaño y forma de la caja torácica también actúan para comprimir y expandir los pulmones, facilitando la ventilación. El esternón puede estar formado por una única placa ósea o por varios elementos en serie.

Los peces carecen de esternón. Cuando aparece primero en los tetrápodos, el esternón no aparenta ser un derivado filogenético de las costillas o de la cintura pectoral, aunque en muchos grupos se ha asociado secundariamente con ambos. Los primeros tetrápodos fósiles carecen de esternón, pero sí lo tienen las formas modernas de anfibios. El esternón de muchos urodelos consiste en una única **placa esternal** medioventral, provista de surcos a lo largo de los bordes anteriores para reci-

bir los elementos ventrales de la cintura pectoral, la **placa procoracoide** (Fig. 8.8a).

En los anuros, un elemento único, el **xifisternón**, está a menudo guarnecido con el **cartilago xifoides**, posterior a la cintura pectoral; y en algunos, un segundo elemento, el **omosternón**, cubierto por el **cartilago episternal**, queda por delante de la cintura (Fig. 8.8b). Las tortugas, serpientes y muchos lagartos ápodos carecen de esternón, aunque es común en muchos otros reptiles; en éstos, el esternón está formado por un único elemento medioventral asociado a la cintura torácica (Fig. 8.8c). Durante la locomoción, el esternón de los reptiles aporta estabilidad a los elementos de la cintura que soportan el peso. En las aves voladoras la masa de músculos del vuelo surge de un gran esternón provisto de una prominente quilla ventral, la **carena**. Esta proporciona una superficie adicional para la fijación de la musculatura (Fig. 8.8d). En la mayoría de los mamíferos el esternón consiste en una cadena de elementos osificados en serie, las **esternebras** (Fig. 8.8e,f). El primero y el último de estos elementos están a menudo modificados, denominándose respectivamente **manubrio** y **xifisternón**.

Así pues, algunos anfibios modernos, aves, mamíferos y arco-saurios tienen esternón. Sin embargo, la falta de esta estructura en los antecesores comunes de estos grupos da a entender que el esternón ha aparecido independientemente varias veces en el espacio ocupado por el tejido conjuntivo medioventral.

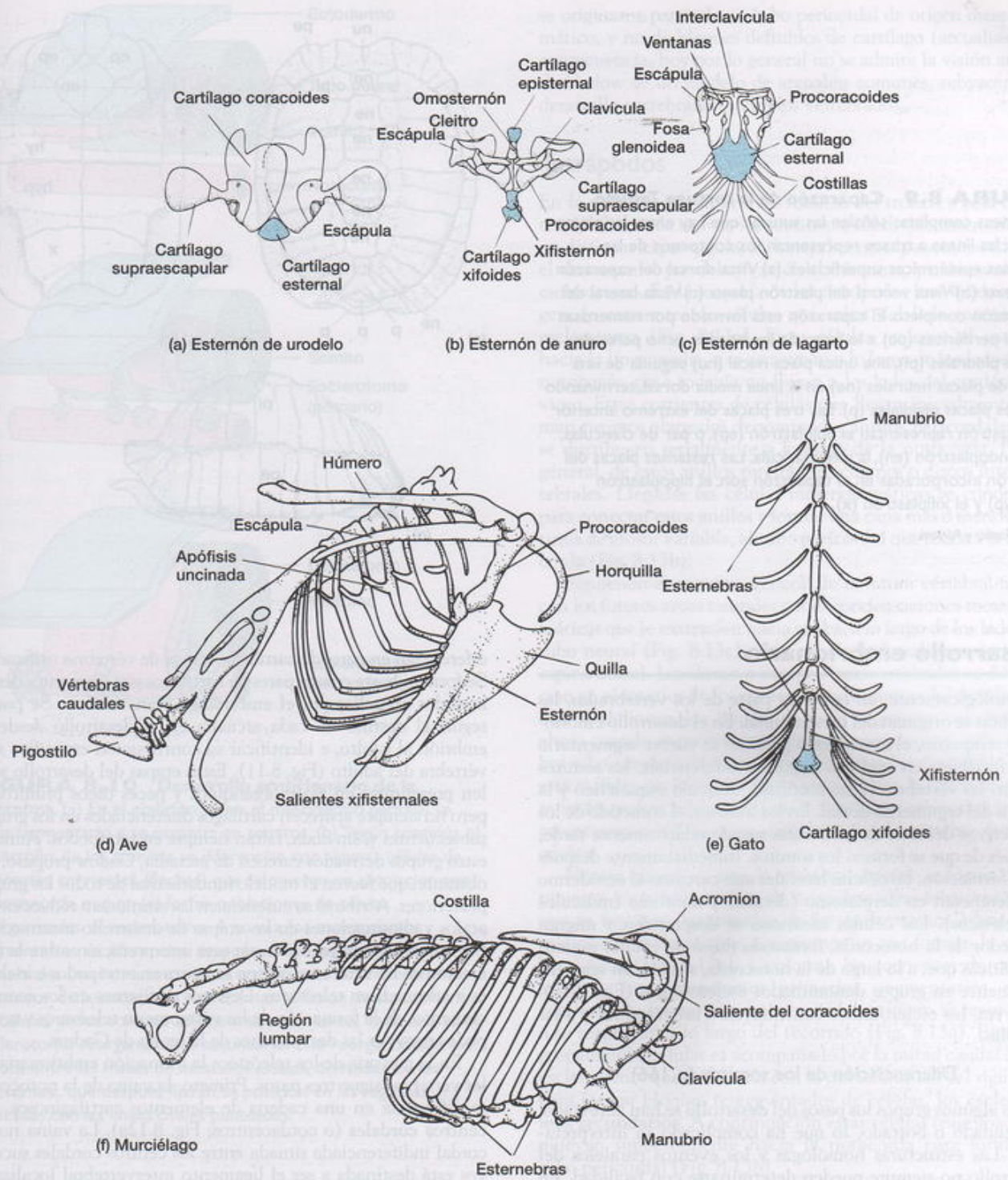
### Gastralia

Algunos vertebrados presentan un grupo de costillas abdominales o elementos esqueléticos derivados separadamente, la **gastralia**, posterior al esternón (Fig. 8.2). A diferencia del esternón y de las costillas, la gastralia es de origen dérmico, se restringe a los lados de la pared del cuerpo ventral, entre el esternón y la pelvis, y no se articula con las vértebras. Son comunes en algunos lagartos, cocodrilos y *Sphenodon*, y funcionan como un sistema esquelético accesorio que proporciona lugar para la fijación muscular y soporte para el abdomen. Las escamas dérmicas ventrales de la región abdominal de los labirintodontos funcionalmente preceden a la gastralia y quizás anatómicamente dieron lugar a ella. A su vez, éstas probablemente estén relacionadas con las escamas ventrales de los antecesores ripidistios.

Como con la gastralia, estas escamas ventrales ayudan al soporte de las vísceras, puesto que en muchos labirintodontos estaban organizadas en filas estrechas en forma de entrantes y salientes (chevrón). En *Acanthostega* son muy prominentes y los chevrones están interrumpidos por un sistema de filas transversales de escamas.

En las tortugas el **plastrón** está formado por placas óseas que forman el suelo del caparazón (Fig. 8.9a-c). Consiste en un grupo de elementos dérmicos ventrales fusionados, incluyendo aportaciones de las clavículas (epiplastrones) e interclavícula (endoplastrón), así como elementos dérmicos de la región abdominal (posiblemente la gastralia). Estos huesos dérmicos ventrales, por lo general, faltan en aves y mamíferos, pero en muchos peces se forman huesos en la dermis de la región abdominal. En peces y otros vertebrados, la dermis muestra un rápido potencial para producir derivados esqueléticos independientemente, como las gastralias, en diferentes líneas filogenéticas. Debido a estos múltiples, aunque independientes, derivados de la dermis, quizás sea mejor restringir el término de **gastralia** a los elementos de la región abdominal con forma de costilla, en lugar de aplicar el término a todo hueso dérmico abdominal.





**FIGURA 8.8 Esternón de tetrápodos.** (a) Urodelo, vista ventral. (b) Anuro, vista ventral. (c) Esternón de lagarto, vista ventral. (d) Esternón de ave, vista lateral. En las aves el esternón, extremadamente aquillado, forma una carena o quilla que ofrece un incremento de superficie de fijación para los desarrollados músculos del vuelo. En la columna axial la cola es corta, y termina en un pigostilo especializado que sostienen el abanico de plumas de la cola; los huesos pelvianos y muchas de las vértebras están fusionadas, y el hombro está rodeado por el ancho procoracoides. En los murciélagos las esternebras son robustas y están fusionadas. En la columna axial, la región lumbar y las espinas neurales son cortas, las costillas anchas, y el saliente del coracoides y las clavículas son largas, lo que refleja una ventajas en el vuelo. (e) Esternón de mamífero (gato), vista ventral. (f) Esternón de murciélago, vista lateral. En los murciélagos, las esternebras son robustas y están fusionadas. En la columna axial, la región lumbar y las espinas neurales son cortas; las costillas anchas; y el saliente del coracoides y las clavículas son anchos, lo que reflejan el papel importante que tienen en el vuelo.

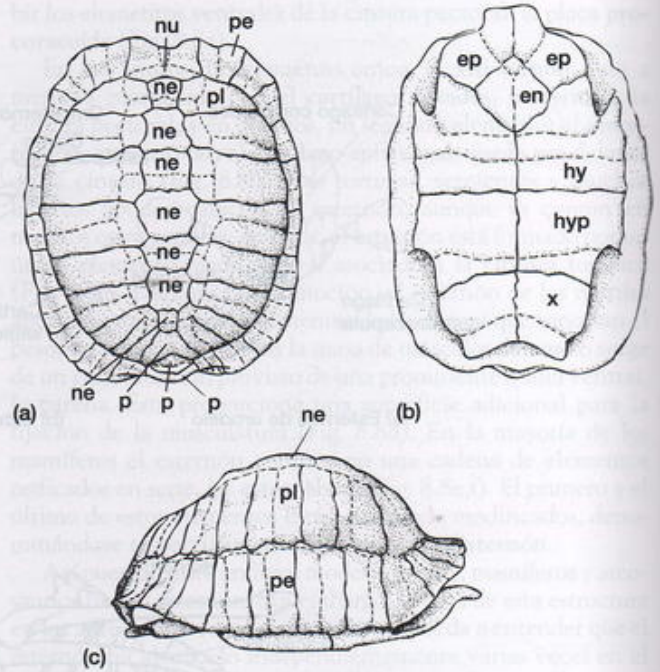
(a-e) Según Smith; (f) según Hildebrand.



### FIGURA 8.9 Caparazón de la tortuga Testudo.

Las líneas completas señalan las suturas que hay entre las placas óseas; las líneas a trazos representan los contornos de las escamas epidérmicas superficiales. (a) Vista dorsal del caparazón convexo. (b) Vista ventral del plastrón plano. (c) Vista lateral del caparazón completo. El caparazón está formado por numerosas placas periféricas (pe) a lo largo de los bordes, ocho pares de placas pleurales (pl), una única placa nugal (nu) seguida de una serie de placas neurales (ne) en la línea media dorsal, terminando en tres placas pigdiales (p). Las tres placas del extremo anterior del plastrón representan el epiplastrón (ep), o par de clavículas, y el endoplastrón (en), la interclavícula. Las restantes placas del plastrón incorporadas en el caparazón son: el hipoplastrón (hy, hyp) y el xifiplastrón (x).

Según Romer y Parsons.



## Desarrollo embrionario

Embriológicamente, en la mayor parte de los vertebrados, las vértebras se originan del mesénquima. En el desarrollo embrionario temprano, el mesoderma paraxial se vuelve segmentario y se distribuye en somitos. Según se diferencian, los somitos forman las vértebras (y las costillas), músculo esquelético y la dermis del tegumento dorsal. En los somitos, el cometido de los respectivos destinos de las células sucede relativamente tarde, después de que se formen los somitos. Inmediatamente después de su formación, las células laterales más cercanas al ectodermo se diferencian en dermatomo (dermis) y miotomo (músculos esqueléticos). Las células medianas se desprenden y migran alrededor de la notocorda, formando flujos de células mesenquimáticas que, a lo largo de la notocorda, se colocan segmentariamente en grupos denominados esclerotomos (Fig. 8.10). A su vez, los esclerotomos contribuyen a las vértebras y a las costillas.

### Diferenciación de los somitos (p. 166)

En algunos grupos los pasos del desarrollo se han abreviado, enmendado o borrado, lo que ha complicado su interpretación. Las estructuras homólogas y los eventos paralelos del desarrollo no siempre pueden determinarse con facilidad. En consecuencia, la interpretación y terminología acompañante aplicada a los pasos del desarrollo y a los derivados adultos varían ampliamente. Sin llegar a confundirnos con la parte esotérica de estas controversias, veamos qué podemos decir con cierta exactitud.

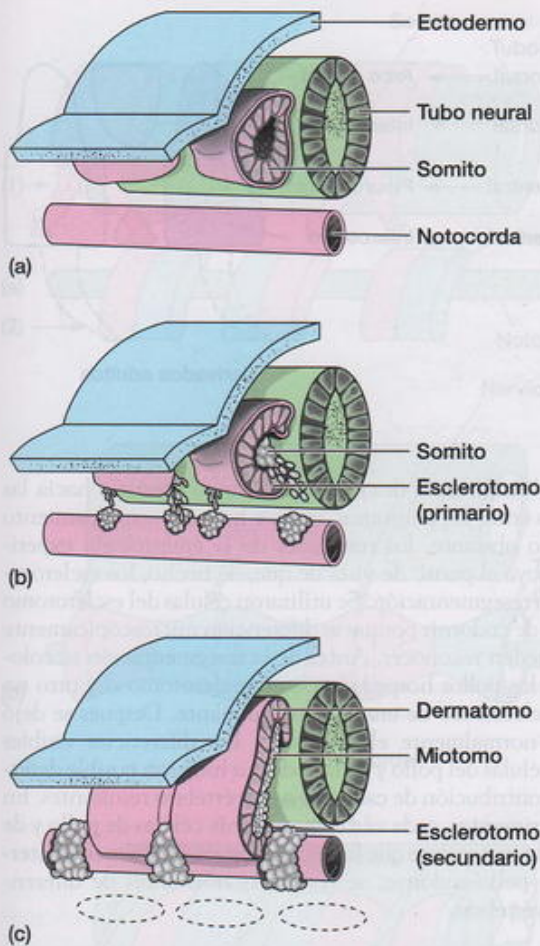
## Peces

En los elasmobranquios y muchos peces óseos primitivos, las células que llegan del esclerotomo y que fluyen hacia el interior se congregan primero en grupos separados y directamente se

diferencian en pares de cartílagos en vez de vértebras osificadas. Se forman hasta cuatro pares de cartílagos por segmento, denominados **arcualias** por el embriólogo Hans Gadow. Se puede seguir el destino de cada arcualia en el desarrollo desde el embrión al adulto, e identificar su contribución específica a la vértebra del adulto (Fig. 8.11). Estas etapas del desarrollo suelen presentarse en elasmobranquios y peces óseos primitivos, pero no siempre aparecen cartílagos diferenciados en los grupos subsecuentes y, sin duda, faltan siempre en tetrápodos. Aunque estos grupos derivados carecen de arcualia, Gadow propuso, no obstante, que fueron el modelo fundamental de todos los grupos posteriores. Atribuyó su ausencia en los amniotas a reducciones, atajos y eliminaciones en las etapas de desarrollo intermedias. Sin embargo, esto parece forzar una interpretación sobre la formación de las vértebras, que no se ajusta en tetrápodos e incluso es inadecuada en teleosteos. Dejemos de fijarnos en los acontecimientos de la formación de las vértebras en teleosteos y tetrápodos para ver las desviaciones de la teoría de Gadow.

En la mayoría de los teleosteos la formación embrionaria de las vértebras sigue tres pasos. Primero, la vaina de la notocorda se diferencia en una cadena de elementos cartilaginosos, los **centros cordales** (o cordacentros; Fig. 8.12a). La vaina notocordal indiferenciada situada entre los centros cordales sucesivos está destinada a ser el ligamento intervertebral localizado entre las vértebras del adulto. Segundo, el mesénquima local se condensa a nivel de los mioseptos. Estas condensaciones se convierten en primordios cartilaginosos dando los llamados **centros de arcos** (arcualias para algunos) que darán lugar a los arcos dorsales y ventrales. Tercero, las células de origen esclerotomal se condensan en la superficie de la vaina notocordal y forman el tubo pericordal, que se osifica sin pasar primero por un estado cartilaginoso (Fig. 8.12b). A medida que la formación vertebral continúa, los centros cordales profundos se fusionan con sus respectivos centros pericordales superficiales. A menudo, aunque no siempre, los centros de arcos se fusionan con el tubo peri-





**FIGURA 8.10** Desarrollo embrionario de la vértebra. (a) En el embrión joven, el mesodermo paraxial se hace segmentario y se organiza en somitos. (b) Según continúa el desarrollo, de los somitos se diferencian con algunas células de diferentes corrientes (flechas) que se mueven en asociación con la notocorda, que en (c) forma poblaciones de células reorganizadas, el esclerotomo. A su vez, los esclerotomos segmentarios se diferencian después en los segmentos vertebrales (no se muestran). Las poblaciones del esclerotomo alrededor de la notocorda representan la fusión de las corrientes de células de los somitos adyacentes, y por tanto, cada uno es un esclerotomo reorganizado o secundario. Esta reorganización los coloca entre las masas de músculos axiales, derivadas de los miotomos, que después fijarán su posición en las regiones indicadas con las líneas ovales punteadas.

cordal y se osifican (Fig. 8.12c). Por tanto, aunque las arcualias preceden y luego contribuyen a la formación de las vértebras en elasmobranquios y en algunos peces óseos primitivos, este modelo no es seguido estrictamente en peces derivados como los teleosteos. En éstos, los primordios cartilagosos constituyen el origen de los centros de los arcos, pero el tubo pericardal y la vaina notocordal, y no las arcualias, constituyen los orígenes de los centros.

En los tetrápodos las vértebras no se desarrollan de arcualias modificadas, ni siquiera en parte. Los centros de los tetrápodos

se originan a partir de un tubo pericardal de origen mesenquimático, y no de bloques definidos de cartílago (arcualias). En consecuencia, hoy por lo general no se admite la visión amplia de Gadow de un modelo de arcualias comunes, subyacente al desarrollo vertebral en todos los vertebrados.

## Tetrápodos

En la cadena segmentaria de somitos del tronco y cola de los tetrápodos, cada uno de los somitos se subdivide internamente en distintas capas celulares. Lateralmente, los somitos forman el dermatomo, por debajo de él, el miotomo, y entre ambos el esclerotomo. En la mayoría de los tetrápodos las vértebras surgen de corrientes de células que salen del lado interno del esclerotomo (Fig. 8.13a). Estas células emigran al interior, hacia la línea media, y se arraciman a lo largo de los lados de la notocorda, pero todavía no llegan a los lados del cordón nervioso. Estas corrientes de células que llegan inicialmente forman racimos alargados denominados **anillos pericordales** que se distribuyen serialmente a lo largo de la notocorda. Por lo general, de estos anillos surgirán los cuerpos o discos intervertebrales. Llegadas las células mesenquimáticas se condensan para conectar estos anillos y formar una capa más o menos continua de grosor variable, el **tubo pericardal** que rodea a la notocorda (Fig. 8.13b).

Siguiendo el esquema general de la futura vértebra, aparecen los futuros arcos neurales como condensaciones mesenquimáticas que se extienden hacia arriba, a lo largo de los lados del tubo neural (Fig. 8.13c), y en un alargado saliente dorsal, la espina dorsal. Los discos o cuerpos intervertebrales se diferencian en el interior de los anillos del tubo pericardal de tal modo que se delimitan los límites de cada segmento vertebral. Es ahora cuando se reconoce el esquema completo de cada vértebra y las condensaciones mesenquimáticas se condifican. De esta manera, en la mayoría de los tetrápodos, la formación ósea es endocondral y la subsiguiente osificación reemplaza a estos precursores cartilaginosos, dando lugar a la vértebra ósea del adulto.

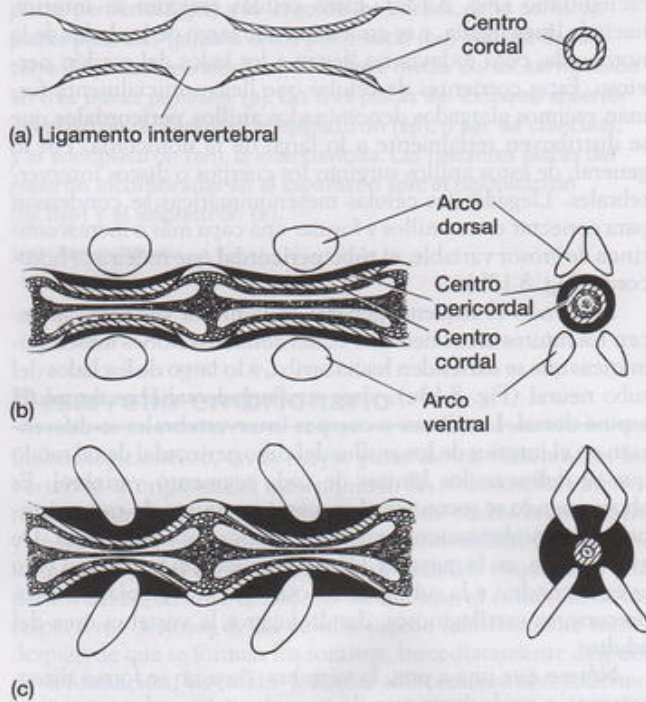
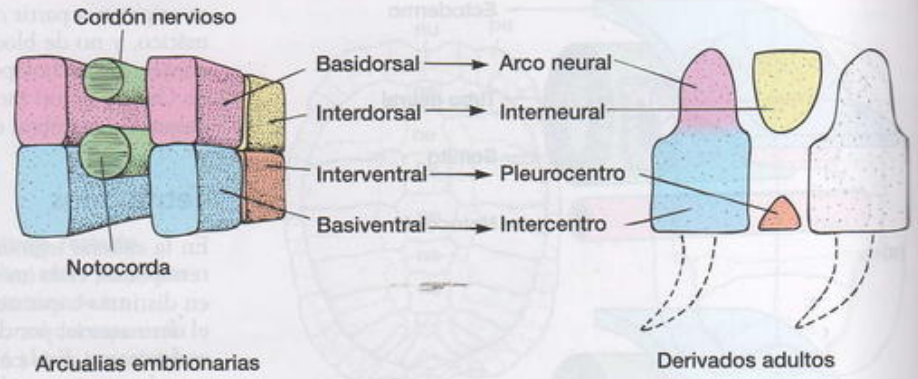
Nótese que una a una, la vértebra ósea no se forma directamente o exclusivamente de su esclerotomo adyacente sino que se fusionan las mitades de los esclerotomos adyacentes originando esclerotomos resegmentados que forman la vértebra básica (Fig. 8.13c). Conforme las corrientes de células salen de los esclerotomos primarios, segmentarios, en su camino para formar el tubo pericardal, primero se reagrupan, o se reagrupan a lo largo del recorrido (Fig. 8.13a). Este reagrupamiento celular es acompañado por la mitad caudal de un esclerotomo, que se fusiona con la mitad craneal del siguiente para formar bloques resegmentados de células, los **esclerotomos secundarios**. A continuación estas células reagrupadas se mueven supuestamente hacia la notocorda para formar el tubo pericardal (Fig. 8.13b).

Esto proporciona un mecanismo de desarrollo por el cual el esclerotomo y su miotomo, inicialmente asociados, se reordenan o alternan antes de diferenciarse en vértebras y músculos respectivamente (Fig. 8.10).

De esta manera, la musculatura se forma entre dos vértebras adyacentes en lugar de frente a una vértebra. De esta forma los músculos actúan sobre las vértebras adyacentes en una posición funcional adecuada. Por supuesto, si el músculo estuviera fijado sólo en una vértebra no tendría un papel funcionalmente significativo. Los nervios espinales brotan y salen entre vértebras sucesivas.



**FIGURA 8.11 Arcualias.** Durante el desarrollo embrionario de algunos peces primitivos, las células mesenquimáticas que se reúnen alrededor de la notocorda forman bloques de cartilago, hasta cuatro pares por segmento; estos bloques se denominan arcualias. De cada arcualia se puede seguir su embriología hasta la formación de la vértebra del adulto.



**FIGURA 8.12 Formación embrionaria de las vértebras de teleosteos.** Se muestran los sucesivos estados de desarrollo embrionario en vista lateral (izquierda de cada figura) y secciones transversales (derecha de cada figura) de la parte media de un centro en formación. (a) En la vaina notocordal se forma un centro cordal (cordacentro). (b) Los rudimentos cartilagosos pares, o primordios, de los arcos dorsal y ventral se forman a partir de condensaciones mesenquimáticas del miosepto. En el interior del tubo pericordal, formado por células esclerotomales, aparecen los centros de osificación pericordal (autocentro). (c) El centro cordal se incorpora en el centro pericordal osificado, formando el centro. Con frecuencia, los arcos se fusionan con el centro y se osifican con él. La notocorda puede persistir en forma de almohadillas cartilagosas intervertebrales, como ligamentos intervertebrales y como una notocorda estrechada que corre por el centro de los centros.

Algunos científicos que han realizado cortes seriados de vértebras de mamíferos en desarrollo, discuten que suceda esta resegmentación. Argumentan que las células, de manera directa,

emigran oblicuamente desde el esclerotomo primario hacia las posiciones entre los miotomos, sin que haya un reagrupamiento previo. No obstante, los resultados de la embriología experimental apoya el punto de vista de que, de hecho, los esclerotomos sufren resegmentación. Se utilizaron células del esclerotomo de pollo y de codorniz porque se diferencian microscópicamente y así se pueden reconocer. Antes de la resegmentación se colocaron, en los pollos hospedadores, un esclerotomo sí y otro no con un esclerotomo de una codorniz donante. Después se dejó proseguir normalmente el desarrollo. Las diferencias visibles entre las células del pollo y de la codorniz hicieron posible determinar la contribución de cada una a las vértebras resultantes. En estos experimentos, cada vértebra contenía células de pollo y de codorniz, lo que sugiere que los esclerotomos, inicialmente alternantes de pollo-codorniz, se resegmentaron antes de diferenciarse en vértebras.

## Filogenia

### Peces

#### Agnatos

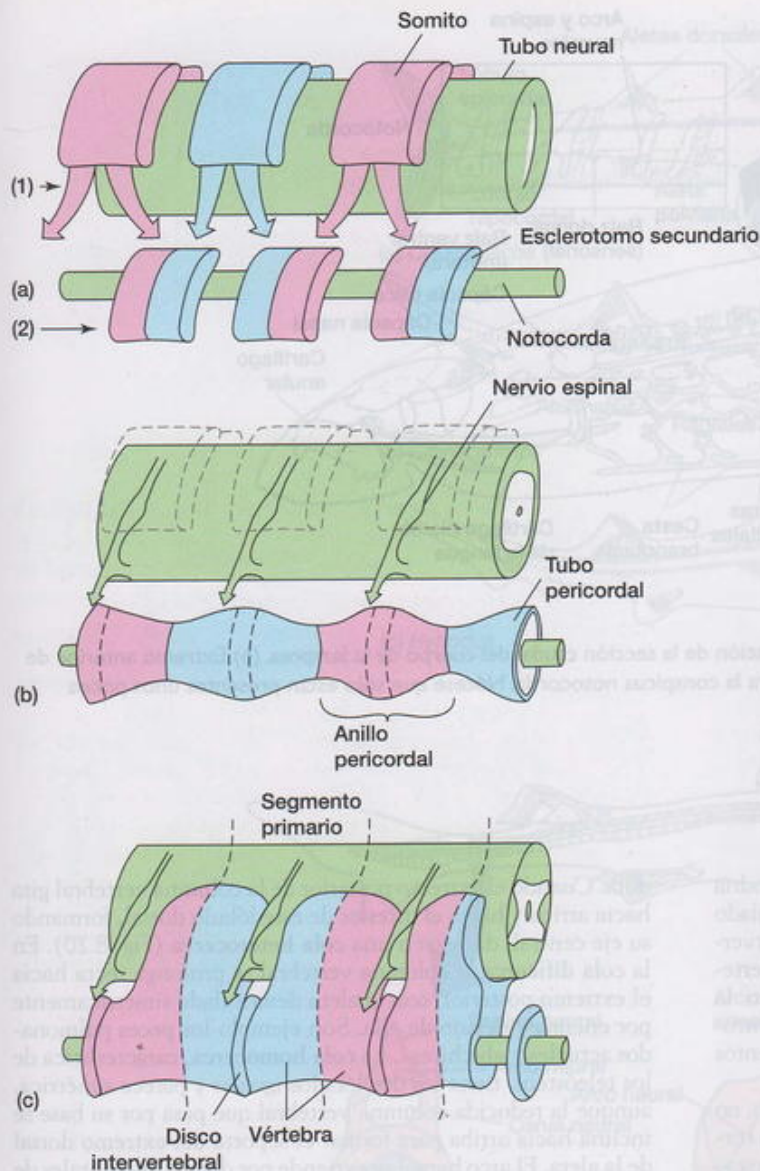
En los ostracodermos generalmente hay una notocorda bastante grande y conspicua; sin embargo, los elementos vertebrales son raros. Solamente se han observado huellas de impresiones de estos elementos en ejemplares fósiles de heterostracos, osteostracos y galeáspidos. Estos elementos vertebrales probablemente son pequeñas piezas sin osificar de vértebras que rodean una notocorda turgente. Así, en los ostracodermos hay una fuerte notocorda que proporciona el eje mecánico central al cuerpo.

En los mixines y las lampreas actuales la situación es similar. Los mixines poseen una notocorda patente, pero ésta carece de cualquier indicio de elementos vertebrales. Las lampreas presentan elementos vertebrales, pero son piezas cartilagosas pequeñas que descansan dorsalmente sobre una notocorda muy patente que proporciona el soporte axial al cuerpo (Fig. 8.14a,b).

#### Gnatostomados

**Peces primitivos** La columna axial de la mayoría de los peces primitivos estaba formada por una conspicua notocorda. No hay pruebas de la existencia de un centro vertebral, aunque generalmente presentaban arcos ventrales y dorsales. Este modelo era el de los condictios primitivos. La conspicua noto-





**FIGURA 8.13** Desarrollo de la vértebra en un mamífero generalizado. (a) El esclerotomo primario (no mostrado) se forma a partir de células del lado medio que parten como corrientes hacia abajo, hacia la notocorda (flechas gruesas abiertas). Estas corrientes de células que llegan forman los esclerotomos secundarios, representados como bloques, la mitad derivan de un somito y la otra mitad del somito adyacente. (b) Estas células esclerotomales que llegan en seguida se acumulan como anillos pericordales que se repiten, crecen en contacto y dan lugar al tubo pericordal más o menos continuo. (c) Las células agrupadas del tubo pericordal crecen hacia arriba, alrededor del tubo nervioso, luego por encima de él, y forman el diseño de los arcos y espinas neurales. La condricificación, seguida normalmente de osificación, da lugar a la vértebra ósea adulta. Los discos intervertebrales se diferencian entre las vértebras en el interior de los anillos pericordales.

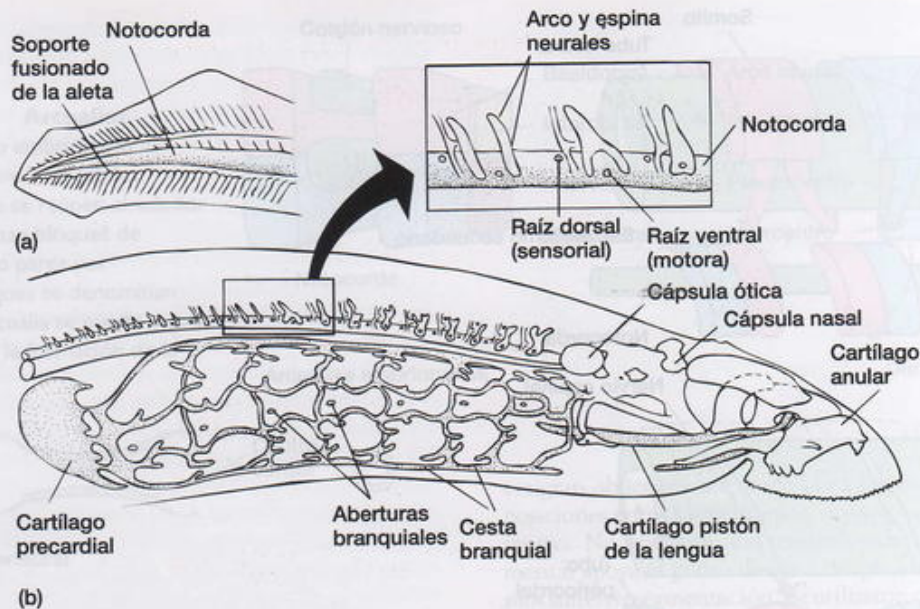
corda proporcionaba el soporte axial (Fig. 8.15a-c), pero la columna vertebral estaba representada sólo por los arcos neurales y hemales cartilaginosos. En los tiburones evolucionados estos elementos vertebrales se alargan y se convierten en el elemento estructural predominante del eje del cuerpo, aunque persiste la notocorda comprimida dentro de los centros vertebrales (Fig. 8.15d).

Algunos placodermos conservan el testimonio de una notocorda prominente en la que se apoyan los arcos hemales y neurales osificados (Fig. 8.16a). Las impresiones fósiles de la mayoría de los acantodos muestran una clara evidencia de series de arcos hemales y neurales osificados (Fig. 8.16b). Estos arcos se asientan sobre una notocorda patente. La notocorda de los paleoniscoides no estaba comprimida y se extendía desde casi el cráneo hasta el extremo de la cola. Una serie de espinas neurales se situaban dorsalmente a lo largo de la notocorda, y los arcos hemales ventrales la acompañaban en las regiones del tronco y la cola.

En los peces óseos primitivos actuales, como el esturión o el pez espátula, la columna vertebral no está osificada, lo que presumiblemente es una condición secundaria; no obstante, existen algunos elementos vertebrales en cada segmento (Fig. 8.17a). En los peces óseos más evolucionados, como *Amia* (Fig. 8.18a-d) y los teleósteos (Fig. 8.17b,c), la columna vertebral está osificada característicamente, y sus centros más conspicuos reemplazan a la notocorda como soporte mecánico principal del cuerpo. Las espinas neurales y las costillas se desarrollan más, así como elementos óseos accesorios que ayudan internamente a estabilizar alguna de las aletas impares.

Mecánicamente, la columna axial de los peces representa un eje elástico. Los movimientos de flexión laterales producidos por la musculatura del cuerpo hacen que la columna se comprima (Fig. 8.19a,b). Incluso durante una situación de máxima velocidad, la notocorda, o las vértebras osificadas del pez, experimentan una tensión adecuada a la capacidad que necesitan para aguantar sin romperse o colapsarse (Fig. 8.19c). Sin embargo,





**FIGURE 8.14 Esqueleto de la lamprea.** (a) Ampliación de la sección caudal del cuerpo de la lamprea. (b) Extremo anterior de la lamprea con una ampliación del esqueleto axial que muestra la conspicua notocorda. Nótese que sólo están presentes unos pocos elementos vertebrales cartilaginosos.

(a) Según Remane; (b) según Jollie.

cuando la columna vertebral se flexiona lateralmente podría doblarse, y sus vértebras desarticularse, si estuvieran demasiado holgadamente articuladas (Fig. 8.19d). Los ligamentos intervertebrales resisten esto y restituyen la rigidez de la columna vertebral. De esta manera, los centros parecen intervenir en la compresión, y la rigidez que resiste el arqueamiento está controlada por el grado de flexibilidad permitida por estos ligamentos intervertebrales (Fig. 8.19e).

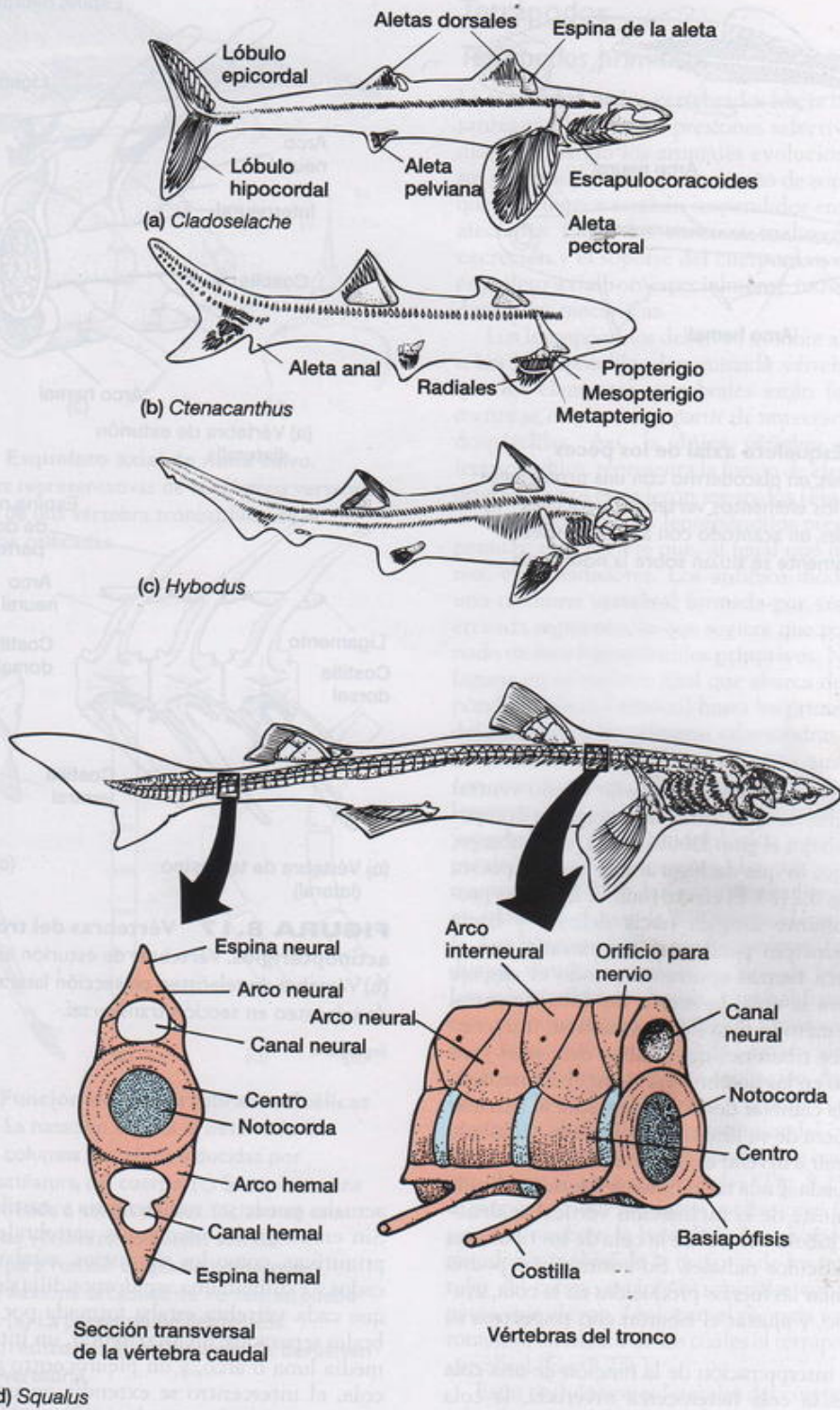
Aunque la fuerza predominante parece ser la compresión, en algunos peces la columna axial puede ser capaz de resistir la torsión, la tendencia de la columna axial a girarse o «retorcerse». Las fuerzas de torsión son especialmente agudas en los peces con colas asimétricas, en las que uno de los lóbulos es bastante más largo. En estos peces, la oscilación de la cola asimétrica produce un deseable empuje hacia arriba, aunque también tiende a girar la columna axial, posiblemente afectando incluso a las vértebras del tronco. En estos peces y en los tetrápodos algunas características del diseño de la columna axial parecen estar orientadas a las demandas mecánicas del giro o torsión, ya que ésta pone en peligro a toda la columna vertebral. La consolidación de elementos vertebrales independientes en una columna vertebral holospódila, formada por vértebras macizas, contribuye a resistir las fuerzas de torsión. Las largas espinas neurales que se extienden sobre varios segmentos unen funcionalmente a las regiones adyacentes para resistir juntos la torsión. Si la notocorda permanece conspicua, su envuelta suele ser bastante gruesa, y estar rodeada por bandas de tejido conjuntivo fibroso, orientado de manera que resista una torsión considerable.

**Esqueleto caudal y aletas** El esqueleto axial de la mayoría de los peces se prolonga en la cola, donde puede adoptar diversas formas. La cola de muchos peces es asimétrica, con un lóbulo dorsal grande y uno ventral pequeño separados por una escota-

dura. Cuando el extremo posterior de la columna vertebral gira hacia arriba y hacia el interior de este lóbulo dorsal, formando su eje central, da lugar a una cola heterocerca (Fig. 8.20). En la cola dificercia la columna vertebral se prolonga recta hacia el extremo posterior, con la aleta desarrollada simétricamente por encima y debajo de ella. Son ejemplo los peces pulmonados actuales y «bichires». La cola homocerca, característica de los teleosteos, tiene los dos lóbulos iguales y parece simétrica, aunque la reducida columna vertebral que pasa por su base se inclina hacia arriba para formar el soporte del extremo dorsal de la aleta. El arco hemal se extiende por debajo en puntales de soporte, conocidos como hipurales, en los que se fija el resto de la aleta (Fig. 8.20a-c). La cola homocerca simétrica no era común entre los vertebrados primitivos. Más bien, la mayoría de los ostracodermos muestran una condición heterocerca (Fig. 8.20a), o incluso una condición heterocerca «invertida», denominada cola hipocerca, en la que el eje vertebral penetra en la cola y gira hacia abajo dentro de un amplio lóbulo ventral. Las colas simétricas dificercia y homocerca (Fig. 8.20b,c) generalmente derivan de antecesores con colas heterocercas asimétricas. Son comunes en los peces que presentan pulmones o vejigas gaseosas, que dan a sus cuerpos densos una «flotabilidad» neutra. En los tiburones, que carecen de estas estructuras, el empuje hacia arriba aparentemente lo proporciona el amplio lóbulo dorsal de la cola heterocerca.

Cuando se extirpan las colas heterocercas a los tiburones, y se estudian por separado en tanques de experimentación, se observa que tienden a empujar hacia abajo contra el agua; esto da lugar a una fuerza de reacción hacia arriba en la cola, lo que produce el empuje de elevación (Fig. 8.21). En efecto, cuando se quita sólo el lóbulo dorsal o el ventral de la cola, se pone de manifiesto que el empuje producido por los dos lóbulos difiere en magnitud y dirección (Fig. 8.21b). En general, cuando la

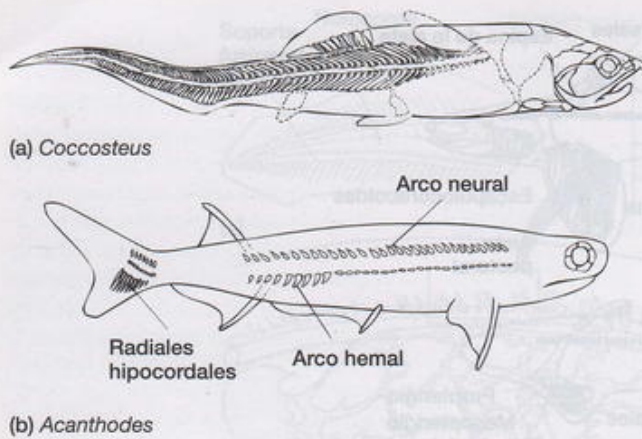




**FIGURA 8.15** Esqueleto axial de los tiburones y de sus antecesores. (a) Tiburón del paleozoico *Cladoseleche*, con una cadena de arcos neurales que se supone estaban situados sobre la notocorda, prolongada hasta el interior de la cola. (b) *Ctenacanthus* del final del Paleozoico. (c) *Hybodus* del Mesozoico. (d) Tiburón moderno *Squalus*. En los elasmobranquios los elementos vertebrales tienden a alargarse, sustituyendo a la notocorda en las formas modernas, como principal soporte mecánico del cuerpo.

(a-c) Según Carroll.





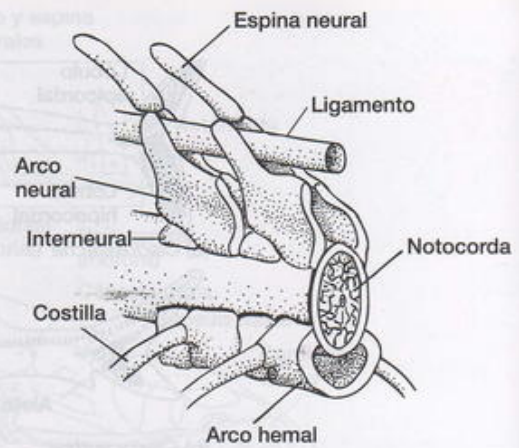
**FIGURA 8.16** Esqueleto axial de los peces primitivos. (a) *Coccoosteus*, un placodermo con una prominente notocorda que soporta los elementos vertebrales dorsales y ventrales. (B) *Acanthodes*, un acantodo con arcos hemales y neurales que presumiblemente se sitúan sobre la notocorda.

Según May-Thomas y Miles.

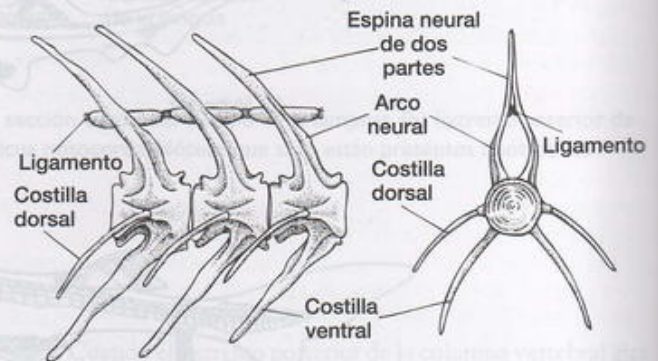
cola golpea hacia atrás y adelante, el pequeño lóbulo ventral desvía agua hacia arriba, lo que causa una pequeña componente de fuerza hacia abajo; el gran lóbulo dorsal, sin embargo, desvía agua hacia abajo, lo que da lugar a una fuerza opuesta mayor hacia arriba (Fig. 8.21b). El efecto total de la cola es producir una fuerza resultante dirigida hacia delante y hacia arriba. Aunque en principio pueda parecer extraño que el lóbulo ventral produzca fuerzas contrarias a todo el empuje hacia arriba que genera la cola, la acción del lóbulo ventral podría representar un método para llevar a cabo un fino control del ascenso. En los tiburones que acaban de comer gran cantidad de alimento o en las hembras grávidas, el centro de la masa del cuerpo podría cambiar desfavorablemente al bascular o inclinar el cuerpo fuera de su línea de navegación. El lóbulo ventral podría contribuir a nivelar el cuerpo del tiburón en una orientación más adecuada. En la terminología náutica aplicada a los submarinos, el ajuste de la inclinación vertical se denomina «equilibrar». El lóbulo ventral de la cola de los tiburones presenta pequeños músculos radiales. Su contracción podría alterar la rigidez, cambiar las fuerzas producidas en la cola, ayudar a nivelar el cuerpo, y ajustar el tiburón con respecto a su centro de gravedad.

Si es correcta esta interpretación de la función de una cola heterocerca, entonces la cola heterocerca invertida, la cola hipocerca de los ostracodermos, podría haber producido fuerzas que inclinaran el cuerpo con la cabeza hacia abajo y la cola hacia arriba. Sin compensación anterior, la boca se introduciría en el sustrato, lo que podría ayudar al animal a comer alimentos enterrados en sedimentos blandos.

**Sarcopterigios** En el esqueleto axial de los sarcopterigios, incluyendo los ripidistios antecesores de los tetrápodos primitivos, la notocorda se prolonga para constituir el elemento principal de soporte. La columna vertebral de los sarcopterigios



(a) Vértebra de esturión (lateral)



(b) Vértebra de teleosteo (lateral)

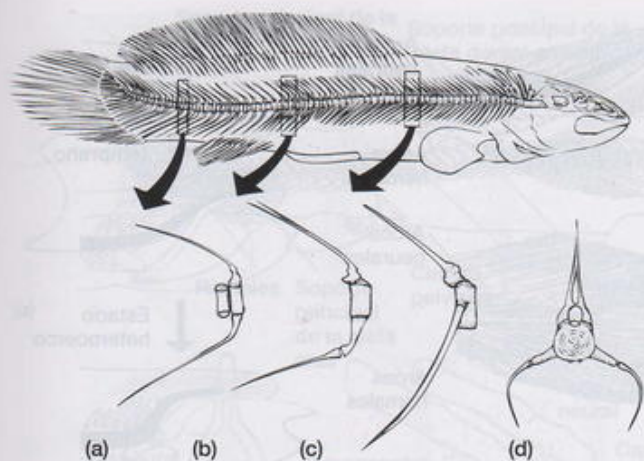
(c) Vértebra de teleosteo (sección transversal)

**FIGURA 8.17** Vértebras del tronco de los actinopterigios. Vértebras de esturión en vista lateral. (b) Vértebra de teleosteo en sección lateral. (c) Vértebra de teleosteo en sección transversal.

Según Jollie.

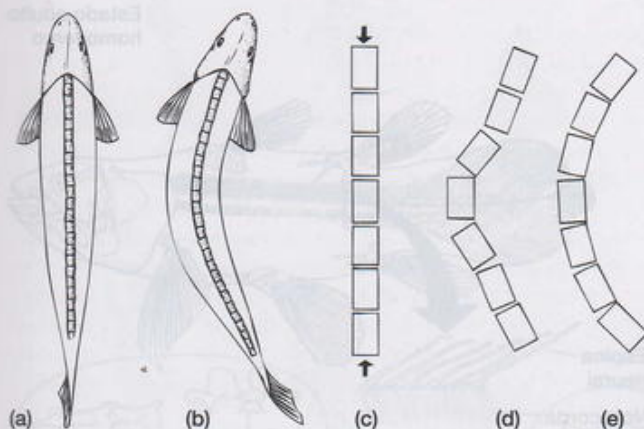
actuales puede ser rudimentaria y cartilaginosa (Fig. 8.22a,b). Sin embargo, los elementos vertebrales de muchas especies primitivas, como los ripidistios, estaban generalmente osificados y exhibían una aspidospondilia de tipo raquitomo, en la que cada vértebra estaba formada por tres elementos vertebrales separados: un arco neural, un intercentro con forma de media luna o arco, y un pleurocentro par (Fig. 8.23a). En la cola, el intercentro se extendía en un arco y espina hemal continuos. Muchos ripidistios primitivos, entre ellos *Eusthenopteron* (del Devónico posterior) y *Osteolepis* (del Devónico medio), presentaban una condición aspidospondila, aunque diferenciándose en algunos detalles. En la cola de estos ripidistios primitivos, cada vértebra aspidospondila incluía el pequeño pleurocentro par y los arcos dorsal (neural) y ventral (hemal). En la región del tronco, el arco hemal estaba reducido y su base se prolongaba en un intercentro conspicuo (Fig. 8.23b,c). Los mioseptos segmentarios marcan los bordes de los primitivos segmentos embrionarios y, en el adulto,





**FIGURA 8.18** Esqueleto axial de *Amia calva*. (a-c) Secciones laterales representativas de la columna vertebral. (d) Sección transversal de una vértebra troncal. Nótese el predominio de vértebras osificadas.

Según Jarvik.



**FIGURA 8.19** Función de las vértebras ancificas en un teleosteo. (a,b) La natación implica el desarrollo de flexiones laterales de la columna vertebral, inducidas por contracciones de la musculatura del cuerpo. (c) Se muestra una cadena de vértebras sometida a cargas axiales. Incluso en una situación de estampida, las vértebras osificadas son lo suficientemente fuertes para resistir cargas de compresión máximas. (d) Cuando se flexiona la cadena de vértebras, puede encorvarse y romperse. (e) La presencia de ligamentos intervertebrales fuertes, resistentes al encorvamiento, devuelven su firmeza a la columna vertebral.

Basado en las investigaciones de J. Laerm, 1976.

se fijan medialmente al arco neural y al intercentro (arco hemal). En los ripidistios posteriores, generalmente más grandes, la fusión de los elementos centrales produjo una condición aspidospóndila derivada, en la que cada segmento estaba formado por un único centro óseo anular al que se podía o no fusionar el arco neural.

## Tetrápodos

### Tetrápodos primitivos

La transición de los vertebrados hacia la tierra provoca importantes cambios en las presiones selectivas que actúan sobre el diseño. Cuando los animales evolucionaron del agua al aire, sus cuerpos pasaron de un diseño de soporte ligero a otro en el que los cuerpos estaban suspendidos entre las patas. Se vieron afectados todos los sistemas incluyendo la respiración, la excreción y el soporte del cuerpo. Los cambios sufridos por el esqueleto axial son especialmente indicativos de estas nuevas demandas mecánicas.

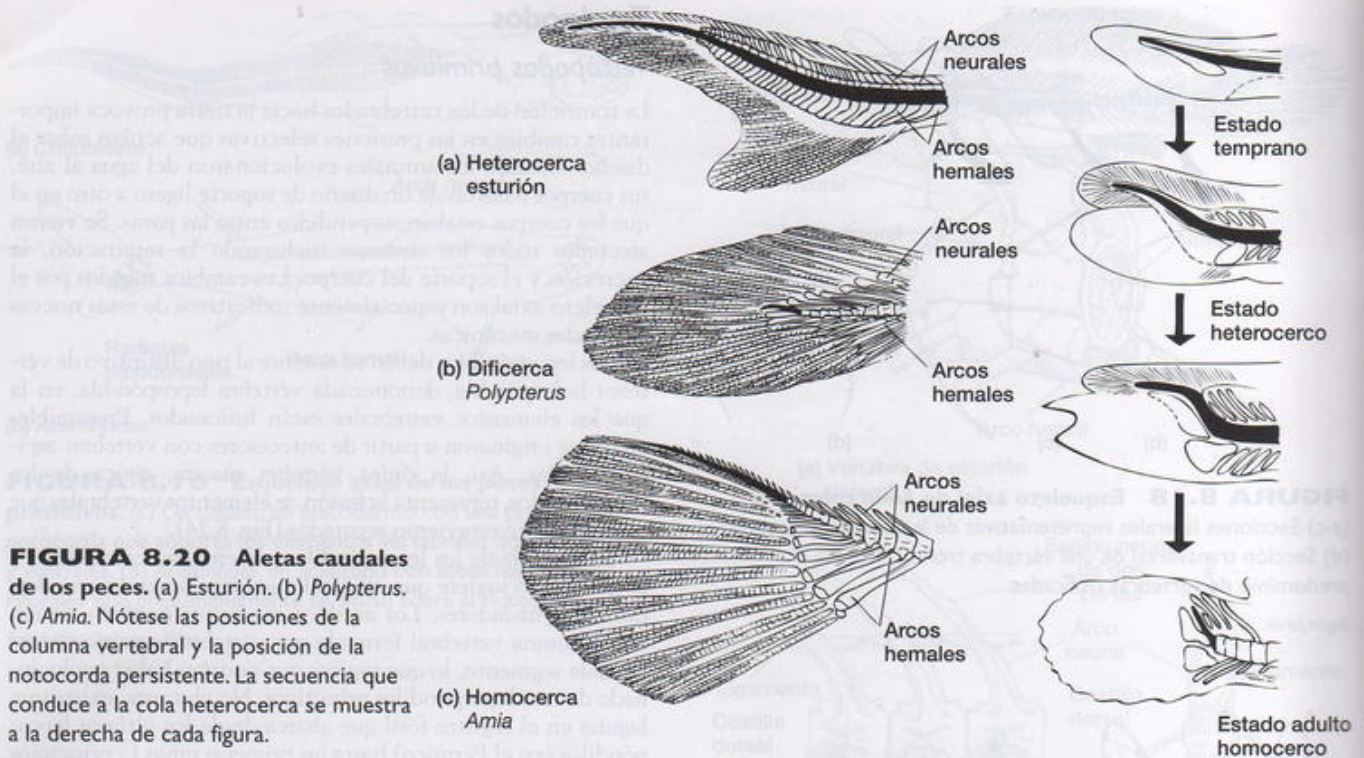
Los lepospóndilos deben su nombre al tipo distintivo de vértebra holospóndila, denominada vértebra lepospóndila, en la que los elementos vertebrales están fusionados. Presumiblemente se originaron a partir de antecesores con vértebras aspidospóndilas. Así, la única vértebra maciza, típica de los lepospóndilos, representa la fusión de elementos vertebrales que originalmente estuvieron separados (Fig. 8.24).

La mayoría de los lepospóndilos presentaban colas largas y pesadas; esto sugiere que, al igual que las salamandras modernas, eran nadadores. Los anfibios modernos también tienen una columna vertebral formada por vértebras macizas únicas en cada segmento, lo que sugiere que podrían haber evolucionado de esos lepospóndilos primitivos. No obstante, existe una laguna en el registro fósil que abarca desde los últimos lepospóndilos (en el Pérmico) hasta las primeras ranas (a principios del Jurásico) o las primeras salamandras (al final del Jurásico); es decir, casi 40 millones de años sin fósiles que permitan conectar con seguridad los anfibios modernos y los últimos lepospóndilos. Su similitud vertebral puede reflejar una convergencia del diseño morfológico para una función natatoria paralela. Por consiguiente, las vértebras de configuración maciza han podido derivar independientemente en un grupo o en todos los grupos de anfibios modernos.

Los labirintodontos evolucionaron directamente de los ripidistios, tomando también su tipo de vértebra aspidospóndila. Las salamandras modernas, y probablemente también los anfibios primitivos, han retenido la forma característica de progresión de los peces, en los que la locomoción depende de las ondas laterales producidas por la oscilación de la columna vertebral (Fig. 8.25a-c). La natación, en la mayoría de los peces, depende de la producción de flexiones laterales del cuerpo que lo recorren, en sentido posterior, como ondas que empujan los costados del pez contra el agua que lo rodea (Fig. 8.25a,b). Estas ondas que se propagan y que producen oscilaciones laterales del cuerpo del pez, son también la base de la locomoción terrestre de las salamandras e incluso de la mayoría de los reptiles. Estos giros laterales del cuerpo están sincronizados con el movimiento de las patas, que elevan y colocan el pie para establecer los puntos de rotación, alrededor de los cuales el tetrápodo ondula la columna vertebral (Fig. 8.25c).

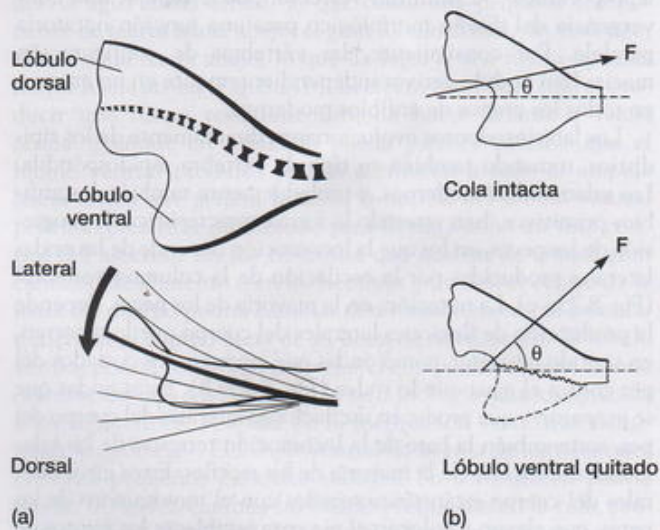
Estas ondulaciones laterales del cuerpo, a lo largo de las vértebras, se transmitieron desde los primeros peces hasta los tetrápodos primitivos, constituyendo el modelo básico de locomoción de los primeros tetrápodos terrestres. Desde el punto de vista mecánico, lo novedoso de este modo primitivo de locomoción terrestre ha sido la tendencia a girar la columna vertebral, acomodándola al impulso de rotación. Al caminar sobre tierra, con los pies apoyados en ella y sin agua que rodee el cuerpo para su soporte, se establecen puntos de giro y aparecen nuevos impulsos de torsión sobre las vértebras. Algunas características del diseño de las vértebras de los anfibios primitivos





**FIGURA 8.20 Aletas caudales de los peces.** (a) Esturión. (b) *Polypterus*. (c) *Amia*. Nótese las posiciones de la columna vertebral y la posición de la notocorda persistente. La secuencia que conduce a la cola heterocerca se muestra a la derecha de cada figura.

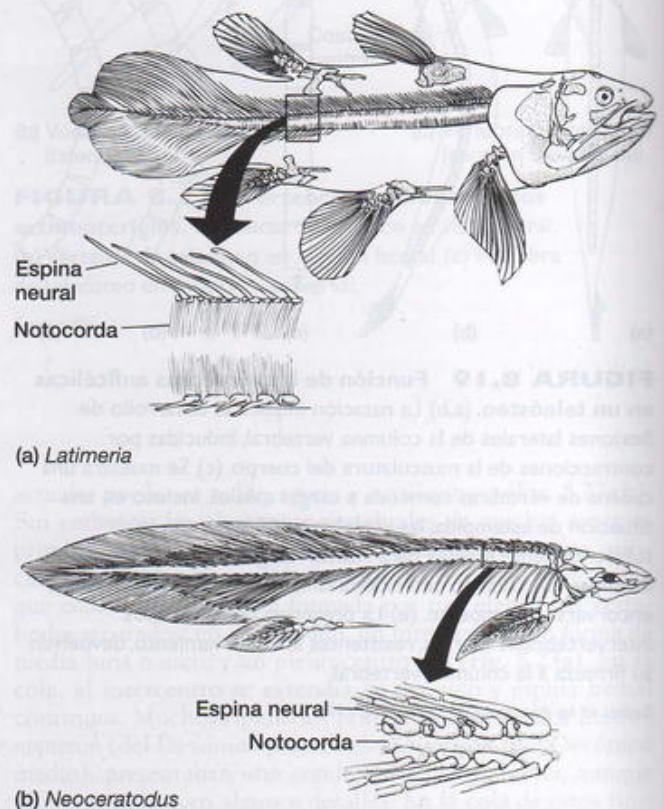
Según Kent.



**FIGURA 8.21 Producción de las fuerzas caudales.**

(a) Cola de un tiburón de Port Jackson visto de lado y desde arriba; el movimiento tiene lugar en dirección de la flecha. La columna vertebral se prolonga en el lóbulo dorsal. Las líneas gruesas negras indican los bordes rígidos que inducen a las partes más flexibles de los lóbulos a rezagarse y doblarse. Debido ello, el lóbulo dorsal produce una considerable fuerza hacia arriba, y su lóbulo ventral un componente más pequeño hacia abajo. (b) Sin el lóbulo ventral, la fuerza de empuje forma un gran ángulo respecto al eje del cuerpo (h). Fuerza resultante de la cola intacta (arriba) y de la cola con el lóbulo ventral extirpado (abajo).

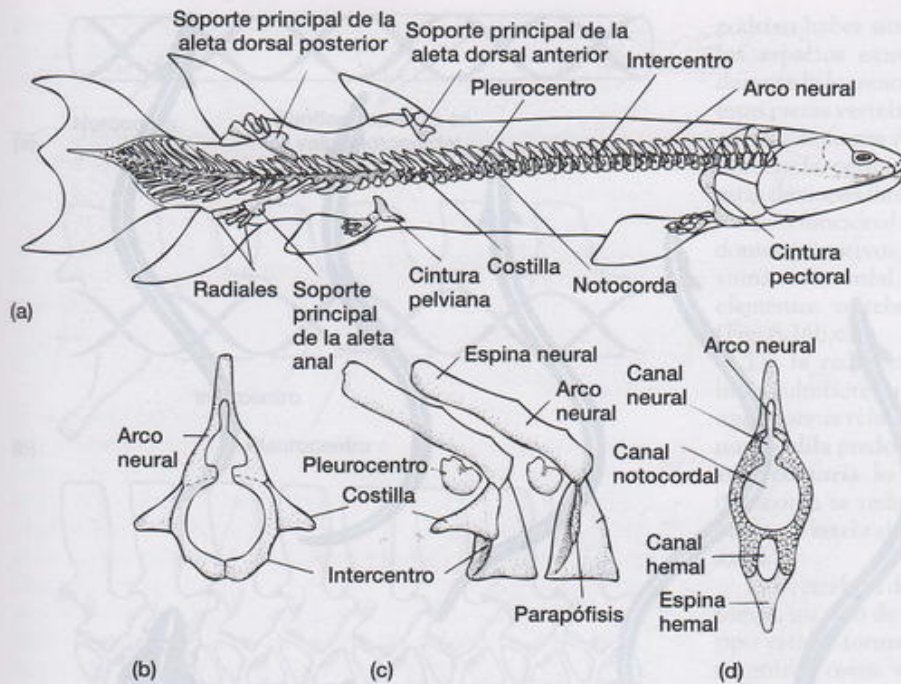
Modificado de J. R. Simons, 1970.



**FIGURA 8.22 Esqueletos axiales de sarcopterigios actuales.** (a) Vista lateral ampliada del esqueleto axial posterior del celacanto *Latimeria*. (b) Vista lateral ampliada de las vértebras troncales y de la notocorda del pez pulmonado *Neoceratodus*.

Según Andrews, Miles, y Walker.



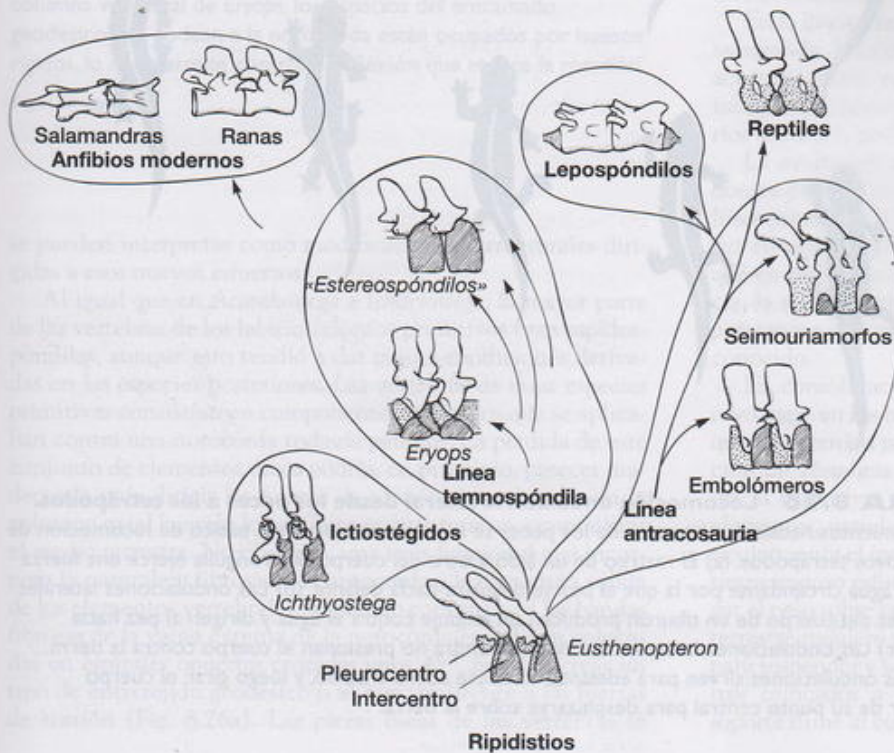


**FIGURA 8.23** Esqueleto axial del ripidistio fósil *Eusthenopteron*.

(a) Esqueleto axial reconstruido. Sección transversal (b) y vista lateral (c) de las vértebras troncales. (d) Sección transversal de una vértebra caudal.

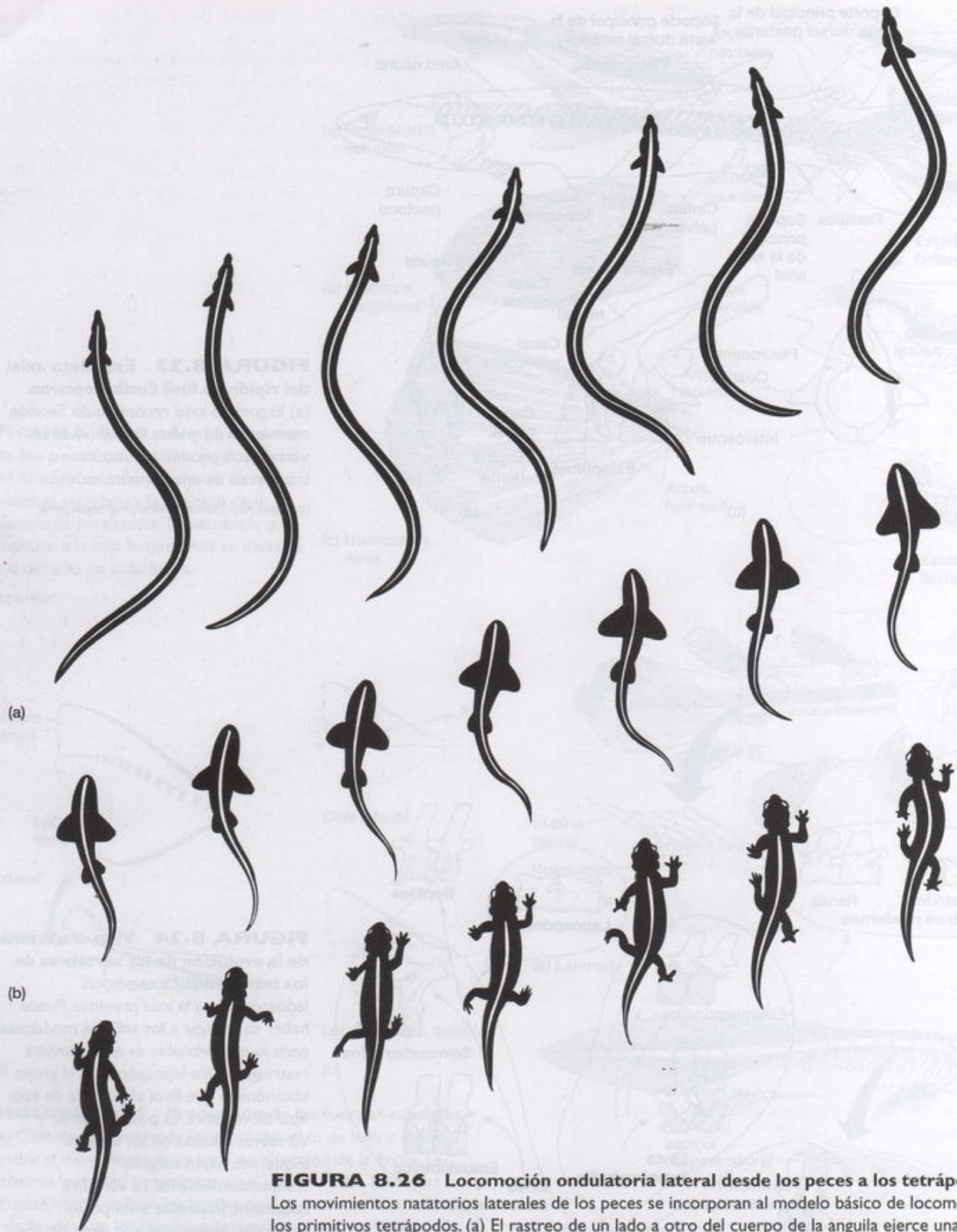
(a) Según May-Thomas y Miles; (b-d) según Jarvik.

**FIGURA 8.24** Modelo evolutivo del esqueleto axial de un tetrápodo primitivo. (a) Las huesos delgado condiliformes en dirección opuesta, cada uno a 45° respecto al eje longitudinal de la columna vertebral, llamado condilico que realice la flexión y la rotación. (b) Una columna vertebral rigurosa tiene una porción maciza en el extremo anterior por el estrechamiento condilico. (c) En la columna vertebral de Eryops, la base del arco neural condilico...



**FIGURA 8.24** Vista tradicional de la evolución de las vértebras de los tetrápodos. La condición lepospóndila es la más primitiva. Puede haber dado lugar a los anfibios modernos, pero lo más probable es que estuviera restringida a los lepospóndilos, el grupo taxonómico que lleva el nombre de este tipo de vértebra. Es posible que la vértebras macizas de los anfibios modernos hayan surgido independientemente. La vértebra raquitoma, inherente a los peces ripidistios, evolucionó a lo largo de dos líneas principales: temnospóndila y antracosauria. En la línea temnospóndila el intercentro se agranda a expensas del pleurocentro. Sin embargo, en la línea antracosauria, el pleurocentro se hace predominante.



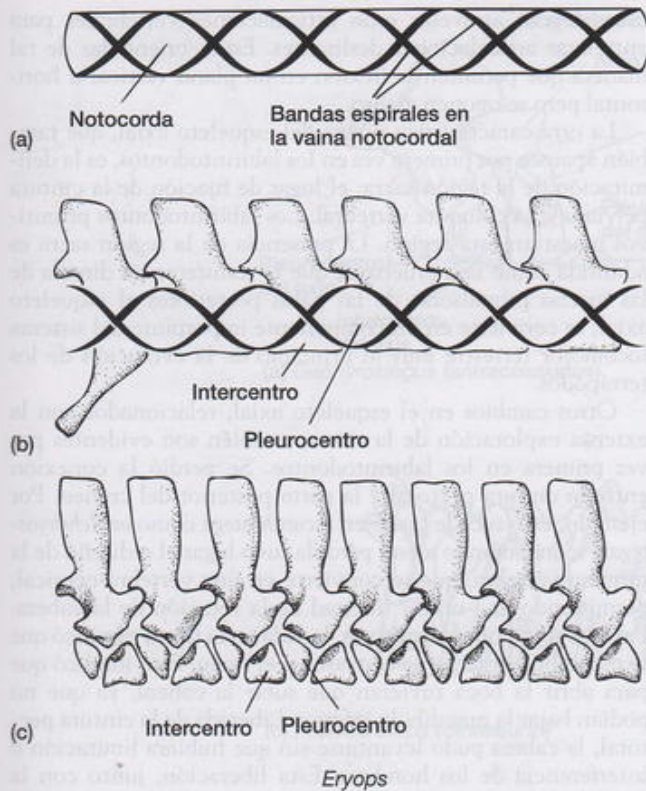


**FIGURA 8.26** Locomoción ondulatoria lateral desde los peces a los tetrápodos.

Los movimientos natatorios laterales de los peces se incorporan al modelo básico de locomoción de los primitivos tetrápodos. (a) El rastreo de un lado a otro del cuerpo de la anguila ejerce una fuerza contra el agua circundante por la que el pez se desplaza hacia delante. (b) Las ondulaciones laterales semejantes del cuerpo de un tiburón producen un empuje contra el agua y dirigen al pez hacia delante. (c) Las ondulaciones laterales de una salamandra no presionan el cuerpo contra la tierra, pero estas ondulaciones sirven para adelantar cada pie sobre el suelo, y luego girar el cuerpo alrededor de su punto central para desplazarse sobre la tierra.

Según Gray.





**FIGURA 8.26** Modelo geodésico del esqueleto axial de un tetrápodo primitivo. (a) Las bandas de tejido conjuntivo enrolladas en direcciones opuestas, cada una a  $45^\circ$  respecto al eje longitudinal de la notocorda, forman un entramado geodésico que resiste la flexión y la rotación. (b) Una columna vertebral raquitoma tiene una patrón semejante; en el esquema está cubierta por el entramado geodésico. (c) En la columna vertebral de *Eryops*, los espacios del entramado geodésico que rodean a la notocorda están ocupados por huesos rígidos, lo que permite controlar la flexión que resiste la rotación.

Según Parrington.

se pueden interpretar como modificaciones estructurales dirigidas a esos nuevos esfuerzos.

Al igual que en *Acanthostega* e *Ichthyostega*, la mayor parte de las vértebras de los labirintodontos primitivos eran aspidospóndilas, aunque esto tendió a dar paso a condiciones derivadas en las especies posteriores. Las vértebras de estas especies primitivas consistían en componentes separados que se aplicaban contra una notocorda todavía patente. La pérdida de este conjunto de elementos óseos podría, en principio, parecer inadecuada para dirigir las fuerzas de torsión, introducidas en la columna axial cuando los anfibios se aventuraron a conquistar el medio terrestre. No obstante, una tesis funcional que incorpora la naturaleza fibrosa de la notocorda y la estructura sólida de los elementos vertebrales, sugiere lo contrario. Si las bandas fibrosas de la vaina externa de la notocorda estuvieran colocadas en espirales opuestas cruzadas unos  $45^\circ$ , podrían crear un tipo de entretejido geodésico o al bias, resistente a las fuerzas de torsión (Fig. 8.26a). Las piezas óseas de las vértebras se

podrían haber situado entre estas bandas fibrosas para ocupar los espacios existentes. Las flexiones laterales del cuerpo durante la locomoción terrestre, inducirían a que los bordes de estas piezas vertebrales óseas entraran en contacto, moderando además la fuerza de giro. Sin embargo, la banda elástica de la notocorda permitiría la flexibilidad requerida para producir estas flexiones laterales del cuerpo durante la locomoción. Este modelo funcional representa la columna axial de los labirintodontos primitivos, formada por dos componentes mecánicos: la vaina notocordal, que aporta una flexibilidad limitada, y los elementos vertebrales duros, que impiden el exceso de giro (Fig. 8.26b,c).

De la radiación de los labirintodontos aparecieron dos líneas posteriores que se caracterizaron por las diferencias en la importancia relativa de cada centro vertebral. En la línea **temnospóndila** predomina el intercentro, mientras que en la línea **antracosauria** lo hace el pleurocentro. En ambos casos, la notocorda se reduce a medida que aumentan los respectivos centros vertebrales para asumir el papel central en el soporte axial.

Las vértebras de los temnospóndilos primitivos eran raquitomas, un tipo de vértebra aspidospóndila especializada. Este tipo estaba formado por un arco neural y un par de pleurocentros óseos sobre la notocorda. Sin embargo, en los temnospóndilos posteriores, los intercentros aumentan de tamaño, adquieren una forma cilíndrica, y se osifican por completo; sobre ellos se apoyaban los arcos neurales. Por el contrario, el pleurocentro se redujo mucho o desapareció por completo. En el pasado se aplicó el término **estereospóndilo** a los anfibios temnospóndilos posteriores. Este criterio se basaba en que todos compartían un antecesor común porque todos compartían un diseño vertebral común (intercentro prominente). Sin embargo, ahora se considera más probable que estos últimos temnospóndilos hayan evolucionado independientemente a partir de grupos primitivos separados, y que los diseños vertebrales semejantes son consecuencia de una evolución convergente.

En la línea antracosauria, el centro opuesto, el pleurocentro, se agranda. Inicialmente, el pleurocentro de los antracosaurios acuáticos tenía poco más o menos el mismo tamaño que el intercentro; posteriormente, el pleurocentro de los antracosaurios terrestres es el que predomina.

La evolución de las vértebras en estas líneas de labirintodontos plantea varias cuestiones. Por ejemplo, ¿por qué en una línea prevalece el intercentro (temnospóndilos) y el pleurocentro en otra (antracosaurios)? O podríamos preguntarnos ¿por qué en ambas líneas predomina uno de los centros? Por desgracia, la relación entre la estructura y la función de las vértebras permanece aún poco conocida, así es que empezaremos por lo conocido.

La consolidación de los elementos vertebrales separados tuvo lugar en los labirintodontos primitivos, por el compromiso que éstos tenían para vivir en la tierra; ello condujo a la formación de vértebras con un centro único conspicuo. En las dos líneas evolutivas de los labirintodontos se reducen diferentes elementos, pero las ventajas funcionales son equivalentes, particularmente el incremento de la robustez. La locomoción sobre tierra impuso esfuerzos significativamente mayores al sobrecargar el peso sobre la columna axial. De este modo, la locomoción terrestre requiere que la columna vertebral sea firme y robusta para suspender y sostener el cuerpo. El alargamiento de los centros osificados a expensas de la notocorda proporcionó un soporte firme al cuerpo. La consecuencia final del alargamiento



de un centro a expensas de otro es la reducción del número de centros, de dos a uno, por segmento. Esto disminuye la flexibilidad, consolida la columna axial y, por lo tanto, aumenta su capacidad para soportar el peso del cuerpo sobre la tierra. Por el contrario, si existe más de un centro por segmento, la flexibilidad de la columna vertebral aumenta; este diseño resulta ventajoso para un organismo acuático que flexiona lateralmente su columna vertebral durante la natación.

La reconquista de hábitats acuáticos y el ingreso en hábitats semiacuáticos y terrestres, también formaron parte de las radiaciones evolutivas de los temnospódilos y antracosaurios. La columna vertebral, centro de la locomoción, ha sido tan variada como los estilos de vida de los anfibios emergentes. Si se favoreció la natación, generalmente, las regiones del tronco y de la cola se alargaron, y aumentaron el número de vértebras. Esto ocurrió especialmente en los últimos embolómeros, un grupo de antracosaurios que, en apariencia, volvieron secundariamente a la natación como primer medio de locomoción; y en los primitivos leospódilos, un grupo que parece haber estado especializado en la natación desde su primera aparición. Sin embargo, los temnospódilos primitivos, como *Eryops*, y los últimos antracosaurios, como *Seymouria*, predominó la locomoción terrestre. Esto fue acompañado por una reducción en el número de vértebras, amplia osificación vertebral, alargamiento de los centros, reducción de la notocorda y firmeza extrema de la columna vertebral.

Se desconoce el motivo por el que llegó a predominar el intercentro (temnospódilos) o el pleurocentro (antracosaurios). Es posible que hayan existido acontecimientos casuales en los caminos de la evolución, que inclinasen la ventaja de diferentes vías en dos ocasiones. Sin embargo, es más probable que las diferencias en las dos líneas evolutivas de los labirintodontos reflejen diferencias funcionales. La importancia de la locomoción acuática en los temnospódilos podría haber favorecido el aumento de tamaño del intercentro. De los dos centros, el intercentro estaba más estrechamente relacionado con los músculos axiales y costillas que intervenían en la natación. Por tanto, el ensanchamiento del intercentro podría haber acompañado el aumento de los requerimientos funcionales de la locomoción acuática. De otro lado, el aumento de tamaño de los pleurocentros en los antracosaurios y reptiles posteriores podría haber sido favorecido por la tendencia a la locomoción terrestre. Los pleurocentros sostienen los arcos neurales, entrelazados sucesivamente por medio de sus zigapófisis, que se hacen más importantes con la función de soportar la carga. De esta forma, el aumento de tamaño de los pleurocentros podría haber acompañado al aumento de sus espinas neurales asociadas y zigapófisis, en cuanto que éstas van a tener un papel mecánico más importante en la locomoción terrestre.

Ciertamente, una de las innovaciones de las vértebras de los tetrápodos fueron estas zigapófisis, observadas por vez primera en los anfibios. Los vertebrados terrestres afrontan un problema mecánico nuevo, una tendencia hacia el excesivo giro de la columna vertebral. En los peces el esqueleto axial recibe el impulso de torsión más o menos continuo, e incluso sostiene el cuerpo en toda su longitud; en los tetrápodos, sin embargo, solamente existen cuatro puntos que proporcionan soporte: las patas anteriores y las posteriores. Cuando las plantas de las patas se apoyan sobre una superficie para establecer los puntos de soporte durante la locomoción, la columna vertebral se tuerce o gira con el fin de situar la tensión en las conexiones fibrosas que existen entre vértebras sucesivas. Las zigapófisis

óseas logran atravesar estas articulaciones vertebrales para entrelazar articulaciones deslizantes. Están orientadas de tal manera que permiten la flexión en un plano vertical u horizontal pero se oponen al giro.

La otra característica nueva del esqueleto axial, que también aparece por primera vez en los labirintodontos, es la delimitación de la región sacra: el lugar de fijación de la cintura pelviana a la columna vertebral. Los labirintodontos primitivos muestran esta región. La presencia de la región sacra es admitida como una prueba de que la transferencia directa de las fuerzas propulsoras de las patas posteriores al esqueleto axial, se convierte en un componente importante del sistema locomotor terrestre muy al principio de la evolución de los tetrápodos.

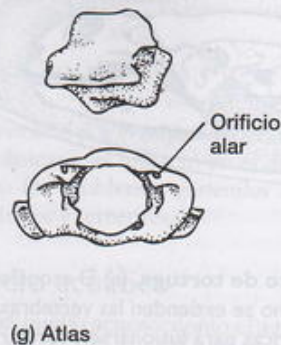
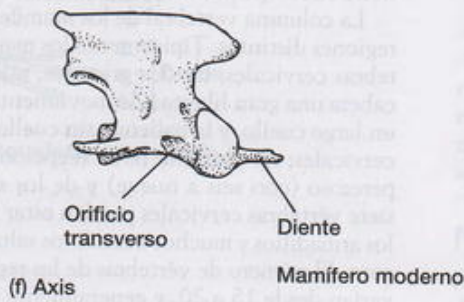
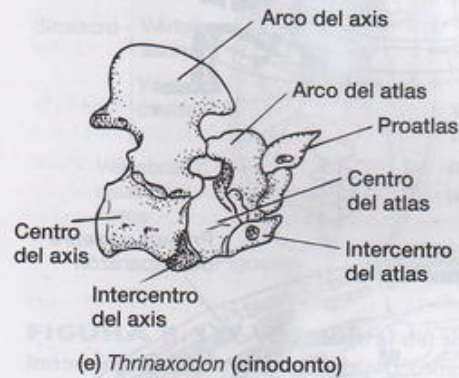
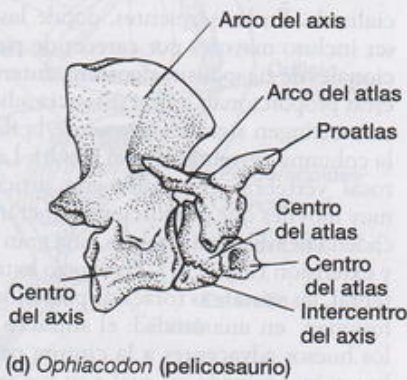
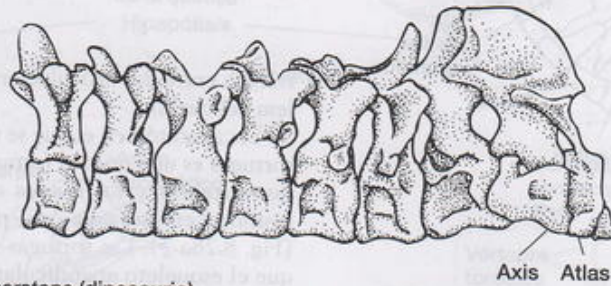
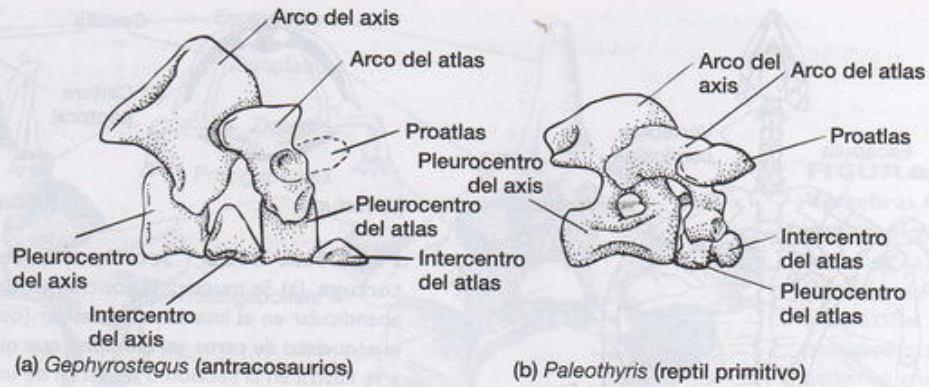
Otros cambios en el esqueleto axial, relacionados con la extensa explotación de la tierra, también son evidentes por vez primera en los labirintodontos. Se perdió la conexión entre la cintura pectoral y la parte posterior del cráneo. Por ejemplo, esto sucede tanto en *Acanthostega* como en *Ichthyostega*. Acompañando a esta pérdida tuvo lugar el rediseño de la primera vértebra, que se convierte en una vértebra cervical, permitiendo una mayor libertad de la rotación de la cabeza. Para los tetrápodos primitivos, la vida en la tierra significó que la mandíbula inferior se apoyase en el suelo. Esto implicó que para abrir la boca tuvieran que subir la cabeza, ya que no podían bajar la mandíbula inferior. Liberada de la cintura pectoral, la cabeza pudo levantarse sin que hubiera limitación o interferencia de los hombros. Esta liberación, junto con la aparición de una vértebra cervical, permitió a los tetrápodos poder girar la cabeza a un lado sin reorientar el resto de su cuerpo. Cuando la cabeza se liberó de la cintura pectoral, experimentó además una menor sacudida cuando las patas golpeaban el suelo durante la locomoción terrestre. Esto resultó ventajoso, porque la cabeza llevaba la mayoría de los órganos sensoriales.

## Amniotas

Desde el punto de vista filogenético, los amniotas reciben sus vértebras de la línea antracosauria: el centro principal es un pleurocentro, y el pequeño un intercentro. El intercentro aporta los cartílagos intervertebrales. Pero, en muchos reptiles y aves, y en todos los mamíferos, el intercentro, como aportación ósea, generalmente desaparece de la columna vertebral, y sólo se recuerda por el capítulo de las costillas que todavía se articula entre las vértebras donde debería hacerlo el intercentro. En algunos amniotas, el intercentro forma parte de las vértebras cervicales. La mayoría de los libros especializados, como los de anatomía humana, se confunden al referirse al pleurocentro superviviente como el «centro» o a veces como el «cuerpo» de la vértebra, una referencia a su fusión unitaria con la espina neural. Después de una larga, intrigante y sugerente historia evolutiva, utilizar un término tan simple no hace justicia al desarrollo filogenético del pleurocentro.

El desarrollo de dos vértebras cervicales en los amniotas es una respuesta aparente al problema del mantenimiento de la dureza ósea mientras se conserva la movilidad craneal (Fig. 8.27a-g). La primera vértebra cervical es el atlas, la segunda, el axis (Fig. 8.27f,g). El movimiento vertical (inclinación) y horizontal (ladeo) de la cabeza está ampliamente limitado a la articulación cráneo-atlas, mientras que el movimiento de giro tiene lugar mayormente en la articulación atlantoaxial. Ésta divide el

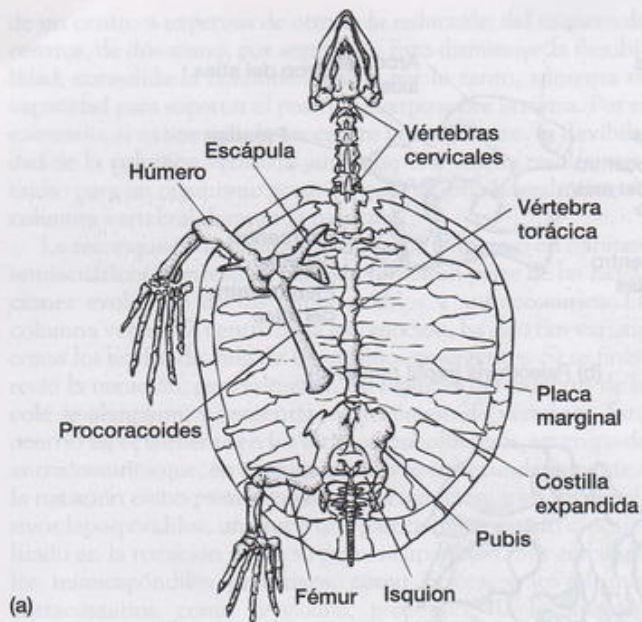




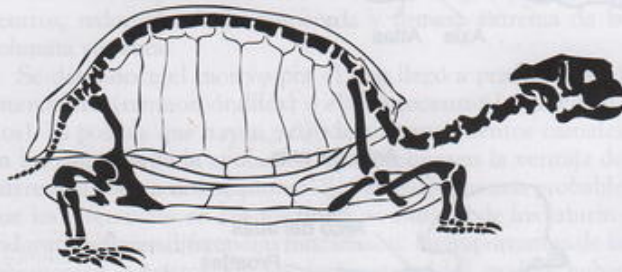
**FIGURA 8.27** Vértebras cervicales. La fusión y reducción de algunas de las primeras vértebras forman las vértebras cervicales. (a) Antracosaurio *Gephyrostegus*. (b) Reptil primitivo *Paleothyris*. (c) Ornitisquio *Protoceratops*. (d) Sinápsido pelicosaurio *Ophiacodon*. (e) Terápsido cinodonto *Thrinaxodon*. (f) Axis de un mamífero moderno. (g) Atlas de un mamífero moderno.

(c) Según Romer; otros según Carroll.

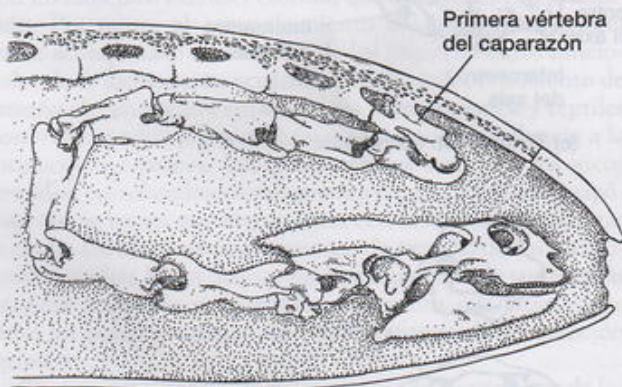




(a)



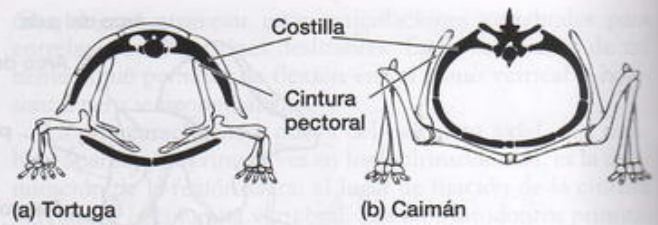
(b)



(c)

**FIGURA 8.28** Esqueleto de tortuga. (a) El esqueleto de esta tortuga fósil muestra cómo se extienden las vértebras, costillas y placas dérmicas periféricas para fusionarse y formar el caparazón. (b) Silueta del esqueleto craneal, apendicular y axial dentro del caparazón. (c) Cabeza retraída en el interior del caparazón de la tortuga de caparazón blando *Trionyx*. Las articulaciones flexibles entre las vértebras cervicales permiten este amplio movimiento.

(a) Según Bellairs; (b) según Radinsky; (c) según Dalrymple.



(a) Tortuga

(b) Caimán

**FIGURA 8.29** Sección transversal del cuerpo de la tortuga. (a) Se muestra la posición inusual del esqueleto apendicular en el interior del costillar (oscuro); se compara con el esqueleto de otros vertebrados, que queda fuera del costillar y se ilustra en la sección transversal de un caimán (b).

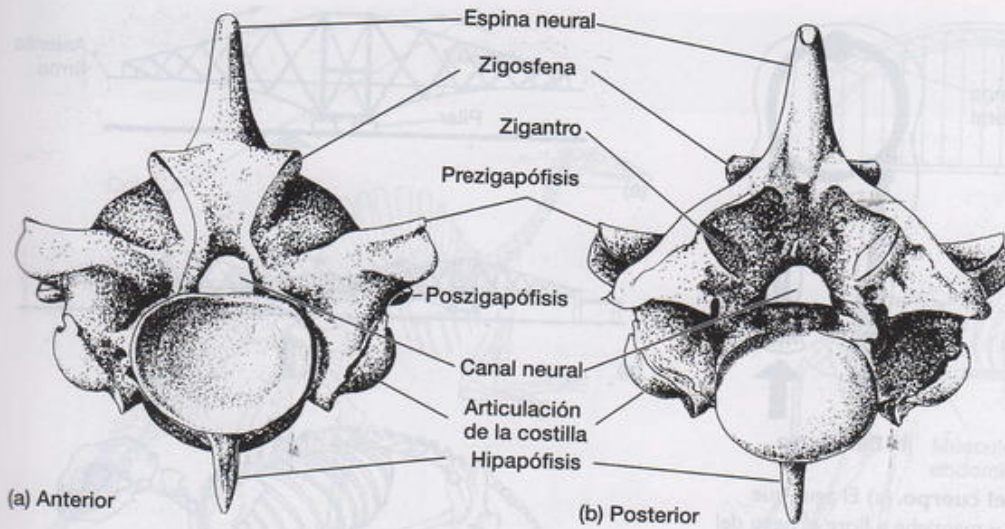
trabajo entre dos articulaciones, aunque manteniendo la fortaleza del cuello.

El caparazón en el que se retraen las patas y la cabeza de las tortugas es una unidad formada por las costillas ensanchadas, las vértebras y los huesos dérmicos del tegumento, que se fusionan en una caja ósea protectora de las vísceras blandas (Fig. 8.28a-c). Las tortugas son los únicos vertebrados en los que el esqueleto apendicular queda por dentro de la caja costal en vez de quedar fuera de ella, como sucede en el resto de los miembros de este grupo (Fig. 8.29a,b).

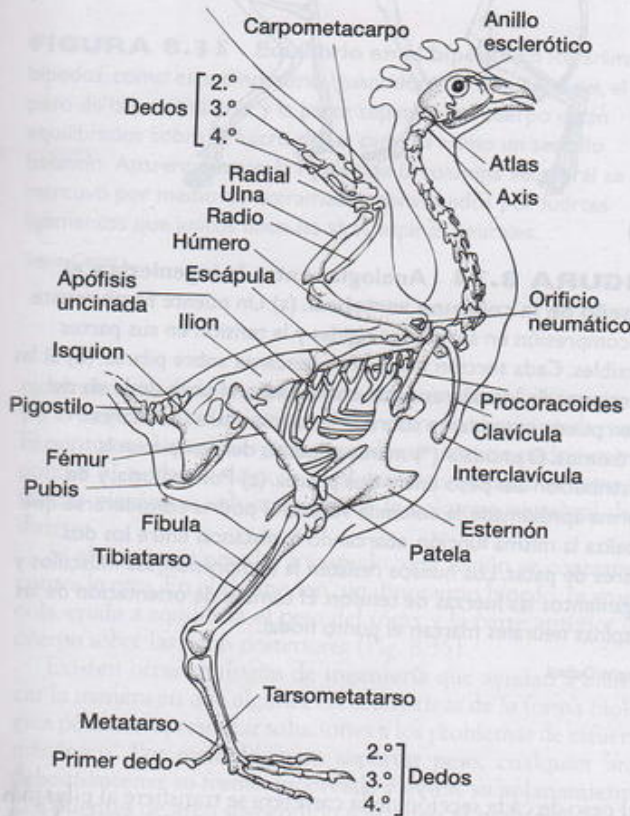
A menudo, la columna vertebral de los amniotas está especializada. En las serpientes, donde las fuerzas de giro pueden ser incluso mayores por carecer de patas, existen grupos adicionales de zigapófisis: **zigosfena** anterior, y **zigantro** posterior; éstas proporcionan una resistencia adicional a la torsión, pero no restringen significativamente la flexión lateral normal de la columna vertebral (Fig. 8.30a,b). Las aves presentan numerosas vértebras cervicales con articulaciones heterocélicas muy móviles que proporcionan al cráneo, montado sobre esta cadena flexible de vértebras, una gran libertad de movimiento y extensión (Fig. 8.31). En el otro extremo de la columna vertebral, las vértebras torácicas posteriores, lumbares y sacras, se fusionan en una unidad: el **sinsacro**. De manera semejante, los huesos adyacentes a la cintura pélvica se fusionan en un hueso **innominado**, el cual a su vez se fusiona con el sinsacro (Fig. 8.32). El resultado final es la unión de los huesos pélvicos y vertebrales en una estructura firme pero ligera que sostiene el cuerpo durante el vuelo.

La columna vertebral de los mamíferos está diferenciada en regiones distintas. Típicamente los mamíferos tienen siete vértebras cervicales; las dos primeras, atlas y axis, permiten a la cabeza una gran libertad de movimientos. Incluso la jirafa, con un largo cuello, y la ballena «sin cuello» tienen siete vértebras cervicales; no obstante hay excepciones, como en el caso del perezoso (con seis a nueve) y de los sirénidos (con seis). Las siete vértebras cervicales pueden estar fusionadas; es el caso de los armadillos y muchos mamíferos saltadores como la rata canguro. El número de vértebras de las regiones torácica y lumbar varían desde 15 a 20, y generalmente hay dos o tres vértebras sacras, aunque el hombre tiene cinco. El número de vértebras caudales es un tanto variable. La cola de los mamíferos es mucho menos masiva que la de los reptiles. Los arcos, las zigapófisis y los salientes transversos disminuyen hacia la punta posterior de la cola, de manera que la mayor parte de las vértebras próximas al extremo de la serie sólo están formadas por centros.





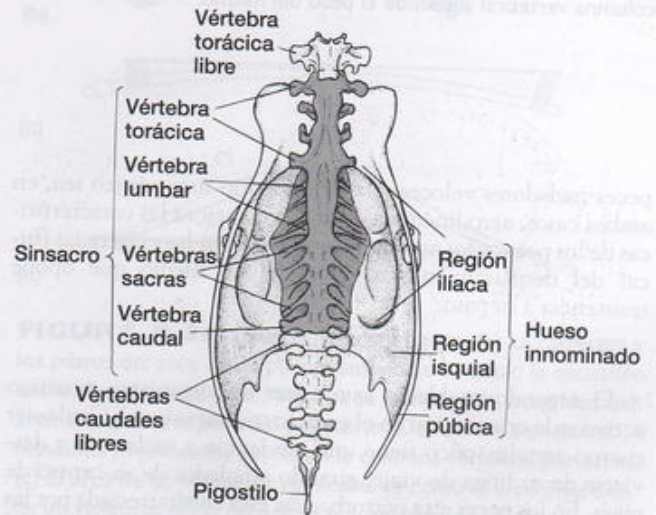
**FIGURA 8.30** Vértebras troncales de una serpiente en vistas anterior (a) y posterior (b). Además de las entrelazadas pre y poszigapófisis, las serpientes tienen un grupo adicional de salientes, zigosfena y ziganthro, que se ajustan para impedir un mayor retorcimiento de la larga y serpentina columna vertebral.



**FIGURA 8.31** Esqueleto de un pollo.

### Forma y función

La mayor parte de los cambios filogenéticos que afectan a la forma de la columna vertebral van dirigidos a nuevas funciones. La transición del agua a la tierra constituyó un cambio significativo en el modo de vida de los vertebrados, lo que supuso un cambio considerable en cuanto a las demandas mecánicas expe-



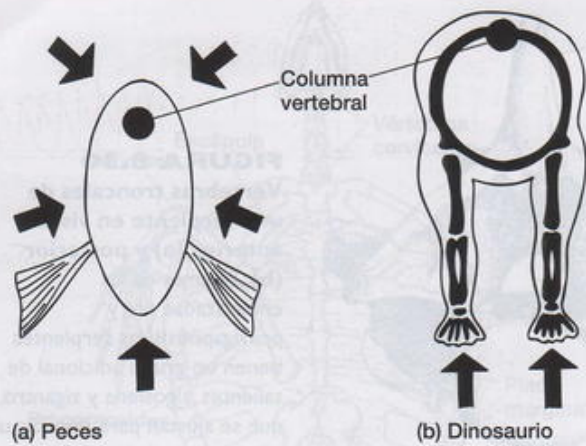
**FIGURA 8.32** Vista ventral del sínacro e innominado de un pichón. Advierta cómo el sínacro (sombreado) está fusionado a los elementos unidos de la pelvis, el hueso innominado.

rimientadas por el esqueleto axial. Para comprender estas fuerzas mecánicas y su impacto en el diseño, deberemos comparar primero los problemas generales afrontados por los vertebrados acuáticos y terrestres.

### Medio acuático

En un medio acuoso, como el agua dulce o el marino, el soporte de un organismo no depende del entramado endoesquelético. En su lugar, el cuerpo tiene la ventaja de su ligereza en el agua circundante (Fig. 8.33a). Existen dos problemas fundamentales para un organismo acuático activo. El primero es la resistencia del cuerpo cuando se desliza a través de un medio relativamente denso, el agua. La respuesta es el diseño aerodinámico, el contorno del cuerpo para reducir las fuerzas de resistencia. No es casual que la forma general del cuerpo de los





**FIGURA 8.33 Soporte del cuerpo.** (a) El agua que rodea a los peces (flechas) soporta y mantiene a flote el peso del cuerpo. (b) En los tetrápodos las patas soportan el cuerpo y la columna vertebral suspende el peso del mismo.

peces nadadores veloces y la de un avión supersónico sea, en ambos casos, aerodinámica. Esta forma mejora las características de los peces y los aviones, que comparten las exigencias físicas del desplazamiento a través de un medio que opone resistencia a su paso.

#### Aerodinámica (p. 142)

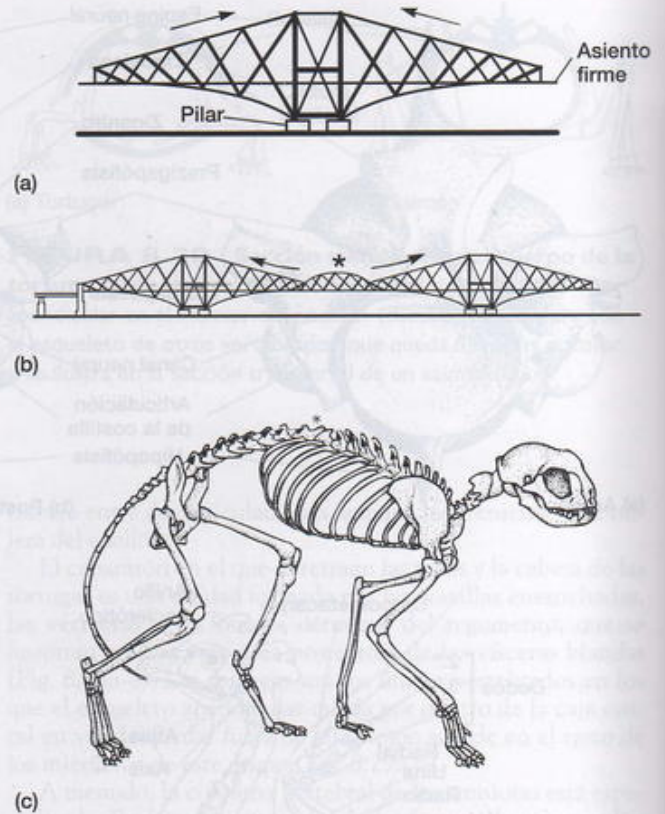
El segundo problema que tiene un organismo acuático activo es la orientación en el espacio tridimensional. Cualquier cuerpo aerodinámico tiene una tendencia a inclinarse y desviarse de su línea de viaje, girando alrededor de su centro de masa. En los peces esta perturbación está contrarrestada por las aletas estabilizadoras, situadas adecuadamente a lo largo del cuerpo.

#### Estabilidad tridimensional (p. 322)

### Medio terrestre

Por lo general la tierra presenta una superficie bidimensional a través de la cual se maniobra. Puesto que los tetrápodos viven en la tierra sin la ligereza que aporta un medio denso como el agua, la gravedad presenta un problema. Cuando un tetrápodo está quieto, su cuerpo descansa en el suelo despararramado entre las patas, o está suspendido entre ellas; es el caso de la mayoría de los mamíferos y de algún dinosaurio. Los pares de patas funcionan como pilares que soportan el cuerpo. La columna vertebral sirve como puente entre los pilares de soporte, las patas, y mantiene el cuerpo (Fig. 8.33b). Se ha comparado esta disposición con estructuras de ingeniería como los puentes.

Los ingenieros llaman puente Forth al puente de dos brazos en el que ambas extensiones están equilibradas una contra otra, o contrapesadas, y cargan el peso de la carretera al pilar (Fig. 8.34a). Las fuerzas de compresión se cargan en las partes estructurales sólidas, las fuerzas de tensión en los cables. La carretera se extiende entre un par de estos puentes voladizos;



**FIGURA 8.34 Analogías entre la ingeniería y el diseño de la columna vertebral.** (a) Un puente Forth resiste la compresión en sus partes rígidas y la tensión en sus partes flexibles. Cada sección del puente descansa sobre pilares. (b) Si las secciones de los pilares están combinadas, el peso de la vía del tren puede extenderse sobre la distancia entre los pilares próximos. El «nodal» (\*) marca el punto del cambio en la distribución del peso entre dos pilares. (c) Por analogía, y de forma aproximada, la columna vertebral podría considerarse que realiza la misma función, abarcando la distancia entre los dos pares de patas. Los huesos resisten la compresión; los músculos y ligamentos las fuerzas de tensión. El cambio de orientación de las espinas neurales marcan el punto nodal.

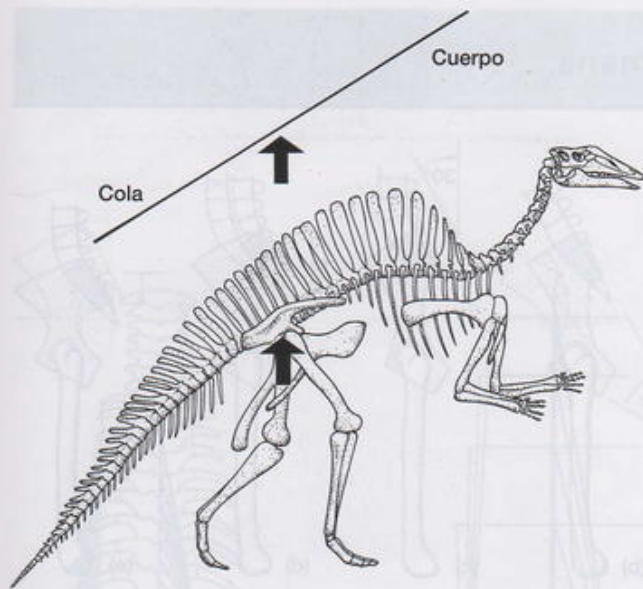
Según Dubrul.

el peso de cada sección de la carretera se transfiere al pilar más cercano. El punto situado entre los pilares donde cambia la transferencia de peso es el nodal (Fig. 8.34b).

#### Mecanismos de carga (p. 144)

La columna vertebral de los mamíferos, si se ve en términos de ingeniería, podría representarse por dos puentes Forth de los que pende el cuerpo. Las espinas y los centros representan los miembros de compresión; los ligamentos y músculos, los miembros de tensión; los dos pares de patas, los pilares. El punto nodal depende de la distribución relativa del peso entre los dos pilares, los dos pares de patas (Fig. 8.34c). Donde está el nodal, cambia la fuerza de distribución en la columna vertebral, y los miembros estructurales que reciben estas fuerzas también se modifican. Tal analogía de ingeniería ayuda a explicar la orien-





**FIGURA 8.35 Equilibrio en el bípedo.** En los animales bípedos, como este dinosaurio iguanodóntido *Ouranosaurus*, el peso de la potente cola y la parte superior del cuerpo están equilibrados sobre el fulcro de las caderas como un sencillo balancín. Apparently, the rigidity of the vertebral column is maintained by means of entanglements constituted by strong ligaments that join the neural spines.

Según Carroll.

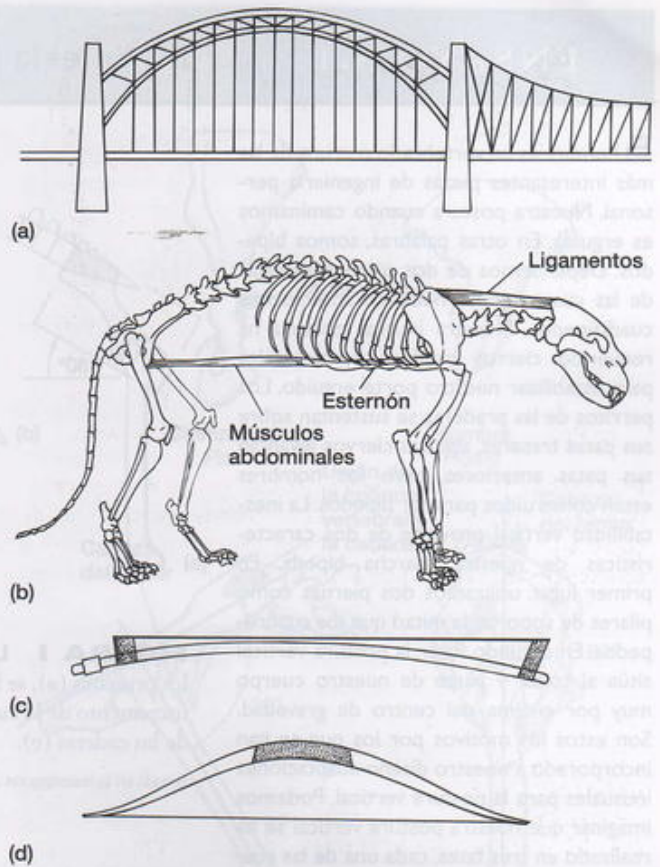
tación inversa de las espinas neurales, situadas en la línea media y a lo largo de la columna vertebral, entre los dos pares de patas. El punto en el que las espinas neurales se invierte podría corresponder al nodal biológico, y así estructuralmente reflejar las fuerzas mecánicas subyacentes que la columna vertebral debe dirigir.

Si el cuerpo es pesado, a menudo, una región se contrapesa contra la otra. En el iguanodon, un dinosaurio bípedo, la gruesa cola ayuda a equilibrar el peso del tórax y la parte anterior del cuerpo sobre las patas posteriores (Fig. 8.35).

Existen otras analogías de ingeniería que ayudan a clarificar la manera en que algunas características de la forma biológica podrían representar soluciones a los problemas de esfuerzo mecánico. Por ejemplo, para soportar peso, cualquier arco debe mantener su forma encorvada y evitar su aplanamiento. Los puentes de arco suspendido sostienen el peso de la carretera (Fig. 8.36a). El mismo principio mecánico parece incorporarse en el diseño de los mamíferos. Entre los pares de patas, los músculos abdominales y el esternón mantienen la columna vertebral arqueada sin hundirse y así mantiene efectivamente su estructura y su integridad funcional. El cuello forma un arco de tipo invertido, con ligamentos y músculos que sujetan la cabeza.

### Diseño de las vértebras

No todas las vértebras son iguales, incluso las que pertenecen a la misma columna vertebral. Los distintos diseños reflejan distintas exigencias mecánicas entre las diversas partes de la columna.



**FIGURA 8.36 Sustentando el arco.** (a) La carretera y los pilares del arco de un puente suspendido sujetan la extensión entre ellos desde el arco. Mientras se mantenga la integridad del arco se soporta el peso del puente. (b) De manera semejante, músculos y ligamentos sostienen la columna vertebral por arcos. (c) El arco de las vértebras cervicales es como el arco invertido de un violinista. (d) El otro arco, el formado por las vértebras del tronco, recuerda al de un arquero.

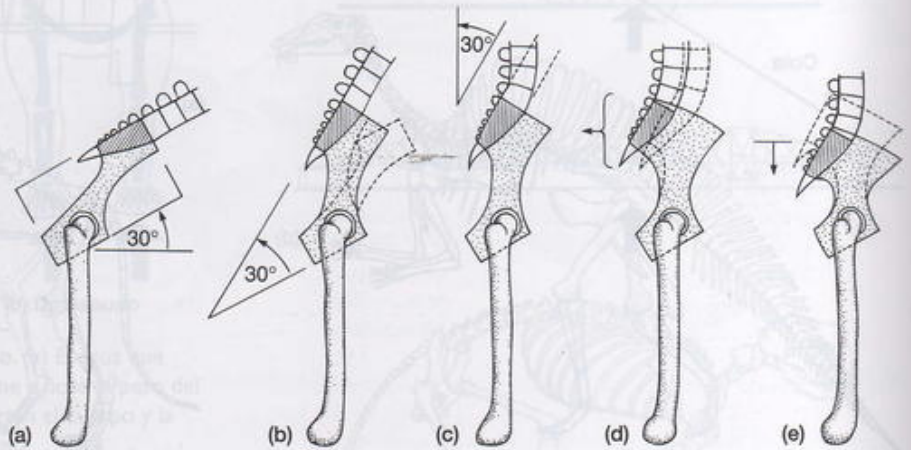
Según Dubrul.

### Dirección de la espina neural

El ángulo que forma la espina neural con su centro varía, a menudo, de una vértebra a otra. Este ángulo puede representar una forma estructural de orientar la espina, según reciba el conjunto de fuerzas mecánicas orientadas al esfuerzo mínimo. Las fuerzas mecánicas locales que actúan sobre la espina neural surgen principalmente de la contracción de la musculatura axial. El complejo muscular axial se origina a los lados y a lo largo de la columna vertebral, llega hasta los extremos de las espinas neurales, y sobre éstas se aplican las fuerzas. Los músculos rostrales que se insertan sobre la espina neural tiran de ésta hacia delante; los músculos más caudales la dirigen hacia atrás. Si estos grupos se contraen juntos, entonces la espina experimenta la única fuerza resultante de esta acción conjunta, y no por separado una u otra fuerza. Recuerde que los huesos, como la mayoría de las estructuras, son más ligeros y débiles en una situación de tensión, pero más fuertes cuando se cargan por compresión. Si esta fuerza resultante doblara la espina, colocaría parte de ella en tensión o la desviaría, o lo que es peor, la expondría a fuerzas



El hombre es un vertebrado con una de las más interesantes piezas de ingeniería personal. Nuestra postura cuando caminamos es erguida. En otras palabras, somos bípedos. Dependemos de dos piernas en lugar de las cuatro como nuestros antecesores cuadrúpedos. Nuestra inusual postura ha requerido ciertos cambios estructurales para estabilizar nuestro porte erguido. Los perritos de las praderas se sustentan sobre sus patas traseras, algunos ciervos levantan sus patas anteriores, pero los hombres están contruidos para ser bípedos. La inestabilidad vertical proviene de dos características de nuestra marcha bípeda. En primer lugar, utilizamos dos piernas como pilares de soporte, la mitad que los cuadrúpedos. En segundo lugar, la postura vertical sitúa al tórax y parte de nuestro cuerpo muy por encima del centro de gravedad. Son estos los motivos por los que se han incorporado a nuestro diseño adaptaciones inusuales para la postura vertical. Podemos imaginar que nuestra postura vertical se ha realizado en tres fases, cada una de las cuales supondría un cambio que elevaría el dorso unos 30° (Fig. 1a-e). Primero, la parte frontal del cuerpo se eleva alrededor de 30° (Fig. 1a). Este cambio se observa en algunos primates y puede realizarse sin demasiados cambios de la musculatura de la pierna. Segundo, la parte superior de la pelvis se inclina hacia atrás, girando la columna vertebral 30° más (Fig. 1b). Tercero, la región lumbar de la columna vertebral se curva al menos 30° para dejar la parte superior del cuerpo totalmente vertical (Fig. 1c). Para acomodarse al nacimiento de un niño, que tiene la cabeza relativamente grande, el canal de la pelvis para el alumbramiento se amplía, al desplazarse la región sacra más



**FIGURA 1** La postura erguida del hombre. Comparada con la cuadrúpeda de los primates (a), se ha construido por cambios en la inclinación de la cintura pelviana (b), incremento de la curvatura de la región lumbar (c), ensanche (d) y posterior acortamiento de las caderas (e).

Basada en la investigación de G. Krantz.

atrás (Fig. 1d). Al alcanzar esta postura erguida, se altera la línea de acción muscular desde el fémur. Se necesita una pelvis ancha para completar la amplitud de las orientaciones musculares y los ángulos favorables sobre el fémur. El acortamiento y ensanchamiento de la pelvis reconstruye un brazo de palanca más ventajoso de los músculos glúteos durante la marcha a zancadas (Fig. 1e).

**Canal del parto (p. 346);  
paso a zancadas del hombre (p. 381)**

La columna de los vertebrados prolongada por encima de las caderas, como el mástil de un barco lo hace por encima de

la cubierta, se estabiliza por un sistema de ligamentos y músculos que actúan como las jarcias que soportan el mástil (Fig. 2a). Con el ensanchamiento y acortamiento de la pelvis también se ensancha la base del soporte (Fig. 2b). Si permanece la pelvis alta, la parte superior del cuerpo debería haberse situado muy por encima de su punto de equilibrio con el fémur (Fig. 2c). Al acortarse la distancia entre las caderas y la cabeza del fémur, el peso de la parte superior del cuerpo se aproxima y se sitúa en una posición menos precaria: directamente sobre el fémur, con el que está equilibrado.

que es menos capaz de aguantar. De este modo, parece que la espina neural está orientada de tal manera que su eje está en paralelo con la fuerza resultante impuesta en conjunto por todos los músculos axiales insertos en ella. Esta orientación significa que la espina experimenta estas fuerzas como una fuerza de compresión, la dirección en la que el esfuerzo recibido es más fuerte (Fig. 8.37a).

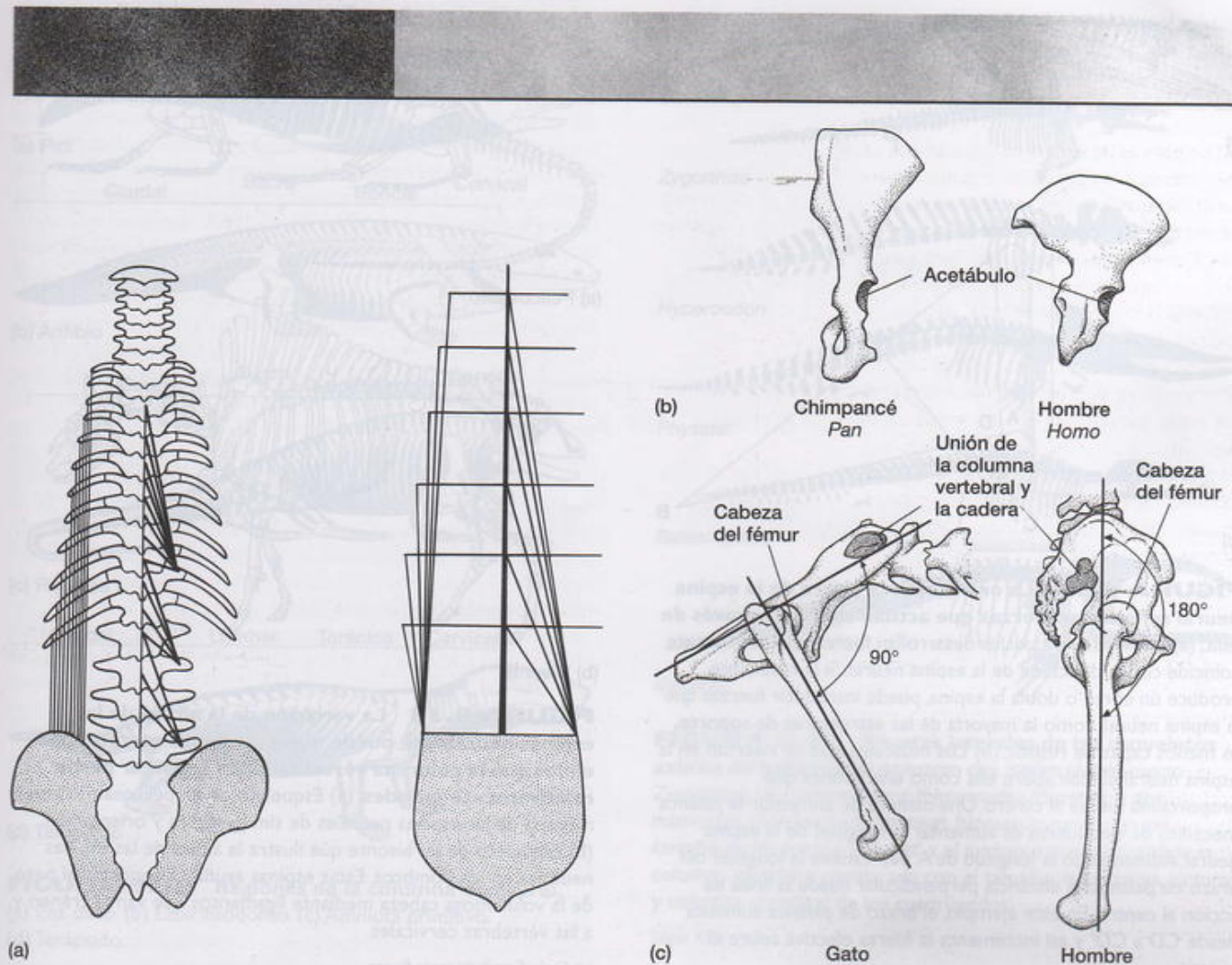
**Altura de la espina neural**

La altura de la espina neural es claramente proporcional a la acción de palanca mecánica que los músculos deben ejercer para mover o estabilizar la columna vertebral. En cierto sentido,

las espinas neurales son palancas que transmiten la fuerza de la contracción muscular a los centros (Fig. 8.37b). Esta fuerza es proporcional a la sección transversal del músculo y a su brazo de palanca, su distancia perpendicular al centro. Para aumentar esta fuerza, podría agrandarse el músculo o alargarse la espina neural. Aumentando la longitud de la espina, se aumenta el brazo de palanca desde el centro a la línea de acción muscular, y así aumenta eficazmente la ventaja mecánica del músculo.

Los diseños vertebrales incorporan modificaciones para resolver estos problemas mecánicos. Por ejemplo, en muchos reptiles, las espinas de las vértebras del tronco tienen aproximadamente la misma altura y una orientación similar (Fig. 8.38a). Si se compara con los mamíferos, la musculatura axial de los reptiles está





**FIGURA 2** Cuerpos y biomecánicas. La postura erguida del hombre acarreó cierta inestabilidad cuando las caderas tuvieron que soportar el peso de la parte superior del cuerpo. Algunas de las características del esqueleto humano se remodelaron para recobrar cierta estabilidad. (a) Los músculos y ligamentos, al igual que la arboladura de un velero, unen la distancia existente entre las vértebras y parte superior de las caderas y la de las vértebras inferiores y las costillas, para estabilizar el levantamiento de la columna vertebral. (b) El ilion se ensancha para aumentar la base de soporte de la cadera. (c) La distancia entre el sacro y la cabeza del fémur se acorta, lo que lleva a la base de la columna vertebral más cerca de su soporte final por el acetábulo (foseta de la cadera), y ofrece la misma amplitud a las uniones de los músculos a la cadera para mantener una línea de acción favorable sobre el fémur.

Según Dubral.

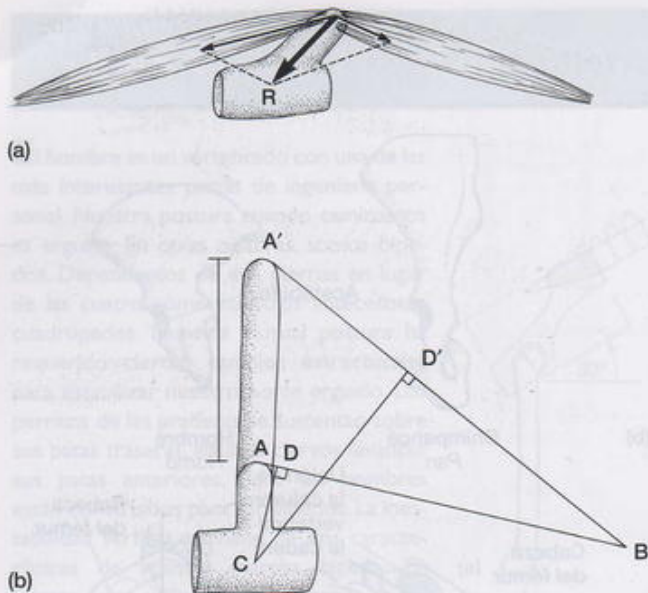
menos especializada para una locomoción rápida. En muchos mamíferos, la altura y dirección de las espinas varían dentro de la misma columna vertebral, lo que indica las especializadas funciones llevadas a cabo por las diferentes secciones de la columna (Fig. 8.38b).

### Regionalización de la columna vertebral

Es el momento de volver atrás y echar un vistazo al conjunto de la columna vertebral, con el objeto de resumir la influencia que el paso del medio acuático al terrestre tuvo sobre las vértebras, con el cambio de los requerimientos mecánicos y los subsecuentes cambios de diseño.

En la columna vertebral de los peces se diferencian dos regiones: caudal y troncal (Fig. 8.39a). Por lo general, carecen de zigapófisis y salientes similares. Los centros no están especializados excepto si son receptores de costillas o arcos hemales o neurales. La columna vertebral de los peces, relativamente indiferenciada, refleja el hecho de que no se utiliza como soporte del cuerpo; por lo general, el soporte viene dado por la flotabilidad que confiere el agua circundante. La columna vertebral proporciona, principalmente, puntos de fijación para la musculatura utilizada en la natación. Funciona como un sustituto mecánico de la notocorda, resiste la tendencia del cuerpo a acortarse y le proporciona suficiente flexibilidad lateral para nadar.



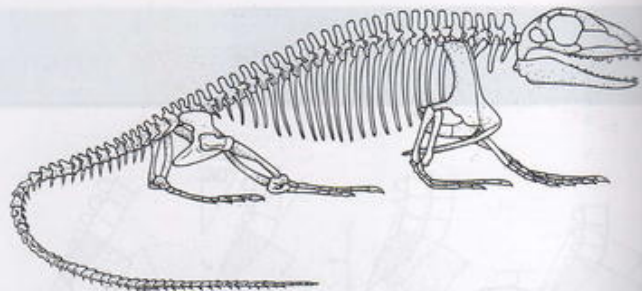


**FIGURA 8.37** La orientación y altura de la espina neural reflejan las fuerzas que actúan sobre o a través de ella. (a) Los músculos axiales desarrollan fuerzas cuya resultante coincide con la dirección de la espina neural. Si la resultante produce un corte o dobla la espina, puede introducir fuerzas que la espina neural, como la mayoría de las estructuras de soporte, es menos capaz de resistir. (b) Los músculos que se insertan en la espina neural actúan sobre ella como una balanza que proporciona fuerza al centro. Una manera de aumentar la palanca mecánica de esta fuerza es aumentar la longitud de la espina neural. Aumentando la longitud de A a A' cambia la longitud del brazo de palanca, la distancia perpendicular desde la línea de acción al centro. En este ejemplo, el brazo de palanca aumenta desde CD a CD' y así incrementa la fuerza efectiva sobre el centro.

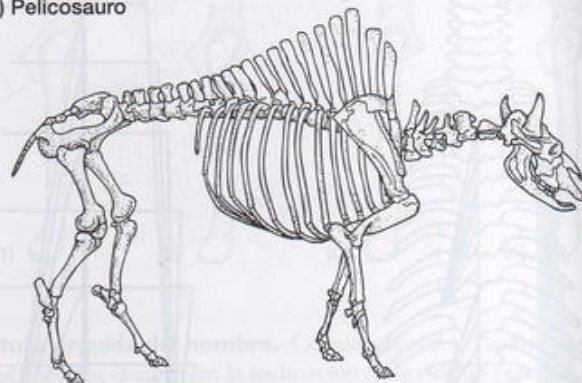
Sin embargo, la columna vertebral de los tetrápodos soporta el cuerpo contra la gravedad, y recibe y transmite las fuerzas propulsoras que las patas generan durante la locomoción. Al concentrarse sobre la columna vertebral distintas demandas funcionales, es de esperar que se delimiten en ella regiones especializadas.

En la columna vertebral de los tetrápodos primitivos están delimitadas las regiones caudal, sacra, troncal y cervical corta (Fig. 8.39b). La mayoría de estos tetrápodos primitivos no eran estrictamente terrestres y con frecuencia volvieron al medio acuático. Una gran parte de la musculatura y del esqueleto axial todavía retiene semejanzas de sus antecesores los peces. Por ejemplo, la cola larga sostiene a menudo una aleta ancha, y la región troncal está relativamente indiferenciada, como en los peces. Sin embargo, la locomoción terrestre es importante, especialmente en los adultos. Las patas posteriores se fijan directamente a la región adyacente de la columna vertebral por medio de la cintura pelviana, para definir la región sacra. Se diferencia también la región cervical, que permite al cráneo cierta libertad para girar independientemente del cuerpo.

En los amniotas primitivos están presentes las regiones cervical, toracolumbar, sacra y caudal (Fig. 8.39c). La región sacra



(a) Pelicosaurio



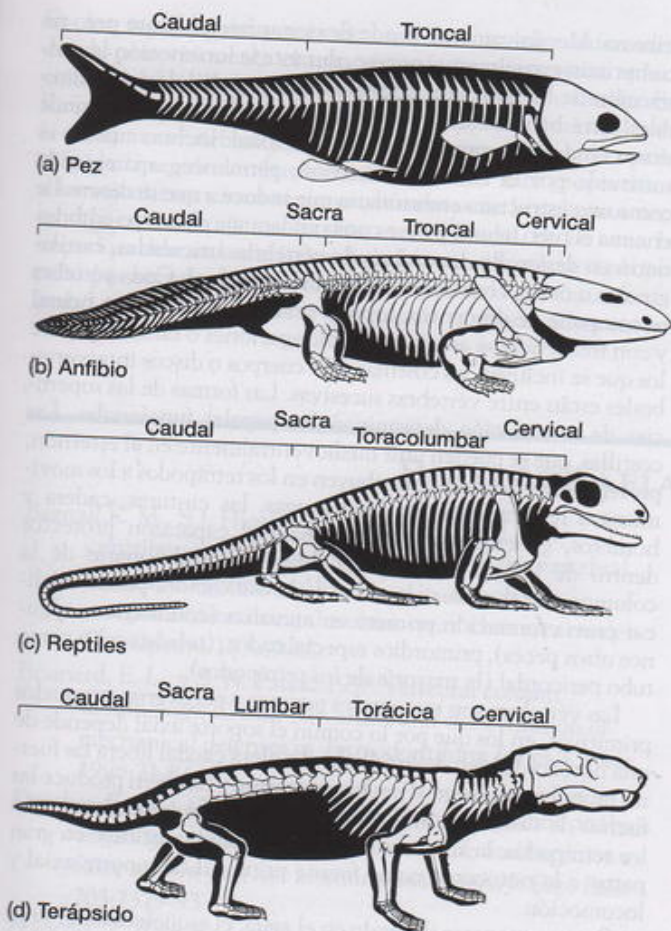
(b) Bisonte

**FIGURA 8.38** La variación de la altura de las espinas neurales se puede observar en los vertebrados en los que la columna vertebral debe soportar pesos relativamente grandes. (a) Esqueleto de un pelicosaurio con la mayoría de las espinas neurales de similar altura y orientación. (b) Esqueleto de un bisonte que ilustra la altura de las espinas neurales en los hombros. Estas espinas ayudan a soportar el peso de la voluminosa cabeza mediante ligamentos que van al cráneo y a las vértebras cervicales.

(a) Según Carroll; (b) según Romer.

es más fuerte que la de los primitivos tetrápodos, ya que está diseñada para tolerar una existencia más habitual en la tierra. La mayoría de los reptiles conservan un tronco (regiones dorsal y toracolumbar). Las costillas de las vértebras que se localizan inmediatamente enfrente de las patas posteriores pueden acortarse. En algunos reptiles fósiles y modernos, el tronco puede diferenciarse en dos regiones: el tórax, con costillas, y la región lumbar, sin costillas. La aparición de una región lumbar en el tórax posterior merece especial mención, porque refleja un incremento de la función locomotora. Durante la carrera, según giran hacia delante las patas posteriores para lograr una larga zancada, la columna vertebral generalmente se flexiona lateralmente sobre sí misma. Esto puede llevar a que las costillas de las vértebras adyacentes se aprieten entre sí. Este apiñamiento hace que desaparezcan las costillas en el área de flexión máxima, y da lugar a una sección presacra sin costillas: la región lumbar. La aparición de esta región en la columna vertebral marca, por tanto, el momento en que los tetrápodos comienzan a experimentar formas más rápidas de locomoción. Esto sucedió en muchos arcosaurios, algunos reptiles modernos, sinápsidos y mamíferos. No es fácil determinar el comportamiento locomotor directamente a partir de los fósiles. Pero el comportamiento puede deducirse de la morfología. En el siguiente capítulo, vere-



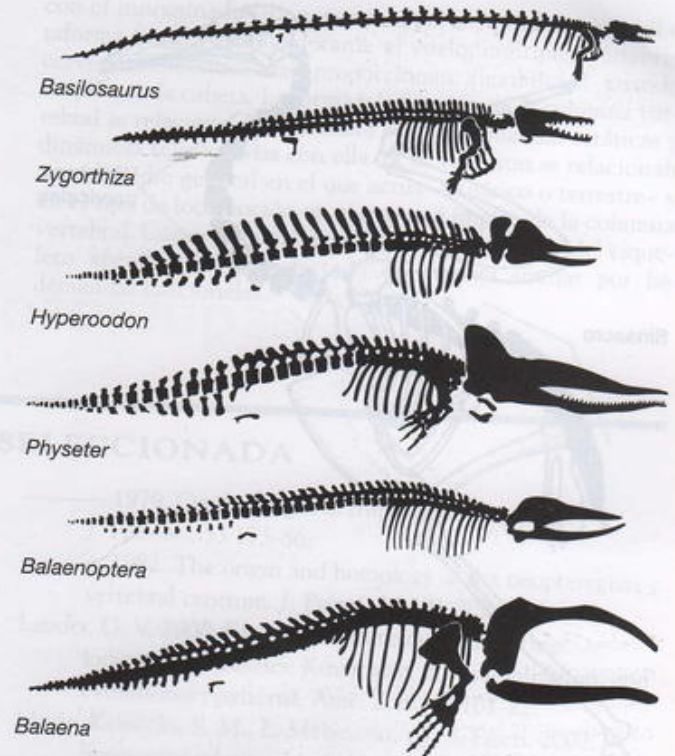


**FIGURA 8.39** Regiones de la columna vertebral. (a) Pez óseo. (b) Labirintodonto. (c) Amniota primitivo. (d) Terápsido.

mos que la morfología del esqueleto apendicular confirma esta interpretación. Se supone que a estas formas de locomoción más rápida de los últimos tetrápodos les acompañó un modo de vida más activo.

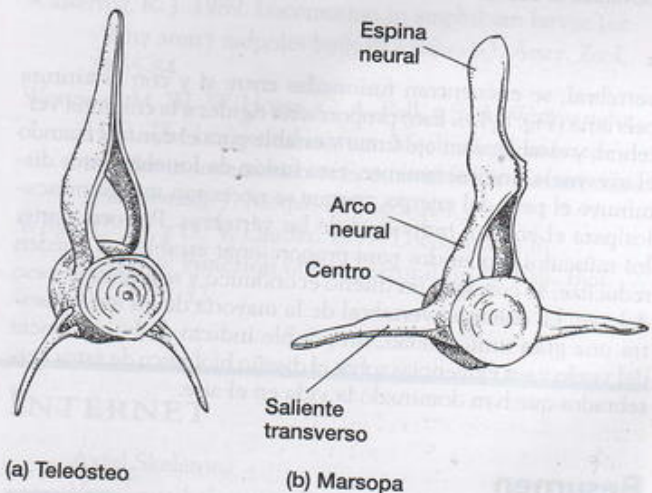
En la columna vertebral de los mamíferos se diferencian cinco regiones distintas: cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal (Fig. 8.39d). La musculatura se fija a la columna vertebral de manera compleja, correspondiendo a las necesidades que la locomoción activa impuso a las vértebras. En los mamíferos y otros tetrápodos que secundariamente reasumen un modo de vida acuático, la columna axial regresa, al menos en parte, a la compresión de los peces. Con frecuencia se pierden las patas posteriores, y las anteriores adquieren forma de pala (Fig. 8.40). Por ejemplo, en la marsopa los centros carecen de zigapófisis antigiro; no obstante, resisten la tensión mediante muelas que entrelazan las sucesivas espinas neurales. (Fig. 8.41a,b).

Las aves constituyen un ejemplo interesante; en ellas la forma y función de la columna vertebral están estrechamente emparejadas. La flexibilidad de las articulaciones de las vértebras cervicales proporciona a la cabeza una gran libertad de movimientos, que permiten al ave arreglarse las plumas o examinar el alimento. Por otro lado, la mayoría de las vértebras que se localizan en la parte media y posterior de la columna



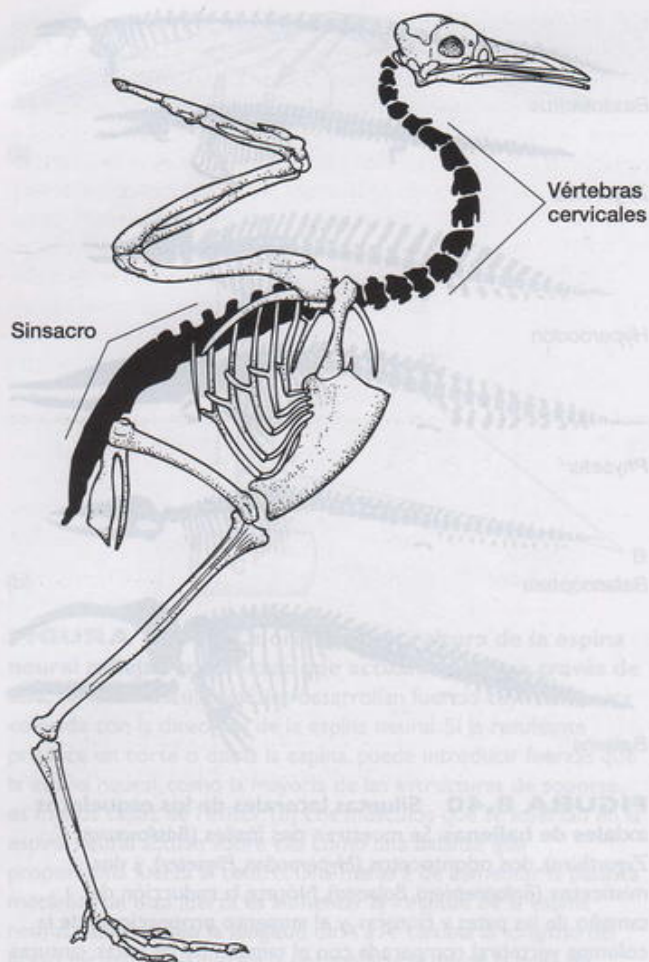
**FIGURA 8.40** Siluetas laterales de los esqueletos axiales de ballenas. Se muestran dos fósiles (*Basilosaurus*, *Zygorhiza*), dos odontocetos (*Hyperoodon*, *Physeter*), y dos mysticetos (*Balaenoptera*, *Balaena*). Nótese la reducción del tamaño de las patas y cinturas, y el aumento proporcional de la columna vertebral comparada con el tamaño de las patas, cinturas y columna vertebral de los cuadrúpedos.

Según Kent.



**FIGURA 8.41** Vértebras de vertebrados acuáticos. (a) Vértebra de un pez teleosteo. (b) Vértebra de una marsopa. Nótese la reducción de las zigapófisis en la vértebra de la marsopa.





**FIGURA 8.42** Columna vertebral de ave. La extensa región de fusión vertebral se localiza en el sinsacro. Las numerosas vértebras cervicales heterocélicas proporcionan gran movilidad al cuello.

vertebral, se encuentran fusionadas entre sí y con la cintura pelviana (Fig. 8.42). Esto proporciona rigidez a la columna vertebral, y establece un eje firme y estable para el control cuando el ave vuela. Indirectamente, esta fusión de los elementos disminuye el peso del cuerpo, porque se necesitan menos músculos para el control individual de las vértebras. Por otra parte, los músculos requeridos para proporcionar estabilidad pueden reducirse, se consigue un diseño económico y se aligera el peso del ave. La columna vertebral de la mayoría de las aves muestra una gran uniformidad, un posible indicio de la influencia del vuelo y sus exigencias sobre el diseño biológico de estos vertebrados que han dominado la vida en el aire.

## Resumen

El esqueleto axial incluye la notocorda y la columna vertebral. La notocorda es la más antigua, en la evolución apareció en los primitivos cordados, antes de los vertebrados. Se trata de una varilla delgada que se desarrolla a partir del mesodermo y que queda dorsal con respecto al celoma. Generalmente se compone de una médula de células llenas de líquido, envuelta en una capa

fibrosa. Mecánicamente puede flexionar lateralmente pero no comprimirse axialmente, por eso, durante la locomoción la contracción de los músculos laterales cambia a ondulaciones laterales. Está bien desarrollada en los derivados de peces donde sirve como medio principal de soporte axial. Incluso cuando es sustituida por la columna vertebral, permanece apareciendo como una estructura embrionaria que induce a que se desarrolle encima el tubo neural y sirve como andamiaje al cuerpo embrionario en desarrollo. La cadena de vértebras articuladas, cartilaginosa u ósea, constituye la columna vertebral. Cada vértebra se compone de un centro, soporta un arco y una espina neural y con frecuencia se asocia con prolongaciones o salientes, entre los que se incluyen las costillas. Los cuerpos o discos intervertebrales están entre vértebras sucesivas. Las formas de las superficies de articulación determinan los papeles funcionales. Las costillas, que se pueden unir medioventralmente en el esternón, protegen las vísceras y contribuyen en los tetrápodos a los movimientos respiratorios. En las tortugas, las cinturas, cadera y hombros, generalmente quedan bajo el caparazón protector dentro de la caja torácica. El desarrollo embrionario de la columna vertebral sucede antes de la osificación, puede implicar previa formación primero en arcualias (condictios y algunos otros peces), primordios especializados, (teleosteos) o como tubo pericordal (la mayoría de los tetrápodos).

Las vértebras son raras en los agnatos y peces gnatostomados primitivos, en los que por lo común el soporte axial depende de una notocorda bien desarrollada. La aleta caudal libera las fuerzas propulsoras, dirige al pez hacia delante y también produce las fuerzas de sustentación. Especialmente en los peces óseos y en los tetrápodos, la columna vertebral osificada sustituye en gran parte a la notocorda como fuente principal de soporte axial y locomoción.

Para mantenerse flotando en el agua, el esqueleto axial sirve principalmente como una viga de compresión; durante la locomoción resiste el movimiento telescópico del cuerpo y traslada las fuerzas de los músculos axiales a las ondulaciones laterales de la natación. Estas mismas ondulaciones laterales de los peces se trasladan a los tetrápodos primitivos en su marcha terrestre y son las bases primitivas de la locomoción terrestre. En el medio terrestre, la columna vertebral asume la función adicional de suspender el peso del cuerpo sin la ayuda del empuje del agua, como si lo llevase sobre la superficie terrestre. Con frecuencia, la columna vertebral del tetrápodo incorpora elementos de diseño que son análogos a las estructuras de ingeniería diseñadas por el hombre, como son los puentes, en los que el peso se suspende o vuela alrededor o entre columnas de soporte (patas). El «par de giro» se hace característico en la locomoción cuadrúpeda, favoreciendo en los tetrápodos la aparición del característico anti-giro de las vértebras, esto es, las zigapófisis. La altura y la dirección de las espinas neurales reflejan su papel como palancas, entregan las fuerzas a los centros vertebrales y por tanto mueven o estabilizan la columna vertebral. La columna vertebral se divide en regiones que reflejan la demanda de sus funciones. En los peces, la columna vertebral está relativamente poco diferenciada en regiones troncal y caudal; carece de zigapófisis y no se utiliza para soportar el peso del cuerpo; en su lugar, básicamente se utiliza para soporte y fijación muscular, como una viga de compresión. En los tetrápodos, la columna vertebral se utiliza como soporte del propio cuerpo, las patas proporcionan las fuerzas propulsoras para la locomoción y estas fuerzas se transmiten al cuerpo a través de la columna vertebral. En los tetrápodos primitivos, para la movilidad craneal, se diferencia la región cervical, así como para la fijación directa de las cinturas a la columna vertebral.



En los reptiles, estas regiones son incluso algo diferentes, donde posteriormente el tronco puede manifestar una reducción de las costillas, apareciendo la región lumbar o similar. En los mamíferos, la locomoción se basa en flexiones verticales de la columna vertebral (cf. laterales) acompañada de la aparición de la región lumbar bien diferenciada. Esto proporciona a los mamíferos cinco regiones diferentes de la columna vertebral: cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal. En las aves, la imperiosa demanda dinámica de la locomoción aérea se acompaña por acentuadas fusiones y flexiones de la columna vertebral. La fusión del sinsacro (sacro más vértebras adyacentes)

con el innominado (ilion, isquion, pelvis) producen una plataforma firme y estable durante el vuelo; múltiples vértebras cervicales heterocélicas proporcionan flexibilidad cuando despliegan la cabeza. La forma y la función de la columna vertebral se relaciona directamente con las demandas estáticas y dinámicas relacionadas con ella. A su vez, estas se relacionan con el medio general en el que actúa —acuático o terrestre— y en el tipo de locomoción en el que está implicada la columna vertebral. Como veremos en el Capítulo 9, el diseño del esqueleto apendicular está afectado de manera similar por las demandas funcionales.

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Bagnall, K. M., S. J. Higgins y E. J. Sanders. 1988. The contribution made by a single somite to the vertebral column: Experimental evidence in support of resegmentation using the chick-quail chimaera model. *Development* 103:69-85.
- Brainerd, E. L., y S. N. Patek. 1998. Vertebral column morphology, C-start curvature, and the evolution of mechanical defenses in Tetraodontiform fishes. *Copeia* 1998:71-84.
- Drucker, E. G., y G. V. Lauder. 2000. A hydrodynamic analysis of fish swimming speed: Wake structure and locomotor force in slow and fast labriform swimmers. *J. Exp. Biol.* 203:2379-93
- Francois, Y. 1966. Structure et développement de la vertèbre de *Salmo* et des téléostéens. *Arch. Zool. Exp. Gen.* 107:287-328.
- Hissman, K., y H. Fricke. 1996. Movements of the epicaudal fin in coelacanth. *Copeia* 3:606-15.
- Huang, R., Q. Zhi, B. Brand-Saberi, y B. Christ. 2000. New experimental evidence for somite resegmentation. *Anat. Embryol.* 202:195-200
- Jenkins, F. A., Jr., y G. E. Goslow, Jr. 1983. The functional anatomy of the shoulder of the Savn monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). *J. Morph.* 175:195-216.
- Krantz, G. S. 1981. *The process of human evolution*. Cambridge Mass.: Schenkman Publishing Co.
- Laerm, J. 1976. The development, function, and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* 58:237-54.
- . 1979. On the origin of rhipidistian vertebrae. *J. Paleont.* 53:175-86.
- . 1982. The origin and homology of the neopterygian vertebral centrum. *J. Paleont.* 56:191-202.
- Lauder, G. V. 2000. Function of the caudal fin during locomotion in fishes: Kinematic, flow visualization, and evolutionary patterns. *Ame. Zool.* 40:101-22.
- Morin-Kensicki, E. M., E. Melancon, y J. S. Eisen. 2002. Segmental relationship between somites and vertebral column in zebrafish. *Development.* 129:3851-60.
- Panchen, A. L. 1977. The origin and early evolution of the tetrapod vertebrae. *Linn. Soc. Symp.* 4:289-318.
- Simons, J. R. 1970. The direction of the thrust produced by the heterocercal tail of two dissimilar elasmobranchs: The Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer), and the piked dogfish, *Squalus megalops* (Macleay). *J. Exp. Biol.* 52:95-107
- Verbout, A. J. 1985. The development of the ventral 5 column. *Advances Anat. Embry. Cell Biol.* 90:1-120
- Wassersug, R. J. 1989. Locomotion in amphibian larvae (or «Why aren't tadpoles built like fishes?»). *Amer. Zool.* 29:65-84
- Westneat, M. W., W. Hoese, C. A. Pell, y S. A. Wainwright. 1993. The horizontal septum: Mechanisms of force transfer in locomotion of Scombrid fishes (Scombridae, Perciformes). *J. Morph.* 217:183-204.
- Wilga, C. D., y G. V. Lauder. 1999. Locomotion in sturgeon: Function of the pectoral fin. *J. Exp. Biol.* 202:2413-32.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Axial Skeletons  
Vertebrate Laboratory Exercises



# Sistema esquelético: el esqueleto apendicular

## INTRODUCCIÓN

### COMPONENTES BÁSICOS

- Aletas
- Patas

### ORIGEN DE LAS ALETAS PARES

- Teoría del arco branquial
- Teoría del pliegue-aleta
- Desarrollo embrionario de las extremidades de los tetrápodos

### FILOGENIA

- Peces
  - Agnatos
  - Placodermos
  - Condrictios
  - Acantodios
  - Peces óseos
- Tetrápodos
  - Cintura pectoral

*Cintura pelviana*

*Manos y pies*

### EVOLUCIÓN DEL SISTEMA APENDICULAR

- Origen doble de la cintura pectoral
- Ventajas adaptativas de las aletas lobuladas
- En tierra

### FORMA Y FUNCIÓN

- Natación
- Locomoción terrestre
  - Andares primitivos*
  - Modos de locomoción primitivos*
  - Locomoción a la carrera (cursora)*
  - Locomoción aérea*
- Origen del vuelo de las aves
- Locomoción fosora

### RESUMEN

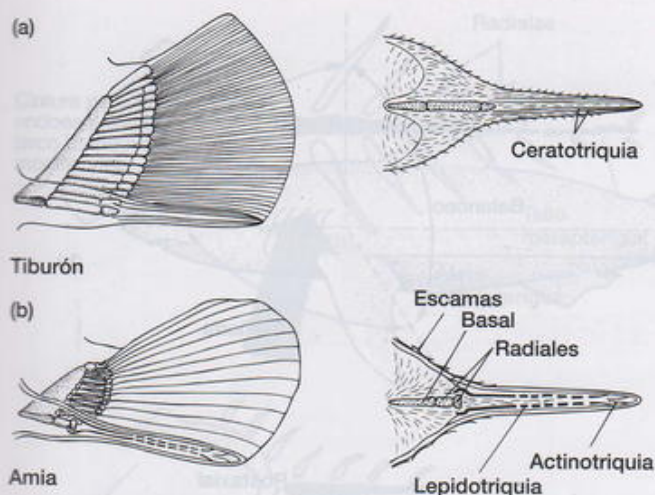
## Introducción

Desde las aletas de los peces a las patas de los tetrápodos, la evolución ha confeccionado componentes del esqueleto apendicular alguno de los mecanismos locomotores más elegantes y especializados. El sistema apendicular, al igual que el resto del sistema esquelético, está bien representado en el registro fósil. Esto nos ofrece un contacto directo con los detalles estructurales de los animales extinguidos, y nos ayuda a trazar el curso general de las modificaciones filogenéticas de los elementos esqueléticos. Al menos, de forma general, en el esqueleto apendicular la relación entre la estructura y el papel biológico es directa. No se necesitan conocimientos de ingeniería aerodinámica para comprender que las alas de las aves les proporcionan acceso al medio aéreo, y al modo de vida especial que de ello resulta; que las patas de los tetrápodos les sirven para des-

plazarse sobre la tierra, y que las aletas de los peces son adecuadas para el agua. La transición del agua a la tierra y de ésta al aire ha tenido impacto en el diseño y rediseño del sistema apendicular.

Sin embargo, lo que veremos en este capítulo es que la forma y la función están estrechamente emparejadas. No todas las aves utilizan el aire de la misma manera, de hecho, algunas no vuelan, como los pingüinos y los avestruces. Los tetrápodos utilizan la tierra de diferentes maneras. Algunos andan pesadamente, otros corren, algunos excavan, otros trepan a los árboles. Para algunos peces, las aletas proporcionan empuje para nadar; para otros, las aletas se especializan para maniobrar en lugares estrechos. En cada caso, la forma y la función son algo distintas y el diseño biológico refleja estas diferencias.





**FIGURA 9.1** Radios dérmicos de la aleta. (a) Las ceratotriquias son varillas queratinizadas que irradian como las varillas de un abanico, para mantener internamente las aletas de los peces condriictios. (b) Las lepidotriquias son soportes cartilaginosos u osificados del interior de las aletas de los peces óseos.

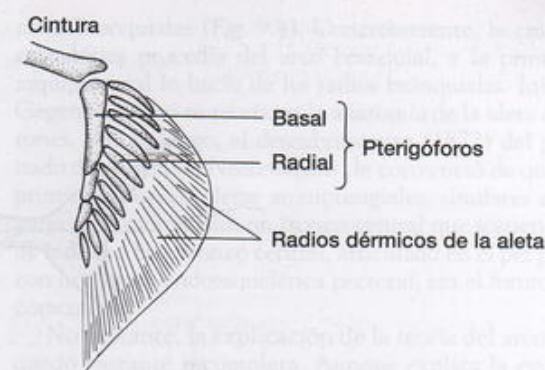
## Componentes básicos

El esqueleto apendicular comprende las aletas pares o extremidades, y las cinturas, que las unen al cuerpo que las soporta. La cintura anterior es la **cintura pectoral** u **hombros**, formada por elementos esqueléticos dérmicos y endocondrales; sostiene la aleta pectoral o extremidad anterior. La cintura posterior, **cintura pélvica** o **caderas**, está formada por elementos endocondrales que sostienen la aleta pelviana o la extremidad posterior.

## Aletas

El cuerpo de los peces primitivos está particularmente adaptado para llevar espinas, lóbulos o salientes. A diferencia de estas expansiones, las aletas son membranas o salientes membranosos reforzados internamente por finos **radios de la aleta**. Inicialmente estos radios se forman como las escamas, en la limitante entre la dermis y la epidermis, para luego hundirse en la dermis, por eso se denominan con frecuencia **radios dérmicos** de la aleta. En los elasmobranquios, estos radios dérmicos se llaman **ceratotriquias**, finas varillas queratinizadas (Fig. 9.1a). En los peces óseos se denominan **lepidotriquias**, y por lo general son una serie de diminutos elementos osificados o condriificados, que sostienen la membrana (Fig. 9.1b). En algunos peces óseos la punta de la aleta puede estar reforzada adicionalmente por varillas queratinizadas, las **actinotriquias**. La parte proximal de la aleta, junto al cuerpo, está sostenida por **pterigóforos** de dos tipos: los **basales**, gruesos y situados en la parte proximal de la aleta, y los **radiales**, finos y que se extienden desde los basales hasta la región media de la aleta (Fig. 9.2a).

Las aletas son impares, excepto un par situado cerca de la cabeza y que constituye las aletas pectorales, y un segundo par posterior a éste, que forma las aletas pelvianas. Los pterigóforos basales de estas aletas pares se articulan y relacionan con las cinturas del interior del cuerpo. Las aletas pares recibirán nuestra



(a) Aleta

Cintura	Término morfológico	Extremidad anterior	Extremidad posterior
	Estilopodio	Brazo	Muslo
	Zeugopodio	Antebrazo	Pierna (crus)
	Autopodio	Mano (muñeca-palma-dedos)	Pie (tobillo-planta-dedos)

(b) Pata

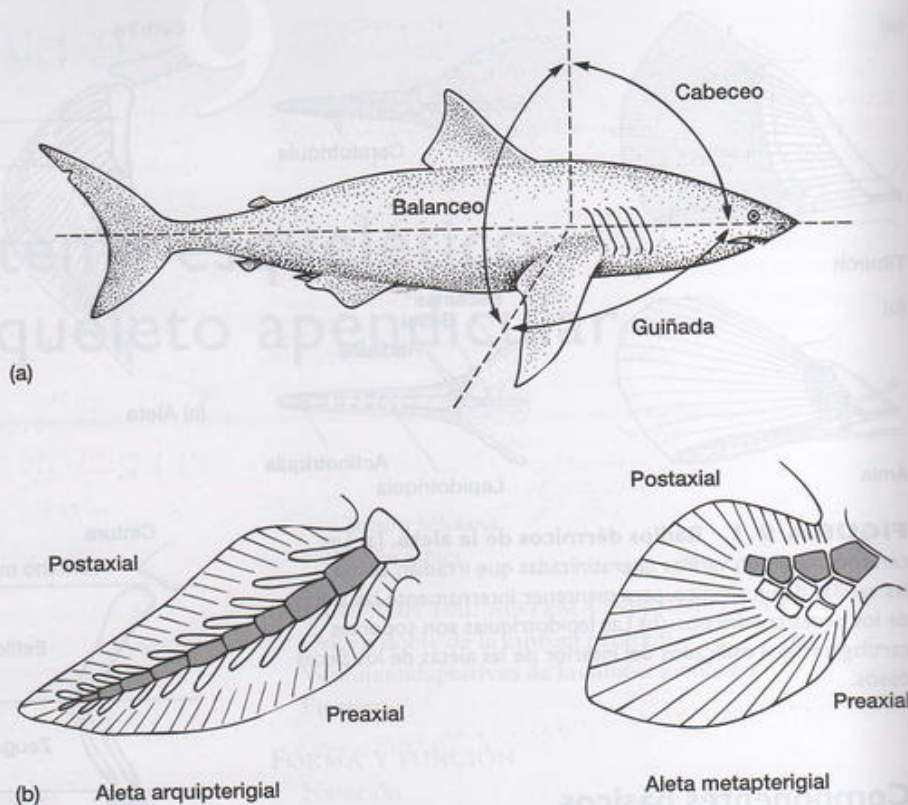
**FIGURA 9.2** Componentes básicos de la aleta y de la pata. (a) La aleta se compone de pterigóforos, basales y radiales, y de radios dérmicos. Los radios de las aletas se llaman **lepidotriquias** en los peces óseos y **ceratotriquias** en los elasmobranquios. (b) La pata, tanto anterior como posterior, incluye tres regiones: estilopodio (brazo/muslo), zeugopodio (antebrazo/pierna) y autopodio (mano/pie).

atención principal ya que son el origen filogenético de las extremidades de los tetrápodos.

## Patas

Estrictamente, la pata debe denominarse **quiridio**, un apéndice muscular con articulaciones bien definidas que en su extremo lleva dedos, no una aleta. El quiridio, las extremidades anteriores y posteriores de los tetrápodos, está construido bajo el mismo patrón; en él se diferencian tres regiones. El **autopodio** corresponde al extremo distal de la pata; consta de numerosos elementos que componen la muñeca o el tobillo y que a su vez sostienen los dedos respectivos (Fig. 9.2b). El término especial **mano** implica una estructura modificada para agarrar, y **pie**, una estructura para apoyarse. Sin embargo, estos dos términos no son lógicamente aplicables a todos los tetrápodos. Por ejemplo, la parte terminal de la extremidad anterior de un caballo no es una mano, o la parte terminal de la extremidad posterior de una ballena no es un pie. No obstante, los términos **mano** y **pie** se han elegido para desig-





**FIGURA 9.3 Aletas como estabilizadores.** (a) El cuerpo de un pez puede desviarse de su línea de movimiento de tres maneras. Un giro rodante del pez alrededor de su eje longitudinal, un giro de guiñada de lado a lado y un cabeceo arriba y abajo de su centro de masas. (b) Hay dos tipos de estructuras de aletas, la aleta arquipterigial con un eje central simétrico (izquierda) y la aleta metapterigial con el eje asimétrico desplazado hacia el lado postaxial. El eje metapterigial o tallo, se muestra en ambos casos sombreado.

nar el autopodio de las patas anteriores y posteriores, respectivamente. La región media de la extremidad constituye el **zeugopodio**, con dos elementos de sostén internos: ulna (cúbito) y radio para el antebrazo, y tibia y fíbula (peroné) para la pierna. La región de la extremidad más próxima al cuerpo es el **estilopodio**, con un único elemento: húmero para el brazo y fémur para el muslo.

La **fosa o cavidad glenoidea** es una depresión de la cintura pectoral que se articula con el húmero. Y una profunda foseta en la pelvis, el **acetábulo**, aloja al fémur.

### Origen de las aletas pares

Como cualquier objeto que viaja en un espacio tridimensional, el cuerpo de un pez es susceptible de desviarse de su línea de movimiento con respecto a su centro de gravedad. Puede nadar de lado a lado (**guiñada**), mecerse alrededor de su eje longitudinal (**balanceo**) o alabearse adelante y atrás (**cabeceo**; Fig. 9.3a). Las pruebas realizadas en el túnel de viento utilizando distintos modelos de tiburones y quitando determinadas aletas, han contribuido a clarificar de qué manera las aletas proporcionan estabilidad a un cuerpo aerodinámico. Parece ser que las aletas dorsales y laterales controlan el cuerpo, resistiendo las perturbaciones del mismo respecto a su centro de gravedad. Realizando pruebas por separado de aletas pectorales muestran que éstas no producen un empuje significativo como lo hacen las alas fijas de un avión. En su lugar, las aletas pectorales son utilizadas para maniobrar entre la estrecha vegetación (algunos teleosteos), y durante el reposo y la natación horizontal (en tiburones) para iniciar los giros ascendentes o descendentes.

Dinámica de las colas heterocercas (p. 300)

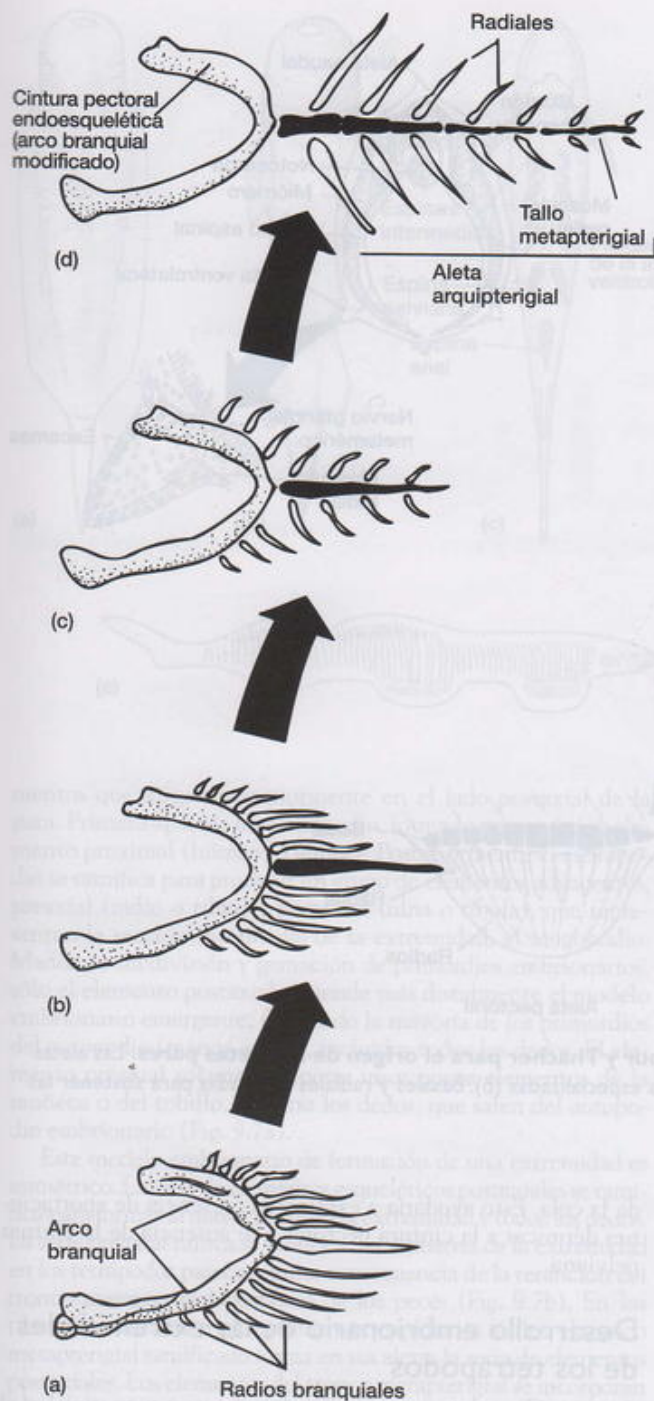
A medida que los peces primitivos se hicieron más activos, debieron experimentar cierta inestabilidad mientras se movían. Presumiblemente, tales condiciones favorecieron el desarrollo de cualquier saliente del cuerpo que resistiera la guiñada, el balanceo o el cabeceo, lo que condujo a la evolución del primer par de aletas. Estabilizadas las aletas, las cinturas asociadas sirvieron como lugares para la fijación de la musculatura y transmitieron las fuerzas propulsoras al cuerpo.

En los peces gnatóstomos, se desarrollan dos tipos básicos de aletas a partir de dos distribuciones diferentes del **eje o tronco metapterigial**, una cadena de piezas basales endoesqueléticas. Un tipo de aleta es la **aleta arquipterigial**, en la que el tronco metapterigial se sitúa a lo largo de la línea media de la aleta. Desde este tronco central, se dirigen hacia fuera radiales endoesqueléticas para sostener igualmente los lados **preaxial** (anterior) y **postaxial** (posterior) de la aleta. Los finos radios dérmicos de la aleta se extienden hasta los bordes de la misma para completar el soporte. Externamente la aleta arquipterigial parece tener forma de hoja, con su base estrechada. El segundo modelo básico de aleta es la **aleta metapterigial**, en la que el tronco metapterigial de piezas basales se localiza posteriormente. La mayoría de las radiales se dirigen desde el eje posterior al lado preaxial de la aleta, y los radios dérmicos de la aleta se extienden desde el extremo de las radiales a los bordes de la aleta (Fig. 9.3b). Estos dos tipos de aletas han influido en el trabajo teórico realizado sobre el origen de las aletas pares; para ello se han propuesto dos teorías: la del arco branquial y la del pliegue-aleta.

### Teoría del arco branquial

Durante la segunda mitad del siglo XIX, el morfológico C. Gegenbaur propuso que las aletas pares y sus cinturas procedían de





**FIGURA 9.4** Teoría del arco branquial propuesta por Gegenbaur para el origen de las aletas pares. Los radios de la aleta extendidos (a,b) y multiplicados (c), forman un largo soporte central para la aleta externa, no distinta de la condición arquipterigial (d) encontrada en algunos peces pulmonados actuales.

arcos branquiales (Fig. 9.4). Concretamente, la cintura endoesquelética procedía del arco branquial, y la primitiva aleta arquipterigial lo hacía de los radios branquiales. Inicialmente, Gegenbaur basó su teoría en la anatomía de la aleta de los tiburones. Sin embargo, el descubrimiento (1872) del pez pulmonado de Australia, *Neoceratodus*, le convenció de que las aletas primitivas fueron aletas arquipterigiales, similares a las aletas pares de *Neoceratodus*: un tronco central que sostiene una serie de radiales. Este tronco central, articulado en el pez pulmonado con la cintura endoesquelética pectoral, era el futuro escapulo-coracoides.

No obstante, la explicación de la teoría del arco branquial quedó bastante incompleta. Aunque explica la evolución de la cintura pectoral, no da cuenta: (1) de la aparición de una cintura pelviana posterior, situada lejos de los arcos branquiales, (2) ni la presencia de hueso dérmico en la cintura pectoral, (3) ni las diferentes embriologías para la cintura pectoral y los arcos branquiales.

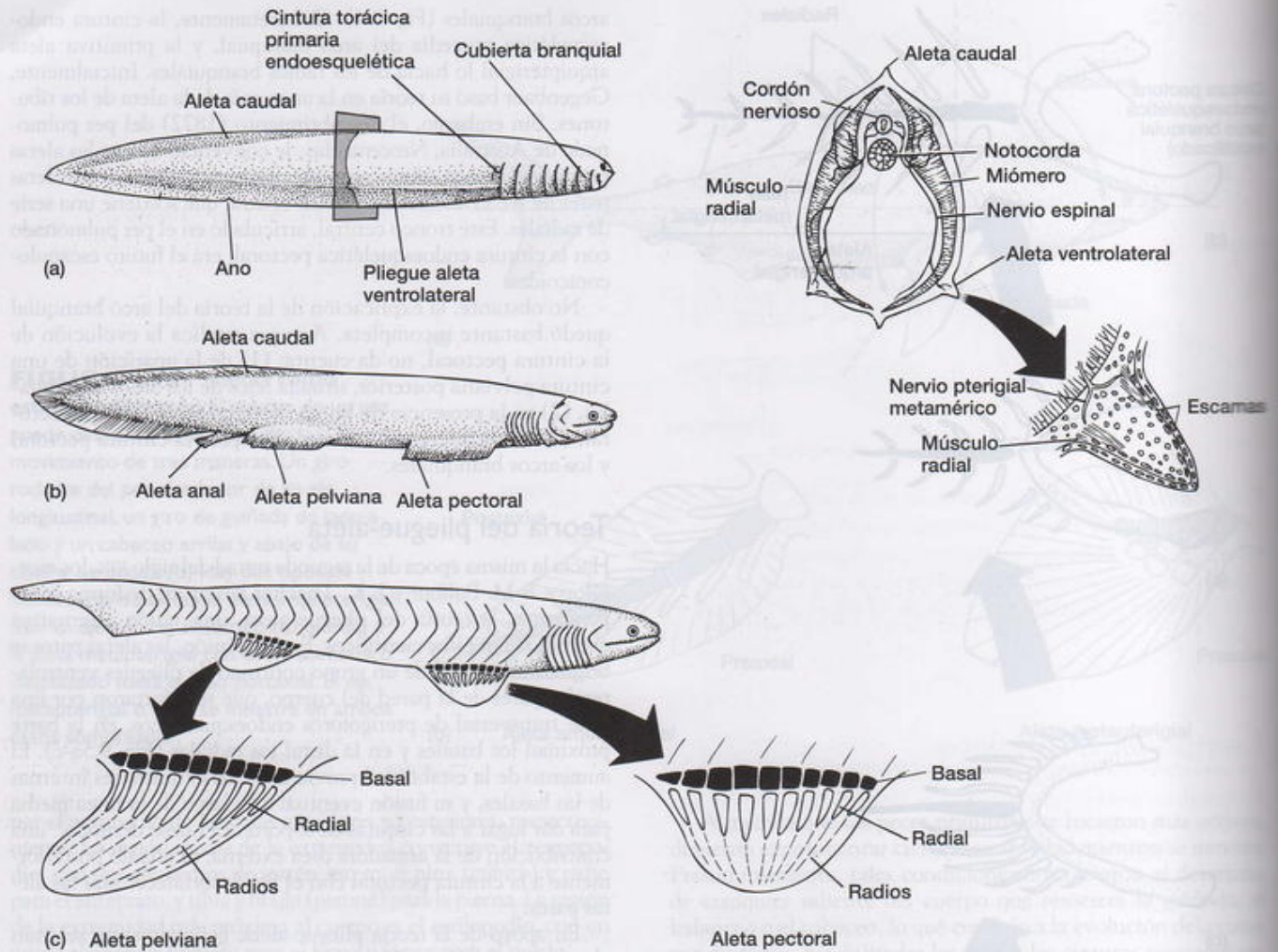
### Teoría del pliegue-aleta

Hacia la misma época de la segunda mitad del siglo XIX, los morfólogos F. M. Balfour y J. K. Thacher lanzaron, de forma independiente, la teoría del pliegue-aleta, una visión alternativa extendida por estos científicos. En su opinión, las aletas pares se originaron a partir de un grupo continuo de pliegues ventrolaterales pares de la pared del cuerpo, que se reforzaron por una serie transversal de pterigóforos endoesqueléticos, en la parte proximal los basales y en la distal los radiales (Fig. 9.5a-c). El aumento de la estabilidad proviene de las extensiones internas de las basales, y su fusión eventual a lo largo de la línea media para dar lugar a las cinturas de soporte. El hueso dérmico, una contribución de la armadura ósea externa, se añadió posteriormente a la cintura pectoral con el fin de fortalecer más las aletas pares.

En apoyo de la teoría pliegue-aleta, generalmente, se citan algunas evidencias indirectas. Los pterigostomos con las primeras aletas de pliegue fueron los agnatos primitivos del Cámbrico, *Mylokunmingia* y *Haikouichthys* (Fig. 3.7). No obstante, muchos fósiles sobrevivientes de peces primitivos tienen esbozos o supuestos restos de estos pliegues primitivos. Por ejemplo, algunos ostracodermos primitivos poseyeron pliegues laterales continuos a lo largo de la pared ventral del cuerpo. Los acantodios también tuvieron un par de filas de espinas que indican, supuestamente, dónde estaban en sus antepasados, un par de pliegues (Fig. 9.6 a-c). Más aún, si las aletas pectorales y pelvianas se originaron a partir de una aleta tipo pliegue, entonces surgieron también a la vez (Fig. 9.6b). En este contexto, es significativo que las aletas pares de los embriones de tiburón se desarrollan juntas a partir de un espesamiento continuo de ectodermo a lo largo de la pared lateral del cuerpo, lo que se ha interpretado como una recapitulación embrionaria de la transición filogenética desde los pliegues-aleta a las aletas pares (Fig. 9.6d).

Más recientemente se ha expuesto con gran detalle la teoría pliegue-aleta. Por ejemplo, Erik Jarvik ha destacado en algunos peces actuales los aportes segmentarios a las aletas arquipterigiales. Si las aletas inicialmente eran quillas para dirigir, los aportes de los miotomos segmentarios adyacentes muscularizan los pliegues haciéndolos móviles. Jarvik sugirió aún más, que las basales y las radiales endoesqueléticas se desarrollan a partir de mesénquima en la médula del pliegue, sosteniendo a la aleta que sobresale y ofreciendo fijación a la musculatura. En la aleta los radios dérmicos de soporte se desarrollan a partir de filas de escamas modificadas, un acontecimiento que parece repetirse





**FIGURA 9.5** Teoría del pliegue-aleta propuesta por Balfour y Thacher para el origen de las aletas pares. Las aletas estabilizadoras (a) comienzan a dividirse en aletas pectorales y pelvianas especializadas (b). Basales y radiales ampliadas para sostener las aletas (c). El tallo metapterigial en negro.

durante el desarrollo embrionario de los radios dérmicos de las aletas en muchos peces actuales.

Jarvik también tomó como excepción el ver que el hueso dérmico se añade inicialmente a la cintura pectoral, porque las fuerzas selectivas favorecen la estabilidad de la aleta. Notó que la cintura pectoral del pez se sitúa en una zona de transición entre el tronco y la cabeza. En este punto, la musculatura axial se interrumpe por las hendiduras faríngeas. La consolidación de pequeños huesos dérmicos de la piel en una cintura dérmica compuesta, puede, inicialmente, haber sido ventajosa, porque ofrece un punto anterior de fijación de la musculatura axial interrumpida en este punto de transición. Esta cintura dérmica también podría formar la pared posterior de la cavidad bucal, protegiendo al corazón y siendo un lugar de fijación para algún grupo de músculos mandibulares y del arco branquial. Por una o todas estas razones, pudo aparecer una cintura dérmica en la parte anterior y sólo secundariamente unirse con elementos endoesqueléticos para soporte de la aleta. Por supuesto, semejantes fuerzas de selección no podrían haber actuado en la parte posterior del cuerpo, donde la musculatura axial se entiende, sin interrupción, desde el tronco a la punta

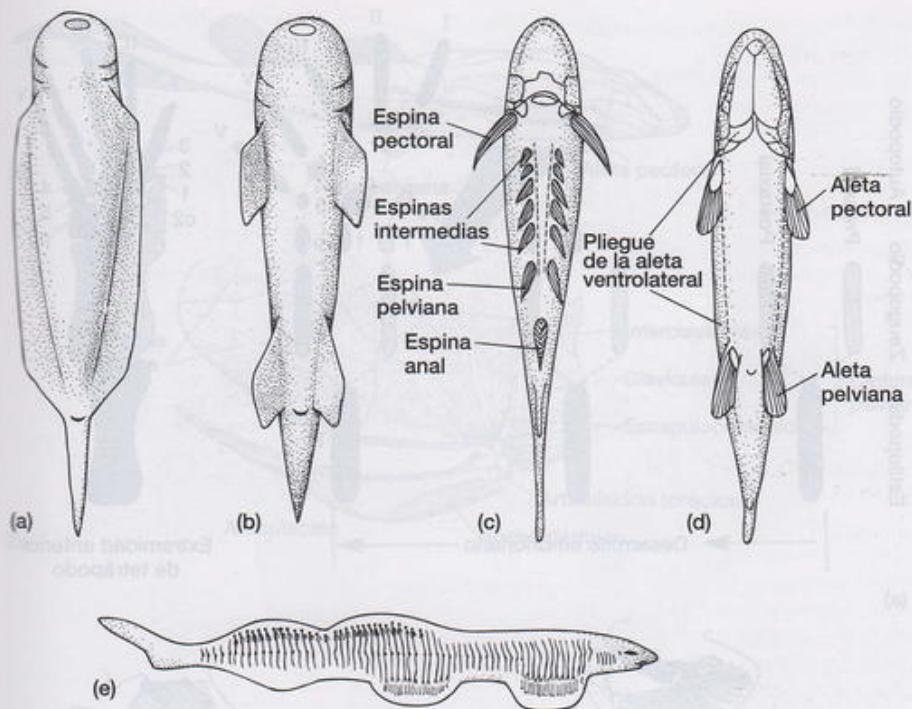
de la cola. Esto ayudaría a explicar la presencia de aportaciones dérmicas a la cintura pectoral y su ausencia de la cintura pelviana.

### Desarrollo embrionario de las extremidades de los tetrápodos

Aunque Gegenbaur consideró a las aletas arquipectigiales el tipo más antiguo, esto ahora parece incierto. Lo más probable es que estas aletas de los peces pulmonados estén modificadas a partir de las aletas metapterigiales, que son comunes en los peces gnatostomados. Ningún tipo muestra derivaciones de los arcos branquiales como Gegenbaur imaginó. La parte más constante y, quizás más antigua, de la aleta es el tronco metapterigial situado en la parte posterior, que nosotros podemos reconocer en las aletas pares de los peces gnatostomados así como en las patas de los tetrápodos.

De hecho, hay unos estudios embrionarios recientes en los que se pone de manifiesto que parece haber un patrón de desarrollo común subyacente en casi todas las extremidades de los tetrápodos. Este patrón se caracteriza por el predominio de ele-





**FIGURA 9.6 Teoría del pliegue-aleta.** Evidencias indirectas apuntan a que la teoría pliegue-aleta se puede deducir de la posición de las filas de espinas ventrales en los acantodios (c), presumiblemente restos de pliegues aleta perdidos en los pregnatostomados ancestrales (a,b). Se pueden comparar las vistas ventrales (a-c) con la vista ventral de un pez óseo (d). Se pueden extraer más evidencias de la embriología del tiburón (e), en el que un discreto par de aletas pares se desarrollan de un espesamiento continuo a lo largo de la pared lateral del cuerpo del tiburón, un suceso del desarrollo considerado como reminiscente de sucesos pasados.

mentos que surgen posteriormente en el lado postaxial de la pata. Primero aparece un estilopodio, formado por un único elemento proximal (húmero o fémur). Posteriormente el estilopodio se ramifica para producir un grupo de elementos adyacentes, preaxial (radio o tibia) y postaxial (ulna o fibula), que representan la sección intermedia de la extremidad, el zeugopodio. Mediante subdivisión y gemación de primordios embrionarios, sólo el elemento postaxial extiende más distalmente el modelo embrionario emergente, formando la mayoría de los primordios del autopodio (manos o pies), incluidos todos los dedos. El elemento preaxial solamente aporta unos pocos elementos de la muñeca o del tobillo, pero no los dedos, que salen del autopodio embrionario (Fig. 9.7a).

Este modelo embrionario de formación de una extremidad es asimétrico. La serie de elementos esqueléticos postaxiales se ramifica para formar la mayor parte de la extremidad y todos los dedos. La serie preaxial nunca se ramifica. La asimetría de la extremidad en los tetrápodos parece ser una consecuencia de la retención del tronco metapterigial postaxial de los peces (Fig. 9.7b). En los tiburones, actinoptergios primitivos y ripidistios fósiles, el tronco metapterigial ramificado forma en sus aletas la serie de elementos postaxiales. Los elementos del tronco metapterigial se incorporan a la extremidad del tetrápodo junto con la asimetría básica; por lo tanto, el eje metapterigial de la extremidad del tetrápodo es asimétrico y atraviesa los elementos postaxiales y los dedos. En la extremidad desarrollada tienen lugar variaciones según los grupos, pero estas variaciones se pueden seguir como modificaciones del desarrollo del modelo embrionario subyacente. Las modificaciones del modelo básico comprenden la fusión o pérdida de sus elementos fundamentales, la expansión de elementos existentes, y la aparición ocasional de nuevos componentes esqueléticos o **neomorfos**.

La configuración básica de los elementos de soporte generalmente es la misma en los apéndices pectorales y pélvicos; sin embargo, aparecen algunas diferencias por cambios en o de la cintura pelviana. Por ejemplo, en los elasmobranquios y en

muchos placodermos, las aletas pelvianas de los machos con frecuencia están dotadas de **garfios**, modificaciones de los pterigóforos utilizados durante el apareamiento para sujetar a la hembra. En muchos peces teleósteos, la cintura pelviana y sus aletas asociadas se mueven hacia delante para situarse junto a las aletas pectorales en la región pectoral.

## Filogenia

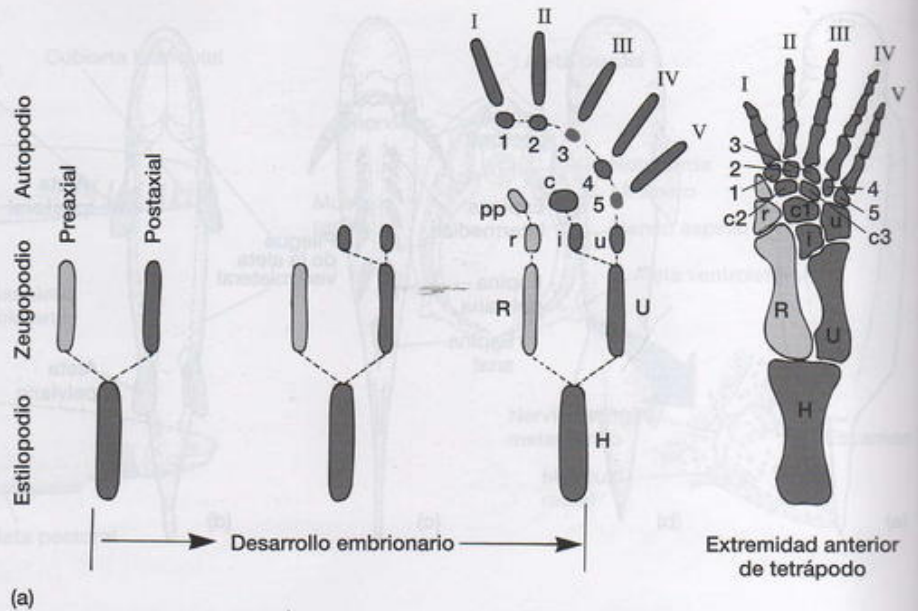
### Peces

#### Agnatos

Dos vertebrados primitivos del Cámbrico, *Myllokunmingia* y *Haikouichthys* tenían aletas de pliegue ventrolaterales, pero carecían de aletas pares separadas. Las aletas pares también están ausentes en los agnatos actuales, los mixines o peces bruja y las lampreas.

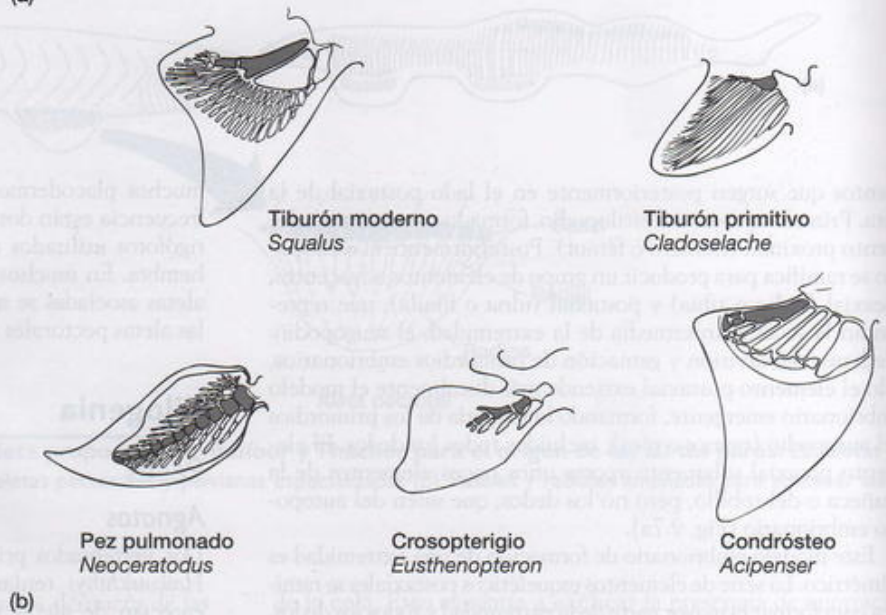
Los ostracodermos poseían aletas medianas impares, una aleta caudal en la cola y, con frecuencia, aletas dorsales y anales impares. La mayor parte carecían de aletas pectorales y pelvianas pares. Los anáspidos, generalmente, tenían un par de gruesas espinas en la región pectoral, y algún género presentaba largos pliegues laterales en toda la longitud del cuerpo que les proporcionaban estabilidad. Los heterostracos y galeáspidos fósiles carecían de toda traza de aletas pares. De forma similar, los ciclóstomos actuales claramente carecen de aletas pares. Sólo en algún osteostraco se encontraron aletas pares y en la región pectoral. Las esquinadas del escudo cefálico llevaban fosetas entalladas en las que se fijaban las aletas pectorales, en forma de lóbulo, y los márgenes de la foseta servían como lugar de fijación a la musculatura asociada a la aleta. Los detalles de las aletas en sí son incompletos, pero hay evidencias de un endoesqueleto y músculos asociados. Así, todos los ostracodermos carecían de aletas pelvianas, y la mayoría incluso de aletas pectorales rudimentarias.





**FIGURA 9.7 Modelo hipotético del desarrollo subyacente de la mayoría de extremidades desarrolladas.**  
 (a) Aparece el elemento estilopodial, y luego, en el zeugopodio, se divide en los elementos preaxial y postaxial. El elemento preaxial (radio/tibia) no se ramifica, pero da lugar a elementos más distales que contribuyen al autopodio. El elemento postaxial (ulna/fibula) se ramifica para formar los carpos o tarsos y el arco digital, que producirá los dedos. Se piensa que el lado postaxial de la extremidad deriva del tallo metapterigial de los peces. (b) Posición del tallo metapterigial en peces representativos. Abreviaturas: húmero (H), radio (R), ulna (U), radial (r), prepulgar (pp), intermedio (i), ulnar (u), centrales (C1-C5), carpos (1-5), dedos (I-V).

Basado en Shubin y Alberch.



Los tiburones, la mayoría de los placodermos y los ostracodermos, al igual que los acantodios, carecían de pulmones o de vejiga gaseosa. Su armadura ósea superficial les proporcionaba una gran densidad respecto al agua circundante, por lo que tendían a hundirse hasta el fondo cuando paraban de nadar. Las aletas pectorales o espinas les proporcionaban una elevación anterior, así como el escudo cefálico aplanado. Ambas dieron al ostracodermo mecanismos para generar un modesto empuje ascendente cuando nadaban. No obstante, la ausencia o el ligero desarrollo de las aletas pectorales, la pequeña musculatura del cuerpo y la ausencia de mandíbulas, sugieren que eran peces bentónicos que se alimentaban de sedimento; sólo ocasionalmente eran nadadores activos en alta mar.

**Placodermos**

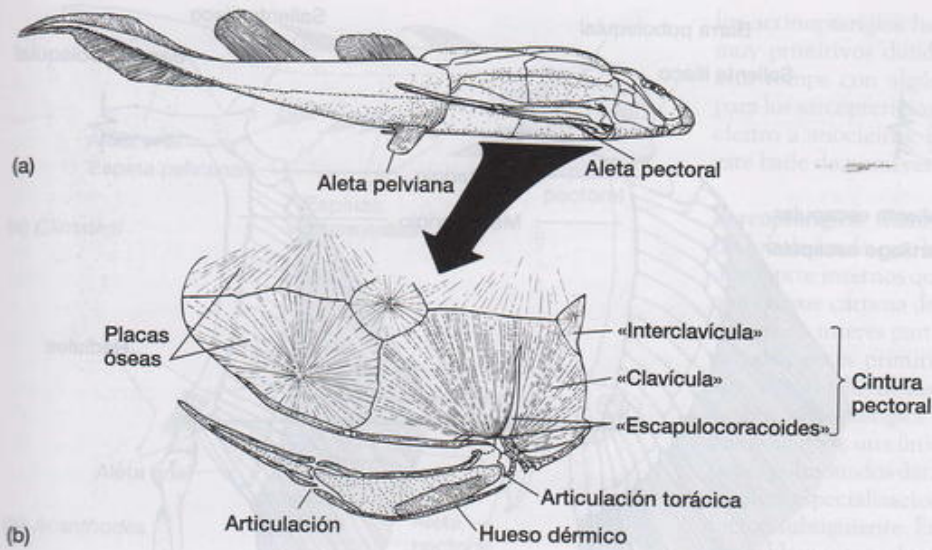
Los primeros peces placodermos aparecieron en el Silúrico inferior y tuvieron una radiación bastante amplia, con la evi-

dente ventaja de sus potentes mandíbulas y el modo de vida activo. Presentaron las cinturas pectoral y pelviana. Esta última parece que estuvo formada por un único elemento endoesquelético. La cintura pectoral, más compleja, consistía en varios elementos dérmicos fusionados que contribuían a la formación de las paredes de la armadura ósea torácica y abrazaban al escapulocoracoides endoesquelético, en el que había una fosa articular en la que encajaban los pterigóforos basales de la aleta. En algunos placodermos, como los antiarcos, la «aleta» pectoral estaba muy especializada, formando un apéndice afilado de elementos endocondrales encerrados en hueso dérmico (Fig. 9.8a,b).

**Condriictios**

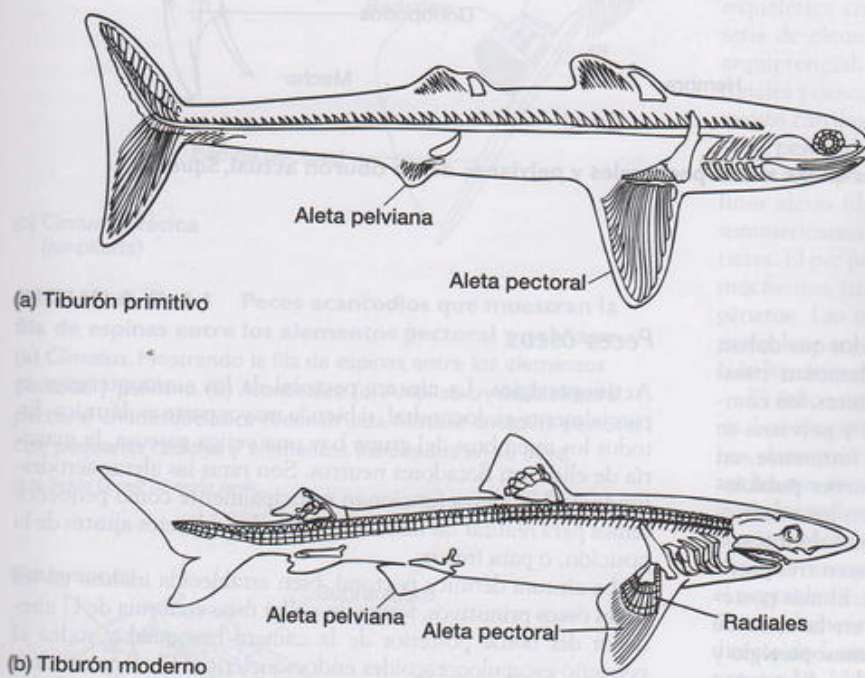
Los condriictios primitivos, como es el caso de los primeros tiburones, tenían aletas pectorales y pelvianas que fundamentalmente eran estabilizadoras. Estaban formadas por elemen-





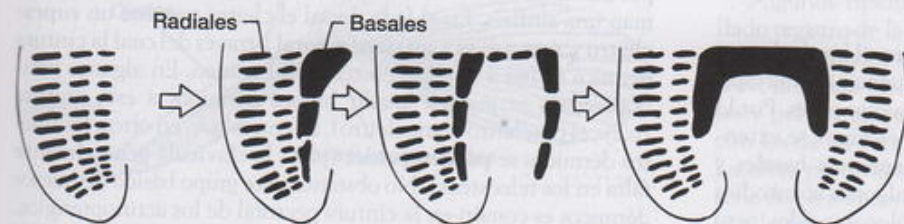
**FIGURA 9.8** El antiarco *Bothriolepis*, un placodermo de finales del Devónico. (a) Vista lateral. (b) Vista ventral con un detalle de la aleta pectoral. La aleta pelviana solamente estuvo ligeramente desarrollada, y la aleta pectoral, aunque diferenciada, tuvo más de una espina especializada articulada con la cintura. Los elementos endocondrales estaban encerrados en un hueso dérmico. La aleta pectoral está cortada para mostrar los elementos endocondrales dentro del exoesqueleto dérmico. Las homólogías de los huesos que contribuyen a la cintura pectoral son inciertas, de manera que están citadas entre comillas.

Según Stensiö, 1969.



(a) Tiburón primitivo

(b) Tiburón moderno

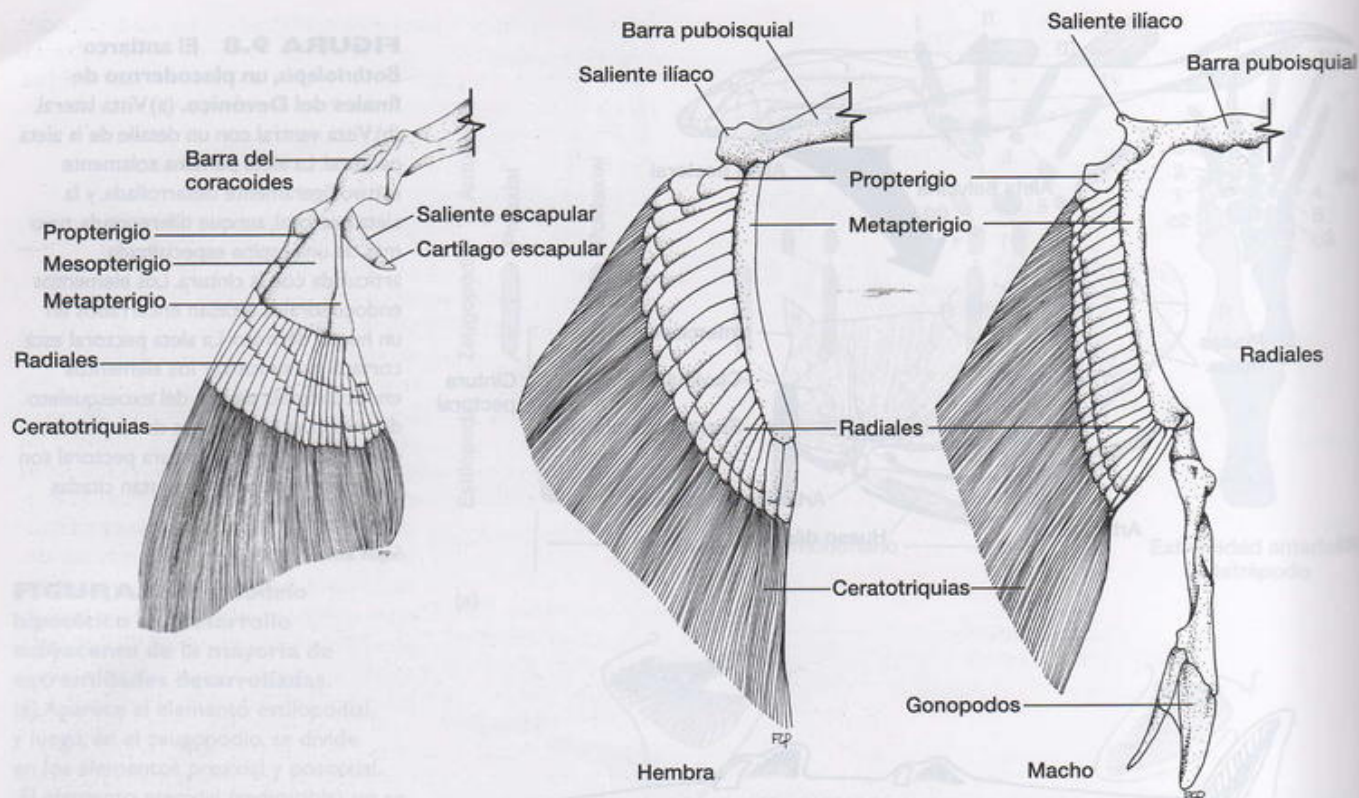


(c) Origen de las cinturas

**FIGURA 9.9** Tiburones primitivos (a) y modernos (b). Una tendencia en la evolución del esqueleto apendicular de los tiburones fue la fusión de elementos basales separados de la cintura en la línea media (c). Estas fusiones de los pterigóforos producen las barras pubioisquial y escapulocoracoides.

(a) Según Carroll; (b) según Hyman.





**FIGURA 9.10** Elementos apendiculares en las aletas pectorales y pelvianas de un tiburón actual, *Squalus*.

tos basales y radiales estrechamente empaquetados que daban soporte a la aleta; la cintura era un único elemento basal ensanchado (Fig. 9.9a). En los tiburones posteriores, los componentes basales pares de las cinturas pectoral y pelviana se alargaron hacia la línea media del cuerpo para fusionarse, en forma de U, en el **escapulocoracoides** y las **barras puboisquiales** respectivamente (Fig. 9.9b,c). Incluso en los condricios más primitivos no hay signos de aportaciones dérmicas a la cintura anterior. Los tiburones modernos poseen tres pterigóforos alargados en la base de la aleta pectoral. El más posterior de los tres es el **metapterigio** que surge en la serie de basales del tronco metapterigial, seguido por el **mesopterigio** y **propterigio**, derivados alargados de los radiales. El tronco metapterigial de la aleta pelviana consiste en series postaxiales, generalmente con un elemento largo que soporta un grupo de radiales (Fig. 9.10).

### Acantodios

En los acantodios se formaron largas espinas en el borde de ataque de las aletas pares, dorsal y anal. Con frecuencia, había espinas adicionales, dispuestas en filas, entre las aletas pares. Por lo general la piel, cubierta por filas de delicadas escamas, se extendía entre las espinas (Fig. 9.11a-c). Los elementos basales y radiales tendían a ser bastante pequeños. En algunos acantodios la espina pectoral se articulaba con un escapulocoracoides, pero la espina pelviana no se sabe que estuviera articulada con una cintura endoesquelética.

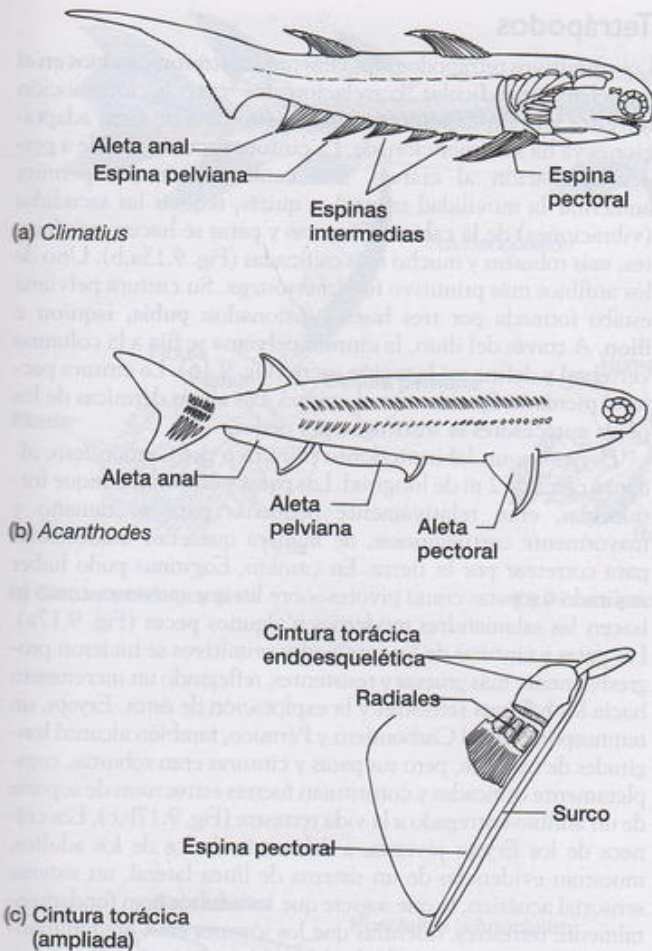
### Peces óseos

**Actinopterigios.** La cintura pectoral de los actinopterigios es parcialmente endocondral, si bien la mayor parte es dérmica. En todos los miembros del grupo hay una vejiga gaseosa, la mayoría de ellos son flotadores neutros. Son raras las aletas aerodeslizadoras. Las aletas funcionan principalmente como pequeños remos para realizar las maniobras cerradas, o ligeros ajustes de la posición, o para frenar.

La cintura dérmica pectoral, bien establecida incluso en los peces óseos primitivos, forma un collar óseo en forma de U alrededor del borde posterior de la cámara branquial y rodea al pequeño escapulocoracoides endoesquelético. El elemento más grande de la cintura dérmica pectoral es el **cleitro**, por encima del cual suele encontrarse el escapulocoracoides (Fig. 9.12). Por el lado ventral, el cleitro se une a la **clavícula**, que se curva ventralmente para unirse a la clavícula opuesta en la línea media, por detrás de la cámara branquial. En el lugar donde se unen forman una **sínfisis**. En el lado dorsal el cleitro sostiene un **supra-cleitro** y, éste a su vez, un **posttemporal** a través del cual la cintura dérmica se fija a la parte posterior del cráneo. En algunos actinopterigios se pueden añadir huesos dérmicos a esta cintura (p.ej., el **poscleitro** = **anocleitro**), mientras que, en otros, los huesos dérmicos se pueden perder (p.ej., la clavícula generalmente falta en los teleosteos). No obstante, este grupo básico de huesos dérmicos es común en la cintura pectoral de los actinopterigios.

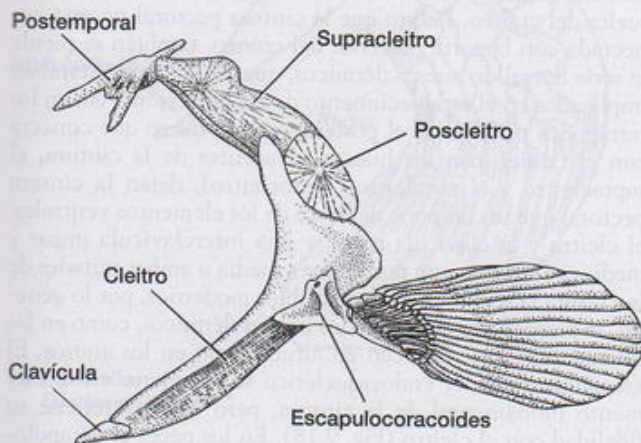
Utilizamos el nombre de «poscleitro» para el elemento dérmico que se encuentra en la cintura pectoral de la mayoría de





**FIGURA 9.11** Peces acantodios que muestran la fila de espinas entre los elementos pectoral y pelviano. (a) *Climatius*. Mostrando la fila de espinas entre los elementos pectoral y pelviano. (b) *Acanthodes*. (c) Ampliación de la cintura pectoral endoesquelética reconstruida. Nótese la espina pectoral con pequeñas radiales y elementos fusionados en su base.

(a,b) Según Carroll; (c) según Jarvik.



**FIGURA 9.12** Cintura pectoral de *Amia*, un actinopterygio primitivo

los actinopterygios hasta los sarcopterigios y en los tetrápodos muy primitivos donde generalmente se pierde. Sin embargo, esto rompe con algún nombre convencional, de manera que para los sarcopterigios y tetrápodos primitivos se cambia de poscleitro a anocleitro. El estudiante deberá estar preparado para este baile de nombres en algunas referencias científicas.

**Sarcopterigios** También se les denomina a veces peces con aletas lobuladas, lo que hace referencia a los músculos y elementos de soporte internos que se introducen, desde el cuerpo, para formar la base carnosa de la aleta dérmica. Entre los sarcopterigios tienen un interés particular los crossopterigios, porque las aletas de estos peces primitivos tienen ciertas características que las aproximan a las de las patas de los mamíferos primitivos.

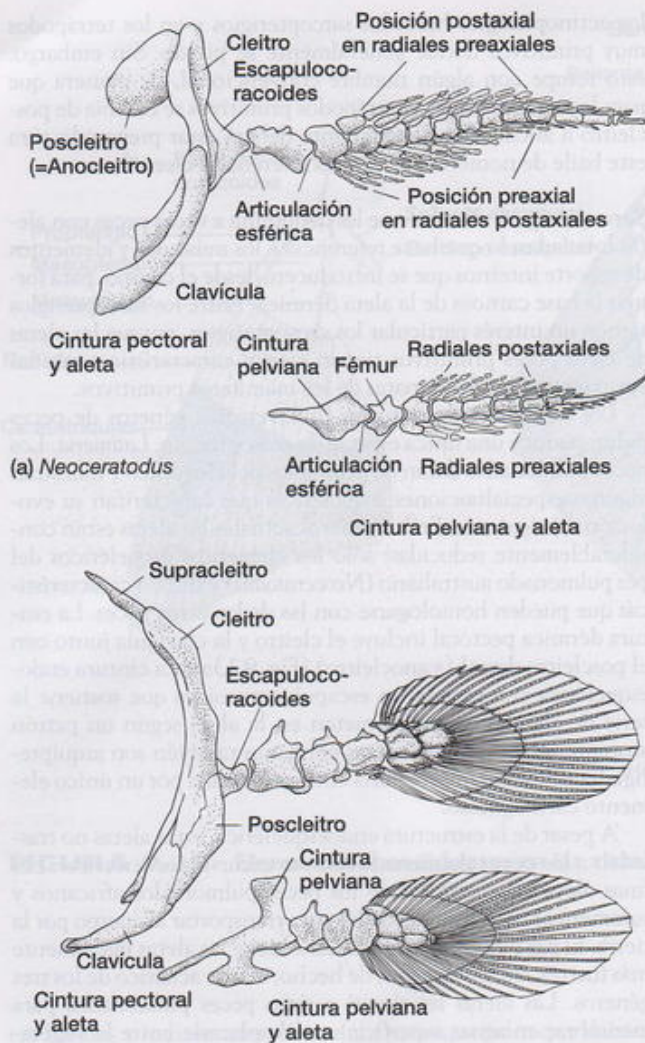
Los sarcopterigios actuales incluyen tres géneros de peces pulmonados y una única especie de crossopterigio, *Latimeria*. Los peces pulmonados datan de principios del Devónico y muestran algunas especializaciones esqueléticas que caracterizan su evolución subsiguiente. En los géneros actuales las aletas están considerablemente reducidas; sólo los elementos esqueléticos del pez pulmonado australiano (*Neoceratodus*) exhiben características que pueden homologarse con las de los otros peces. La cintura dérmica pectoral incluye el cleitro y la clavícula junto con el poscleitro dorsal (=anocleitro) (Fig. 9.13a). La cintura endoesquelética comprende un escapulocoracoides que sostiene la serie de elementos que se meten en la aleta según un patrón arquipterigial. El par de aletas pelvianas también son arquipterigiales y descansan sobre una cintura formada por un único elemento cartilaginoso.

A pesar de la estructura endoesquelética, estas aletas no trasladan a los peces pulmonados en sus excursiones terrestres. Las finas aletas filamentosas de los peces pulmonados africanos y suramericanos son inadecuadas para transportar al cuerpo por la tierra. El pez pulmonado australiano tiene las aletas ligeramente más fuertes, sin embargo es, de hecho, el más acuático de los tres géneros. Las aletas les sirven a estos peces pulmonados para maniobrar en aguas superficiales o desplazarse entre la vegetación acuática y los obstáculos del fondo.

El único crossopterigio superviviente es el celacanto *Latimeria*. Los crossopterigios aparecieron durante el Devónico medio. Los elementos esqueléticos de las aletas de *Latimeria* forman un ancho eje sin ramificar. La cintura dérmica pectoral carece de interclavícula pero incluye un medio arco de cuatro huesos, una clavícula ventral, un cleitro y probablemente poscleitro que sostiene el escapulocoracoides, y un hueso dorsal que parece ser el supracleitro (Fig. 9.13b). La cintura pelviana consta de un único elemento que lleva varios salientes. La observación directa de *Latimeria* en su hábitat natural, a profundidades cercanas a los 150 m, revela que sus aletas no tienen un papel significativo cuando se desplaza por el fondo. En cambio, utiliza las aletas pares para estabilizar y controlar su posición en las corrientes submarinas en las que asciende lentamente o permanece suspendido.

Algunos ripidistios fósiles han dejado un notable y detallado registro de la estructura de sus aletas lobuladas; uno de los mejor estudiados es *Eusthenopteron*, un ripidistio de finales del Devónico. Las aletas dérmicas sostienen los apéndices pectorales y pelvianos, pero internamente poseen huesos homólogos con los de las patas de los mamíferos primitivos (Fig. 9.14a,b). La aleta pectoral se articula con un escapulocoracoides y una serie de elementos dérmicos pares de soporte: clavícula, cleitro, poscleitro (=anocleitro), supracleitro, posttemporal. Además hay, en posición medioventral, un elemento dérmico impar que se solapa con los extremos inferiores de las dos mitades de





(a) *Neoceratodus*

(b) *Latimeria*

**FIGURA 9.13** Esqueleto apendicular de sarcopterygios actuales. (a) El dipnoo *Neoceratodus*. (b) El crossopterigio *Latimeria*.

(a) Según Jarvik; (b) según Millot y Anthony.

la cintura (Fig. 9.14b). Este hueso oval, esencialmente una escama oval ensanchada, es la **interclavícula**, que es un miembro nuevo en la cintura de los peces; aparece en los rípidistios por primera vez, manteniéndose también en la cintura dérmica de los tetrápodos posteriores.

La aleta pelviana se articula con una cintura de un único hueso endoesquelético. Los miembros izquierdo y derecho de esta cintura par no se unen en la línea media, no se articulan con el esqueleto axial; en su lugar, se encuentran embutidos en la pared del cuerpo, ofreciendo una base ósea de la que sale la aleta carnosa a cada lado del pez (Fig. 9.14a).

## Tetrápodos

Los primitivos tetrápodos rápidamente mostraron cambios en el esqueleto apendicular correlacionados con la locomoción terrestre y la explotación de este medio. Una de estas adaptaciones ya ha sido mencionada. La cintura pectoral tiende a perder su fijación al cráneo, una característica que permite aumentar la movilidad craneal y, quizás, reducir las sacudidas (vibraciones) de la cabeza. Cinturas y patas se hacen más fuertes, más robustas y mucho más osificadas (Fig. 9.15a,b). Uno de los anfibios más primitivo fue *Ichthyostega*. Su cintura pelviana estaba formada por tres huesos fusionados: **pubis, isquion e ilion**. A través del ilion, la cintura pelviana se fija a la columna vertebral y define así la región sacra (Fig. 9.16). La cintura pectoral pierde su fijación con el cráneo. Las aletas dérmicas de los peces antecesores se sustituyen por dedos.

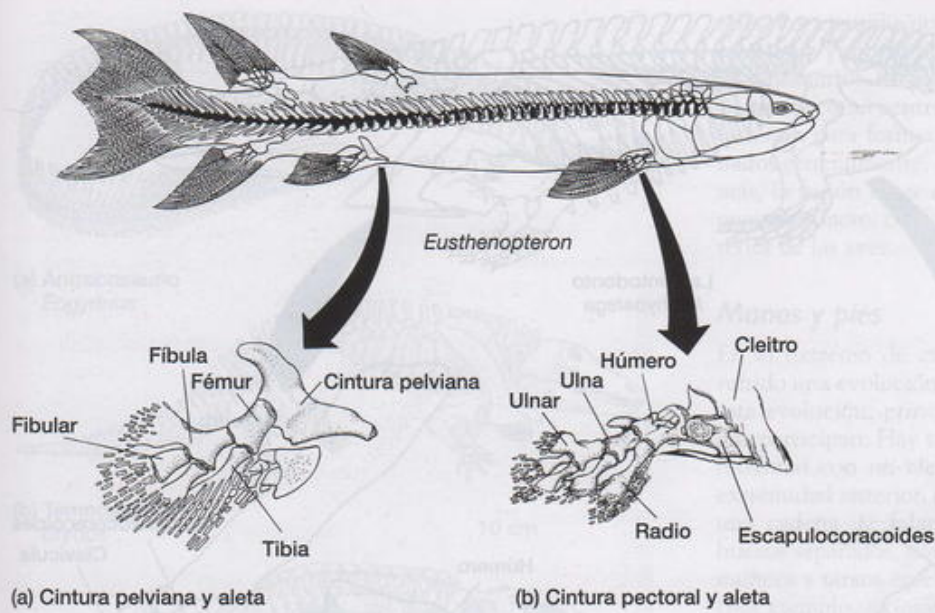
*Eogyrinus*, un labirintodonto primitivo del Carbonífero, alcanzó cerca de 2 m de longitud. Las patas y cinturas, aunque fortalezadas, eran relativamente pequeñas para su tamaño y mayormente cartilagosas, de manera que eran inadecuadas para correr por la tierra. En cambio, *Eogyrinus* pudo haber utilizado sus patas como pivotes sobre los que moverse, como lo hacen las salamandras modernas y algunos peces (Fig. 9.17a). Las patas y cinturas de los tetrápodos primitivos se hicieron progresivamente más gruesas y resistentes, reflejando un incremento hacia los hábitats terrestres y la explotación de éstos. *Eryops*, un temnospondilo del Carbonífero y Pérmico, también alcanzó longitudes de casi 2 m, pero sus patas y cinturas eran robustas, completamente osificadas y constituían fuertes estructuras de soporte de un anfibio entregado a la vida terrestre (Fig. 9.17b,c). Los cráneos de los *Eryops* jóvenes, a diferencia de los de los adultos, muestran evidencias de un sistema de línea lateral, un sistema sensorial acuático, lo que sugiere que los adultos eran fundamentalmente terrestres, mientras que los jóvenes eran predominantemente acuáticos, un ciclo de vida no muy distinto al de muchos anfibios modernos.

Sistema de la línea lateral (p. 685)

### Cintura pectoral

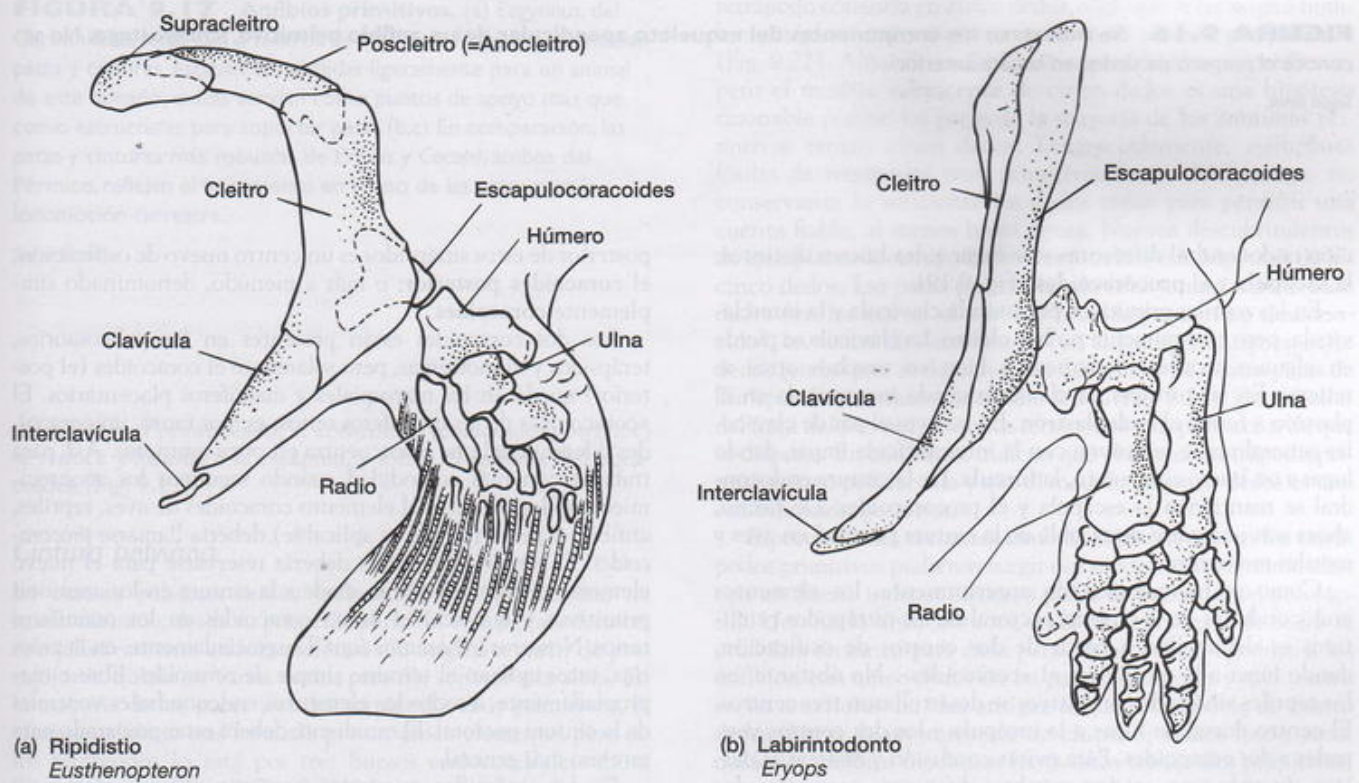
Los tetrápodos heredan de los crossopterigios una cintura pectoral formada por elementos dérmicos y endoesqueléticos; sin embargo, a diferencia de sus antecesores, los tetrápodos tienen una cintura pectoral, que estructural y funcionalmente se suelta del cráneo. Puesto que la cintura pectoral no está conectada con la parte posterior del cráneo, también se pierde la serie dorsal de huesos dérmicos, que, en los peces, estaban implicados en el establecimiento de esa conexión. Así, en los tetrápodos primitivos, el posttemporal, el hueso que conecta con el cráneo con los huesos adyacentes de la cintura, el supracleitro y el poscleitro (=anocleitro), dejan la cintura pectoral que se compone del resto de los elementos ventrales: el cleitro y la clavícula pares, y una interclavícula impar y medioventral que une por la línea media a ambas mitades de la cintura (Fig. 9.18). En los anfibios modernos, por lo general, se pierden por completo los huesos dérmicos, como en las salamandras, o se reducen en altura como en los anuros. El escapulocoracoides endoesquelético se convierte en el elemento fundamental de la cintura, pero todavía retiene su fidelidad con el cleitro (Fig. 9.18). En los peces el escapulocoracoides, como su nombre compuesto sugiere, tiende a ser un elemento único, no obstante, en los tetrápodos primitivos, realmente proviene de dos centros embrionarios de osifica-





**FIGURA 9.14** Esqueleto apendicular del crosopterigio fósil *Eusthenopteron*. (a) Cintura pelviana y aleta. (b) Cintura pectoral y aleta.

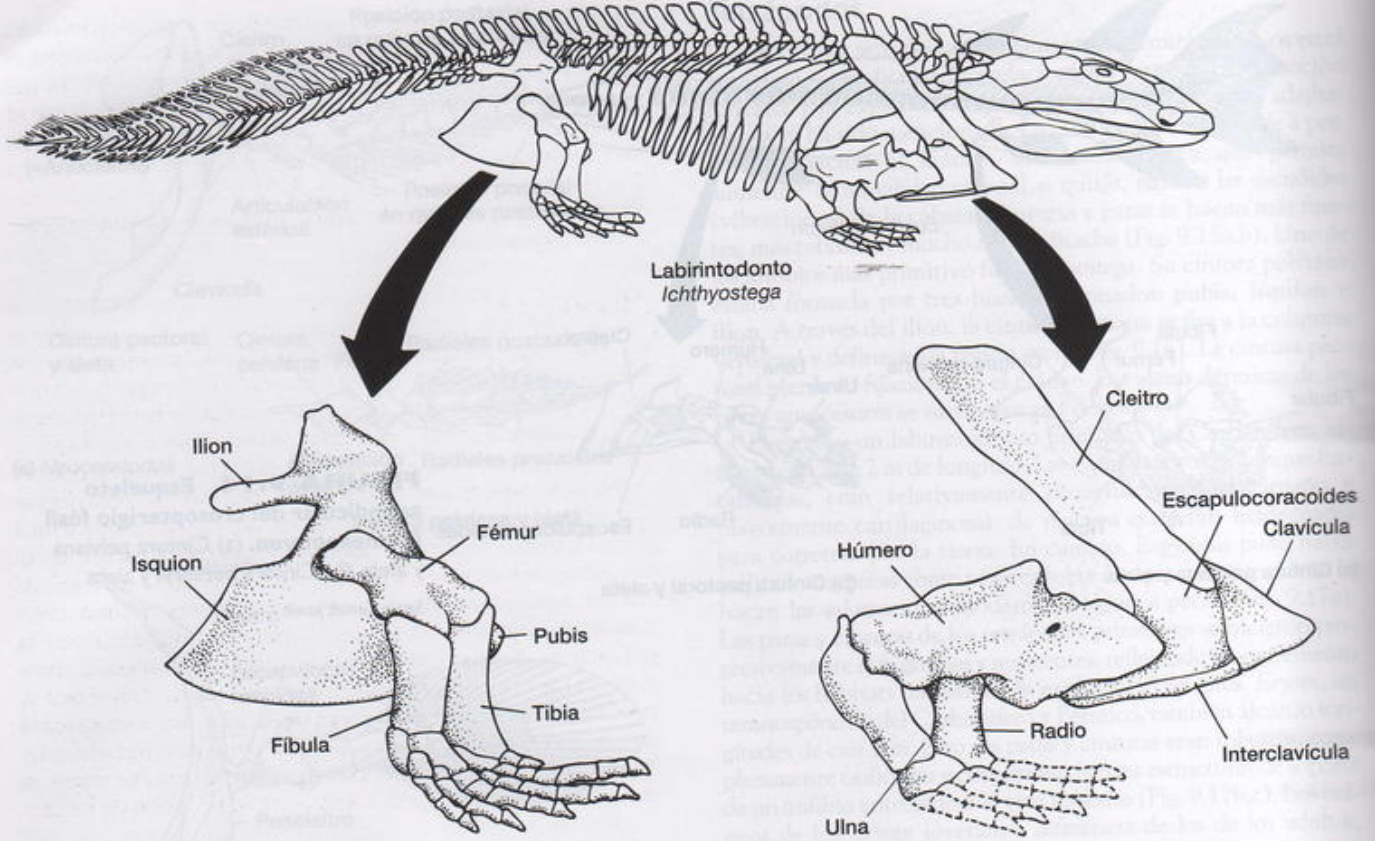
Según Carroll; Jarvik.



**FIGURA 9.15** Esqueleto apendicular de un ripidistio y de un tetrápodo primitivo, se muestran la cintura y apéndice izquierdos. (a) *Eusthenopteron*, pez ripidistio de finales del Devónico. (b) *Eryops*, un anfibio temnospondilo del Carbonífero.

Según Romer, Jarvik, y otras fuentes.





**FIGURA 9.16** Se muestran los componentes del esqueleto apendicular de un anfibio primitivo, *Ichthyostega*. No se conoce el número de dedos en la pata anterior.

Según Jarvik.

ción endocondral diferentes y da lugar a dos huesos distintos: la **escápula** y el **procoracoides** (Fig. 9.19).

En los reptiles primitivos persisten la clavícula y la interclavícula, pero generalmente no hay cleitro. La clavícula se pierde en algunos reptiles modernos, si bien en muchos otros se retiene. En las tortugas, la clavícula queda incorporada en el plastrón y forma el **endoplastrón**. En las aves el par de clavículas generalmente se fusiona con la interclavícula impar, dando lugar a un hueso compuesto, la **fúrcula**. De la cintura endocondral se mantienen la escápula y el procoracoides. De hecho, ahora son una parte destacable de la cintura pectoral en aves y reptiles modernos.

Como se ha mencionado anteriormente, los elementos endocondrales de la cintura pectoral de los tetrápodos primitivos se desarrollan a partir de dos centros de osificación, dando lugar a la escápula y al «coracoides». No obstante, en los reptiles sinápsidos primitivos se desarrollaron tres centros. El centro dorsal da lugar a la escápula y los dos centros ventrales a dos coracoides. Para evitar confusión y rastrear el destino de cada uno, se dan nombres diferentes para estos dos coracoides. El anterior de estos coracoides de los sinápsidos es homólogo con el de los peces, anfibios y otros reptiles que hemos seguido. A este **coracoides anterior** se le denomina más frecuentemente **procoracoides** (precoracoides). El coracoides

posterior de estos sinápsidos es un centro nuevo de osificación, el **coracoides posterior**; o más a menudo, denominado simplemente **coracoides**.

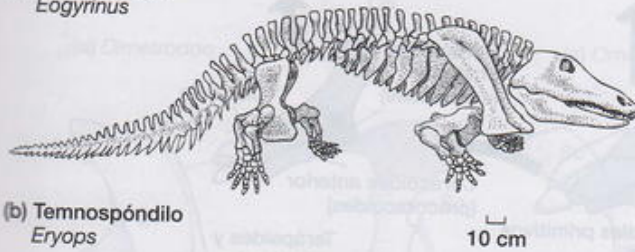
Los dos coracoides están presentes en los pelicosaurios, terápsidos y monotremas, pero solamente el coracoides (el posterior) queda en los marsupiales y mamíferos placentarios. El «coracoides» de los mamíferos terios, es, por tanto, un coracoides diferente del que se encuentra en otros amniotas. Así, para trabajar con más comodidad cuando seguimos los acontecimientos filogenéticos, el elemento coracoides de aves, reptiles, anfibios y peces (donde es aplicable) debería llamarse **procoracoides**. El término **coracoides** debería reservarse para el nuevo elemento coracoides que se añade a la cintura en los amniotas primitivos y que será el único coracoides en los mamíferos terios. Nosotros lo haremos aquí. Desgraciadamente, en la práctica, otros aplican el término simple de **coracoides**, libre e inapropiadamente, a todos los elementos endocondrales ventrales de la cintura pectoral. El estudiante deberá estar preparado para este uso más general.

En los sinápsidos primitivos persisten algunos elementos dérmicos de la cintura pectoral. Los terápsidos y monotremas tienen clavícula e interclavícula, pero los marsupiales y placentarios carecen de interclavícula, la clavícula a menudo se reduce de tamaño y la escápula se convierte en el elemento principal

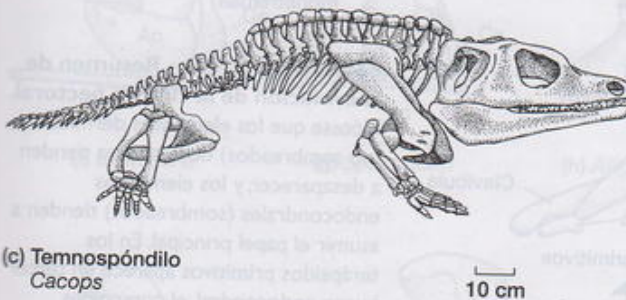




(a) Antracosaurio  
*Eogyrinus*



(b) Temnospondilo  
*Eryops*



(c) Temnospondilo  
*Cacops*

**FIGURA 9.17** Anfibios primitivos. (a) *Eogyrinus*, del Carbonífero, tenía casi 2 metros de longitud. Aunque presentaban patas y cinturas, estaban construidas ligeramente para un animal de este tamaño; quizás servían como puntos de apoyo más que como estructuras para soportar peso. (b,c) En comparación, las patas y cinturas más robustas de *Eryops* y *Cacops*, ambos del Pérmico, reflejan el incremento en el uso de las patas para la locomoción terrestre.

Según Carroll.

del hombro. Por otro lado, el coracoides (coracoides posterior) se reduce y fusiona a la escápula, y forma el saliente del coracoides (Fig. 9.19).

### Cintura pelviana

La cintura pelviana nunca está unida por aportaciones de hueso dérmico; desde su primera aparición en los placodermos, es exclusivamente endoesquelética. Se origina a partir de pterigóforos, quizás en varias veces, para dar soporte a la aleta. En la mayoría de los peces y en los tetrápodos muy primitivos, la cintura pelviana está formada por un único elemento, pero en los tetrápodos lo está por tres huesos endocondrales: ilion, isquion y pubis (Figs. 9.20 y 9.21). A través del ilion, la cintura pelviana se fija a la columna vertebral por primera vez en los anfibios, estableciendo, y por lo tanto definiendo, la región sacra. En todos los amniotas posteriores se conservan estos tres huesos de la cintura pelviana, si bien varían sus patrones gene-

rales. Por ejemplo, dos modelos distintos de cinturas pelvianas, saurisquia y ornitisquia, definen respectivamente a dos grupos de dinosaurios. En las aves, los tres huesos aparecen embrionariamente como centros diferentes de osificación, pero luego se fusionan para formar un hueso compuesto, el **hueso innominado**, generalmente, sin trazas de suturas entre ellos. Todavía más, la fusión entre el innominado y el también hueso compuesto **sinsacro**, confiere firmeza considerable al esqueleto posterior de las aves.

### Manos y pies

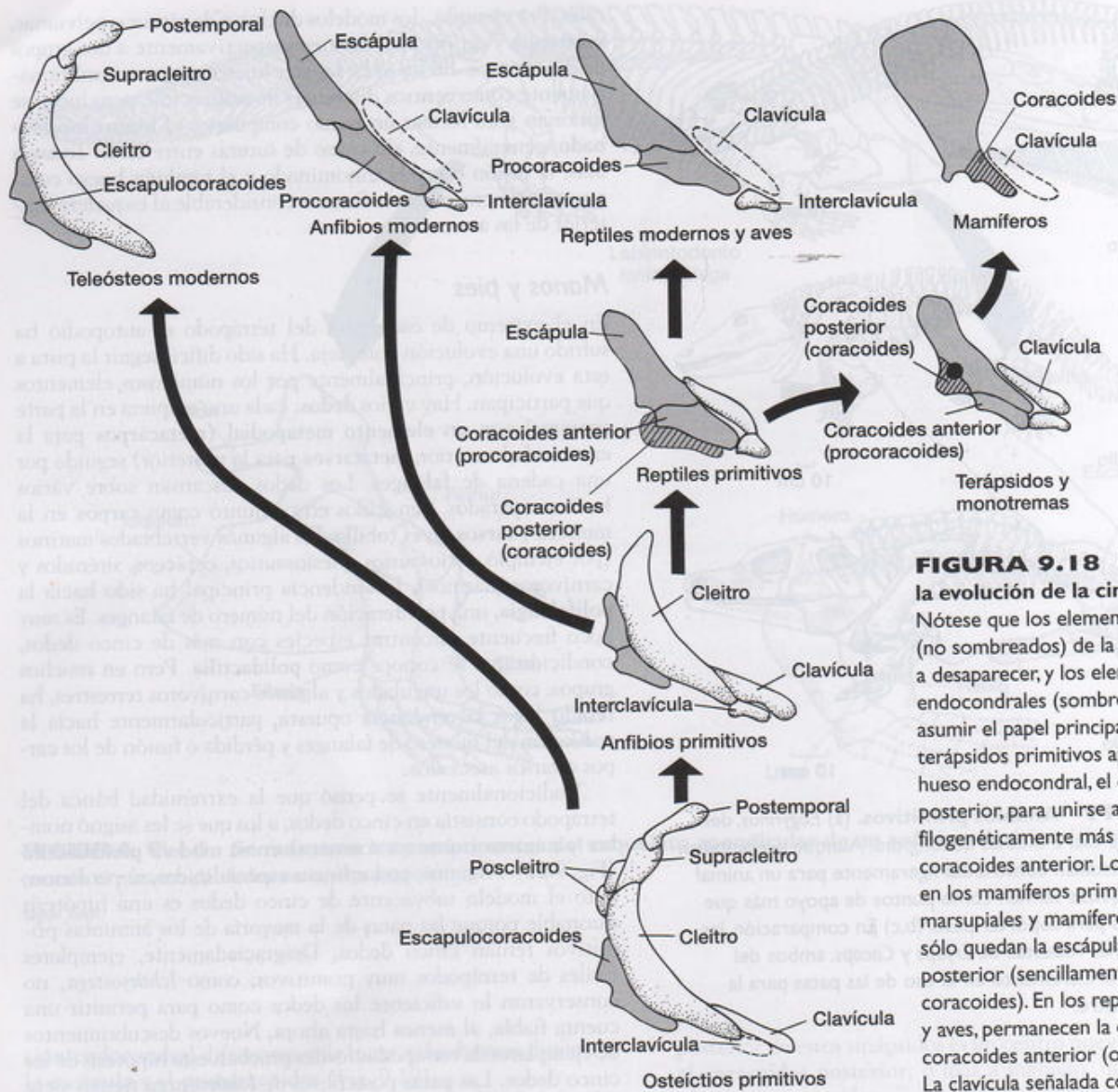
En el extremo de cada pata del tetrápodo el autopodio ha sufrido una evolución compleja. Ha sido difícil seguir la pista a esta evolución, principalmente por los numerosos elementos que participan. Hay varios **dedos**; cada uno empieza en la parte proximal con un **elemento metapodial (metacarpos** para la extremidad anterior, **metatarsos** para la posterior) seguido por una cadena de **falanges**. Los dedos descansan sobre varios huesos separados, conocidos en conjunto como **carpos** en la muñeca y **tarsos** en el tobillo. En algunos vertebrados marinos (por ejemplo, ictiosaurios, plesiosaurios, cetáceos, sirénidos y carnívoros marinos), la tendencia principal ha sido hacia la **polifalancia**, una proliferación del número de falanges. Es muy poco frecuente encontrar especies con más de cinco dedos, condición que se conoce como **polidactilia**. Pero en muchos grupos, como los ungulados y algunos carnívoros terrestres, ha tenido lugar la tendencia opuesta, particularmente hacia la reducción del número de falanges y pérdida o fusión de los carpos o tarsos asociados.

Tradicionalmente se pensó que la extremidad básica del tetrápodo consistía en cinco dedos, a los que se les asignó nombre y número (números romanos) en su modelo **pentadáctilo** (Fig. 9.22). Algunos, en las líneas especializadas, se perdieron, pero el modelo subyacente de cinco dedos es una hipótesis razonable porque las patas de la mayoría de los amniotas primitivos tenían cinco dedos. Desgraciadamente, ejemplares fósiles de tetrápodos muy primitivos, como *Ichthyostega*, no conservaron lo suficiente los dedos como para permitir una cuenta fiable, al menos hasta ahora. Nuevos descubrimientos de ejemplares de tetrápodos fósiles prueban esta hipótesis de los cinco dedos. Las patas posteriores de *Ichthyostega* tienen siete dedos (en las manos el número todavía permanece desconocido), las manos de *Acanthostega* (un ictiostegalio) tienen ocho dedos (en los pies se desconoce el número) y las cuatro patas de *Turlepon* (un antracosaurio) seis dedos (Fig. 9.23). Estos fósiles del final del Devónico son los tetrápodos más primitivos de que se dispone. En conjunto, indican que el modelo tetrápodo primitivo tuvo polidactilia y que el modelo de cinco dedos es una estabilización posterior.

Especulaciones recientes también sugieren que en los tetrápodos primitivos pudieron surgir dos modelos de extremidades, con un diseño independiente, a partir de la condición polidáctila. Uno fue la línea amniota, en la cual el número de dedos se estabiliza en cinco para cada pata. La otra línea conduce a los anfibios, con cinco dedos en las patas posteriores y sólo cuatro en las anteriores. La idea antigua es que este modelo de cuatro dedos deriva de un antecesor de cinco. Si vamos hacia atrás, desde los anfibios modernos hasta estos tetrápodos primitivos, como alguno sugiere, entonces el reducido número de dedos de los anfibios deriva directamente de los antecesores polidáctilos.

Tales especulaciones son exasperantes y refrescantes, aunque todavía un tanto especulativas. Los tetrápodos primitivos eran claramente polidáctilos, pero el significado de esto para la evo-





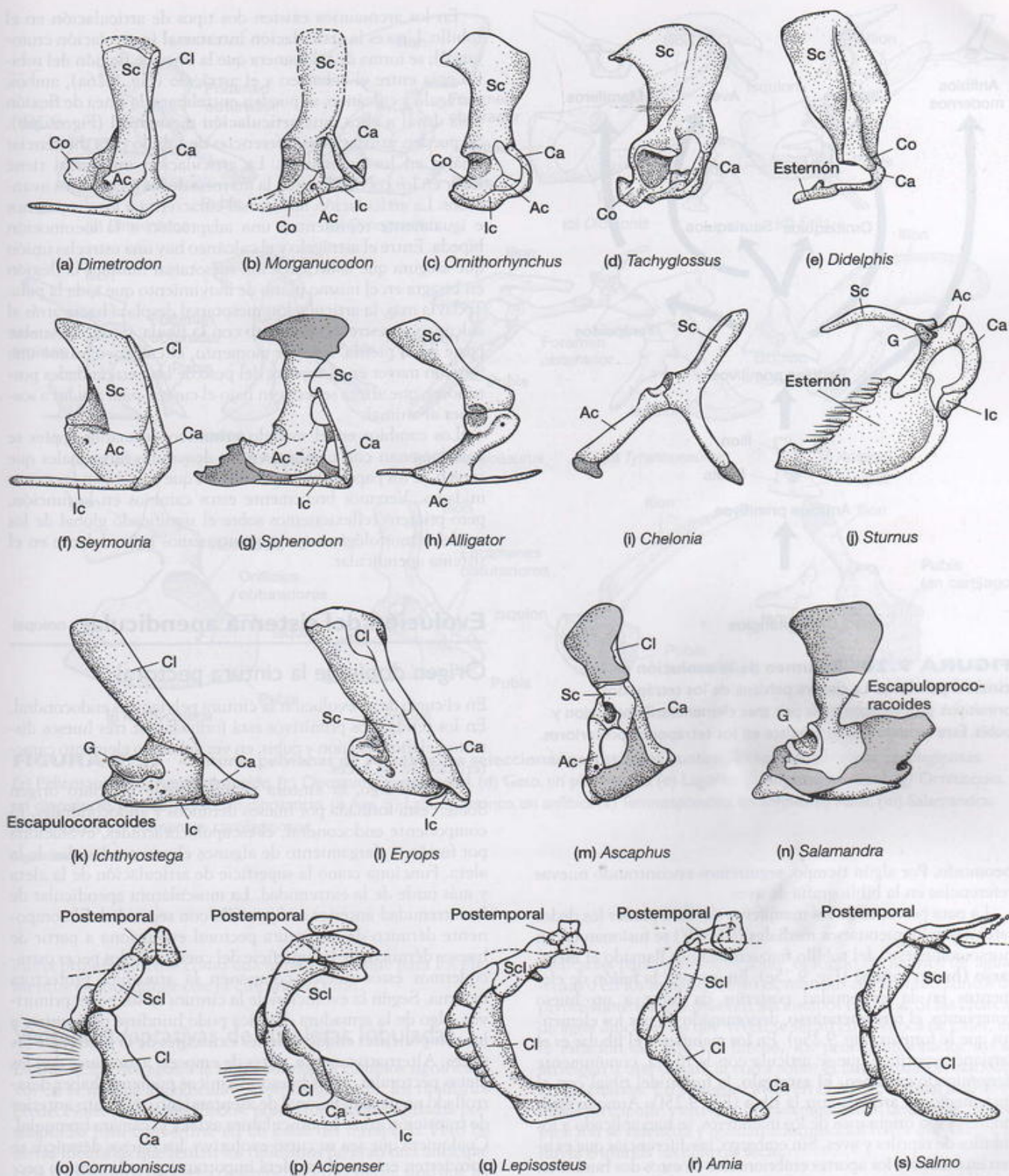
**FIGURA 9.18** Resumen de la evolución de la cintura pectoral. Nótese que los elementos dérmicos (no sombreados) de la cintura tienden a desaparecer, y los elementos endocondrales (sombreados) tienden a asumir el papel principal. En los terápsidos primitivos aparece un tercer hueso endocondral, el coracoides posterior, para unirse a la escápula, filogenéticamente más antigua, y al coracoides anterior. Los tres persisten en los mamíferos primitivos. En los marsupiales y mamíferos placentarios, sólo quedan la escápula y el coracoides posterior (sencillamente llamado coracoides). En los reptiles modernos y aves, permanecen la escápula y el coracoides anterior (o procoracoides). La clavícula señalada con línea de trazos puede desaparecer en algunas especies.

lución posterior de los tetrápodos está en espera de más estudios. Para nuestros propósitos, el modelo de cinco dedos representa una útil herramienta para discutir la evolución de la extremidad y los cambios en su diseño funcional.

En la mano, un dedo consta de varias falanges con un metacarpo en su base. Cada uno de los cinco metacarpos se articulan a su vez con un carpo. Los huesos de la muñeca que se articulan con el radio y la ulna son, respectivamente, el **radial** y el **ulnar**. Entre estos dos huesos de la muñeca queda el **intermedio**. En el medio de la muñeca hay de uno a tres **centrales**. En los pies también se toma como cinco el número primitivo de dedos, cada uno con un metatarso en su base. A su vez, cada dedo se articula en la parte proximal con la siguiente secuencia de huesos: tarsal, central, tibial, intermedio y fibular, los tres últimos se unen a la tibia y la fíbula de la canilla.

Aunque este modelo supuesto de elementos de manos y pies nos proporciona un punto de partida cuando vemos la anatomía distal de una extremidad, la morfología actual a menudo está considerablemente modificada por fusiones, alargamientos, eliminaciones y adiciones de elementos aparentemente nuevos a este modelo (Figs. 9.24a-h, y 9.25a-g). Por ejemplo, el **pisiforme** es un hueso sesamoide que puede quedar fuera del carpo, especialmente en reptiles y mamíferos. En las aves la fusión de los elementos de la extremidad anterior forma un autopodio con tres dedos (II, III, IV). Durante la ontogenia, el ulnar regresa y en su lugar surge, de una condensación embrionaria nueva, un neomorfo (Fig. 9.24e). A este nuevo hueso del tobillo del ave todavía no se le ha asignado un nombre, algunos todavía lo llaman «ulnar» con comillas, otros le dan un número, y algunos se refieren a él como un

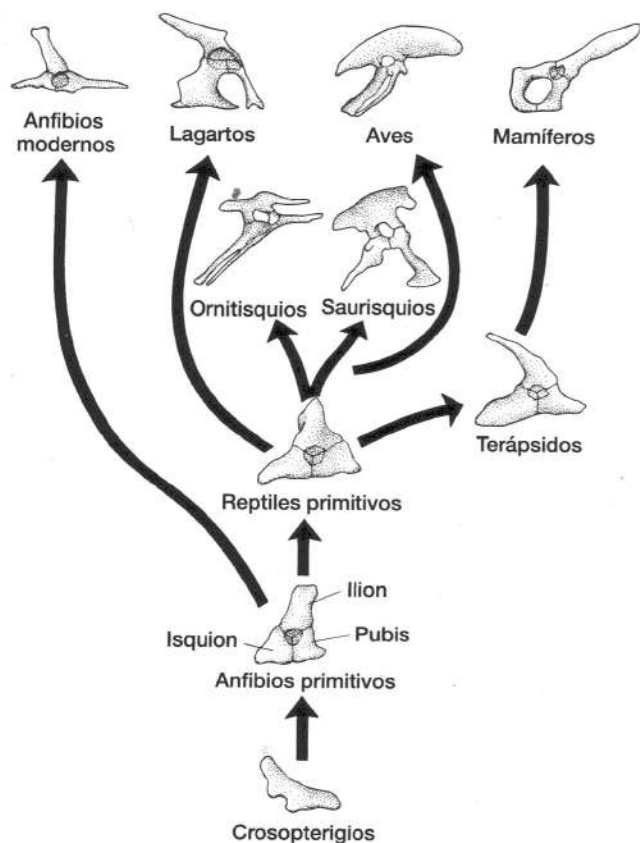




**FIGURA 9.19** Cinturas pectorales de vertebrados seleccionados. (a) Pelicosaurio. (b) Mamífero primitivo extinguido. (c) Ornitorrinco, un monotrema. (d) Equidna, un monotrema. (e) Oposum, un marsupial. (f) Labirintodonto (g) Sphenodon, un reptil. (h) Aligátor, un reptil. (i) Tortuga, un reptil. (j) Ave. (k) Ictiostégido, Labirintodonto. (l) Temnospóndilo. (m) Rana. (n) Salamandra. (o-s) Actinopterigios. Abreviaturas: procoracoides (Ac), clavícula (Ca), cleitro (Cl), coracoides (Co), glenoide (G), interclavícula (Ic), escápula (Sc), supracleitro (Scl). Están sombreados los elementos cartilagosos.

Según Romer y Parsons; Jollie.





**FIGURA 9.20** Resumen de la evolución de la cintura pelviana. La cintura pelviana de los tetrápodos primitivos está caracterizada por tres elementos: ilion y pubis. Este modelo básico persiste en los tetrápodos posteriores.

neomorfo. Por algún tiempo, seguiremos encontrando nuevas referencias en la bibliografía de aves.

La pata posterior de los mamíferos tiende a perder los dedos laterales, y los metatarsos mediales (III y IV) se fusionan en un hueso compuesto del tobillo frecuentemente llamado el **metatarso (hueso cañón)** (Fig. 9.25e). En las aves la fusión de elementos en la extremidad posterior da lugar a un hueso compuesto, el **tarsometatarso**, denominado así por los elementos que lo forman (Fig. 9.25c). En los mamíferos el fibular es el tarsiano específico que se articula con la fíbula, comúnmente denominado **calcáneo**. El **astrágalo**, la fusión del tibial con el intermedio, se articula con la tibia (Fig. 9.25f). Aunque estos nombres son originarios de los mamíferos, se han aplicado a los tobillos de reptiles y aves. Sin embargo, las diferencias que existen en cuanto a los aportes embrionarios de estos dos huesos en reptiles, aves y quizás mamíferos, descubren diferencias en la homología y, estrictamente hablando, requerirían nombres diferentes. Pero quedan algunas dudas al observar las aportaciones embrionarias, y la conveniencia de utilizar los términos *calcáneo* y *astrágalo* para los huesos del tarso, con una función semejante, justifica utilizar estos términos para todos los grupos, al menos de momento.

En los arcosaurios existen dos tipos de articulación en el tobillo. Una es la **articulación intratarsal** (articulación cruro-tarsal); se forma de tal manera que la línea de flexión del tobillo pasa entre el calcáneo y el astrágalo (Fig. 9.26a), ambos, astrágalo y calcáneo, se pueden entrelazar y la línea de flexión pasa distal a ellos, una **articulación mesotarsal** (Fig. 9.26b). Se pueden utilizar tales diferencias de tobillo para diferenciar linajes en los arcosaurios. La articulación intratarsal tiene lugar en los cocodrilos y en la mayoría de los tecodontos avanzados. La articulación mesotarsal caracteriza a los dinosaurios e igualmente representan una adaptación a la locomoción bípeda. Entre el astrágalo y el calcáneo hay una estrecha unión que asegura que la articulación mesotarsal limitará la flexión en bisagra en el mismo plano de movimiento que toda la pata. Todavía más, la articulación mesotarsal desplaza hacia atrás al calcáneo en estrecho contacto con la fíbula, donde se vuelve parte de la pierna. En este momento, el calcáneo asume una función mayor en el soporte del peso de las extremidades posteriores, que ahora se recogen bajo el cuerpo para ayudar a sostener al animal.

Los cambios en el modelo primitivo de manos y pies se correlacionan con cambios en las demandas funcionales que surgen de los papeles biológicos en los que participan las extremidades. Veremos brevemente estos cambios en la función, pero primero reflexionemos sobre el significado global de los modelos morfológicos que encontraremos más adelante en el sistema apendicular.

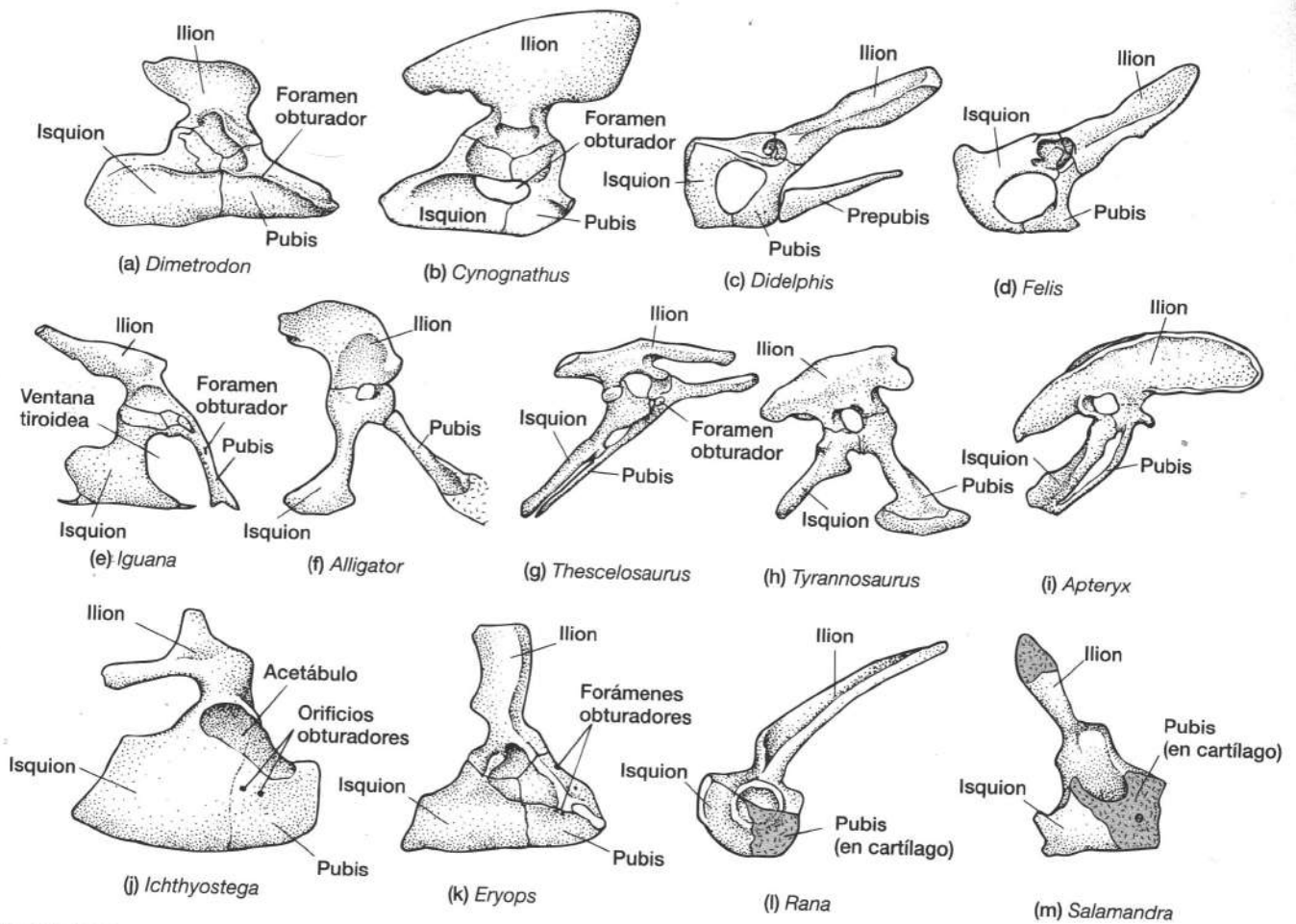
## Evolución del sistema apendicular

### Origen doble de la cintura pectoral

En el curso de su evolución la cintura pelviana es endocondral. En los tetrápodos primitivos está formada por tres huesos distintos, el ilion, isquion y pubis, en vez del único elemento característico de los peces.

Sin embargo, la cintura pectoral tiene un claro origen doble: está formada por huesos dérmicos y endocondrales. El componente endocondral, el escapulocoracoides, evoluciona por fusión o alargamiento de algunos elementos basales de la aleta. Funciona como la superficie de articulación de la aleta y más tarde de la extremidad. La musculatura apendicular de la extremidad anterior se fija a ella con seguridad. El componente dérmico de la cintura pectoral evoluciona a partir de huesos dérmicos de la superficie del cuerpo. En los peces ostracodermos estos huesos componen la armadura protectora externa. Según la evolución de la cintura de los peces primitivos, algo de la armadura dérmica pudo hundirse para unirse a los componentes endocondrales existentes de la cintura de los peces. Alternativamente, antes de empezar a asociarse con las aletas pectorales, estos huesos dérmicos pudieron haber desarrollado un papel adicional de asentamiento, el punto anterior de transición entre la musculatura axial y la cámara branquial. Cualquiera que sea su curso evolutivo, los huesos dérmicos se convierten en una abrazadera importante para la cintura pectoral endoesquelética. Estos huesos dérmicos, al igual que los endocondrales, pasaron a los tetrápodos, donde un nuevo elemento dérmico, la interclavícula, hace su aparición en algunos crosopterigios. La interclavícula se incorporó en la sínfisis medioventral, entre ambas mitades de la cintura pectoral. En general, la cintura dérmica ofrece una superficie adicional de fijación a la musculatura y protección al corazón, pero fun-





**FIGURA 9.21** Cinturas pelvianas de vertebrados seleccionados. Las zonas punteadas representan zonas cartilaginosas. (a) Pelicosauro. (b) Reptil terápsido. (c) Opossum, un marsupial. (d) Gato, un placentario. (e) Lagarto. (f) Aligador, un reptil. (g) Ornitisquio, un dinosaurio. (h) Saurisquio, un dinosaurio. (i) Ave. (j) Labirintodonto, un anfibio. (k) Temnospóndilo, un anfibio. (l) Rana. (m) Salamandra. Sombreados los elementos cartilaginosos.

Según Romer y Parsons.

ción principalmente como una abrazadera firme para los elementos endocondrales de la cintura pectoral.

### Ventajas adaptativas de las aletas lobuladas

La transición del agua a la tierra condujo a cambios significativos en el sistema apendicular. Afortunadamente, los ripidistios predecesores de los tetrápodos, poseyeron aletas lobuladas preadaptadas para convertirse en las patas del tetrápodo. Pero las aletas lobuladas que tenían los ripidistios no eran una anticipación a los futuros papeles a desempeñar en la tierra, sino que les sirvieron para vivir en el medio acuático en que vivían. Entonces, ¿cuál podría haber sido el papel biológico inmediato de las aletas lobuladas de los peces ripidistios?

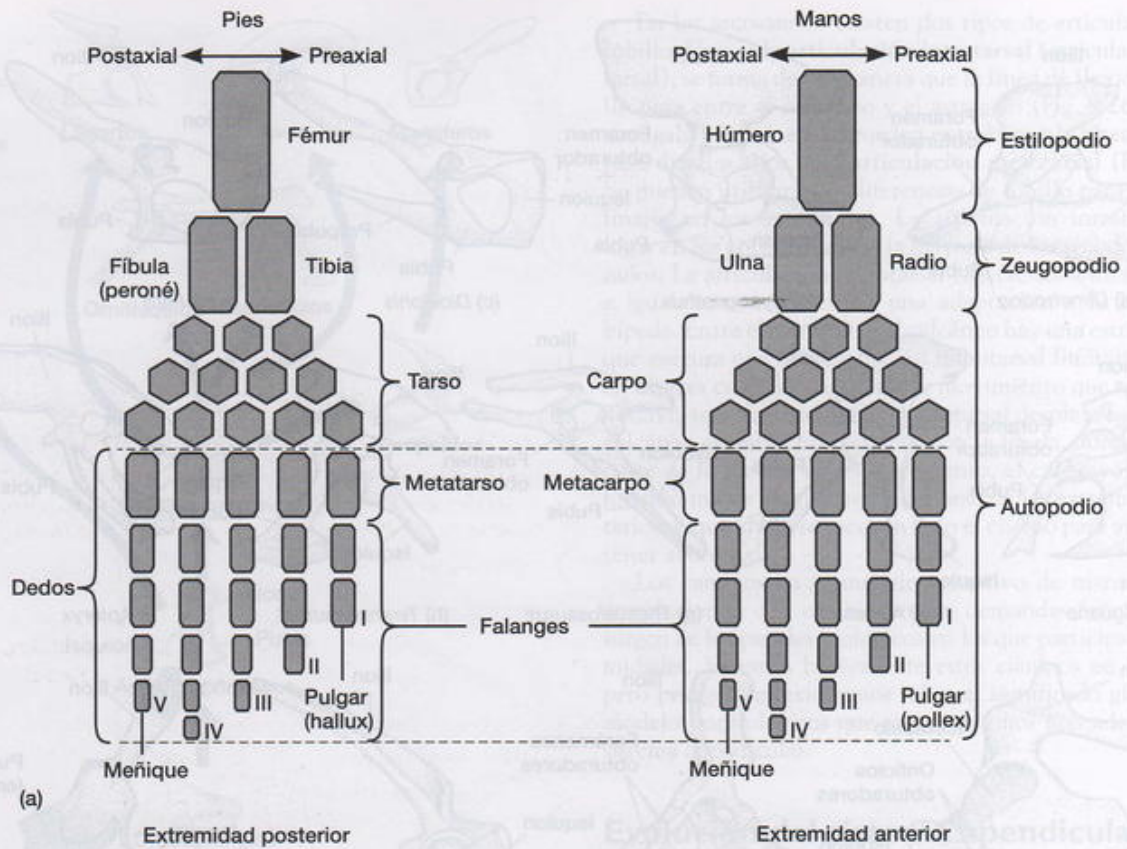
Sabemos, por los tipos de depósitos geológicos en los que se han encontrado huesos de muchos ripidistios primitivos, que vivían en agua dulce, como lo hacen hoy sus parientes los dipnoos. Los peces pulmonados utilizan sus aletas lobuladas rudi-

mentarias para «caminar» sobre el fondo de los ríos de aguas lentas o en los remansos; esto es, usan sus aletas como puntos de pivote sobre los que mueven sus cuerpos livianos. Si las charcas de agua dulce en las que viven se secan en la época de calor, en la estación del año sin lluvias, los peces pulmonados no se arriesgan a una distancia corta sobre el fango para permanecer en las charcas. En su lugar cavan en el fango, forman a su alrededor un capullo y estivan. Su tasa metabólica desciende, su respiración se ralentiza y quedan adormecidos hasta que vuelve la lluvia e inunda las charcas secas.

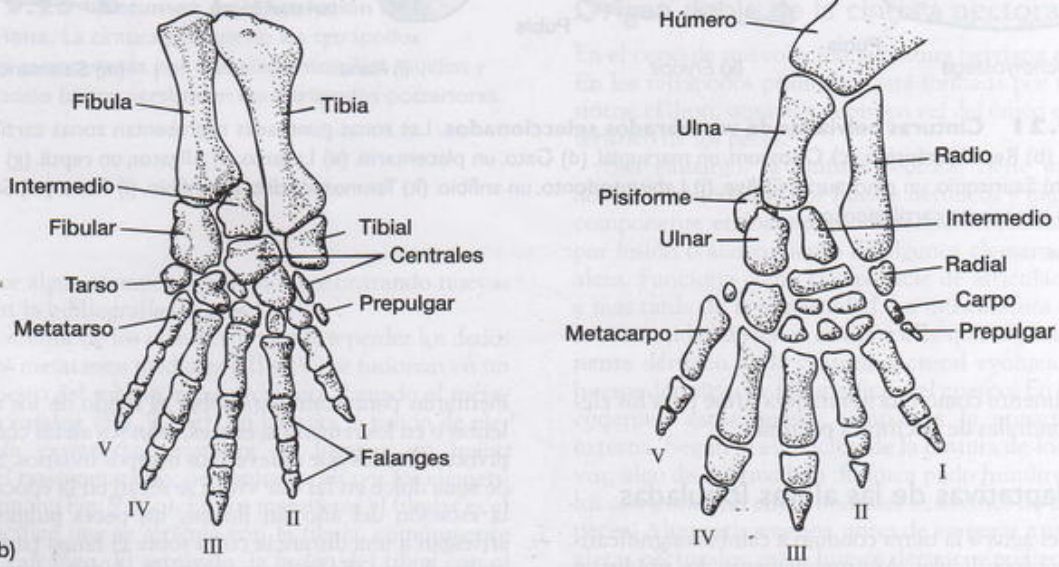
### Estivación del pez pulmonado (p. 100)

No está claro cuándo las aletas de radios se perdieron y cuándo surgieron los dedos. Quizás hubo una transición en la que ambos estuvieron presentes. Algunos fósiles de peces ripidistios los poseían, con los que se fijaban en posición de acecho para cazar. Sus apéndices incluían elementos endoesqueléticos





(a)

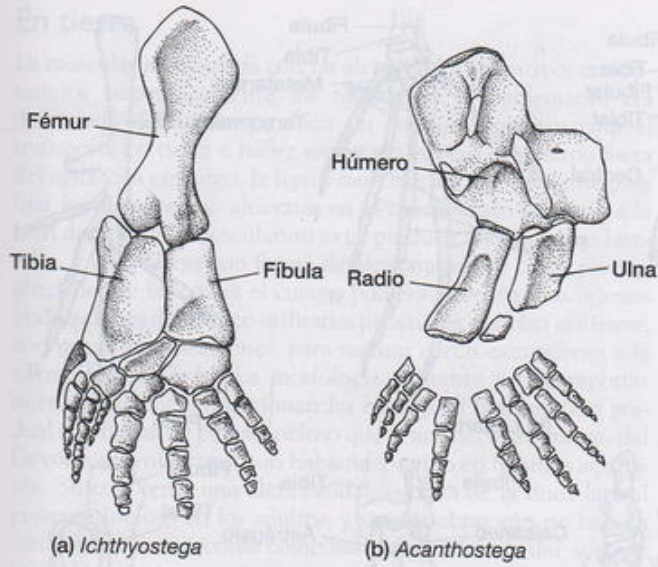


(b)

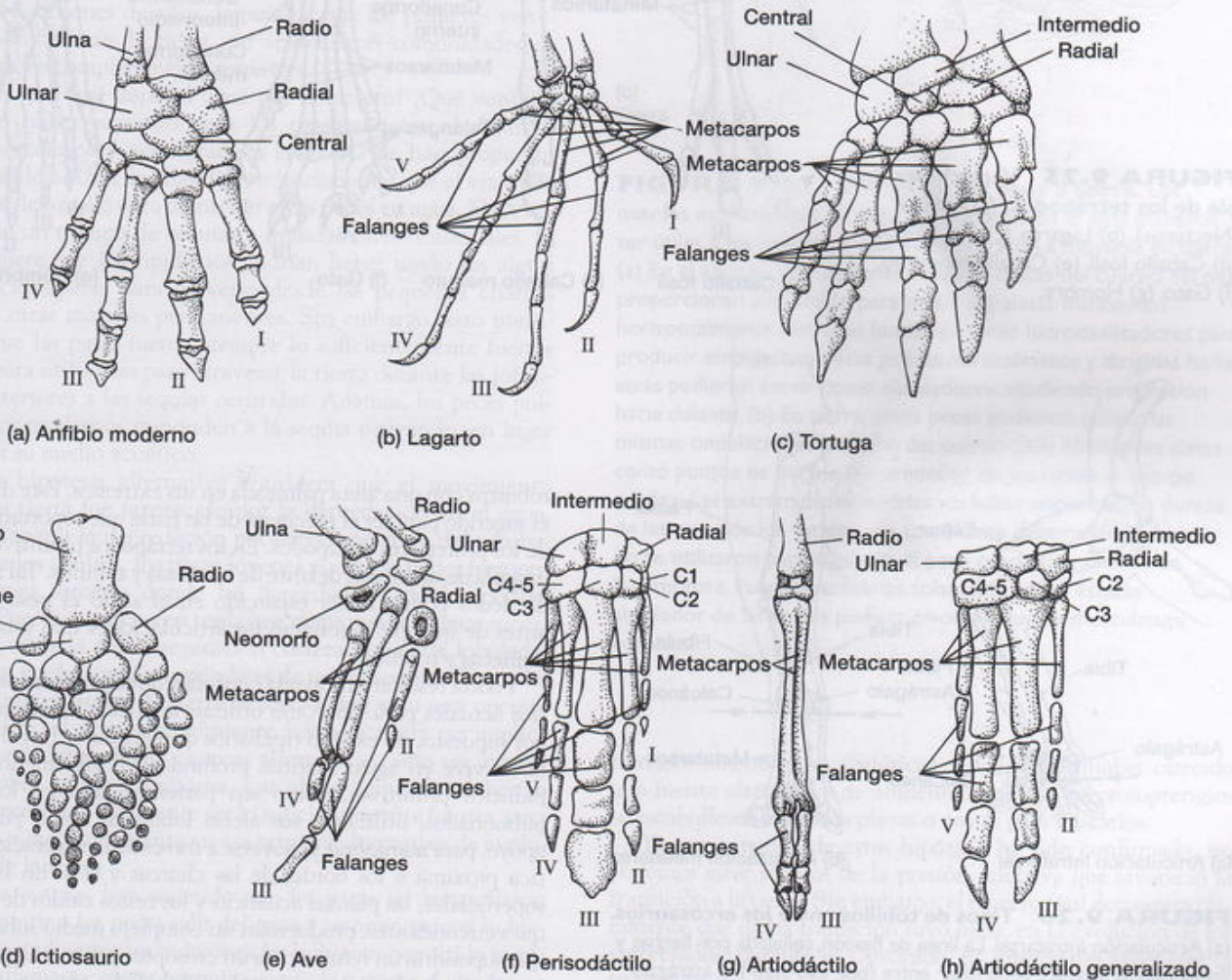
**FIGURA 9.22 Organización básica de las extremidades anteriores y posteriores.** (a) Manos y pies con cinco dedos; cada dedo incluye su metacarpo o metatarso y la cadena de falanges. A su vez, estos dedos se articulan con varios huesos en las muñecas o en los tobillos. (b) Extremidades anterior y posterior de un mamífero primitivo.

(a) Según Smith; (b) según Jarvik.



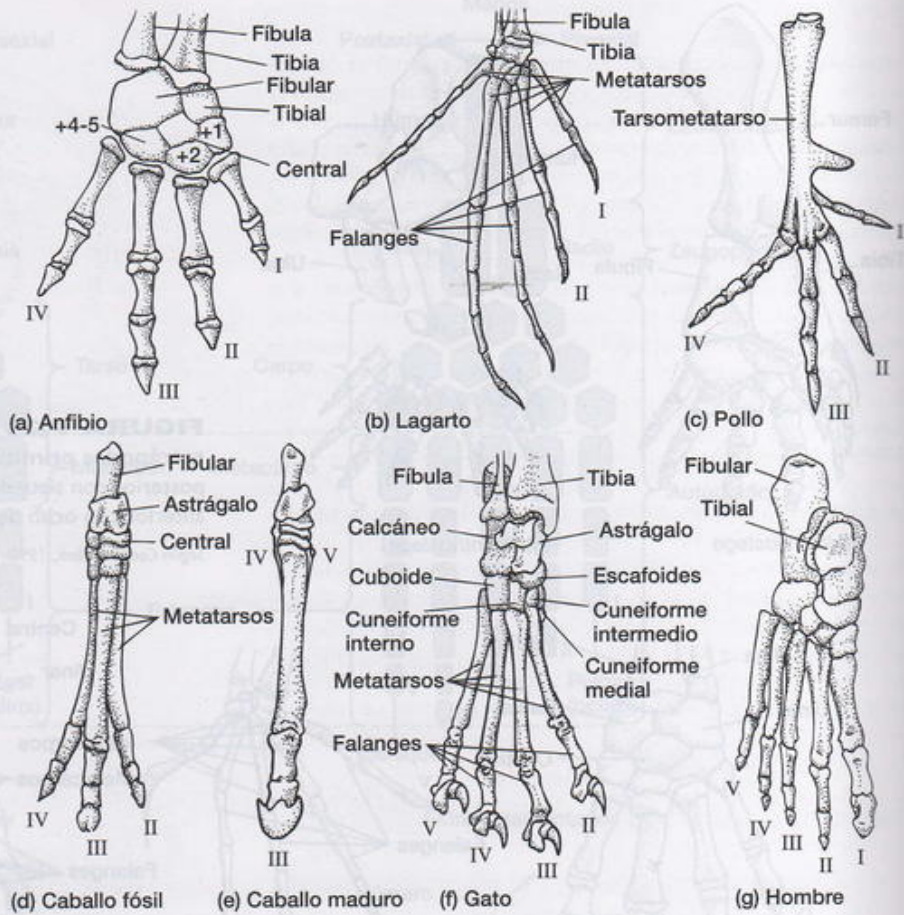


**FIGURA 9.23** Extremidades polidáctilas de tetrápodos primitivos (vistas dorsales). (a) Extremidad posterior con siete dedos de *Ichthyostega*. (b) Extremidad anterior con ocho dedos de *Acanthostega* (un ictiostegalia).  
Según Coates y Clark, 1990.

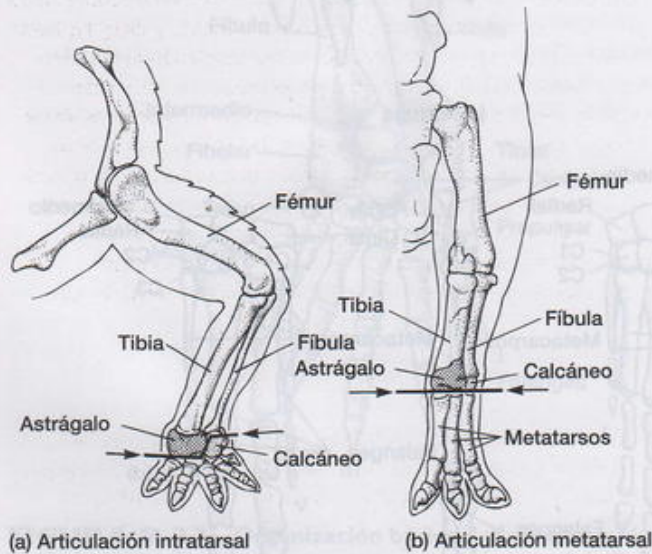


**FIGURA 9.24** Variaciones de la mano de los tetrápodos. (a) Anfibio (*Necturus*). (b) Lagarto. (c) Tortuga (*Pseudemys*). (d) Ictiosaurio. (e) Ave. (f) Hipotético perisodáctilo primitivo. (g) Artiodáctilo. (h) Artiodáctilo generalizado.  
Según Smith.





**FIGURA 9.25** Variaciones del pie de los tetrápodos. (a) Anfibio (Necturus). (b) Lagarto. (c) Ave (pollo). (d) Caballo fósil. (e) Caballo moderno. (f) Gato. (g) Hombre.



**FIGURA 9.26** Tipos de tobillos entre los arcosaurios. (a) Articulación intratarsal. La línea de flexión, señalada por flechas y líneas negras gruesas, tiene lugar entre (por ello *intra*-) el astrágalo y el calcáneo. Los cocodrilos, mostrados aquí, de los tecodontos más evolucionados, tienen una articulación intratarsal. (b) Articulación mesotarsiana. La articulación tiene lugar directamente entre tarsos próximos (astrágalo y calcáneo) y metatarsos distales (por ello *mesotarsos*). Los dinosaurios y algunos otros grupos de reptiles del Mesozoico presentaban articulación mesotarsiana.

robustos con una aleta palmeada en sus extremos. Este diseño es el sugerido para ser el precursor de las patas que soportan el peso de los posteriores tetrápodos. En los tetrápodos primitivos surge una fila de dedos por delante de muñecas y tobillos. Tal abanico de dedos podría haber esparcido en el suelo el peso soporte antes de que evolucionaran las articulaciones más estables de muñecas y tobillos.

Podría resultar una ayuda consultar directamente los ripidistios actuales para ver cómo utilizan las aletas lobuladas. Pero, por supuesto, no existen ripidistios de agua dulce hoy día (*Lati-meria* vive en aguas marinas profundas). Posiblemente los ripidistios primitivos, como sus parientes actuales los peces pulmonados, utilizaban sus aletas lobuladas como puntos de apoyo, para maniobrar y moverse a través de la vegetación acuática próxima a los bordes de las charcas y ríos. En las aguas superficiales, las plantas acuáticas y los restos caídos de los bosques circundantes, producirían un complejo medio subacuático que supondría un refugio para un crosopterigio amenazado en el momento de alimentarse. Las aletas lobuladas ofrecen una solución para maniobrar en esa «jungla» de agua dulce. Desde este punto de vista, las aletas lobuladas son adaptaciones acuáticas al servicio de un pez en aguas superficiales. Los medios terretres presentan diferentes retos. Para qué servirían aquí las aletas lobuladas es otra cosa.



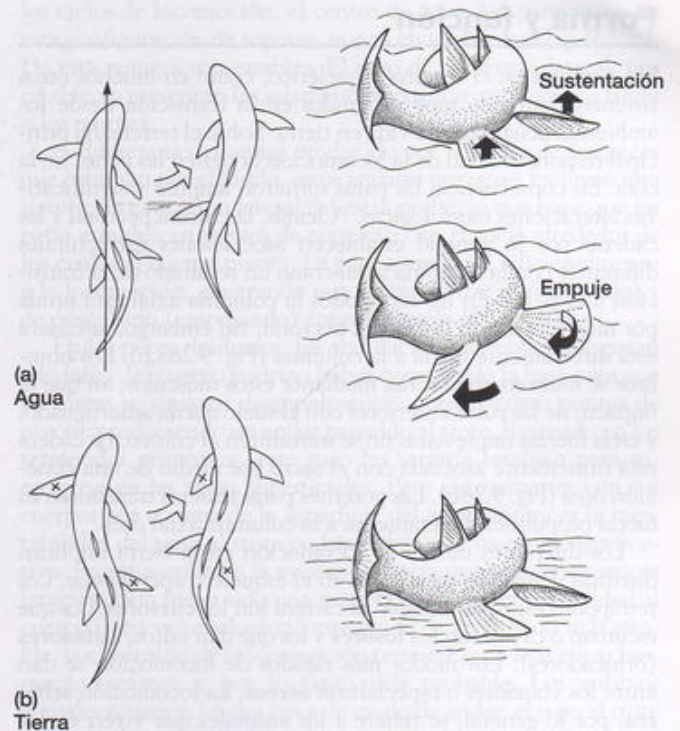
## En tierra

La musculatura asociada con las aletas de los primitivos crossopterigios (específicamente los ripidistios) probablemente era demasiado débil para producir un empuje propulsor para el transporte en tierra o haber soportado el peso del cuerpo fuera del agua. Sin embargo, la ligera musculatura fue suficiente para fijar las aletas, como alcayatas en el cuerpo. Esto permitió a la bien desarrollada musculatura axial producir ondulaciones laterales, y a las aletas con forma de alcayata actuar como pivotes alrededor de las cuales el cuerpo pudiera girar. Así, las mismas ondulaciones del tronco utilizadas para nadar podrían utilizarse, con pocas modificaciones, para realizar cortas excursiones a la tierra (Fig. 9.27a,b). La morfología existente y el comportamiento nadador proporcionan las bases para la transición gradual a la tierra. Se piensa incluso que el anfibio *Ichthyostega*, del Devónico, tenía patas, aun habiendo vivido en hábitats acuáticos. Su cola tenía una aleta caudal, sistema de la línea lateral presente incluso en los adultos, y sus vértebras aún no habían sustituido a la notocorda como base predominante del soporte axial. De manera semejante, la mayoría de los temnospóndilos parecen haber sido fundamentalmente acuáticos. Hasta el Pérmico, 50 millones de años después de que los primeros vertebrados invadieran la tierra, no aparecieron comunidades de vertebrados completamente terrestres.

Pero ¿por qué dejar el agua por completo? ¿Qué ventajas podrían haber supuesto para los crossopterigios el dejar su mundo acuático y aventurarse a la tierra? Se han propuesto algunas ideas. Una de ellas dice, irónicamente, que el viaje a la tierra se desarrolló para mantener estos peces en agua. El Devónico fue un tiempo de sequías e inundaciones ocasionales, lo que sugiere que los ripidistios podrían haber usado sus aletas endurecidas/patas para moverse desde las pequeñas charcas secas a otras mayores permanentes. Sin embargo, esto presupone que las patas fueron siempre lo suficientemente fuertes como para utilizarlas para atravesar la tierra durante las jornadas posteriores a las sequías ocurridas. Además, los peces pulmonados modernos responden a la sequía estivando, en lugar de dejar su medio acuático.

Una hipótesis alternativa considera que el movimiento hacia la tierra fue favorecido por la depredación en el agua. Para escapar a la depredación por otras especies o del canibalismo de los adultos, los peces jóvenes pudieron haber frecuentado aguas someras donde los depredadores no les podían seguir. Puesto que el joven tenía que maniobrar en aguas superficiales, entre la densa vegetación costera, sus aletas lobuladas pudieron evolucionar en apéndices de mayor soporte. Tras ello, el movimiento sobre la tierra debería haber sido una opción. Según esto, el primer movimiento hacia la tierra no implica incursiones largas hacia charcas alternativas, sino un avance corto sobre la playa próxima. Las aletas lobuladas deberían haber necesitado solamente ser lo suficientemente fuertes para participar mecánicamente en esa primera alternativa de explotación de la tierra.

Otros autores han sugerido que las patas se desarrollaron para permitir a los peces salir del agua y respirar, pero si hubieran necesitado esto, sus pulmones les hubieran permitido respirar sencillamente con ir hasta la superficie y tragar el aire fresco de arriba. También se ha propuesto el alimento como un atractivo para el movimiento hacia la tierra. Por supuesto, no había otros vertebrados en tierra, y los dientes de los crossopterigios no eran adecuados para alimentarse de plantas. Pero los artrópodos eran abundantes, ya que se habían diversificado en el medio



**FIGURA 9.27** Transición del agua a tierra. Los mismos movimientos de natación utilizados en el agua pudieron ser útiles a los ripidistios que se aventuraron a moverse en tierra. (a) En el agua las ondulaciones laterales típicas del cuerpo del pez proporcionan propulsión para nadar. Las aletas mantenidas horizontalmente pudieron funcionar como hidrodесlizadores para producir empuje. Las aletas giradas verticalmente y dirigidas hacia atrás pudieron servir como planeadores, añadiendo propulsión hacia delante. (b) En tierra, estos peces pudieron utilizar las mismas ondulaciones laterales del cuerpo para colocar las aletas como puntos de anclaje (x) alrededor de los cuales el cuerpo «nada». Las extremidades podrían no haber necesitado la dureza de las patas de los tetrápodos totalmente desarrolladas, porque no se utilizaron para soportar el peso o producir una fuerza locomotora. Fueron necesarias solamente como estacas alrededor de las cuales pudiera pivotar la fuerte musculatura corporal.

terrestre mucho antes (Silúrico). Ellos podían haber ofrecido una fuente alternativa de alimento para que los crossopterigios se escabullesen hacia las playas o costas para buscarlos.

Ya que ninguna de estas hipótesis ha sido confirmada, no podemos estar seguros de la presión selectiva que favoreció la transición a la tierra. Sin embargo, el registro fósil demuestra claramente que dicha transición tuvo lugar, en la evolución de los vertebrados, durante el Devónico. Es interesante saber que la transición del agua a la tierra se produjo varias veces, aunque con un impacto filogenético menor. Por ejemplo, entre los peces teleósteos actuales, hay especies, como el saltarín del fango, que utilizan su esqueleto reforzado para aventurarse temporalmente en tierra en busca de alimento o quizás para despistar a los depredadores que dejan atrás, en el agua.



## Forma y función

Los cambios en el sistema esquelético, como en muchos otros sistemas, han sido muy profundos en la transición desde los ambientes acuáticos a la vida en tierra. Sobre el terreno, la principal responsabilidad de la locomoción la tienen las patas, no la cola. En consecuencia las patas sufrieron amplias y significativas alteraciones morfológicas. Además, la cintura pectoral y las caderas por lo general establecen asociaciones estructurales diferentes con la columna axial como un resultado de la transición a la tierra. En los tetrápodos la columna axial está unida por músculos desde la cintura pectoral; sin embargo, la cadera está directamente fijada a la columna (Fig. 9.28a,b). Los hombros se mueven en el tórax mediante estos músculos, así que el impacto de las patas anteriores con el suelo queda amortiguado, y estas fuerzas imprevistas no se transmiten al cráneo. La cadera está firmemente asociada con el sacro por medio de una conexión ósea (Fig. 9.28b). Las potentes patas traseras transmiten su fuerza propulsora directamente a la columna axial ósea.

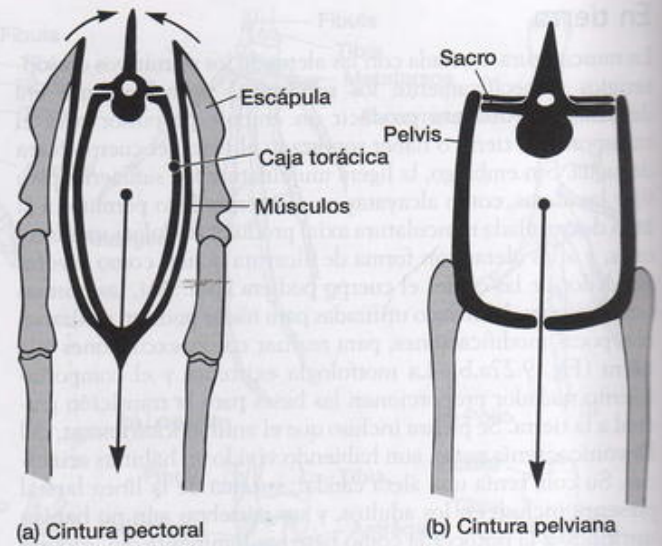
Los diferentes modos de locomoción en la tierra implican distintas demandas mecánicas en el esqueleto apendicular. Los tetrápodos especializados en la carrera son los **cursores**. Los que escarban o cavan son los **fosores** y los que dan saltos, **saltadores** (brincadores). Los modos más rápidos de locomoción se dan entre los voladores o especialistas **aéreos**. La locomoción **arbórea**, por lo general, se refiere a los animales que viven en los árboles. Una forma de locomoción es la de los **escaladores**, que se aplica a los que suben a los árboles ayudándose de las uñas, por ejemplo las ardillas. Otra forma de locomoción arborícola es el **braceo** o **braquiación**, que se aplica a la locomoción que utiliza los brazos para deslizarse por las ramas con la ayuda de sus manos prensoras, como por ejemplo, los monos, los chimpancés y ocasionalmente los gorilas.

Cada una de estas especialidades terrestres va acompañada de modificaciones morfológicas de la estructura básica de la extremidad y de la cintura. Para comprender las diferentes demandas funcionales de estos modos especializados de locomoción terrestre sobre el esqueleto apendicular, primero necesitamos dar un paso hacia atrás, y ver en qué punto comienza la estructura básica terrestre y el comportamiento, a saber, con los peces nadando en el agua.

### Natación

Como hemos visto, el cuerpo de un pez activo que pasa a través de un medio viscoso como es el agua, crea turbulencias a su paso a consecuencia de ello se produce una resistencia que ralentiza el avance del pez hacia delante. La aerodinámica impide la turbulencia, reduce la resistencia y mejora las características. Las ondas laterales que pasan a lo largo del cuerpo mueven al pez a través del medio acuoso, produce un empuje hacia atrás contra el agua, y proporciona una fuerza hacia delante. La locomoción primitiva básica del tetrápodo evoluciona del mismo modo que las ondulaciones laterales que utiliza el pez para nadar.

El mismo modo de progreso todavía sirve a los anfibios modernos y también a los reptiles, proporcionándoles acceso a una gran cantidad de hábitat. En los tetrápodos que secundariamente retornan al medio acuático, como por ejemplo los cetáceos, las extremidades vuelven otra vez a ser secundarias respecto a la cola, y pierden su importancia en la locomoción acuática (Fig. 9.29a). Sin embargo, no todos los vertebrados secundariamente acuáticos han reducido sus extremidades. Por ejemplo, las alas de aquellas aves que se han vuelto más acuáticas



(a) Cintura pectoral

(b) Cintura pelviana

**FIGURA 9.28** Cinturas apendiculares de los tetrápodos. (a) Los músculos de la cintura pectoral soportan la parte anterior del cuerpo del tetrápodo en un lazo muscular. (b) La cintura pelviana está fijada directamente a la columna vertebral por medio del sacro.

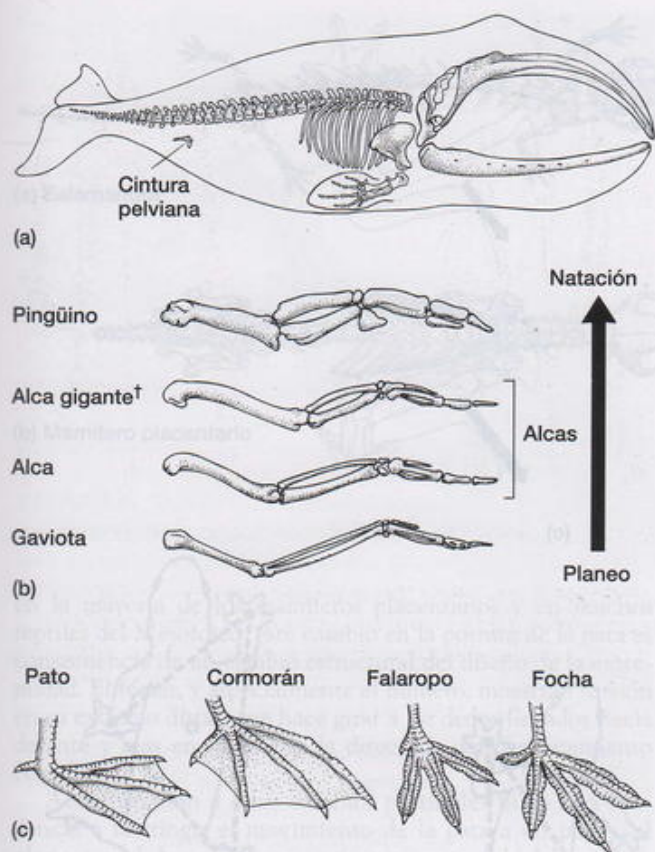
cas adquieren a menudo un papel predominante en la natación. Los huesos de sus extremidades posteriores se vuelven más sólidos y robustos, lo que refleja el aumento de fuerza requerido para impulsarla mientras nada después de comer en el agua. Las alas de los pingüinos no sirven para volar; las utilizan exclusivamente como aletas para permitir al animal bucear (Fig. 9.29b). Las extremidades posteriores de las aves nadadoras pueden estar parcial o completamente palmeadas, con el fin de aumentar la presión contra el agua cuando reman (Fig. 9.29c).

### Locomoción terrestre

#### Andares primitivos

El modelo de contacto del pie con el sustrato durante la locomoción constituye el **andar** o **paso** de un animal. Un **andar diagonal**, o **trote**, se caracteriza por la colocación simultánea de los pies opuestos diagonalmente en contacto con el suelo. Este andar tiene lugar en los tetrápodos, pero también en algunos peces que caminan por el fondo, donde las ondas laterales de las ondulaciones del cuerpo del pez sitúan diagonalmente opuestas a las aletas que están en contacto con el sustrato, ayudándole a impulsarse por el fondo. Aunque ésta es una manera simple de andar, basada en las ondulaciones laterales del cuerpo, el trote es intrínsecamente inestable. El centro de gravedad del cuerpo se balancea sobre una línea estrecha entre los dos puntos de apoyo y puede ladearse (Fig. 9.30a). Sin embargo, si el animal está sumergido, el problema es menor, porque el empuje del agua reduce el peso efectivo del cuerpo. Una compensación que proporciona mayor estabilidad es añadir un tercer punto de apoyo, en el que el centro efectivo de gravedad queden en el ancho límite del triángulo soporte. En principio es lo mismo que un trípede, que proporciona una mayor estabilidad que un bípede. Los peces que caminan por el





**FIGURA 9.29** Adaptaciones del esqueleto apendicular en tetrápodos secundariamente acuáticos. (a) Esqueleto de la ballena franca, que muestra en este mamífero acuático la reducción del esqueleto apendicular, especialmente de la cintura y aletas pelvianas. (b) Los gráciles huesos de la gaviota contrastan con la robusta extremidad anterior del pingüino. En medio se muestran las extremidades anteriores de varias especies de alcas, alguna extinguida (†). Estos cambios reflejan un aumento en el papel de la natación subacuática. (c) Las aves nadadoras generalmente tienen patas palmeadas.

(c) Según Peterson.

fondo, o los anfibios sumergidos y provistos de largas colas, pueden incorporar la cola como tercer punto de apoyo junto con las dos aletas/patas, llevando al centro de gravedad al triángulo de soporte (Fig. 9.30a).

Los que caminan con el vientre, esto es, la superficie ventral del cuerpo en contacto con el sustrato, junto con un paso al trote, también añaden inestabilidad. El cuerpo que se desliza por el sustrato recibe soporte directo del mismo, y no es transportado entre los puntos de soporte. Sin embargo, en tierra, las fuerzas de rozamiento son mayores y el empuje del agua se pierde, por lo que caminar sobre el vientre se hace energéticamente más costoso.

Un cambio al andar, desde un trote a una secuencia lateral, también aumenta la estabilidad. En un **andar de secuencia lateral**, tres de las cuatro patas están a la vez en contacto con el suelo. Las tres patas establecen un triángulo de soporte. Durante

los ciclos de locomoción, el centro de gravedad permanece en esta configuración de soporte, nunca en sus bordes (Fig. 9.30b). De esta manera son estables. El paso de secuencia lateral, tan estable, lo presentan las salamandras cuando caminan por tierra o los reptiles.

A diferencia del andar producido por la aletas de los peces que caminan por el fondo, estos andares terrestres incluyen una significativa rotación lateral del estilopodio; lo que hace que las patas establezcan puntos de contacto con el suelo alrededor de los cuales el cuerpo pivota. La pata contribuye adicionalmente a la locomoción, generando una fuerza de tracción (tirando) y de propulsión (empujando) contra el suelo (Fig. 9.30c).

En los peces ripidistios, las ondulaciones laterales que pasan a lo largo del cuerpo podrían haber constituido la base para que las aletas se situasen diagonalmente opuestas como puntos de pivote, produciendo un andar parecido al trote. Retenido en los tetrápodos primitivos, este paso les serviría también para sumergirse en las aguas superficiales. Pero si caminaron con sus cuerpos por encima de la superficie del agua, entonces la inestabilidad del paso al trote podría haber sido bastante significativa. En estos anfibios la evolución hacia un paso de secuencia lateral podría haber sido una manera de devolver estabilidad al cuerpo. Una vez evolucionó este modo de progresión más estable, la expansión de la locomoción terrestre sería más eficaz biomecánicamente y por lo tanto más probable. Los anfibios actuales retienen los dos tipos de modo de andar: el paso al trote y el paso de secuencia lateral.

Este aumento en los tipos de paso pudo suceder rápidamente o en un largo período de tiempo; tal vez tuvo lugar en los antecesores todavía acuáticos, pero que frecuentaban aguas superficiales y aumentaban las salidas del agua. La retracción de las patas también pudo ocurrir muy pronto, incluso en ripidistios que caminaban sumergidos. Pero la rotación del estilopodio (Fig. 9.30c) contribuiría a la zancada sólo después de que el codo y la rodilla estuviesen en ángulo recto, durante o después de la transformación de la aleta del ripidistio en pata.

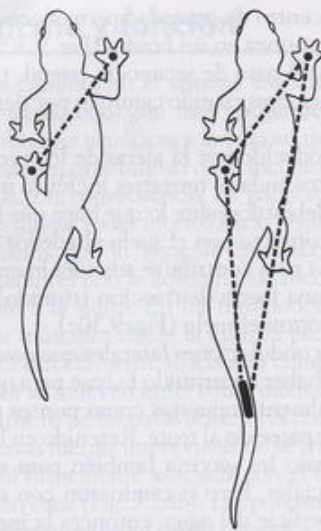
### Modos de locomoción primitivos

En los tetrápodos primitivos las patas estaban colocadas lateralmente en una posición extendida, estableciendo puntos de pivote (Fig. 9.31a). La locomoción se acompañaba, como en los peces, alternando ondulaciones laterales de la columna vertebral alrededor de estos pivotes. En los anfibios modernos y reptiles, el modo característico de progresión todavía depende de este patrón de natación lateral por la cual la columna vertebral se mueve alrededor de los puntos de rotación establecidos por los pies. Sin embargo, en algunas aves terrestres, en muchas especies de reptiles del Mesozoico y en muchos grupos de mamíferos, la tendencia ha sido hacia la locomoción rápida.

### De la natación del pez al caminar del tetrápodo primitivo (p. 303)

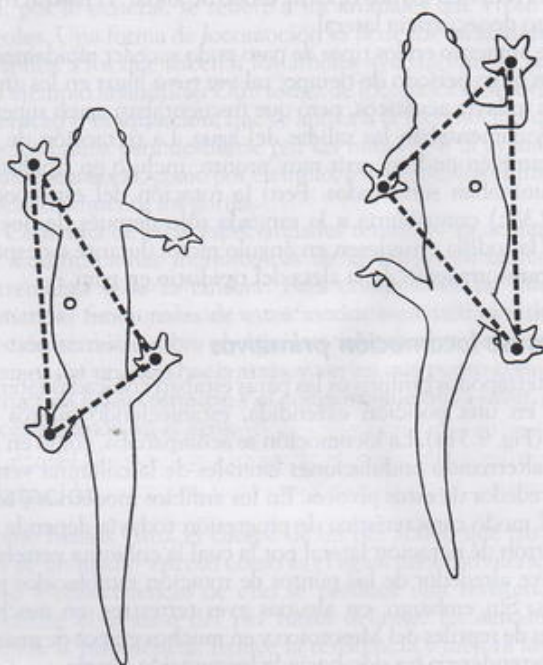
A partir de la postura extendida característica de los primitivos tetrápodos, muchos posteriores han desarrollado patas giradas bajo su cuerpo; este cambio postural aumenta la facilidad y eficacia de la locomoción rápida (Fig. 9.31b). Cocodrilos y caimanes utilizan la postura extendida cuando descansan en la orilla, pero pueden cambiar la posición de sus patas cuando se mueven. Si se precipitan rápido hacia el agua pueden girar sus patas bajo el cuerpo, en una posición más directa por debajo de su peso, lo que permite a las patas girar más fácilmente por debajo del cuerpo levantado. En algunas líneas de terápsidos,



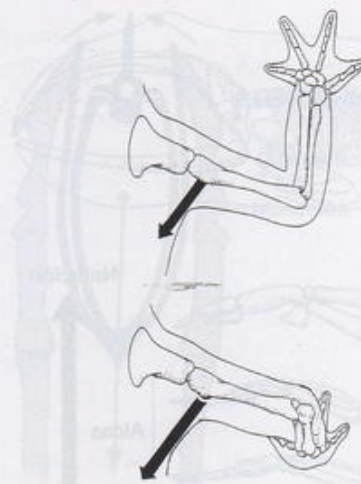


Trote      Trípode

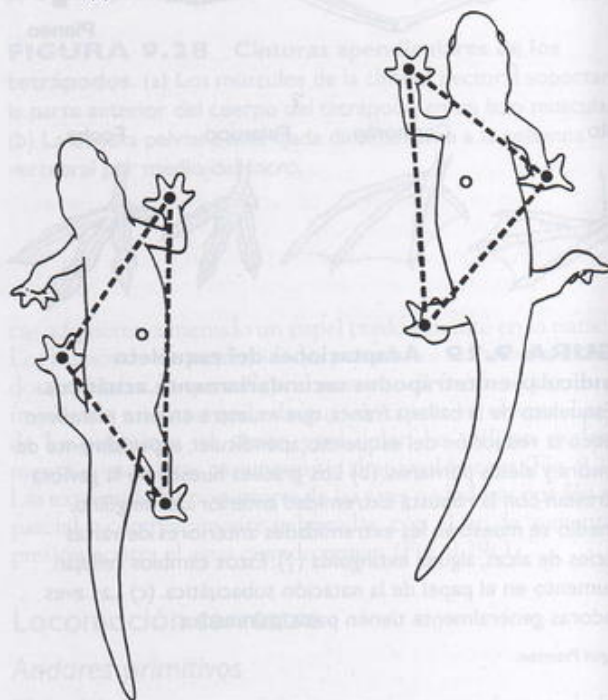
(a)



(b) Secuencia lateral

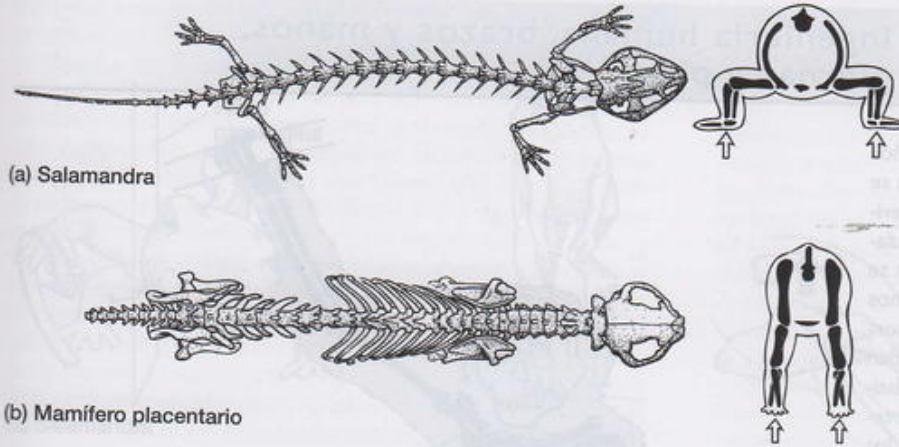


(c)



**FIGURA 9.30 Andares primitivos.** (a) Estabilidad locomotora. Durante el trote, los pies diagonalmente opuestos (aqui pie derecho anterior y pie izquierdo posterior) están en el suelo a la vez. El centro de masas queda sobre o cerca de la línea que conecta estos dos puntos de soporte. La misma postura de andar se podría estabilizar más, añadiendo un tercer punto de apoyo. Una cola larga presionando el suelo, junto con dos pies, proporcionan el triángulo de soporte (trípode) en el que está el centro de masas. (b) Marcha de secuencia lateral. El centro de masas (círculo abierto) nunca abandona el triángulo de soporte establecido, en cualquier momento del ciclo de marcha, por tres de las cuatro patas. (c) Propulsión por rotación de las patas. Los músculos retractores de las patas producen una fuerza dirigida posteriormente (flecha) que gira el hueso largo, y con eso retrae el pie para impulsar hacia delante al animal.





**FIGURA 9.31** Cambio en la posición de las patas. (a) La postura extendida que muestra esta salamandra fue típica en los anfibios fósiles, así como en la mayoría de los reptiles. (b) Mamífero placentario. Esta postura comienza a cambiar en los sinápsidos, de manera que en los últimos reptiles terápsidos se piensa que las extremidades pasaron a una posición más inferior en el cuerpo, un reflejo del aumento de la eficacia en la locomoción rápida.

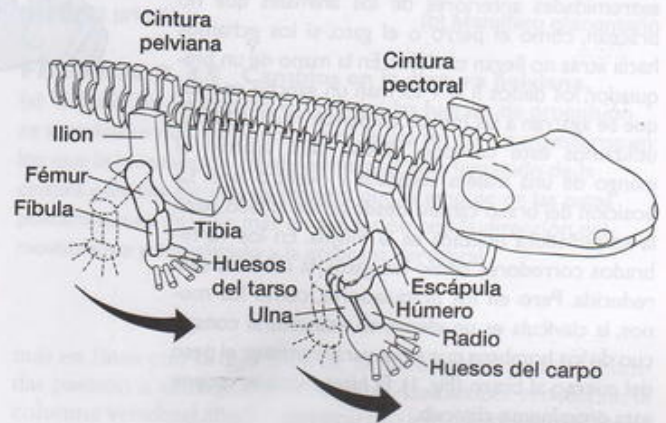
**FIGURA 9.32** Locomoción terrestre: recuperación de la pata en la posición correcta después de un golpe propulsor.

en la mayoría de los mamíferos placentarios y en muchos reptiles del Mesozoico, este cambio en la postura de la pata es consecuencia de un cambio estructural del diseño de la extremidad. El fémur, y especialmente el húmero, muestran torsión en su extremo distal, que hace girar a los dedos llevados hacia delante y más en línea con la dirección del desplazamiento (Fig. 9.32).

Acompañando a estos cambios posturales hubo una tendencia a restringir el movimiento de la pata a un plano, el plano sagital. Los anfibios con postura extendida deben realizar un giro sobre el brazo después de cada golpe propulsor para establecer por delante un nuevo punto de pivote (Fig. 9.33a). Sin embargo, si las patas están colocadas bajo el cuerpo, la recuperación de la pata después del golpe propulsor puede acompañarse eficazmente al girar el animal sus patas hacia delante, por debajo de su cuerpo a manera de un péndulo (Fig. 9.33b). En los tetrápodos que tienen una postura extendida, los músculos aductores que van desde la cintura a la extremidad son macizos, con el fin de subir y sostener el cuerpo en una posición de empuje hacia arriba. A medida que las patas se desplazan más directamente bajo el cuerpo, se reduce la musculatura aductora.

En los terápsidos, el acetábulo y la fosa glenoidea están desplazados ventralmente para seguir el desplazamiento hacia adentro de la postura de la pata. Lo más importante, en la cintura torácica es la posición de las patas anteriores directamente por debajo de la escápula, lo que desplaza las fuerzas mecánicas fuera de la línea media y hacia la escápula (Fig. 9.34a,b). Esto da a la escápula un papel mayor en la locomoción y sostenimiento del peso. A la inversa, los elementos mediales —clavícula, interclavícula, coracoides y procoracoides— reducidos sus papeles de soporte, se vuelven más pequeños. También las patas traseras se giraron bajo el cuerpo, acompañadas de una reducción de los músculos aductores. A su vez, el pubis y el isquion, puntos de origen de estos músculos aductores, también se reducen. Un cambio en la orientación de la cintura pelviana permitió un empuje hacia delante más alineado con la dirección anterior de la marcha (Fig. 9.35a,b).

Por primera vez aparece en los terápsidos un cambio importante en el aspecto funcional en que la columna vertebral participa en la locomoción. Este cambio se caracteriza por un desvío de las flexiones laterales hacia las verticales. En los animales que presentan una postura extendida, las flexiones late-



**FIGURA 9.32** Orientación de los dedos. En los tetrápodos primitivos los pulgares apuntan lateralmente (líneas a trazos). Sin embargo, acompañando a una locomoción terrestre más eficaz, la dirección de los dedos cambia junto con la posición de la pata. La torsión del húmero y el fémur lleva los pulgares hacia delante y más en línea con la dirección del movimiento. Nótese en particular cómo los extremos opuestos del húmero han girado para llevar a los pulgares hacia delante.

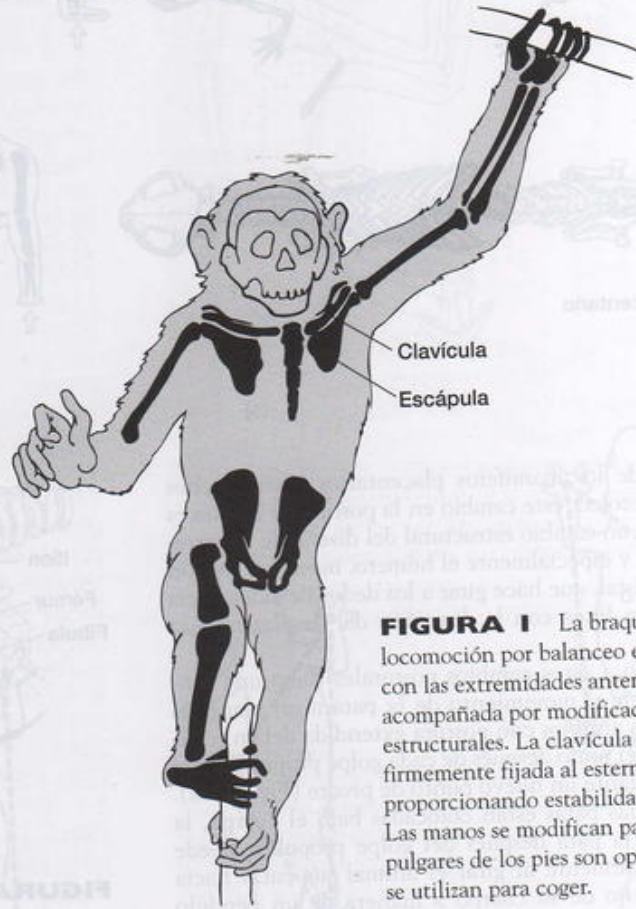
rales de la columna vertebral contribuyen al amplio giro de recuperación sobre las patas. Con las extremidades situadas bajo el cuerpo, las ondulaciones laterales contribuyen poco a la oscilación de las patas. Por lo tanto, los primeros cambios estructurales vistos en los terápsidos estuvieron acompañados por un cambio del tipo de flexión de la columna vertebral: de lateral a vertical, coordinado con las patas que giraron en el mismo plano. La pérdida de las costillas en la región posterior del tronco, que forma una región lumbar más diferenciada en algunos terápsidos, representa una especialización estructural que ha permitido una mayor flexibilidad de la columna axial en el plano vertical.

Por tanto, a medida que los terápsidos utilizaron la locomoción en tierra para un transporte más sostenido, eficaz y rápido, se incorporaron al esqueleto apendicular una serie de modificaciones estructurales. La torsión llevó los dedos hacia adelante y

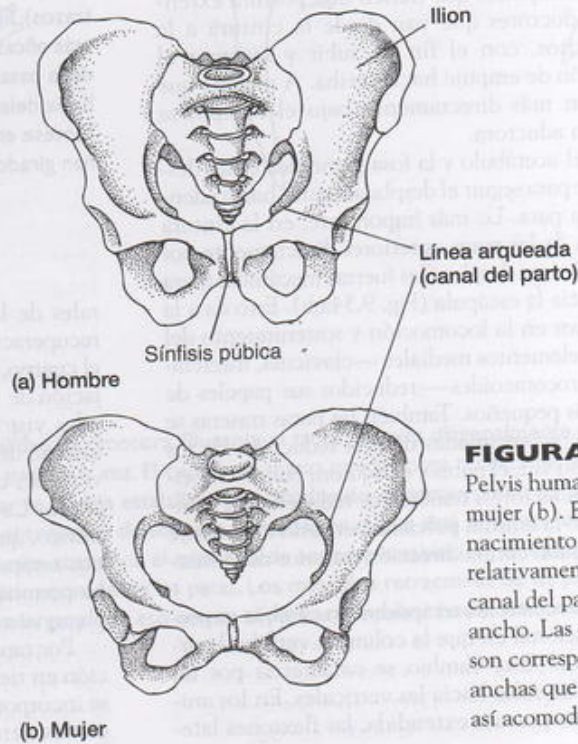


Aunque han pasado entre 5 y 10 millones de años desde que los distantes antecesores del hombre se balanceaban por los árboles, todavía retenemos evidencias de este modo de locomoción por braquiación. En la extremidad anterior, los braquiadores se caracterizan por tener sus brazos largos y manos prensoras. Pese a que nuestros brazos son más cortos que los de los primates, que todavía dependen de la locomoción arborícola, sin embargo son relativamente largos comparados con los de otros vertebrados. Si estamos cómodamente de pie, con los brazos situados sobre nuestros lados, los dedos quedan por debajo de las caderas. En contraste, las extremidades anteriores de los animales que no bracean, como el perro o el gato, si los echamos hacia atrás no llegan tan lejos. En la mano de un braquiador, los dedos II al V forman un gancho con los que se agarran a las ramas. Sin pensar nada especial, utilizamos este cómodo diseño para agarrar el mango de una maleta colocada a nuestro lado. La posición del brazo cambia desde arriba al lado, pero la empuñadura utilizada es la misma. En los vertebrados corredores como los gatos, la clavícula está reducida. Pero en los braquiadores, como los monos, la clavícula es un elemento estructural conspicuo de los hombros que sirve para transferir el peso del cuerpo al brazo (Fig. 1). El *Homo sapiens* retiene esta prominente clavícula.

El diseño de las extremidades posteriores y cintura pelviana acomodan los compromisos de nuestra postura bípeda (Fig. 2a,b). El canal del parto, la abertura encerrada por las cinturas pelvianas derecha e izquierda a través de la cual pasa el bebé durante el nacimiento, es amplia, especialmente en las mujeres. El canal se acomoda al gran tamaño del cráneo del bebé (Fig. 2b). Pero al ensanchar las caderas para acomodar un canal del parto adecuado, las cabezas de los fémures quedan bastante apartadas y fuera de la línea central del peso del cuerpo. Una curvatura en el fémur, justo por encima de la rodilla, permite al muslo girar directamente por debajo del cuerpo. Nuestra postura bípeda y los movimientos de la pierna como un péndulo resultan de cambios en el diseño del pie. Los monos mantienen el pie prensor con un pulgar largo y saliente. En los hombres el pulgar está alineado con los otros dedos del pie, de manera que como las extremidades giran bajo el cuerpo, pueden situarse próximos a la línea del movimiento opuesta. El pie humano forma un arco, una manera de ensanchar la base sobre la que descansa la parte superior del cuerpo. El arco también cambia la geometría del pie: según el pie presiona durante la marcha, extiende el tobillo más allá que si no hubiera arco.

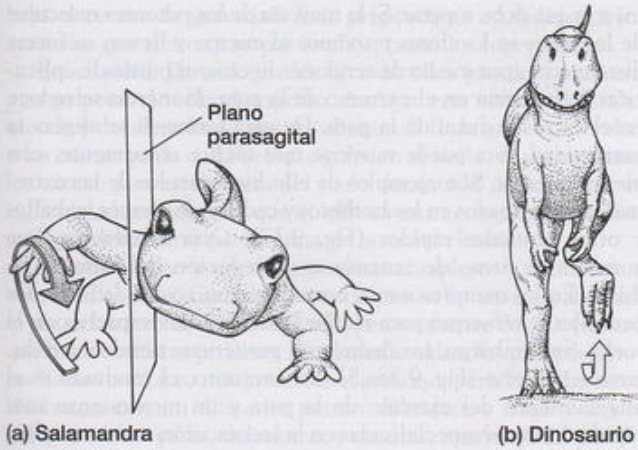


**FIGURA 1** La braquiación, locomoción por balanceo entre los árboles con las extremidades anteriores, está acompañada por modificaciones estructurales. La clavícula es grande y firmemente fijada al esternón, proporcionando estabilidad a los hombros. Las manos se modifican para asir. Los pulgares de los pies son oponibles y también se utilizan para coger.

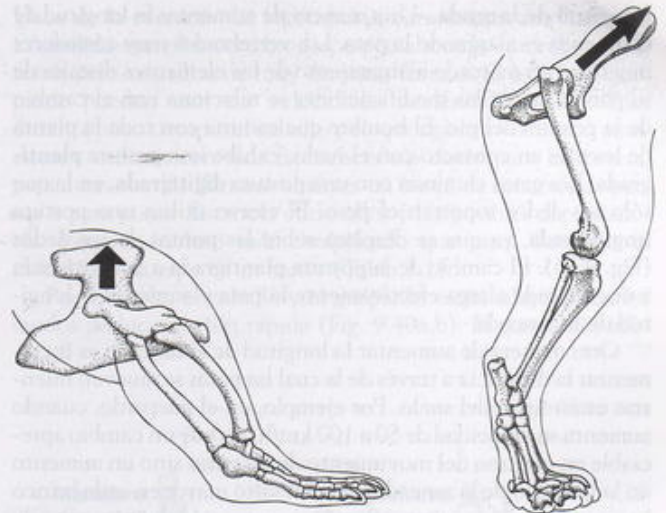


**FIGURA 2** Canal del parto. Pelvis humanas; hombre (a) y mujer (b). En los seres humanos el nacimiento del niño, con cabeza relativamente grande, necesita un canal del parto relativamente ancho. Las caderas de las mujeres son correspondientemente más anchas que las de los hombres para así acomodar la cabeza del niño.



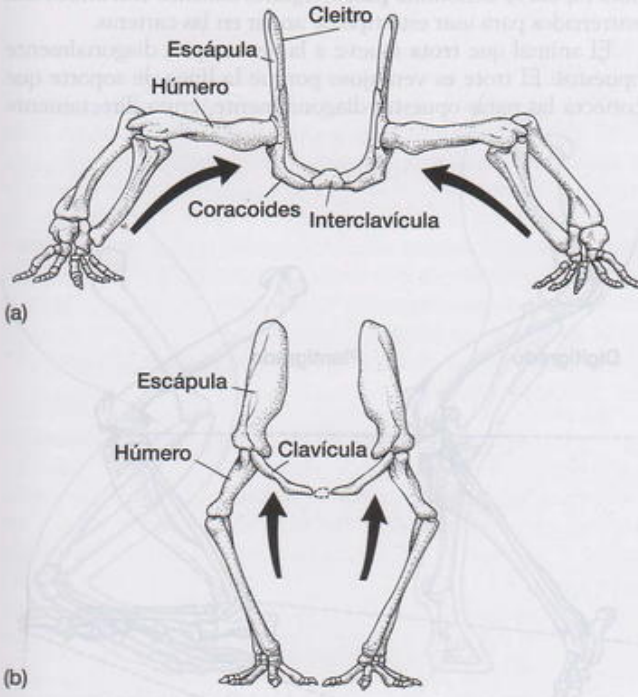


**FIGURA 9.33** Locomoción terrestre. (a) La recuperación de la pata de las salamandras, terrestre pero no cursora, ejecuta un giro del brazo por encima y fuera del plano parasagital. (b) La recuperación de la pata en los dinosaurios corredores ejecuta un giro, como un péndulo, en el plano parasagital, que mantiene la extremidad directamente bajo el cuerpo de forma tal que soporta su peso. El giro pendular mejora la eficacia y facilita la recuperación de la pata.



(a) Reptil primitivo (b) Mamífero placentario

**FIGURA 9.35** Cambios en la cintura pelviana. (a) Cuando las patas están extendidas, las fuerzas de propulsión se transfieren más verticalmente al sacro. (b) En los mamíferos en los que la locomoción rápida es normal, la orientación de la cintura pelviana cambia, de manera que el empuje de las patas posteriores es dirigido más en alineación con la dirección del movimiento y transferido a la columna vertebral.



**FIGURA 9.34** Cambio en el papel de la cintura torácica con el cambio de la posición de la pata. (a) La postura extendida proporciona una fuerza dirigida medialmente hacia la cintura pectoral, otorgando a los elementos mediales un papel principal en la resistencia de estas fuerzas. (b) A medida que las patas se desplazan bajo el cuerpo, estas fuerzas se dirigen menos hacia la línea media y más hacia la vertical. Esta posición de las patas podría explicar la pérdida de algunos elementos en las líneas filogenéticas en las que la postura de la pata cambia.

más en línea con la dirección de la marcha. Las patas extendidas pasaron a situarse bajo el cuerpo. La flexión vertical de la columna vertebral añadió movimiento a los desplazamientos de las patas. En conjunto, estos cambios aumentan la facilidad y eficacia de la oscilación de las patas y contribuyen a un tipo de vida más activo.

Cambios semejantes en el esqueleto apendicular aparecen también en los arcosaurios. Las patas se situaban bajo el cuerpo para llevar el peso de éste de manera más eficaz cuando estos animales se desplazaban o emigraban en busca de recursos. Sin embargo, la locomoción generalmente se basó en una postura bípeda, con el tronco y la cola balanceándose entre las patas posteriores.

**Locomoción a la carrera (cursora)**

Más allá de un aumento en la facilidad y eficacia del movimiento de las patas, muchos tetrápodos posteriores se hicieron especialistas en la locomoción rápida, acompañada por nuevas modificaciones que sirven para este modo de transporte especializado. La locomoción rápida ha evolucionado tanto en los depredadores como en sus presas, dos caras de la moneda evolutiva. También proporciona al animal el medio de cruzar desde zonas con recursos localmente agotados a nuevos pastos, y localizar los recursos dispersos.

La rapidez o velocidad alcanzada por un vertebrado es producto de la longitud de la zancada y el ritmo de zancada, o lo que es igual, los vertebrados con zancadas mayores pueden recorrer más terreno que los de patas cortas, así que alcanzan mayores velocidades. A ritmo más rápido de movimiento de las patas, más rápido viaja el animal. Consideremos las adaptaciones que sirven tanto para la longitud de la zancada como para el ritmo de la misma, y por lo tanto contribuyen a la locomoción cursora.



**Longitud de zancada** Una manera de aumentar la longitud de la zancada es alargando la pata. Los vertebrados muy corredores muestran un marcado alargamiento de los elementos distales de su pata. Una de las modificaciones se relaciona con el cambio de la postura del pie. El hombre que camina con toda la planta de los pies en contacto con el suelo, exhibe una postura **plantígrada**. Los gatos caminan con una postura **digitígrada**, en la que sólo los dedos soportan el peso. El ciervo utiliza una postura **ungulígrada**, ya que se desplaza sobre las puntas de sus dedos (Fig. 9.36). El cambio de la postura plantígrada a la digitígrada y unguilígrada alarga efectivamente la pata y aumenta la longitud de la zancada.

Otra manera de aumentar la longitud de la zancada es incrementar la distancia a través de la cual las patas se mueven mientras están fuera del suelo. Por ejemplo, en el guepardo, cuando aumenta su velocidad de 50 a 100 km/h, no hay un cambio apreciable en el ritmo del movimiento de las patas sino un aumento en la longitud de la zancada. Con un salto mayor en cada brinco hacia delante y con una flexión y extensión máximas en la columna vertebral, las patas del guepardo amplían su alcance en cada zancada para aumentar la velocidad (Fig. 9.40a).

**Ritmo de zancada** La velocidad del desplazamiento también depende del ritmo con el que las patas se mueven. Los músculos más largos, más eficaces mecánicamente, aumentan el ritmo del movimiento de la pata. El acortamiento de ésta hace más fácil el movimiento, e incrementa el ritmo de zancada, pero también podría acortar la longitud de la zancada y comprometer a la velocidad. Sin embargo, la flexión de la pata durante la recuperación la acorta, aumentando el ritmo del movimiento hacia delante.

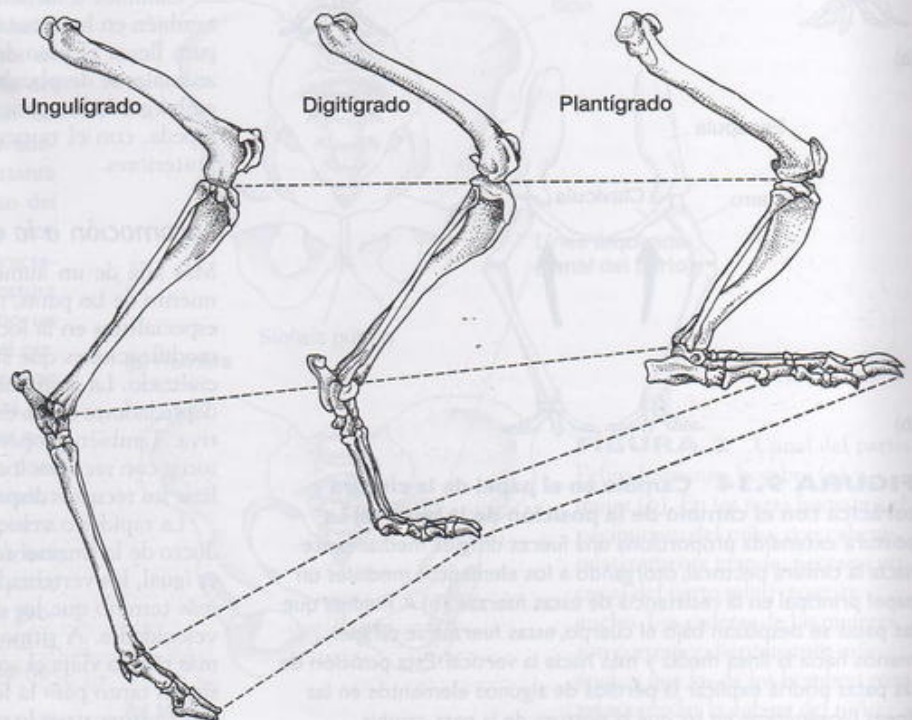
Otra manera de promover el ritmo de zancada es aligerar el extremo distal de la pata para reducir la masa, y, por tanto, la

inercia que debe superar. Si la mayoría de los potentes músculos de las patas se localizan próximos al cuerpo y llevan su fuerza distalmente, por medio de tendones ligeros, al punto de aplicación de la fuerza en el extremo de la pata, la inercia se reduce en el extremo distal de la pata. De otra forma, si se aligera la extremidad, ésta puede moverse más fácil y eficazmente, con menos energía. Son ejemplos de ello los músculos de las extremidades agrupados en los hombros y caderas de ciervos, caballos y otros animales rápidos (Fig. 9.37). Otra adaptación que aumenta el ritmo de zancada es la reducción del número de dedos. En los mamíferos muy corredores, uno o dos de los dedos centrales se refuerzan para recibir las fuerzas del impacto con el suelo. Sin embargo, los dedos más periféricos tienden a reducirse o perderse (Fig. 9.38a,b). En conjunto, el resultado es el aligeramiento del extremo de la pata y un movimiento más rápido. Las aves especializadas en la locomoción terrestre veloz, como los avestruces, muestran similares adaptaciones a la carrera, como el alargamiento de las extremidades posteriores y la pérdida de dedos (Fig. 9.38c).

**Andar** El andar que elige un animal depende del ritmo de desplazamiento, los obstáculos del terreno, la maniobrabilidad precisa y el tamaño del cuerpo del animal (Fig. 9.39).

En la **ambladura**, el animal gira su pie anterior y posterior del mismo lado, más o menos al unísono. La ambladura evita, en los animales con patas largas, que se enreden éstas, lo que de otra manera podría ocurrir en un ciclo de carrera. Los camellos y los guepardos se desplazan amblando a poca velocidad. La ambladura rápida se denomina **paso**. Algunos caballos con arreos son entrenados para usar este tipo de andar en las carreras.

El animal que **trota** mueve a la vez sus pies diagonalmente opuestos. El trote es ventajoso porque la línea de soporte que conecta las patas opuestas diagonalmente, cruza directamente



**FIGURA 9.36** Posición de los pies. Diseños para el pie: unguilígrado, digitígrado y plantígrado. Nótese cómo el cambio en la posición del pie produce patas relativamente más largas.

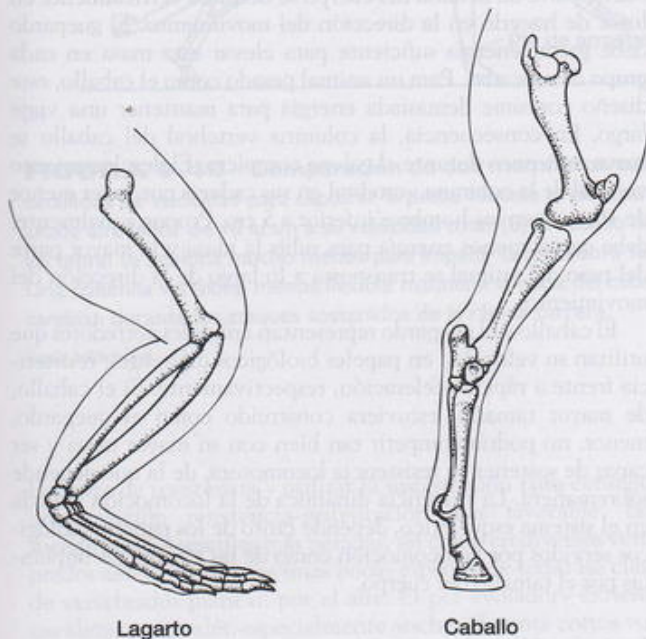
Según Hildebrand.



bajo el centro de gravedad. Esto proporciona estabilidad a los animales que tienen cuerpos anchos, como los hipopótamos.

En el **salto**, llamado en los artiodáctilos **pronk**, los cuatro pies golpean el suelo al unísono. Aunque esta manera de andar sacude y decelera bruscamente al animal, le da gran estabilidad a las cuatro patas cada vez que golpean el suelo. Inversamente, los cuatro pies están fuera del suelo durante la mayor parte de cada ciclo locomotor, lo que quizás sea una ventaja para un animal que debe saltar por encima de la maleza baja.

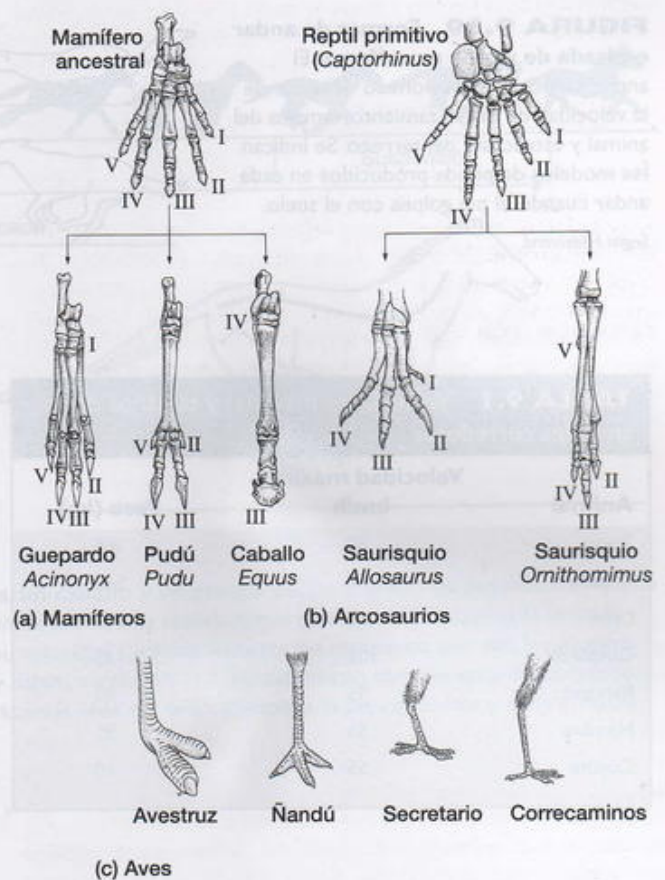
El medio salto y el galope son más complejos y se utilizan a velocidades altas. Cuando un par de pies se aproximan al suelo, el **pie delantero** choca el segundo, pero enfrente del **pie trasero** que hace contacto primero. En el **medio salto**, los pies posteriores hacen contacto más o menos al unísono, pero los delanteros los hacen con un diferente patrón delantero y trasero. En el **galope**, ambas patas, delanteras y traseras, muestran un patrón delantero y trasero distintos. A poca velocidad el galope se llama **medio galope**. El galope y el medio salto se dice que son **andares asimétricos** porque la caída de las patas, anteriores o posteriores, están desigualmente situadas durante el ciclo. Estos andares pueden ser menos estables que los **andares simétricos**, como el trote o el paso, pero tienen la ventaja de introducir en el ciclo una **fase de suspensión**, un intervalo importante durante el cual los cuatro pies están fuera del suelo. Esto proviene de una mayor extensión de las patas, lo que da lugar a un aumento de la longitud de la zancada.



**FIGURA 9.37** Localización de los músculos de la pata en un lagarto (izquierda) y un caballo (derecha). En los animales cursores, como los caballos, los músculos que actúan a lo largo de la pierna tienden a estar agrupados junto al cuerpo y ejercer sus fuerzas a lo largo de la pata, mediante tendones largos y ligeros. El diseño reduce la masa de la parte inferior de la pata y así reduce la inercia que debe ser vencida durante la rápida oscilación de la pata.

**Usos de la carrera** La locomoción cursora está ampliamente extendida entre los vertebrados, especialmente entre los mamíferos, pero se utiliza de muy distintas formas. El león y el guepardo pueden usar sus velocidades acelerando rápidamente durante poco tiempo; el caballo y el «pronghorn» o rebeco americano, utilizan con más frecuencia sus dotes para la carrera, para atravesar las llanuras abiertas en busca de recursos dispersos o para poner distancia entre ellos y los posibles depredadores. Pero es incluso más complicado que esto. También el tamaño del cuerpo es un factor (Tabla 9.1).

Por ejemplo, el caballo y el guepardo están adaptados a los modos de locomoción rápida (Fig. 9.40a,b). El guepardo, ade-



**FIGURA 9.38** Reducción de los dedos en los animales cursores. En los extremos de las patas, los dedos centrales tienden a robustecerse mientras que los dedos más periféricos se pierden. El resultado global es un aligeramiento de la porción distal de la pata. (a) Se muestran la pata posterior de un guepardo, un ciervo y un caballo. Nótese los diferentes grados de reducción en comparación con un mamífero ancestral más general. (b) Una tendencia similar, aparentemente relacionada con la locomoción cursora, sucede en los arcosaurios, aunque el pie del arcosaurio no está tan reducido como el de un caballo, en el que solamente queda un único dedo. (c) Las aves corredoras tienen patas delgadas y a veces, como en el avestruz, muestran la pérdida de los dedos periféricos.

(a) Según Hildebrand; (b) según Romer; (c) según Peterson.





Paso (marcha lenta)



Trote



Brinco



Medio salto



Galope (medio galope galope corto)



**FIGURA 9.39** Formas de andar o pisada de varios mamíferos. El andar particular seleccionado depende de la velocidad de desplazamiento, tamaño del animal y estructura del terreno. Se indican los modelos de pisada producidos en cada andar cuando el pie golpea con el suelo.

Según Hildebrand.

**TABLA 9.1** Velocidades máximas y tamaños de animales corredores

Animal	Velocidad máxima	
	km/h	Peso (kg)
Zorro	60	4.5
Caballo	67	540
León	80	180
Guepardo	102	35
Berrendo	95	90
Hombre	35	85
Coyote	65	10

más de usar su velocidad de forma distinta, es también más pequeño que el caballo. El caballo puede mantener una velocidad de 30 km/h durante 30 km. Pero si estuviera construido como un guepardo o un zorro, no podría mantener ni siquiera velocidades moderadas en unos pocos kilómetros. El guepardo no es una máquina de resistencia; más bien está diseñado para una carrera explosiva en distancias cortas. Si fuera más grande, con una mayor masa que transportar, entonces su diseño morfológico también debería estar de acuerdo con la escala. En el guepardo, la gran flexión de la columna vertebral se extiende y luego junta las patas durante las fases de suspensión. El resultado es aumentar la impresionante longitud de zancada. Se estima que sólo esta extensa flexión de la columna vertebral, para aumentar la longitud de zancada, le añade al animal casi 10 km/h de velocidad. Pero esta flexión también significa que

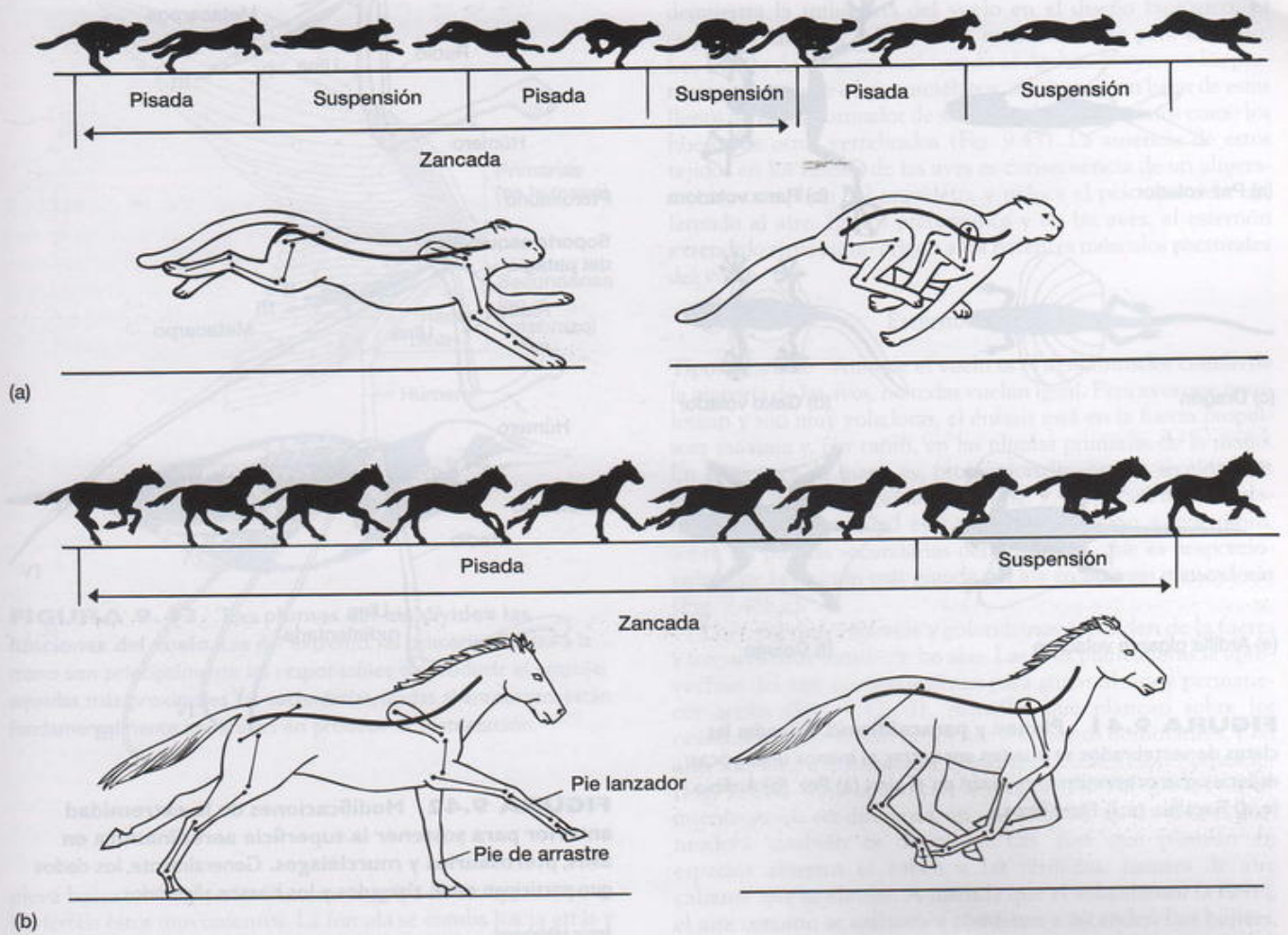
buen parte de la masa del cuerpo se desplaza verticalmente en lugar de hacerlo en la dirección del movimiento. El guepardo debe gastar energía suficiente para elevar esta masa en cada grupo de zancadas. Para un animal pesado como el caballo, este diseño consume demasiada energía para mantener un viaje largo. En consecuencia, la columna vertebral del caballo se curva muy poco durante el galope completo. El desplazamiento vertical de la columna vertebral en sus caderas puede ser menor de 10 cm y en los hombros inferior a 5 cm. Proporcionalmente, debe gastar menos energía para subir la masa y la mayor parte del peso del animal se transporta a lo largo de la dirección del movimiento.

El caballo y el guepardo representan animales corredores que utilizan su velocidad en papeles biológicos diferentes: resistencia frente a rápida aceleración, respectivamente. Si el caballo, de mayor tamaño, estuviera construido como el guepardo, menor, no podría competir tan bien con su mayor masa y ser capaz de sostener su resistencia locomotora, de la que depende sobremanera. La exigencia dinámica de la locomoción situada en el sistema esquelético, depende tanto de los papeles biológicos servidos por la locomoción como de las exigencias impuestas por el tamaño del cuerpo.

### Locomoción aérea

**Planeo y paracaidismo** Ambos son dos modos de descender lentamente. El paracaidismo en sí implica maximizar la resistencia al avance. Frecuentemente sucede en las semillas pequeñas de plantas, inferiores a 100 mg. Los ratones y los gatos en caída pueden «ejercer paracaidismo» para reducir la velocidad del impacto, pero apenas tienen otras opciones porque no pueden aumentar la superficie lo suficiente como para producir un empuje ascensional. En contraste, el planeo implica minimizar





**FIGURA 9.40** Comparación de dos mamíferos cursores, un caballo y un guepardo. (a) El guepardo depende de rápidos estallidos de velocidad para capturar la presa. Nótese la extensa flexión de la columna vertebral que aumenta la longitud de la zancada y añade alrededor de 10 km/h a su velocidad total. (b) El caballo utiliza su velocidad para una locomoción mantenida; por ello, la columna vertebral se flexiona mucho menos para impedir la agotadora subida y bajada vertical de la masa del cuerpo característica del guepardo. Una columna vertebral menos flexible mantiene la masa del caballo más en la línea del desplazamiento. El pie conductor y el de arrastre cambian durante los ataques sostenidos de la rápida carrera.

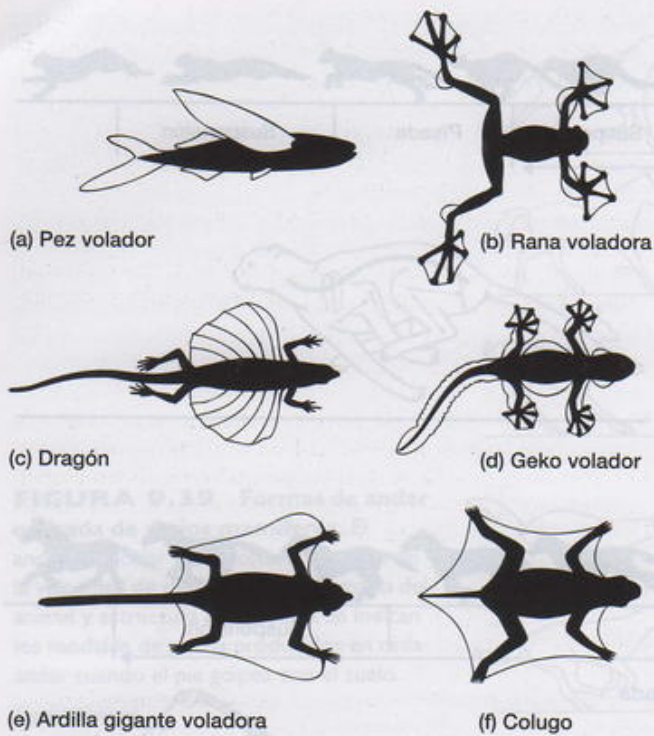
Según Hildebrand.

la fuerza de resistencia y utilizar la sustentación para conseguir una relación resistencia-sustentación más favorable. Esto sucede con las semillas más pesadas, así como en diversos vertebrados aéreos. Al menos unas pocas especies de todas las clases de vertebrados planean por el aire. El pez «volador» extiende sus aletas pectorales, especialmente anchas, durante cortos vuelos por encima del agua (Fig. 9.41a). Una especie de rana tropical extiende sus largos dedos palmados para ralentizar su caída en el aire (Fig. 9.41b). Los lagartos, con repliegues especiales de la piel, y las ardillas, con piel suelta entre las extremidades anteriores y posteriores, ensanchan estas membranas para ralentizar su caída en el aire o aumentar la distancia de su trayecto horizontal (Fig. 9.41c-f). No obstante, éstas son tentativas de vuelo y no realmente vuelo. En lugar de ello son planeadores o paracaidistas. El vuelo propulsado tiene lugar sólo en tres grupos:

murciélagos, pterosaurios y en la mayoría de las aves (Fig. 9-42). En cada uno de estos grupos, las extremidades anteriores están modificadas como alas que generan la fuerza impulsora hacia adelante a través del aire, y proporcionan el ascenso en contra de la gravedad.

**Vuelo** La mayor parte de los análisis funcionales del vuelo propulsado se han centrado en las aves, aprovechando las sofisticadas ecuaciones aerodinámicas usadas por los ingenieros para diseñar un avión. Pero la apropiación directa de los ingenieros ha sido especialmente difícil, porque las alas de las aves tienen todas las características que un diseñador de aviones debe eliminar. Las alas del ave aletean (mientras que las alas del avión son fijas), son porosas (en vez de sólidas) ceden a la presión del aire (en lugar de resistir como los aviones). Aunque generalmente deben hacerse hipótesis simplificadas, dichos





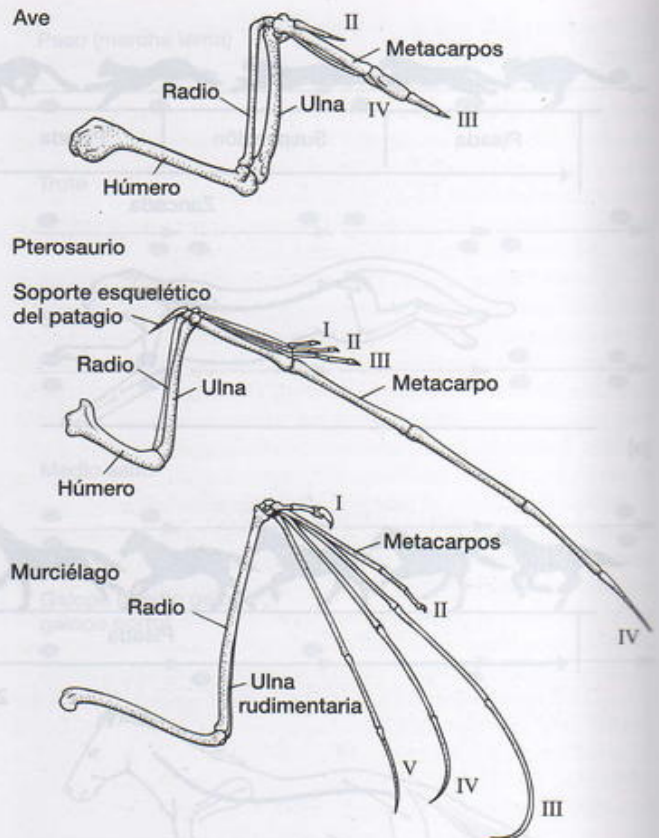
**FIGURA 9.41** Planeo y paracaidismo. En todas las clases de vertebrados se pueden encontrar al menos unas pocas especies que ocasionalmente están en el aire. (a) Pez. (b) Anfibio. (c, d) Reptiles. (e, f) Mamíferos.

análisis han proporcionado el conocimiento de las diversas adaptaciones del vuelo de las aves.

**Plumas** Las plumas de contorno dan al cuerpo del ave su forma aerodinámica para cortar eficazmente el aire. En un cuerpo con una silueta aerodinámica, las plumas de contorno que lo recubren ayudan a mantener un flujo de aire laminar a lo largo del cuerpo y reduce la fricción aerodinámica. Se ha sugerido incluso que la forma del cuerpo, que es similar a la del ala de un avión, también proporciona un empuje hacia arriba. No obstante, el ala produce la mayor parte del empuje. Las plumas primarias, que se fijan a la mano, son las responsables de proporcionar un empuje hacia delante. Las plumas secundarias, unidas al antebrazo, producen un empuje hacia arriba (Fig. 9.43). De esta manera, las funciones del vuelo se reparten entre estos dos tipos de plumas de vuelo. Las primarias actúan como propulsoras, suministrando el empuje hacia delante, y las secundarias proporcionan sustentación, como las alas de un avión.

#### Aerodinámica (p. 142); plumas (p. 218)

**Esqueleto** Las películas de alta velocidad y radiográficas de aves en vuelo dan una visión detallada de los movimientos de las alas y del papel desempeñado por la cintura pectoral y la caja torácica. El ciclo de batido del ala se puede dividir en cua-



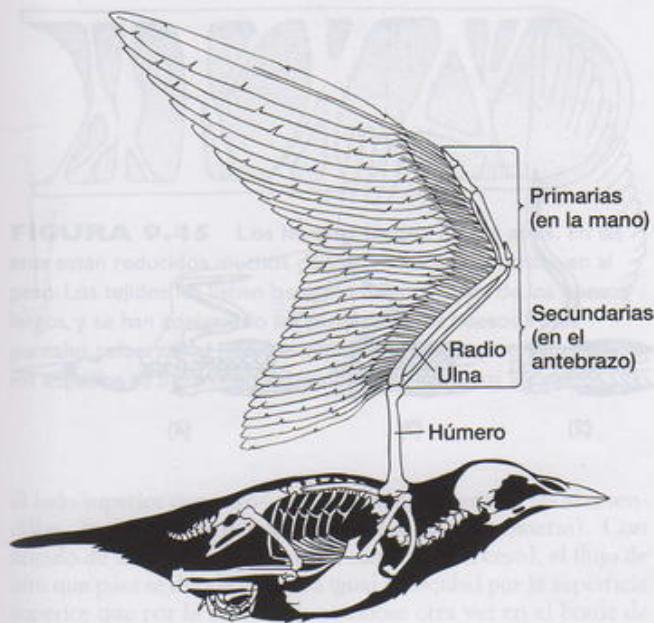
**FIGURA 9.42** Modificaciones de la extremidad anterior para sostener la superficie aerodinámica en aves, pterosaurios y murciélagos. Generalmente, los dedos que participan están alargados y los huesos aligerados.

Según Hildebrand.

tro fases: (1) transición golpe de recuperación-golpe de batida, (2) golpe de batida, (3) transición golpe de batida-golpe de recuperación, y (4) golpe de recuperación. Durante la transición golpe de recuperación-golpe de batida, el borde de ataque del ala se eleva por encima del cuerpo y queda próximo al plano sagital. Las articulaciones del codo y de la muñeca están totalmente extendidas. Desde esta posición, y durante el golpe de batida, el ala es enérgicamente llevada hacia abajo (deprimida) y hacia delante (protraída), lo que produce empuje y sustentación. Durante el golpe de batido, la muñeca y el codo permanecen extendidos. El ala continúa hacia abajo y adelante hasta que su punta se extiende por delante del cuerpo. Durante la transición golpe de batida-golpe de recuperación el movimiento del ala se invierte, conduciendo hacia el golpe de recuperación. El golpe de recuperación es complicado y aparentemente genera poca sustentación, pero prepara el ala para el siguiente golpe de batida. Durante el golpe de recuperación, el ala se pliega, se alza (elevada) y se dirige hacia atrás (retraída), mientras que el codo y la muñeca están completamente flexionados (Fig. 9.44a-c).

Cuando las alas baten, también tienen lugar cambios sincrónicos en la caja torácica y en la cintura torácica. Durante el golpe de batida, la fúrcula, en forma de U y flexible, acompañada por el procoracoides, se dobla lateralmente. El esternón se





**FIGURA 9.43** Las plumas del ala dividen las funciones del vuelo. Las del extremo, las primarias, fijadas a la mano son principalmente las responsables de producir el empuje; aquellas más proximales, las secundarias, fijadas al antebrazo, están fundamentalmente implicadas en producir la sustentación.

eleva hacia arriba y atrás. Durante el golpe de recuperación, se invierten estos movimientos. La fúrcula se comba hacia atrás y el esternón cae hacia abajo y hacia adelante (Fig. 9.44d). Estos cambios de configuración en la caja torácica alteran el tamaño de la cavidad torácica. Además de las contribuciones que tales cambios suponen para el vuelo, se supone que también sean parte del mecanismo respiratorio ventilador de los pulmones. Este emparejamiento de los sistemas locomotor y respiratorio, tiene la ventaja de que la fuerza muscular producida durante el vuelo ventila los pulmones y los sacos aéreos a la vez.

#### Circulación del aire en los pulmones del ave (p. 435)

En la mayoría de las aves, la fúrcula, durante el vuelo, probablemente funcione como un resorte cuando se dobla y luego retrocede. La energía se almacena como energía elástica en los huesos que se doblan durante una parte del golpe y que luego, en el ciclo, se recupera durante el retroceso posterior. Pero en aves como las cotorras o los tucanes, las clavículas no están fusionadas, y en las aves no voladoras generalmente son vestigiales o faltan por completo. En algunas aves planeadoras, la fúrcula es bastante rígida y probablemente resista el ser doblada. Aunque el significado funcional de esta diversidad estructural no se conoce, se puede suponer que la fúrcula del ave tiene papeles adicionales en el vuelo, distintos a los de un mecanismo de almacenamiento y de retorno de energía.

Hemos mencionado antes que el hueso innominado y el sinsacro se fusionan, lo que estabiliza el cuerpo en el vuelo. La flexibilidad de las vértebras cervicales permite al ave alcanzar todas las partes de su cuerpo. Estas dos características de diseño,

fusión y flexibilidad, son casi uniformes en todas las aves, lo que demuestra la influencia del vuelo en el diseño biológico. El esqueleto también exhibe otras modificaciones para el vuelo. Los huesos de las aves, incluyendo al *Archaeopteryx*, y a los pterosaurios, pero no a los murciélagos, son huecos en lugar de estar llenos de tejido formador de sangre, o de tejidos grasos como los huesos de otros vertebrados (Fig. 9.45). La ausencia de estos tejidos en los huesos de las aves es consecuencia de un aligeramiento completo del esqueleto, y reduce el peso que debe ser lanzado al aire. En los pterosaurios y en las aves, el esternón extendido sirve como origen a los potentes músculos pectorales del vuelo.

#### Esternón (p. 294)

**Tipos de vuelo** Aunque el vuelo es el denominador común de la mayoría de las aves, no todas vuelan igual. Para aves que revolotean y son muy voladoras, el énfasis está en la fuerza propulsora máxima y, por tanto, en las plumas primarias de la mano. En estas aves, la mano es, proporcionalmente, la sección más grande de la extremidad anterior (Fig. 9.46a). Para las aves planeadoras, la intensidad está en la sustentación y, por tanto, sobre las plumas secundarias del antebrazo, que es proporcionalmente la sección más grande del ala en las aves planeadoras (Fig. 9.46b,c).

Los colibríes, vencejos y golondrinas dependen de la fuerza y frecuencia de batido de las alas. Las aves planeadoras se aprovechan del aire en movimiento para ganar altura y permanecer arriba (Fig. 9.47a-d). Aquellas que planean sobre los océanos se aprovechan de los fuertes vientos dominantes, y las alas son largas y estrechas como las de un avión planeador (Fig. 9.48a). Pero el carácter aerodinámico del aire en movimiento puede ser diferente, así que el modo de ser del ave planeadora también es diferente. Las aves que planean en espacios abiertos se suben a las térmicas, fuentes de aire caliente que se elevan. A medida que el sol calienta la tierra, el aire cercano se calienta y comienza a ascender. Los buitres, las águilas y los halcones grandes encuentran estas térmicas ascendentes, las rodean para entrar en ellas, y suben ganando altitud fácilmente. Estas aves tienen alas con escotaduras (digitadas) (Fig. 9.48b). Para el vuelo en hábitats cerrados como bosques o zonas arbustivas, las alas elípticas dan al ave, como los faisanes, una salida explosiva y rápida, y maniobrabilidad entre los lugares estrechos (Fig. 9.48c). Las aves de presa, aves acuáticas migradoras, golondrinas y otras aves que dependen de vuelos rápidos, tienen alas en forma de flecha (Fig. 9.48d). Para comprender estos modelos generales de alas necesitamos examinar las bases aerodinámicas del vuelo, y los problemas a que se enfrentan los distintos modelos de alas.

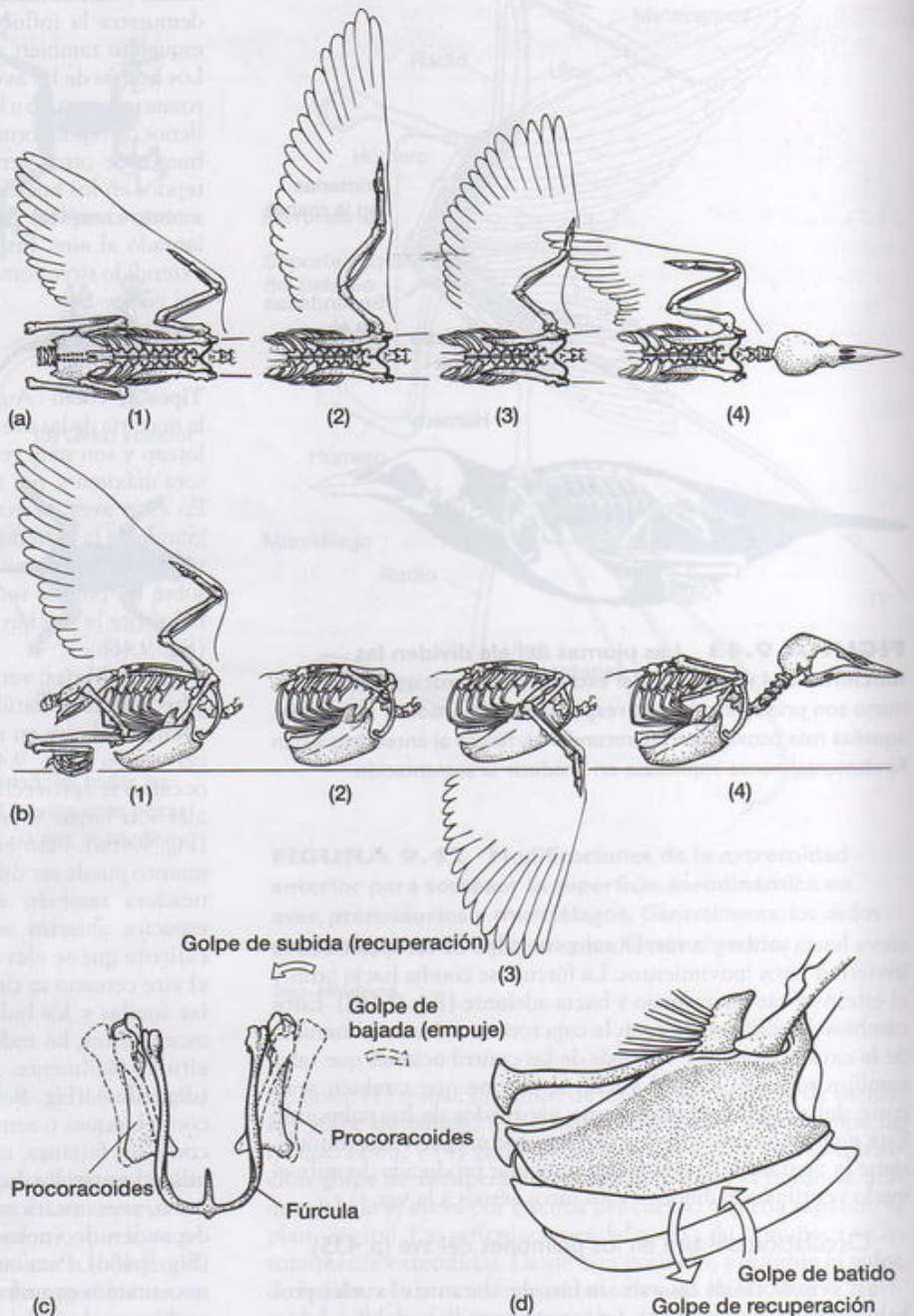
**Aerodinámica** Durante el vuelo batido horizontal actúan cuatro fuerzas sobre el ave en equilibrio. La fuerza de sustentación (empuje hacia arriba) ( $L$ ) se opone al peso ( $mg$ ), que tiende a empujar el ave hacia abajo. Varias fuerzas de resistencia ( $D$ ) actúan en dirección opuesta a la del movimiento y las alas generan un empuje ( $T$ ), una fuerza dirigida hacia delante (Fig. 9.49a). El ángulo con el que el ala penetra en el aire es el **ángulo de ataque**. Al aumentar este ángulo se incrementa la sustentación, pero sólo hasta un punto. Según aumenta el ángulo de ataque, aumentan las resistencias porque también cambia el perfil del ala que se enfrenta al aire (desde el lado ancho al borde estrecho), y porque aumenta la turbulencia a través del ala (interrupción del flujo laminar). Así, el ángulo de ataque extremo depende de la velocidad del aire y de la forma particular del ala,



**FIGURA 9.44** Ciclo de batido en un estornino europeo. Se dibujan en vistas dorsal (a) y lateral (b) las posiciones de la cintura pectoral y de las alas. (c) Vista anterior de la fúrcula y procoracoides que se curvan lateralmente en el golpe de batida (líneas sombreadas) y retroceden en la línea media en el golpe de recuperación (líneas completas). (d) Vista lateral del desplazamiento del esternón, que se mueve en dirección posterodorsal durante el golpe de batida y se invierte en dirección anteroventral durante el golpe de recuperación. En (b2) y (b4) del ala solamente se muestra el húmero para no impedir la visión de la caja torácica.

Según Jenkins, Dial, y Goslow.

Redibujado con permiso de F. A. Jenkins, Jr., et al., «A Cineradiographic Analysis of Bird Flight», Science, 16 Sept. 1988, 241:1495-98. Copyright 1988 American Association for the Advancement of Science.



el flujo del aire en la capa límite se separa del extremo del ala y la sustentación cae drásticamente. Cuando esto sucede las alas pierden velocidad y entran en pérdida (Fig. 9.49b). La pérdida de velocidad se puede retrasar si se impide el retraso de la separación de las capas de aire en el flujo laminar. En las aves, el pequeño **álula** controla la aerodinámica que pasa por el ala e impide su temprana separación según aumenta inicialmente el ángulo de ataque. Así, se pueden alcanzar mayores ángulos de ataque antes de entrar en pérdida, de manera que se puede producir una mayor sustentación, aunque también con mayor resistencia.

Aerodinámica (p. 142); plumas (p. 218)

Una **superficie de sustentación** es cualquier objeto situado en una corriente de aire que se mueve y que proporciona una reacción útil debido a su forma. Las alas son superficies de sustentación curvadas que producen empuje hacia arriba. La superficie de sustentación del ala del ave, del pterosaurio, del murciélago o del avión, genera sustentación como consecuencia de su ángulo de ataque, los detalles de su forma y la velocidad del aire. La superficie de sustentación actúa aumentando la velocidad del aire que pasa a través de una superficie en relación a la otra, ajustando el ángulo de ataque se produce un aumento relativo de la sustentación en relación con el coste de la resistencia, mejorando así la relación sustentación-resistencia. Desde finales del siglo XIX, sabemos que las alas curvadas —con





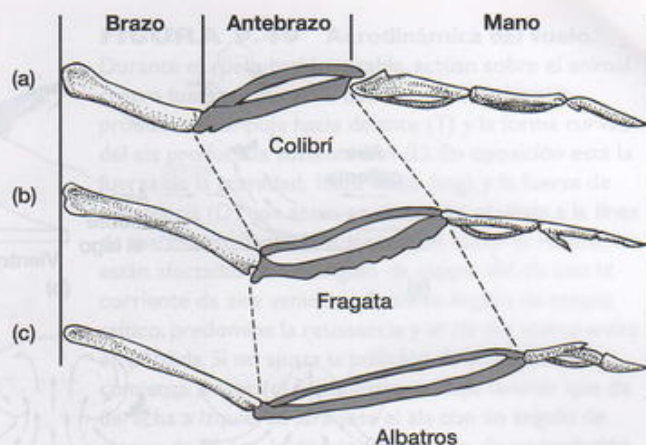
**FIGURA 9.45** Los huesos largos de las aves. En las aves están reducidos muchos de los tejidos que contribuyen al peso. Los tejidos no llenan las estrechas cavidades de los huesos largos, y se han adelgazado las paredes de los huesos. Finos puntales refuerzan el hueso e impiden que se arquee. En vivo, los espacios se llenan con extensiones de los sacos aéreos.

el lado superior convexo—, dan resultado superior a las alas sencillas, inclinadas o planas (como las de las cometas). Con ángulo de ataque cero (ángulo de sustentación cero), el flujo de aire que pasa se divide y viaja a igual velocidad por la superficie superior que por la inferior, juntándose otra vez en el borde de salida (Fig. 9.49c) sin producir sustentación. Sin embargo, si aumenta el ángulo de ataque, en el perfil aumenta la velocidad del flujo del aire que pasa por el lado superior del ala y alcanza el borde de salida antes de que llegue el flujo inferior, lo que produce sustentación (Fig. 9.49e). Esta sustentación es esencialmente una «succión», que resulta principalmente de la reducción de presión, debida a que el flujo de aire se mueve más rápido al pasar por la superficie superior del ala. Además, esta sustentación se aumenta por un pequeño añadido correspondiente al aumento de presión producido por el flujo de aire que se mueve más despacio debajo del ala (Fig. 9.49e,f).

**En el aire** En resumen, el ala genera un campo de presión local que produce sustentación. La sustentación se origina de dos maneras principales. Primero, la parte inferior del ala desvía hacia abajo el aire que encuentra y esta masa de aire a su vez comunica al ala un momento hacia arriba. Segundo, el ala inclinada hacia arriba crea, en su superficie superior, un espacio de presión negativa, en relación con el ambiente. Según cambia el ángulo de ataque cambia la presión (Fig. 9.49d,f). A ángulos de ataque moderados, el perfil de presión del ala exhibe, en relación con el ambiente, presiones positivas a lo largo de su superficie inferior y negativas en la superior. El resultado neto de ambos efectos es la sustentación: (a) el ala empuja al aire hacia abajo y éste empuja al ala hacia arriba, y (b) la presión negativa a través de la cima del ala tira de ella hacia arriba.

En un momento, el perfil de presión de un ala depende de la velocidad y densidad del aire y de detalles del propio ala, así como del ángulo de ataque. En general el frente del ala genera la mayoría de la sustentación. Nótese cómo la presión negativa en la parte superior del ala es mayor que la presión positiva que actúa en el lado inferior de la misma (Fig. 9.49f). Algo de sustentación es debida al desvío del aire atacado por el fondo del ala. Pero la mayoría de la sustentación se genera por los sucesos que ocurren en la cima del perfil. Generalmente las propiedades aerodinámicas de este perfil incluyen líneas de estancamiento donde la velocidad relativa del aire cae a cero. Una diminuta chinche que camine por el ala de un avión en vuelo podría ir por la línea de estancamiento sin experimentar ningún viento.

Por lo general los aviones se diseñan con alas perfiladas. Con ángulos de ataque positivos (en el cero no hay sustentación),

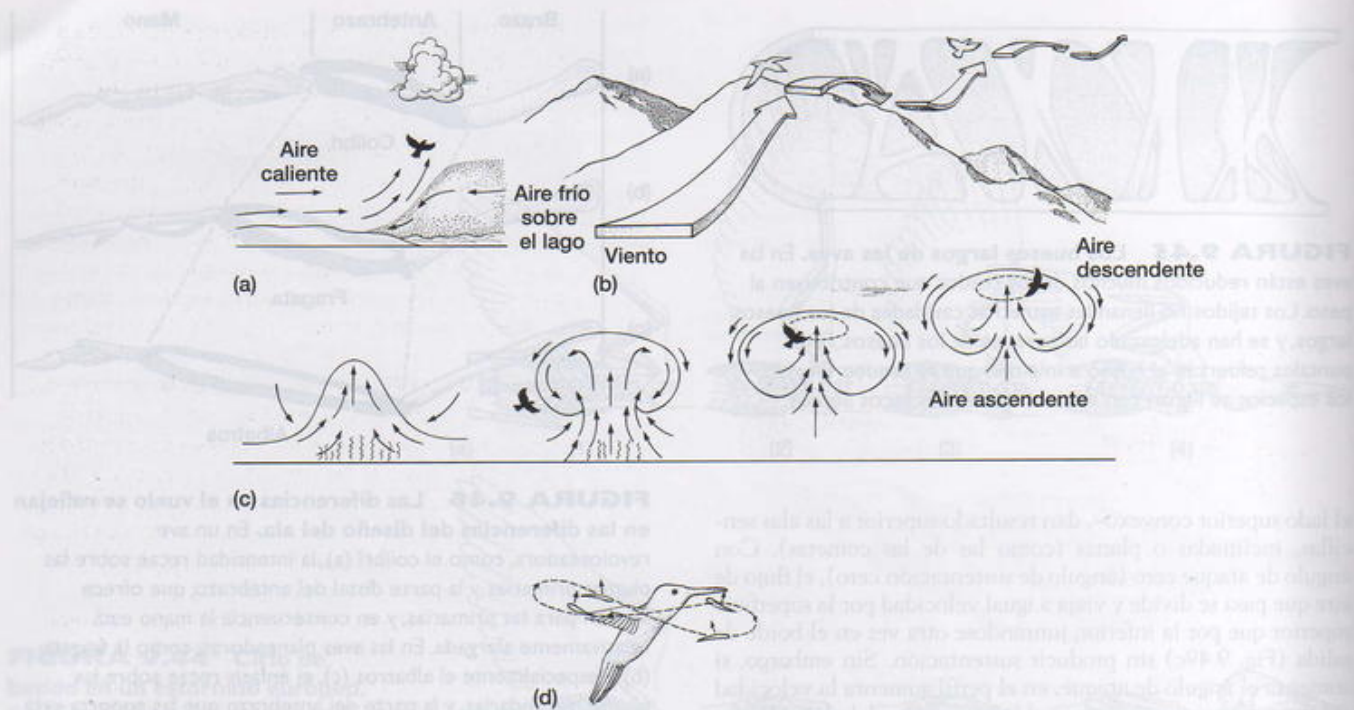


**FIGURA 9.46** Las diferencias en el vuelo se reflejan en las diferencias del diseño del ala. En un ave revoloteadora, como el colibrí (a), la intensidad recae sobre las plumas primarias y la parte distal del antebrazo, que ofrece fijación para las primarias, y en consecuencia la mano está relativamente alargada. En las aves planeadoras, como la fragata (b) y especialmente el albatros (c), el énfasis recae sobre las plumas secundarias, y la parte del antebrazo que las soporta está relativamente alargada.

aumenta la sustentación, pero solamente hasta un punto. A ángulos de ataque elevados, el flujo de aire que atraviesa el ala comienza a separarse con la consecuente pérdida de sustentación. La superficie curvada del perfil ayuda a mantener las líneas aerodinámicas y, por tanto, impide la separación del flujo con ángulos de ataque altos. En los animales, las alas pueden ser finas y muy curvadas, con la superficie inferior generalmente cóncava. Como en los aviones, la superficie curvada superior impide entrar en pérdida. La superficie inferior, aparentemente es cóncava para distribuir por igual sobre su superficie el momento impartido. En 1903, el perfil de los hermanos Wright era muy semejante al citado: convexo por arriba, cóncavo por abajo. Pero raramente esto se hace hoy en un avión por las dificultades de fabricación y porque muy curvados sólo son útiles cercanos a la entrada en pérdida, que en un avión surge durante el despegue o el aterrizaje, y se evita extendiendo los flaps en el borde de salida del ala. Esto realmente crea una curvatura adicional que reduce el riesgo de entrar en pérdida.

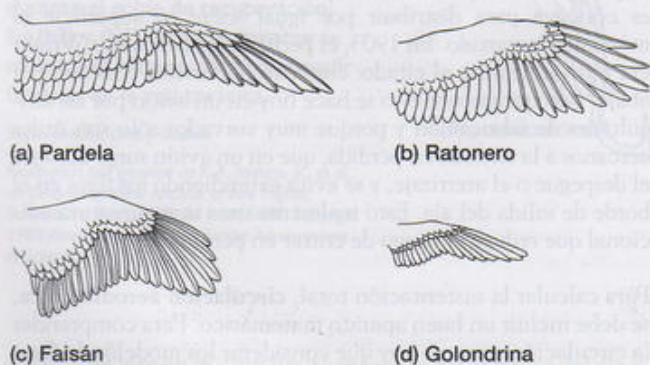
Para calcular la sustentación total, **circulación aerodinámica**, se debe incluir un buen aparato matemático. Para comprender la circulación primero hay que considerar los modelos de flujo que pasan alrededor de un objeto, como una pelota de béisbol. Sin rotación, el flujo es simétrico en ambos lados (Fig. 9.50a). Sin embargo, cuando la pelota gira, empuja el aire alrededor suyo en la dirección del giro a causa de la viscosidad y tendencia del aire a adherirse a la superficie, un tipo de vórtice limitado a la circulación con la pelota (Fig. 9.50b). Tomando ambos, esta circulación se suma a la velocidad del flujo del aire en un lado y se resta en el otro lado, lo que conduce a una fuerza asimétrica (Fig. 9.50c), que causa que la pelota siga una trayectoria curva. El giro es lo que ocasiona que la bola de golf vaya a la izquierda (*hook*) o a la derecha (*slice*) según sea la dirección de su giro.





**FIGURA 9.47 Planeo y vuelo estático (revoloteador).** (a) Las aves planeadoras se aprovechan de las ascensiones de las corrientes de viento. El aire frío se mueve desde el agua y se desliza por debajo del aire más ligero calentado en tierra. Se crea un aire ascendente que las aves usan para ganar altura. (b) Planeo en una serranía. La corriente ascendente se crea cuando el aire es forzado a subir desde debajo de la montaña. El aire rebota contra la trasera de la montaña, proporcionando repetidas oportunidades para el planeo. (c) Térmicas. Áreas locales del suelo calentadas por el sol calientan el aire adyacente que comienza a ascender. Estas pompas de aire caliente ascendente son las térmicas, con una circulación interna mostrada por las flechas. A medida que asciende la térmica, las aves planeadoras penetran y vuelan en círculos en el centro para ascender hasta grandes altitudes. (d) Las aves revoloteadoras, como el colibrí, deben depender por completo de la fortaleza de los músculos de las alas para generar sustentación. Las alas son rápidamente batidas a lo largo de la línea a trazos, producen sustentación (flechas) en el golpe hacia atrás, así como durante el golpe de batida hacia delante.

Según Peterson.



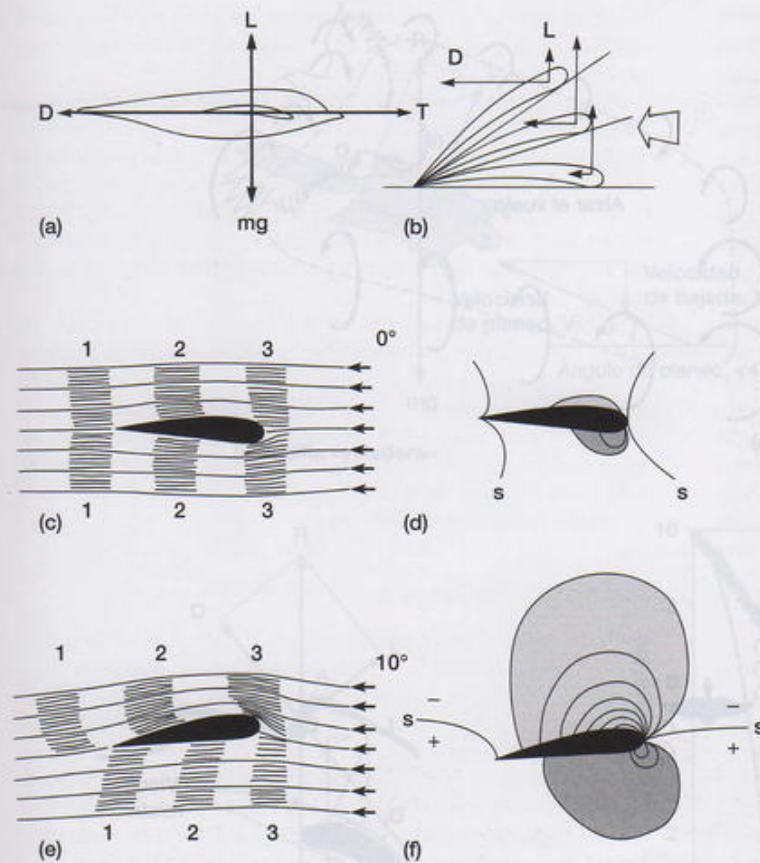
**FIGURA 9.48 La forma de las alas difiere con el tipo de vuelo.** (a) Las aves planeadoras tienen alas estrechas y largas como las alas de un planeador. (b) Las aves que planean sobre tierra, como lo hacen las aves de presa, tienen alas desfleçadas, con las puntas de las primarias ligeramente separadas. (c) Para las aves que deben maniobrar en espacios cerrados, como los faisanes, las alas son de forma elíptica, que permiten rápidos estallidos de vuelo en hábitat cerrados como los bosques. (d) Las aves de vuelo rápido, como los halcones y golondrinas, tienen alas curvadas hacia atrás.

Según Pough, Heiser, y McFarland.

Un perfil alar no gira para generar una momentánea circulación física de vórtice alrededor del ala. En su lugar, debido a su forma y efecto sobre el flujo de aire, el perfil afecta a la circulación del aire como si estuviera girando. Este efecto se puede calcular, o al menos visualizar compendiando los efectos por separado y luego uniéndolos. Sin tener en cuenta la circulación, el flujo de aire que abandona el borde de salida de un perfil no se separa fácilmente intenta girar este borde (Fig. 9.50d). Sola, la circulación (Fig. 9.50e) es el flujo necesario calculado matemáticamente para explicar la salida fluida del aire. Cuando se suman los dos (Fig. 9.50f), el aire sale por el borde de salida suavemente. Simplemente empuja, el efecto de la circulación es el de que el ala empuja hacia abajo al aire, contribuyendo a la sustentación.

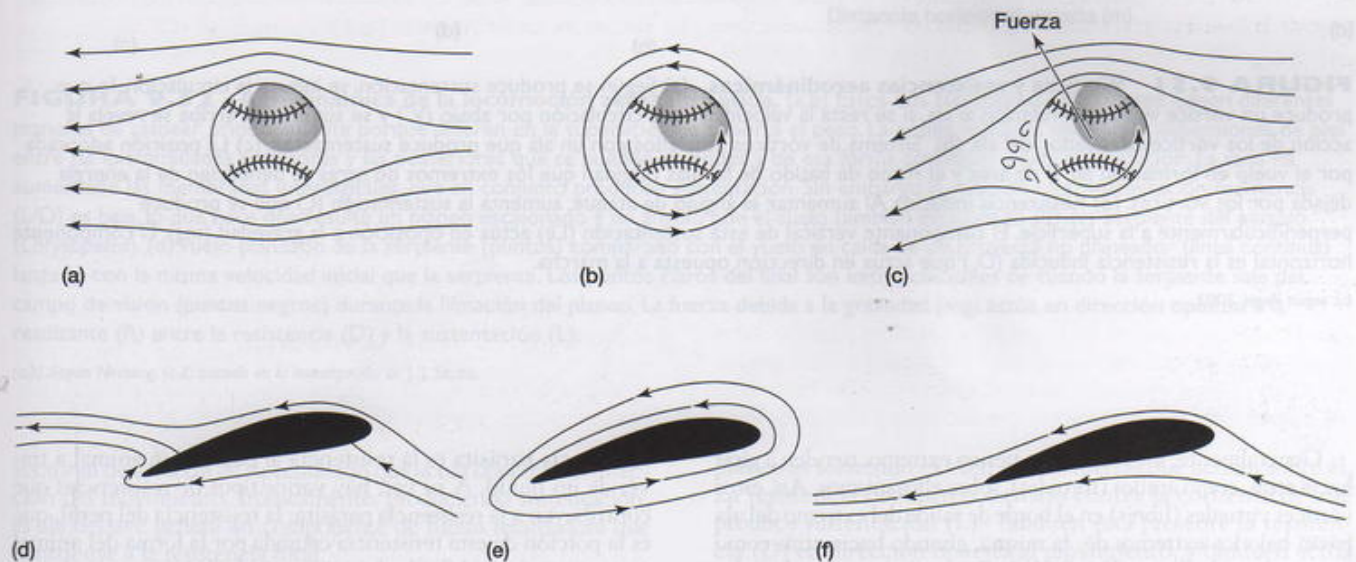
Los perfiles presentan otra curiosa pero importante consecuencia que resulta de la circulación. Un perfil que produce sustentación es rodeado por un tipo de vórtice, que se podría calificar de virtual; esto es, si uno resta el vector velocidad hacia atrás igual a la velocidad del avión de las velocidades en cada punto (Fig. 9.51a), podría considerarse un vórtice que fluye hacia atrás por encima del ala y hacia delante bajo ella. Es virtual en cuanto que las partículas de aire físicamente no se ajustan alrededor del ala y viajan en una órbita. Como se ve en la Figura 9.50, las consecuencias físicas del perfil sobre el flujo de aire actúa como si las partículas de aire circunnavegaran el ala.





**FIGURA 9.49 Aerodinámica del vuelo.** Durante el vuelo batido estable, actúan sobre el animal cuatro fuerzas básicas. El batido activo de las alas produce un empuje hacia delante (T) y la forma curvada del ala produce la sustentación (L). En oposición está la fuerza de la gravedad, hacia abajo (mg), y la fuerza de resistencia (D) que actúa en dirección opuesta a la línea de marcha. (b) Tanto la sustentación como la resistencia están afectadas por el ángulo de ataque del ala con la corriente de aire venidera. A cierto ángulo de ataque crítico, predomina la resistencia y el ala del animal entra en pérdida. Si no ajusta la posición de su ala, el ave comienza a caer. (c) Se muestra un flujo laminar que de derecha a izquierda atraviesa el ala con un ángulo de ataque de  $0^\circ$  con lo que se forma cero de sustentación. Para ilustrar cómo el flujo de aire que pasa por arriba y por debajo del ala se separa y luego se junta en el borde de salida se muestran tres cohortes sucesivas de aire en un flujo considerado laminar -1, 2, 3-. (d) El perfil de presión en el ala indica que se genera poca presión. (e) Sin embargo, cuando el ángulo de ataque aumenta, aquí se muestra un ángulo de ataque de  $10^\circ$ , el flujo de aire superior ha ganado velocidad de manera que la cohorte superior alcanza el borde de salida antes que la mitad inferior (1), y por ello no se juntan las dos mitades. (f) El perfil de presión indica, con líneas de contorno, la reducción (-) y el aumento (+) de presiones actúan sobre la parte superior e inferior del ala. (g) Líneas de estancamiento.

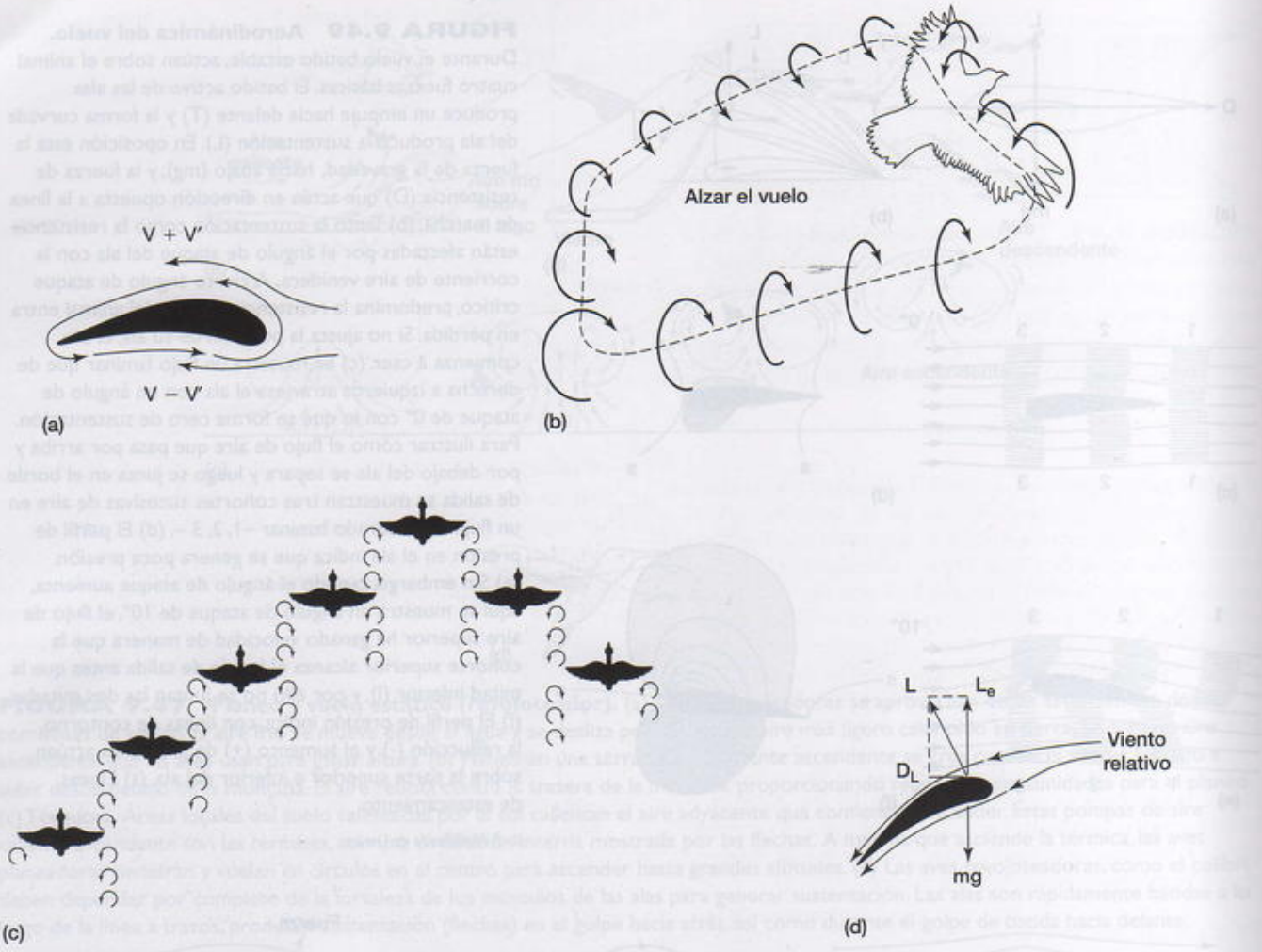
(c-f) Modificado de Denker.



**FIGURA 9.50 Circulación aerodinámica. Trayectoria curvada.** Una pelota de béisbol en vuelo puede experimentar dos modelos de flujos de aire como consecuencia de su movimiento. (a) Sin rotación, los flujos que cruzan por ambos lados son simétricos. (b) Con rotación, la pelota empuja al aire cercano a su superficie produciendo a su alrededor una delgada capa circulante. (c) Ambas, traslación con rotación, el flujo aumenta de velocidad en un lado y disminuye en el otro, lo que produce una desviación de todo el flujo y una fuerza desequilibrada sobre la pelota que causa que esta curve la trayectoria. Sustentación en un perfil. Un perfil no gira pero su efecto en el flujo de aire puede ser similar. (d) Flujo sin circulación; (e) solamente circulación; (f) total, modelo de flujo momentáneo alrededor de un perfil.

(a-c) Según Anderson y Eberhardt; (d-f) según NASA.





**FIGURA 9.51** Vórtices y resistencias aerodinámicas. (a) Según se produce sustentación, se induce la circulación, lo que produce un vórtice virtual. En relación al ala, si se resta la velocidad de la circulación por abajo ( $V'$ ) y se suma la de arriba se revela la acción de los vórtices alrededor del ala. (b) Sistema de vórtices asociados con un ala que produce sustentación. (c) La posición adoptada por el vuelo en formación en V de aves y el ritmo de batido de las alas originan que los extremos de otras se beneficien de la energía dejada por los vórtices. (d) Resistencia inducida. Al aumentar el ángulo de ataque, aumenta la sustentación ( $L$ ) que se produce perpendicularmente a la superficie. El componente vertical de esta sustentación ( $L_e$ ) actúa en oposición a la gravedad ( $mg$ ). El componente horizontal es la resistencia inducida ( $D_L$ ) que actúa en dirección opuesta a la marcha.

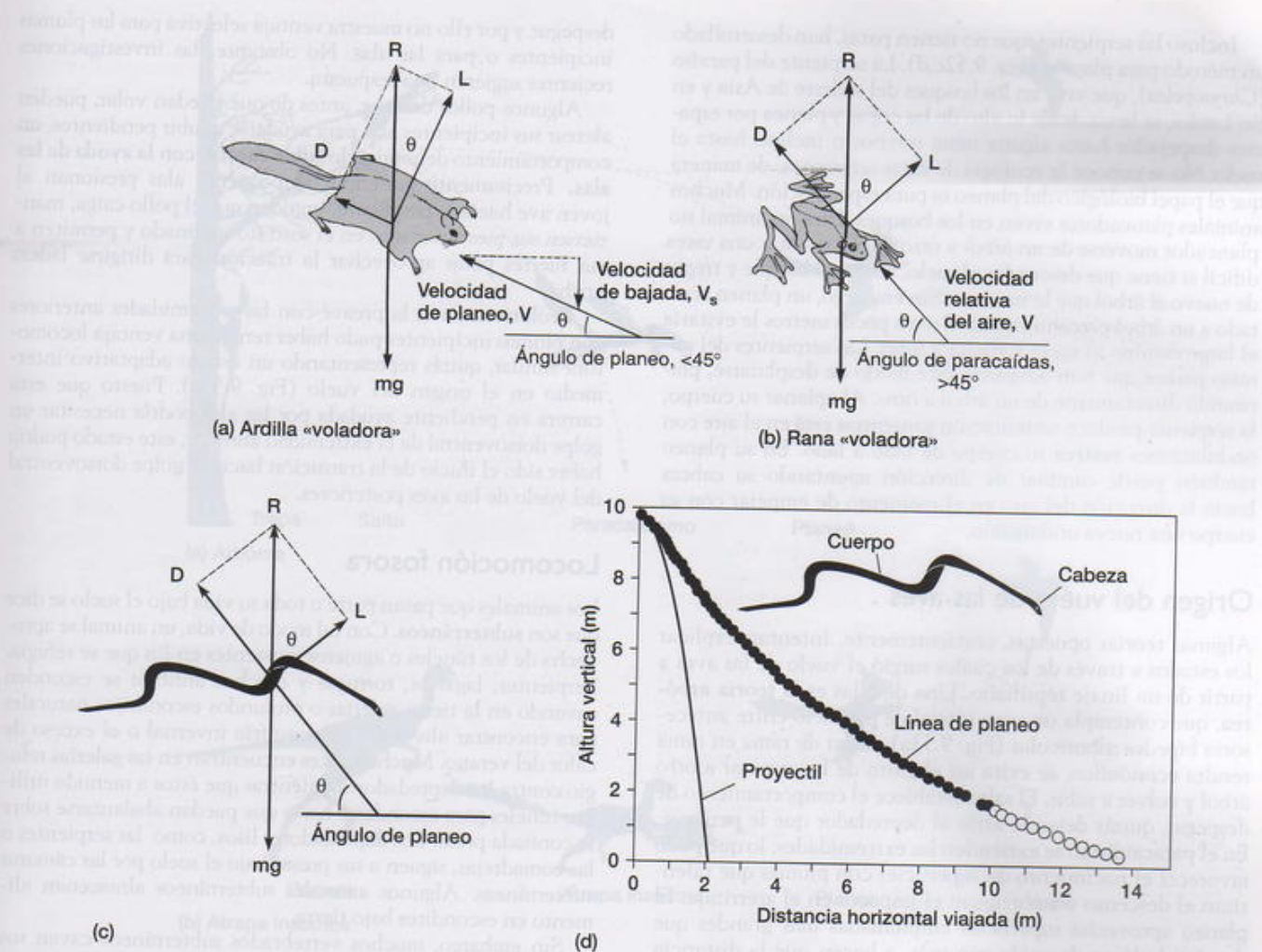
b,c según Vogel, 2003.

Generalmente, los vórtices no tienen extremo: tienden a girar hacia atrás, como anillos (toroides), sobre ellos mismos. Así, estos vórtices virtuales (libres) en el borde de salida del extremo del ala pasan bajo los extremos de la misma, girando hacia atrás como un par de torbellinos (Fig. 9.51b). Estos vórtices abandonados representan una pérdida de energía; se minimizan al tener las alas largas y estrechas o con alas con las plumas primarias externas separadas en sus extremos (Fig. 9.48). A veces, se recupera algo de energía. Así, un ave en vuelo que forma parte de una formación en V, coge algo de sustentación de los extremos de los vórtices dejados por el ave que le precede (Fig. 9.51c).

La resistencia total es la suma de las resistencias al movimiento de un animal a través de un fluido. Participan dos categorías de resistencias: resistencias parásitas e inducidas. La

**resistencia parásita** es la resistencia al paso de un animal a través de un fluido. A su vez, hay varios tipos de resistencias que contribuyen a la resistencia parásita: la resistencia del perfil, que es la porción de esta resistencia causada por la forma del animal que se mueve en el fluido; la resistencia de fricción, causada por el esfuerzo de romper la capa de empuje; la resistencia a la presión, la causada por un flujo de retroceso en la estela. La **resistencia inducida** es la asociada con la producción de sustentación (Fig. 9.49f). Un ala que se encuentra atacando el viento produce una sustentación en ángulo recto con la superficie del ala. La parte ventajosa de esta sustentación actúa verticalmente, directamente opuesta a la gravedad. El vector diferencia entre la sustentación y su componente vertical efectivo representa la resistencia inducida. De otra manera, la resistencia inducida es el componente





**FIGURA 9.52** Aerodinámica de la locomoción aérea no batida. (a,b) Estos dos tetrápodos planeadores tienen diferentes maneras de planear principalmente porque difieren en la superficie que soporta el peso. La ardilla voladora tiene unas expansiones de piel entre las extremidades anteriores y las posteriores que se pueden extender y de esa forma conseguir cierta sustentación. La rana ha aumentado las membranas interdigitales, que en conjunto producen sustentación. Sin embargo la relación total sustentación/resistencia ( $L/D$ ) es baja, lo que hace que resulte un planeo escalonado y un ángulo con el suelo también escalonado ( $\theta$ ). (c) Serpiente del paraíso lanzada con la misma velocidad inicial que la serpiente (puntos) comparado con el vuelo en caída de un proyectil no planeador (línea continua) *campo de visión* (puntos negros) durante la filmación del planeo. La fuerza debida a la gravedad ( $mg$ ) actúa en dirección opuesta a la resultante ( $R$ ) entre la resistencia ( $D$ ) y la sustentación ( $L$ ).

(a,b) Según Norberg; (c,d) basado en la investigación de J. J. Socha.

vectorial de la fuerza de sustentación que actúa opuesta a la dirección del movimiento. Irónicamente, produciendo sustentación, el ala del ave genera un componente de fuerza retardadora que contribuye a la resistencia total.

**Fricción y presión de resistencia (p. 142)**

Los animales que planean y los que practican el paracaidismo dependen de los mismos principios aerodinámicos que los que vuelan, excepto que no se produce empuje. Las diferentes características se hacen con diferencias relativas entre la sustentación y las fuerzas de resistencia. Un animal que planea, como la ardilla voladora, extiende su cuerpo cuando va por el aire para presentar una superficie amplia al viento. Si su

planeo es sostenido existen ciertas fuerzas que actúan sobre él. La resistencia del cuerpo estirado contra la corriente de aire produce sustentación ( $L$ ). También está presente la resistencia ( $D$ ) en dirección opuesta al movimiento, y también actúa el efecto de gravedad ( $mg$ ). El viaje planeado descendente hace un ángulo ( $\theta$ ) con el suelo. Relativo a este ángulo, el componente de la fuerza que genera sustentación es  $mg \cos \theta$  y la resistencia es  $mg \sin \theta$ . Su relación  $L/D$  es mayor que 1 durante el planeo sostenido (Fig. 9.52a). La rana «voladora» también planea (Fig. 9.52b) pero con una relación sustentación-resistencia baja. Las relaciones entre las fuerzas son las mismas excepto que la de la superficie que soporta el peso es pequeña, la sustentación también y la relación  $L/D$  es menor; así resulta un planeo escalonado (Fig. 9.52b).



Incluso las serpientes, que no tienen patas, han desarrollado un método para planear (Fig. 9.52c,d). La serpiente del paraíso (*Chrysopelea*), que vive en los bosques del sudeste de Asia y en Sri Lanka, se lanza desde lo alto de las copas y planea por espacios despejados hasta alguna rama inferior o incluso hasta el suelo. No se conoce la ecología de estas serpientes, de manera que el papel biológico del planeo es pura especulación. Muchos animales planeadores viven en los bosques. Para un animal no planeador moverse de un árbol a otro puede resultar una tarea difícil si tiene que descender al suelo, cruzar el bosque y trepar de nuevo al árbol que le interesa. Sin embargo, un planeo acertado a un árbol cercano situado a unos pocos metros le evitaría el largo camino al suelo y vuelta a subir. Las serpientes del paraíso parece que han adoptado este modo de desplazarse, planeando directamente de un árbol a otro. Al aplanar su cuerpo, la serpiente produce sustentación y mientras está en el aire con ondulaciones **rastrea** su cuerpo de lado a lado. En su planeo también puede cambiar de dirección apuntando su cabeza hacia la dirección del giro en el momento de empezar con su cuerpo una nueva ondulación.

## Origen del vuelo de las aves

Algunas teorías opuestas, corrientemente, intentan explicar los estados a través de los cuales surgió el vuelo de las aves a partir de un linaje reptiliano. Una de ellas es la **teoría arbórea**, que contempla un paso inicial de prevuelo entre antecesores bípedos arborícolas (Fig. 9.53a); saltar de rama en rama resulta económico, se evita así el gasto de bajar pasar a otro árbol y volver a subir. El salto establece el comportamiento de despegar, quizás dejando atrás al depredador que le persigue. En el paracaidismo se extienden las extremidades, lo que pudo favorecer el nacimiento de superficies con plumas que ralentizan el descenso y amortiguan el impacto en el aterrizaje. El planeo aprovecha superficies emplumadas más grandes que desvían la línea de caída aún más, y hacen que la distancia horizontal en el aire sea mayor. El tiempo en el aire se alarga mediante el batido activo y el vuelo impulsado, un tipo de vida explotado por las aves. Tales estados ofrecen una gradación, etapas adaptativas, conseguida finalmente con el vuelo en las aves.

A diferencia de la teoría arbórea, que comienza con un antecesor arborícola, las otras dos teorías arrancan con un antecesor terrestre. La **teoría del cazador de insectos** (Fig. 9.53b) contempla el origen de las plumas en un antecesor bípedo veloz que por el suelo palmotea con sus extremidades anteriores para golpear y capturar los insectos disponibles. Aquí, las plumas evolucionaron para aumentar la efectividad del golpeo o rastrear hacia atrás, conduciendo a un prevuelo en forma de una rápida carrera tras la presa. El hábito de saltar al aire estableció el comportamiento que condujo a un despegue temporal, y desde este estado, pudo haber evolucionado el vuelo batido activo. A pesar de la dificultad de imaginar en el paisaje del Mesozoico un antecesor que batía y palmoteaba tras los insectos para derribarlos, esta teoría es un tanto desigual en los estados que propone. Además, tan pronto como el antecesor cazamoscas saltaba al aire podría decelerar, reduciendo el momento de despegue.

La **teoría del corredor**, como al principio se propuso, contempla de manera semejante a un prevolador antecesor de las aves, un reptil bípedo, rápido y terrestre, que batía el alimento o escapaba de los depredadores. Pero por la misma razón, la deceleración al elevarse, esta teoría presenta la dificultad del

despegue y por ello no muestra ventaja selectiva para las plumas incipientes o para las alas. No obstante, las investigaciones recientes sugieren una respuesta.

Algunos pollos de aves, antes de que puedan volar, pueden aletear sus incipientes alas para ayudarse a subir pendientes, un comportamiento denominado **subir cuestras con la ayuda de las alas**. Precisamente batiendo las pequeñas alas presionan al joven ave hacia la pendiente, impiden que el pollo caiga, mantienen sus pies colocados en el sustrato inclinado y permiten a sus fuertes patas aprovechar la tracción para dirigirse ladera arriba.

Evolutivamente, la preave con las extremidades anteriores con plumas incipientes pudo haber tenido una ventaja locomotora similar, quizás representando un estado adaptativo intermedio en el origen del vuelo (Fig. 9.53c). Puesto que esta carrera en pendiente ayudada por las alas podría necesitar un golpe dorsoventral de la extremidad anterior, este estado podría haber sido el inicio de la transición hacia el golpe dorsoventral del vuelo de las aves posteriores.

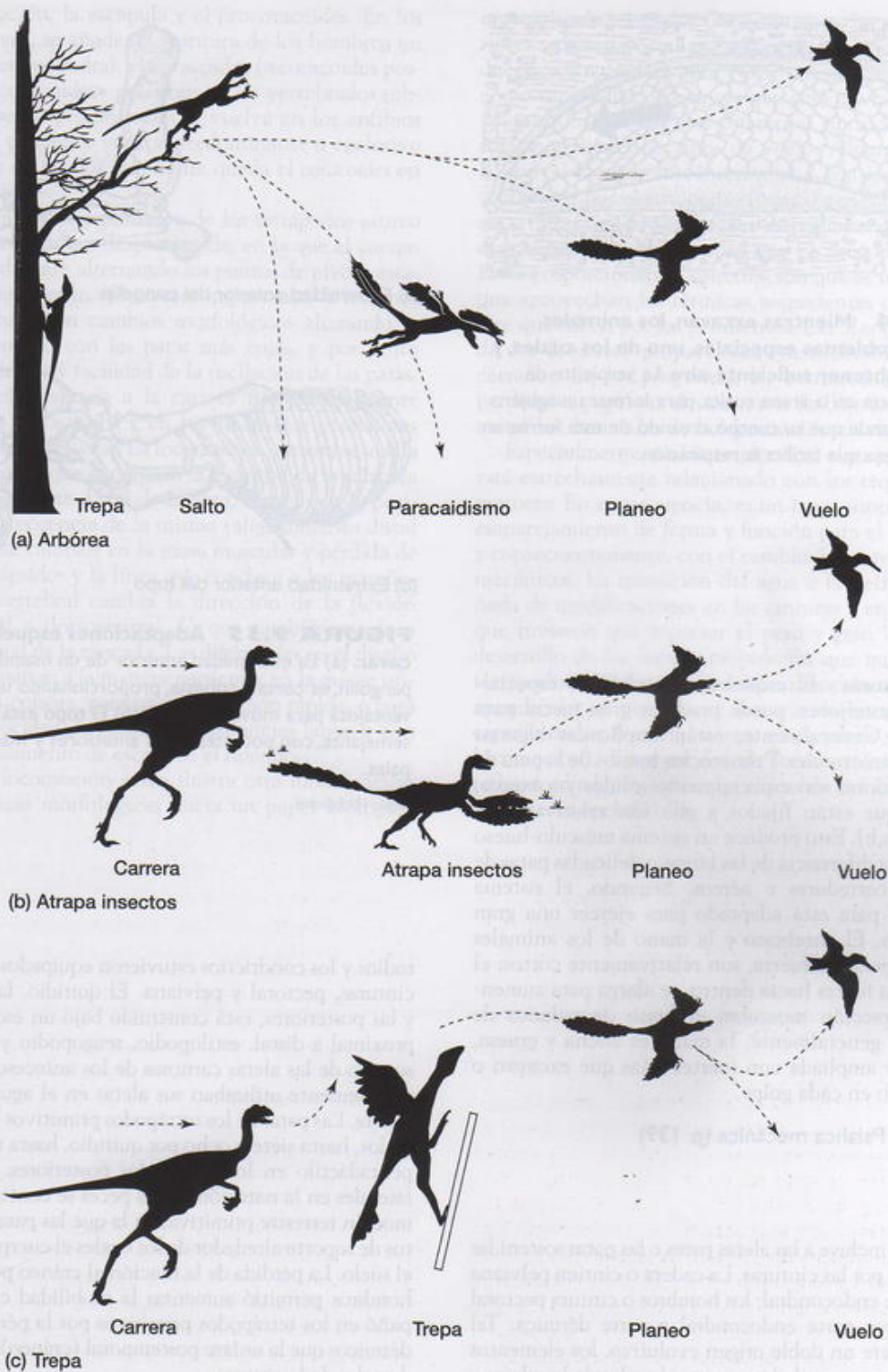
## Locomoción fosora

Los animales que pasan parte o toda su vida bajo el suelo se dice que son **subterráneos**. Con tal modo de vida, un animal se aprovecha de los túneles o agujeros existentes en los que se refugia. Serpientes, lagartos, tortugas y muchos anfibios se esconden cavando en la tierra galerías o profundos escondrijos naturales para encontrar alivio del riguroso frío invernal o el exceso de calor del verano. Muchos peces encuentran en las galerías refugio contra los depredadores, mientras que éstos a menudo utilizan túneles para esconderse hasta que puedan abalanzarse sobre la confiada presa. Los depredadores lisos, como las serpientes o las comadrejas, siguen a sus presas bajo el suelo por las cámaras subterráneas. Algunos animales subterráneos almacenan alimento en escondites bajo tierra.

Sin embargo, muchos vertebrados subterráneos cavan sus propios túneles por excavación activa, y se denominan **cavadores**. El hábitat cavador ha evolucionado en todas las clases de vertebrados. Los perritos de la pradera y los conejos excavan largos túneles intercomunicados; los alojamientos subterráneos de los conejos son las **conejeras**, que pueden incluir un laberinto de pasadizos con rutas de escape y escondidas cámaras nido en las que se crían los jóvenes. Así, la excavación puede producir microhábitat bajo tierra con condiciones seguras, clima moderado y alimento más abundante que el ofrecido en la superficie.

**Maneras de excavar** Un pez pulmonado busca un retiro temporal, mientras se seca la charca, cavando en el barro blando; para ello utiliza su cuerpo y sus aletas. Los peces planos como el lenguado, ondean las aletas pectorales para agitar la arena suelta en suspensión. Según se posa, la arena cubre al pez tapando su cuerpo. Las ranas se introducen en el barro superficial abuecándolo con sus patas posteriores. Entre los reptiles, los anfisbénidos utilizan sus cabezas puntiagudas para penetrar en el suelo blando. La presión del cuerpo contra las paredes compacta el sustrato, de manera que las paredes se sostendrán y no caerán inmediatamente sobre el animal. Algunas serpientes se meten entre la arena suelta para descender varios centímetros bajo la superficie, alejándose del calor desértico superficial (Fig. 9.54). Muchos roedores antes de excavar con sus patas roen el suelo, con sus poderosos dientes incisivos, para dejarlo suelto.

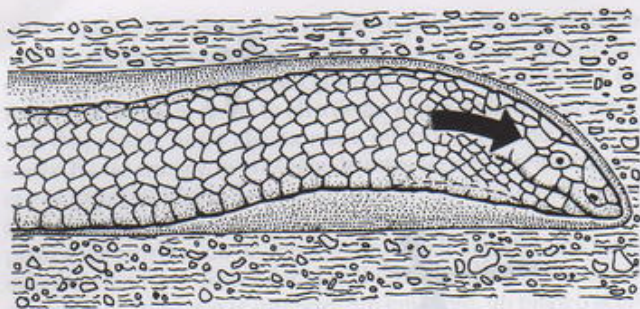




**FIGURA 9.53 Origen del vuelo en las aves.** Son tres las teorías principales sobre la evolución del vuelo en las aves. (a) Teoría arborea. Comienza con la vida en los árboles, incluye los estados de salto, paracaidismo, planeo y vuelo. Los factores iniciales que favorecieron la evolución de superficies emplumadas surgieron como consecuencia de descender en el medio aéreo. (b) Teoría del cazador de insectos. Comenzando con un antepasado corredor, el uso de las extremidades anteriores para capturar o cazar insectos favoreció la aparición de superficies emplumadas. (c) También comenzando con un antepasado corredor surgieron las protoalas como ayuda para subir por planos inclinados, luego un planeo rudimentario y después el vuelo.

Agradecemos a K. Dial sus entretenidas teorías.





**FIGURA 9.54** Mientras excavan, los animales fosores tienen problemas especiales, uno de los cuales, y no el menor, es obtener suficiente aire. La serpiente de tierra utiliza su cabeza en la arena suelta, para formar un agujero ligeramente más grande que su cuerpo, creando de esta forma un espacio libre de arena que facilita la respiración.

Según Gans.

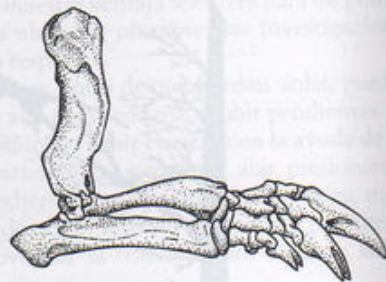
### Origen del vuelo en las aves

**Adaptaciones fosoras** El esqueleto apendicular, especialmente las patas anteriores, puede producir gran fuerza para mover la tierra. Generalmente, están implicadas algunas modificaciones estructurales. Primero, los huesos de la pata de los animales cavadores son especialmente sólidos y robustos, y los músculos que están fijados a ella son relativamente anchos (Fig. 9.55a,b). Esto produce un sistema músculo-hueso corto y poderoso, a diferencia de las largas o delicadas patas de los especialistas corredores o aéreos. Segundo, el sistema de palanca de la pata está adaptado para ejercer una gran fuerza hacia fuera. El antebrazo y la mano de los animales cavadores, que liberan la fuerza, son relativamente cortos; el codó, que libera la fuerza hacia dentro, se alarga para aumentar, con la contracción muscular, el brazo de palanca de entrada. Tercero, generalmente, la mano es ancha y gruesa, como una pala, y ampliada con fuertes uñas que excavan o acucharan el suelo en cada golpe.

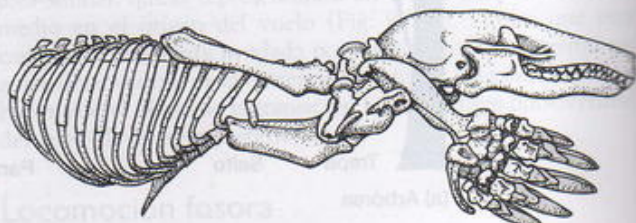
Palanca mecánica (p. 139)

### Resumen

El esqueleto axial incluye a las aletas pares o las patas sostenidas dentro del cuerpo por las cinturas. La cadera o cintura pelviana es exclusivamente endocondral; los hombros o cintura pectoral está compuesta por parte endocondral y parte dérmica. Tal diseño doble sugiere un doble origen evolutivo, los elementos endocondrales que surgen de los soportes basales de las aletas y los elementos dérmicos que proceden de huesos encerrados en el tegumento. Las aletas pares aparecieron antes, proporcionando maniobrabilidad y estabilidad a los peces activos en el medio tridimensional acuático. Quizás surgieron de partes de los arcos branquiales o más verosíblemente salieron de las aletas-pliegue ventrolaterales de los vertebrados agnados primitivos. Solamente aparecieron en algunos ostracodermos pares de aletas en la región pectoral. Los primitivos placodermos, los acan-



(a) Extremidad anterior del pangolín



(b) Extremidad anterior del topo

**FIGURA 9.55** Adaptaciones esqueléticas para cavar. (a) La extremidad anterior de un mamífero cavador, el pangolín, es corta y robusta, proporcionando una potencia ventajosa para mover la tierra. (b) El topo está diseñado de forma semejante, con potentes patas anteriores y manos anchas como palas.

Según Hildebrand.

todios y los condrictios estuvieron equipados con aletas pares y cinturas, pectoral y pelviana. El quíridio, las patas anteriores y las posteriores, está construido bajo un esquema común —de proximal a distal, estilopodio, zeugopodio y autopodio—. Han surgido de las aletas carnosas de los antecesores ripidistios que posiblemente utilizaban sus aletas en el agua como puntos de pivote. Las patas de los tetrápodos primitivos llevaban múltiples dedos, hasta siete u ocho por quíridio, hasta reducirse al patrón pentadáctilo en los tetrápodos posteriores. Las ondulaciones laterales en la natación de los peces se continuaron en la locomoción terrestre primitiva, en la que las patas establecen puntos de soporte alrededor de los cuales el cuerpo se ondula contra el suelo. La pérdida de la fijación al cráneo por la cintura de los hombros permitió aumentar la movilidad craneal y se acompañó en los tetrápodos primitivos por la pérdida de los huesos dérmicos que la unían: posttemporal (cráneo) y huesos dérmicos dorsales de la cintura.

A lo largo de su evolución, la cintura pelviana se compone de tres protuberancias (al principio) o, en realidad, de la participación de tres huesos diferentes (posteriormente): ilion, isquion y pubis. La evolución de la cintura pectoral es más compleja; tienden a perderse los elementos dérmicos, en especial en los derivados de teleósteos y en los tetrápodos. El escapulocoracoides, elemento endocondral de los peces, es un elemento predominante en los tetrápodos en los que forma dos







## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Alexander, D. E. 2002. *Nature's fliers*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Anderson, D.F. y S. Eberhardt. 2001. *Understanding flight*. Nueva York: McGraw-Hill.
- Crack, J. A. 2004. From fins to fingers. *Science* 304:57-58.
- Dial, K. 2003. Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299:402-404.
- Edwards, J. L. 1989. Two perspectives on the evolution of the tetrapod limb. *Amer. Zool.* 29:235-54.
- Gatesy, S. M., y K. P. Dial. 1996. Locomotor modules and The evolution of avian flight. *Evolution* 50:331-40.
- Goslow, G. E., Jr., K. P. Dial, y F. A. Jenkins, Jr. 1989. The avian shoulder: An experimental approach. *Amer. Zool.* 29:287-301.
- Gould, S. J. 1991. Eight (or fewer) little piggies. *Nat. Hist.* 100:22-29
- Jarvik, E. 1965. On the origin of girdles and paired fins. *Israel. J. Zool.* 14:141-72
- Jenkins, F. A., Jr., K. P. Dial, y G. E. Goslow, Jr. 1988. A cineradiographic analysis of bird flight: The wishbone in starlings is a spring. *Science* 242:1495-98
- Krantz, G. 1981. *The process of human evolution*. Cambridge Mass.: Schenkman Publishing Co.
- Norberg, U. M. 1985. Fying, gliding, and soaring. En *Functional vertebrate morphology*, editado por M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem, y D. B. Wake. Cambridge: Harvard University Press, pp. 129-58.
- Padin, K. 1988. The flight of pterosaurs. *Nat. Hist.* 97:58-66
- Pridmore, K. 1995. Submerged walking in the epaulette shark *Hemiscyllium ocellatum* (Hemiscyllidae) and its implications for locomotion in rhipidistian fishes and early tetrapods. *Zoology* 98 (1994-95):278-97.
- Scutt, W. A., Jr. 1993. Digital morphology in the chiroptera: The passive digital lock. *Acta Anat.* 148:219-27.
- Socha, J. J. 2002. Gliding flight in the paradise tree snake. *Nature* 418:603-4.
- Tarsitano, S. F. 1985. The morphological and aerodynamic constraints on the origin of avian flight. En *The beginnings of birds*, editado por M. K. Hetch, J. H. Ostrom, G. Viohl, y P. Wellnhofer. Eichstätt, Germany: Bronner and Daentler, pp. 319-32.
- Tobalske, B. W., y K. P. Dial. 1996. Flight kinematics of blaked-billed magpies and pigeons over a wide range of speeds. *J. Exp. Biol.* 199:263-80.
- Vogel, S. 2003. *Comparative biomechanics: Life's physical World*. Princenton: Princenton University Press.
- Wyneken, J. 1997. Sea turtle locomotion: Mechanism, behavior, and energetics. En *The biology of sea turtles*, editado por P. Lutz and J. A. Musick. Boca Raton: CRC Press, Inc., pp. 165-98.
- Young, B. A., C. E. Lee, y K. M. Daley. 2002. On a flap and a foot: Aerial locomotion in the «flying» gecko, *Ptychozoon kuhli*. *J. Herp.* 36:412-18.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

### Resumen

El cuerpo de los animales se divide en tres partes principales: la cabeza, el tronco y la cola. La cabeza contiene el cerebro y los ojos, el tronco contiene el corazón y los pulmones, y la cola contiene la cola. La evolución de los animales ha permitido que desarrollen diferentes formas de locomoción, como el vuelo, el nadar y el caminar. La evolución de los animales ha permitido que desarrollen diferentes formas de locomoción, como el vuelo, el nadar y el caminar. La evolución de los animales ha permitido que desarrollen diferentes formas de locomoción, como el vuelo, el nadar y el caminar.

### Flight Aerodynamics:

[www.monmouth.com/~jsd/fly/how/htm/title.html#mytoc](http://www.monmouth.com/~jsd/fly/how/htm/title.html#mytoc)  
Appendicular Skeleton; Gills, Fins, and Limbs  
Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 10

## El sistema muscular\*

### INTRODUCCIÓN

### ORGANIZACIÓN DE LOS MÚSCULOS

#### Clasificación de los músculos

*Músculo esquelético*

*Músculo cardíaco*

*Músculo liso*

#### Estructura del músculo esquelético

#### Tendones

#### Bases de la contracción muscular

*Músculo activo y en reposo*

*Mecanismo molecular de la contracción*

### FUNCIÓN MUSCULAR

#### Fibras musculares

*Curvas de tensión-longitud de una fibra muscular*

*Propiedades de las fibras musculares*

#### Músculos y fibras

#### Generación de fuerzas en un músculo completo

#### Curvas de tensión-longitud para un músculo

#### Fuerza graduada

#### Superficie de la sección transversal

#### Orientación de las fibras

#### Velocidad de acortamiento

#### Distancia de acortamiento

#### Sistema de palanca músculo-hueso

#### Secuencia de las acciones musculares

#### Resumen de los mecanismos musculares

#### Acciones musculares

#### Homologías musculares

### ORIGEN EMBRIONARIO DE LOS MÚSCULOS

#### Musculatura poscraneal

*Musculatura apendicular*

*Musculatura axial*

#### Musculatura craneal

*Musculatura faríngea y mandibular*

*Músculos extrínsecos del ojo*

### ANATOMÍA COMPARADA

#### Musculatura poscraneal

*Musculatura axial*

*Musculatura apendicular*

#### Musculatura craneal

*Musculatura branquiométrica*

*Musculatura hipobranquial*

### RESUMEN

## Introducción

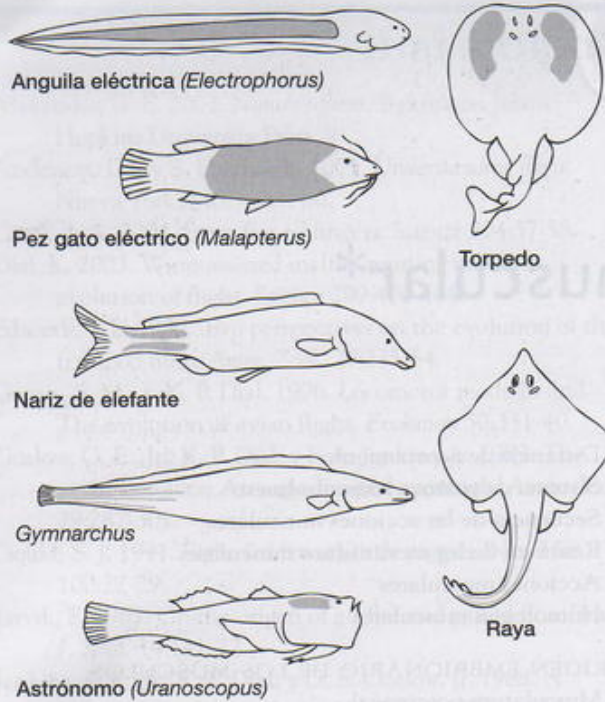
Los músculos hacen que pasen cosas. Proporcionan la fuerza para el movimiento y, junto con el sistema esquelético, son los motores y palancas que hacen que un animal actúe. Y no menos importante, los músculos restringen el movimiento. Cuando estamos cómodamente de pie o meditando y sentados, los músculos sostienen nuestros cuerpos en una determinada posición para evitar la pérdida del equilibrio. Los músculos también actúan sobre las vísceras —vasos sanguíneos, canales respiratorios, glándulas, órganos—, afectando a su actividad. Por ejemplo, los músculos que envuelven al tracto digestivo tubular se contraen y producen ondas peristálticas que mezclan y mueven el alimento en su interior. Los músculos forman esfínteres que

controlan la salida de los materiales fuera de los conductos tubulares. Los músculos laminares que existen en las paredes del tracto respiratorio afectan al flujo de aire hacia y desde los pulmones. Los músculos que limitan las paredes de los vasos sanguíneos intervienen en la circulación.

En segundo lugar, los músculos tienen un papel en la producción de calor. Como bien saben los que practican atletismo, el calor es un producto de la acción muscular. Generalmente el cuerpo humano produce suficiente calor, pero si este núcleo de temperatura basal disminuye en tiempo frío, los grandes músculos del cuerpo se contraen fuertemente, produciendo temblor. Los músculos que hacen tiritar no realizan un trabajo extra sino

\* N. del T. Aunque el original inglés sigue la tradición anglosajona de utilizar la Terminología Anatómica, que designa las estructuras anatómicas por sus nombres latinos, hemos preferido aquí castellanizar dichas denominaciones para hacerlas más asequibles, principalmente en las figuras. No obstante, también se recogen las formas latinas, en especial en tablas, para que el estudiante se familiarice con dicha nomenclatura y tenga puntos de referencia.





**FIGURA 10.1** Órganos eléctricos. Son bloques especializados derivados de la musculatura; por ejemplo, en el torpedo derivan de los músculos branquiales y en la raya de los músculos axiales. En el torpedo, la raya, la anguila eléctrica y el pez gato eléctrico estos órganos pueden producir una sacudida de voltaje suficiente para aturdir a la presa o disuadir al depredador de atacar. En otros peces, los órganos eléctricos producen un campo eléctrico débil alrededor del cuerpo del pez que le permiten detectar cualquier objeto que interrumpa el campo. De esta manera los peces con campos eléctricos pueden navegar y encontrar alimento en aguas oscuras o turbias. Cada pez que se muestra en la figura pertenece a una familia distinta. El torpedo y la raya son elasmobranquios, los otros peces óseos. Así, los órganos eléctricos se han originado independientemente en distintos grupos varias veces.

Según Novick.

que proporcionan un calor adicional, y la temperatura basal se hace normal. En algunas especies de peces, la musculatura extrínseca de los ojos puede girar el globo ocular, generando una función adicional especializada en la producción de calor. Estos músculos incluyen las vías bioquímicas que generan calor. Desde ellos, el calor se transporta directamente por los vasos sanguíneos al cerebro para calentarlo.

Dos productos secundarios de la contracción muscular, que generalmente pasan inadvertidos son el ruido eléctrico y el voltaje de electricidad muy bajo. Sin embargo, muchos tiburones y algunos otros peces depredadores, tienen receptores sensoriales que detectan tales ruidos y señales eléctricos dispersos. Incluso cuando las presas están escondidas, o enterradas, sus músculos se contraen para bombear agua a través de sus branquias durante la respiración regular. El ruido eléctrico de estas contracciones musculares puede delatar su posición a los depredadores. En algunas especies de peces, esta produc-

ción secundaria de electricidad dispersa se ha convertido en la función principal de los músculos especializados. Estos músculos especializados apilados producen voltajes de alto nivel, no fuerza. Estos músculos constituyen los **órganos eléctricos**, que en distinto grado, aparecen en cerca de 500 especies de peces (Fig. 10.1). Los órganos eléctricos han aparecido en muchas especies de condictios, así como en peces teleosteos pertenecientes a diferentes familias. Esta aparición independiente de los órganos eléctricos representa un ejemplo de evolución convergente.

#### Electrorreceptores (p. 698)

Los órganos eléctricos generan explosiones de energía para paralizar las presas. Otros peces, como el torpedo, utilizan las sacudidas de voltaje para protegerse de los depredadores. Aún otros, utilizan los órganos eléctricos para generar un campo eléctrico alrededor de sus cuerpos. A medida que se mueven a través de aguas oscuras o lóbregas, los objetos que pasan próximos a ellos alteran este campo eléctrico circundante y avisan al pez de que los objetos están en su camino. Así, los músculos especializados de los órganos eléctricos tienen un importante papel biológico en la captura, defensa y navegación.

No obstante, en la mayoría de los vertebrados, los músculos producen las fuerzas que controlan el movimiento. Éste puede dirigir al organismo por su medio, o controlar las acciones de sus procesos corporales internos.

## Organización de los músculos

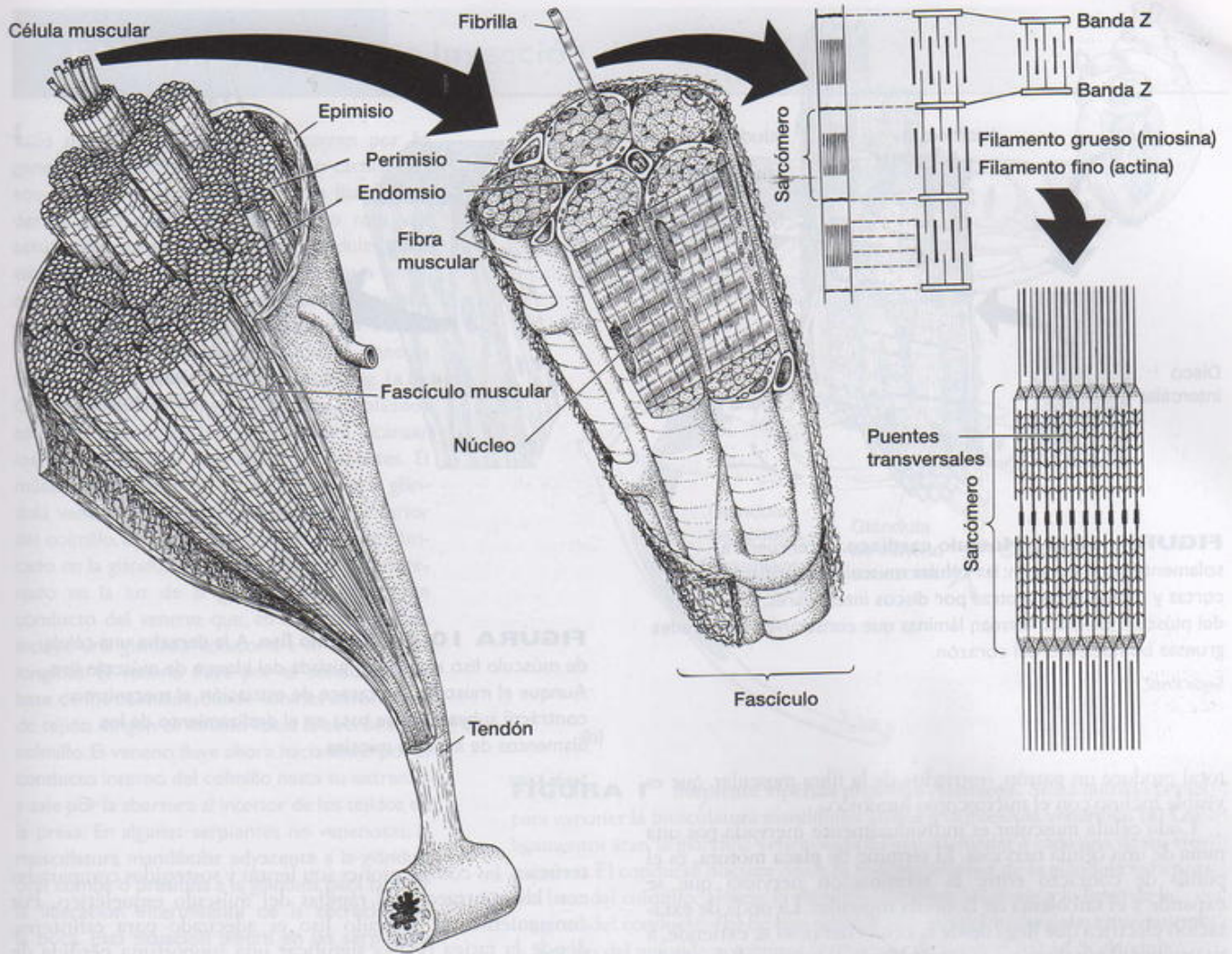
### Clasificación de los músculos

Puesto que los músculos tienen muchas funciones y son muchos los científicos que los estudian desde diversos campos, no nos sorprende encontrar diferentes criterios utilizados para su clasificación. El criterio elegido depende de qué propiedad de los músculos tenga un interés personal. Los siguientes criterios son los más frecuentemente utilizados como base para distinguir los músculos:

1. Los músculos se clasifican según su color. Hay músculos **rojos** y **blancos**. Esta clasificación ha perdido adeptos porque tal distinción por el color subestima la complejidad de los músculos.
2. Los músculos se clasifican según su localización. Los **músculos somáticos** mueven los huesos (o cartílagos), y los **músculos viscerales** controlan la actividad de los órganos, vasos y conductos.
3. Los músculos se clasifican por la manera en que el sistema nervioso los controla. Los **músculos voluntarios** están bajo control consciente inmediato, pero no los **músculos involuntarios**.
4. Los músculos se clasifican según su origen embrionario. Esto se discutirá en este capítulo más profundamente.
5. Los músculos se clasifican por su aspecto microscópico general. Son los músculos **esquelético**, **cardíaco** y **liso**. Veamos a continuación este aspecto microscópico general.

Todas las células musculares tienen un equipamiento celular estándar, principalmente núcleo, mitocondrias y similar, pero se





**FIGURA 10.2 Músculo esquelético.** Cada célula muscular se compone internamente de miofibrillas; cada una de ellas es una cadena de sarcómeros, y cada sarcómero se compone a nivel molecular de miofilamentos: específicamente, miofilamentos solapados de miosina (gruesos) y actina (finos). La distribución molecular subyacente de estos filamentos produce el modelo de estriación de una miofibrilla. Los paquetes de miofibrillas están alineados de acuerdo con la célula muscular, por lo que producen un modelo estriado visible superficialmente en la célula muscular. Cada célula muscular está envuelta en tejido conjuntivo (endomysio); grupos de células están empaquetadas por más envolturas (perimisio); y todo el músculo está cubierto por una lámina externa de tejido conjuntivo (epimisio). Estas capas de tejido conjuntivo se extienden más allá de las células musculares para formar los tendones que unen el músculo al hueso.

Según Krstić.

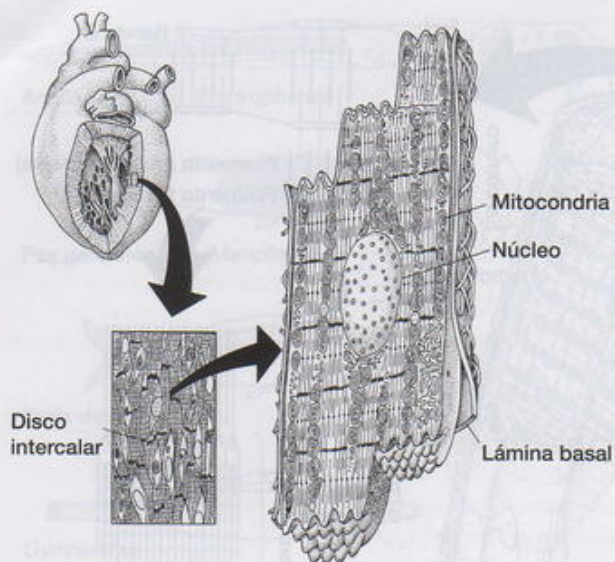
han desarrollado términos especiales para órganos celulares comunes. Así, el **sarcolemma** es el término que se da a la membrana celular; **retículo sarcoplasmático** al elaborado retículo endoplasmático liso. En otras partes del capítulo se irán definiendo otros términos especializados.

### Músculo esquelético

Visto con un microscopio, el músculo esquelético parece tener bandas transversales o estriaciones que resultan de su estructura fundamental. El músculo esquelético también está bajo control voluntario y, generalmente, se encuentra asociado con huesos y cartílagos. Cada célula muscular esquelética es multinucleada, con muchos núcleos distribuidos por su citoplasma. Las células

individuales, generalmente, son menores de 5 cm de largo, pero pueden estar unidas por los extremos para formar fibras compuestas más largas. Internamente, cada célula muscular esquelética está formada por un paquete de unidades alargadas llamadas **miofibrillas**, cada una de las cuales es una cadena de unidades repetidas, o **sarcómeros**. A su vez, cada sarcómero está formado por **miofilamentos** de dos clases fundamentales: **filamentos finos** y **gruesos**. Al microscopio electrónico, los filamentos finos y gruesos aparecen altamente ordenados y su diseño se repite en cada sarcómero, dando a éstos un modelo diferenciado a bandas (Fig. 10.2). Esta distribución molecular ordenada es demasiado pequeña para verse directamente con el microscopio lumínico. Sin embargo, puesto que en la célula muscular las miofibrillas tienden a alinearse ordenadamente unas con otras, el efecto





**FIGURA 10.3 Músculo cardíaco.** Se encuentra solamente en el corazón; las células musculares cardíacas son cortas y están unidas a otras por discos intercalares. Las células del músculo cardíaco forman láminas que constituyen las paredes gruesas bombeantes del corazón.

Según Krstić.

total produce un patrón «estriado» de la fibra muscular, que es visible incluso con el microscopio lumínico.

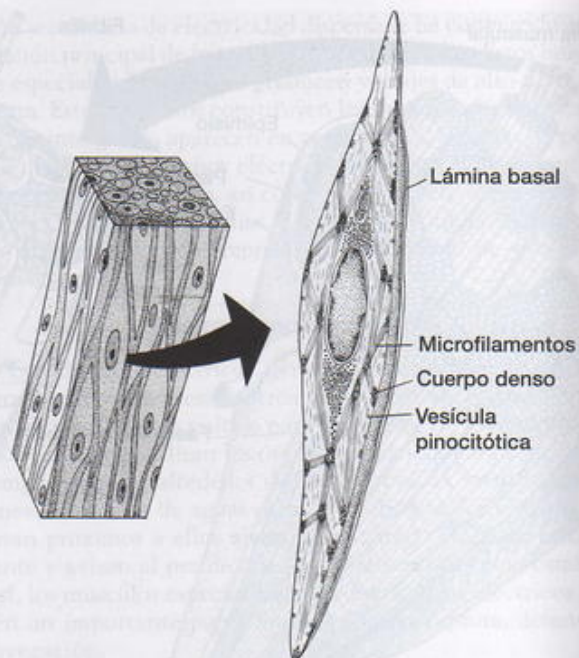
Cada célula muscular es individualmente inervada por una rama de una célula nerviosa. El término de **placa motora**, es el punto de contacto entre la terminación nerviosa que se expande y el sarcolema de la célula muscular. La onda de excitación eléctrica que llega desde la célula nerviosa se extiende, a su vez, por el sarcolema, y es transportada al interior de la célula por invaginaciones del sarcolema, los **túbulos transversos**.

### Músculo cardíaco

En el corazón sólo existe músculo cardíaco. Al igual que el músculo esquelético, el músculo cardíaco se caracteriza por tener un patrón a bandas. Sin embargo, y a diferencia del músculo esquelético, las células musculares cardíacas son cortas, mononucleadas, a menudo ramificadas y unidas unas a otras por **discos intercalares** diferenciados en capas (Fig. 10-3). Las células del músculo cardíaco son involuntarias. Las ondas de contracción se extienden por las células y a través de los discos intercalares que conducen los impulsos eléctricos. Estas ondas de contracción pueden ser iniciadas por nervios o por contracciones originadas intrínsecamente en el propio tejido muscular. El tejido muscular cardíaco que se mantiene saludable y activo fuera del cuerpo, puede contraerse espontánea y rítmicamente sin estimulación del exterior.

### Músculo liso

Visto a través del microscopio lumínico, el músculo liso carece de estriaciones, por eso ha sido etiquetado como «liso». Está casi completamente relacionado con las funciones viscerales: tracto digestivo, vasos sanguíneos, pulmones, de manera que también es un tipo de músculo visceral. La actividad del músculo liso está fuera del control voluntario. De forma carac-



**FIGURA 10.4 Músculo liso.** A la derecha, una célula de músculo liso ampliada y aislada del bloque de músculo liso. Aunque el músculo liso carece de estriación, el mecanismo contráctil subyacente se basa en el deslizamiento de los filamentos de actina y miosina.

Según Krstić.

terística, las contracciones son lentas y sostenidas comparadas con las contracciones rápidas del músculo esquelético. Por consiguiente, el músculo liso es adecuado para esfínteres, donde la fatiga podría significar una inoportuna pérdida de control.

Cada célula muscular lisa es mononucleada, corta y fusiforme (Fig. 10.4). Todas tienen un tamaño aproximado. Las células del músculo liso están unidas unas a otras mediante uniones especializadas para formar capas, que están enrolladas alrededor de los órganos sobre los que ejercen un control mecánico. Las células de músculo liso en capas están entre sí eléctricamente acopladas. Por lo general, la inervación nerviosa de la superficie se extiende a través de las capas. También las hormonas pueden directamente excitar o inhibir las contracciones. El mecanismo molecular de contracción no es tan bien conocido como el del músculo estriado, pero generalmente se acepta que está basado en un mecanismo de deslizamiento de los filamentos.

En nuestra exposición de los músculos llevada a cabo en este capítulo, los músculos esqueléticos reciben el centro de atención. Los músculos esqueléticos suministran la fuerza que mueve el esqueleto. Los músculos cardíaco y liso se discutirán junto con las vísceras en capítulos posteriores.

Corazón (p. 648); sistema digestivo (p. 513)

### Estructura del músculo esquelético

El término de *músculo* tiene un doble significado. A veces, la palabra músculo se refiere al tejido muscular (células muscula-

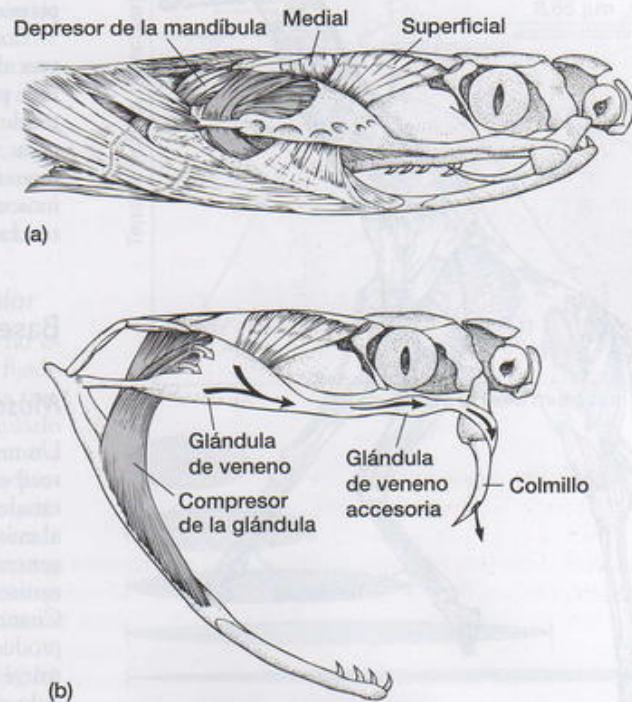


Los músculos esqueléticos discurren por lo general entre los elementos óseos o cartilagineos del sistema esquelético, a veces fijados a la dermis para controlar la piel, pero rara vez actúan directamente sobre las glándulas. Una excepción se encuentra en las serpientes venenosas, donde un conspicuo músculo compresor que se origina en la mandíbula inferior se extiende hacia arriba, alrededor de la glándula venenosa, y se inserta en su superficie (Fig. 1a,b). Cuando la serpiente hiere a su presa, los afilados colmillos huecos perforan la piel para alcanzar los tejidos y vasos sanguíneos subyacentes. El músculo compresor se contrae, exprime la glándula venenosa y eleva la presión en el interior del colmillo. Esta presión fuerza al veneno, fabricado en la glándula venenosa principal y almacenado en la luz de la glándula, a salir por un conducto del veneno que, en algunas especies, incluye una glándula accesoria a lo largo de su longitud. El veneno fluye por el conducto a la base de los colmillos, donde láminas envolventes de tejido dirigen el veneno hacia la abertura del colmillo. El veneno fluye ahora hacia abajo por el conducto interno del colmillo hasta su extremo, y sale por la abertura al interior de los tejidos de la presa. En algunas serpientes no venenosas, la musculatura mandibular adyacente a la glándula oral comba o presiona a la glándula para facilitar la liberación intermitente de la secreción en la boca. Esta situación difiere en las serpientes venenosas, en las que los músculos esqueléticos se insertan directamente en la glándula venenosa; de esta manera se dedican sólo a la función de liberar súbita y oportunamente el veneno para ayudar a despachar rápidamente la presa.

**Mandíbulas de serpientes (p. 266);  
glándula venenosa (p. 523)**

res y su endomisio); otras veces se refiere a todo el órgano (células musculares más tejido conjuntivo asociado, nervios y vasos). La mayoría de las veces, el significado se intenta resolver según el contexto en el que se usa el término *músculo*. Utilizamos el término específico *célula muscular* para señalar el componente contráctil activo de un *órgano muscular*.

A menudo, en lugar del término *célula muscular*, se utiliza el de *fibra muscular*. A simple vista o a bajos aumentos del microscopio, una parte desgarrada de un órgano muscular aparece como una soga deshilachada (Fig. 10.2). Esto inspiró el término *fibra muscular* atribuido a estas diminutas hebras deshilachadas. Puesto que éstas son realmente las células musculares estriadas, la elección del término *fibra* es inadecuado. Lógicamente, debería utilizarse para ellas el término *célula muscular*, pero no es la práctica habitual. Dado que este uso está firmemente estable-



**FIGURA 1** Serpiente vipérida primitiva *Azemiops*. Se ha quitado la piel para exponer la musculatura mandibular lateral y la glándula venenosa. (a) Los ligamentos atan la glándula venenosa principal triangular a cada una de sus tres esquinas. El conducto discurre desde la esquina anterior de la glándula venenosa a la base del colmillo. Nótese la glándula venenosa accesoria a lo largo de la longitud del conducto. (b) Se han separado los músculos craneales para mostrar la fijación del músculo compresor (compresor de la glándula) en la glándula venenosa. Durante la mordida, la contracción del músculo compresor libera el veneno fuera de la glándula a través del conducto, que pasa por el colmillo hueco hacia el interior de la presa. Las flechas marcan la ruta del veneno.

Según Kardong.

cido, seguiremos el convenio de los anatomistas y fisiólogos, y utilizaremos el término *fibra muscular* para referirnos a una célula muscular, esquelética o lisa, pero no a una célula de músculo cardíaco.

La parte carnosa de un músculo es el *vientre (gaster)*, y los extremos que se unen al esqueleto u órganos adyacentes forman las *inserciones*. El músculo bíceps braquial, del brazo, está compuesto de células musculares empaquetadas, como todos los músculos esqueléticos. Cada célula muscular está ligeramente envuelta por una capa de tejido conjuntivo, el *endomisio*. Los grupos de células musculares están envueltas en un *perimisio*. El músculo completo está rodeado por una capa externa de tejido conjuntivo, el *epimisio*. Un *fascículo* se refiere a un paquete de células musculares definido por su perimisio particular.





**FIGURA 10.5** Tendones de las patas de una jirafa.

Los tendones distribuyen las fuerzas de las contracciones musculares a lugares distantes de las propias células. Los músculos de las patas de la jirafa se sitúan próximos al cuerpo, pero los tendones de estos músculos se extienden hacia afuera, a lo largo de los huesos de las patas, y liberan sus fuerzas en los cascos de la jirafa.

## Tendones

El músculo no está realmente unido a los huesos por las fibras musculares contráctiles que lo componen. En cambio, las diversas envueltas de tejido conjuntivo se extienden más allá de los extremos de las fibras musculares para conectar con el periostio del hueso. Estos componentes conjuntivos del músculo, que establecen una fijación semejante a una cuerda con el hueso se llaman **tendones**. Los tendones que arrancan en capas planas y finas de tejido conjuntivo flexible son las **aponeurosis**. Se denominan **fascias** a las láminas de tejido conjuntivo fibroso que rodean y unen a un tiempo partes del cuerpo.

Los tendones sirven para realizar varias funciones. La masa muscular se puede localizar en una posición adecuada, así la fuerza muscular puede ser transmitida a un punto distante vía tendones. Por ejemplo, los músculos de las patas de los animales marchadores, generalmente, están agrupados próximos al cuerpo, pero mediante tendones largos, su fuerza se aplica a los extremos de las patas (Fig. 10.5). Los tendones también

permiten suavidad en el control al distribuir las fuerzas a los dedos para los movimientos precisos. Son ejemplos, los largos tendones que se extienden desde los músculos del antebrazo a las puntas de los dedos en las manos del mapache o de los primates.

Los tendones son metabólicamente económicos y su aporte vascular es modesto. Requieren poco mantenimiento y consumen poca energía en comparación con las fibras musculares. Los tendones permiten a las fibras musculares, metabólicamente caras, tener sólo la longitud suficiente para producir la cantidad requerida de acortamiento o fuerza. El resto de la longitud del músculo, entre sus dos extremos de fijación, se consigue con tendones.

## Bases de la contracción muscular

### Músculo activo y en reposo

Un músculo está relajado, o en un **estado de reposo**, cuando no recibe estimulación nerviosa. El músculo de un órgano en estado de reposo es blando, y las fibras de colágeno que rodean al músculo mantienen su forma durante esta fase. El músculo no genera fuerza y si se le aplica una fuerza tensora, se alarga. La resistencia a la fuerza tensora procede de las fibras de colágeno. Cuando los nervios estimulan a un músculo a su nivel umbral, produce una contracción y genera una **fuerza tensora** que constituye el **estado activo** de un músculo. El hueso al que el músculo se fija y la masa que debe mover, representan una resistencia externa denominada **carga**. En todo caso, un músculo que realmente se acorta por contracción depende del equilibrio relativo entre la fuerza tensora de contracción y la carga que tiene que mover.

### Mecanismo molecular de la contracción

Aunque las contracciones musculares son activas y producen fuerza, no pueden estirarse para separar sus lugares de fijación. La química subyacente de la contracción muscular se basa en filamentos deslizantes de proteínas musculares que se deslizan entre sí para acortar el músculo. En el músculo esquelético, en el que se conoce mejor el mecanismo de contracción, la contracción implica la existencia de puentes transversales químicos que se forman y vuelven a formar entre los filamentos gruesos y finos para que estos filamentos se deslicen entre sí. No necesitamos comprender la bioquímica que está involucrada, pero necesitamos verificar que el efecto de su deslizamiento es para acortar el sarcómero del que forman parte. El extremo de la neurona inervante, conocido como la placa motora, inicia la onda eléctrica de despolarización del sarcolema (membrana celular). El sarcolema amplía el estímulo de propagación a todas las partes de la célula muscular y al interior a intervalos regulares por medio de los túmulos transversales que a su vez están asociados con el retículo sarcoplásmico. Dentro de la fibra muscular, esta onda eléctrica de despolarización estimula los eventos químicos locales, lo que produce el deslizamiento de los filamentos moleculares. Debido a que la contracción tiene lugar simultáneamente a través de todos los sarcómeros, el resultado total es que los sarcómeros de la cadena se acortan juntos, lo que encoge la fibra muscular que a su vez genera una fuerza tensora.



## Función muscular

### Fibras musculares

Algunas de las principales características de la contracción de una fibra muscular incluyen la manera en que rápidamente alcanza la máxima tensión, y cuánto tiempo puede sostener esta tensión. Existen diversas propiedades de la fibra muscular que determinan la cantidad de tensión generada por la fibra muscular. Uno de éstos es su mecanismo molecular subyacente de acortamiento, particularmente, el deslizamiento de los filamentos gruesos y finos. Las consecuencias de este mecanismo contráctil se muestran en las denominadas curvas de tensión-longitud.

### Curvas de tensión-longitud de una fibra muscular

La tensión producida por una fibra muscular particular no es constante, pero depende de la longitud del músculo fijado cuando se estimula. Podemos coger los dos extremos de una fibra muscular a una longitud determinada, y luego estimularlo y registrar la tensión producida. Si esto se hace con la misma fibra muscular fijada a distintas longitudes, según éstas se producen diferentes tensiones. Las longitudes y tensiones se pueden representar en una curva tensión-longitud que crece a longitudes intermedias pero descende en los extremos (Fig. 10.6a-c). Esta curva se origina a partir de las limitaciones de los puentes transversales existentes entre los miofilamentos musculares subyacentes.

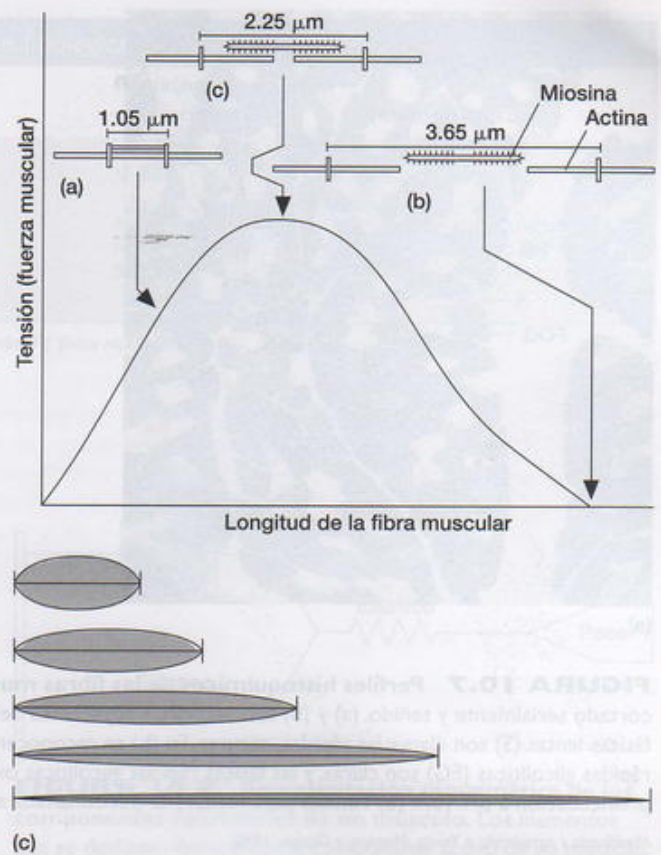
Cuando la fibra muscular se fija en una posición estirada, los filamentos se solapan muy poco, forman escasos puentes transversales y la tensión es baja (Fig. 10.6b). Cuando el músculo se fija en las posiciones de acortamiento, los filamentos se solapan, interfieren con la formación de puentes transversales y la tensión es aún baja (Fig. 10.6a). Sólo en posiciones de longitud intermedia se hace máximo el número de puentes, y la tensión alcanza el punto más alto (Fig. 10.6c).

### Propiedades de las fibras musculares

**Color** Los omnívoros, al igual que nosotros, quizás puedan advertir ocasionalmente durante un festín que la carne del mismo animal tiene distintos colores. El pavo, por ejemplo, tiene la carne clara y oscura. En la mayoría de los peces se puede observar que la musculatura es blanca, pero ocasionalmente en algunas especies existe una pequeña banda lateral roja. Los dos tipos, a los que se les ha denominado convenientemente musculatura blanca y roja, también tienen propiedades fisiológicas diferentes.

Los músculos formados por fibras rojas tienden a estar altamente vascularizados y ser ricos en **mioglobina**, una macromolécula oscura que almacena oxígeno y se muestra de color rojo, siendo resistente a la fatiga. Los músculos formados por fibras blancas están menos vascularizados y tienen un nivel de hemoglobina más bajo, pero se contraen rápidamente. Las aves de caza, como los faisanes, tienen un vuelo en batida rápida. No emigran a largas distancias prolongadas, y sus pectorales o músculos de la «pechuga» utilizados en el vuelo están formados por fibras musculares blancas. Sin embargo, los músculos de las patas, que utilizan para huir por tierra, son rojos. Los mismos músculos pectorales en las aves migratorias son oscuros, capaces de soportar un vuelo prolongado.

En peces como el lucio y la perca, que se lanzan como flechas a cazar la presa, los músculos laterales del cuerpo son típicamente



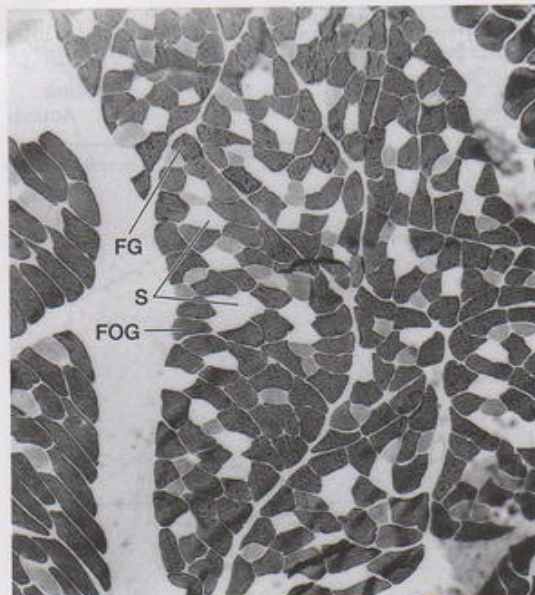
**FIGURA 10.6** Curva de tensión-longitud de una fibra muscular. Si una fibra muscular se fija a distintas longitudes y luego se estimula, la fuerza producida por ella variará con la longitud. En alguna parte, entre las longitudes extremas, habrá un máximo de fuerza. (a) Cuando la longitud del músculo es corta, el solapamiento de los filamentos finos y gruesos reduce la fuerza total. (b) Cuando se estira el músculo, los filamentos establecen pocos puentes transversales, y así la fuerza generada es menor. (c) La condición óptima tiene lugar a longitudes medias, porque se forma el número máximo de puentes transversales para proporcionar la fuerza máxima. En la figura inferior se muestra una fibra muscular fijada a cinco longitudes diferentes, que corresponden a la tensión mostrada en la curva de la figura superior.

mente blancos. En los peces migradores y aquellos que nadan contra corrientes sostenidas en ríos rápidos, la misma musculatura lateral del cuerpo tiende a ser roja.

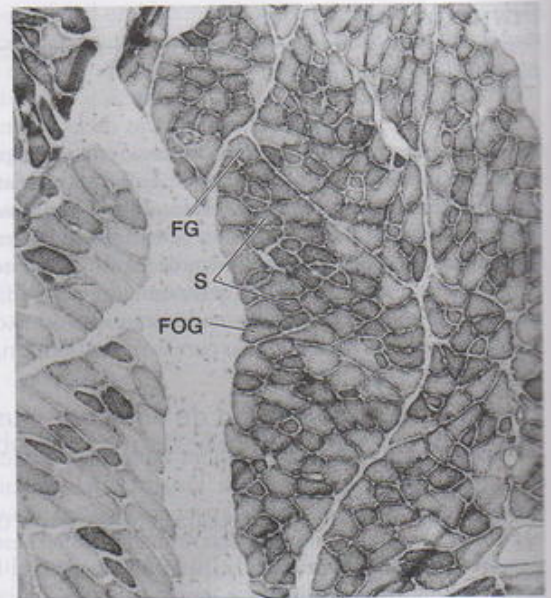
Por no ir más lejos, esta equiparación del músculo de color con contracción rápida, duración y fisiología, nos ayudan a comprender las bases de las características animales y los tipos de músculos que le sirven. Sin embargo, el color del músculo no siempre revela, por sí mismo, sutiles diferencias subyacentes en la fisiología de las fibras. Por ejemplo, otra característica importante distinguible en una fibra muscular es su capacidad para generar una fuerza sostenida.

**Fibras tónicas y fásicas** Sobre la base de la capacidad de las fibras para establecer y mantener una fuerza, los músculos se pueden dividir en dos categorías según estén formados por





(a)



(b)

**FIGURA 10.7** Perfiles histoquímicos de las fibras musculares en sección transversal. Se ha extraído músculo fresco, cortado serialmente y teñido. (a) y (b) son secciones adyacentes del mismo músculo tratadas con diferentes colorantes. En (a) las fibras fásicas lentas (S) son claras; las rápidas, oscuras. En (b) se reconocen las fibras fásicas lentas y faltan por identificar las rápidas. Las fásicas rápidas glicolíticas (FG) son claras, y las fásicas rápidas glicolíticas oxidativas (FOG) son oscuras. (a) Tinción para miosina ATPasa, preincubación a pH 10.4. (b) Tinción para NADH-D (nicotinamida adenina dinucleótido deshidrogenasa).

Modificado y agradecido a Young, Magnon, y Goslow, 1990.

fibras tónicas o por fibras fásicas. Las **fibras tónicas** son de contracción relativamente lenta y producen poca fuerza, pero pueden sostener la contracción por un período prolongado. Tales fibras intervienen en el soporte postural, por lo que componen buena parte de la musculatura axial y apendicular. Las fibras tónicas son comunes en anfibios y reptiles, menos frecuentes en peces y aves, y son raras en mamíferos en los que se encuentran en los músculos del oído medio y los extrínsecos del ojo. Por el contrario, las **fibras fásicas**, generalmente, producen contracciones rápidas, por lo que forman parte de los músculos utilizados para movimientos rápidos. Las fibras fásicas se encuentran en los músculos somáticos de todas las clases de vertebrados.

Las fibras fásicas han sido ampliamente estudiadas y, generalmente, se distinguen dos clases: las de **contracción lenta** y las de **contracción rápida**. Como su nombre sugiere, las fibras fásicas lentas tardan más en alcanzar la fuerza máxima que las rápidas, a veces más del doble. Pero *rápido* y *lento* son términos relativos en una especie determinada. Por ejemplo, en el colibrí los músculos de contracción rápida tienen un tiempo de contracción de 8 m. En la cobaya, alrededor de 21 m. En los mamíferos como las ratas una media de 13 y 38 m, para las rápidas y las lentas, respectivamente. En los gatos, los tiempos de contracción son de 40 y 90 m, dependiendo de los músculos implicados. Las diferencias en las velocidades de contracción parecen estar relacionadas con los tipos de miosina de las fibras, con las diferencias en la rotura del ATP (adenosín trifosfato) y en las diferencias en la innervación.

Las reacciones a las tinciones de las fibras pueden divulgar su carácter bioquímico subyacente, lo que sugiere su posible función fisiológica. Estas técnicas revelan que algunos tipos de fibras musculares portan grandes cantidades de glucógeno, otros tipos contienen enzimas que sostienen sus cortos estallidos de actividad o actividad sostenida. Algunos tipos de fibras son intermedias (Fig. 10.7). A simple vista, músculos que parecen blancos o rojos pueden tener uno o más tipos de fibras, dependiendo de la especie de vertebrado. Esta mezcla de tipos de fibras es por lo que, generalmente, no es suficiente el que se tenga en cuenta sólo el color para caracterizar la fisiología subyacente del músculo. La mayoría de los científicos vuelven ahora a las características histoquímicas para ayudarse a identificar los tipos de fibras.

Además de la velocidad de contracción fásica, rápida y lenta, otra característica diferenciadora de las fibras musculares es su resistencia a la fatiga durante el ejercicio sostenido. Las fibras fásicas lentas (S) tienden a resistir la fatiga. Por ejemplo, en los gatos, algunas de estas fibras mantienen una tensión constante al cabo de 60 minutos de actividad sostenida. Las fibras fásicas rápidas son más diversas en sus propiedades contráctiles. En los músculos de las patas de los gatos se reconocen tres tipos (Tabla 10.1). Por un lado se encuentran las fibras rápidas que producen una gran fuerza, pero que se fatigan rápidamente, su tensión cae a cero después de menos de 1 minuto de estimulación continua. Estas fibras son rápidas y fatigables (FF). Por otro, hay fibras rápidas y resistentes a la fatiga (FR); producen menor fuerza pero pueden sostener contracciones prolongadas.



**TABLA 10.1** Tipos de fibras musculares y sus propiedades fisiológicas

Tipo de fibra	Tiempo de contracción	Fuerza de salida	Resistencia a la fatiga	Histoquímica
Fásica lenta S	Lenta	Muy pequeña	Muy alta	Oxidación lenta (SO)
Fásica rápida FR	Rápida	Pequeña	Alta	Oxidación glicolítica rápida (FOG)
FI	Rápida	Medía	Medía	Intermedia rápida (FI)*
FF	Rápida	Grande	Baja	Glicolítica rápida (FG)

Nota: Significado de las abreviaturas: lenta (S); fásica rápida, resistente (FR); fásica rápida intermedia (FI); fásica rápida fatigable (FF).

\*: Puede ser una categoría artificial.

El tercer tipo tiene propiedades contráctiles entre los otros dos: rápidas e intermedias (FI) si bien este tipo es bastante difícil de caracterizar con seguridad, y pudiera no ser un tipo útil.

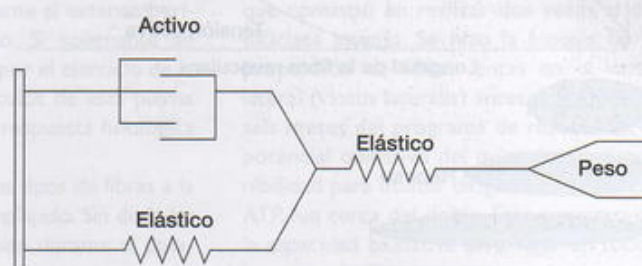
Hay varios tipos diferentes, o isoformas, de miosina y sus características de contracción no siempre se pueden predecir bien por sus perfiles histoquímicos. En consecuencia, otros métodos, en particular las técnicas moleculares se utilizan ahora para examinar la maquinaria contráctil y fisiológica de los músculos.

El músculo es con frecuencia una mezcla de tipos de fibras con diferentes resistencias a la fatiga. Se ha sugerido que en un músculo las neuronas motoras establecen una prioridad en activar los tipos de fibras durante un ejercicio prolongado. Cuando empieza la actividad, las fibras fásicas lentas son las primeras en generar tensión. A medida que continúa la actividad, empiezan a funcionar las fibras fásicas lentas resistentes a la fatiga. Si por último la actividad persiste, entonces actúan las fibras fásicas rápidas que pueden producir gran fuerza pero que se fatigan con relativa rapidez. El momento justo en el que se utiliza cada tipo de fibra aparentemente depende de la tenacidad de la actividad, la especie animal, y la condición previa del músculo.

Para resumir, las características contráctiles de las fibras musculares dependen de las propiedades moleculares de los filamentos finos y gruesos, tipos de fibras, proporciones de las fibras en el músculo y del patrón de abastecimiento de las fibras durante la actividad muscular. Ninguna característica sirve, por sí sola, para diagnosticar la velocidad de contracción de la fibra, el nivel de tensión producida o la fuerza sostenida. No todas las fibras aparecen en cualquiera de las clases de vertebrados. Como veremos más adelante, el mismo músculo puede realizar diferentes funciones en distintas especies. Además, las diferencias que existen en las características pueden proceder, en parte, de los cambios en el diseño general del músculo y en la arquitectura interna.

## Músculos y fibras

Algunos músculos generan fuerzas grandes y otros mueven rápidamente sus cargas (resistencias). Algunos mueven sus cargas a distancias grandes; otros las desplazan solamente a distancias cortas. Ciertos músculos generan movimientos graduales cuando mueven cargas pesadas, pero cuando tienen una resistencia ligera, también actúan suavemente. Estas diferencias que afectan a las características de los músculos, no son una consecuencia de la modulación de los puentes transversales moleculares. Entonces ¿cómo se origina esta variedad de propiedades independientemente de un mecanismo molecular común?

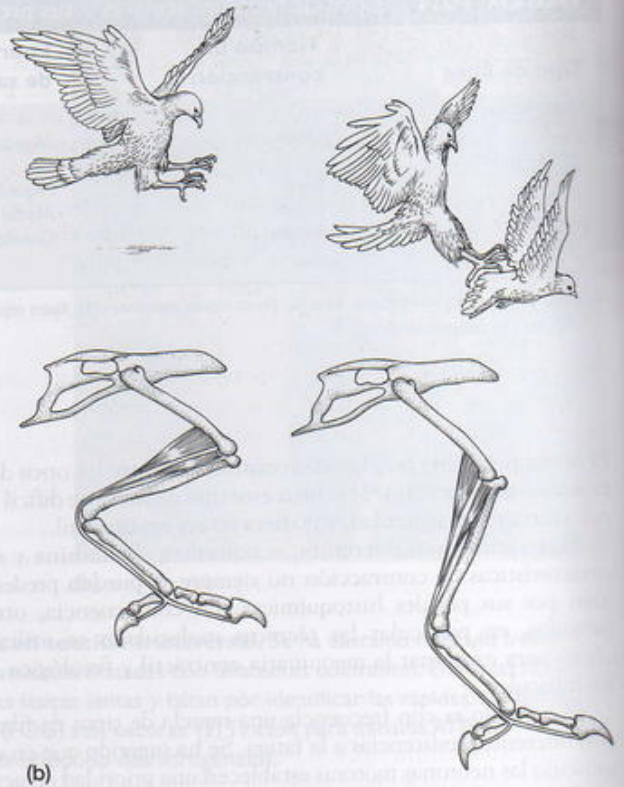
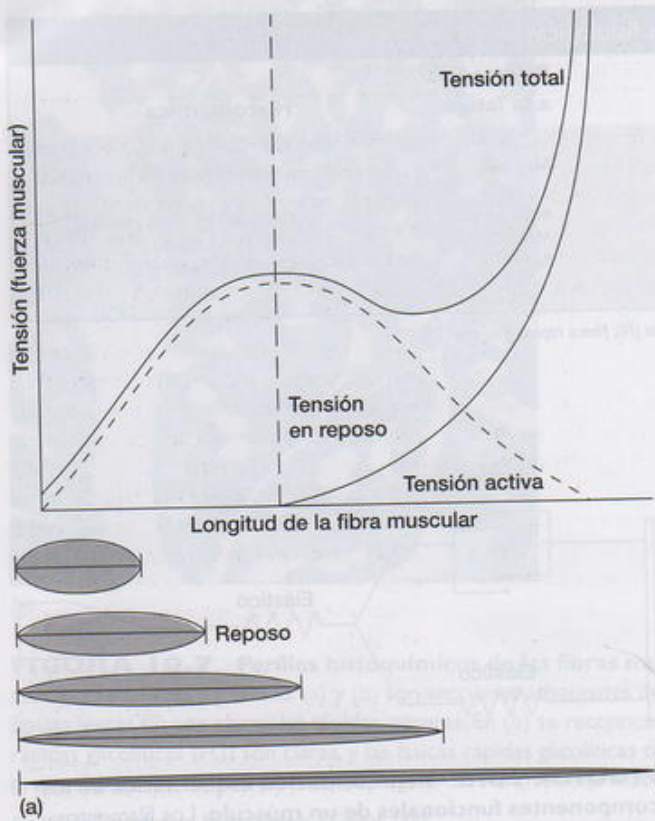


**FIGURA 10.8** Representación esquemática de los componentes funcionales de un músculo. Los filamentos que se deslizan representan el componente activo de un músculo. Los saltos representan el componente elástico, y pueden estar juntos (en paralelo) o seguidos (en serie) del componente contráctil. La fuerza de salida total del músculo procede de ambos componentes.

## Generación de fuerzas en un músculo completo

La capacidad de fuerza total de un músculo fundamentalmente se basa en dos componentes funcionales. El deslizamiento de los filamentos moleculares es el responsable del **componente activo** que contribuye a la fuerza total. También el componente elástico puede contribuir a la fuerza total (Fig. 10.8). Esta energía se almacena dentro del músculo cuando se oponen grupos de músculos o cuando el peso alarga a un músculo. El componente elástico actúa igual que una goma estirada. Cuando el músculo se acorta, esta energía almacenada elásticamente se añade al componente activo de contracción para contribuir a acortar el músculo. En los músculos y en los tendones la energía elástica se almacena en el tejido conjuntivo. Este carácter elástico de los músculos parece predominar especialmente en los músculos implicados en acontecimientos repetitivos, como son el movimiento de una pata durante la carrera o la flexión del tronco durante la natación prolongada. Por ejemplo, los tendones largos de la parte inferior de las patas del camello actúan como «muelles» elásticos, almacenando energía cuando la extremidad toca el suelo para llevar el peso del animal mientras camina o corre. Cuando la pata se aparta del suelo, el 90% de su energía almacenada se recupera y la aporta para el momento de adelantarla. Se sospecha, aunque aún no ha sido probado, que las extensas láminas de tendones y las aponeuro-





**FIGURA 10.9** Curva de tensión-longitud de un músculo. (a) La curva de la tensión en reposo representa la fuerza requerida para estirar un músculo relajado. La curva de tensión total es la fuerza medida de un músculo activo a varias longitudes. La diferencia entre las curvas de reposo y de tensión total es la curva de tensión activa, representa la fuerza solamente de los componentes contráctiles activos del músculo. Nótese que por debajo del eje horizontal están dibujadas cinco longitudes del músculo. (b) Cuando este halcón golpea su presa, extiende sus patas para llevar a cabo el contacto. Según lo hace, cambia la distancia entre el origen y la inserción de los músculos de la pata; por tanto, también cambia la tensión producida por estos músculos. Como cada uno de los músculos alcanza su fuerza máxima a diferentes longitudes, uno de los dos está en su tensión máxima o próximo a ella, según el rango de extensión de la pata.

Basado en la investigación de G. E. Goslow.

sis de la cola del delfín actúan de forma semejante para almacenar energía cuando se alargan los músculos durante la natación. Cuando se invierte el batido de la cola, entonces la energía es devuelta.

El músculo incluye la maquinaria contráctil activa, formada por unidades moleculares deslizantes y por el componente elástico que reside en el tejido conjuntivo. La contracción activa consume energía química librada por el ATP (adenosín trifosfato), la fuente de energía química de la célula. El componente elástico depende de la energía mecánica resultante de la gravedad o movimiento de las partes del cuerpo que cargan el músculo como si fuera un muelle, almacenando energía hasta que sea liberada. De esta forma, la fuerza total de salida generada por un músculo proviene de la acción combinada de la contracción activa y de la reacción elástica.

En algunas situaciones, como cuando se corre por una pista nivelada a velocidad constante, los músculos de las piernas necesitan acortarse muy poco para mantener al animal en movimiento. Los músculos y los tendones absorben y liberan la energía mecánica para mantener los movimientos cíclicos de las extremidades, y soportar el peso del cuerpo, como un zanco elástico almacena la energía gravitatoria cuando entra en contacto con el suelo, y después la libera para ayudar al salto; un

músculo puede actuar de manera semejante al muelle que almacena y libera la energía gravitatoria. En la carrera durante la fase de colocación, los músculos de las piernas se acortan muy poco y almacenan energía, luego retroceden elásticamente para volver a almacenar energía cuando el pie presiona en el suelo. Mecánicamente, es semejante al rebote en el baloncesto; se necesita poca fuerza para mantener el salto. Sin embargo, cuando se corre cuesta arriba, o lento, o acelerando los músculos deben trabajar mucho. En estas condiciones, se renueva más músculo, y su acortamiento será mayor para así producir la fuerza necesaria.

### Curvas de tensión-longitud para un músculo

Las propiedades de la curva de tensión-longitud para un músculo (Fig. 10.9) son distintas a las de las curvas de tensión-longitud para una fibra muscular aislada (Fig. 10.6). Esto se debe a que el músculo incluye láminas de tejido conjuntivo que añaden un componente elástico al componente activo de la fuerza. Puesto que los componentes activo y elástico de un músculo cooperan en la fuerza generada, su curva de tensión-longitud es una mezcla de ambas. La **tensión pasiva** representa la fuerza requerida para estirar el músculo relajado y aumentar su longi-



Cuando se ejercitan los músculos, se hacen más grandes; o al menos ocurre esto si el ejercicio implica un aumento de carga y se continúa de manera regular durante un periodo de tiempo. El humorista Robert Benchley tenía un sofá que llamaba «el sendero». Según describe, cuando los amigos le incitaban a hacer ejercicio, se veía obligado a excusarse y salía de forma cortés de la habitación en la que estaba para pasar algún tiempo «en el sendero». Siempre se sorprendieron de ver cómo parecía descansado al regreso. Para la mayoría de nosotros el ejercicio significa algo más que esto, pero, estrictamente hablando, cuando un músculo se contrae, incluso durante un paseo lento, está siendo «ejercitado». Así, el fisiólogo prefiere el término de sobrecarga crónica al de ejercicio para describir los niveles elevados de actividad muscular sostenida, o exactamente «entrenamiento» para reconocer las exigencias musculares elevadas y sus consecuencias. Los músculos se agrandan en respuesta al entrenamiento, que se produce como consecuencia de varios cambios en el interior del músculo. Proliferan los capilares y el tejido conjuntivo fibroso aumenta para añadir volumen al músculo. Sin embargo, el aumento del volumen muscular resulta fundamentalmente del agrandamiento de las células existentes. Cada célula añade más miofilamentos, con lo que se produce un aumento de la superficie de la sección transversal de hasta un 50% según ciertos programas de entrenamiento. Hasta hace poco, fue menos clara la evidencia que acompaña al aumento del número de fibras. Las fibras individuales son mayores, pero no parece que aumente su número. Si se aplica un peso al ala de una codorniz, el esforzado músculo gran dorsal muestra una dramática ganancia en masa a medida que aumenta el número de fibras y tamaño. Pero en este ejemplo aviar, la sobrecarga es continua y no intermitente como en la mayoría de los ejercicios de entrenamiento. En los gatos, se puede inducir, mediante el ejercicio, un pequeño aumento en las fibras (9% de aumento). Aparentemente, estas fibras adicionales no proceden de la división de las existentes; en cambio se añaden nuevas fibras de células indiferenciadas del músculo. Por ello, los estudios actuales indican que el gran aumento de la masa muscular inducida por el entrenamiento se produce por algún

cambio en el número de fibras, pero fundamentalmente por un aumento del tamaño de cada una de ellas. Donde los hombres, o las ratas, o los gatos se han ejercitado para las pruebas de respuesta fisiológica al entrenamiento de sus músculos, los que responden a la sobrecarga crónica son los que verdaderamente están implicados en el aumento de actividad. Por ejemplo, si un hombre se entrena para una ejercicio de bicicleta, los músculos de ambas piernas serán más grandes durante el extenso periodo de entrenamiento. Si solamente se sobrecarga una pierna por el ejercicio de la bicicleta, sólo los músculos de esta pierna serán más grandes. La respuesta fisiológica está localizada.

Cómo se adaptan los tipos de fibras a la sobrecarga es algo complicado. Sin duda las fibras musculares cambian durante el desarrollo. La inervación parece jugar una parte en determinar el tipo de fibra. Los músculos de las extremidades de los gatitos poseen fibras de estiramiento lento. En el adulto, algunos de estos mismos músculos toman las propiedades de fibras de estiramiento rápido. Todavía más, la inervación nerviosa parece tener parte en determinados tipos de fibras. Si experimentalmente se conectan los nervios que estimulan a las fibras de estiramiento rápido y lento, en cierta medida la fibra muscular toma las propiedades contráctiles de sus nuevos nervios (p. ej., los músculos de estiramiento lento se hacen rápidos y viceversa). Sin embargo, resulta menos claro cómo responden al entrenamiento las fibras musculares. La respuesta del músculo al entrenamiento depende en parte de la naturaleza del entrenamiento, principalmente de la carga movida y de la duración del entrenamiento. Pedalear una bicicleta contra una resistencia fácil tiene efectos diferentes que hacerlo contra una resistencia alta.

Se han examinado atletas de alto nivel para estudiar las respuestas de los músculos al entrenamiento. Se hicieron biopsias y se tomaron pequeñas muestras de músculos para su examen. Cuando se hizo esto en los cuádriceps de los corredores de élite de la maratón, los músculos mostraron una gran proporción de fibras de estiramiento lento. Cuando las biopsias se tomaron en los mismos músculos de los velocistas de élite, el cuádriceps demostró tener una mayor proporción de fibras de

estiramiento rápido, lo que sugiere que las características fisiológicas de los músculos de la pierna están emparejadas al acontecimiento atlético. Los corredores de resistencia tienen más fibras de estiramiento lento pero fibras resistentes a la fatiga. Los velocistas tienen más fibras de estiramiento rápido. ¿Estas fibras musculares son proporcionales a los entrenamientos? Para responder a esta cuestión se entrenaron hombres en un programa de resistencia que consistió en realizar dos veces al día bicicleta intensa. Se hizo la biopsia de la proporción de fibras lentas en el vasto lateral (*vastus lateralis*) antes y después de seis meses del programa de resistencia. El potencial oxidativo del músculo, su disponibilidad para utilizar oxígeno en sintetizar ATP, fue cerca del doble. Este aumento de la capacidad oxidativa tuvo lugar en todos los tipos de fibras, no justo en las lentas o en las rápidas sino en ambas. Además, aumentó la concentración de capilares que irrigaban el músculo. Finalmente los músculos crecieron con el entrenamiento, como podría esperarse, pero la proporción del tipo de fibras no cambió significativamente. El entrenamiento proporciona características, pero no cambia los tipos de fibras básicos que componen el músculo. El entrenamiento por sí solo no parece ser suficiente para convertir a un corredor de maratón de clase mundial en uno de los velocistas de élite. Esto ha despertado la búsqueda de los futuros atletas, o de un animal como los caballos de carreras o los galgos. A los atletas olímpicos se les descubre pronto, por biopsias, y los preparan para una carrera de esplendor; sin embargo no es tan simple, aunque fuera deseable. El máximo de las características (marcas) de un atleta es algo más que músculos. La ampliación de la vascularización muscular, la aptitud del sistema respiratorio para suministrar oxígeno, el ritmo de conversión de energía almacenada en energía disponible, y todo aquello que afecta a las características del atleta, sin tener en cuenta la «motivación» que constituye también un factor importante. Sin duda, la fisiología del músculo y del tipo de fibra ponen barreras a las marcas, pero de manera compleja. Todavía no somos capaces de prever con certeza las características atléticas futuras conseguidas por un hombre o una raza de caballos.



tud, y es una consecuencia de los componentes elásticos del músculo, principalmente de sus fibras de colágeno. La **curva de tensión total** se mide a diferentes longitudes del músculo cuando éste se contrae. La suma de los componentes activo y elástico constituyen la tensión total. La **tensión activa**, la aportación hecha solamente por el componente activo, proviene de la diferencia entre la tensión total y la tensión pasiva.

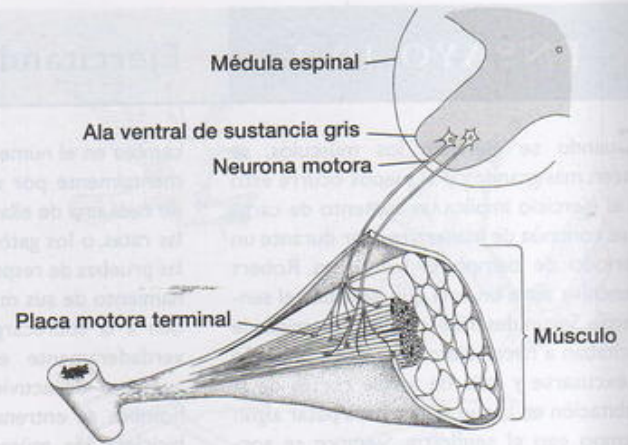
La forma de esta curva de tensión-longitud puede ser importante cuando pensamos acerca del diseño del hueso y de los sistemas musculares. Las fibras musculares, al ser el componente que produce la tensión activa, tienen una longitud a la que la tensión en ellas es máxima. Así, cualquier músculo dado tiene una longitud a la que produce el máximo de tensión activa (Fig. 10.9a), lo que implica que un músculo que debe acortarse a una distancia relativamente larga no puede producir la fuerza máxima en un ciclo completo de movimiento. Por tanto, si una parte del esqueleto se mueve una cierta distancia, es frecuente encontrar algunos músculos que actúan para mover el hueso en la misma dirección (Fig. 10.9b). Durante el movimiento, cada músculo alcanza su pico de tensión en un punto ligeramente diferente, pasándose la responsabilidad de generar el máximo de potencia de un músculo al siguiente cuando el hueso gira. Esto podría explicar por qué algunos músculos que duplican sus acciones forman parte de un diseño donde un gran músculo podría parecer suficiente.

De otro modo, la posición de algunas articulaciones permite que se produzca en un momento particular más fuerza de articulación, probablemente porque las curvas de tensión-longitud de distintos músculos están aproximadamente alineadas. Este parece ser el caso del cierre de la mandíbula en humanos, en la que la fuerza máxima de mordisco se produce en la posición medio abierta y los músculos principales del cierre mandibular concurrentemente alcanzan en este punto el pico de fuerza.

## Fuerza graduada

La onda eléctrica de despolarización que llega del nervio y se extiende a la fibra muscular debe alcanzar o exceder el nivel umbral, de otra manera no tiene lugar la contracción. En consecuencia, la excitación nerviosa es **todo o nada**; o se alcanza este nivel o no; esencialmente la fibra muscular se contrae al máximo, o no se contrae. Sin embargo, la tensión generada por la fibra muscular no es graduada. No aumenta proporcionalmente con la magnitud del estímulo nervioso. Un momento de reflexión sobre esta característica de la contracción de la fibra muscular producirá un rompecabezas. Si la activación de una fibra muscular es todo o nada, entonces ¿cómo se produce el movimiento gradual?

Por ejemplo, el mismo músculo puede producir una fuerza graduada suministrando una fuerza mayor al hueso cuando el animal mueve una carga pesada, o una fuerza pequeña cuando mueve una carga pequeña. Por ejemplo, cuando usted levanta con su mano un peso grande, pero no excesivo, el bíceps braquial se iguala al trabajo, y proporciona la gran fuerza necesaria; pero cuando levanta con el antebrazo un lápiz ligero, el mismo bíceps braquial produce una fuerza menor para el cometido. Una manera en la que se genera la fuerza graduada es por **modulación de ritmo**. Hasta un determinado punto, la fuerza aumenta según lo hace el **ritmo** de llegada de los impulsos nerviosos. El aumento de la fuerza con el ritmo de los impulsos constituye la modulación del ritmo. Finalmente, esta fuerza es máxima y no aumenta más incluso si el ritmo de impulsos continúa aumentando. En el rango de respuestas graduadas con



**FIGURA 10.10** Dos unidades motoras. Cada músculo es innervado por muchas neuronas motoras, pero cada una de ellas solamente inerva unas pocas fibras musculares. El suministro selectivo de unidades motoras adicionales puede aumentar la fuerza muscular. De esta manera, el número de fibras musculares que se contraen puede aumentar en cantidades graduales hasta igualar la fuerza requerida para efectuar el trabajo.

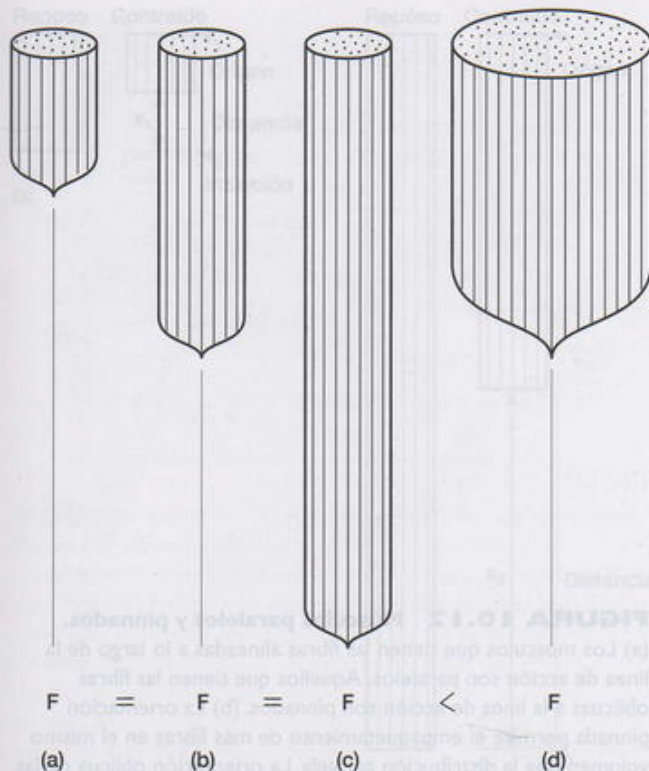
modulación de ritmo, los nervios motores de una fibra muscular pueden desarrollar una fuerza graduada de salida.

Una segunda vía en que esta fuerza graduada se puede corresponder con las cargas se produce por una contracción selectiva de unas pocas, muchas o todas las fibras musculares de un músculo. ¿Cómo se hace esto? Una neurona motora inerva exclusivamente a un grupo de fibras musculares. Otra neurona hace lo mismo pero inerva un grupo diferente de fibras musculares de ese músculo. Se denomina **unidad motora** al conjunto formado por una neurona motora y el grupo de fibras musculares que inerva. Con un abastecimiento adicional de neuronas motoras, el sistema nervioso central puede aumentar, de forma selectiva, la fuerza de salida total que un músculo genera hasta que se equipare a las cargas (Fig. 10.10). No es sorprendente que si se requieren movimientos delicados haya menos fibras musculares para cada neurona que lo inerva. Las unidades motoras de los músculos laríngeos que controlan la vocalización, o los músculos extrínsecos que mueven los ojos, pueden contener hasta diez fibras musculares, mientras que la unidad motora del gran músculo gastrocnemio de la pierna puede tener varios cientos de células musculares por neurona motora.

## Superficie de la sección transversal

La fuerza máxima producida por un músculo es proporcional a la superficie total de la sección transversal de todas sus miofibrillas. Dos términos expresan esta relación entre la tensión y las fibras musculares. La superficie de la sección transversal de un músculo perpendicular a su eje longitudinal en la parte más gruesa constituye su **sección transversal morfológica**. La **sección transversal fisiológica** del músculo representa la superficie de la sección transversal de todas las fibras del músculo perpendicular a sus ejes longitudinales. En los músculos en los que todas las fibras son paralelas entre sí y al eje longitudinal del músculo, las secciones transversales morfológicas y fisiológicas son iguales. Si las fibras son oblicuas al eje longitudinal del músculo, la sección transversal fisiológica del





**FIGURA 10.11** La fuerza muscular es proporcional a la superficie de la sección transversal. (a-c) Músculos que difieren en longitud, pero que tienen igual superficie transversal, por tanto producen la misma fuerza. (d) Un músculo con una superficie transversal mayor, y por ello con más fibras musculares, produce una tensión mayor que los otros músculos.

músculo representa un índice más seguro de su capacidad para generar tensión. La sección transversal fisiológica es la expresión del número de fibras musculares presentes. Cuanto mayor es el número de fibras, mayor es la tensión y la fuerza máxima producida. Así, en contra de lo que en un principio se podría esperar, un músculo largo y otro corto que tengan las mismas secciones transversales fisiológicas, generan la misma fuerza, no fuerzas diferentes (Fig. 10.11a-c).

Esto es algo análogo a las propiedades de una cadena; una cadena no es más fuerte que su eslabón más débil. El incrementar la longitud de la cadena no la hace más fuerte. Para aumentar su fortaleza, se añaden más secciones paralelas de cadena adyacentes unas a otras. De manera semejante, una célula muscular podría considerarse como un paquete que contiene cadenas de sarcómeros, con su tensión limitada al sarcómero más débil. Por lo tanto, aumentando la longitud no se aumenta la tensión; el número de cadenas de sarcómeros adyacentes debe aumentarse haciéndolo el número de fibras musculares paralelas (Fig. 10.11d).

### Orientación de las fibras

La tensión generada por un músculo varía con la orientación de sus fibras. Hay dos formas generales en las que pueden distribuirse las fibras musculares y cada una otorga diferentes propie-

dades mecánicas. Un **músculo paralelo** es aquel en el que todas las fibras están orientadas a lo largo de la línea de la tensión generada; tiene, como su nombre indica, fibras paralelas entre sí. Las fibras de un **músculo pinnado** son oblicuas a la línea de la fuerza generada, y se insertan en un tendón común que recibe las fibras musculares inclinadas (Fig. 10.12a). Cada tipo de músculo tiene sus ventajas y desventajas.

Los músculos paralelos son mejores para mover una carga ligera a lo largo de una distancia grande. Son ejemplos, el esternocleidomastoideo que gira la cabeza, o el largo sartorio que cierra la extremidad posterior. Los músculos pinnados son más adecuados para mover cargas pesadas a distancias cortas (Fig. 10.12b). Un ejemplo es el fuerte músculo gastrocnemio del becerro. Se inserta en el calcáneo y ejerce considerable fuerza para extender el pie y levantar el peso del cuerpo, pero se puede acortar sólo a través de una pequeña distancia.

Para ambos tipos de músculos, paralelos y pinnados, la generación de la tensión se basa en el mecanismo de contracción de los filamentos deslizantes. Sus propiedades mecánicas provienen de diferencias en la distribución de las fibras. El músculo pinnado permite el empaquetamiento de más fibras musculares en el mismo espacio. Consideren dos músculos de igual tamaño y forma pero con una distribución de fibras diferente. En un volumen dado, los músculos pinnados tienen fibras más cortas pero en mayor número que los músculos paralelos. Siendo más cortas e inclinadas, un cierto ángulo respecto a la línea de acción del músculo, los músculos pinnados acortan menos, así que su tendón de inserción se mueve una distancia corta. Sin embargo, al haber más fibras empaquetadas en el mismo espacio, la fuerza aprovechable a lo largo de la línea de acción es mayor (Fig. 10.12b).

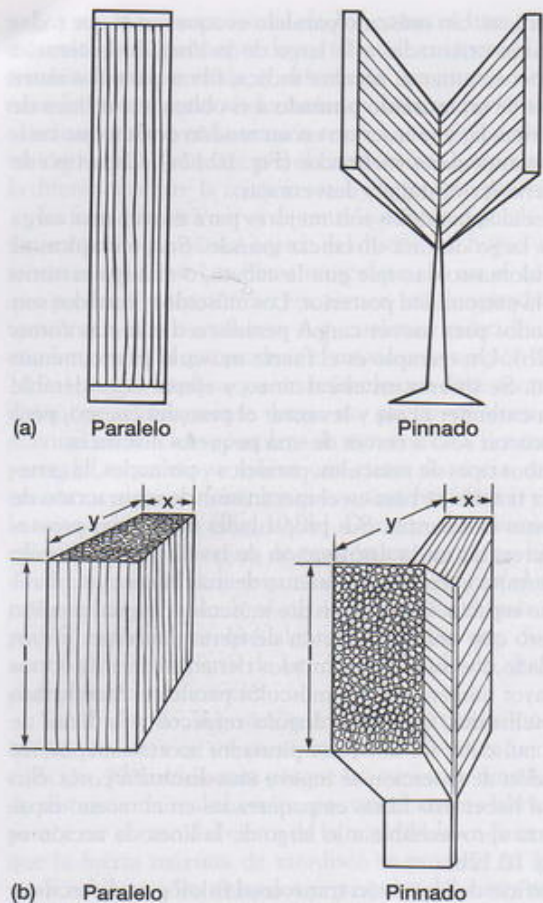
La superficie de la sección transversal fisiológica de un músculo pinnado es mayor que la de un músculo paralelo equiparable. En un músculo pinnado, la fuerza producida por las fibras individuales se pueden separar en sus vectores componentes, uno un componente útil alineado con el tendón y otro en ángulo recto que no contribuye a la fuerza útil (Fig. 10.12c). El componente de la fuerza útil, calculada mediante trigonometría de vectores, es igual a la fuerza de la fibra ( $F_f$ ) por  $n$  veces el coseno del ángulo que forman las fibras ( $\theta$ ), o  $F_f \cos \theta$ . Con tal que este ángulo que forman las fibras no sea demasiado grande, la mayoría de la fuerza de la contracción fibrilar producirá un gran vector componente aprovechable a lo largo de la línea de acción del tendón. Este componente de fuerza aprovechable es un poco menor que la tensión de las fibras, pero esto se compensa por tener más fibras que un músculo paralelo de tamaño equiparable.

En la práctica, la mayoría de los músculos están a medio camino entre los dos extremos especializados, paralelo y pinnado. Sin embargo, lo que debería subrayarse es que las diferentes propiedades de los músculos paralelos y pinnados no proceden de diferencias en su mecanismo de contracción a nivel molecular. Las diferentes propiedades del funcionamiento total se originan en el nivel de organización tisular.

### Velocidad de acortamiento

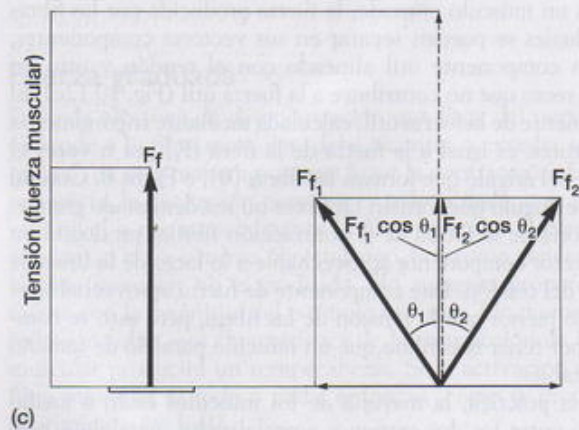
Si otros factores (tales como la fisiología de las fibras y el ángulo de éstas) no varían, la velocidad de acortamiento es mayor en un músculo largo que en un músculo corto (Fig. 10.13a,b). Asumimos que tenemos dos músculos idénticos en todas las propiedades y dimensiones, excepto que uno es largo y otro corto; el tiempo que tarda cada uno en contraerse a la mitad de su longitud es igual, pero la velocidad a que se mueve el punto de inser-





(a) Paralelo Pinnado

(b) Paralelo Pinnado



(c)

ción es mayor en el músculo más largo, pues tiene más sarcómeros en serie, y sus velocidades son aditivas. Así, cuanto mayor es la longitud de un músculo, la velocidad de su inserción también es mayor.

### Distancia de acortamiento

La distancia absoluta a través de la cual un músculo se contrae es mayor para un músculo largo que para uno corto. Esta propiedad, como la velocidad, es una consecuencia del efecto aditivo de las cadenas de sarcómeros. Según se acorta un sarcómero, su distancia de desplazamiento se añade a la de los sarcómeros adyacentes en serie. Al haber más sarcómeros en cada cadena de un

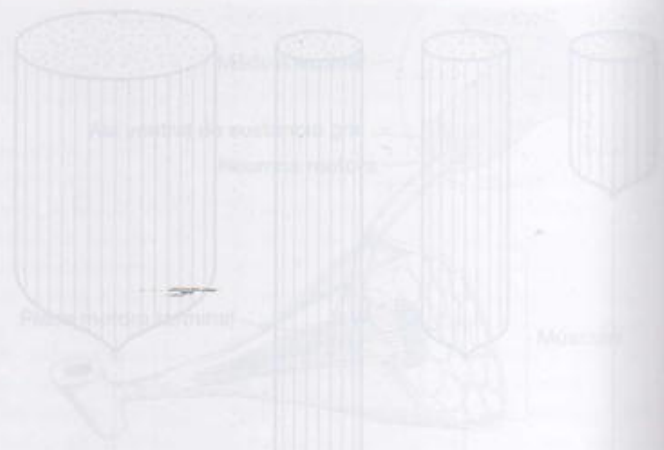


FIGURA 10.10 Diagrama de un sistema de palanca. Cada músculo es movido por muchas fibras musculares, pero cada una de ellas ejerce una fuerza muy pequeña. El sistema de palanca convierte estas fuerzas en una fuerza mayor.

### FIGURA 10.12 Músculos paralelos y pinnados.

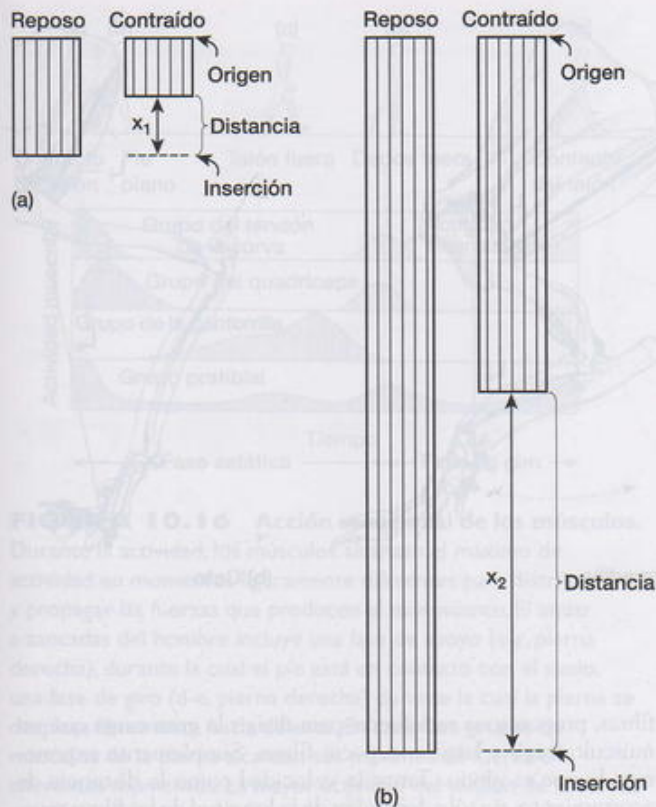
(a) Los músculos que tienen las fibras alineadas a lo largo de la línea de acción son paralelos. Aquellos que tienen las fibras oblicuas a la línea de acción son pinnados. (b) La orientación pinnada permite el empaquetamiento de más fibras en el mismo volumen que la distribución paralela. La orientación oblicua de las fibras en el músculo pinnado reduce la distancia efectiva a través de la cual se puede mover la inserción, y reduce ligeramente la fuerza que cada fibra puede dirigir a lo largo de la línea de acción. Sin embargo, el gran número total de fibras compensa y hace al músculo pinnado especialmente adecuado para mover cargas pesadas en distancias cortas. Ambos bloques musculares son de igual tamaño tridimensional,  $xyl$ . La fuerza que el músculo paralelo puede producir es proporcional a su sección transversal,  $xy$ . La fuerza del músculo pinnado es mayor, siendo proporcional a su sección transversal fisiológica,  $xl$  de un lado más  $xl$  del otro. (c) La fuerza que una fibra produce a lo largo de la línea de acción en un músculo paralelo es igual a la fuerza de la fibra. En un músculo pinnado la fuerza útil de una fibra queda a lo largo de la línea de acción del músculo. Esta fuerza útil es el componente trigonométrico de la fuerza de la fibra ( $F_f$ ) por el coseno del ángulo que forma la fibra con la línea de acción del músculo ( $\theta$ ). Puesto que en un músculo pinnado se pueden empaquetar más fibras en el mismo volumen, la fuerza útil de dos fibras se suma con lo que resulta una fuerza total mayor que en una de tamaño similar de músculo paralelo.

músculo largo, el efecto aditivo es mayor en este músculo que en uno corto. Como resultado, la inserción de un músculo largo se desplaza a más distancia que la inserción de un músculo corto.

### Sistema de palanca músculo-hueso

La acción de un músculo es más que una simple propiedad de su fisiología subyacente o de la disposición de las fibras. A menudo, la acción de un músculo depende de cómo se fija a los huesos del sistema de palanca. Por ejemplo, un músculo que sólo cruza una articulación puede fijarse cerca (proximal) o lejos (distal) del punto de rotación en la articulación. Cada sitio de inserción,



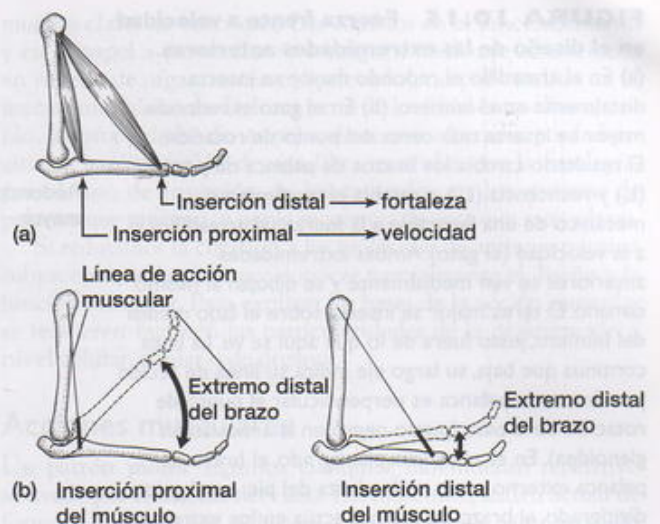


**FIGURA 10.13** El punto de inserción de un músculo largo tiene mayor velocidad y se mueve a mayor distancia que uno corto. (a) Un músculo corto que se contrae a la mitad de su longitud de reposo acorta la longitud una distancia  $x_1$ . (b) La contracción muscular a mitad de su longitud se hará en la misma cantidad de tiempo si el músculo tuviera el mismo tipo de sarcómeros. Pero la velocidad de contracción de las cadenas de sarcómeros es aditiva, lo que a una distancia mayor produce una velocidad más rápida ( $x_2$ ). Cuando se necesita un desplazamiento rápido por lo general se ven implicados músculos largos.

proximal o distal, da lugar a propiedades mecánicas diferentes. El músculo que se inserta distalmente es más adecuado para movimientos fuertes; el que se inserta proximalmente lo es para movimientos rápidos. Si quiere girar una puerta pesada o una que esté cerrada, aplicará la fuerza lo más lejos de las bisagras para ejercer más palanca. Si quiere abrir rápidamente una puerta ligera, aplicando la fuerza próxima a las bisagras conseguirá mejores resultados. Estas diferencias surgen de las diferencias de una simple ventaja mecánica, pero una a expensas de la otra. El movimiento rápido (inserción proximal) va a expensas del movimiento fuerte (inserción distal) y viceversa.

El punto de inserción también afecta a la distancia a través de la cual una parte que gira se mueve. Por ejemplo, el músculo bíceps braquial (*biceps brachii*) genera un largo giro del extremo del antebrazo si está insertado próximo a la articulación del codo. Si el bíceps tiene una inserción distal y acortada la misma distancia, proporciona un giro más corto del antebrazo (Fig. 10.14a,b).

Un análisis hipotético de las extremidades indica que debe, inevitablemente, adoptarse un compromiso entre los diseños



**FIGURA 10.14** Fuerza frente a velocidad. Un músculo que se inserta en varios puntos en un sistema de palanca produce diferentes ventajas mecánicas. (a) Si se inserta cerca (proximal) del punto de rotación, el músculo favorece la velocidad. Si se inserta distalmente a este punto de rotación, se favorece la fuerza. (b) La inserción proximal también favorece un mayor recorrido del extremo distal de la parte girada. La barra gruesa maciza representa la distancia del músculo al acortarse, que es igual en ambos.

que favorecen la fortaleza y los que favorecen la velocidad del desplazamiento. Por ejemplo, el redondo mayor (*teres major*), que va desde la escápula al húmero, se inserta más distalmente en la extremidad anterior de un armadillo (cavador fuerte) que en la de un gato (corredor veloz; Fig. 10.15a,b). Esta relación proximal y distal se puede expresar como el **rendimiento de palanca**, la relación del brazo de potencia al brazo de resistencia. La distancia perpendicular desde el punto de rotación del hueso a la línea de acción del músculo sobre este punto de rotación constituye el brazo de potencia ( $L_p$ ). Desde el punto de rotación al punto en el que se aplica el movimiento constituye el brazo de resistencia ( $L_r$ ). Para el armadillo esta relación es de alrededor de 1:5, y para el gato cerca de 1:9. El armadillo tiene la ventaja de que en su sistema de antebrazo tiene una fuerza mayor que el guepardo. En el armadillo el punto de inserción del músculo está colocado más distalmente, y la pierna es relativamente más corta, lo que proporciona al redondo mayor la ventaja de la fuerza. Sin embargo, con respecto a la velocidad, las relaciones vistas para los músculos del antebrazo del gato le dan ventaja en la velocidad. La relación 1:9 indica que los dedos se mueven nueve veces más rápidos que el punto de fijación del músculo. Se consigue una relación elevada de la oscilación de la extremidad, pero a expensas de la fortaleza. Esta hipótesis de los cambios en las características con los cambios en las relaciones esperan aún verificación experimental en muchos animales. Tal análisis proporciona un atisbo provisional de las ventajas y desventajas mecánicas de los diseños alternativos de la extremidad.

#### Brazos de palanca (p. 139)

Incluso en la misma extremidad del mismo individuo, los diferentes músculos se pueden insertar en el hueso de manera que logran diferentes rendimientos de palanca, y hacen distin-



### FIGURA 10.15 Fuerza frente a velocidad en el diseño de las extremidades anteriores.

(a) En el armadillo el redondo mayor se inserta distalmente en el húmero. (b) En el gato el redondo mayor se inserta más cerca del punto de rotación. El resultado cambia los brazos de palanca de potencia ( $L_i$ ) y resistencia ( $L_o$ ), y cambia el rendimiento mecánico de una favorable a la fuerza (el armadillo) o a la velocidad (el gato). Ambas extremidades anteriores se ven medialmente y se dibujan al mismo tamaño. El teres mayor se inserta sobre el lado medial del húmero, justo fuera de lo que aquí se ve. La línea continua que baja, su largo eje indica su línea de acción y su brazo de palanca es perpendicular al punto de rotación de la pata (punto negro en la articulación glenoidea). En el armadillo, plantigrado, el brazo de palanca externo actúa en la planta del pie; en el gato, digitígrado, el brazo de palanca actúa en los extremos de los metacarpos.

Según la investigación de Hildebrand.

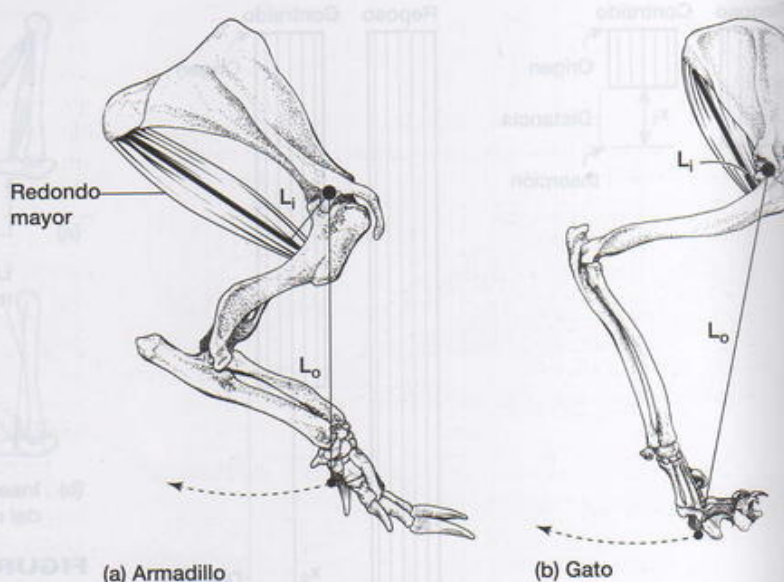


FIGURA 10.12 Músculos paralelos y piramidales. En los músculos que tienen fibras alineadas a lo largo de la línea de rotación, los pequeños que tienen las fibras

tas aportaciones a la fortaleza o a la velocidad durante la oscilación de la extremidad. Muchos animales cursores tienen **músculos de alta** o **baja velocidad**. Los de esta última logran una mayor fuerza mecánica para ayudar a vencer la inercia cuando acelera o se mueve la masa de la extremidad. Los músculos de alta velocidad logran un rendimiento en velocidad, y producen oscilaciones rápidas de la extremidad.

Además de los efectos sobre la fortaleza o la velocidad, la inserción proximal de un músculo tiene más consecuencias sobre su funcionamiento. Si un músculo está insertado cerca del punto de rotación, puede producir un largo desplazamiento del extremo distal de un hueso, mientras que se acorta muy poco alrededor del pico de fuerza de su curva de tensión-longitud. Si se inserta distalmente, el músculo debería contraerse mucho más para lograr el mismo desplazamiento distal del hueso. Por lo general, cuanto más efectivamente esté acortado un músculo, más energía consume incluso si la fuerza permanece igual. Por tanto, los músculos insertados proximalmente utilizan menos energía y proporcionan un diseño más económico para girar los segmentos de la extremidad durante la locomoción.

Deberían destacarse algunas reservas. En primer lugar, la mayoría de estos principios de acción y diseño se basan en argumentos teóricos, tomados de las supuestas consecuencias mecánicas de los lugares de fijación y los rendimientos del brazo de palanca. Se ha demostrado que existen dificultades para confirmar muchos de esos argumentos teóricos por pruebas experimentales directas. En segundo lugar, la mayor parte de los argumentos suponen que los cambios en el brazo de palanca no darán lugar a una reducción del trabajo, o de otro modo, el músculo no debería depender del trabajo. Evidentemente, cuando un gran músculo trabaja con un brazo de palanca muy pequeño no podría mover una parte con eficacia. En tercer lugar, asumimos que el músculo y su superioridad mecánica están cómodamente equiparados con su carga externa. Por ejemplo, nosotros advertimos que a mayor longitud de las fibras musculares, mayor es la velocidad, y mayor la distancia de acortamiento. No obstante, si se mueve una carga *pesada*, entonces puede ser cierto lo contrario. Un músculo corto pero fuerte y provisto de muchas

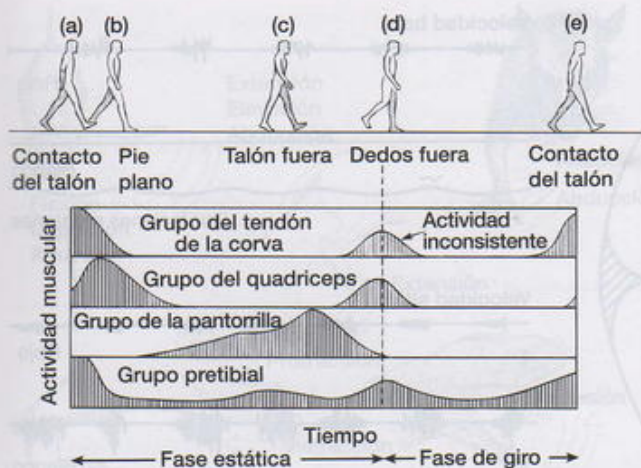
fibras, proporciona más fuerza para dirigir la gran carga que un músculo frágil y largo con pocas fibras. Simplemente exponemos lo que es obvio. Tanto la velocidad como la distancia de acortamiento, no sólo dependen de la longitud de las fibras musculares sino también de la relación de la fuerza generada y el tamaño de la carga externa. A partir de las prudentes generalizaciones acerca de la fuerza de la velocidad y la distancia de acortamiento, podemos reconocer el cambio entre el diseño del músculo interno y el tamaño de la carga externa.

### Secuencia de las acciones musculares

Los músculos de la carrera no actúan aisladamente. Cualquier movimiento implica la actuación de varios músculos y cada uno de ellos, durante el movimiento, logra su fuerza máxima en tiempos diferentes. Por ejemplo, el movimiento de paso largo del hombre se compone de dos fases: la **fase de posición**, cuando el talón golpea el suelo mientras que la punta del pie se levanta desde él, y la **fase de oscilación**, en la que la punta del pie es levantada del suelo hasta que el talón lo golpea otra vez (Fig. 10.16a-e). Durante estas fases, los músculos que mueven la pierna se activan en diferentes puntos. Cuando el talón toca el suelo, los músculos de la corva y pretibiales alcanzan la máxima actividad; después de ello, el cuádriceps aumenta su actividad cuando el torso es llevado hacia delante por encima de la pierna. Con el talón levantado del suelo, el grupo de músculos de la pantorrilla (gastrocnemio, sóleo) aumentan su actividad. Durante la fase de oscilación, la mayoría de estos músculos son eléctricamente inactivos o muestran una actividad baja cuando la gravedad hace oscilar la pierna inclinada hacia delante como un péndulo situado bajo el cuerpo. La utilización selectiva de los músculos reduce de forma importante las contracciones musculares y la energía total gastada.

Durante la locomoción normal, el sistema nervioso central coordina este modelo elaborado de despliegue selectivo de músculos. Una parte de la dificultad en el diseño de piernas artificiales para el hombre, en sustitución de las amputadas, se debe a esta complejidad de secuencia y acción muscular. La prótesis no sólo tiene que producir las fuerzas necesarias, sino que estas





**FIGURA 10.16** Acción secuencial de los músculos.

Durante la actividad, los músculos alcanzan el máximo de actividad en momentos ligeramente diferentes para distribuir y propagar las fuerzas que producen el movimiento. El andar a zancadas del hombre incluye una fase de apoyo (a-c, pierna derecha), durante la cual el pie está en contacto con el suelo, una fase de giro (d-e, pierna derecha) durante la cual la pierna se desplaza libremente hacia delante. En cada fase grupos de músculos de la pierna alcanzan sus máximos de fuerza en diferentes momentos. La mayor actividad del tendón de la corva, el cuádriceps y los músculos pretibiales tiene lugar al principio de la fase de apoyo. El grupo de la pantorrilla alcanza el máximo de actividad y, presumiblemente de fuerza, justo antes del final de la fase de apoyo.

Modificado de J. V. Basmajian.

fuerzas deben ser generadas en el orden idóneo si tienen que imitar exactamente la locomoción normal.

La puesta en funcionamiento de los tipos de músculo es también selectiva. Por ejemplo, en los elasmobranchios y en algunos teleosteos primitivos, las fibras rojas son resistentes a la fatiga, mientras que las blancas se cansan fácilmente aunque su contracción es más rápida. Los estudios electromiográficos realizados en tiburones muestran que el conjunto de músculos rojos del cuerpo produce ondulaciones natatorias a velocidades lentas. Cuando hay un incremento de la velocidad, entran en acción los grupos blancos de musculatura axial (Fig. 10.17a). Las carpas y otros teleosteos tienen músculos «rosas», un tercer tipo de fibra con características fisiológicas intermedias entre el músculo rojo y blanco. Cuando aumenta la velocidad natatoria en la carpa y otros teleosteos, existe una ordenación en la actuación de grupos de musculatura axial, primero rojos, luego rosas y finalmente blancos, cuando la velocidad es muy rápida (Fig. 10.17b).

## Resumen de los mecanismos musculares

Toda la contracción muscular se basa fundamentalmente en el mecanismo de deslizamiento, la formación de puentes transversales entre las moléculas de actina y miosina. Cuando se forman los puentes transversales, se deslizan por delante uno de otro para acortar el sarcómero, que colectivamente acorta la fibra muscular. A pesar de este mecanismo universal, los músculos llevan a cabo una diversidad de trabajos y están implicados en

muchas clases de funciones. Los cambios en el funcionamiento y en el papel a desarrollar se consiguen mediante alteraciones en niveles de organización más elevados, no por cambios en el mecanismo básico de deslizamiento de los filamentos. Por ejemplo, las propiedades de un músculo se ven afectadas por la longitud o la orientación de una fibra muscular, por la fisiología, por el tipo de inserción de los músculos en los sistemas de palanca que mueven, y por la secuencia de acciones musculares.

Si reducimos la cuestión a las moléculas de actina y miosina subyacentes, sólo podemos conocer parcialmente el diseño y la función muscular. Para explicar las bases de la acción muscular se requieren también las particularidades de la organización a nivel celular, tisular o de órgano.

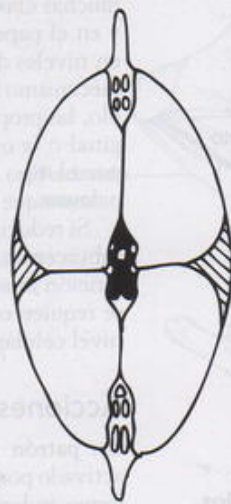
## Acciones musculares

Un **patrón motor** significa cualquier movimiento repetitivo activado por el sistema nervioso. Los músculos pueden actuar de forma independiente, a la vez o en secuencia, para producir patrones motores complejos que controlan el sistema esquelético. Incluso los patrones motores aparentemente simples pueden involucrar a muchos músculos. Mientras se carraspea fuerte para aclarar la garganta, se contraen 253 músculos. Los músculos que actúan conjuntamente para producir un movimiento en la misma dirección general son **sinérgicos**. El bíceps de los brazos y los músculos braquiales de la extremidad superior del hombre son sinérgicos en la acción de flexionar el antebrazo. Los músculos que producen los movimientos opuestos son **antagonistas**. El bíceps de la parte superior del brazo y el tríceps del brazo (triceps brachii) son antagonistas. Se contraen en direcciones opuestas durante la rotación rápida del antebrazo, no para anularse mutuamente sino para equilibrarse y controlar y coordinar los movimientos rápidos o intensos.

En condiciones diferentes, el mismo músculo puede tener diversas acciones. La acción primaria del músculo produce su **movimiento básico**. Sus dos puntos de fijación al sistema esquelético están definidos de acuerdo con ello. El **origen** del músculo es su punto de unión relativamente fijo y su **inserción** es su punto de unión relativamente móvil. Cada uno de los lugares de origen de un músculo es una **cabeza**, y cada uno de los lugares de inserción constituye un **estuche**. Ocasionalmente, un músculo puede actuar sinérgicamente y tener un movimiento secundario además de su movimiento principal. Por ejemplo, el geniohioideo de los mamíferos se encuentra entre el hioideo y el mentón. Su movimiento principal es mover el hioideo, que a su vez mueve la laringe hacia delante. Secundariamente, cuando la laringe se mantiene fija, el geniohioideo actúa en apoyo del músculo digástrico para bajar la mandíbula y ayudar a abrir las mandíbulas. Los músculos pueden actuar como **fijadores** para estabilizar una articulación o un sistema de palanca. Si cierra el puño con suavidad, sólo se contraen los músculos del antebrazo. Sus bíceps y tríceps se mantienen relajados. No obstante, si aprieta su puño con fuerza, su bíceps y tríceps del brazo se contraen involuntariamente, no para ayudar directamente a sus dedos sino para estabilizar la articulación del codo mientras los cercanos músculos del antebrazo aprietan el puño.

Existen otros términos para definir la acción muscular (Fig. 10.18). Flexión y extensión son términos que se aplican principalmente para las extremidades. Los **flexores** doblan una parte con otra en torno a la articulación. Los **extensores** estiran una parte (p.ej., ponerse de puntillas durante el ballet). Los términos aducción y abducción se utilizan por lo general para describir el movimiento de la extremidad relativo al cuerpo. Los **aductores** conducen la extremidad hacia la superficie ven-

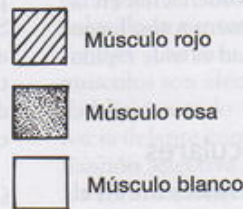




(a) Tiburón



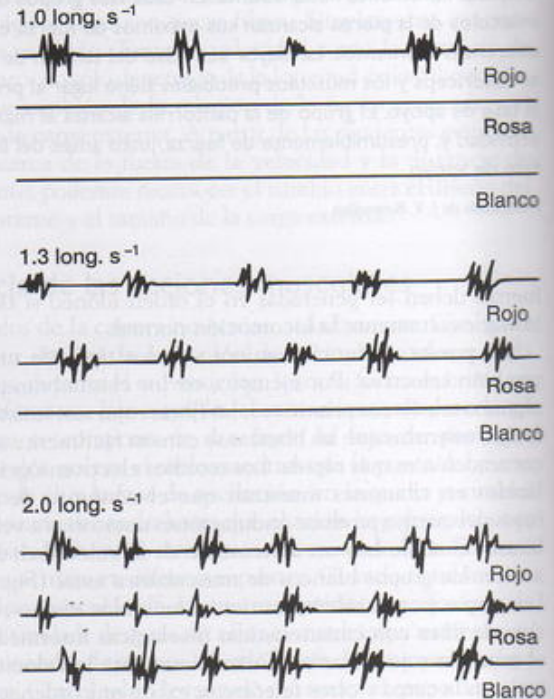
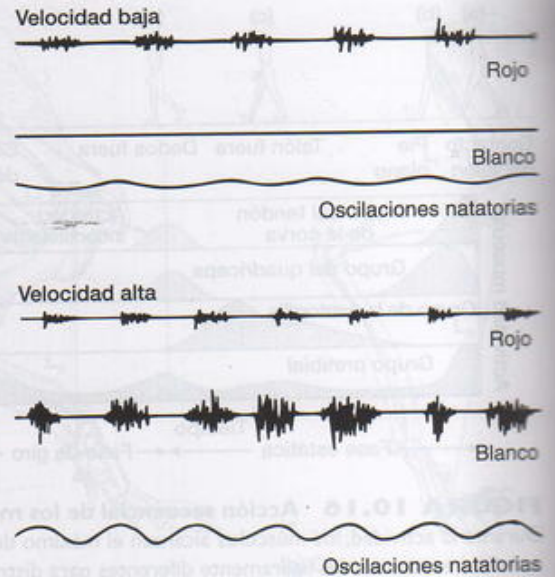
(b) Carpa



**FIGURA 10.17 Suministro secuencial de la musculatura axial en peces.**

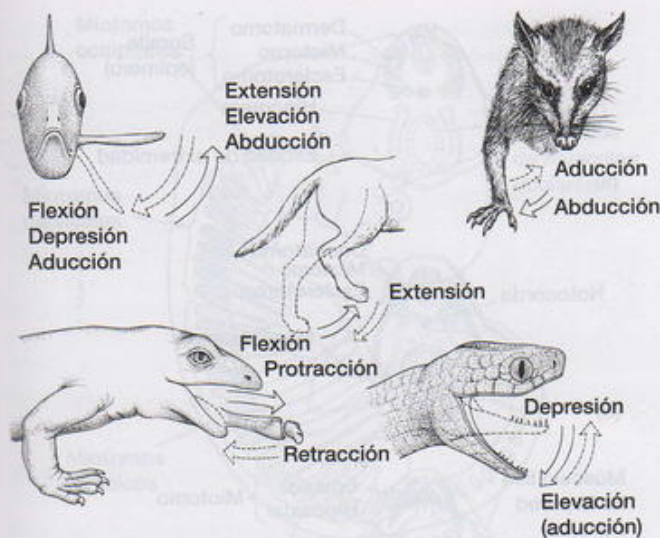
Las secciones transversales de un tiburón (a) y la carpa (b) muestran las posiciones de los tipos de músculos en las colas. La musculatura axial de los peces se caracteriza por tener hasta tres tipos de fibras musculares. Según su aspecto, estos tipos se denominan músculo rojo, rosa y blanco. Representan una secuencia fisiológica desde las fibras fásicas lentas (duración) hasta las fásicas rápidas (fatigable). Puesto que las fibras de un cuerpo están organizadas en regiones diferentes, se pueden insertar electrodos para registrar la velocidad de giro a la que se abastece cada grupo de fibras y comienza a contribuir a las ondulaciones natatorias. (a) En los tiburones solamente hay músculo rojo y blanco. A baja velocidad se contraen las fibras rojas, y a velocidades altas se unen las fibras blancas. El trazado ondulado bajo cada grupo de electromiogramas representa las oscilaciones natatorias del tiburón. (b) En algunos peces teleosteos, como la carpa, existen los tres tipos de fibras. Las fibras musculares rojas, luego las rosas y después las blancas actúan secuencialmente para aumentar la velocidad de natación. Cada miograma representa la actividad eléctrica y así se revela la contracción muscular en cada punto. La longitud del cuerpo por segundo se emplea para expresar la velocidad de natación.

Modificado de Johnson, et al., 1977.



1 s



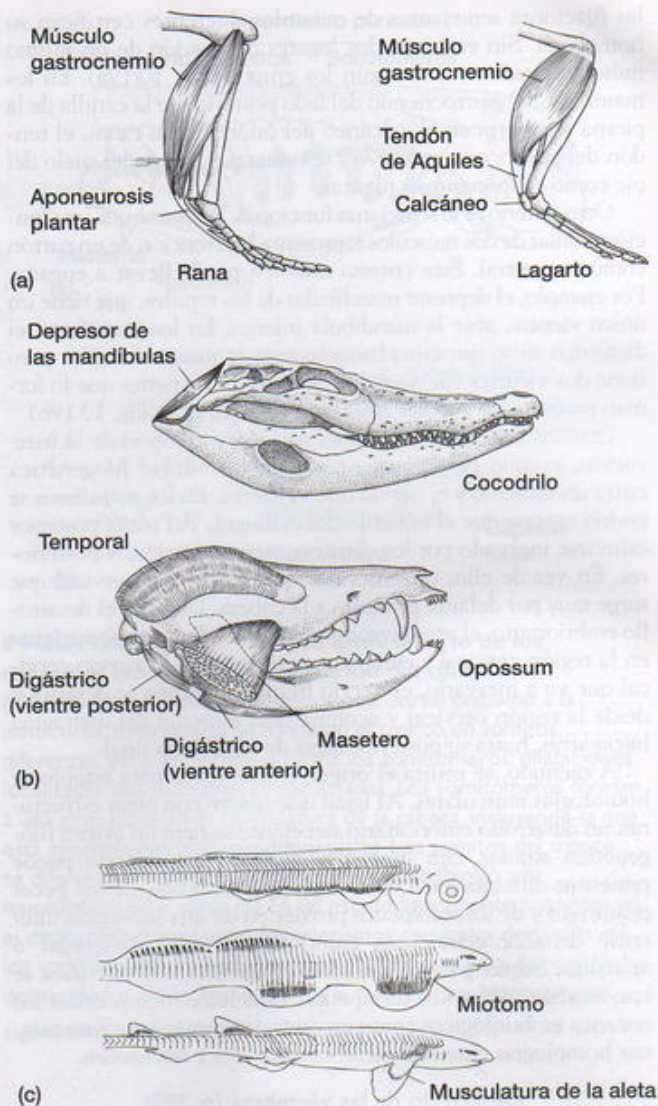


**FIGURA 10.18 Acciones musculares.** La aducción muscular dirige un apéndice hacia la línea media ventral, y la abducción muscular lo separa. Aunque estos términos se aplican a las extremidades de los tetrápodos y a las aletas de los peces, los términos depresión y flexión a veces se usan en los peces como sinónimos de aducción; extensión y elevación son sinónimos de abducción. En los tetrápodos, el término flexión significa doblar una parte, extensión significa estirarla. La protracción envía una parte fuera de su base, la retracción hacia dentro. La apertura de las mandíbulas es depresión o abducción, y el cierre de ellas es elevación o aducción.

tral del cuerpo y los abductores la alejan. Aplicados a la acción mandibular, los elevadores (un tipo especial de aductores) cierran las mandíbulas y los depresores (un tipo especial de abductor) las abren. La contracción de los protractores da lugar a la salida de una parte fuera de su base, como la lengua de una rana, mientras que los retractores la llevan hacia atrás. Una extremidad puede girar mediante músculos rotadores, concretamente supinadores si giran la palma o la planta hacia arriba, y pronadores si la giran hacia abajo. A veces, la rotación se usa de forma general para significar la oscilación de toda la extremidad o también su giro. Los músculos constrictores o esfínteres rodean tubos o aberturas y tienden a cerrarlos (p.ej., los constrictores branquiales alrededor de la faringe, el esfínter intestinal alrededor del ano); los dilatadores actúan antagónicamente abriendo el orificio. Más adelante, en este capítulo, definiremos otras acciones musculares.

### Homologías musculares

Durante su evolución, algunos músculos se han fusionado con otros, otros se han dividido en otros músculos distintos nuevos, algunos han reducido el volumen y otros han cambiado sus puntos de fijación y, por tanto, su función. A diferencia de la historia evolutiva de los huesos, los músculos no dejan trazas directas en el registro fósil. Sus posiciones deben deducirse de las huellas de fijación en los huesos fosilizados. Es difícil el seguimiento de estos cambios en el registro fósil para establecer homologías. En consecuencia, con frecuencia se utilizan criterios alternativos. Uno de estos criterios es la semejanza de fijación. Se asume que



**FIGURA 10.19 Criterios para la homología muscular.** Las homologías musculares pueden estar basadas en varios criterios, aunque cada uno puede tener sus incertidumbres. (a) Función similar entre músculos que sugieren homología. Los músculos posteriores de la pantorrilla de la rana y del reptil extienden el pie. Aunque este músculo es el gastrocnemio, las inserciones de cada uno son ligeramente diferentes en cada animal. (b) El depresor mandibular y los músculos digástricos bajan las mandíbulas inferiores de los reptiles (caimán) y los mamíferos (oposum), pero la innervación nerviosa de cada uno de estos músculos es diferente, lo que sugiere que los dos no son estrictamente homólogos. (c) Con frecuencia se utiliza el modelo de desarrollo embrionario común para establecer las homologías musculares. Por ejemplo, durante el desarrollo embrionario de los músculos de la aleta del tiburón, los extremos ventrales de los miotomos crecen hacia abajo a lo largo del cuerpo, formando un saliente bajo y penetrando al final en la aleta. En los tetrápodos los músculos de las patas se originan de manera similar, directamente de los miotomos. (c) Según Goodrich.



las fijaciones semejantes de músculos diferentes certifican su homología. Sin embargo, los lugares de fijación de un mismo músculo pueden variar según los grupos (Fig. 10.19a). En los mamíferos, el gastrocnemio del lado posterior de la canilla de la pierna se inserta en el calcáneo del talón. En las ranas, el tendón del gastrocnemio a su vez se refuerza a través del suelo del pie como la aponeurosis plantar.

Otro criterio es la semejanza funcional. Se asume que una función similar de dos músculos representa la retención de un patrón común ancestral. Este criterio también puede llevar a engaño. Por ejemplo, el depresor mandibular de los reptiles, que tiene un único vientre, abre la mandíbula inferior. En los mamíferos, el digástrico sirve aproximadamente para la misma función, pero tiene dos vientres (de aquí *di-* y *gástrico*), y las partes que lo forman proceden de fuentes embrionarias separadas (Fig. 10.19b).

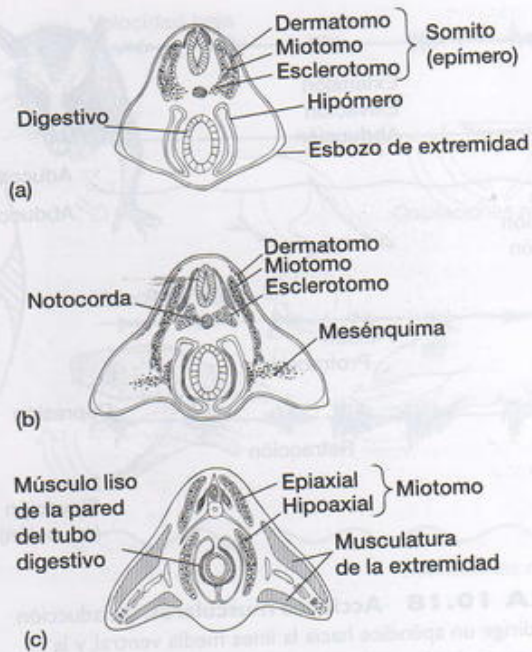
Otro criterio que también se utiliza a veces es el de la inervación, porque parece existir alguna estabilidad filogenética entre un músculo y el nervio que lo inerva. En los mamíferos se podría esperar que el músculo del diafragma del tórax posterior estuviese inervado por los cercanos nervios torácicos posteriores. En vez de ello, está inervado por un nervio cervical que surge muy por delante próximo a la cabeza. Durante el desarrollo embrionario, el predecesor muscular del diafragma se origina en la región cervical y emigra posteriormente. El nervio cervical que va a inervarlo, el nervio frénico, también se desarrolla desde la región cervical y acompaña al músculo del diafragma hacia atrás, hasta su posterior lugar de residencia final.

A menudo, se utiliza el origen embrionario para establecer homologías musculares. Al igual que ocurre con otras estructuras, un desarrollo embrionario semejante sugiere un origen filogenético similar. Sin embargo, incluso este criterio puede presentar dificultades. Por ejemplo, las vértebras de los peces primitivos y de los tetrápodos provienen de una secuencia diferente de acontecimientos embrionarios, tubo pericardal o arcualias. Según parece, los acontecimientos embrionarios se han modificado en los tetrápodos. Esto hace menos útiles los criterios embriológicos como un estándar consistente para asignar homologías entre las vértebras de peces y tetrápodos.

Desarrollo de las vértebras (p. 299)

## Origen embrionario de los músculos

Por lo general los músculos provienen de tres fuentes embrionarias. Una de ellas es el **mesénquima**, una agrupación de células sueltas que están dispersas por todo el cuerpo embrionario. Los músculos lisos de las paredes de los vasos sanguíneos y de alguna víscera surgen del mesénquima. La segunda fuente de los músculos son los pares de **hipómeros**. Cuando el hipómero se diferencia del resto del mesodermo del cuerpo, sus paredes medias (espláncnicas) rodean al digestivo y se diferencian en las capas de músculos lisos del tracto digestivo y de sus derivados (Fig. 10.20a). Las células del hipómero también forman el músculo cardíaco del corazón tubular. La tercera fuente embrionaria es el **mesodermo paraxial**, del que se desarrollan la mayoría de los músculos esqueléticos (Fig. 10.21). Un poco después de la neurulación, el mesodermo paraxial, como su nombre indica, se forma en las proximidades del tubo neural a lo largo del eje del cuerpo del embrión (Fig. 10.22a). En el tronco, el mesodermo paraxial se distribuye segmentariamente en **somitos**, separados anatómicamente. En la cabeza, el mesodermo paraxial no se diferencia en somitos separados, sino más bien forma racimos de mesodermo, denominados **somitómeros**, en serie con los



**FIGURA 10.20** Origen embrionario de los músculos poscraneales de un tetrápodo generalizado.

(a) Sección transversal que muestra las tres regiones del mesodermo —epímero, mesómero e hipómero— según se diferencian durante el desarrollo embrionario. El epímero se segmenta para formar el somito, que a su vez forma el dermatomo, miotomo y esclerotomo. (b) Las células del dermatomo se mueven por debajo de la piel y se diferencian en la dermis del tegumento. Las células mesenquimáticas, que derivan de la capa somática del mesodermo de las láminas laterales (precursores esqueléticos) y de los miotomos somíticos (precursores de los músculos de las patas), se introducen en el esbozo de apéndice. El extremo ventral del miotomo crece hacia abajo, y da lugar a los músculos de las extremidades. Las células del esclerotomo crecen medialmente para formar alrededor de la notocorda y diferenciarse en las vértebras. (c) Las interacciones entre las células miotomales y células migradoras del mesénquima del hipómero producen el desarrollo total de la extremidad. La división longitudinal del miotomo produce los músculos epiaxiales e hipoaxiales del cuerpo (mostrados en sección transversal).

somitos separados que le siguen detrás (Fig. 10.22a). En los amniotas generalmente hay siete pares de somitómeros en la cabeza, pero a veces hay menos. Los somitos del cuerpo se dividen en poblaciones de células que contribuyen a la formación de la piel (dermatomo), columna vertebral (esclerotomo) y musculatura del cuerpo (miotomo; Fig. 10.20b). Los somitómeros de la cabeza forman la cabeza y los músculos faríngeos.

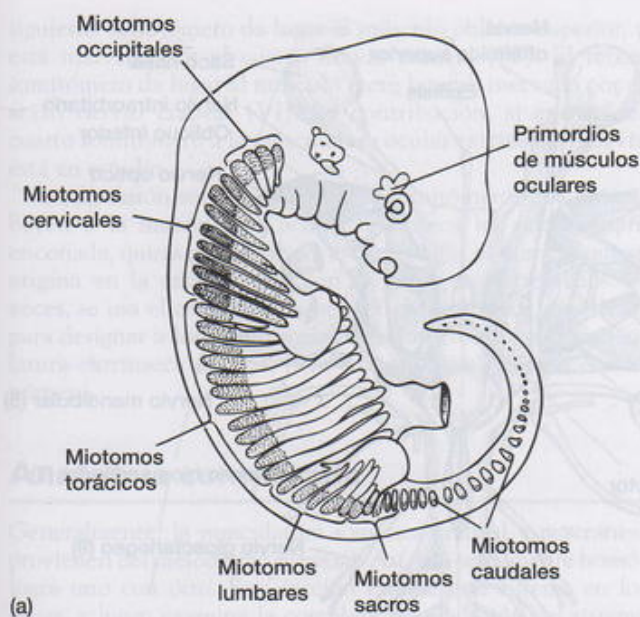
Diferenciación del mesodermo (p. 175)

## Musculatura poscraneal

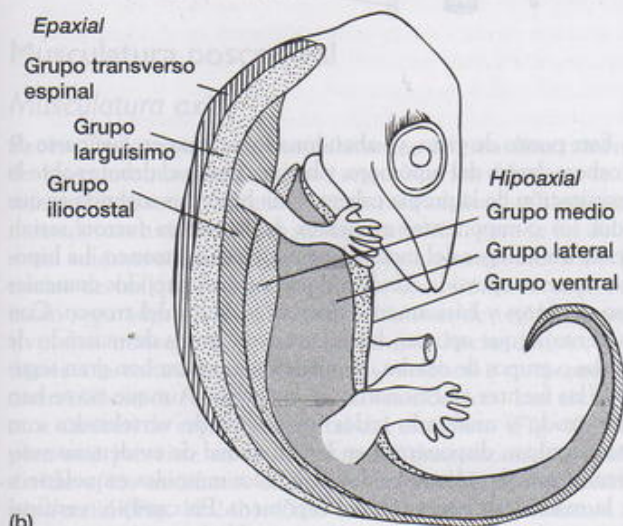
### Musculatura apendicular

En muchos peces, los extremos ventrales de los miotomos adyacentes crecen hacia abajo, en el primordio de la aleta emergente, y se diferencian directamente en la musculatura de la aleta. En





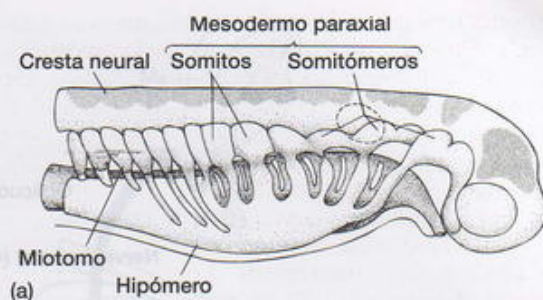
(a)



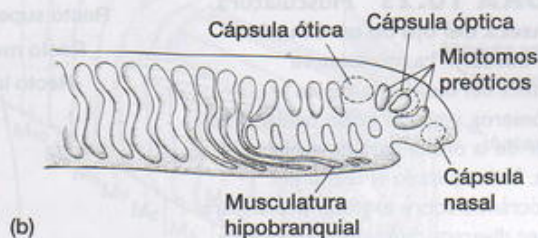
(b)

**FIGURA 10.21** Derivados musculares de los miotomos embrionarios en un reptil (lagarto). (a) Durante el desarrollo embrionario, los miotomos se extienden en áreas correspondientes del cuerpo. (b) Se muestra la diferenciación de grupos de músculos de la superficie del tronco y cola.

los amniotas, los músculos de las extremidades derivan de células del mesénquima dejado por los extremos ventrales de los somitos adyacentes (miotomo) en lugar de ser una aportación directa de los miotomos embrionarios. Estas células mesenquimáticas migran al interior de los esbozos de los apéndices para diferenciarse posteriormente en la musculatura apendicular. La placa mesodérmica lateral adyacente también aporta células mesenquimáticas que entran en los esbozos pero, generalmente, éstas dan lugar al cartílago o al hueso de las extremidades, así como a tendones, ligamentos y vascularización (Fig. 10.20). En un modelo análogo a los amniotas, la musculatura de las aletas



(a)



(b)

**FIGURA 10.22** Origen embrionario de los músculos craneales en el embrión del tiburón.

(a) Mesodermo paraxial, el mesodermo dorsal próximo a la notocorda embrionaria se divide en el tronco en somitos diferentes, pero en la cabeza forma los somitómeros: dilataciones localizadas que permanecen conectadas. Los somitómeros forman a una gran parte de la musculatura de la cabeza, incluyendo la que está asociada con los arcos branquiales. Los somitos del tronco se diferencian en la musculatura axial y contribuyen a la musculatura de la aleta. (b) En un estado ligeramente posterior en el desarrollo embrionario, los miotomos cervicales derivados de los somitos crecen ventralmente en la garganta para dar lugar, por debajo de los arcos branquiales, a la musculatura hipobranquial.

Según Goodrich.

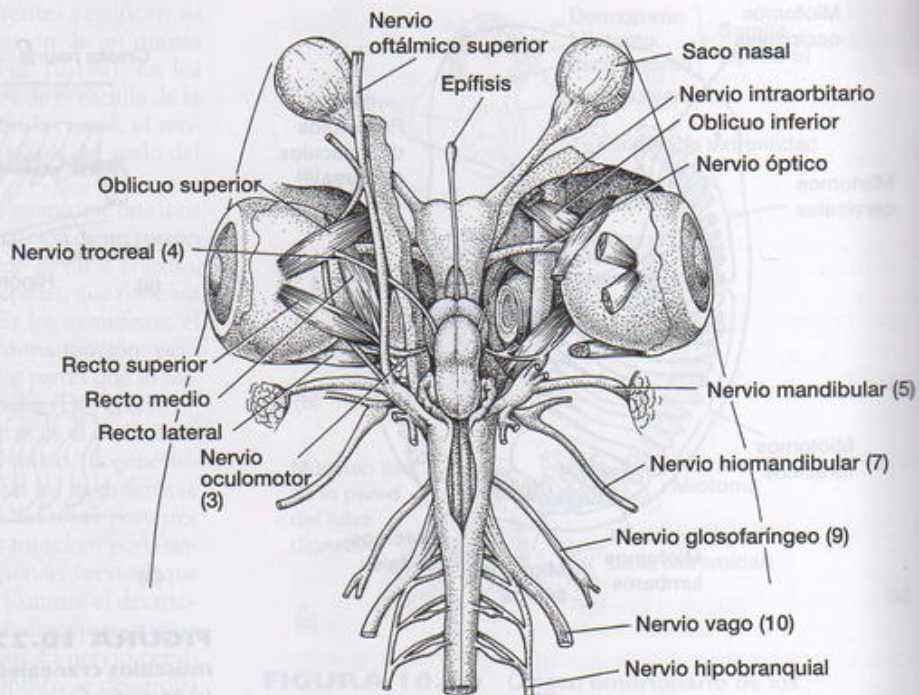
de los peces teleósteos también surge de un número pequeño de células mesenquimáticas que salen de los somitos adyacentes y penetran en la aleta para formar su musculatura. Por tanto, los condriictos y quizás otros peces utilizan un mecanismo embrionario primitivo que hace que la musculatura de las aletas derive directamente de parte de los miotomos (Fig. 10.19c). Los teleósteos (y los amniotas) usan un mecanismo embrionario más derivado a partir de células mesenquimáticas, que dan lugar a la musculatura apendicular. A nivel genético, la expresión de los modelos embrionarios en los teleósteos y en los amniotas está basada en genes tipo *Hox*, pero diferentes a las señales genéticas para la formación directa de los músculos de las aletas de los condriictos.

### Musculatura axial

La musculatura axial procede de los miotomos diferenciados de los somitos. Estos miotomos crecen y se extienden a lo largo de los lados del cuerpo, formando la musculatura asociada con la columna vertebral (o notocorda), costillas y pared lateral del cuerpo (Fig. 10.21a,b). En los gnatostomados, una hoja longitudinal de tejido conjuntivo continuo, el **septo horizontal**, divide a los miotomos en las regiones dorsal y ventral, cada una destinada a ser respectivamente la **musculatura epiaxial** e **hipoaxial** (Fig. 10.20c y 10.21b).



**FIGURA 10.23** Musculatura extrínseca del ojo de un tiburón (vista dorsal). La musculatura extrínseca del ojo deriva de los somítomos, y gira el globo ocular en el interior de la órbita para dirigir la mirada. Se ha quitado el techo del condrocráneo sobre el globo ocular para exponer diversos músculos extrínsecos (izquierda). Se han cortado los músculos superior oblicuo y superior recto para mostrar los músculos extrínsecos más profundos (derecha).



## Musculatura craneal

### Musculatura faríngea y mandibular

La musculatura mandibular procede de dos fuentes embrionarias diferentes, cada una inervada por un nervio distinto. Éstos están integrados funcionalmente para hacer trabajar las mandíbulas en colaboración. Un conjunto constituye la **musculatura hipobranquial** (Fig. 10.22b); se origina en los miotomos de los somitos troncales cuyos extremos ventrales crecen hacia abajo y hacia delante en la garganta, a lo largo del lado ventral de los arcos branquiales, de aquí *hipo-* (por debajo) y *-branquial* (arcos). Aunque crecen hacia delante en la garganta, éstos miotomos están acompañados por nervios que salen de la región cervical de la columna espinal adyacente a los somitos troncales originales. En consecuencia, la musculatura hipobranquial está inervada por nervios espinales. La musculatura hipobranquial se sitúa entre los elementos ventrales de los arcos branquiales y la cintura pectoral. También forma la lengua.

El otro conjunto de músculos faríngeos y de la mandíbula, la **musculatura branquiométrica**, deriva de los somítomos de la cabeza y está inervada por nervios craneales. Hay que destacar que la musculatura branquiométrica deriva de los somítomos, lo que niega una concepción más antigua. Ya que los arcos branquiales y sus músculos branquiales se localizan en la pared de la faringe, se pensó que eran serialmente homólogos con los músculos lisos que están también localizados en la pared del tracto digestivo. Parece razonable concluir que las estructuras de la cabeza proceden desde el punto de vista embriológico, de la parte visceral o esplácnica del hipómero, como el músculo liso que se diferencia en la pared del tubo digestivo. La propagación de las células del hipómero puede seguirse en secciones microscópicas del embrión, lo que parece confirmar este punto de vista. El término *esqueleto visceral*, basado en esta opinión, permanece en uso en la actualidad.

Este punto de vista, ya abandonado, se basa en que parte de la cabeza deriva del hipómero, y ha impulsado el debate sobre la organización de la propia cabeza. Una hipótesis sugerida es que todos los componentes craneales de la cabeza fueron serialmente homólogos del modelo segmentario del tronco. La hipótesis opuesta apoyó la condición en la cual los tejidos craneales eran distintos y básicamente diferentes de los del tronco. Con las ventajas que aportan las técnicas recientes de marcado de células o grupos de células, se pueden identificar con gran seguridad las fuentes embrionarias de la cabeza. Aunque no se han muestreado y analizado todos los grupos de vertebrados con estas técnicas, disponemos en la actualidad de evidencias suficientes para abandonar la idea de que los músculos esqueléticos de la mandíbula proceden del hipómero. En cambio, verificamos que dos grupos de músculos mandibulares se originan de partes seriadas del mesodermo paraxial: los músculos hipobranquiales, que se desarrollan de los somitos, y los músculos branquiométricos de los somítomos. Ninguno de ellos forma parte del hipómero.

### Músculos extrínsecos del ojo

Los diminutos músculos que mueven o deforman el cristalino para enfocar la luz en la retina son intrínsecos del globo ocular, y se tratarán en el Capítulo 17 con los órganos sensoriales. Los músculos extrínsecos del lado externo del globo ocular mueven a éste en la órbita para dirigir la mirada del ojo hacia los objetos de interés (Fig. 10.23). Los seis músculos oculares extrínsecos de las paredes de la órbita se insertan en la superficie externa del globo ocular. Su fijación permite la rotación del ojo hacia posiciones deseadas. Estos seis músculos proceden de tres (quizás cuatro) somítomos diferentes. El somítomo más anterior de los tres da lugar a los músculos recto superior, inferior y mediano, y al oblicuo inferior; todos ellos están inervados por el tercer nervio craneal (III). El



siguiente somítomo da lugar al músculo oblicuo superior, y está inervado por el cuarto nervio craneal (IV). El tercer somítomo da lugar al músculo recto lateral, inervado por el sexto nervio craneal (VI). La contribución, si existe, del cuarto somítomo a la musculatura ocular extrínseca todavía está en estudio.

La discusión sobre el número de somítomos que contribuyen a la musculatura ocular extrínseca ha sido siempre enconada, quizás porque ahora está claro que el número que se origina en la cabeza varía con el grupo de vertebrados. A veces, se usa el término más general de **miotomos preóticos**, para designar a los somítomos que contribuyen a la musculatura extrínseca del ojo, pero sin que haya relación con el número.

## Anatomía comparada

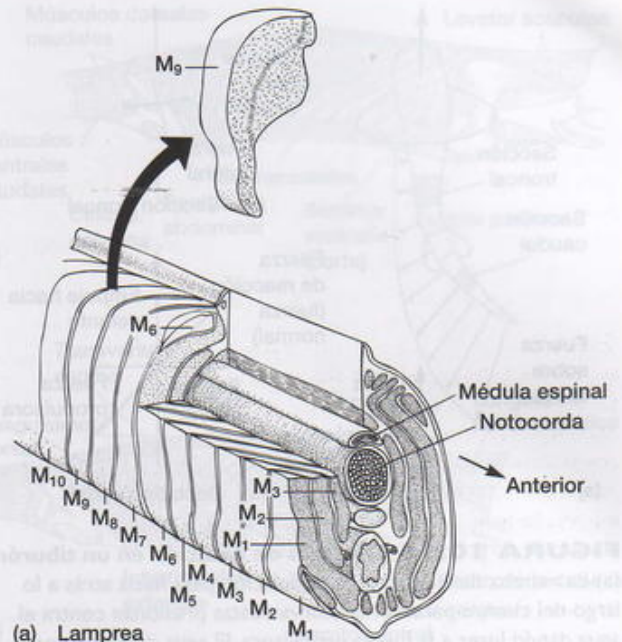
Generalmente, la musculatura somática craneal y poscraneal provienen del mesodermo paraxial. Así, son serialmente homólogos uno con otro. Esta sección estudia este sistema en los peces, y luego examina la compleja remodelación del sistema muscular de los tetrápodos según se enfrentan a los distintos tipos de demandas funcionales en tierra.

## Musculatura poscraneal

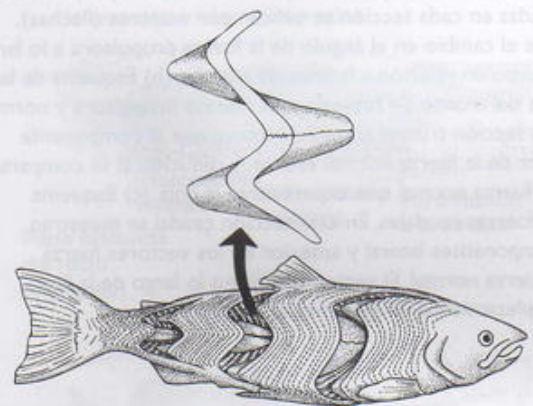
### Musculatura axial

**Peces** En los peces esta musculatura se origina directamente de los miotomos embrionarios segmentarios. Una vez se ha diferenciado totalmente la musculatura adulta, los bloques de musculatura axial retienen su segmentación, pero se les denomina **miómeros** para distinguirlos de los miotomos embrionarios de los que se han originado. Los miómeros sucesivos están separados unos de otros por láminas de tejido conjuntivo, los **mioseptos**, que se prolongan hacia dentro, para fijarse a la columna axial (columna vertebral o notocorda), y unen miómeros sucesivos en masas musculares. Los ciclóstomos carecen de **septo horizontal** del esqueleto (Fig. 10.24a), pero está presente en todos los peces gnatostomados, donde divide a los miómeros en masas de musculatura epiaxial e hipoaaxial (Fig. 10.24b). Cada nervio espinal que inerva a un miómero se bifurca: la primera rama, la **rama dorsal**, inerva la división epiaxial, y la segunda, la **rama ventral**, inerva la división hipoaaxial. Las costillas dorsales, cuando existen, se desarrollan en la intersección del septo horizontal con los mioseptos sucesivos.

La musculatura axial de los peces proporciona la fuerza propulsora principal para la locomoción y no es sorprendente que constituya el grueso de la musculatura del cuerpo. Si se observan por la superficie lateral, se puede ver que los miómeros se encuentran plegados en bloques en zigzag que a menudo toman forma de V o W (Fig. 10.24b). Las fibras musculares que componen los miómeros son cortas, pero esta forma plegada de cada miómero se extiende sobre algunos segmentos axiales, proporcionando control sobre una extensa longitud del cuerpo. Una contracción extensa de la musculatura axial alterna de un lado a otro, desarrollando las características ondas de ondulación lateral. Estas potentes flexiones producidas por la musculatura axial son las responsables del desarrollo de fuerzas de empuje laterales del cuerpo contra el agua que dirigen al pez hacia delante. La columna axial, sea una columna vertebral articulada o una notocorda flexible, recibe la



(a) Lamprea



(b) Teleosteo

### FIGURA 10.24 Musculatura axial de los peces.

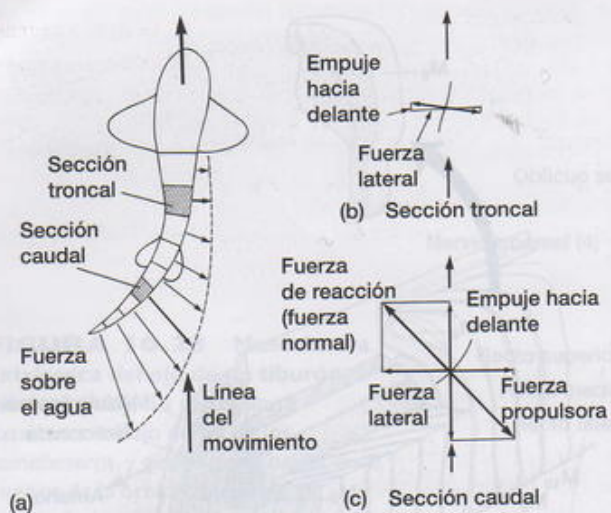
(a) Tronco de la lamprea en representación tridimensional, que muestra la distribución de los segmentos y miómeros numerados. (b) Vista lateral de un teleosteo en la que se observa la disposición de los miómeros que forman la extensa musculatura del tronco. Las secciones de la musculatura del tronco se han quitado para revelar la distribución de los miómeros plegados. Se ha ampliado un bloque de músculos segmentarios para mostrarlo aislado.

(a) Modificado de Hardisty, 1979, de Peters y Mackay.

inserción de estos músculos y actúa como una viga de compresión, resistiendo el movimiento telescópico del cuerpo que de otra manera podría producirse.

La fuerza propulsora de la ondulación lateral es perpendicular a la superficie de la sección del pez que genera la fuerza. Puesto que la ondulación del cuerpo aumenta la curvatura hacia la cola, la dirección de la fuerza con relación a la línea del movi-



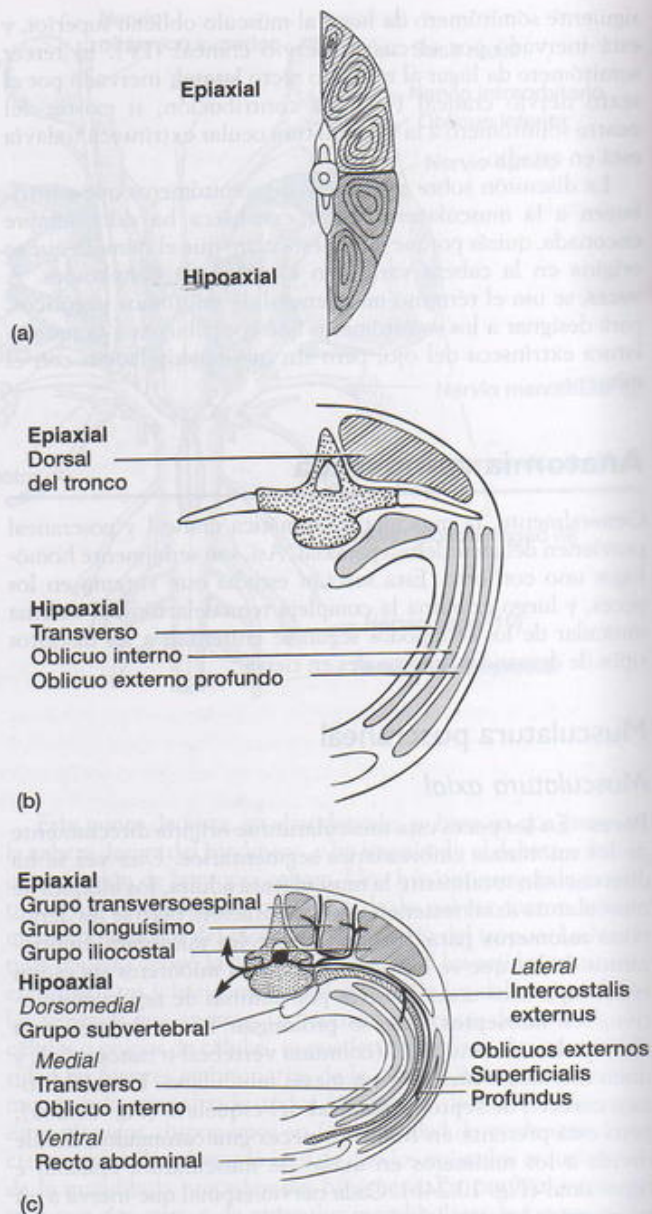


**FIGURA 10.25** Fuerzas de natación en un tiburón.

(a) La marcha de las ondas de ondulación pasa hacia atrás a lo largo del cuerpo para formar curvas. Éstas presionan contra el agua dando lugar a la fuerza propulsora. El agua devuelve una fuerza de reacción o normal. Se divide arbitrariamente el cuerpo en secciones. El nivel y la dirección de las fuerzas propulsoras generadas en cada sección se indican por vectores (flechas). Nótese el cambio en el ángulo de la fuerza propulsora a lo largo del cuerpo en relación a la línea de marcha. (b) Esquema de las fuerzas del tronco. Se muestran las fuerzas propulsora y normal de una sección troncal anterior. Nótese que el componente anterior de la fuerza normal está muy reducido si se compara con la fuerza normal que experimenta la cola. (c) Esquema de las fuerzas caudales. En esta sección caudal se muestran los componentes lateral y anterior de los vectores fuerza de la fuerza normal. El vector anterior a lo largo de la línea de desplazamiento dirige al pez en sentido anterior.

miento se inclina más posteriormente. La aceleración de la cola es también mayor que la de las secciones del cuerpo cerca de la cabeza; por eso la fuerza es mayor en la cola. Este aumento de la fuerza, y su inclinación dirigida más en sentido posterior, explican por qué la cola es importante en la generación de fuerzas para la natación.

Esencialmente esto puede explicarse por las fuerzas de propulsión y reacción. La reacción o fuerza normal que es devuelta por el agua es igual y opuesta a la fuerza propulsora del cuerpo del pez contra el agua (Fig. 10.25a). La fuerza normal se resuelve en dos componentes vectores, uno dirigido lateralmente y el otro perpendicular y en sentido anterior. El vector fuerza lateral no ayuda a la progresión hacia delante; sin embargo, el vector fuerza anterior dirige al pez en este sentido (o al menos esta sección del pez). El tamaño de este vector fuerza anterior representa el tamaño del empuje hacia delante generado en ese punto del pez. Puesto que la fuerza normal es mayor en la cola y su vector componente dirigido hacia delante es mayor que en el tronco, la cola es la parte más importante del cuerpo generando fuerzas útiles de natación (Fig. 10.25b,c).



**FIGURA 10.26** Organización de la musculatura axial (secciones transversales).

(a) Los peces teleosteos tienen regiones relativamente indiferenciadas de masas musculares epiaxial e hipoaxial. (b) Las salamandras tienen una musculatura epiaxial que es una masa muscular relativamente indiferenciada, el tronco dorsal. Los músculos hipoaxiales se diferencian en varios músculos definidos. (c) Los lagartos tienen masas musculares epiaxiales e hipoaxiales que se han diferenciado en diversos grupos de músculos especializados. El septo horizontal no se reconoce fácilmente, pero la distribución de las ramas del nervio espinal permite identificar los derivados de la musculatura epiaxial (rama dorsal del nervio espinal) e hipoaxial (rama ventral).

En el lado posterior, la musculatura axial continúa desde el tronco hasta la cola. En el anterior, la musculatura axial se fija al cráneo y a la cintura pectoral. Algunos peces utilizan estas



fijaciones mientras se alimentan, para elevar el neurocráneo o estabilizar la cintura pectoral en la cual se originan los músculos que abren la mandíbula.

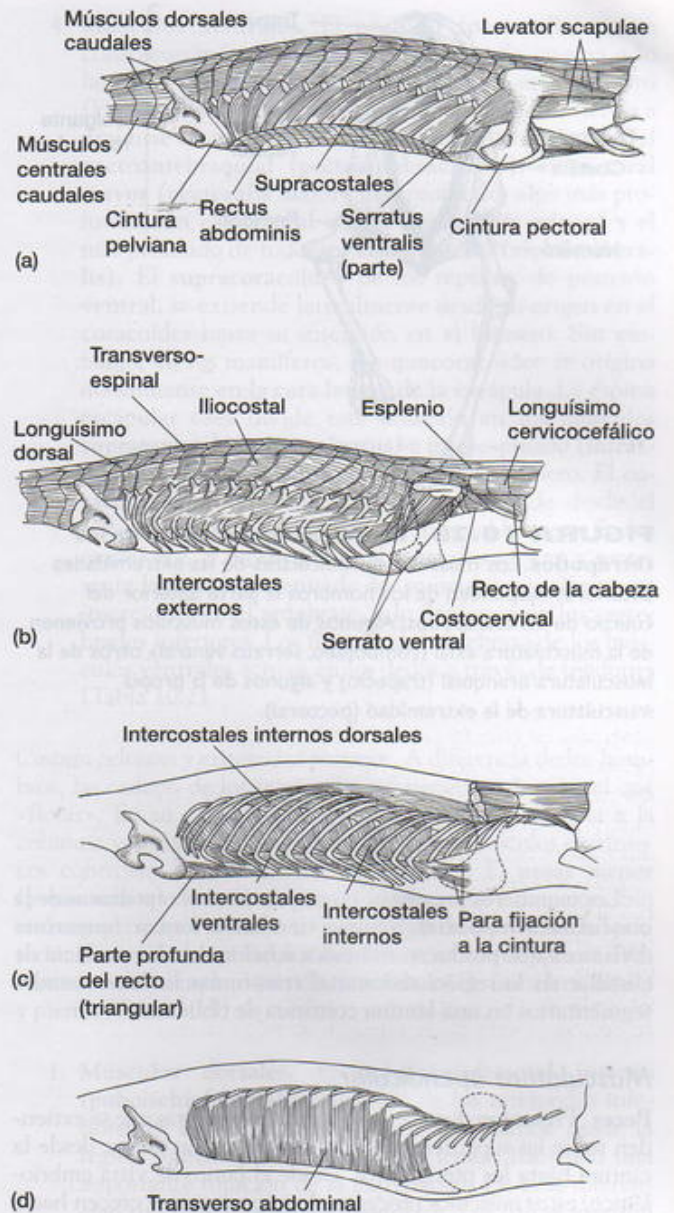
**Tetrápodos** En los tetrápodos, los músculos apendiculares generalmente adquieren una mayor importancia en la locomoción y, en consecuencia, cuentan con más volumen muscular. Aunque la musculatura axial tiende a reducirse, la que queda se diferencia en músculos especializados, un reflejo del control más complicado ejercido sobre la flexión de la columna y el movimiento de la caja torácica (Fig. 10.26a-c).

En las salamandras los músculos epiaxiales todavía son esencialmente una masa muscular, el **tronco dorsal (dorsalis trunci)** (Fig. 10.26b). La musculatura hipoaxial se ha diferenciado en unos pocos músculos, pero comparada con la de otros tetrápodos, la musculatura axial todavía es un tanto simple y constituye una gran proporción de toda la musculatura del cuerpo. La importancia que sigue teniendo la musculatura axial en las salamandras se cree que refleja el continuado papel central de la columna axial en la locomoción y la modesta contribución de las patas a la propulsión. En las ranas, en las que las patas posteriores sirven para la especializada locomoción a saltos, la musculatura apendicular de estas patas es grande y la musculatura axial es menos importante.

En los reptiles el septo horizontal se pierde o está indiferenciado, aunque la inervación por las ramas ventral y dorsal del nervio espinal aún delatan que los músculos son de origen epiaxial e hipoaxial (Fig. 10.26c). Aunque las ondulaciones laterales de la columna vertebral contribuyen a la locomoción, las extremidades se vuelven mucho más importantes para producir las fuerzas propulsoras principales. La musculatura epiaxial asociada con la columna vertebral está reducida. La musculatura hipoaxial forma buena parte de la pared del cuerpo y está asociada con la respiración, porque estos músculos se fijan a la caja torácica. Puesto que en las tortugas la caja torácica es rígida, los músculos hipoaxiales están reducidos o faltan. En las serpientes, que por supuesto no tienen patas, la columna axial interviene significativamente en las ondulaciones laterales y la musculatura axial está muy desarrollada.

En los reptiles los músculos axiales tienden a dividirse en varias capas, formando muchos músculos diferenciados que abarcan varios segmentos (Fig. 10.27a-d). Existen tres divisiones generales de la musculatura epiaxial: los grupos de músculos **transversoespinal (transversospinalis)**, **longísimos (longissimus)** e **iliocostales (iliocostalis)**. Por lo general, los músculos de estos tres grupos se fijan a las vértebras y, en algunas especies, se dividen en otros grupos de músculos adicionales.

La musculatura hipoaxial fijada a la caja torácica controla la respiración y también ayuda al movimiento del tronco. Según se ha dicho, puede tener un papel importante en las serpientes. La mayoría de los trabajos descriptivos sobre la musculatura hipoaxial en los reptiles reconoce tres precursores embrionarios de los grupos de músculos, tres directos y un cuarto compuesto. Un grupo es la musculatura **dorsomedial** que discurre bajo la columna vertebral (subvertebral) y se extiende hacia el lado anterior como el largo del cuello (*longus collis*), que ayuda a mover el cuello. El segundo grupo es la musculatura **medial**, que está distribuida en el lado interno de la caja torácica e incluye al **transverso abdominal (transversus abdominis)** y al **oblicuo interno**. El tercer grupo constituye la musculatura **lateral**, que se extiende por el lado externo de la caja torácica; incluye el **oblicuo externo** y los **intercostales externos**. Aparentemente, los derivados de la musculatura

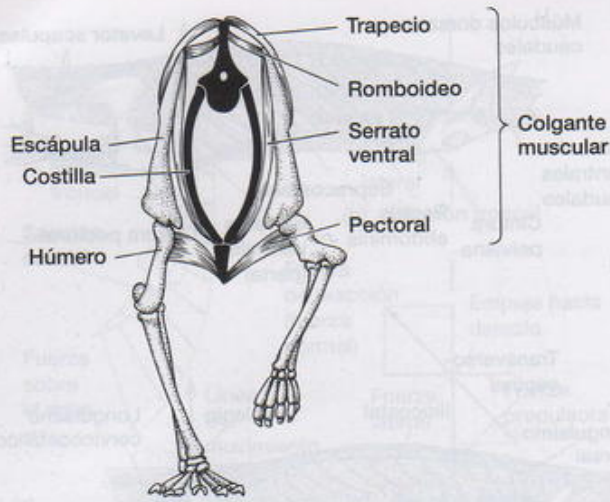


**FIGURA 10.27** Vistas laterales de la musculatura del reptil *Sphenodon*. (a-d) Se quitan sucesivamente capas de musculatura para poner de relieve los músculos más profundos.

medial y lateral contribuyen a la musculatura **ventral** a lo largo del vientre, que incluye el recto abdominal (*rectus abdominis*), desde el esternón y las costillas hasta la pelvis. Está dividido medioventralmente a lo largo de toda su longitud por la línea alba, y es atravesado a intervalos regulares por tejido conjuntivo, un modelo que sugiere una naturaleza segmentaria básica.

En las aves están representadas las mismas divisiones de la musculatura axial, pero se encuentran reducidas, especialmente en las regiones donde las vértebras están fusionadas.





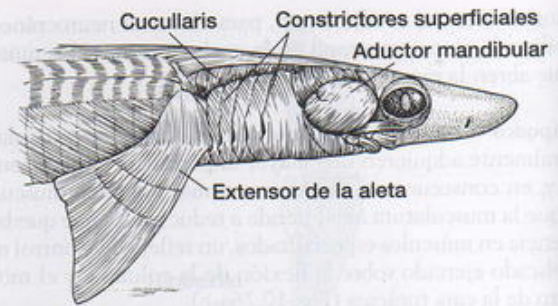
**FIGURA 10.28** El «colgante muscular» de los tetrápodos. Los músculos apendiculares de las extremidades anteriores suspenden de los hombros la parte anterior del cuerpo de los tetrápodos. Algunos de estos músculos provienen de la musculatura axial (romboideo, serrato ventral), otros de la musculatura branquial (trapecio) y algunos de la propia musculatura de la extremidad (pectoral).

Los mamíferos presentan las tres divisiones reptilianas de la musculatura hipoaxial, aunque tienden a formar numerosas divisiones que producen músculos adicionales. La ausencia de costillas en la región abdominal transforma los intercostales segmentarios en una lámina continua de oblicuos.

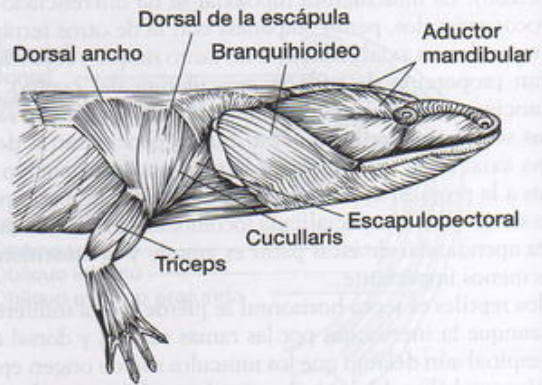
### Musculatura apendicular

**Peces** Presentan dos masas de músculos opuestas que se extienden sobre las superficies dorsal y ventral de las aletas, desde la cintura hasta los pterigóforos. Desde el punto de vista embriológico, estos músculos proceden de miotomos que crecen hacia el interior de las aletas, y se diferencian en estas masas musculares dorsal y ventral. Los músculos dorsales elevan la aleta; los ventrales la bajan o aducen. De vez en cuando, estos músculos producen deslizamientos musculares diferentes que contribuyen a la rotación de la aleta. Comparada con la musculatura axial masiva, la musculatura de la aleta de los peces es relativamente ligera.

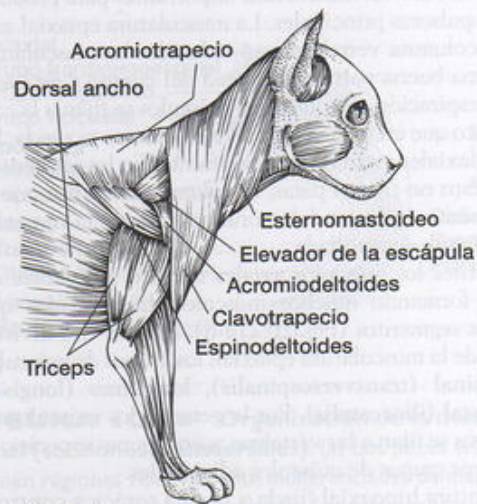
**Tetrápodos** En los tetrápodos los músculos apendiculares dorsales y ventrales tienden a ser más prominentes, puesto que la extremidad, además de producir fuerzas locomotoras, asume otras funciones, y la musculatura axial está menos implicada. Además de empezar a ser más importantes, estas masas musculares también tienden a fragmentarse, y se dividen formando muchos músculos diferentes que aumentan considerablemente la complejidad de la musculatura de la extremidad adulta. Esta trama es más complicada por el hecho de que la musculatura de la extremidad del tetrápodo recibe contribuciones filogenéticas de otras regiones. La musculatura axial del cuerpo y la branquiométrica de los arcos branquiales también contribuyen a la



(a) Tiburón



(b) Salamandra (*Necturus*)



(c) Gato

**FIGURA 10.29** Musculatura craneal y de los hombros. Vistas laterales de un tiburón (a), una salamandra *Necturus* (b), y un gato (c).

extremidad del tetrápodo, especialmente los músculos de los hombros. Además, los músculos de la cadera y de los hombros transmiten diferencialmente fuerzas locomotoras a la columna vertebral. La cintura pelviana se fija directamente a la región sacra de la columna vertebral, pero la cintura torácica de los vertebrados terrestres está suspendida por un «lazo» muscular



(Fig. 10.28). Se trata de un grupo de músculos que abarcan desde el tórax a los hombros para suspender la parte anterior del cuerpo, mediante ligaduras musculares desde las superficies de la cintura pectoral. Finalmente, muchos tetrápodos se salen de la tendencia general. Por ejemplo, las ranas están especializadas en saltar y tienen en las patas posteriores una musculatura compleja; las aves están especializadas en el vuelo, y la musculatura de sus extremidades sirven para las especiales demandas de la locomoción aérea.

**Cintura pectoral y extremidad anterior** Los aportes a los músculos de las extremidades anteriores y cintura torácica provienen de cuatro fuentes: los músculos branquioméricos, los axiales y los dorsales y ventrales de la extremidad (Fig. 10.29a-c).

1. **Músculos branquioméricos.** Estos músculos aportan los grupos **trapezio** y **mastoideo**. En los mamíferos, el grupo de músculos del trapecio incluye el clavotrapezio, acromiotrapezio y espinotrapezio; el grupo del mastoideo incluye los músculos cleidomastoideo y esternomastoideo (Tabla 10.2).
2. **Musculatura axial.** Aporta los músculos **elevador de la escápula** (*levator scapulae*), **complejo del romboideo** (*rhomboideus complex*) y **serrato** (*serratus*). Estos tres derivados de la musculatura axial, junto con el trapecio de origen branquiomérico, constituyen la ligadura muscular que suspende el cuerpo entre las dos hojas escapulares. La cintura pectoral de las tortugas es una excepción porque se fija directamente al caparazón. En algunos tetrápodos, como los pterosaurios, las aves y los murciélagos, la cintura pectoral se apoya sobre el esternón. En los peces óseos, la cintura pectoral generalmente se fija a la parte posterior del cráneo, pero no así en la mayoría de los tetrápodos. La liberación de la cintura torácica del cráneo se establece en los anfibios primitivos durante la transición a la tierra; en parte parece relacionarse con el aumento de la movilidad craneal. A medida que la cintura torácica se liberaba del cráneo, los músculos branquioméricos y axiales cercanos eran presionados para servir como parte del cinturón muscular, mediante el cual se fijan las extremidades anteriores al cuerpo. La mayoría de los restantes músculos pectorales y de la extremidad de los tetrápodos proceden de las masas musculares dorsal y ventral (Tabla 10.2).
3. **Músculos dorsales.** Los músculos dorsales de los hombros se insertan en los húmeros; cuando el animal está quieto permanecen fijos en su posición, pero cuando se mueve producen una oscilación. De estos músculos solamente el **dorsal ancho** (*latissimus dorsi*) se origina fuera de la extremidad, desde la pared del cuerpo. En los mamíferos una pequeña división del gran dorsal en la escápula se separa como el **redondo mayor** (*teres major*). Los otros músculos dorsales que actúan sobre el húmero son el **redondo menor** (*teres minor*), **subescapular** (*subscapularis*) y **deltoideo**, que puede formar dos músculos diferentes. El prominente **tríceps**, que a veces muestra varias cabezas, es también un derivado de la musculatura dorsal, pero actúa extendiendo el antebrazo. Los músculos dorsales del antebrazo forman la mayoría de la musculatura extensora, que extiende o endereza los dedos por medio de tendones (Tabla 10.2).

4. **Músculos ventrales.** El **pectoral** (*pectoralis*) es un conspicuo músculo ventral del pecho. Se origina a lo largo del esternón, y sus fibras convergen en el húmero (Fig. 10.30a-c). Este músculo en los mamíferos tiende a dividirse en cuatro derivados más o menos diferentes: el **pectoantebraquial** (*pectoantibrachialis*), el **pectoral mayor** (*pectoralis major*) más profundo, algo más profundo aún el **pectoral menor** (*pectoralis minor*) y el más profundo de todos, el **xifiohumeral** (*xiphohumeralis*). El **supracoracoideo** de los reptiles, de posición ventral, se extiende lateralmente desde su origen en el coracoides hasta su inserción en el húmero. Sin embargo, en los mamíferos, el supracoracoideo se origina dorsalmente en la cara lateral de la escápula. La espina escapular ósea divide este músculo en los músculos **supraespinado** (*supraspinatus*) e **infraespinado** (*infraspinatus*), que también se insertan en el húmero. El **coracobraquial** (*coracobrachialis*) se extiende desde el coracoides a lo largo del lado inferior del húmero. En los mamíferos, el **bíceps braquial** tiene dos cabezas y representa la fusión aparente de dos músculos que tienen sus inserciones en el antebrazo, y lo flexionan en los vertebrados inferiores. Los flexores del antebrazo de los músculos ventrales actúan en los dedos a través de tendones (Tabla 10.2).

**Cintura pelviana y extremidad posterior** A diferencia de los hombros, las caderas de los tetrápodos no tienen un lazo en el que «flotar». En su caso, la cintura pelviana está fusionada a la columna vertebral. En consecuencia, pocos músculos extrínsecos controlan las extremidades posteriores. El **psaos menor** (*psaos minor*) de la musculatura axial es una excepción. Sin embargo, la mayor parte de la musculatura de la extremidad posterior deriva de los músculos dorsales y ventrales, que se diferencian en el complejo surtido de músculos de la cadera, muslo y pierna (Tabla 10.2).

1. **Músculos dorsales.** El **puboisquiofemoral interno** (*puboischiofemoralis internus*) de los tetrápodos inferiores es un músculo dorsal que se extiende desde la región lumbar y cintura hasta el fémur, haciendo una importante rotación de la extremidad. De él se diferencian tres músculos en los mamíferos. Los tres se insertan en el fémur, pero se originan en la región lumbar: (**psaos**), el **ilion** (*ilíaco*, *iliacus*) y el **pubis** (**pectinado**, *pectineus*). El **iliofemoral** de los tetrápodos inferiores se extiende desde el ilion hasta el fémur, y sirve para extender la extremidad. En los mamíferos se divide en el **tensor de la fascia lata** (*tensor fascia latae*), **piriforme** (*pyriformis*) y **glúteo complejo**. El **cuadriceps** es un término genérico para el **femoral recto** (*rectus femoralis*) y las tres cabezas del **vasto** (*vastus*) (lateral, medial, intermedio). Estos músculos se sitúan entre el margen anterior del fémur y generalmente son bastante prominentes. Mediante su inserción común en la patela son extensores muy potentes de la pierna. El largo **sartorio** (*sartorius*) se origina en el ilion, pero cruza dos articulaciones, el acetábulo y la rodilla, antes de insertarse en la tibia. Igualmente son homólogos del sartorio el **ambiens** de los reptiles y el **iliotibial** de los anfibios. El **tibial anterior** y otros varios músculos dorsales de la pierna constituyen los extensores de la pierna que flexionan el tobillo por medio de largos tendones (Tabla 10.2).



Para generar un mejor empuje en la natación, el cuerpo de un pez debería ser profundo (alto desde el lado dorsal al ventral) para presentar en el agua una superficie ancha semejante a un remo. El coto (Fig. 1a) es un ejemplo de ello. No sólo el cuerpo es profundo sino que la silueta lateral está más agrandada por la expansión de las superficies dorsal y ventral de las aletas. Así, la superficie lateral total del pez presionado contra el agua durante la natación es amplia y contribuye a generar empuje. Pero no todos los peces están diseñados de esta forma, porque la natación se utiliza significativamente de forma diferente entre los peces.

Para los que deben realizar cuidadosas maniobras, con frecuencia, el cuerpo tiene forma de disco (Fig. 1b). El pez ángel, popular en las tiendas de peces tropicales, se desliza con cuidado entre la apretada vegetación y coloca su cuerpo para encontrar alimento en las hojas de la vegetación acuática. El pez mariposa, habitante de los arrecifes de coral, maniobra a velocidad lenta entre las repisas de coral, hurgando con su boca para alimentarse en las diminutas grietas. Sus cuerpos en forma de disco mantienen el eje anteroposterior del cuerpo tan corto que pueden girar en espacios estrechos. Con frecuencia, el margen del cuerpo está rebordeado por una franja de aletas que

controlan los ajustes precisos y específicos. Otros peces están diseñados para producir embites rápidos, en los que aceleran para sorprender a la presa o huir de un súbito peligro que se aproxima. El lucio es un ejemplo (Fig. 1b). La natación para llevar a cabo arremetidas rápidas requiere que el pez supere la inercia. En consecuencia, casi el 60% de la masa del lucio es musculatura axial, lo que le da un alojamiento de unidades contráctiles para generar grandes fuerzas repentinas. Además, su cuerpo es relativamente flexible, al menos toda la cola, así que se puede doblar formando curvaturas de gran amplitud para producir una fuerza normal más acorde con la línea de movimiento deseada.

Aunque menos especializada que el lucio, la trucha también tiene una relativa masa grande de musculatura axial y un cuerpo flexible. Cuando se ve amenazada, rápidamente puede doblarse en forma de C y utilizar su gran masa de musculatura axial para «escapar» repentinamente, acelerando en forma de rápidos embites en cualquier dirección para poder escapar (Fig. 1c).

Aún más, otros peces como los atunes están diseñados para navegar (Fig. 1b). El borde de arrastre de la cola está extendido para transmitir el empuje de la cola al agua. Pero el pedúnculo que conecta la

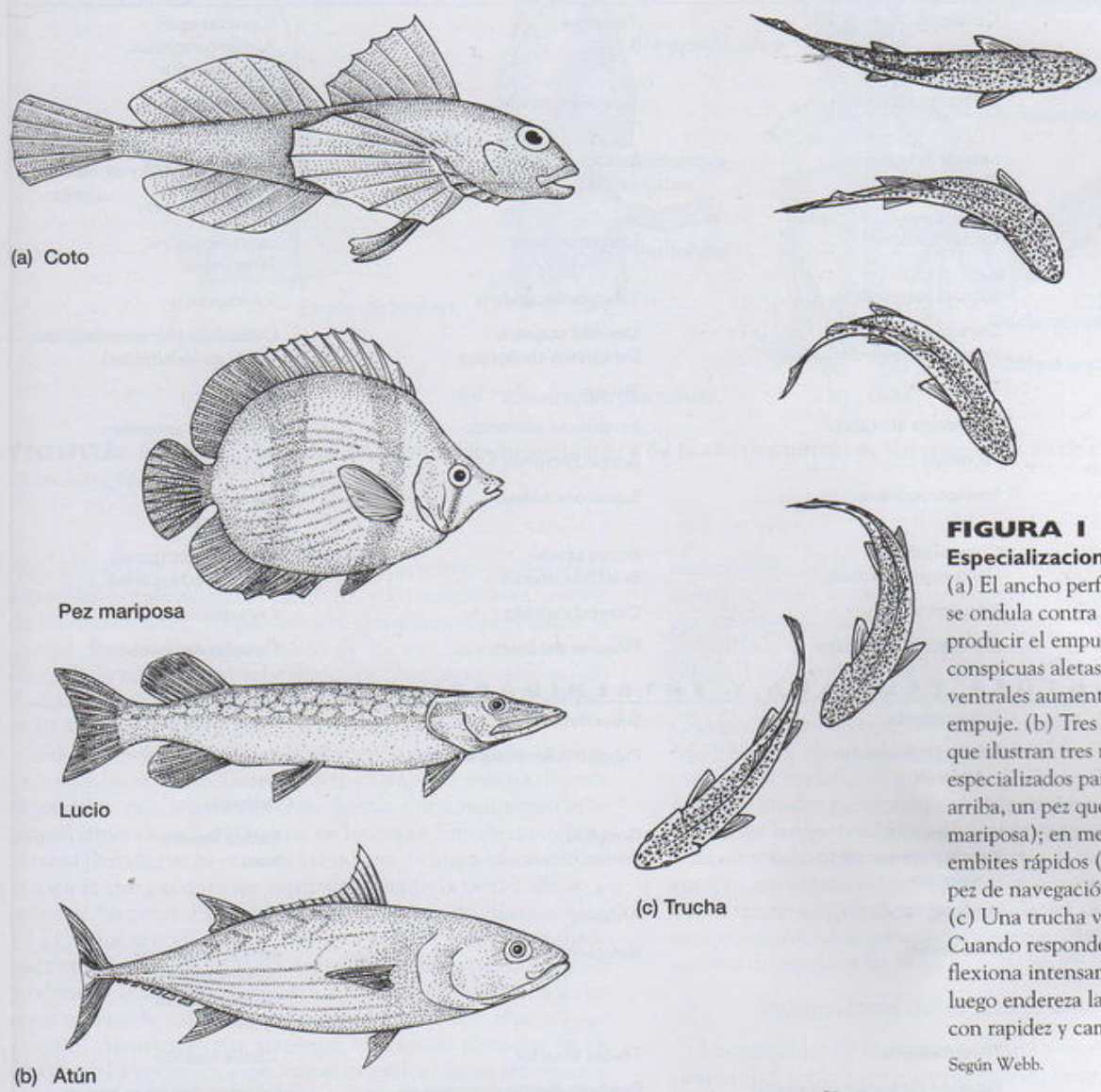
cola con el cuerpo es muy estrecho. En consecuencia, la masa total de la cola y su pedúnculo es bastante baja, y así la inercia que debe superar durante la natación es también pequeña. Por otro lado, la mayor parte de la musculatura axial se agrupa en el tronco, más anteriormente, con lo que aumenta su inercia. La cola tiene menos tendencia a impartir sus oscilaciones sobre el cuerpo, más masivo, y ocasionar un despilfarro de giros laterales del cuerpo. En suma, estos cambios en la localización de la masa muscular junto con la forma aerodinámica hacen del diseño nadador del atún especialmente eficaz para la navegación constante, y una ventaja para el pez que cubre grandes espacios de mar abierto en busca de cardúmenes de peces pequeños, sus presas principales.

Por supuesto, la mayoría de los peces no son especialistas, y constituyen un término medio entre estos extremos especializados. Todavía más, el diseño de un pez requiere más que la atención a la masa de la musculatura axial. Por ejemplo, el coto tiene una cabeza relativamente grande, favorable para desalojar y tomar con su poderosa alimentación por succión los animales del fondo. Consecuentemente, la cabeza es una parte relativamente grande del coto; así, el diseño completo óptimo es un término medio entre las necesidades alimentarias y natatorias.

2. **Músculos ventrales.** En los tetrápodos inferiores el **puboischiofemoral externo** (*puboischiofemoralis externus*) es un músculo ventral que se extiende desde el pubis e isquion hasta el fémur (Fig. 10.31a-c). Son derivados en los mamíferos, el **obturador externo** (*obturator externus*) y el **cuadrado femoral** (*cuadratus femoris*). En los vertebrados inferiores el **caudofemoral** se extiende desde la base de la cola hasta el fémur; es un músculo potente que retrae la extremidad posterior. Cuando ésta está fijada, el caudofemoral tiene la acción opuesta al giro de la cola. En los mamíferos se reduce su volumen. De manera semejante, el **obturador interno** (*obturator internus*) y los **músculos gemelos** (*gemelli*) en los mamíferos están relativamente reducidos si se comparan

con sus homólogos reptilianos los **isquiotrocantéricos** (*ischiotrochantericus*). El **aductor femoral** (*adductor femoris*), que es ancho en la mayoría de los tetrápodos, refuerza la extremidad posterior. El nombre de *tendón de la corva* es un término colectivo para tres músculos: **semitembranoso**, **semitendinoso** y **bíceps femoral** (*biceps femoris*). Todos surgen en la pelvis, se extienden a lo largo del margen posterior del fémur y tienen inserciones en la pierna o en las cercanías del extremo distal del fémur. Juntos, estos prominentes músculos flexionan la pierna. El **puboischiotibial** (*puboischiotibialis*) de los vertebrados inferiores cubre buena parte de la superficie ventral del muslo y lo retrae. Su homólogo mamaliano es el **gracilis**.





**FIGURA 1**  
**Especializaciones natatorias.**  
(a) El ancho perfil lateral del coto se ondula contra el agua para producir el empuje. La cola y las conspicuas aletas dorsales y ventrales aumentan la superficie de empuje. (b) Tres formas corporales especializadas para la natación, arriba, un pez que maniobra (pez mariposa); en medio, un pez de embites rápidos (lucio); abajo, un pez de navegación sostenida (atún). (c) Una trucha vista desde arriba. Cuando responde a una amenaza, flexiona intensamente el cuerpo y luego endereza la cola para acelerar con rapidez y cambiar de dirección. Según Webb.

El músculo ventral más prominente de la pierna es el **gastrocnemio**, la «pantorrilla». En los mamíferos tiene dos cabezas, resultado de la fusión de dos predecesores filogenéticos. El mamaliano **gastrocnemio medial** (*gastrocnemius medialis*) y el **flexor largo del pulgar** (*flexor hallucis longus*) proceden del reptiliano **gastrocnemio interno**. El **gastrocnemio lateral** (*gastrocnemius lateralis*) junto con el **sóleo** (*soleus*) y el **plantar** (*plantaris*) tienen su origen en el **gastrocnemio externo** de los reptiles (Tabla 10.2).

*Especializaciones entre los tetrápodos* La locomoción entre los tetrápodos está basada en el desplazamiento alterno de las extre-

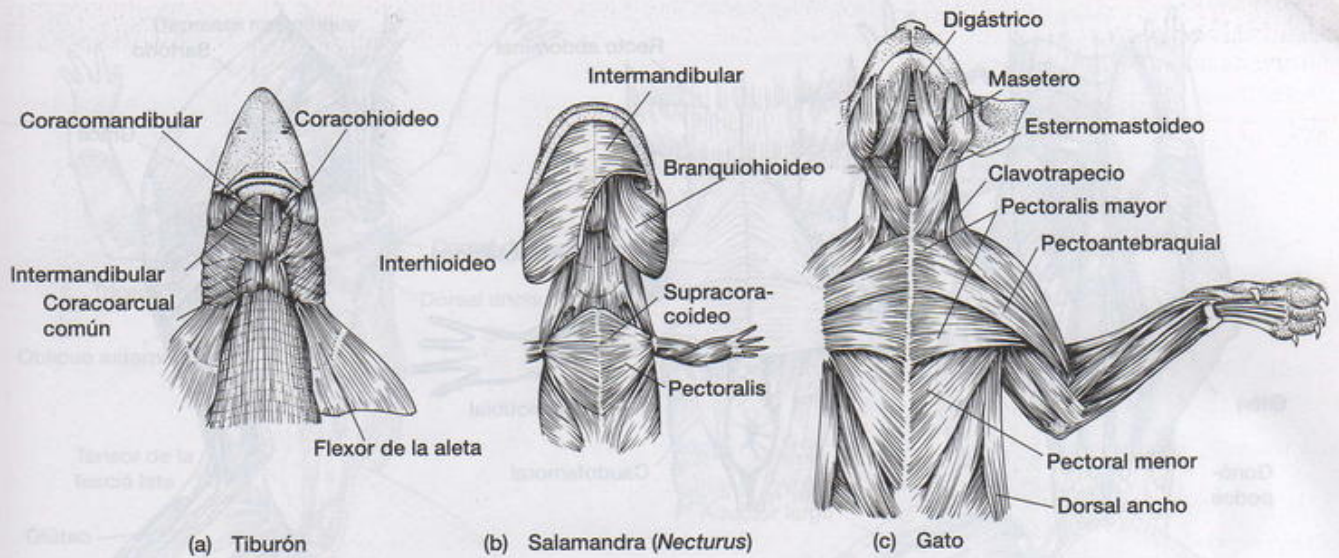
midades. La desviación de este modo generalizado de locomoción depende de las modificaciones de la musculatura que la propulsa. Por ejemplo, en los anuros la locomoción es saltatoria, y ambas extremidades están activadas simultáneamente por la contracción de los poderosos extensores de las patas posteriores. Al final del salto, la cintura pectoral y las patas anteriores de los anuros absorben el impacto del aterrizaje. El tirante muscular de la cintura pectoral, que la suspende del cuerpo en otros tetrápodos, posiblemente funciona para absorber las sacudidas y choques durante la locomoción. Pero este papel está claramente acentuado en los anuros y el modo de progresión es una marcada salida a la alternancia de oscilación de las extremidades de los



**TABLA 10.2** Homologías de la musculatura axial y apendicular

Grupo de músculos	Salamandra	Reptiles	Mamíferos
<b>CINTURA PECTORAL Y EXTREMIDADES ANTERIORES</b>			
Branquiomérica	Cucullaris	Trapezius	Clavotrapezius Acromiotrapezius Spinotrapezius
	Levatores arcuum	Esternomastoideo	Cleidomastoides Estenomastoides
Axial	Levator scapulae Toraciscapularis	Levator scapulae Serratus ventralis	Levator scapulae Rhomboides Serratus ventralis
Dorsal	Latissimus dorsi	Latissimus dorsi	Latissimus dorsi Teres major
	Subcoracoscapularis	Subcoracoscapularis	Subscapularis
	Dorsalis scapulae Procoracohumeralis longus	Dorsalis scapulae Deltoideus clavicutans	Deltoideus (Acromiodeltoideus y Scapulodeltoideus)
	Triceps	Triceps	Triceps
	Extensores antebrazo	Extensores antebrazo	Extensores antebrazo
Ventral	Pectoralis	Grupo Pectoralis	Pectoralis (4)
	Supracoracoideus	Supracoracoideus	Supraspinatus Infraspinatus
	Coracoradialis Humeroantibrachialis	Biceps brachii Brachialis inferior	Biceps brachii (parte) Biceps brachii (parte)
	Coracobrachialis	Coracobrachialis	Coracobrachialis
	Flexores del antebrazo	Flexores del antebrazo	Flexores del antebrazo
<b>CINTURA PELVIANA Y EXTREMIDADES POSTERIORES</b>			
Axial	Subvertebralis	Subvertebralis	Psoas minor
Dorsal	Puboischiofemoralis internus	Puboischiofemoralis internus	Psoas Iliacus Pectineus
	Ilioextensorius Puboischiofemoralis externus	Iliotibialis Femorotibialis	Rectus femoris Vasti
	Iliotibialis	Ambiens	Sartorius
	Iliofemoralis	Iliofemoralis	Tensor fascia latae Gluteus minimus Gluteus medius Pyriformis
	Tibialis anterior	Tibialis anterior	Tibialis anterior
	Extensor digitorum communis	Extensor digitorum communis	Extensor digitorum longus Extensor hallucis longus Peroneus tertius Peroneus longus
	Peroneus longus	Peroneus longus	Peroneus longus
	Peroneus longus y brevis	Peroneus brevis	Peroneus brevis
	Extensor digitorum brevis	Extensor digitorum brevis	Extensor digitorum brevis
Ventral	Puboischiofemoralis externus	Puboischiofemoralis externus	Obturator externus Quadratus femoris
	Adductor femoris Pubotibialis	Adductor femoris Pubotibialis	Adductor femoris brevis Adductor femoris longus
	Caudofemoralis Ischioflexorius	Caudofemoralis Flexor tibialis externus Flexor tibialis internus II	Caudofemoralis Dorsal semitendinosus Ventral semitendinosus Biceps femoris Semimembranosus Gracilis
	Puboschiotibialis	Flexor tibialis internus I Puboschiotibialis	
	Flexor digitorum sublimis y longus	Gastrocnemius internus	Gastrocnemius medialis Flexor hallucis longus
	Popliteus Fibulotarsalis	Gastrocnemius externus	Gastrocnemius lateralis Soleus Plantaris





**FIGURA 10.30** Músculos craneales, hipobranquiales y de la cintura pectoral. Vistas ventrales de un tiburón (a), una salamandra, *Necturus* (b), y un gato (c).

otros tetrápodos. Los músculos de las patas anteriores del anuro son robustos para ayudar al aterrizaje, y los músculos extensores de las extremidades posteriores son prominentes para lanzar al animal. Este modo especializado de locomoción puede ser la causa de la musculatura relativamente compleja y diferenciada de los anuros en comparación con las salamandras. La Figura 10.32a,b ilustra la musculatura superficial de la rana.

En los tetrápodos especializados en la locomoción cursora, los músculos apendiculares tienden a agruparse proximalmente cerca del tronco, y a distribuir sus fuerzas distalmente mediante largos tendones en los extremos de las patas. Este diseño reduce la masa llevada por la extremidad misma, lo que a su vez reduce la inercia que necesita ser superada durante la oscilación recíproca de las patas. Entre los mamíferos, los perisodáctilos (Fig. 10.33) y los artiodáctilos exhiben el mejor y más desarrollado restablecimiento de la masa muscular de la extremidad, pero tendencias semejantes se pueden encontrar en la mayoría de los otros grupos de mamíferos que dependen de una rápida locomoción. Aparentemente surgieron tendencias paralelas en los reptiles del Mesozoico, especialmente en los ligeros arcosaurios. Los músculos apendiculares de las extremidades de estos reptiles bípedos muestran evidencias de agrupamientos proximales, presumiblemente con largos tendones que se extendían hasta los extremos de las patas.

#### Tendencias cursoras (p. 347)

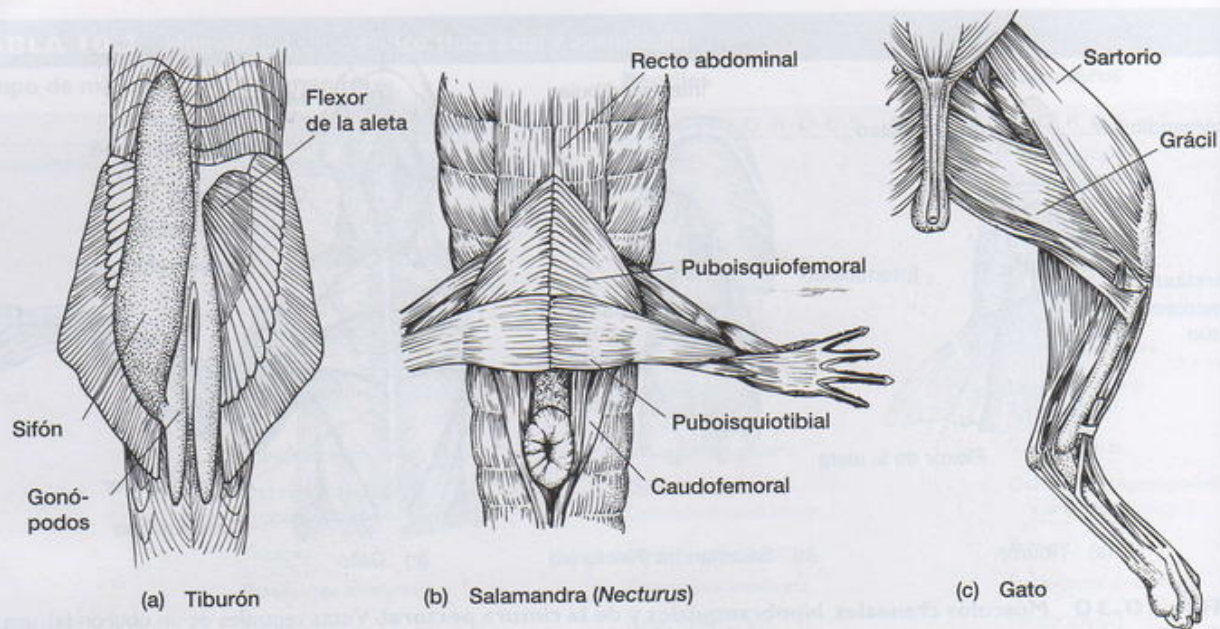
En las aves son evidentes las tendencias generales de la evolución muscular características de los tetrápodos (Fig. 10.34). La importancia de la musculatura axial tiende a declinar mientras aumenta la de la musculatura apendicular. Las masas musculares se diferencian en un grupo más complejo de músculos definidos. Las aves también muestran cambios en el diseño de la musculatura, relacionados con las demandas especializadas del vuelo propulsado y del aterrizaje seguro. La fusión de la columna vertebral posterior con elementos de la cintura pelviana en un soporte óseo rígido, reduce las necesidades de masas grandes de músculos axiales para mantener firme la columna vertebral. En consecuencia, hay una reducción en la

musculatura axial posterior. En el extremo anterior de la columna axial, la cadena de vértebras cervicales controladas por un grupo complejo de músculos cervicales proporcionan flexibilidad y un control muy preciso del movimiento de la cabeza. La musculatura de la cintura pelviana y de las extremidades posteriores se diferencia en una gruesa masa muscular. Cuando un ave aterriza, los músculos de las patas aguantan y equilibran la masa del cuerpo en el impacto, según va a apoyarse en el suelo o en una rama. La mayoría de los músculos están agrupados proximalmente y se extienden hasta los dedos mediante largos tendones. El agrupamiento proximal de los músculos mantiene la masa próxima a la línea media del cuerpo, una característica importante durante el vuelo; pero los largos tendones que alcanzan los pulgares dan más precisión a su colocación, una característica especialmente significativa en aves de percha y de presa.

#### Adaptaciones del esqueleto aviar (p. 347)

Los músculos de la cintura pectoral y las extremidades anteriores (alas) están particularmente bien desarrollados y especializados para el vuelo propulsado. La mayoría de los músculos de las alas están agrupados proximalmente, en particular los masivos pectorales que residen cerca de la línea media del esternón, en el que se originan. Los pectorales se insertan en el húmero y proporcionan el potente golpe de batida durante el vuelo. Por debajo del pectoral queda el supracoracoideo. Recuerde que en los reptiles este músculo discurre desde su origen, en la cintura pectoral, hasta el húmero (Fig. 10.35), un recorrido que hace al supracoracoideo un aductor de la pata (depressor). Sin embargo, en las aves el fuerte tendón del supracoracoideo discurre como una polea sobre el extremo del coracoides y se inserta en la superficie dorsal del húmero (Fig. 10.36a-c). La reorientación del punto de inserción permite al supracoracoideo subir el ala, convirtiendo así este músculo en un elevador de la misma. En consecuencia, el depressor (pectoral) y el elevador (supracoracoideo) son los responsables de producir los movimientos opuestos durante el golpe de batida y de recuperación del ala, quedando sobre el esternón donde se originan (Fig. 10.36c). Sus





**FIGURA 10.31** Musculatura pelviana. Vistas ventrales de un tiburón (a), una salamandra, *Necturus* (b), y un gato (c).

actividades en las aves son un tanto diferentes debido a los cambios filogenéticos en los puntos de inserción.

Cuando un ave vuela, especialmente cuando planea, su antebrazo está extendido para estirar la piel superpuesta y mantenerla tirante. La región anterior de la piel situada entre los hombros y las muñecas constituye el **patagio**, y en su borde anterior se encuentra el músculo **patagial** (Fig. 10.34), que puede formar diversas pequeñas «fundas», procede de la clavícula y se extiende por medio de un largo tendón hasta los metacarpos de la muñeca. Como en un tendedero, el borde anterior del patagio se cuelga de su músculo en forma de cordón, que forma el borde anterior de la superficie de vuelo del ala. Si se cortan los patagiales o sus largos tendones, el patagio pierde su forma aerodinámica y el ala se vuelve menos útil para el vuelo.

Los músculos del antebrazo de un ave son pequeños pero numerosos. Probablemente, éstos actúan para mejorar la posición de las plumas del ala formando y controlando la superficie aerodinámica que presenta el ala en el aire.

Vuelo (p. 352); aerodinámica (p. 356)

### Musculatura craneal

Hasta hace poco se pensó que los músculos esqueléticos asociados con las mandíbulas, la faringe y los arcos branquiales procedían embriológicamente de dos fuentes bastante diferentes: la musculatura branquiométrica y la hipobranquial. Sin embargo, tal y como se trata en la sección sobre los músculos poscraneales (Fig. 10.22a,b), el punto de vista más general contempla que tanto la musculatura mandibular hipobranquial como la branquiométrica proceden de una fuente común, a saber, del mesodermo paraxial. La musculatura branquiométrica se origina a partir del mesodermo paraxial craneal (somitómeros) y la musculatura hipobranquial del mesodermo paraxial del tronco (somitos). Para describir los aspectos comparativos de la musculatura craneal seguimos esta división histórica por

conveniencia, a pesar de haber resaltado la unidad de la musculatura mandibular en vez de sus distinciones embrionarias (Tabla 10.3).

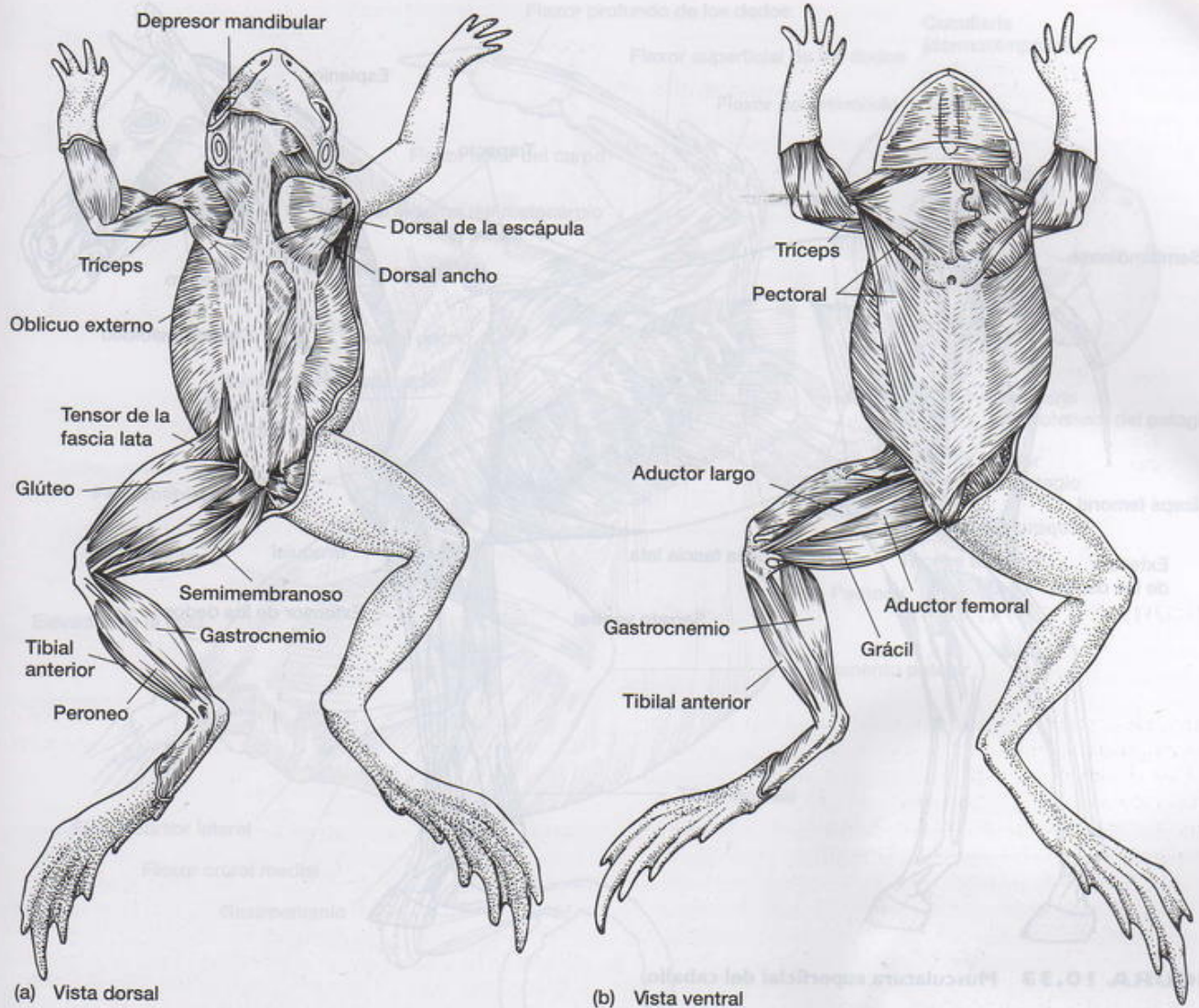
### Musculatura branquiométrica

Los nervios craneales inervan la musculatura branquiométrica asociada con los lados de los arcos branquiales (Fig. 10.37a-d). En los peces, los arcos branquiales, junto con sus músculos branquiométricos, funcionan como un mecanismo de bombeo para mover el agua a través de las branquias, sustituyendo al sistema ciliar de los protocordados. A medida que evoluciona el arco branquial anterior en las mandíbulas, la musculatura asociada, acompañada de elementos óseos o cartilagosos, se convierte en parte del sistema de apertura y cierre mandibular de los peces gnatóstomados.

En general, cada arco branquial está enriquecido con su propio conjunto de musculatura branquiométrica, ampliada o reducida según cambie la función del arco en particular. La condición presumiblemente ancestral se ha visto en los peces (Fig. 10.37d). Aquí, un músculo **constrictor** en forma de hoja se extiende lateralmente desde cada arco branquial en el interior de la branquia, y puede continuar dentro de la superficie del cuerpo bajo la piel. La parte más mediana de este músculo laminar está separada del resto del arco, y se denomina **aductor**. Los constrictores presionan el agua a través de la faringe; los aductores doblan el arco. Músculos profundos de pequeño tamaño se fijan a los extremos dorsal y ventral de los arcos: los **músculos branquial dorsal y ventral**. Están implicados en una variedad de funciones relacionados con el movimiento de elementos en los arcos branquiales.

Filogenéticamente hay una gran fidelidad entre un nervio craneal y su musculatura branquiométrica, y en la fidelidad entre un conjunto de músculos branquiométricos y sus arcos respectivos. En consecuencia, con un seguimiento de los arcos branquiales podemos seguir las homólogías musculares, y tam-





**FIGURA 10.32** Musculatura superficial de una rana. Vistas dorsal (a) y ventral (b).

Modificado de J. Z. Young, *The Life of Vertebrates*, Clarendon Press, Oxford.

bién descubrir cómo es cada músculo, o sus derivados, en los diferentes grupos.

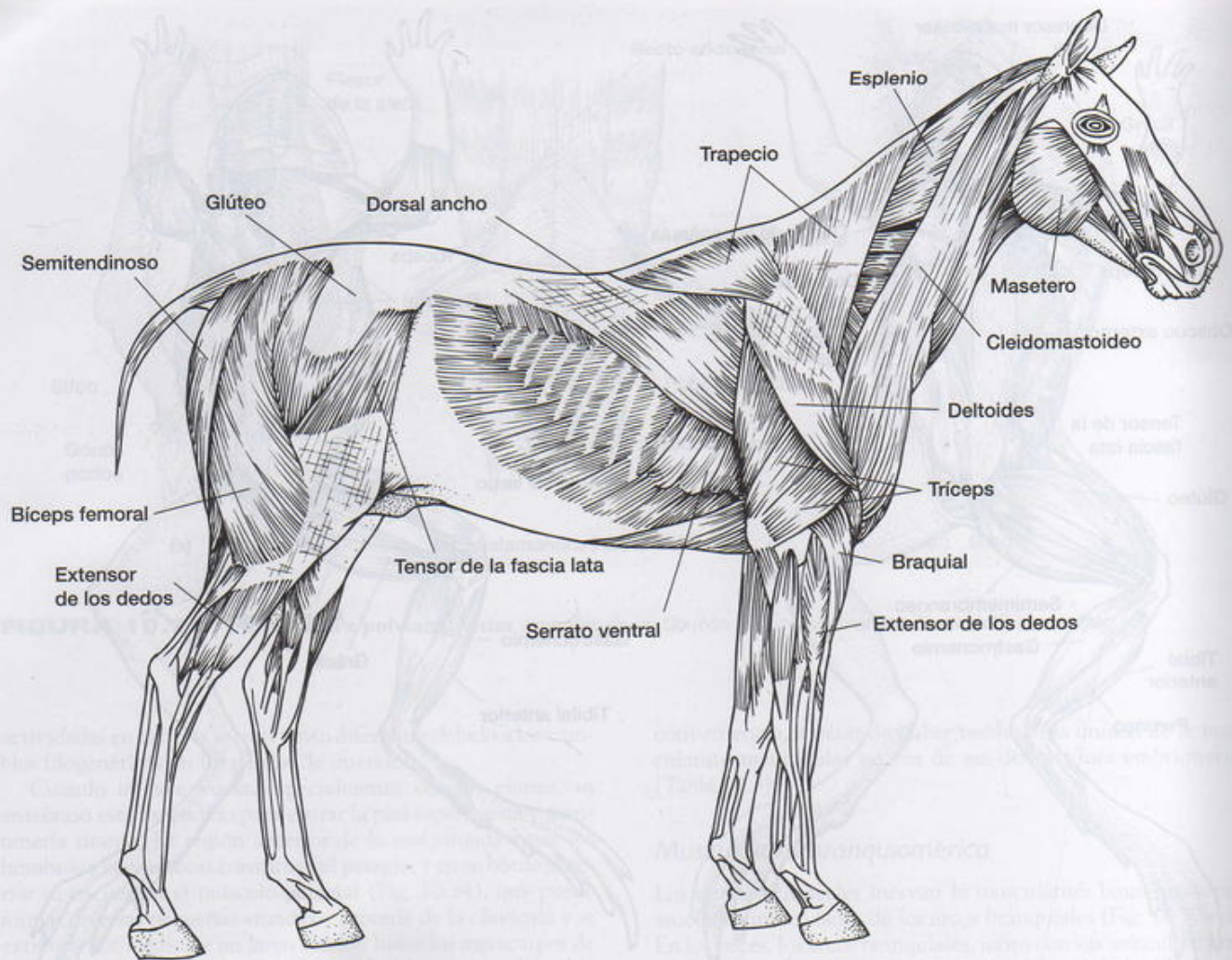
**Arco mandibular** En los tiburones, el constrictor mandibular y el aductor quedan en la superficie del cuerpo. El **aductor mandibular**, el mayor de los músculos mandibulares, se localiza en el ángulo de las mandíbulas, donde proporciona poderosas fuerzas de cierre. En los tiburones existe junto con el aductor un músculo oral, el **preorbital**, que se origina cerca de la órbita y se adelgaza según pasa en sentido posterior hacia su inserción sobre el aductor mandibular o mandíbula inferior. En los peces óseos el aductor se compone de varios músculos derivados, que actúan sobre ciertas partes seleccionadas del cráneo altamente cinético. En los tetrápodos persiste como un fuerte aductor mandibular. Éste tiene a menudo varias cabezas prominentes y diferenciadas que convergen como un músculo pinnado en un tendón común. En los mamíferos, el **masetero** (*masseter*) y el **temporal** (*temporalis*), con diferentes líneas de acción, son los

músculos de cierre mandibular; ambos derivan del aductor mandibular, como los músculos **pterigoideos**.

Las partes dorsal y ventral del músculo constrictor mandibular están separadas por la propia mandíbula. La parte ventral constituye el **intermandibular** (*intermandibularis*), una lámina transversa de músculo que se extiende entre los bordes ventrales del par de mandíbulas. En los tetrápodos, el intermandibular permanece como un músculo laminar transverso, generalmente, localizado entre las mandíbulas inferiores. En los mamíferos se llama **milohioideo**; la parte anterior del músculo **digástrico**, implicado en la apertura de las mandíbulas, es también derivado del intermandibular.

En los tiburones el derivado dorsal del constrictor mandibular es el **elevador del palatocadrado** (*levator palatoquadrati*), que va desde el neurocráneo al cartílago palatocadrado. En algunos peces como la quimera, y en los tetrápodos, el palatocadrado se fusiona a la caja craneana y forma parte de ella, y no existe el músculo elevador del palatocadrado.





**FIGURA 10.33** Musculatura superficial del caballo.

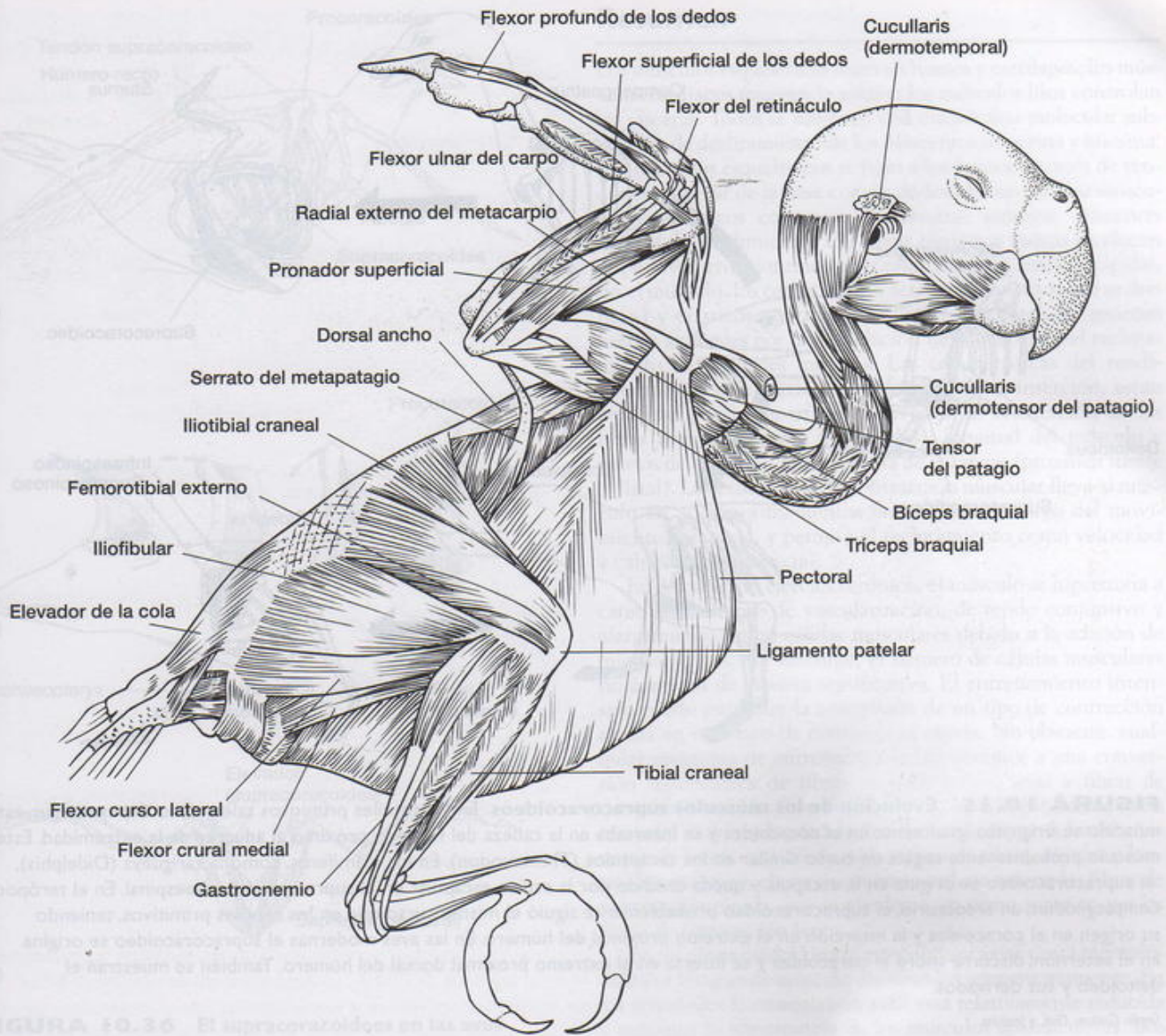
Según Goody.

**Arco hioideo** Se inicia en los peces primitivos como un arco branquial separado (un estado sólo conocido actualmente en las quimeras), pero en algunos vertebrados (otros peces mandibulados) los elementos del arco hioideo están secundariamente implicados en la suspensión de las mandíbulas, y en otros se separan como aparato hioideo (tetrápodos). Los músculos asociados también cambian de posición. Los músculos constrictores hioideos son patentes en los peces, donde forman los músculos principales del bombeo de agua para la respiración; pero están reducidos o se pierden en los tetrápodos. En los tiburones, el mayor de los constrictores del hioideo es el **elevador hiomandibular** (*levator hyomandibulae*), que desde el condrocraqueo alcanza el cartílago hiomandibular. El segundo de ellos, a veces íntimamente fusionado con el primero, es el **epihioideo**, que se inserta en el tejido conjuntivo por detrás del ángulo de la mandíbula. En los peces óseos el equivalente del epihioideo es el **elevador del opérculo** (*levator operculi*), con su inserción en el opérculo. El **depressor**

**mandibular** (*depressor mandibulae*) de los tetrápodos, que abre las mandíbulas, es el homólogo del elevador opercular y el epihioideo. En los mamíferos, el **depressor mandibular** evoluciona en el **estapedio** (del estribo), pero el **digástrico** funciona en la apertura mandibular, no el estapedio, que protege el oído interno de los sonidos chillones. La sección posterior del digástrico deriva de la musculatura hioidea ventral, el **interhioideo**.

En los peces, la parte ventral del constrictor hioideo es el **interhioideo**. Este músculo discurre transversalmente entre los extremos inferiores del par de barras del hioides. En los tetrápodos forma finas láminas de músculos adicionales, el **constrictor del cuello** (*constrictor colli*), que a su vez en los mamíferos se convierte en capas extensas de músculos faciales. Uno de éstos, el **platisma**, es un músculo sin especialización derivado del arco hioideo. Generalmente, es una fina capa muscular subcutánea que abarca la garganta, asegurando la piel del cuello. Otros músculos derivados del arco hioideo tienen funciones más especia-





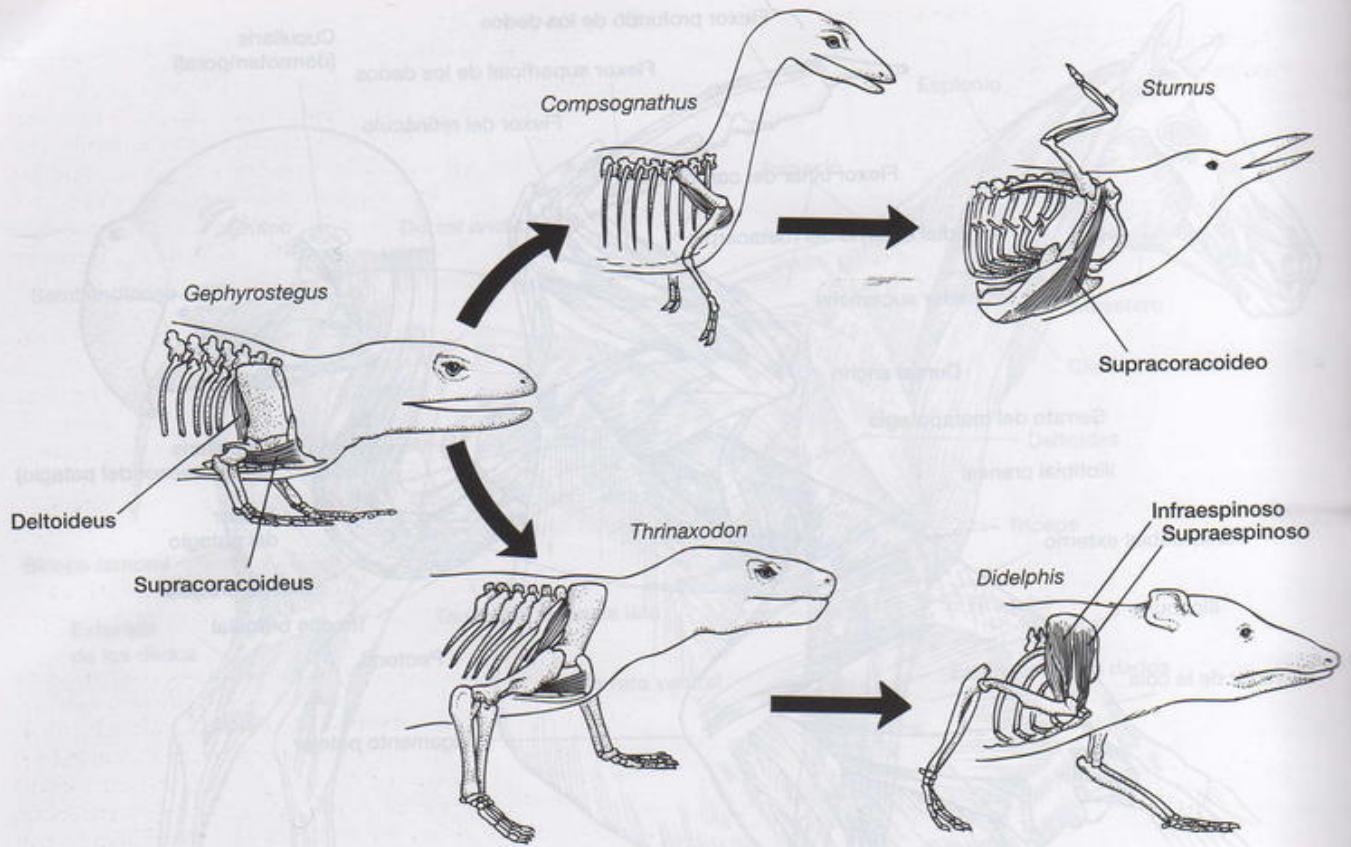
**FIGURA 10.34** Musculatura superficial de un periquito con el ala levantada.

Según Evans.

lizadas, incluyendo el control de la expresión facial y los labios durante la alimentación, momento en que el control facial es especialmente importante en los mamíferos herbívoros, porque utilizan los labios para coger y arrancar partes de las plantas. En el rinoceronte (Fig. 10.38) el elevador del labio superior (*levator labii superioris*) y el elevador nasolabial (*levator nasolabialis*) mueven el labio superior, y el depresor labiomandibular (*depressor labii mandibularis*) el labio inferior. Los zigomáticos controlan la esquina de la boca. El orbicular bucal (*orbicularis oris*) cierra los labios. La contracción de los caninos ensancha las narinas. El buccinador (*buccinator*) aplana las mejillas, presionando así el alimento entre las filas de dientes. Nuestras propias caras utilizan músculos similares y son muy expresivas.

**Arcos branquiales** Como se ha mencionado anteriormente, el músculo constrictor de una branquia típica de los peces está formado por una parte profunda en el centro de la branquia y, en los elasmobranquios, por un constrictor superficial que forma, en la superficie del cuerpo, una cubierta branquial sencilla. Además, los músculos branquiales dorsales y ventrales cortos quedan por encima y debajo de los arcos, y actúan con los aductores para controlar los movimientos locales de los arcos durante la ventilación branquial (Fig. 10.39). Relacionados con los branquiales dorsales está el «cucullaris» formado por la fusión de flecos de varios músculos branquiales sucesivos. Este músculo discurre desde la superficie dorsal del cuerpo y desciende hasta el último arco branquial y la escápula. En los tetrápodos se extiende desde la musculatura axial hasta la escápula,





**FIGURA 10.35 Evolución de los músculos supracoracoideos.** En los reptiles primitivos tales como *Gephyrostegus*, este músculo se originaba igualmente en el coracoides y se insertaba en la cabeza del húmero, próximo al aductor de la extremidad. Este músculo probablemente seguía un curso similar en los terápsidos (*Thrinaxodon*). En los mamíferos, como la zarigüeya (*Didelphis*), el supracoracoideo se origina en la escápula y queda dividido por la espina escapular en el supraespinoso e infraespinoso. En el terópodo *Compsognathus*, un arcosaurio, el supracoracoideo probablemente siguió el mismo curso que en los reptiles primitivos, teniendo su origen en el coracoides y la inserción en el extremo proximal del húmero. En las aves modernas el supracoracoideo se origina en el esternón, discurre sobre el coracoides y se inserta en el extremo proximal dorsal del húmero. También se muestran el deltoideo y sus derivados.

Según Goslow, Dial, y Jenkins.

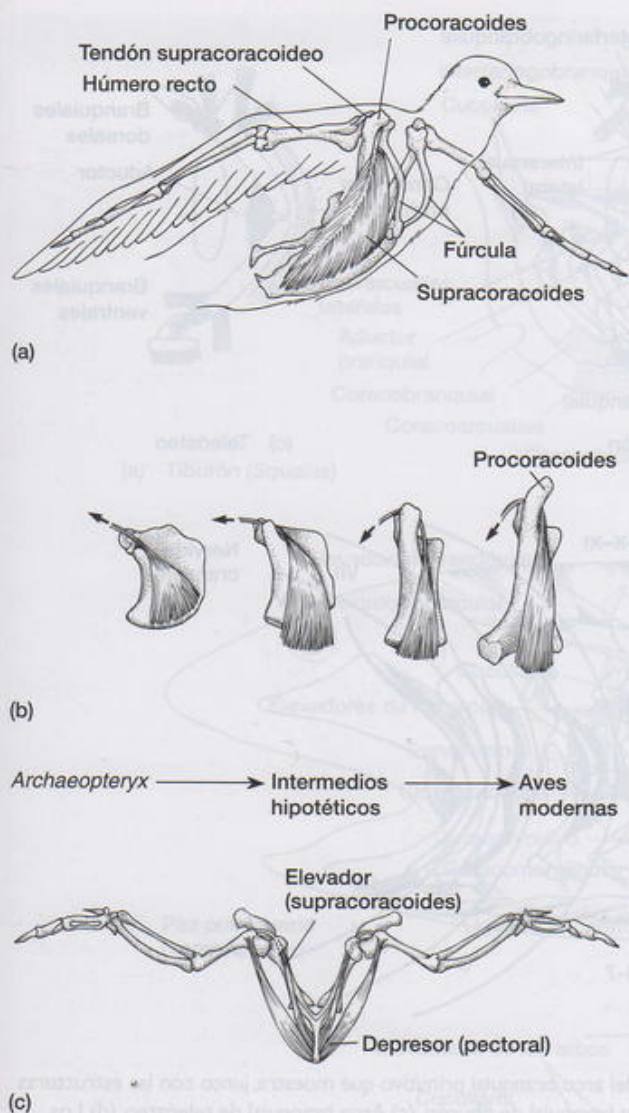
por lo general forma un par de músculos complejos, los grupos trapecio y mastoideo. En los peces los arcos branquiales son componentes estructurales importantes en el bombeo y el aparato alimentador. Se reducen en los tetrápodos y solamente contribuyen a la laringe y otras partes de la garganta. Los músculos constrictores asociados se reducen de manera semejante a los músculos laríngeos; sin embargo, algunos elevadores adquieren un papel importante, contribuyendo como los músculos trapecio y mastoideo al cinturón muscular que soporta la cintura torácica.

### Musculatura hipobranquial

Los músculos hipobranquiales proceden de los somitos cervicales, cuyos extremos ventrales emigran al suelo de la faringe (Fig. 10.37d). La musculatura hipobranquial está inervada por

nervios espinales y discurre bajo el extremo inferior de los arcos branquiales en sentido anteroposterior. En los peces estos músculos se originan de la región del coracoides de la cintura torácica. Constan del coracomandibular y un esternohioideo, aunque en los tiburones el esternohioideo está dividido en un coracohioideo anterior y un coracoarcualio posterior. Hay conspicuos abridores de la mandíbula y expansores de la cavidad bucal. En los tetrápodos estos músculos acompañan a los arcos branquiales con aportaciones de músculos asociados con la garganta, el aparato hioideo, la laringe y la lengua. Además de los músculos hipobranquiales, los somitos cervicales también son el origen de otros músculos. Dan lugar a los músculos cervicales, **miotomos epiaxiales**, que se insertan en la pared posterior del neurocráneo y que pueden izarlo durante la apertura mandibular. Sólo en los tiburones algunos de los somitos cervicales también contribuyen a los **interfaringobranquiales**, que unen en la faringe los sucesivos arcos branquiales.





**FIGURA 10.36 El supracoracoideos en las aves modernas.** (a) Se muestra cómo el supracoracoideos se origina en el esternón por debajo del pectoral, que se ha quitado. Su tendón pasa sobre el coracoides y se inserta en la superficie dorsal del húmero; sin embargo, este músculo eleva el ala. (b) Cambios propuestos para el supracoracoideos desde el *Archaeopteryx*, pasando por un hipotético intermedio, hasta las aves modernas. (c) Grupos de músculos pectorales separados que se originan en el esternón y producen el potente golpe de batida del ala y el golpe de recuperación. Los músculos de recuperación se originan en el esternón, pasan por una abertura definida por la escápula, la fúrcula y coracoides y se insertan en el lado dorsal del húmero. Según se contraen los músculos pectorales, el húmero sube y el ala se eleva. Los músculos deltoides que provienen de la escápula pueden también ayudar a levantar el ala. Los potentes músculos depresores que se insertan en el lado ventral del húmero llevan el ala hacia abajo.

Según Goslow, Dial, y Jenkins.

## Resumen

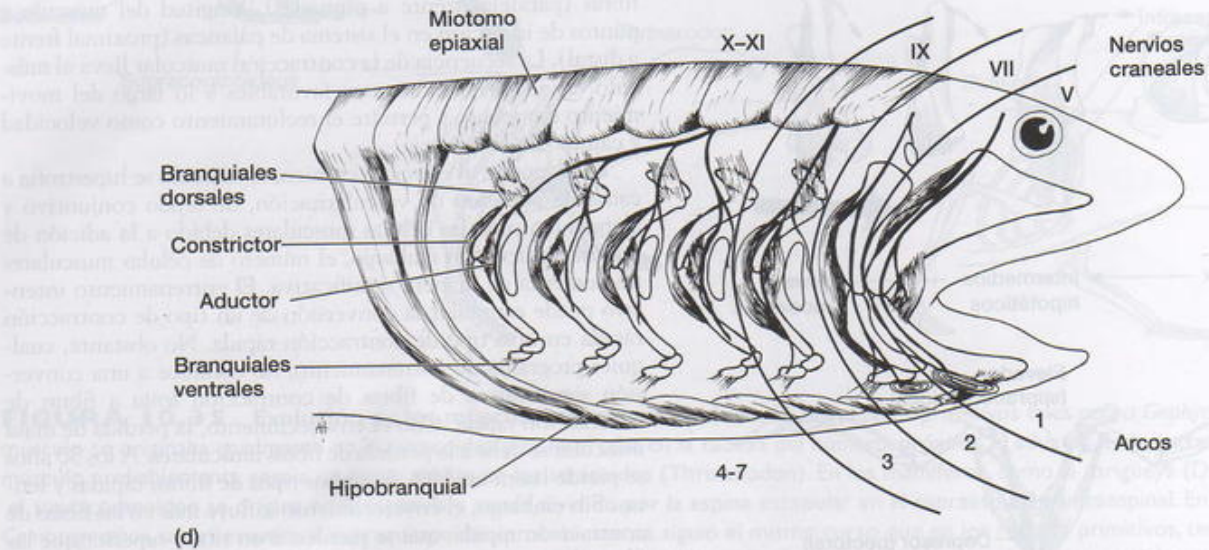
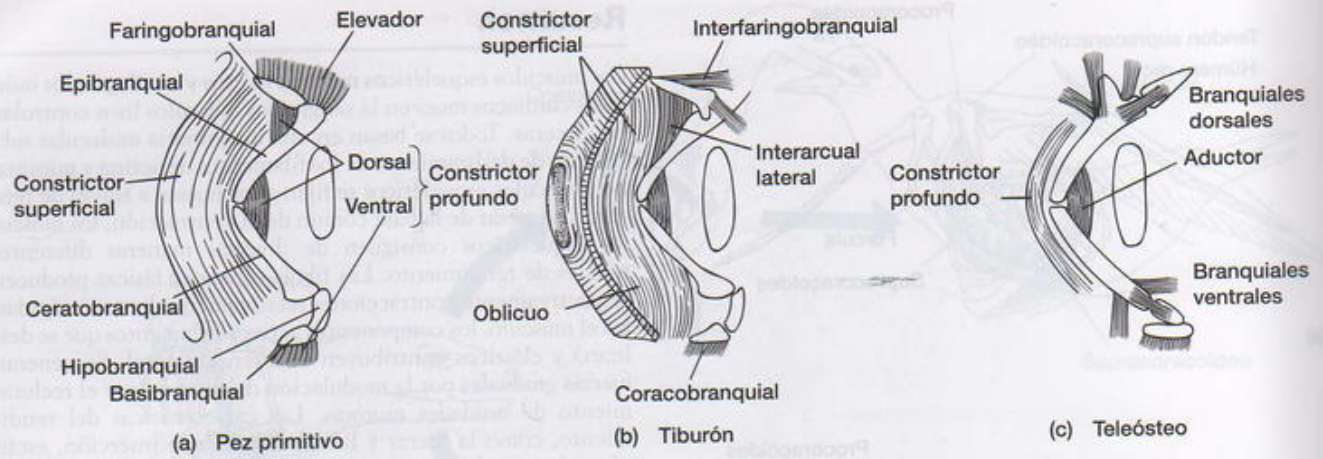
Los músculos esqueléticos mueven huesos y cartílagos; los músculos cardíacos mueven la sangre; los músculos lisos controlan las vísceras. Todos se basan en una maquinaria molecular subyacente de deslizamiento de los filamentos de actina y miosina. Los músculos esqueléticos se fijan a los huesos a través de tendones. A pesar de la base común de la contracción, los músculos esqueléticos consiguen de diversas maneras diferentes niveles de rendimiento. Las fibras tónicas y fásicas producen respectivamente contracciones relativamente lentas o rápidas. En el músculo, los componentes activos (filamentos que se deslizan) y elásticos contribuyen a la tensión total. Se generan fuerzas graduales por la modulación del ritmo y por el reclutamiento de unidades motoras. Las características del rendimiento, como la fuerza y la velocidad de la inserción, están afectadas por la superficie transversal, la orientación de las fibras (paralelas frente a pinnadas), longitud del músculo y puntos de inserción en el sistema de palancas (proximal frente a distal). La secuencia de la contracción muscular lleva al músculo en acción a momentos favorables a lo largo del movimiento complejo, y permite el reclutamiento como velocidad y cambio de resistencia.

En respuesta al ejercicio crónico, el músculo se hipertrofia a causa de aumento de vascularización, de tejido conjuntivo y alargamiento de las células musculares debido a la adición de miofilamentos. Sin embargo, el número de células musculares no aumenta de manera significativa. El entrenamiento intensivo puede estimular la conversión de un tipo de contracción rápida en otro tipo de contracción rápida. No obstante, cualquier programa de entrenamiento, no conduce a una conversión significativa de fibras de contracción lenta a fibras de contracción rápida. Con el envejecimiento, la pérdida de masa muscular se debe a la pérdida de fibras musculares. A los 50 años se pierde hasta un 10% de ambos tipos de fibras, rápidas y lentas. Sin embargo, el envejecimiento influye más en las fibras de contracción rápida, que se pierden a un ritmo superior que las fibras de contracción lenta.

En los peces predomina la musculatura axial y está representada por bloques de músculo distribuidos segmentariamente. En los tetrápodos la musculatura axial está relativamente reducida y aumenta la importancia de los músculos apendiculares. Los tetrápodos también exhiben mayor complejidad en las masas musculares, como lo ilustran los varios cientos de músculos distintos que se diferencian de estas masas.

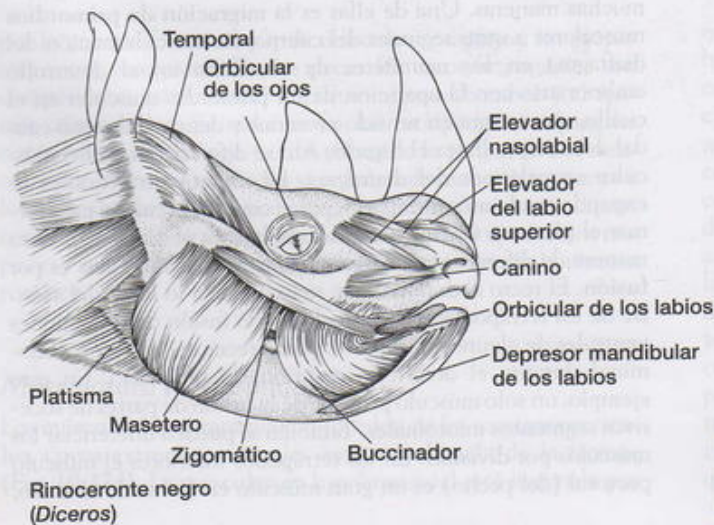
La diferenciación filogenética de los músculos tiene lugar de muchas maneras. Una de ellas es la **migración de primordios musculares** a otras regiones del cuerpo. La muscularización del diafragma en los mamíferos da comienzo en el desarrollo embrionario con la aparición de un primordio muscular en el cuello, que emigra en sentido posterior y dentro del septo caudal del cuerpo, hasta el hígado. Ahí se diferencian en los músculos esqueléticos del diafragma. La musculatura hioidea se expande en algunos tetrápodos por el cuello y la cabeza para formar el platismo y otros músculos de la cara (Fig. 10.40). Otra manera de diferenciarse filogenéticamente los músculos es por **fusión**. El recto abdominal que se extiende a lo largo del vientre de los tetrápodos está formado por la fusión de las regiones ventrales de algunos miotomas, para crecer en la región abdominal durante el desarrollo embrionario temprano. En este ejemplo, un solo músculo procede de la fusión de partes de sucesivos segmentos miotomales. También se pueden diferenciar los músculos por **división**. En los tetrápodos inferiores el músculo pectoral (del pecho) es un gran músculo en forma de abanico,





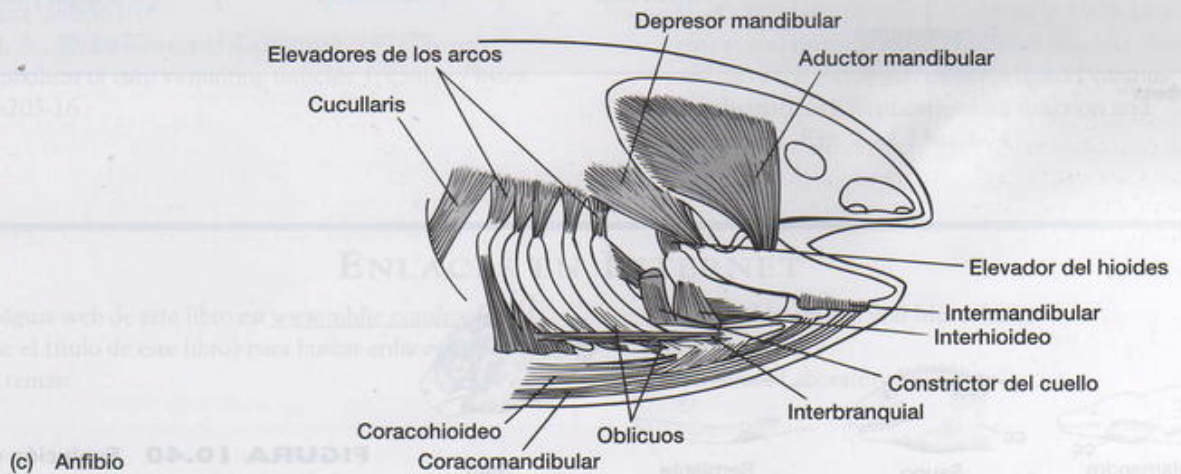
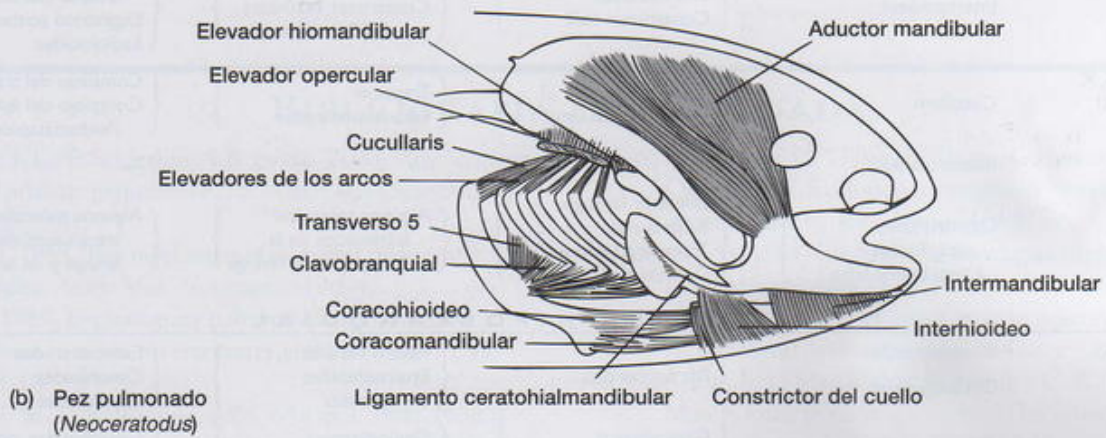
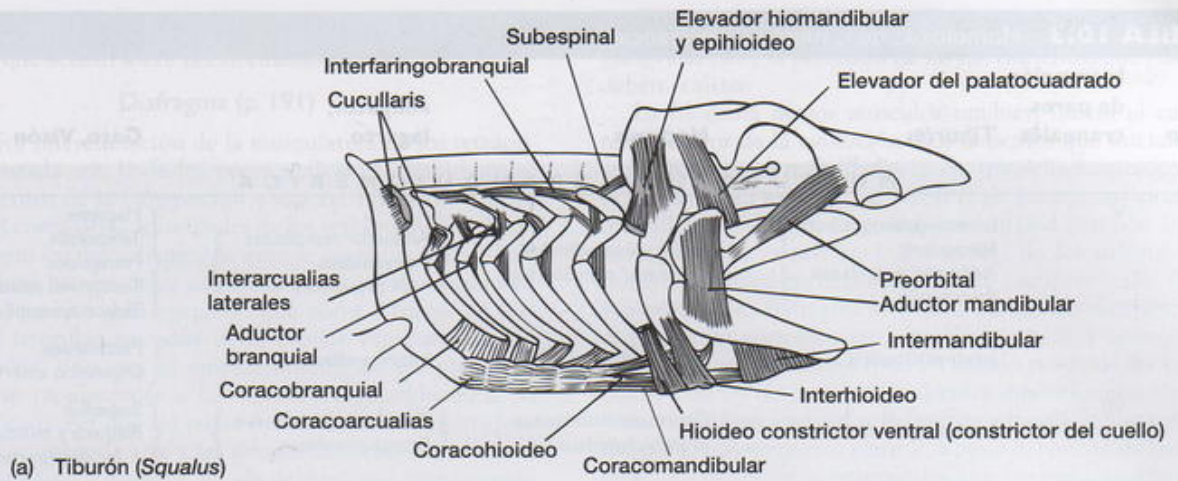
**FIGURA 10.37 Musculatura branquiométrica.** (a) Vista lateral del arco branquial primitivo que muestra, junto con las estructuras esqueléticas, el grupo básico de músculos elevadores y constrictores. (b) Arco branquial de tiburón. (c) Arco branquial de teleosteo. (d) Los músculos mandibulares y el nervio craneal que los inerva tienden a estar con sus respectivos arcos branquiales durante el consiguiente curso evolutivo. Cada arco tiene respectivamente músculos elevadores y constrictores que elevan y cierran los elementos articulados. Los nervios craneales V, VII, IX y X-XI inervan respectivamente los músculos de los arcos 1, 2, 3 y 4-7. La fidelidad de los músculos, nervios y arcos generalmente se mantiene según evolucionan los arcos branquiales y, en consecuencia, se modifican en los componentes mandibulares.

Según Jollie; Mallatt.



**FIGURA 10.38** Cabeza de rinoceronte negro, mostrando la musculatura facial que actúa en los bordes de la boca y la narina.





**FIGURA 10.39** Vista lateral de la musculatura cefálica. (a) El tiburón *Squalus*. (b) El pez pulmonado *Neoceratodus*. (c) Anfibio (composición de los músculos adultos de un anuro y urodelos).

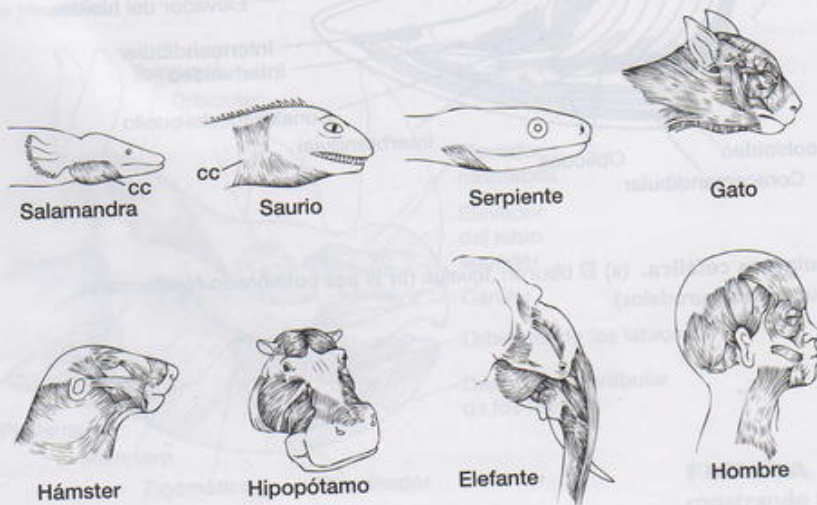
Según Jollie.



**TABLA 10.3** Homologías de la musculatura craneal

Arco	Inervación de pares craneales	Tiburón	Necturus	Alligator, lagarto	Gato, Visón
<b>MUSCULATURA BRANQUIOMÉRICA</b>					
1	V	Levator palatoquadrati Spiracularis Adductor mandibulae Preorbitalis	{ Adductor mandibulae (levator mandibulae)	{ Adductor mandibulae Pterygoideus (4 presentes)	{ Masseter Temporalis Pterigoideos Tensor veli palati Tensor tympani
		Intermandibularis	Intermandibularis	Intermandibularis	{ Milohioides Digástrico anterior
2	VII	Levator hyomandibulae	{ Depressor mandibulae Branchiohyoideus	{ Depressor mandibulae Branchiohyoideus	{ Stapedius Platisma y músculos faciales (parte)
		Interhyoideus	{ Interhyoideus Constrictor colli	{ Interhyoideus Constrictor (esfinter) colli (Gularis) en parte	{ Platisma y músculos faciales (parte) Digástrico posterior Estilohioides
3	IX, X *XI	Cucullaris	{ Cucullaris Levatores arcuum	{ Trapecio Esternomastoides	{ Complejo del trapecio Complejo del esternocleidomastoideo
		Interarcualias	—	—	—
		Constrictores superficiales e interbranquiales	{ Dilator laryngis Subarcuales Transversi ventrales Depresores arcuum	{ Algunos músculos intrínsecos de la laringe y de la faringe	{ Algunos músculos intrínsecos de la laringe y de la faringe
<b>MUSCULATURA HIPOBRANQUIAL</b>					
	*XII	Coracoarcuales Coracohioideo	Rectus cervicis	{ Rectus cervicis Esternohioides Omohioides	{ Esternohioides Omohioides Thyohioides
		Coracomandibularis	{ Genioglossus Geniohioides	{ Genioglossus Geniohioides	{ Geniohioides, otros de la lengua y de la faringe
		Coracobrachialis	—	—	—

\*En tetrápodos



**FIGURA 10.40** Evolución de la musculatura facial. En los tetrápodos la musculatura hioidea se extiende de arriba abajo y rodea parcialmente al cuello como una lámina fina, el constrictor del cuello (cc). Este músculo también tiende a adherirse a la dermis de la piel. En los mamíferos, la musculatura derivada del arco hioideo se extiende radicalmente por la cabeza, y se diferencia en una delicada musculatura facial. Está mejor diferenciada alrededor de los ojos, labios y oídos, y sirve para acentuar la expresión facial.



pero en los mamíferos se divide al menos en cuatro músculos diferentes que actúan sobre la extremidad anterior.

#### Diafragma (p. 191)

La mayor diferenciación de la musculatura de los tetrápodos, comparada con la de los peces, refleja el cambio en los requerimientos de la locomoción y soporte terrestres. Correr y volar, así como otras actividades de los tetrápodos, implican algo más que los mecanismos de giro de las patas o batido de las alas. Estos son modelos motores complejos que requieren un control preciso. Un guepardo que corre a través de una superficie irregular no sólo debe oscilar rápidamente sus extremidades, sino que el emplazamiento de sus pies debe acomodarse rápidamente a las ligeras irregularidades de la superficie cada vez que las patas tocan el suelo. Según cambian las corrientes de aire y las ráfagas de viento, se altera el flujo aerodinámico a través del ala del ave, que rápidamente debe ajustar sus alas y plumas de vuelo. La musculatura más

diferenciada de los tetrápodos es una señal indirecta de su gran variedad y la precisión de los movimientos que pueden y deben realizar.

La filogenia de los músculos también ilustra el carácter remodelador de la evolución. Los músculos que inicialmente se originan en las mandíbulas (p.ej., trapecio, mastoideo) y en la musculatura axial (p.ej., serrato) se incorporan al sistema muscular de los hombros y de la extremidad anterior. De otro lado, también vemos en la evolución de los músculos una notable fidelidad entre la musculatura y su inervación. El nervio frénico del diafragma se origina en el lado anterior, como el primordio muscular, en la región cervical, y acompaña al músculo hasta su destino final en el lado posterior del cuerpo. Por lo general los grupos de músculos asociados con los arcos branquiales son inervados fielmente a través de los vertebrados por el mismo nervio craneal, a pesar del hecho de que estos músculos de los arcos branquiales con frecuencia están modificados para desempeñar nuevos papeles en los tetrápodos.

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Anderson, J. L., P. Schjerling, y B. Saltin. 2000. Muscle, genes and athletic performance. *Sci. Amer.* 283 (September): 48-55.
- Bock, W. J. 1968. The mechanics of one- and two-joint muscles. *Amer. Mus. Novitates* 2319:1-45
- Bone, Q. 1989. Evolutionary patterns of axial muscles systems in some invertebrates and fish. *Amer. Zool.* 29:5-18.
- Herring, S. W., L. E. Wineski, y F. C. Anapol. 1989. Neural organization of the masseter muscle in the pig. *J. Comp. Neurol.* 280:563-76
- Johnson, I. A., W. Davison, y G. Goldspink. 1977. Energy metabolism of carp swimming muscles. *J. Comp. Physiol.* 114:203-16
- Neyt, C., K. Jagla, C. Thisse, B. Thisse, L. Haines, y P. D. Currie. 2000. Evolutionary origins of vertebrate appendicular muscle. *Nature* 408:82-86.
- Noden, D. M. 1984. Craneofacial development: New views on old problems. *Anat. Zool.* 38:729-42.
- Richmond, F. J. 1998. Elements of style in neuromuscular architecture. *Amer. Zool.* 38:729-42.
- Robert, T. J., R. L. Marsh, P. G. Weyand, y C. R. Taylor. 1997. Muscle force in running turkeys: The economy of minimizing work. *Science* 275:1113-15.
- Young, B. A., D. Magnon, y G. E. Goslow, Jr. 1990. Length-tension and histochemical properties of select shoulder muscles of the Savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*): Implications for function and evolution. *J. Exp. Zool.* 256:63-74

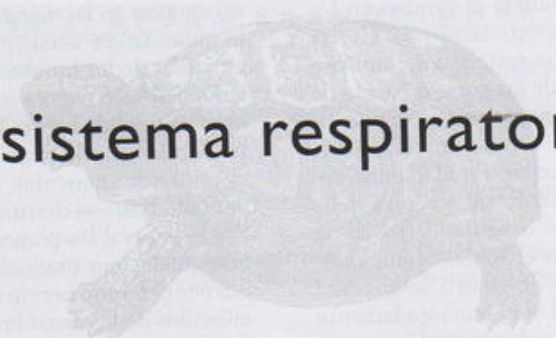
## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Animal Movement and Musculatura  
Locomotion  
Vertebrate Laboratory Exercises



# El sistema respiratorio



## INTRODUCCIÓN

### ÓRGANOS RESPIRATORIOS

- Branquias
- Pulmones
- Vejigas gaseosas
- Órganos respiratorios cutáneos
- Órganos respiratorios accesorios
- Respiración embrionaria

### MECANISMOS DE VENTILACIÓN

- Cilios
- Mecanismos musculares
  - Ventilación en el agua: bomba doble*
  - Ventilación en el aire: bomba pulsátil*
  - Ventilación en el aire: bomba de aspiración*

### FILOGENIA

- Agnatos
- Elasmobranquios
- Peces óseos
- Resumen de la respiración en los peces
  - Branquias*
  - Pulmones y vejigas gaseosas*
- Anfibios
  - Larvas de los anfibios*
  - Anfibios adultos*

### Reptiles

### Mamíferos

### Ventilación

### Intercambio gaseoso

### Aves

### FORMA Y FUNCIÓN

- Formas de transferencia gaseosa
- Ritmos de transferencia gaseosa
- Respiración en el agua
- Respiración en el aire

### EVOLUCIÓN DE LOS ÓRGANOS RESPIRATORIOS

- Regulación ácido-base
- Ventilación
  - Bombas ciliares*
  - Bombas musculares*
- Transición del agua a la tierra
  - Órganos de ventilación aérea*
  - Ventajas del desplazamiento hacia tierra firme*
  - Mecanismos de ventilación aérea*
- Pulmones y sacos aéreos de las aves

### RESUMEN

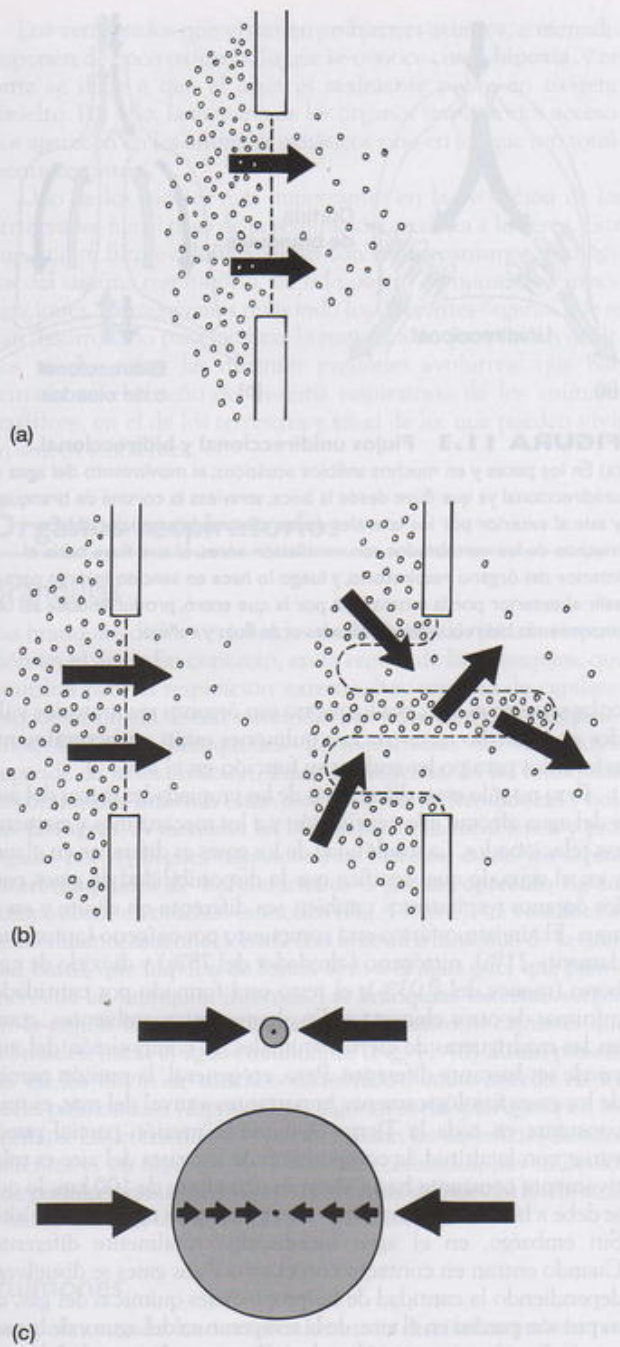
## Introducción

Para realizar un metabolismo eficaz y sobrevivir, las células de los vertebrados deben reponer el oxígeno que gastan y desechar los productos de desecho que se van acumulando como consecuencia de su metabolismo. Estas tareas se realizan fundamentalmente gracias a dos sistemas de transporte, el circulatorio y el respiratorio. La función principal del sistema circulatorio es conectar las células profundas del cuerpo con el medio en que vive un organismo, y se trata en el Capítulo 12. El sistema respiratorio, al que se dedica el presente capítulo, está relacionado con el intercambio de gases entre las superficies de un organismo y su ambiente. En los casos más sencillos estos dos siste-

mas contribuyen al proceso de **difusión pasiva**, el movimiento aleatorio de las moléculas desde una zona con elevada presión parcial a otra con una presión parcial baja (Fig. 11.1a). El oxígeno tiene normalmente (aunque no siempre) una elevada presión parcial en el ambiente, y tiende a difundirse hacia el interior del organismo. El dióxido de carbono se acumula en los tejidos y tiene tendencia a difundirse hacia el exterior.

Sin embargo, la difusión pasiva por sí sola es insuficiente para cubrir las necesidades de organismos pluricelulares grandes; por ejemplo, un hipotético organismo esférico y acuático no debería tener un radio de más de 0.5 mm para poder recibir por difusión





**FIGURA 11.1 Difusión pasiva.** (a) Las moléculas de un gas se desplazan desde una zona en la que tienen una presión parcial elevada, hasta otra en la que ésta es baja. Finalmente se alcanza el equilibrio cuando la concentración de las moléculas del gas es la misma a ambos lados de la superficie a través de la que se produce la difusión. (b) El ritmo a que se mueven las moléculas que se están difundiendo depende del área disponible de dicha superficie. Al aumentar el área de la superficie se incrementa el ritmo de la difusión, aunque la concentración final de equilibrio se alcanza independientemente del área disponible de la superficie. (c) El tiempo que las moléculas necesitan para alcanzar los tejidos profundos depende sobre todo de la distancia que deben recorrer. Las moléculas que se mueven por el interior de una célula hasta alcanzar un punto central, lo hacen mucho más rápidamente que las que tienen que atravesar un tejido grueso para llegar a esa misma célula y alcanzar el mismo punto central.

simple todo el oxígeno que necesita, aunque su ambiente estuviese saturado de oxígeno. Para que el oxígeno se pudiera difundir pasivamente desde los pulmones del lector hasta sus extremidades, ¡sería necesario un «viaje» que duraría varios años! Es evidente que esto no es lo que sucede habitualmente. En los organismos pluricelulares grandes, los sistemas de transporte colaboran con la difusión pasiva, siendo los sistemas circulatorio y respiratorio quienes aceleran este proceso.

Las principales modificaciones en el diseño de los órganos respiratorios se han producido durante el proceso de la evolución para mejorar la difusión de los gases más importantes. El ritmo de la difusión pasiva entre un organismo y su ambiente depende de varios factores, siendo uno de ellos la superficie disponible, cuyo aumento incrementa las posibilidades de que las moléculas atraviesen una superficie epitelial (Fig. 11.1b). Por ejemplo, los órganos para el intercambio gaseoso en los vertebrados están muy subdivididos, de modo que incrementan la superficie disponible para la transferencia de gases desde el aire a la sangre. Otro factor es la distancia, que cuando aumenta, se incrementa el espacio que han de recorrer las moléculas hasta alcanzar su destino (Fig. 11.1c). Los tejidos gruesos hacen que la difusión sea lenta, mientras que las barreras delgadas ayudan al proceso. Un tercer factor es la resistencia de los propios tejidos a la difusión. La piel húmeda de los anfibios facilita el intercambio gaseoso. Por contra, la piel de la mayoría de los animales está cornificada y es gruesa, lo que retarda la difusión de gases con el ambiente.

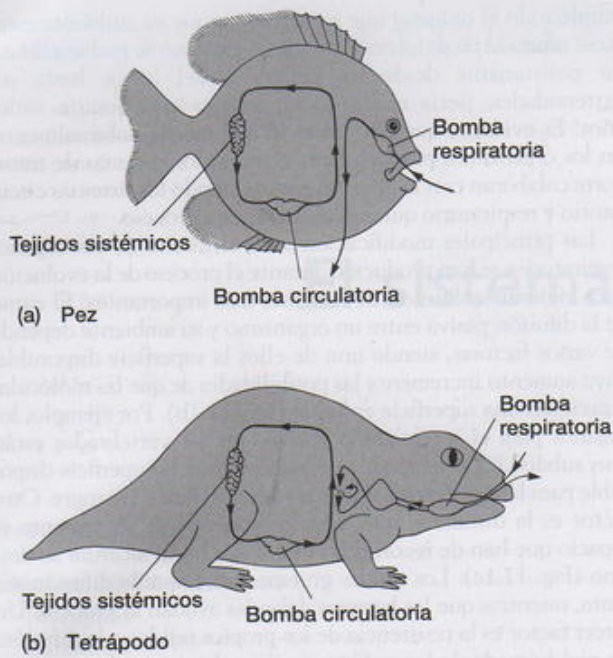
Uno de los factores más importantes que afectan a la tasa de difusión es la diferencia de las presiones parciales de los gases a través de la superficie de intercambio. Las branquias de la mayoría de los peces presentan una presión parcial de oxígeno elevada con respecto a la sangre. A veces, los peces que viven en aguas estancadas y calientes se encuentran con una presión parcial de oxígeno en el agua, inferior a la que tienen en su sangre, lo que lleva a que el oxígeno se difunda en sentido contrario, y entonces el pez se encuentra en peligro ¡al perder oxígeno hacia el agua!

Tanto el sistema respiratorio como el circulatorio tienen «bombas» para mover los fluidos como el aire o el agua (respiración) o la sangre (circulación). La bomba que hace circular la sangre es el corazón. En los peces la principal bomba respiratoria es el aparato branquial que hace que el agua atraviese las branquias (Fig. 11.2a). En los tetrápodos, una bomba bien conocida es la caja torácica, a veces ayudada por el diafragma, que hace que el aire se mueva de un lado a otro por el interior de los pulmones (Fig. 11.2b). Como se ha indicado, en los vertebrados hay una gran cantidad de mecanismos de bombeo que también actúan en la respiración, moviendo los fluidos que contienen los gases, estas bombas actúan manteniendo unos gradientes elevados de las presiones parciales a través de las superficies de intercambio.

Los sistemas respiratorio y circulatorio, aunque anatómicamente diferentes, están funcionalmente acoplados en el proceso de la **respiración**<sup>1</sup>, el reparto de oxígeno a los tejidos y la eliminación de los productos de desecho, principalmente dióxido de carbono. La **respiración externa** es el intercambio de gases entre el ambiente y la sangre a través de una superficie respiratoria. La **respiración interna** es el intercambio de gases entre la sangre y los tejidos corporales.

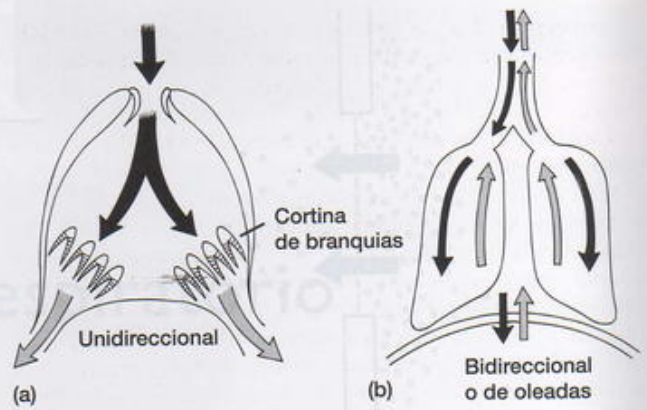
<sup>1</sup>Los bioquímicos han adoptado este término y lo utilizan para referirse a algo muy diferente, a saber, la respiración química, es decir, la degradación por vía aeróbica de sustratos mediante rutas bioquímicas.





**FIGURA 11.2** Sistemas respiratorio y circulatorio trabajando en común para llevar oxígeno hasta los tejidos y eliminar el dióxido de carbono. Ambos se representan de forma esquemática. Durante la «respiración externa» se inhala aire o agua y se transporta para que se produzca el intercambio gaseoso en los capilares sanguíneos. Después, la sangre lleva el oxígeno hasta los tejidos sistémicos (corporales), representados aquí como una pequeña porción de un tejido cualquiera, en los que se produce la «respiración interna». La sangre cede el oxígeno a estos tejidos y extrae de ellos el dióxido de carbono. (a) En los peces, la bomba respiratoria generalmente está formada por los arcos branquiales y sus músculos. La «respiración externa» se produce en los capilares de las branquias. El corazón actúa como bomba circulatoria principal y hace que la sangre recorra las branquias y luego bañe todos los tejidos sistémicos. (b) En los tetrápodos, la bomba respiratoria puede ser la cavidad bucal, que hace que el aire llene los pulmones superando la resistencia elástica que ejercen los pulmones o la caja torácica que los rodea. La «respiración externa» se produce en los pulmones. La circulación sanguínea se consigue gracias a una bomba circulatoria, el corazón. El «intercambio respiratorio interno» se produce entre la sangre y los tejidos sistémicos.

Durante la respiración externa, los gases se difunden entre el ambiente y el organismo: el oxígeno entra y el dióxido de carbono sale. La **ventilación** es el proceso activo de movimientos del medio respiratorio, el agua o el aire, a través de una superficie de intercambio. La interrupción del movimiento del medio respiratorio se denomina **apnea**, es decir, «aguantar la respiración». El bombeo de sangre a través de los capilares de un órgano se conoce como **perfusión**. Los **órganos respiratorios** de ventilación están especializados para entregar el oxígeno y extraer el dióxido de carbono acumulado durante la perfusión. Las exigencias sobre los órganos respiratorios son variables y dependen de si el medio es el agua o el aire, lo que se debe, en parte, a las diferentes densidades de estos medios. El agua es más densa que el aire y requiere más energía para poder ser movida. Dicho en otras palabras, la ventilación que implica movimiento de agua es mucho más costosa que la ventilación que implica movimiento de aire. Además, ya que el agua es más densa, todas las estructuras tienen una mayor capacidad de flotación en el agua que en el aire. Las branquias, que se ven sostenidas por el agua, tienden a



**FIGURA 11.3** Flujos unidireccional y bidireccional. (a) En los peces y en muchos anfibios acuáticos, el movimiento del agua se unidireccional ya que fluye desde la boca, atraviesa la cortina de branquias y sale al exterior por los laterales de las cámaras branquiales. (b) En muchos de los vertebrados con ventilación aérea, el aire fluye hacia el interior del órgano respiratorio, y luego lo hace en sentido inverso para salir al exterior por la misma ruta por la que entró, produciéndose así un movimiento bidireccional, de oleadas o de flujo y reflujo.

colapsarse en el aire, por lo que no son órganos respiratorios válidos en el medio terrestre. Los pulmones están estructuralmente reforzados para poder realizar su función en el aire.

Pero no sólo estas diferencias de las propiedades físicas del aire y del agua afectan a la ventilación y a los mecanismos y estructuras relacionados. La solubilidad de los gases es diferente en el aire y en el agua, lo que significa que la disponibilidad de gases para los órganos respiratorios también sea diferente en el aire y en el agua. El aire atmosférico está compuesto por oxígeno (aproximadamente 21%), nitrógeno (alrededor del 78%) y dióxido de carbono (menos del 0.03%); el resto está formado por cantidades mínimas de otros elementos. En algunos microambientes, como en las madrigueras de ciertos animales, la composición del aire puede ser bastante diferente. Pero, en general, la presión parcial de los gases fisiológicamente importantes a nivel del mar, es muy constante en toda la Tierra. Aunque la presión parcial puede variar con la altitud, la composición de los gases del aire es relativamente constante hasta alcanzar una altura de 100 km, lo que se debe a la mezcla que realizan los vientos y las corrientes de aire. Sin embargo, en el agua sucede algo totalmente diferente. Cuando entran en contacto con el agua estos gases se disuelven, dependiendo la cantidad de las propiedades químicas del gas, de su presión parcial en el aire, de la temperatura del agua y de la presencia de otras sustancias disueltas. Por tanto, la cantidad de oxígeno en el agua es bastante variable; además nunca llega a tener la concentración que posee en el aire.

En la mayor parte de los peces con branquias la ventilación es **unidireccional**. El agua entra a través de la boca en la cavidad bucal, atraviesa la fila de branquias conocida como **cortina de branquias**, y sale al exterior siguiendo una única dirección (Fig. 11.3a). En los peces activos, la ventilación es casi continua, para poder mantener así un flujo más o menos constante de agua atravesando las superficies de intercambio de las branquias. Por el contrario, la ventilación en los pulmones es generalmente **bidireccional** (de oleadas o de flujo y reflujo), ya que el aire entra y sale a través de las mismas vías (Fig. 11.3b). El aire fresco **inhala** entra en los pulmones, se mezcla con el aire ya usado y es **exhalado**. A través de los capilares de los pulmones se realiza el intercambio con el aire de forma periódica, no continua.



Los vertebrados que viven en ambientes acuosos, a menudo, disponen de poco oxígeno, lo que se conoce como **hipoxia**, y en parte se debe a que el agua es realmente pobre en oxígeno disuelto. Por ello, la mayoría de los órganos respiratorios accesorios aparecen en los animales acuáticos y no en los que son totalmente terrestres.

Uno de los sucesos más importantes en la evolución de los vertebrados fue el paso de la respiración acuática a la aérea. Este importante hito evolutivo, junto con los mecanismos fisiológicos del sistema respiratorio, ha sido objeto de numerosas investigaciones. Comencemos revisando los diferentes órganos que se han desarrollado para facilitar la respiración, que pueden decirnos mucho sobre las distintas presiones evolutivas que han actuado en el diseño del sistema respiratorio de los animales acuáticos, en el de los terrestres y en el de los que pueden vivir en ambos ambientes.

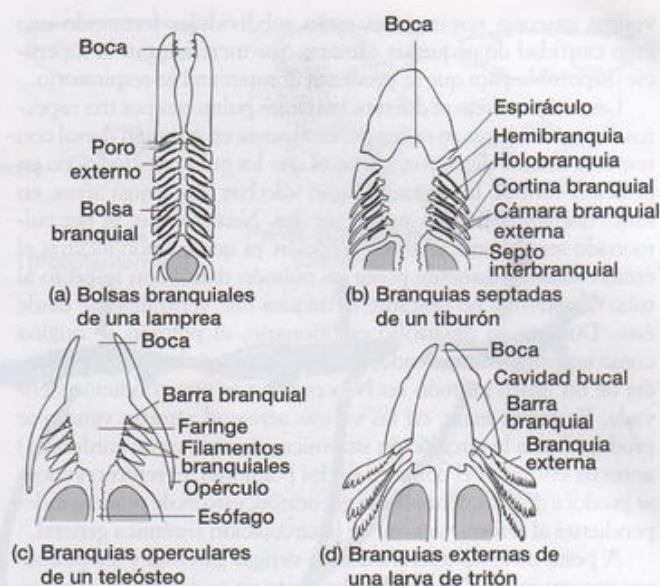
## Órganos respiratorios

### Branquias

Las branquias de los vertebrados están diseñadas para la respiración en el agua. En concreto, en la región de las branquias, que se utiliza para la respiración externa, hay una red de capilares muy desarrollada. Están sostenidas por unos elementos esqueléticos, los arcos branquiales. El mecanismo de ventilación depende de la localización, interna o externa, de las branquias. Las **branquias internas** están asociadas a unas **hendiduras** y **bolsas faríngeas**. A menudo, las branquias están recubiertas y protegidas por repliegues tegumentarios blandos, como los **septos interbranquiales** de los condricios o por un **opérculo** rígido, como sucede en muchos osteíctios (Fig. 11.4a-c). La ventilación generalmente está relacionada con la bomba muscular de la cavidad bucal, que impulsa de forma activa el agua para que pase a través de las branquias internas. Las **branquias externas** surgen en la región branquial como masas filamentosas capilares que sobresalen hacia el agua circundante (Fig. 11.4d). Están presentes en las larvas de muchos vertebrados, como sucede en los peces pulmonados (dipnoos), en algunos actinoptergios y en los anfibios. Las corrientes de agua atraviesan las superficies de estos salientes o, en algunos casos muy especializados, hay músculos que permiten que estas branquias externas se muevan hacia atrás y hacia delante, lo que ayuda a su ventilación.

### Pulmones

Los pulmones de los vertebrados están diseñados para la respiración aérea. Se trata de bolsas elásticas localizadas en el interior del cuerpo. Su volumen aumenta cuando el aire es inhalado y disminuye cuando es exhalado. Embriológicamente los pulmones son evaginaciones endodérmicas de la faringe. En los peces primitivos y en la mayoría de los tetrápodos, los pulmones de los adultos generalmente son pares. Ocupan una posición ventral con respecto al tubo digestivo y están comunicados con el medio exterior a través de la **tráquea**, cuya entrada se produce por la **glotis**, que está protegida por unos grupos de pequeños músculos que la abren y la cierran. Generalmente, la tráquea se divide en dos **bronquios**, uno hacia cada pulmón. En algunas especies cada bronquio se va ramificando sucesivas veces para dar lugar a los **bronquiolos**, que finalmente llevan el aire hasta las superficies respiratorias del interior del pulmón. En los tetrápodos con cuerpos delgados, uno de los pulmones puede ser de tamaño reducido,



**FIGURA 11.4** Cubiertas de las branquias. (a) La bolsa branquial de las lampreas no posee ningún tipo de cubierta que proteja los orificios laterales de la cámara branquial. (b) En las branquias septadas de los tiburones hay unos repliegues tegumentarios blandos e independientes, que se forman a partir de cada septo branquial, y protegen las cámaras branquiales. (c) En la mayoría de los teleosteos y en otras especies, es frecuente que aparezca un opérculo recubriendo las branquias. (d) En las larvas de los tritones y salamandras, los arcos branquiales actúan de soporte de unas branquias externas muy vascularizadas, que asoman por los laterales del cuerpo.

y en algunos anfisbénidos y en la mayoría de los ofidios, sólo hay un pulmón.

La tráquea, los bronquios y los bronquiolos pueden retener un volumen de aire importante. Aunque en cada exhalación se expulsa la mayor parte del aire viciado del interior de los pulmones, parte de él permanece dentro de estas vías. Con la siguiente inhalación, este aire «gastado» retornará al interior de los pulmones antes de que el aire fresco del exterior llegue hasta ellos y se mezcle con este aire ya usado. Este volumen de aire utilizado que queda en el interior de las vías respiratorias se denomina espacio muerto o **volumen residual**. El volumen total inhalado en cada respiración se conoce como **volumen de ventilación**. En el pollo el volumen residual puede llegar a representar hasta un 34% del volumen de ventilación. El volumen de ventilación normal en un hombre en reposo es aproximadamente de 500 ml, y como el volumen residual es de unos 150 ml (30%), realmente sólo entran en los pulmones 350 ml de aire fresco (500 ml - 150 ml).

### Vejigas gaseosas

Muchos peces actinoptergios poseen una **vejiga gaseosa**, que es un saco alargado situado en posición dorsal con respecto al tubo digestivo. Generalmente, esta vejiga mantiene un **conducto neumático**, un tubo de conexión con el tracto digestivo. La vejiga gaseosa se llena con el aire que le llega a través del conducto neumático o con gases secretados hacia su interior, a partir de la sangre. Si se utiliza para controlar la flotabilidad del pez en la columna vertical de agua, se conoce como **vejiga natatoria**, que en algunos casos está muy vascularizada y puede participar en la respiración complementándola, por lo que se denomina **vejiga gaseosa respiratoria**. Las paredes vascularizadas internas de las



vejigas gaseosas respiratorias están subdivididas formando una gran cantidad de pequeñas cámaras que incrementan la superficie disponible para que se produzca el intercambio respiratorio.

Las vejigas aéreas se diferencian de los pulmones por tres aspectos. En primer lugar, se sitúan generalmente en posición dorsal con respecto al tubo digestivo, mientras que los pulmones lo hacen en posición ventral. En segundo lugar, sólo hay una vejiga aérea, en tanto que los pulmones suelen ser dos. *Neoceratodus*, el pez pulmonado australiano, es una excepción ya que cuando alcanza el estado adulto solamente posee un pulmón dorsal con respecto al tubo digestivo, y no obstante la tráquea sale ventralmente desde éste. Durante su desarrollo embrionario, el pulmón se origina como un primordio pareado, lo que parece señalar que la presencia de un único pulmón en *Neoceratodus* es una condición derivada. En tercer lugar, en las vejigas aéreas el retorno venoso se produce hacia la circulación sistémica general (venas cardinales) antes de entrar en el corazón. En los pulmones, el retorno venoso se produce directamente hacia el corazón, esto es de manera independiente al retorno venoso de la circulación sistémica general.

A pesar de estas diferencias, las vejigas gaseosas y los pulmones presentan muchas similitudes tanto en su desarrollo como en su anatomía. Ambos son «salientes» del tubo digestivo o de la faringe y tienen aproximadamente los mismos nervios y músculos. Algunos investigadores interpretan esta semejanza como una prueba de la homología entre los pulmones y las vejigas gaseosas. Aunque se trate de órganos homólogos, no está claro qué función fue la primitiva, si el intercambio gaseoso o el control de la flotabilidad. Estas dos funciones no son excluyentes. Una vejiga gaseosa llena que contribuya a la respiración también puede hacer que un pez tenga una mayor flotabilidad, y una vejiga gaseosa que se utilice para la flotación también puede emplearse como una fuente transitoria de oxígeno. En la evolución de los peces se ha producido varias veces el paso de la función respiratoria a la función de regulación de la flotabilidad. Los pulmones han evolucionado para dar vejigas gaseosas no respiratorias y en el siguiente cambio evolutivo se han convertido en vejigas gaseosas respiratorias.

Filogenéticamente, no hay pulmones ni vejigas aéreas en los agnatos, en los elasmobranquios ni en los placodermos (Fig. 11.5), excepto en el placodermo fósil *Bothriolepis* que vivió a finales del Devónico. *Bothriolepis* poseía pulmones o estructuras semejantes a ellos que, aparentemente, derivaban del grupo posterior de bolsas branquiales; estas estructuras eran un par de sacos ventrales que estaban conectados mediante un conducto común con el suelo del tubo digestivo. Se desconoce si estos órganos eran exclusivos de *Bothriolepis* o si también los poseían otros placodermos. Tampoco sabemos si los pulmones de los vertebrados más evolucionados surgieron a partir de los pulmones de los placodermos o si aparecieron de manera independiente. Si hubiesen derivado a partir de los placodermos, *Bothriolepis* representaría la condición primitiva; la ausencia de pulmones representaría una pérdida y su presencia en los peces óseos indicaría una condición derivada. Las vejigas gaseosas, si es que son homólogas, habrían surgido posteriormente a partir de los pulmones (Fig. 11.5). De hecho, los comportamientos de tragar aire se pudieron haber adquirido antes del desarrollo de los pulmones. Algunos peces sin órganos especializados para la respiración aérea, incluso algunos tiburones, asoman hasta la superficie para tragar aire. Así, el hábito de tragar burbujas de aire y mantenerlas en las cámaras branquiales se podría haber adquirido antes de que existiesen dispositivos anatómicos especializados diseñados para extraer de manera eficaz el oxígeno del aire y se pudiesen explotar dichos comportamientos.

## Órganos respiratorios cutáneos

Aunque los pulmones y las branquias son los órganos respiratorios primarios, la piel también puede asumir una función respiratoria, lo que se conoce como **respiración cutánea**, y puede producirse en el aire, en el agua o en ambos medios. En la anguila europea y en la platija, la entrada de oxígeno a través de la piel puede representar hasta un 30% de todo el intercambio gaseoso (Fig. 11.6). Los anfibios tienen una gran dependencia de la respiración cutánea y, a menudo, desarrollan estructuras epiteliales accesorias para aumentar la superficie disponible para el intercambio gaseoso. De hecho, en los tritones de la familia Plethodontidae los adultos no poseen pulmones ni branquias y dependen totalmente de la respiración cutánea para cubrir sus necesidades metabólicas. Como la mayoría de los mamíferos, el hombre tiene muy poca respiración cutánea, a pesar de que nuestra piel es permeable a algunos compuestos químicos aplicados por vía tópica (extendidos sobre la piel). Es evidente que hay muchas medicinas en forma de pomadas o ungüentos que se absorben por este medio. Los murciélagos utilizan la respiración cutánea que se produce a nivel de sus membranas alares, que están muy vascularizadas, para eliminar hasta un 12% de todo el dióxido de carbono que producen, pero sólo adquieren por esta vía cutánea un 1% ó 2% del oxígeno que necesitan. Las plumas y la escasa vascularización de la piel de las aves impiden la respiración cutánea. De manera semejante, en los reptiles, la piel recubierta de escamas también limita la posible respiración cutánea. No obstante, en las zonas que quedan entre las escamas («bisagras» de las escamas) y en zonas con escamas reducidas (por ejemplo, alrededor de la cloaca) la piel está muy vascularizada y se produce una cierta respiración cutánea. Las serpientes marinas pueden obtener hasta un 30% del oxígeno por medio de la respiración cutánea a través de la piel de los costados y del dorso. Muchas tortugas pasan el frío del invierno en un estado de hibernación segura en el fondo de las charcas, donde la poca respiración que realizan a través de la piel que rodea la cloaca es suficiente para cubrir las necesidades de su reducida actividad metabólica.

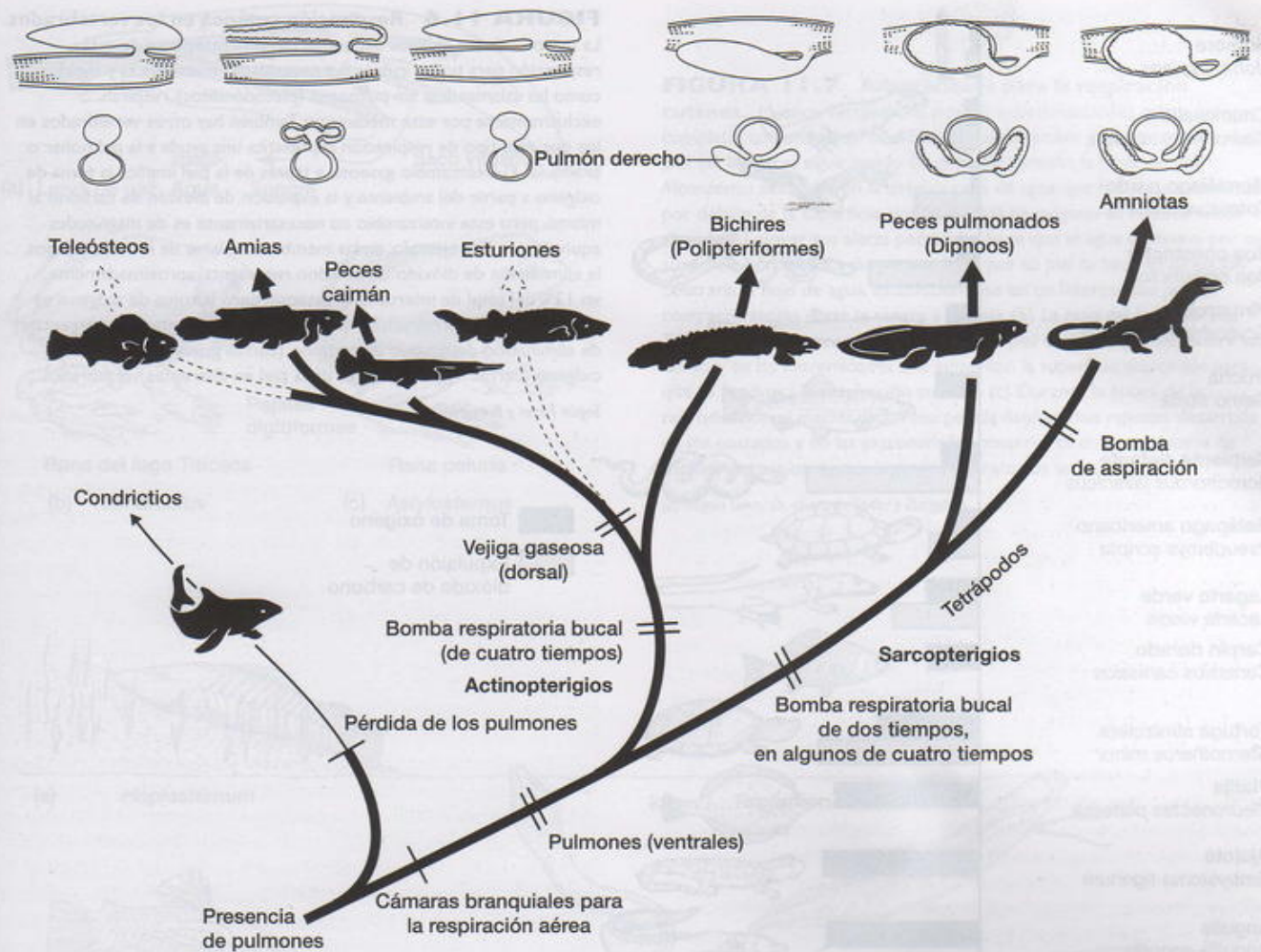
Las larvas recién nacidas del pez teleósteo *Monopterus albus*, que vive en el sudeste asiático, utilizan predominantemente la respiración cutánea durante el principio de su vida. Cuando nacen, mueven las aletas pectorales, que son grandes y están muy vascularizadas, de manera que producen corrientes de agua que recorren la superficie del cuerpo de la larva y del saco vitelino desde delante hacia atrás. La sangre recorre los vasos de la piel de atrás hacia delante, lo que hace que se produzca un intercambio a contracorriente entre el agua y la sangre, lo que aumenta la eficacia de la respiración cutánea de estas larvas (Fig. 11.7a). Esta forma de respirar permite que estas larvas puedan vivir en la fina capa de agua próxima a la superficie, que es donde el oxígeno del aire se disuelve en ella. De forma semejante, en muchos anfibios, el aumento de la superficie permite que se incremente el intercambio gaseoso cutáneo (Fig. 11.7b,c).

Intercambio por contracorrientes (p. 153)

## Órganos respiratorios accesorios

Los pulmones y la piel no son los únicos órganos que pueden actuar como fuentes de oxígeno. Muchos peces tienen zonas especializadas que son capaces de captar oxígeno del aire. *Hoplosternum*, un pez gato sudamericano de agua dulce, traga burbujas de aire que pasan al interior de su tubo digestivo





**FIGURA 11.5 Evolución de los pulmones y de las vejigas gaseosas.** En caso de que los pulmones ya estuviesen presentes en los primeros gnatostomados, su ausencia en los condriictios podría ser secundaria y su presencia en los actinopteroigios, los sarcopterigios y los tetrápodos podría considerarse como la persistencia de estos pulmones primitivos. Las vejigas gaseosas de los actinopteroigios podrían haber evolucionado de manera independiente o podrían haberse desarrollado a partir de la modificación de los pulmones primitivos. Sobre este dendrograma se representan esquemáticamente, en sección sagital (arriba) y en sección transversal (abajo), las disposiciones de los pulmones y sus conexiones con el tubo digestivo, en los diferentes grupos. En los polipteriformes (*Polypterus*), los dos pulmones abren juntos, por medio de una glotis muscular, en el lado derecho de la región inferior de la faringe. El pulmón izquierdo está reducido y el derecho está alargado, pero ambos poseen un epitelio liso. Las vejigas gaseosas de los esturiones se desarrollaron a partir del estómago y las de los teleósteos primitivos a partir del esófago, lo que sugiere que estas vejigas gaseosas no respiratorias podrían tener un origen independiente en ambos grupos. Las flechas discontinuas indican puntos en los que se ha perdido la función respiratoria de la vejiga gaseosa.

Según Liem; Perry et al.

(Fig. 11.8a). El oxígeno del aire que se traga de esta manera se difunde a través de las paredes del tubo digestivo hasta el torrente circulatorio. El tubo digestivo está dotado de una gran cantidad de vasos sanguíneos y actúa complementando la respiración branquial. La anguila eléctrica *Electrophorus* también traga burbujas de aire y las retiene en la cavidad bucal, en la que hay una red de capilares que atrapan el oxígeno (Fig. 11.8d).

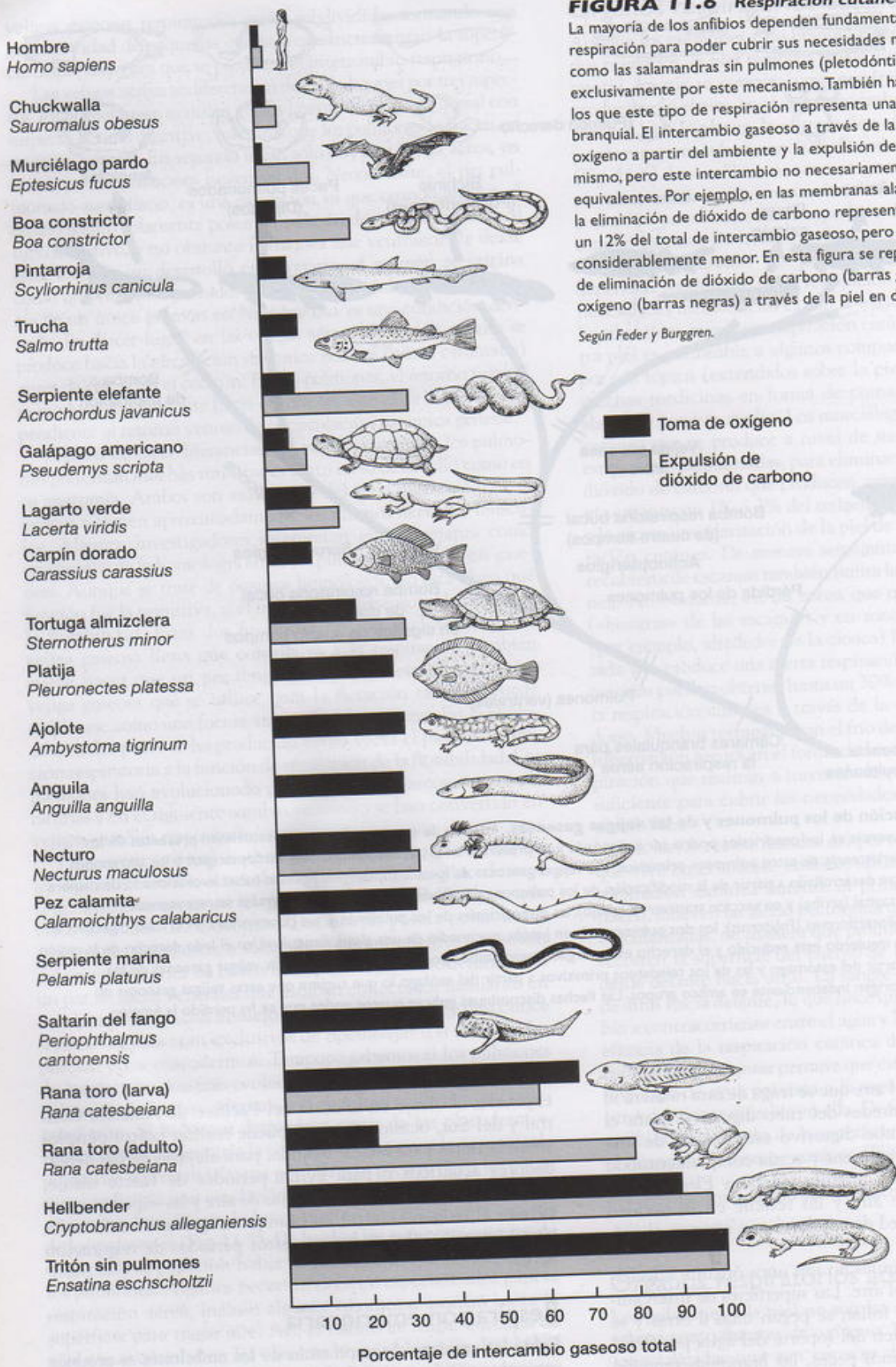
Generalmente, las branquias no son unos órganos adecuados para la respiración en el aire. Las superficies de intercambio, húmedas y de aspecto foliar, se pegan unas a otras y se colapsan cuando no disponen del soporte del agua por flotación. No obstante, en algunos peces, las branquias también pueden utilizarse para respirar en el aire (Fig. 11.8b). El saltarín de las rocas *Mnierypes*, que vive en playas rocosas tropicales

expuestas al oleaje en la costa del Pacífico de América Central y del Sur, ocasionalmente, puede realizar cortos periplos sobre la tierra para buscar comida, para alejarse de sus depredadores acuáticos o para evitar períodos de fuerte oleaje. Durante estos viajes, toma burbujas de aire y las «aprieta» para extraer el oxígeno contra las branquias, que están reforzadas para evitar su colapso durante estos períodos de respiración aérea.

### Respiración embrionaria

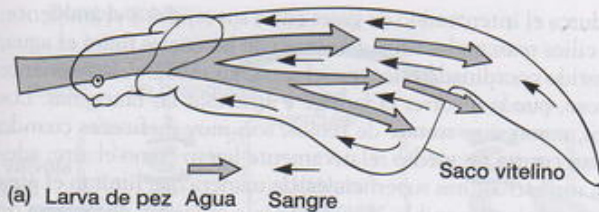
Entre los amniotas la respiración de los embriones se produce generalmente de manera directa entre el ambiente y el embrión a través de la piel. En las aves y en la mayoría de los reptiles, el embrión está envuelto por las membranas extraembrionarias y



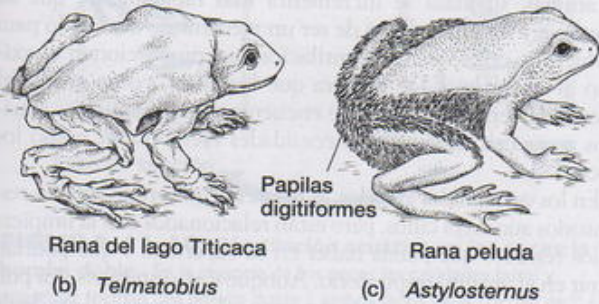


**FIGURA 11.6 Respiración cutánea en los vertebrados.** La mayoría de los anfibios dependen fundamentalmente de esta respiración para poder cubrir sus necesidades metabólicas y algunos, como las salamandras sin pulmones (pletodóntidos), respiran exclusivamente por este mecanismo. También hay otros vertebrados en los que este tipo de respiración representa una ayuda a la pulmonar o branquial. El intercambio gaseoso a través de la piel implica la toma de oxígeno a partir del ambiente y la expulsión de dióxido de carbono al mismo, pero este intercambio no necesariamente es de magnitudes equivalentes. Por ejemplo, en las membranas alares de los murciélagos, la eliminación de dióxido de carbono representa, aproximadamente, un 12% del total de intercambio gaseoso, pero la toma de oxígeno es considerablemente menor. En esta figura se representan los porcentajes de eliminación de dióxido de carbono (barras grises) y de toma de oxígeno (barras negras) a través de la piel en diferentes vertebrados. Según Feder y Burggren.





(a) Larva de pez Agua Sangre Saco vitelino



Rana del lago Titicaca

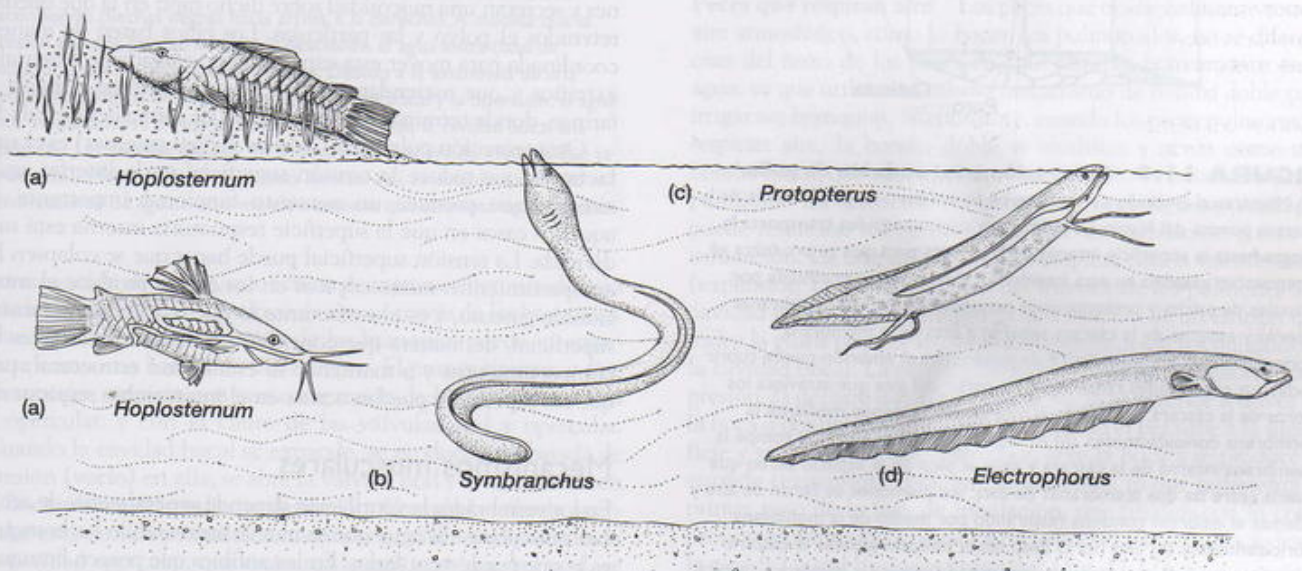
(b) *Telmatobius*

Rana peluda

(c) *Astylosternus*

**FIGURA 11.7 Adaptaciones para la respiración cutánea.** Muchos vertebrados poseen especializaciones más o menos complejas que aumentan la eficacia del intercambio gaseoso a través de la piel. (a) Mientras sigue siendo de pequeño tamaño, la larva del pez *Monopterus albus* vive en la delgada capa de agua que hay inmediatamente por debajo de la superficie, donde el nivel de oxígeno es relativamente elevado. Al mover sus aletas pectorales hace que el agua se mueva por su superficie corporal. La sangre que fluye por su piel lo hace en dirección contraria al flujo de agua, estableciéndose así un intercambio por contracorrientes entre la sangre y el agua. (b) La rana del lago Titicaca, *Telmatobius culeus*, posee unos pliegues de piel sueltos y móviles sobre su dorso y en las extremidades que aumentan la superficie disponible para que se produzca la respiración cutánea. (c) Durante la época de la reproducción el macho de la rana peluda *Astylosternus robustus* desarrolla en los costados y en las extremidades posteriores un gran número de papilas, que actúan como órganos respiratorios accesorios.

(a) Según Liem; (b, c) según Feder y Burggren.



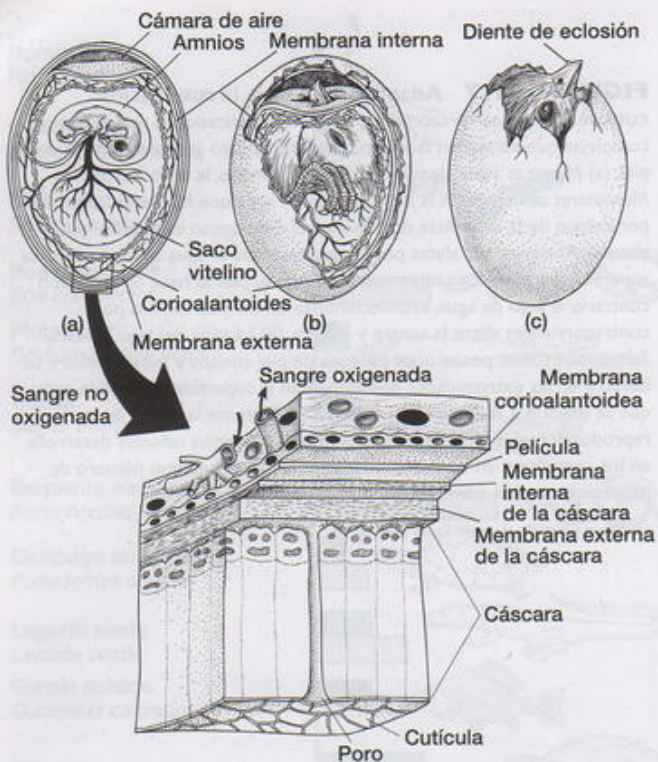
**FIGURA 11.8 Ventilación aérea en los peces.** Los peces que ocasionalmente utilizan la ventilación aérea viven por lo general en aguas en las que falta oxígeno de manera estacional o más frecuentemente. Tomar bocanadas de aire representa un complemento a la respiración branquial en estas aguas pobres en oxígeno, y el pez usa este mecanismo para superar cortos periodos de hipoxia. (a) *Hoplosternum*, un pez parecido a la perca, traga aire y lo lleva hasta el intestino donde los capilares sanguíneos extraen una cantidad suplementaria de oxígeno. (b) *Symbranchus* conduce hasta las branquias las burbujas de aire que ingiere y de esta forma puede obtener una cantidad extra de oxígeno. (c) *Protopterus*, un pez pulmonado, tiene unos pulmones bien desarrollados para poder respirar a partir del aire. (d) *Electrophorus*, una anguila eléctrica, coge bocanadas de aire que retiene en la boca y extrae el oxígeno a través de las paredes de ésta.

Según Johansen.

encerrado en una cáscara. Una de estas membranas, la corioalantoidea, se encuentra inmediatamente por debajo de la cáscara y actúa como órgano respiratorio. La cáscara, al ser porosa, permite que el oxígeno sea captado por la sangre que circula por la membrana corioalantoidea y el dióxido de carbono sea eliminado. La membrana corioalantoidea cubre todas las necesidades respiratorias del embrión de pollo durante la mayor parte del tiempo que permanece en el interior del huevo (Fig. 11.9a,b). Aproximadamente seis horas antes de la eclosión, el polluelo

empuja y atraviesa la membrana interna de la cáscara hasta que introduce su pico en el pequeño espacio con aire que hay en el interior del huevo. Esto permite que sus pulmones se llenen de aire por primera vez, y empiecen a participar en la respiración, sustituyendo a la membrana corioalantoidea. Cuando varias horas después el polluelo rompe la capa externa de la cáscara, sus pulmones empiezan a respirar directamente aire atmosférico y la membrana corioalantoidea deja de actuar en la respiración (Fig. 11.9c).





**FIGURA 11.9** Respiración en el embrión de pollo.

(a) Mientras el embrión permanece en su encierro respira a través de la cáscara porosa del huevo. La membrana corioalantoidea transporta la sangre hasta la superficie interna de la cáscara para que se produzca el intercambio gaseoso en esta interfaz. La cáscara está constituida por cristales de calcita y presenta unos pequeños poros. Las membranas interna y externa de la cáscara separan a ésta de la membrana corioalantoidea. Hasta el día 19 de incubación, el embrión puede cubrir todas sus necesidades respiratorias a partir del aire que atraviesa los poros de la cáscara, realizando el intercambio gaseoso mediante la membrana corioalantoidea. (b) Al llegar el día 19, el embrión rompe la membrana interna de la cáscara y sitúa el pico en el espacio aéreo que queda entre las dos membranas de ésta; sus pulmones se llenan de aire y además el embrión continúa respirando por medio de la membrana corioalantoidea. (c) Seis horas después, el polluelo picotea la cáscara propiamente dicha, un proceso denominado *pip*, y empieza a respirar aire atmosférico de forma directa. A partir de ese momento la respiración corioalantoidea empieza a desaparecer y el polluelo termina de romper el cascarón, produciéndose la eclosión.

Según Rahn y Paganelli.

## Mecanismos de ventilación

Independientemente de cuales sean los órganos de intercambio —pulmones, branquias, piel u órganos accesorios—, el agua o el aire deben moverse activamente a través de las superficies respiratorias para aumentar la tasa de difusión. Unos pocos mecanismos de ventilación se basan en la acción de los cilios, pero la mayoría están relacionados con acciones musculares.

### Cilios

Si el animal es pequeño y sus necesidades metabólicas son pequeñas, los microscópicos cilios son suficientes para mover el agua a través de las superficies respiratorias, y permitir así que se

produzca el intercambio de gases entre sus tejidos y el ambiente. Los cilios marcan las rutas a lo largo de las cuales fluirá el agua; su batido coordinado hace que el agua, un medio relativamente viscoso, pueda recorrer la faringe y atravesar las branquias. Los cilios, como si se tratase de remos, son muy ineficaces cuando actúan contra un medio relativamente ligero como el aire; además, son estructuras superficiales, de manera que limitan el área de superficie disponible. A medida que aumenta el tamaño de un animal, su masa se incrementa más rápidamente que su superficie y los cilios dejan de ser un mecanismo adecuado para producir las corrientes de ventilación que proporcionan el oxígeno al organismo. De manera que los cilios, como parte del sistema de ventilación, sólo se encuentran en organismos acuáticos pequeños con escasas necesidades metabólicas, como los procerdarios.

En los vertebrados grandes, es frecuente que en los canales respiratorios aún haya cilios, pero están relacionados con la limpieza de los residuos que pueda haber en su superficie y que podrían entrar en el aparato respiratorio. Aunque son «internos», los pulmones están constantemente expuestos al aire que les llega desde el medio externo, por lo que tienen unas células ciliadas y mucosas especializadas en eliminar las impurezas que entran con el aire. Están entremezcladas con las otras células que tapizan los pulmones y secretan una mucosidad sobre dicho tapiz en la que quedan retenidos el polvo y las partículas. Los cilios batan de manera coordinada para mover esta capa de moco cargada de materiales extraños y que asciendan por las vías respiratorias y hacia la faringe, donde terminan siendo tragadas de forma desapercibida.

Otra secreción pulmonar (y de las vejigas gaseosas) es el **surfactante**, que reduce la tensión superficial en la interfaz agua-aire, lo que produce un aumento funcional importante en aquellos casos en que la superficie respiratoria interna está subdividida. La tensión superficial puede hacer que se colapsen los compartimientos microscópicos en los que se produce el intercambio gaseoso, y es el surfactante lo que reduce dicha tensión superficial, de manera que contribuye a hacer más estables los compartimientos y a mantener su estabilidad estructural, para que sus superficies puedan actuar en el intercambio respiratorio.

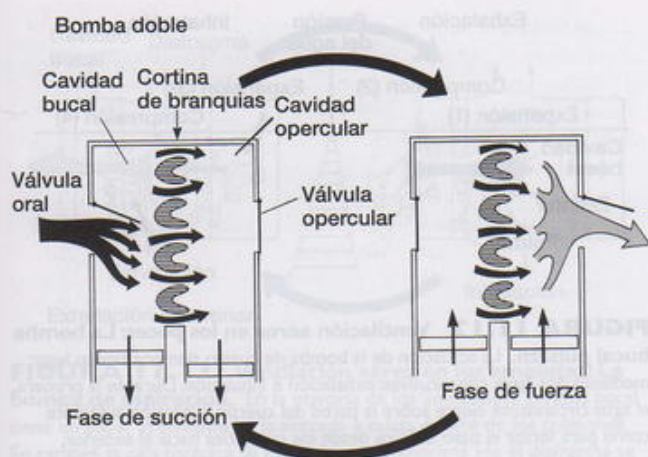
## Mecanismos musculares

En los vertebrados la ventilación depende generalmente de acciones musculares. El agua que se mueve atravesando las branquias es la que puede ventilarlas. En los anfibios que poseen branquias externas, una serie de músculos en su interior, o asociados a las bases de las branquias, hacen que éstas se muevan rítmicamente en el agua hacia atrás y hacia delante. Algunos peces muy nadadores se aprovechan de sus movimientos de avance a través del agua. Abren ligeramente la boca y el agua que entra por ella pasa a bañar las branquias. Esta técnica por la que el propio avance del pez contribuye a la ventilación de las branquias se conoce como **ventilación de choque**, y es característica de muchos peces pelágicos grandes como los atunes o algunos tiburones. Bastante más comunes son las bombas musculares que mueven directamente el agua o el aire a través de los órganos respiratorios, siendo dos los tipos principales de estas bombas, uno de ellos es muy frecuente en los vertebrados que respiran en el agua, mientras que el otro es más frecuente en los que respiran en el aire.

### Ventilación en el agua: bomba doble

En los peces que respiran en el agua, lo más frecuente es que haya una **bomba doble** (Fig. 11.10). Como su nombre indica, en realidad son dos bombas, una bucal y otra opercular, situadas una a





**FIGURA 11.10 Ventilación acuática en los peces: la bomba doble.** En la mayoría de los peces las cavidades bucal y opercular forman una bomba doble a ambos lados de la cortina de branquias. Ambas cavidades se expanden gracias a músculos, representados en la figura como émbolos descendiendo (flechas negras hacia abajo, a la izquierda). En la fase de fuerza los músculos se contraen comprimiendo las cavidades, lo que se representa como los émbolos ascendiendo (flechas negras hacia arriba, a la derecha). A medida que la presión en cada cavidad se eleva o desciende, el agua entra (fase de succión) o sale (fase de fuerza) de ellas. Debido a la existencia de una pequeña diferencia de presión entre la cavidad bucal y la opercular, el agua está desplazándose de manera casi continua desde la cavidad bucal a la opercular. Las válvulas que hay en la boca y en el opérculo impiden que se produzca un flujo de agua en sentido inverso. Así, se establece un flujo unidireccional de agua, más o menos continuo, que atraviesa las branquias.

continuación de la otra, que actúan de manera sincronizada para producir un flujo casi continuo de agua a través de las branquias. Este mecanismo de irrigación de las branquias puede interpretarse como una bomba de dos tiempos. El primer tiempo, o fase de succión, empieza con una compresión de las cavidades bucal y opercular, y con el cierre de las válvulas oral y opercular. Cuando la cavidad bucal se expande, se produce una bajada de presión (vacío) en ella, se abre la válvula oral y el agua entra en la boca a favor del gradiente de presión. Cuando la válvula opercular está cerrada y simultáneamente se produce la expansión de la cavidad opercular, que está situada más atrás que la bucal, se produce una bajada de presión aún más acusada. Como consecuencia, el agua que había entrado en la cavidad bucal es succionada por esta diferencia de presión hacia la cavidad opercular, y en este recorrido el agua atraviesa la cortina de branquias.

En el segundo tiempo, o *fase de fuerza*, la oral se cierra y la opercular se abre. Simultáneamente se produce la contracción de los músculos de las cavidades oral y opercular, lo que hace que la presión aumente en ellas, si bien ésta en la cavidad opercular siempre es algo menor. Por tanto el agua fluye desde la cavidad bucal, atraviesa la cortina de branquias y sale al exterior a través de la válvula opercular que está abierta. La sucesión de las fases de succión y de fuerza, junto con las diferencias de presiones entre ellas hacen que se produzca un flujo de agua nueva, unidireccional y prácticamente continuo, a través de las branquias.

### Ventilación en el aire: bomba bucal pulsátil

Los peces y los anfibios que respiran aire utilizan una bomba bucal para ventilar sus pulmones. La **bomba bucal** (también llamada pulsátil) emplea la cavidad de la boca, que se expande para lle-

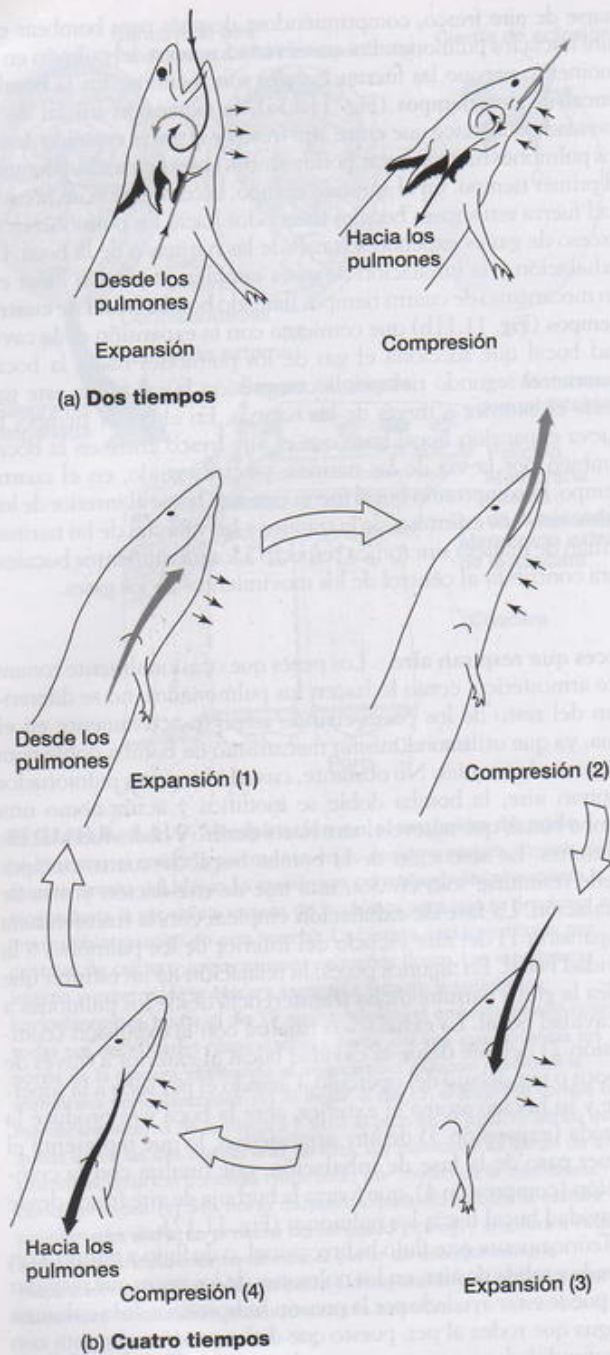
narse de aire fresco, comprimiéndose después para bombear ese aire hacia los pulmones. Los gases viciados salen del pulmón en el momento en que las fuerzas bucales son menores. En la **bomba bucal de dos tiempos** (Fig. 11.11a), la expansión inicial de la cavidad bucal hace que entre aire fresco y el gas es espirado desde los pulmones hasta la boca, donde ambos gases se mezclan durante el primer tiempo. En el segundo tiempo, la compresión de la cavidad fuerza estos gases bucales mezclados hacia los pulmones, y el exceso de gas es expelido a través de las narinas o de la boca. La exhalación y la inhalación de gases también se pueden basar en un mecanismo de cuatro tiempos llamado **bomba bucal de cuatro tiempos** (Fig. 11.11b) que comienza con la expansión de la cavidad bucal que succiona el gas de los pulmones hacia la boca; durante el segundo tiempo, la compresión bucal fuerza este gas hacia el exterior a través de las narinas. En el tercer tiempo, la nueva expansión bucal hace que el aire fresco entre en la boca, también por la vía de las narinas; y acto seguido, en el cuarto tiempo, la compresión bucal fuerza este aire hacia el interior de los pulmones. Los esfínteres de la tráquea y las válvulas de las narinas actúan de manera sincrónica respecto a los movimientos bucales, para contribuir al control de los movimientos de los gases.

**Peces que respiran aire** Los peces que ocasionalmente toman aire atmosférico, como lo hacen los pulmonados, no se diferencian del resto de los peces cuando respiran activamente en el agua, ya que utilizan el mismo mecanismo de bomba doble para irrigar sus branquias. No obstante, cuando los peces pulmonados respiran aire, la bomba doble se modifica y actúa como una bomba bucal, que mueve el aire hacia dentro y hacia fuera de los pulmones. La actuación de la bomba bucal de cuatro tiempos puede resumirse sólo en dos, una fase de exhalación y otra de inhalación. La **fase de exhalación** empieza con la transferencia (expansión 1) del aire viciado del interior de los pulmones a la cavidad bucal. En algunos peces, la relajación de un esfínter que rodea la glotis permite dicha transferencia desde los pulmones a la cavidad bucal. La exhalación finaliza con la expulsión (compresión 2) del aire desde la cavidad bucal al exterior a través de la boca o por debajo del opérculo. Cuando el pez sube a la superficie y su hocico asoma al exterior, abre la boca y se produce la entrada (expansión 3) de aire atmosférico, lo que representa el primer paso de la **fase de inhalación**, que finaliza con la compresión (compresión 4), que fuerza la burbuja de aire fresco desde la cavidad bucal hacia los pulmones (Fig. 11.12).

Teóricamente este flujo bidireccional, o de flujo y reflujo, con entrada y salida de aire, en los pulmones de los peces que respiran aire puede estar ayudado por la presión hidrostática de la columna de agua que rodea al pez, puesto que dicha presión aumenta con la profundidad, un pez que asoma a la superficie su hocico, con la cabeza mirando hacia arriba, tendrá una presión ligeramente mayor en las partes de su cuerpo que se mantienen más profundas, que en la cavidad bucal que está próxima a la superficie. Durante la exhalación esto puede contribuir a forzar el paso de aire desde los pulmones a la cavidad bucal. Por el contrario, cuando el pez ha tomado una bocanada de aire atmosférico, se coloca cabeza abajo y el aire que hay en su cavidad bucal estará a una presión algo mayor que el que hay en sus pulmones, ya que éstos estarán algo más cerca de la superficie, lo que ayuda a que la burbuja de aire fresco pase al interior de los pulmones.

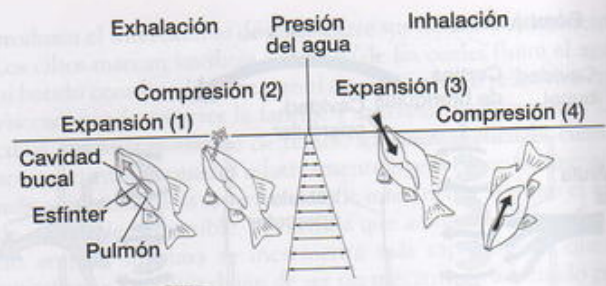
En la práctica, algunos peces se aprovechan de estas diferencias de la presión del agua sobre sus cuerpos cuando transfieren o expulsan el aire durante la fase de exhalación. Normalmente, este proceso se ve aumentado por contracciones de los músculos de la cavidad bucal y de los músculos estriados que rodean los pulmo-





**FIGURA 11.11 Bombas bucales de dos y de cuatro tiempos.** Los peces y los anfibios que respiran aire utilizan la expansión y la compresión de la cavidad bucal para conseguir el movimiento de los gases hacia dentro y hacia fuera de los pulmones. (a) Bomba bucal de dos tiempos (basada en la de *Ambystoma tigrinum*). El movimiento de expansión hace que se mezclen en la boca los gases viciados procedentes de los pulmones y el aire fresco; cuando se produce la compresión, dicha mezcla es forzada hacia el interior de los pulmones, y el exceso es expulsado al exterior a través de las narinas. (b) Bomba bucal de cuatro tiempos (basada en *Amphiuma tridactylum*). La expansión inicial (1) hace que el aire viciado de los pulmones pase a la boca, desde donde acto seguido se expulsa al exterior por las narinas durante la compresión de la cavidad bucal (2); en la siguiente expansión (3) la cavidad bucal se llena de aire fresco y, a continuación, éste es forzado hacia el interior de los pulmones durante la siguiente compresión bucal (4).

Según de Simona, Bennett y Brainerd.



**FIGURA 11.12 Ventilación aérea en los peces: La bomba bucal pulsátil.** La actuación de la bomba de cuatro tiempos tienen lugar mediante dos fases consecutivas: exhalación e inhalación. Durante la primera, el agua circundante ejerce sobre la pared del cuerpo la presión suficiente como para forzar el paso del aire desde los pulmones hacia el exterior, a través de la boca, que se mantiene abierta. En la inhalación, el pez asoma su hocico fuera del agua y expande la cavidad bucal, tomando así una bocanada de aire. La contracción de los músculos de la cavidad bucal hace que se cierre la válvula bucal, y la presión positiva que se genera hace que el aire se desplace hacia el interior de los pulmones. Entonces se cierra un esfínter situado entre la boca y los pulmones, evitándose así la pérdida de aire.

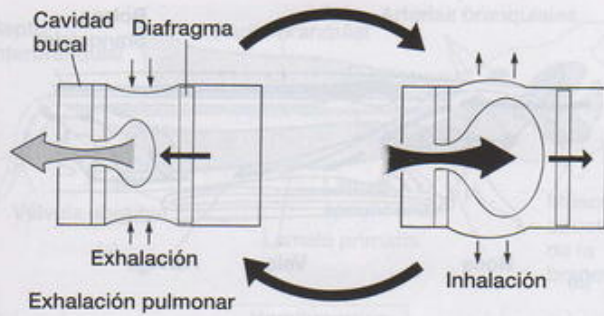
nes. Por el contrario, la inhalación parece que se basa fundamentalmente en contracciones activas de la musculatura branquial.

**Anfibios** De manera semejante a los peces que respiran aire, los anfibios también utilizan una bomba pulsátil para ventilar sus pulmones. El flujo de aire es bidireccional. La bomba bucal de dos tiempos es el método primitivo de ventilación para los anfibios y es el que presenta la mayoría de ellos. También se ha podido observar en algunos peces pulmonados (p.ej. en el africano). No obstante, unos pocos anfibios acuáticos utilizan una bomba bucal de cuatro tiempos. Cuando un anfibio se encuentra parcialmente sumergido en el agua, ésta ejerce una presión hidrostática sobre sus costados que oprime los pulmones, de manera que la presión del aire en su interior es ligeramente mayor que la presión atmosférica. Además de la acción pasiva de la presión del agua, los músculos hipoaxiales (especialmente los abdominales transversos) se contraen para ayudar de forma activa a la exhalación del aire. Esto ayuda a limpiar los pulmones y produce un gran volumen de salida durante las poco frecuentes respiraciones. No obstante, la contracción activa de los músculos aparentemente no contribuye a la inhalación, durante la cual, la cavidad bucal debe funcionar en contra de la presión del agua para poder llenar los pulmones con aire fresco. La fuerte musculatura de la cavidad bucal soluciona el problema de dirigir el aire hacia los pulmones cuando el animal está sumergido. Por otra parte, la cavidad bucal, además de actuar como una bomba pulsátil, también está relacionada con la alimentación. Como veremos al final del capítulo, este doble papel de la cavidad bucal, alimentación y ventilación, puede representar un cierto problema, lo que se refleja en su estructura.

### Ventilación en el aire: bomba de aspiración

La **bomba de aspiración** es un tercer tipo de bomba, además de la doble y la pulsátil, que, a diferencia de los anteriores, no envía el aire hacia el interior de los pulmones en contra de una fuerza de resistencia. En este caso el aire es succionado, o aspirado, por una presión baja que se crea alrededor de los pulmones (Fig., 11.13). Los pulmones están dentro de esta bomba, de manera que la fuerza necesaria para la ventilación se aplica directamente sobre ellos. La «bomba» está formada por la caja torácica y, en ocasio-





**FIGURA 11.13 Ventilación aérea en los amniotas: La bomba de aspiración.** En la mayoría de los amniotas la cavidad bucal tiene un papel irrelevante en la entrada y salida de aire de los pulmones. En cambio, la caja torácica se expande y se comprime y/o el diafragma se mueve hacia adelante o hacia atrás haciendo que se genere una presión positiva, que hace que el aire sea expulsado, o una presión negativa, que hace que el aire sea succionado hacia el interior de los pulmones.

nes, un diafragma muscular. En lugar de la acción de la cavidad bucal, en este caso hay un diafragma móvil en el tórax que es el responsable de los cambios de presión. El diafragma, como si fuese un émbolo, varía la presión en torno a los pulmones, lo que favorece la entrada y salida de aire en ellos.

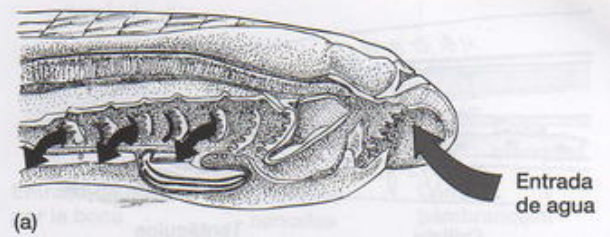
La bomba de aspiración es bidireccional y mueve el aire por flujo y reflujo. Aparece en los amniotas terrestres: reptiles, mamíferos y aves, y especialmente en éstas, la bomba de aspiración está muy modificada. En los amniotas, la cavidad bucal ya no interviene en el mecanismo de bombeo. En los vertebrados que utilizan este tipo de bomba de aspiración, y a diferencia de lo que sucede en los que usan una bomba pulsátil, la alimentación y la ventilación ya son independientes. Esta separación funcional aumenta las posibilidades de diversificación independiente de los mecanismos de alimentación y ventilación.

## Filogenia

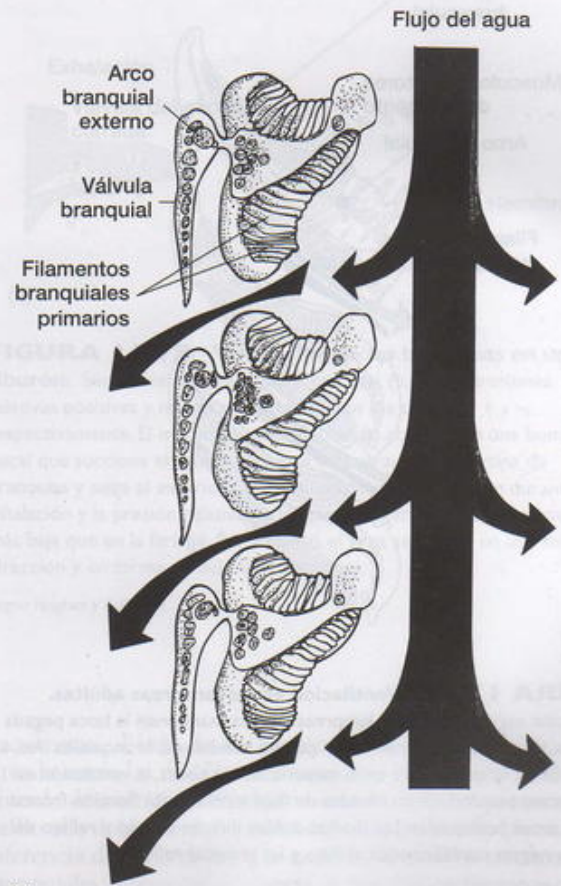
### Agnatos

Como sucede en los cefalocordados, la larva ammocete de las lampreas utiliza una serie de canales tapizados por células ciliadas para la recolección de sus alimentos. No obstante, a diferencia de lo que ocurre en aquéllos, la corriente alimentaria y ventilatoria del agua es producida por unas bombas que están formadas por los pliegues del velo, o simplemente velo, así como por la compresión y expansión del aparato branquial (Fig. 11.14a). Cuando el velo se cierra y se contraen los músculos del aparato branquial provocando su retracción, se produce una corriente de agua que atraviesa las branquias y sale fuera del animal a través de los orificios faríngeos. La relajación de los mismos músculos hace que el aparato branquial vuelva elásticamente a su posición inicial, es decir en expansión, y entonces el agua puede entrar a través del velo, que estará abierto. Los orificios faríngeos son pequeños y redondeados, y no unas hendiduras alargadas como en el anfibio. Generalmente, hay siete pares de orificios cubiertos por unos pliegues de piel que actúan a modo de válvulas. Aunque el agua puede salir por estos orificios, el movimiento de agua hacia el interior hace que se cierren, de manera que es imposible que se produzca un flujo inverso (Fig. 11.14b).

Al contrario de lo que ocurre en las branquias laterales de los gnastomados, las de la larva ammocete se encuentran en una



(a)



(b)

**FIGURA 11.14 Ventilación en la larva ammocete.**

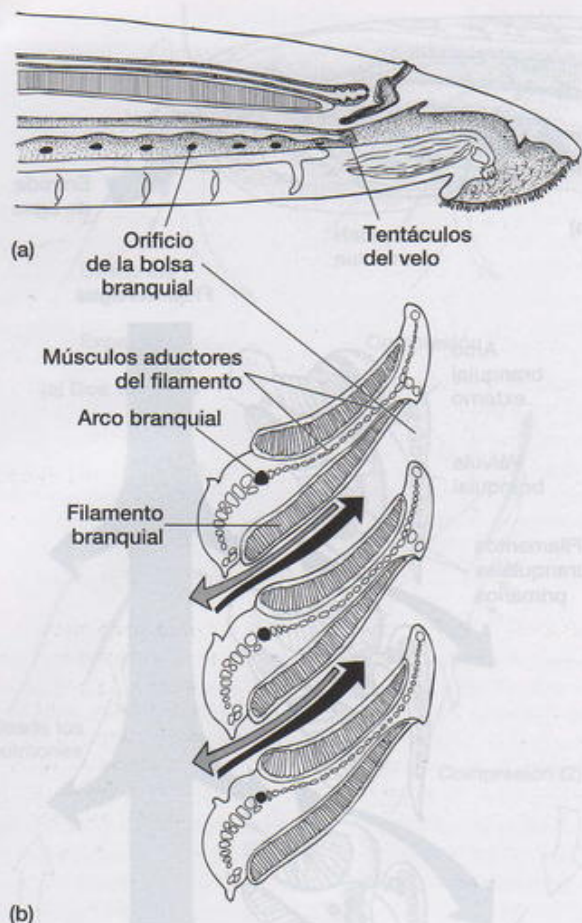
(a) El velo muscular hace que el agua entre en la boca, atravesese las hendiduras branquiales y finalmente salga al exterior. (b) Sección frontal que muestra tres arcos branquiales, la posición de las branquias y la dirección del flujo de agua.

Según Mallatt.

posición mediana de los arcos branquiales. En cada branquia hay un tabique central, el septo interbranquial, que actúa de soporte de un grupo de lamelas primarias (filamentos branquiales) y que va desde su extremo anterior al posterior. Cada filamento presenta una gran cantidad de subdivisiones delgadas y en forma de laminillas, las lamelas secundarias, donde se encuentran los plexos capilares respiratorios. La corriente de agua pasa por los laterales de estas lamelas secundarias y la sangre que se mueve por los capilares de las lamelas lo hace en dirección contraria. Así, el agua y la sangre al fluir en direcciones opuestas establecen un sistema de contracorrientes que mejora la difusión de los gases.

Los adultos de muchas especies de lampreas no son más que estados reproductores de vida breve que no se alimentan, y que



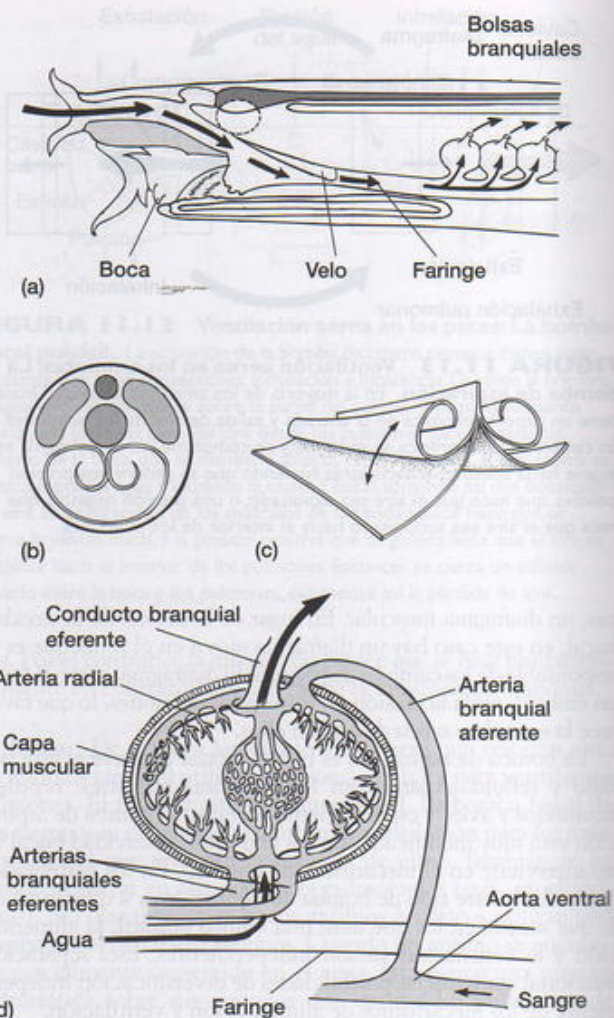


**FIGURA 11.15** Ventilación en las lampreas adultas. (a) Sección sagital. Ya que las lampreas adultas mantienen la boca pegada a su presa, el agua debe entrar y salir por las hendiduras branquiales. Así, a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los peces, la ventilación en las lampreas se produce en oleadas de flujo y reflujo. (b) Sección frontal de tres arcos branquiales. Las flechas dobles indican el flujo y reflujo del agua; las negras corresponden al flujo y las grises al reflujo.

Según Mallatt.

mueren en cuanto realizan la puesta. En las especies cuyos adultos son de vida larga, éstos se alimentan pegando su boca circular a un costado de la presa y usan la lengua para raerle la carne. En estas especies la boca se mantiene fija a la presa, por lo que no puede ser utilizada como vía de entrada de agua para la ventilación de las branquias. En lugar de ello el agua entra y sale por los orificios faríngeos (Fig. 11.15a,b). La contracción y relajación de los músculos del aparato branquial hacen que el agua se mueva en forma de oleadas hacia dentro y hacia fuera de las bolsas branquiales a través de los orificios asociados a ella, lo que no ocurre en la mayoría de los demás peces. Hay un tabique que divide la faringe en un esófago dorsal conectado con el tubo digestivo y un canal acuífero ventral conectado con las bolsas branquiales, que evita que se mezclen los alimentos y el agua para la respiración.

En los mixines, las expansiones y contracciones del aparato branquial no constituyen el mecanismo principal. En cambio, unos movimientos de enrollamiento y desenrollamiento del velo sincrónicos con las contracciones y relajaciones de las bolsas branquiales producen una corriente de agua que entra por las narinas

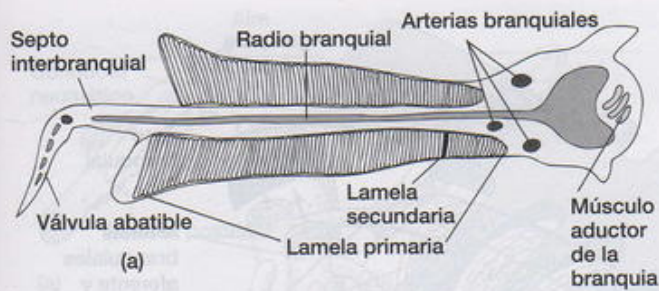


**FIGURA 11.16** Ventilación en los mixines. (a) Sección sagital. El agua (representada por las flechas) entra por las narinas, no por la boca, y llega a la faringe. El velo, que tiene forma de voluta, se enrolla y desenrolla a medida que se contraen las bolsas branquiales, y la corriente de agua atraviesa las branquias y sale al exterior por los poros branquiales. (b) Sección transversal del velo, que muestra su forma de voluta. (c) Vista lateral del velo enrollándose y desenrollándose, para dirigir el agua hacia la faringe. (d) Una bolsa branquial en la que se pueden apreciar los puntos de entrada y salida del agua y la disposición de los capilares. Las paredes musculares de estas bolsas se comprimen cuando se contraen, pero se extienden por rebote elástico.

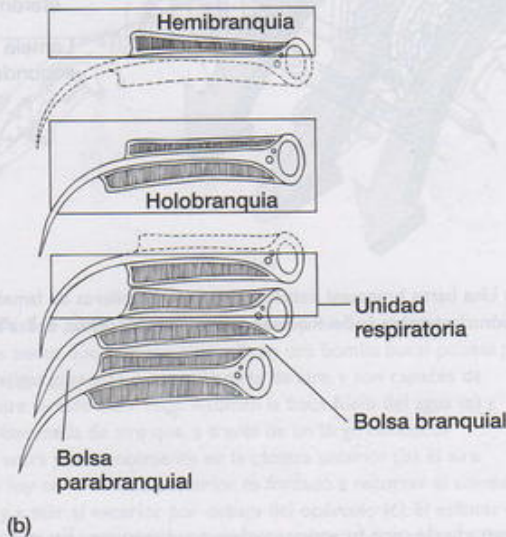
Según Liem.

y los conductos nasofaríngeos, atraviesa las branquias y sale al exterior (Fig. 11.16a). En una sección transversal el velo tiene forma de T invertida (Fig. 11.16b,c). Sus brazos se estiran y encogen para producir la corriente de agua que entra por las narinas y se dirige hacia atrás, atravesando las bolsas branquiales, que están limitadas por una pared muscularizada externa que tapa las lamelas branquiales, a donde llega la sangre a través de unos vasos aferentes, y sale de ellas por unos vasos eferentes (Fig. 11.16d). La corriente de agua producida por el velo y por la acción de bombeo de las bolsas branquiales atraviesa las lamelas branquiales y sale a través de un conducto branquial común.





(a)



(b)

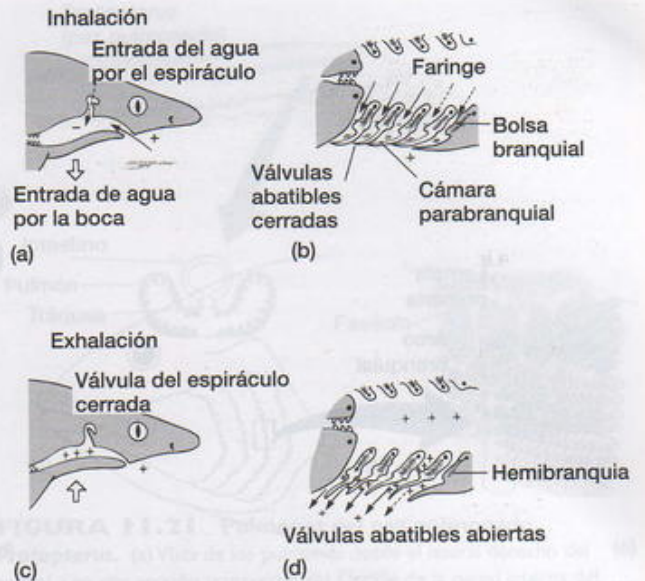
**FIGURA 11.17** Branquia de tiburón. (a) El septo interbranquial está flanqueado por lamelas y sostenido por las barras branquiales y un arco branquial mediano. (b) Como unidades estructurales se pueden diferenciar una hemibranchia y una holobranchia, así como una unidad respiratoria.

(a) Según Mallatt.

## Elasmobranquios

Como en los demás gnatostomados, las branquias de los elasmobranquios se encuentran a los lados de los arcos branquiales. Cada branquia está formada por un tabique central, el septo interbranquial, con lamelas branquiales (filamentos branquiales) en sus dos caras. A su vez, las lamelas primarias están formadas por filas de lamelas secundarias, que son las que atraviesa el flujo de agua que irriga las branquias. Como las varillas de un abanico, unos **radios branquiales** actúan de soporte de los septos. Se utiliza el término **holobranchia** para referirse a un arco branquial con lamelas tanto en la cara anterior como en la posterior del septo correspondiente. Un arco branquial con lamelas en una sola cara es lo que se conoce como **hemibranchia**. Las lamelas enfrentadas de dos branquias adyacentes forman una **unidad respiratoria** (Fig. 11.17a,b).

Entre los mecanismos respiratorios de los elasmobranquios el más estudiado es el que utilizan los tiburones. La ventilación se basa en un mecanismo de bomba doble que produce presiones negativas (succión) y positivas alternas, que hacen que el agua fluya y atraviese las branquias. Las presiones a ambos lados de las branquias, es decir, en la cavidad bucal y en la cámara **parabranchial**, ponen de manifiesto la eficacia de esta bomba doble. Aunque las presiones suben y bajan en ambas cavidades, siempre hay una presión algo menor en las cámaras parabranchiales, que se



**FIGURA 11.18** Ventilación de las branquias en un tiburón. Secciones sagitales (a,c) y frontales (b,d). Las presiones relativas positivas y negativas se indican con los símbolos + y -, respectivamente. El mecanismo de ventilación consiste en una bomba bucal que succiona el agua y hace que ésta atraviese la cortina de branquias y salga al exterior. Las válvulas abatibles se cierran durante la inhalación y la presión relativa en las cámaras parabranchiales siempre es más baja que en la faringe. Por lo tanto, el agua se mueve en una sola dirección y en forma de flujo casi constante.

Según Hughes y Ballintijn.

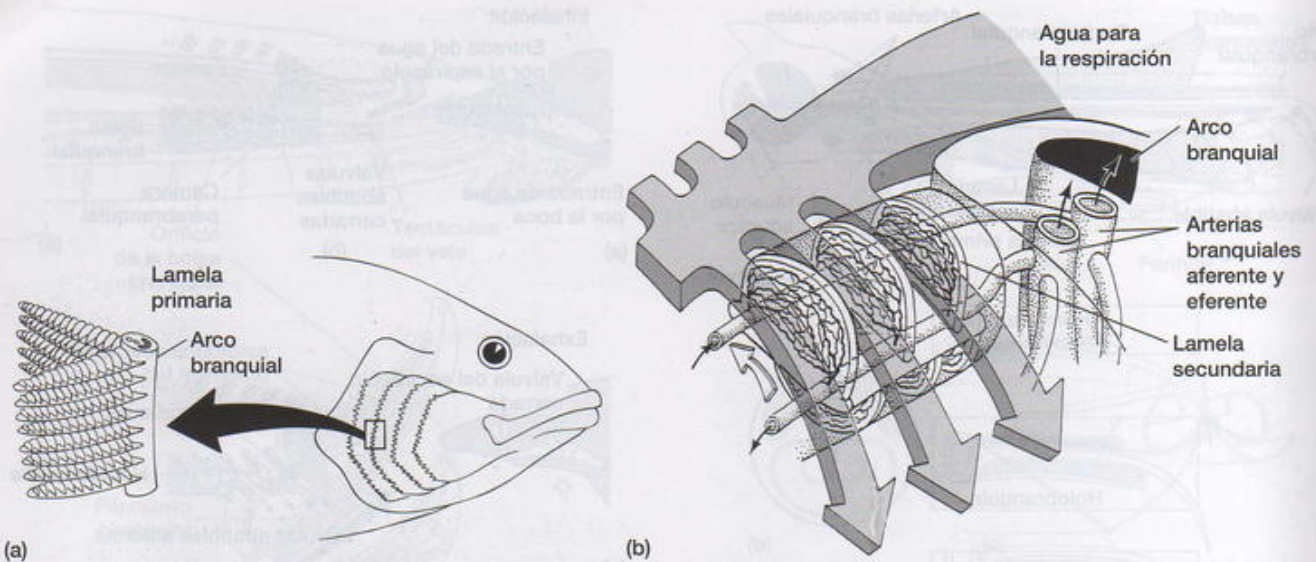
encuentran al lado de las branquias, que en la cavidad bucal, situada entre las dos filas de branquias. Además de producir la entrada de nuevas bocanadas de agua en la boca, el mecanismo de bomba doble también mantiene prácticamente constante la diferencia de presión entre la cavidad bucal y las cámaras parabranchiales. Como consecuencia de esto, las oscilaciones de presión creadas por la bomba doble se traducen en una irrigación de las branquias unidireccional y casi constante (Fig. 11.18a-d). La sangre que recorre los capilares de las lamelas secundarias hace que exista un mecanismo de contracorrientes, o quizás de corrientes cruzadas, que hace más eficaz el intercambio gaseoso.

### Intercambio por contracorrientes y por corrientes cruzadas (p. 153)

En los tiburones que nadan en aguas muy abiertas, la ventilación de choque puede contribuir a la irrigación de las branquias, e incluso puede sustituir casi totalmente a la bomba doble durante ciertos períodos.

Durante el desarrollo embrionario, la primera hendidura branquial se reduce a un pequeño orificio ovalado, el **espiráculo**, que conduce hasta una hemibranchia muy reducida, que en ocasiones se denomina **pseudobranchia espiracular**. En las especies que nadan pegadas al fondo, como hacen algunas rayas, la boca, situada en una posición ventral, puede mantenerse parcialmente enterrada durante un cierto tiempo, por lo que los espiráculos se han desplazado hacia el dorso hasta ocupar una posición libre de obstrucciones, para permitir que el agua siga entrando por ellos y bañe las branquias. El espiráculo también puede actuar en el reconocimiento químico del flujo de agua. La





**FIGURA 11.19 Ventilación de las branquias en los teleosteos.** (a) Una barra branquial aislada mostrando las hileras de lamelas branquiales. (b) El agua es dirigida para que atraviese las lamelas secundarias en dirección contraria a la del flujo sanguíneo por el interior de las mismas, estableciéndose de esta forma un intercambio por contracorrientes.

función de la pseudobranquia espiracular en la mayoría de los demás elasmobranquios es desconocida. En los tiburones es posible que no tenga una función respiratoria, ya que la sangre que llega hasta la pseudobranquia viene directamente de la branquia funcional adyacente y está muy oxigenada.

Los holocéfalos (peces rata o quimeras) carecen de espiráculos, y también se diferencian de los demás elasmobranquios por tener un único y gran pliegue de piel, el opérculo, recubriendo todos los arcos branquiales y no una válvula abatible en cada hendidura branquial.

### Peces óseos

El opérculo de los osteictios puede ser óseo o cartilaginoso. Proporciona una cubierta de protección para los arcos branquiales y sus branquias, y además forma parte de la bomba doble que estos animales utilizan para ventilar las branquias.

En una sección transversal cada branquia tiene forma de V y está formada por lamelas primarias (filamentos branquiales), con sus correspondientes subdivisiones o lamelas secundarias, y está sostenida por un arco branquial. Entre los filamentos hay unos pequeños músculos aductores para poder controlar la posición de las branquias adyacentes y para poder regular el flujo de agua mientras atraviesa las lamelas secundarias (Fig. 11.19a). Como ocurre en la mayoría de los demás peces con branquias, la sangre que circula por las lamelas secundarias lo hace en una dirección y el agua que fluye por su superficie lo hace en dirección contraria para que así se produzca un intercambio por contracorrientes (Fig. 11.19b).

Los peces que realizan ventilación mediante una vejiga gaseosa lo hacen tragando aire fresco y llevándolo hasta ella a través de un conducto neumático. Generalmente, el pez expulsa el aire viciado cuando asoma a la superficie del agua, entonces traga una

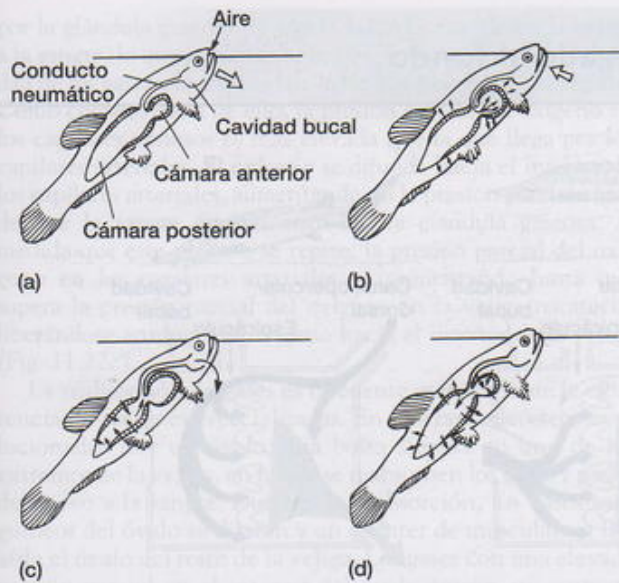
bocanada de aire fresco y vuelve a sumergirse. En el jejú, un pez de agua dulce de la amazonia, el compartimiento muscular anterior de la vejiga gaseosa está conectado con el compartimiento posterior a través de un esfínter. Cuando el jejú asoma a la superficie toma aire fresco en su cavidad bucal, y lo fuerza a través del conducto neumático hasta que el aire entra, principalmente, en la cámara anterior de la vejiga gaseosa (Fig. 11.20a,b). El esfínter se cierra y el aire viciado que hay en la cámara posterior sale de ella. Finalmente el esfínter se abre y las paredes muscularizadas de la cámara anterior se contraen, forzando al aire fresco hacia el interior de la cámara posterior, que está vascularizada (Fig. 11.20c,d).

## Resumen de la respiración en los peces

### Branquias

En los peces de respiración acuática se han desarrollado diferentes mecanismos para servir a un fin común, dirigir una corriente de agua a través de las branquias vascularizadas. La compresión y expansión de un aparato branquial irriga las branquias de las lampreas por flujo y reflujo. El enrollamiento del velo produce el movimiento del agua en los mixines. La ventilación de choque se produce en los peces muy nadadores a medida que se desplazan por el agua. Abren la boca para dejar que el agua entre en ella y atraviese las branquias a medida que se desplazan. En los gnatostomados, la estructura más común al servicio de la irrigación de las branquias es la bomba doble. Los arcos branquiales y los músculos asociados a ellos constituyen la parte principal de esta bomba. Ya que también está relacionado con la alimentación, la estructura del aparato branquial representa un compromiso entre las necesidades alimentarias y las respiratorias.





**FIGURA 11.20 Ventilación aérea en los peces.** La mayor parte de los peces que respiran aire utilizan una bomba bucal pulsátil para llenar sus vejigas gaseosas o sus pulmones de aire, y son capaces de separar el aire viciado del fresco. Asoman la boca fuera del agua (a) y toman una bocanada de aire que, a través de un largo conducto neumático, entra preferentemente en la cámara anterior (b). El aire viciado que hay en la cámara posterior es forzado a recorrer el conducto neumático y a salir al exterior por debajo del opérculo (c). El esfínter que hay entre la cámara anterior y la posterior se abre, lo que permite que la cámara posterior vuelva a llenarse (d).

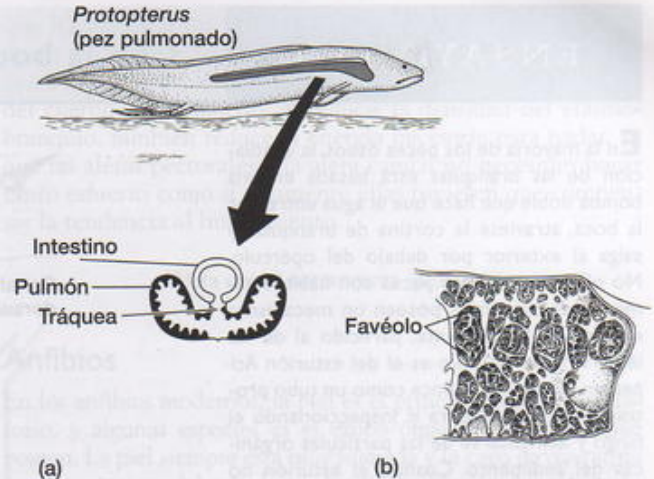
Según Randall, Burggren, Farrell y Haswell.

### Pulmones y vejigas gaseosas

Las bolsas que se llenan de aire se desarrollaron pronto en el curso de la evolución de los peces y cumplen funciones respiratorias e hidrostáticas. En los pulmonados y tetrápodos predomina la función respiratoria. En el pez pulmonado africano, *Protopterus*, la tráquea sale de la zona inferior del esófago, se curva hacia el lado derecho de éste y llega hasta los pulmones, que se encuentran en el interior de la cavidad corporal en posición dorsal, una posición adecuada para un buen control de la flotabilidad. Los pulmones están subdivididos en favéolos (Fig. 11.21a,b). El aire forzado a entrar en los pulmones realiza un intercambio gaseoso con la sangre que circula por los capilares de las paredes de los favéolos.

En los actinopterigios la función hidrostática fue adquiriendo una mayor importancia a medida que éstos fueron ocupando nuevos ambientes marinos, y haciendo frente a nuevas presiones selectivas. Para entender esto, es necesario ver por qué un pez puede necesitar un órgano hidrostático.

La mayoría de los peces son más densos que el agua en que viven, de forma que tienen tendencia a hundirse. Si sus esqueletos están muy osificados, como sucede en los peces óseos, la elevada densidad del hueso hace que la tendencia a hundirse aumente, por todo lo cual no resulta sorprendente que casi todos los osteictios posean algún tipo de vejiga gaseosa (o pulmón), que llenas de aire incrementan la flotabilidad del cuerpo del pez, reduciendo la tendencia a hundirse. Generalmente, las vejigas gaseosas no existen en los peces óseos que viven en el



**FIGURA 11.21 Pulmones del pez pulmonado**

*Protopterus*. (a) Vista de los pulmones desde el lateral derecho del animal y en una sección transversal. (b) Detalle de la pared interna del pulmón. La cara interna del pulmón está subdividida, formándose una serie de compartimientos o favéolos, que son muy abundantes en la región anterior del pulmón. La situación aproximada de los pulmones se representa en negro en la vista lateral del cuerpo del animal (arriba).

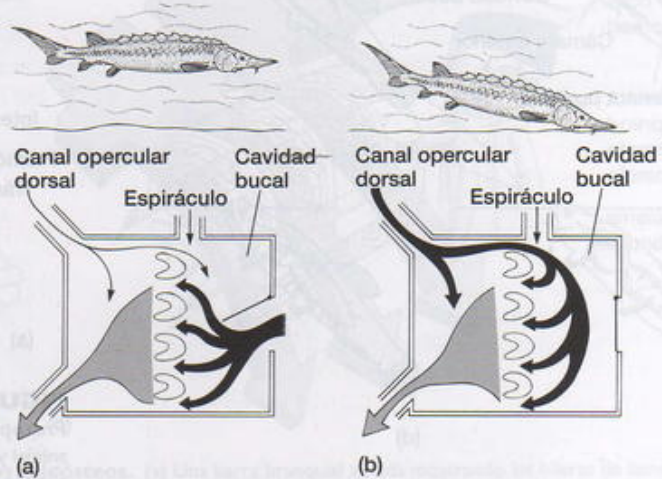
fondo ni en los peces que viven en aguas abiertas, como el atún o la caballa, que nadan constantemente.

Una vejiga gaseosa que sirve fundamentalmente para controlar la flotabilidad es una vejiga natatoria. En los teleosteos primitivos esta vejiga es de tipo fisóstomo, ya que conserva la conexión con el tubo digestivo a través del conducto neumático, por donde el aire sale y entra en la vejiga (Fig. 11.22a). En los teleosteos más evolucionados este conducto se ha perdido y la vejiga natatoria es una bolsa cerrada calificada como de tipo fisoclisto (Fig. 11.22b). Ambos tipos sirven para regular la flotabilidad del pez en función de la profundidad.

El volumen ocupado por la vejiga natatoria determina la flotabilidad y su capacidad para compensar la mayor densidad del cuerpo del pez. Debido a que la presión del agua aumenta con la profundidad, las delgadas paredes de la vejiga natatoria tienden a comprimirse a medida que el pez desciende y a expandirse a medida que asciende, por lo tanto, para que el volumen de la vejiga natatoria se mantenga constante, debe añadirse gas a su interior cuando el pez desciende y debe ser eliminado de ella cuando éste sube a la superficie. Los peces con una vejiga natatoria de tipo fisóstomo pueden conseguir esto tragando más aire o liberándolo a través del conducto neumático. Es más frecuente que se produzca una secreción de gases directamente a través de las paredes de la vejiga. Algunas vejigas natatorias poseen unas glándulas gaseosas especiales desde las que los gases procedentes de la sangre se liberan hacia el interior de la vejiga. En estas glándulas gaseosas los vasos sanguíneos se disponen en forma de plexo capilar que funciona por contracorrientes, la *rete mirabile* (Fig. 11.22c). La entrada de capilares arteriales y la salida de capilares venosos de esta *rete* están conectadas con la de la siguiente glándula gaseosa. Los experimentos realizados sobre la secreción de gases en la vejiga natatoria sugieren que el mecanismo está relacionado con el ácido láctico. Durante el paso de la sangre

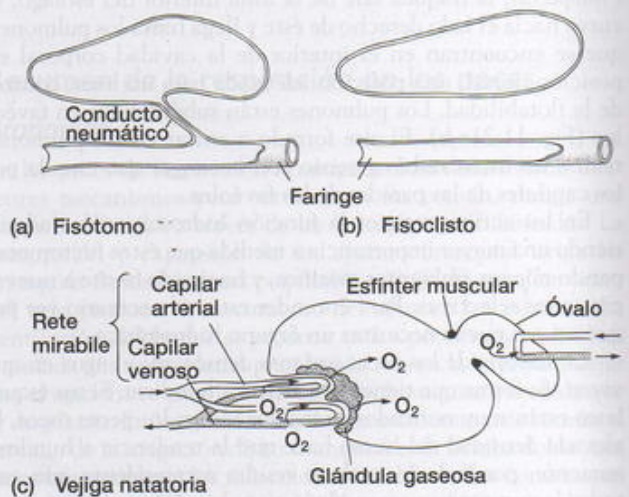


En la mayoría de los peces óseos, la ventilación de las branquias está basada en una bomba doble que hace que el agua entre por la boca, atraviese la cortina de branquias y salga al exterior por debajo del opérculo. No obstante, algunos peces con hábitos alimenticios especiales poseen un mecanismo de ventilación diferente, parecido al de las lampreas. Un ejemplo es el del esturión *Acipenser*, que utiliza la boca como un tubo protractil de succión para ir inspeccionando el fango y alimentarse de las partículas orgánicas del sedimento. Cuando el esturión no está comiendo, la ventilación de las branquias se realiza como en los demás peces óseos —el agua entra por la boca, atraviesa la cortina de branquias y sale por la abertura opercular (Fig. 1a)—; sin embargo, cuando está alimentándose, el esturión tiene la boca enterrada en el sedimento, de manera que no puede utilizarla para la respiración. En estas circunstancias el agua entra en la cavidad bucal no por la boca, sino por un orificio permanente que hay en el margen superior del opérculo. El agua atraviesa la cortina de branquias, siguiendo la dirección habitual, y sale al exterior por la vía opercular normal (figura 1b). Curiosamente, aunque está presente y teóricamente es funcional, el espiráculo actúa muy poco como vía de entrada de agua mientras se produce esta ventilación alternativa durante la alimentación.



**FIGURA 1 Ventilación de las branquias en el esturión.** (a) En los esturiones, como en la mayoría de los peces, durante la respiración normal, el agua (representada como flechas negras ramificadas) entra por la boca, atraviesa la cortina de branquias y sale por debajo del opérculo. (b) No obstante, cuando el esturión está alimentándose a partir del sedimento, no puede usar la boca como vía de entrada del agua. Durante estos períodos el agua entra por un canal opercular dorsal, atraviesa la cortina de branquias (flechas negras ramificadas) y sale al exterior por debajo del opérculo, es decir, por el camino habitual.

**FIGURA 11.22 Vejigas natatorias.** (a) Las vejigas natatorias de tipo fisóstomo se mantienen conectadas con la faringe por medio del conducto neumático. El pez puede controlar el volumen de aire en el interior de su vejiga tragando más aire o expulsándolo a través del conducto neumático. (b) En las vejigas natatorias de tipo fisoclisto se ha perdido el conducto neumático. El volumen de aire, y por tanto la flotabilidad, se controla mediante la secreción de más gases a través de la rete mirabile o eliminando parte de él por el óvalo. (c) La rete mirabile es un «nudo» de capilares sanguíneos. A medida que la sangre abandona la glándula gaseosa de la vejiga gaseosa por los capilares venosos, se va cargando de ácido láctico. Esto hace que la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno se reduzca. El oxígeno tiende a difundirse hacia fuera y entra en los capilares arteriales por los que la sangre llega a la rete. Como consecuencia, la concentración de oxígeno en la sangre arterial aumenta a medida que ésta se acerca a la glándula gaseosa, de manera que la máxima presión parcial de oxígeno se alcanza cuando la sangre llega a la glándula gaseosa, lo que hace que la liberación de oxígeno hacia el interior de la vejiga gaseosa aumente.





por la glándula gaseosa, se añade ácido láctico desde la vejiga a la sangre, lo que aumenta su acidez, reduciéndose la solubilidad de los gases y la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno. Como consecuencia de ello, la presión parcial del oxígeno en los capilares venosos es más elevada que la que llega por los capilares arteriales. El oxígeno se difunde hacia el interior de los capilares arteriales, aumentando así la presión parcial antes de que la sangre arterial entre en la glándula gaseosa. A medida que este proceso se repite, la presión parcial del oxígeno en los capilares arteriales va aumentando hasta que supera la presión parcial del oxígeno en la vejiga natatoria, liberándose entonces el oxígeno hacia el interior de la vejiga (Fig. 11.22c).

La reabsorción de gases es frecuente que implique la existencia de regiones especializadas. En muchos teleosteos evolucionados hay un óvalo, una bolsa situada en uno de los extremos de la vejiga, en la que se reabsorben los gases y pasan de nuevo a la sangre. Durante la reabsorción, los vasos sanguíneos del óvalo se dilatan y un esfínter de musculatura lisa aísla el óvalo del resto de la vejiga. Los gases con una elevada presión parcial en el interior del óvalo entran en contacto con las paredes de los vasos sanguíneos de éste, pasan a la sangre y son eliminados de la vejiga.

Normalmente, la composición de gases de la vejiga natatoria (78% de nitrógeno y 21% de oxígeno) es similar a la del aire, al menos cuando la vejiga se llena inicialmente con el aire que traga el animal. Entre los peces con vejiga natatoria de tipo fisoclisto, que no tragan aire, la composición de gases es variable; en los que viven a gran profundidad, el gas más abundante en la vejiga natatoria es el oxígeno. En la vejiga natatoria de la trucha y en otros salmónidos, el nitrógeno está presente en una proporción muy elevada, a pesar de la profundidad a la que viven.

Las vejigas natatorias también tienen otras funciones secundarias. En algunos peces la vejiga está conectada con el aparato auditivo y contribuye a la recepción de los sonidos, pueden producir sonidos en su vejiga o usarla como caja de resonancia. La expulsión de aire en forma de eructos es una de las fuentes sonoras que usan, y el rechinar de los dientes otra. Estos sonidos pueden hacer que la vejiga vibre y así pueden amplificarse. Otros peces poseen músculos especializados que golpean la vejiga como si se tratase de un tambor, produciendo ella misma los sonidos. Ya que estos músculos especializados están presentes en los machos, pero no en las hembras, parece que los sonidos pueden estar relacionados con comportamientos territoriales o con el cortejo.

#### Recepción de sonidos por la vejiga natatoria (p. 692)

Los elasmobranquios no tienen vejiga natatoria, son peces han solucionado la tendencia a hundirse de una forma diferente, pues teniendo un esqueleto cartilaginoso evitan el gran incremento de densidad producido por la osificación. Además, utilizan dos soluciones que contrarrestan la tendencia a hundirse. Una de ellas son las aletas. Los elasmobranquios poseen unas aletas pectorales amplias y pueden variar su ángulo de ataque para hacer que el agua empuje el cuerpo hacia arriba. Los movimientos de la aleta caudal, de tipo heterocerca, hacia atrás y hacia delante, también producen un movimiento de ascenso que compensa parcialmente la densidad del pez y ayuda a las aletas pectorales. La segunda solución es la presencia de un aceite (escualeno) formado por lípidos e hidratos de carbono, que, siendo menos denso que el agua, reduce la densidad del elasmobranquio. Como sabe cualquier estudiante

que ha disecado un tiburón, hay una gran cantidad de este aceite en el gran hígado de estos animales, que en algunos casos llega a representar entre un 16 y un 24% del peso total del cuerpo. El escualeno, al reducir la densidad del elasmobranquio, también reduce la energía necesaria para nadar, ya que las aletas pectorales y la aleta caudal no necesitan hacer tanto esfuerzo como si solamente ellas tuviesen que compensar la tendencia al hundimiento.

#### Aleta caudal heterocerca (p. 300)

### Anfibios

En los anfibios modernos, la piel es el principal órgano respiratorio, y algunas especies es el único órgano respiratorio que poseen. La piel siempre está muy húmeda y la capa de queratina es relativamente delgada, lo que facilita la difusión de gases entre el ambiente y la sangre que recorre el enorme número de capilares que hay en el tegumento.

La importancia de la respiración cutánea en los anfibios modernos es mucho mayor que en los tetrápodos primitivos. Muchos de estos tetrápodos poseían escamas que dificultaban el intercambio gaseoso a través de la piel, dependiendo casi totalmente de los pulmones para poder respirar. Muchos de ellos, entre los que se encuentra *Ichthyostega*, tenían unas costillas prominentes rodeando el tórax, lo que sugiere, aunque no es una prueba, que estos anfibios primitivos movían sus costillas para ventilar los pulmones. No obstante, en los anfibios modernos, la ventilación no depende de las costillas, sino de movimientos de bombeo que realizan con la garganta, que permiten la irrigación de las branquias o el llenado de los pulmones.

En los anfibios acuáticos, es frecuente que se conserven las hendiduras faríngeas y las branquias internas, siendo también frecuente que posean branquias externas de aspecto plumoso, especialmente entre las larvas. La mayoría de los anfibios, aunque no todos, poseen pulmones para respirar aire, cuya superficie respiratoria generalmente está más desarrollada en el extremo anterior de éstos siendo su pared interna menos desarrollada según se avanza hacia el extremo posterior de los pulmones. La superficie está septada, ya que presenta una gran cantidad de subdivisiones que aumentan el área expuesta al aire que entra en los pulmones. Los septos están interconectados y dividen la pared interna en una serie de favéolos, que abren a la cámara central que hay en cada uno de los pulmones. Los favéolos se diferencian de los alvéolos pulmonares de los mamíferos por el hecho de no encontrarse en los extremos de un sistema traqueal sumamente ramificado, sino que son subdivisiones internas de la pared del pulmón que abren directamente a la cámara central común. El aire inspirado recorre la tráquea hacia este espacio central del pulmón y desde él se difunde por los favéolos que lo rodean. Los capilares situados en las paredes de los septos que separan los favéolos recogen el oxígeno y expulsan el dióxido de carbono.

#### Larvas de los anfibios

Las larvas de las salamandras y los tritones poseen branquias tanto internas como externas. La acción de bombeo que realizan con la garganta irriga las branquias internas con un flujo unidireccional de agua que atraviesa las superficies de intercambio. Las branquias plumosas externas se extienden hacia las corrientes externas de agua, permitiendo que el agua fluya



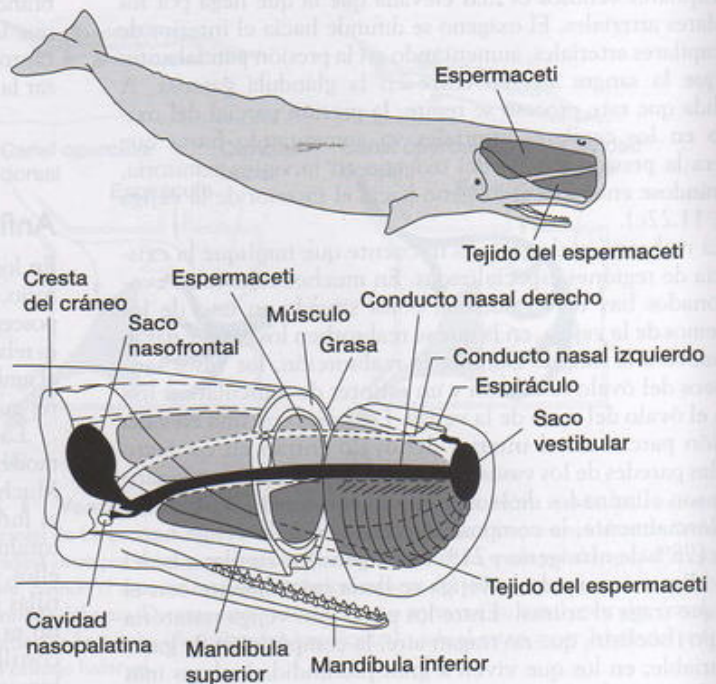
«Aquello (el espermaceti) se iba enfriando y escarchándose de tal forma que, cuando me sentaba con algunos de los demás ante una gran bañera de Constantine, llena con eso, podía encontrar trozos concentrados como terrones de azúcar que se movían de acá para allá por la parte que se mantenía en estado líquido. Teníamos que hacer que aquellos terrones volvieran a mezclarse con el líquido. ¡Una obligación agradable y perfumada! No era raro que antiguamente este aceite fuese considerado como uno de los mejores cosméticos. ¡Tan transparente! ¡Tan agradable! ¡Tan suavizante! Después de tener las manos dentro durante unos pocos minutos, mis dedos estaban tan resbaladizos como las anguilas y comenzaban, como si lo fuesen, a moverse como serpientes.»

Herman Melville, *Moby Dick*

«Por allí resopla»: ésta era la llamada de aviso de los balleneros buscando su «tesoro», un cachalote respirando en la superficie del mar. Además de la grasa de ballena, era muy apreciado el enorme órgano del morro conocido como espermaceti ya que proporcionaba una gran cantidad, hasta cuatro toneladas en algunos machos de gran tamaño, de un aceite lechoso de elevada calidad.

Cuando está en la superficie, una ballena renueva el aire respiratorio a través de los espiráculos y después rellena sus pulmones a través de las grandes narinas, que abren cerca del morro. Cuando el cetáceo exhala, el aire caliente que va saliendo se condensa, por lo que parece un surtidor de agua. Cuando bucea, el cachalote puede alcanzar profundidades, de más de mil quinientos metros en busca de sus presas favoritas, los grandes calamares. Al poder bucear a estas profundidades, puede disponer de una fuente alimenticia que no está al alcance de otros grandes depredadores.

El órgano del espermaceti contiene lípidos y fibras de colágeno especiales. Está formado por los tejidos muy hipertrofiados del lado derecho de la cara, que hacen que el morro sea sumamente asimétrico. Debajo del órgano del espermaceti se encuentra el llamado «desperdicio de cachalote», un tejido graso con compartimentos lenticulares, homólogo al «melón» de los delfines. Este tejido actúa como un amplificador para crear y dar forma a las ondas de sonar que los delfines utilizan para la navegación y para localizar y seguir a sus presas. En el cachalote, el órgano del espermaceti y el «desperdicio» representan una inversión energética enorme, pero una inversión que no se



**FIGURA 1 Cachalotes.** En el interior de la enorme cabeza de los cachalotes se encuentra el órgano del espermaceti, que está impregnado con un aceite. Los dos conductos nasales son asimétricos. El conducto nasal izquierdo va hasta las narinas internas; el conducto nasal está situado bajo el órgano del espermaceti. Lo más probable es que este órgano actúe para producir y dirigir ondas sonoras que atontarían a una posible presa y facilitarían su captura. Su gran tamaño en los machos sugiere que también podría tener alguna importancia en la selección sexual acústica.

Según Clarke; basado en las investigaciones y por cortesía de Kenneth Norris y Ted Cranford.

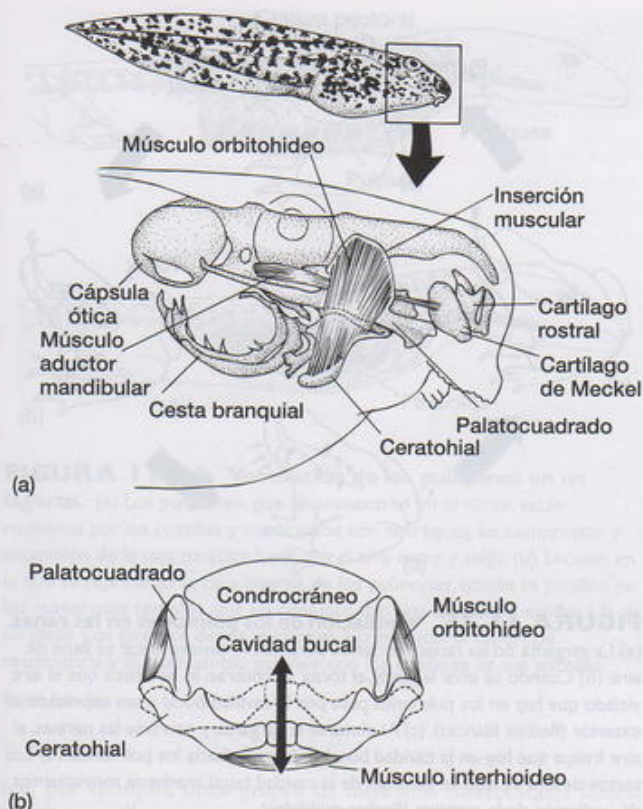
puede utilizar para cubrir necesidades metabólicas, ya que sus compuestos químicos son tóxicos para el propio animal.

Los dos conductos nasales son diferentes. Desde el espiráculo, el conducto nasal izquierdo está especializado para la respiración. Corre a lo largo del lado izquierdo del órgano del espermaceti hasta las narinas superiores internas. La laringe está conectada a las narinas inferiores internas, para establecer así una solución de continuidad completa de la vía aérea para llenar y ventilar los pulmones, totalmente independiente del canal alimentario del esófago. Sin embargo, el conducto nasal derecho está especializado para la producción de sonidos. Corre en sentido anterior, desde el espiráculo hasta un saco vestibular, desde el que el conducto nasal se agranda para formar un tubo ancho como se dirige hacia atrás entre el órgano del espermaceti y el «desperdicio», hasta que se vuelve a dilatar para formar un gran segundo saco (saco frontal) en forma de anfiteatro, que recubre toda la cara frontal del cráneo, antes de entrar en comunicación con la narina derecha interna (Fig. 1). El signi-

ficado funcional de este enorme y asimétrico morro es muy discutido.

Algunos sostienen que el órgano del espermaceti es un dispositivo de flotabilidad. Al calentarlo o al enfriarlo, el aceite se derrite o se solidifica al hacerse menos o más denso, lo que ayuda a que el cachalote descienda o ascienda, respectivamente, en el agua. Sin embargo, ésta es una función inverosímil ya que el órgano del espermaceti carece de la vascularización necesaria para calentar o para enfriar el aceite. Además, este almacén del aceite parece una inversión demasiado grande para obtener un fin tan pequeño, sobre todo si se tiene en cuenta que el eficaz sistema de natación que posee este animal puede realizar este trabajo de una manera relativamente sencilla. Es más plausible que el morro del cachalote sea un dispositivo bioacústico, con el que genera y dirige ondas sonoras hacia una posible presa, para atontarla y capturarla. El morro es especialmente grande en los machos, lo que ha llevado a considerar que también podría ser utilizado como ariete en los combates entre los machos o ser usado para una selección sexual acústica.





**FIGURA 11.23** Ventilación de las branquias de los renacuajos. (a) Representación del condrocáneo y de los principales componentes del esplanocráneo. (b) El suelo de la cavidad bucal puede elevarse y descender (flecha negra de doble punta) para producir el movimiento del agua. Esto se consigue gracias a dos grupos de músculos. Los músculos orbitohioideos hacen que el suelo de la cavidad bucal descienda y los músculos interhioideos hacen que se eleve.

Según Wassersug y Hoff.

a través de ellas. Si no hay corrientes o el agua está estancada, la larva puede agitar las branquias hacia delante y hacia atrás para que el agua pueda irrigar los plexos capilares que hay en ellas.

Las larvas de los anuros utilizan la fuerza de bombeo de la boca y la faringe para crear un flujo unidireccional de agua que atraviesa las branquias y para generar una corriente alimenticia. El «émbolo» para la porción bucal de esta bomba está formado por elementos ensanchados del esplanocráneo (huesos ceratohial, cópula y placa hipobranquial). Estos elementos se articulan con el palatocuadrado que actúa a modo de punto de apoyo sobre el que giran para expandir y contraer la cavidad bucal (Fig. 11.23a,b). La acción de los músculos sobre la bomba faríngea aún no se conoce pero parece que está relacionada con la compresión y expansión de su cavidad.

Básicamente, el mecanismo de ventilación de las branquias de los anfibios está relacionado con las cavidades bucal y la faríngea, que están separadas una de otra por una válvula, el velo. La cavidad bucal está separada de la boca por la **válvula oral** y de las narinas por la **válvula nasal interna**. Cuando se produce una inhalación, el suelo de la cavidad bucal desciende, con lo que disminuye la presión en ella. El velo se cierra tem-

poralmente para evitar la entrada de agua en la cavidad faríngea, pero el agua llena la cavidad bucal al entrar por la boca y las narinas. Casi al término de la inhalación, la constricción de la faringe produce un aumento de la presión en el interior de la cavidad faríngea que llega a ser relativamente más alta que la presión en la cavidad bucal. Esto hace que el velo se mantenga cerrado y que el agua sea forzada a atravesar la cortina de branquias. La fase de exhalación comienza con la elevación del suelo de la cavidad bucal, lo que hace que la presión en su interior aumente y que se cierren las válvulas oral y nasal. Casi simultáneamente, la expansión de la cavidad bucal hace que la presión en su interior sea relativamente menor que en la cavidad bucal. En consecuencia, el agua del interior de la cavidad bucal empuja sobre el velo hasta que éste se abre, y el agua pasa a la cavidad faríngea, desplazando a la que había antes en ella. Igual que en los peces con respiración acuática, las branquias de los renacuajos de los anuros reciben un flujo unidireccional y casi constante de agua que atraviesa sus superficies de intercambio.

Algunos renacuajos, como ocurre en los de la rana con cola *Ascaphus truei*, presentan alrededor de la boca una ventosa oral prominente de la que se sirven para sujetarse a las rocas de las torrenteras en que habitan. Al mantenerse aferrados al sustrato con esta ventosa, el agua no puede entrar por la boca. No obstante, la acción del suelo de la cavidad bucal hace que el agua entre por las narinas, y después la comprimen para que atraviese las branquias antes de salir al exterior (Fig. 11.24a). Con este mismo mecanismo, junto con las válvulas que hay en la boca, extraen el agua del área de actuación de la ventosa oral produciendo una succión que le sirve al renacuajo para sujetarse a las rocas (Fig. 11.24b).

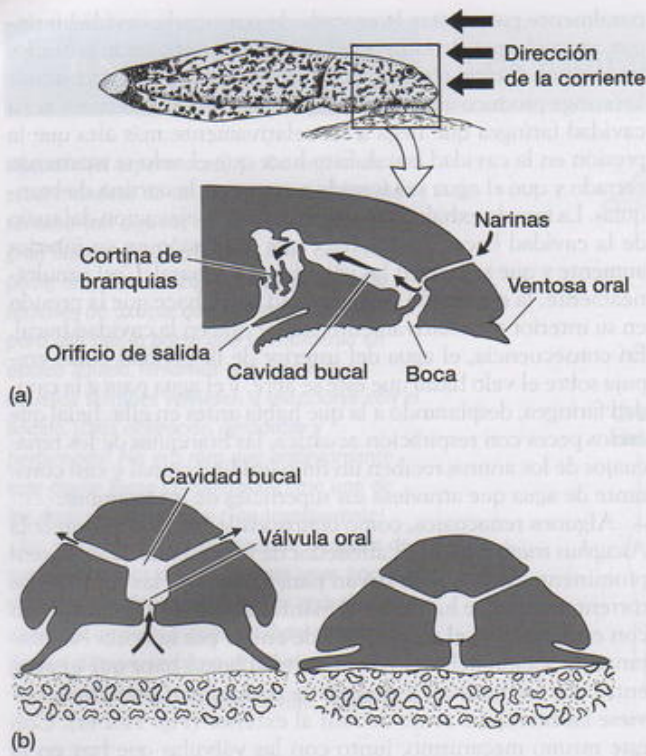
### Anfibios adultos

Cuando las larvas de los anfibios sufren la metamorfosis y se convierten en adultos pierden las branquias. Después de la metamorfosis la respiración cutánea sigue cumpliendo un papel importante para cubrir las necesidades respiratorias y los pulmones, cuando existen, se ventilan por la acción de una bomba bucal.

Las cuatro fases de la ventilación de los pulmones en las ranas son las que mejor se conocen. En la primera fase, la cavidad bucal se expande para que entre en ella aire fresco a través de las narinas (Fig. 11.25a). En la segunda fase, la glotis se abre bruscamente, expulsándose el aire viciado del interior de los pulmones mediante la contracción elástica de éstos. Esta corriente de aire atraviesa la cavidad bucal mezclándose sólo un poco con el aire fresco retenido en ella, y sale al exterior por las narinas (Fig. 11.25b). En la tercera fase, las narinas se cierran y el suelo de la cavidad bucal sube, forzando el aire fresco para que penetre en los pulmones a través de la glotis, que estará abierta (Fig. 11.25c). En la cuarta fase la glotis se cierra, quedando el aire retenido en el interior de los pulmones y las narinas vuelven a abrirse. Entre dos ciclos consecutivos, la cavidad bucal puede realizar movimientos de oscilación repetidos (Fig. 11.25d). Estas rápidas oscilaciones se han interpretado como movimientos para que el epitelio de la boca funcione como un órgano respiratorio accesorio temporal. No obstante, las evidencias experimentales indican que esto no es cierto. Los capilares de la boca no actúan en el intercambio gaseoso. En lugar de ello, las oscilaciones de la boca entre dos inhalaciones sirven para eliminar de la cavidad bucal los residuos de aire espirado que pudiesen haber quedado en la boca después de cada ciclo de ventilación.

En los anuros, la bomba bucal y, por tanto, la cavidad bucal también están capacitadas para producir vocalizaciones que cumplen



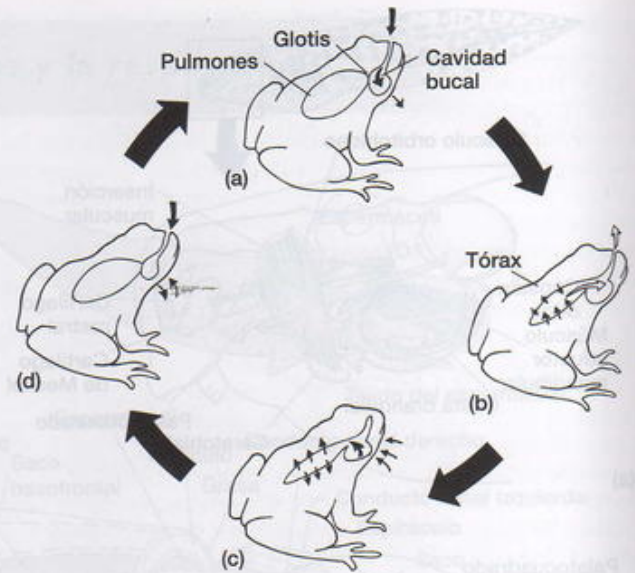


**FIGURA 11.24 Ventilación de las branquias en los renacuajos de la rana con cola.** Los renacuajos de esta especie utilizan una gran ventosa oral que rodea la boca para sujetarse firmemente a las rocas del fondo de las torrenteras en que habitan (flechas negras). (a) Cuando la ventosa oral está pegada a una roca, el agua para la ventilación de las branquias (flechas negras) entra por las narinas, pasa por la cavidad bucal, atraviesa la cortina de branquias y luego sale al exterior. (b) Al eliminarse por succión el agua del área de adhesión de la ventosa, se genera un vacío que aumenta la eficacia de la ventosa. La presencia de una válvula oral asegura el hermetismo de este sistema.

Según Gradwell.

un papel fundamental en la organización social y en la reproducción de estos animales. Los cambios evolutivos de la cavidad bucal están relacionados por lo tanto con tres funciones diferentes.

Hay diversas opiniones sobre la similitud de función de la bomba bucal de los anfibios y la bomba pulsátil de los peces pulmonados. Es cierto que hay detalles que permiten diferenciarlas. Por ejemplo, el intercambio del aire viciado de los pulmones y el aire fresco del interior de la boca, parece que es mucho más eficaz en los anfibios. No obstante, las semejanzas son muchas. Tanto en los anuros como en los peces pulmonados, los movimientos del aparato hioideo contribuyen al llenado de la cavidad bucal y cuando se expulsa el aire viciado desde los pulmones éste atraviesa dicha cavidad. En ambos grupos, el aire fresco es forzado a penetrar en los pulmones contra presión. Hasta cierto punto, los anfibios han conservado el patrón básico de llenado de los pulmones desarrollado por los peces pulmonados. No obstante, todo esto ha cambiado en los reptiles, las aves y los mamíferos. El mecanismo de ventilación en estos grupos está basado en una bomba de aspiración, algo bastante diferente de lo que utilizan los anfibios y los peces pulmonados más primitivos.



**FIGURA 11.25 Ventilación de los pulmones en las ranas.** (a) La garganta de las ranas desciende para que la cavidad bucal se llene de aire. (b) Cuando se abre la glotis, el tórax se contrae, lo que hace que el aire viciado que hay en los pulmones pase por la cavidad bucal y sea expulsado al exterior (flechas blancas). (c) Al elevarse la garganta y cerrarse las narinas, el aire fresco que hay en la cavidad bucal es forzado hacia los pulmones. (d) Los restos de aire viciado se eliminan de la cavidad bucal mediante movimientos de oscilación de la garganta (flechas múltiples).

Modificado de Gans, De Jongh y Faber.

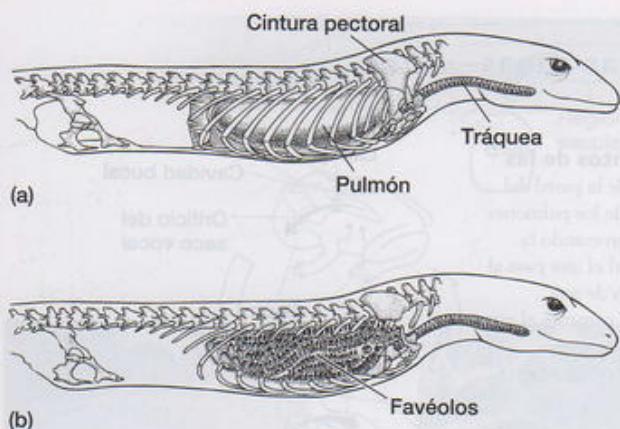
## Reptiles

Durante las primeras etapas del desarrollo embrionario de los reptiles, en el embrión aparecen unos pliegues faríngeos e incluso en ocasiones unas hendiduras faríngeas, pero como en las aves, no llegan a ser funcionales. En algunos grupos hay una respiración cutánea significativa, pero para la mayoría de los reptiles, los pulmones, que están pareados, son suficientes para cubrir las necesidades respiratorias.

Los pulmones de los ofidios y de la mayoría de los lagartos generalmente están formados por una cámara central a la que abren una serie de favéolos (Fig. 11.26a,b). Como si se tratase de una bolsa de red, unos delgados músculos lisos definen y limitan el orificio de cada favéolo. La fina pared de cada uno de ellos posee un plexo capilar y puede estar subdividida por una serie de pequeños tabiques internos. En algunos casos los favéolos de la parte posterior del pulmón están reducidos, por lo que ésta es una región en la que no se produce el intercambio gaseoso. En el lagarto monitor, las tortugas y los cocodrilos, la cámara aérea central está dividida en una serie numerosa de pequeñas cámaras hasta las que llega el aire desde la tráquea, que se ventilan por movimientos respiratorios, mientras que el intercambio de gases entre los favéolos y dichas cámaras parece que ocurre por difusión.

El llenado de los pulmones está basado, en todos los reptiles, en un mecanismo de bomba de aspiración, aunque las partes anatómicas que realmente participan en él pueden ser diferentes. La bomba de aspiración actúa sobre las paredes de los pulmones haciendo que cambien de forma de manera que obliguen al aire a entrar o salir de ellos. Las costillas hacen que la forma de la pared del cuerpo a nivel torácico se modifique y los músculos intercostales, situados entre las costillas, también se muevan. En los lagar-





**FIGURA 11.26 Ventilación de los pulmones en un lagarto.** (a) Los pulmones, que se encuentran en el tórax, están rodeados por las costillas y conectados con la tráquea. La compresión y expansión de la caja torácica hace que el aire entre y salga. (b) Sección en la que se representa la cara interna de los pulmones, donde se pueden ver los numerosos favéolos, que en conjunto dan una apariencia similar a la de un panal. Los favéolos de los pulmones incrementan la superficie respiratoria y el intercambio gaseoso con los capilares de sus paredes.

Según Duncker.

tos, por ejemplo, unos grupos de músculos intercostales hacen que las costillas se muevan hacia delante y hacia fuera, durante cada inhalación. Como consecuencia de estos desplazamientos se produce un incremento de volumen de la cavidad que rodea a los pulmones, por lo que la presión en su interior disminuye y el aire entra en ellos por succión. Durante cada exhalación activa, se contraen otros grupos de músculos intercostales diferentes, haciendo que las costillas se desplacen hacia atrás y hacia dentro, de manera que comprimen la cavidad en la que están los pulmones y fuerzan la expulsión del aire. Ocasionalmente, la exhalación es de tipo pasivo. En este caso la contracción muscular es mínima y la gravedad (y un cierto rebote elástico), actúan sobre las costillas de forma que éstas comprimen la cavidad en cuyo interior se encuentran los pulmones. Entre dos respiraciones la glotis se cierra para evitar la salida prematura del aire.

En las serpientes, los pulmones, que son largos y delgados, se extienden a lo largo de la mayor parte del cuerpo. En las más primitivas, como ocurre en los demás reptiles, hay dos pulmones, pero en la mayoría de las más evolucionadas el pulmón izquierdo se ha reducido e incluso ha llegado a desaparecer. En la mayoría de las serpientes los favéolos están muy desarrollados en la región anterior del pulmón, pero según se avanza hacia el extremo posterior se van reduciendo y en la parte final del pulmón están totalmente ausentes; por tanto en el pulmón se pueden diferenciar dos partes, una anterior respiratoria (con favéolos) y otra posterior sacular (avascular) (Fig. 11.27a-c). Las costillas y los músculos asociados a ellas están presentes a lo largo de todo el tórax, de manera que la compresión o expansión de la pared del cuerpo de esta región hace que el pulmón se infle o se desinfe, estando sincronizados estos movimientos con la apertura y el cierre de la glotis, en esta región respiratoria es donde se produce el intercambio gaseoso. La región sacular del pulmón actúa como un fuelle cuando la parte anterior del cuerpo está ocupada en otros menesteres y no puede usarse para comprimir o expandir los pulmones. Por ejemplo, cuando la serpiente se está tragando una presa, debe dilatar el cuerpo a medida que la comida va pasando a través del

esófago, pero, mientras sucede esto, el animal tiene que seguir respirando. Aunque la tráquea, que está reforzada por unos anillos cartilaginosos semicirculares, permanezca abierta, la parte anterior del cuerpo no puede funcionar en ese momento como una bomba de aspiración. Es entonces cuando la parte posterior del cuerpo, por detrás de la presa, se expande y se contrae, y con ella la región sacular del pulmón, con lo que éste se va inflando y desinflando.

En los caimanes y demás cocodrilos, el hígado también interviene en la bomba de aspiración ya que actúa como un «émbolo» para la ventilación de los pulmones. Durante la inhalación las costillas se desplazan hacia adelante y hacia fuera, expandiendo la cavidad que rodea los pulmones. Además, el hígado, situado inmediatamente por detrás de los pulmones, resulta arrastrado hacia atrás por la acción de los **músculos del diafragma**, que derivan de la musculatura abdominal interna y van desde la pelvis y la gasteralia hasta el **tabique posthepático**, una delgada membrana que está unida al extremo posterior del hígado. Cuando se contraen, los músculos del diafragma tiran hacia atrás del hígado, aumentando así el volumen de la cavidad pulmonar y haciendo que la presión interna de los pulmones disminuya. Esto provoca la succión del aire atmosférico. Durante la exhalación se producen movimientos contrarios. Como consecuencia de la contracción de los **músculos abdominales**, las costillas se mueven hacia atrás y el hígado hacia delante, comprimiendo los pulmones, al aumentar la presión que se ejerce sobre las paredes de éstos, el aire es forzado a salir (Fig. 11.28).

La ventilación en las tortugas representa un problema especial de diseño. El caparazón que rodea a los pulmones impide los cambios de forma e imposibilita el bombeo de aspiración mediante los movimientos de las costillas. En los galápagos con caparazón blando, los movimientos del aparato hioideo hacen que el agua entre y salga en la faringe, pudiéndose absorber en ella el oxígeno suficiente para cubrir las necesidades respiratorias del animal mientras está sumergido. En las tortugas mordedoras, que tienen el plastrón reducido, se pueden producir deformaciones de la pared del cuerpo que contribuyen a la ventilación de los pulmones. Es mucho más común que los movimientos de retracción y extensión de las patas sean los que modifican la presión alrededor de los pulmones, y que unos conjuntos de músculos del interior del caparazón sean los que hagan cambiar la presión pulmonar (Fig. 11.29a). Los pulmones y los demás órganos internos de las tortugas se encuentran en el interior de una cavidad rígida, de forma que no se pueden producir cambios de volumen que alteren la presión alrededor de los pulmones. La extensión y la retracción de las patas hacen que varíe algo la presión interna de esta cavidad e intervienen en el mecanismo de la bomba de aspiración (Fig. 11.29b). Además, la cavidad visceral posterior está cerrada por una membrana posterior de tejido conjuntivo, en la que se insertan los **músculos abdominales transversos** y los **músculos abdominales oblicuos**. La contracción y la relajación de estos músculos alteran el volumen de la cavidad interna y contribuyen en la inhalación y exhalación del aire (Fig. 11.29c). En algunas especies no hay músculos del diafragma, pero la mayoría de las tortugas marinas sí que los poseen, y junto con los músculos abdominales transversos, comprimen la cavidad visceral, funcionando como músculos de exhalación. La glotis se abre y los músculos abdominales oblicuos expanden la cavidad visceral y actúan como músculos de inhalación.

## Mamíferos

La ventilación de los pulmones de los mamíferos se produce gracias a una bomba de aspiración. Los cambios de forma de la caja



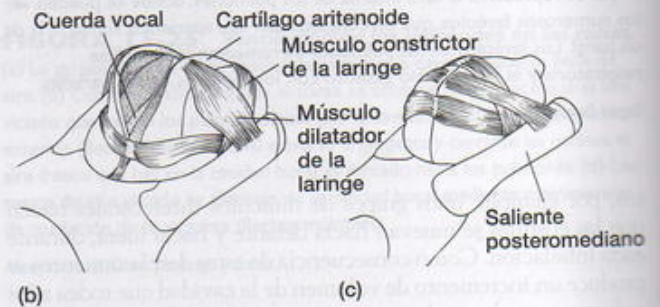
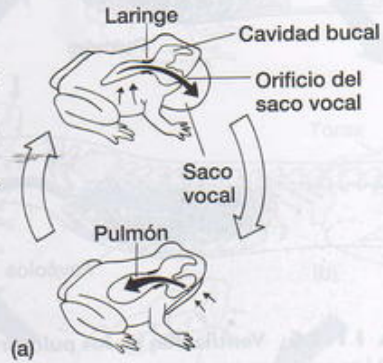
En las vocalizaciones de los anfibios, además de la cavidad bucal y los pulmones, interviene un tercer compartimiento, el saco vocal, una cámara que abre en el suelo de la cavidad bucal. La hendidura de comunicación está rodeada por una serie de músculos que actúan a modo de esfínter. Las contracciones del cuerpo hacen que el aire pase desde los pulmones y a través de la laringe, hasta la cavidad bucal y a través de dicha hendidura al interior del saco vocal, que se infla. Las siguientes contracciones de los músculos del suelo de la cavidad bucal, hacen que el flujo de aire sea el contrario, de manera que éste pasa desde el saco vocal a la cavidad bucal y desde ésta, por la laringe, hasta los pulmones, que se vuelven a inflar (Fig. 1a-c).

En el sapo *Bufo valliceps*, la laringe está formada por dos cartílagos aritenoides rodeados por el cartílago cricoides o anular. Los cartílagos aritenoides forman una unidad entre los cuernos del hioides. Los músculos constrictores de la laringe se originan en los cuernos del hioides y van a insertarse en los cartílagos aritenoides, cerca del orificio de la glotis. Cuando se contraen, los cartílagos aritenoides se separan y entre ellos queda una hendidura. Los músculos laringeos anteriores y posteriores forman unas correas que se extienden desde el extremo anterior al posterior de los cartílagos aritenoides. Cuando ambos se contraen, hacen que los cartílagos aritenoides se desplacen hacia el centro, lo que supone una gran ventaja mecánica para que se produzca la aproximación de dichos cartílagos. La acción conjunta de estos músculos dilatadores y constrictores, afecta al flujo de aire y modula la producción de sonidos.

A medida que el aire se mueve entre los pulmones y el saco vocal y a la inversa, las nari-

**FIGURA 1 Los cantos de las ranas.** (a) La musculatura de la pared del cuerpo hace que el aire salga de los pulmones y llegue a la cavidad bucal a través de la laringe. Desde la cavidad bucal el aire pasa al interior del saco vocal a través de una hendidura. Al comprimirse la garganta el aire es obligado a hacer el camino inverso y retornar a los pulmones. (b) Laringe abierta. (c) Laringe cerrada.

Basado en las investigaciones de C. Gans.



nas se cierran para evitar cualquier escape. Si el saco vocal es de gran tamaño, como ocurre en algunas especies, entonces pueden ser necesarios varios «soplidos» para que se infla totalmente. Las cuerdas vocales son dos delgados cordones de tejido, cada una de ellas pegada a uno de los cartílagos aritenoides y que se extienden precisamente por la hendidura por la que fluye el aire. Cuando el aire

sale de los pulmones atraviesa las cuerdas vocales y éstas, y en ocasiones los márgenes de la laringe también, vibran. El saco vocal inflado actúa como caja de resonancia en la que se modulan los sonidos producidos. En unas pocas especies los sonidos se producen cuando los pulmones se inflan, pero en la mayoría los sonidos se producen cuando el aire sale de ellos.

torácica y la acción de émbolo del musculoso **diafragma**, contribuyen en este mecanismo. En el diafragma se pueden diferenciar las regiones **crural**, **costal** y **esternal**, y todas ellas se reúnen en un **tendón central**. Al contrario de lo que sucede en el caso de los músculos del diafragma de los cocodrilos, que están situados por detrás del hígado, el diafragma de los mamíferos se encuentra por delante del hígado y actúa directamente sobre las **cavidades pleurales**, en cuyo interior se encuentran los pulmones (Fig. 11.30a,b). Entre las costillas se encuentran los músculos intercostales. Los músculos abdominales transversos, serratos y rectos abdominales se insertan en las costillas y son los que producen la extensión de la caja torácica (Fig. 11.30c,d), por lo que todos ellos actúan en la ventilación de los pulmones de los mamíferos.

**Ventilación**

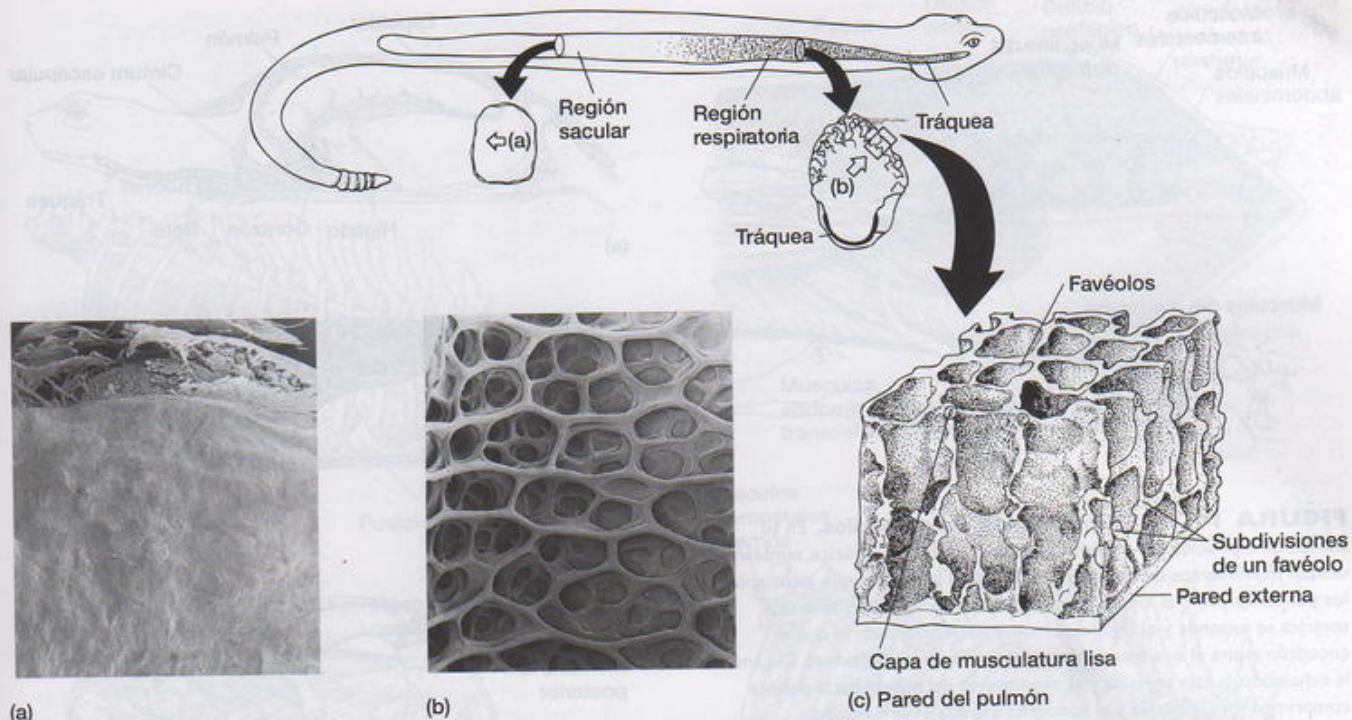
La ventilación en los mamíferos es de tipo bidireccional y en ella intervienen el diafragma y la caja torácica. En cada inhalación se contraen los músculos intercostales externos, las costillas giran y

el esternón se desplaza hacia delante. Debido a su inclinación y a su forma arqueada, al girar las costillas se desplazan hacia fuera y hacia delante. Como consecuencia, la caja torácica, en cuyo interior se encuentran los pulmones, se expande. Cuando se contrae el diafragma, que tiene una forma abovedada, se aplana aumentando aún más el tamaño de la cavidad torácica, de manera que los pulmones, que son elásticos, se expanden para ocupar todo el espacio de la cavidad torácica, penetrando el aire en ellos.

Durante la exhalación, que es activa, los músculos intercostales internos, que están inclinados en dirección contraria a la de los músculos intercostales externos, ahora relajados, tiran de las costillas hacia atrás. La relajación del diafragma hace que vuelva a su forma original, es decir abovedada. La retracción de las costillas y la relajación del diafragma hacen que disminuya el volumen de la caja torácica, forzando al aire de los pulmones a salir. La energía elástica almacenada en los pulmones y la fuerza de la gravedad, que hacen que la caja torácica se vaya «plegando» y su tamaño disminuya, pueden contribuir a la exhalación del aire (Fig. 11.31c).

Aunque los científicos están de acuerdo sobre los músculos que controlan la respiración en los mamíferos, la función con-





**FIGURA 11.27 Pulmón de una serpiente de cascabel.** Igual que su cuerpo, el único pulmón de la serpiente de cascabel es largo y fusiforme. El aire pasa por la tráquea hasta llenar el pulmón. La mayoría de los ofidios poseen dos pulmones, aunque son de diferente tamaño, pero en muchas serpientes venenosas se ha perdido el pulmón izquierdo. La tráquea se va transformando paulatinamente en el pulmón. La parte anterior del pulmón está muy vascularizada y es la que actúa en el intercambio gaseoso. La parte posterior del pulmón es, básicamente, una región sacular no vascularizada. Las costillas situadas a ambos lados del cuerpo lo comprimen y expanden para que los pulmones se vacíen o se llenen. Cuando el ofidio se traga una presa, el extremo anterior de la tráquea se desplaza hacia delante, de manera que la ventilación puede continuar sin problemas. A medida que la presa va recorriendo el esófago, que va paralelo a la tráquea, las costillas anteriores se expanden para permitir su paso. En este momento, las costillas no pueden comprimir y expandir la región anterior del pulmón. Es entonces cuando las costillas posteriores actúan sobre la región sacular del pulmón, que funciona como un fuelle que hace que el aire se mueva a través de las superficies respiratorias. En la parte superior de la figura se representan las secciones transversales de las regiones sacular y respiratoria del pulmón. Los lugares a que corresponden las fotografías (a) y (b) también están indicados en las secciones transversales del pulmón antes mencionadas. (a) Vista de la superficie interna de la región sacular. (b) Vista de la superficie interna de la región respiratoria, en la que se aprecian los favéolos cuyos orificios de entrada están tapizados por una retícula de músculos lisos que forman un entramado que recuerda a un panal de abejas. (c) Sección de la pared de la región respiratoria, en la que se pueden apreciar las subdivisiones de los favéolos.

Según Luchtel y Kardong.

creta de cada uno de ellos no se conoce con certeza, lo que en parte se debe a la extraordinaria complejidad del patrón de movimiento de las costillas, y en parte a que la caja torácica y el diafragma no actúan siempre del mismo modo durante la ventilación. Por ejemplo, durante períodos de respiración tranquila, únicamente los músculos relacionados con la inhalación muestran actividad y los que se relacionan con la exhalación pueden no contraerse, de manera que la compresión de la caja torácica se produce como consecuencia de su rebote elástico y de la fuerza de la gravedad. El lector puede comprobar esto por sí mismo, e incluso puede intentar ventilar sus pulmones moviendo únicamente el diafragma y no la caja torácica. Cuando se está haciendo algún ejercicio y la respiración es más fatigosa, la caja torácica, el diafragma y la mayoría de los músculos intervienen en la ventilación. Para complicar aún más esta cuestión, parece que hay una estrecha relación entre los ciclos respiratorios y los locomotores, de manera que ambos están sincronizados.

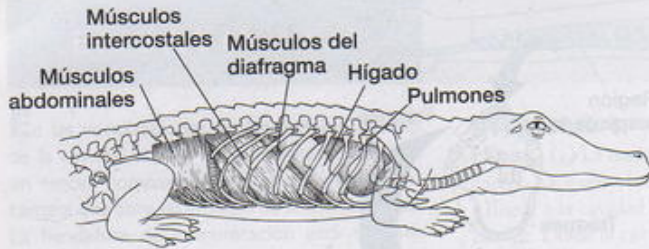
El diafragma de los mamíferos se encuentra inmediatamente por detrás de los pulmones y separa la cavidad torácica, en la que éstos se encuentran, de la cavidad abdominal, en la que están el resto de los principales órganos internos. Cuando un animal está en reposo, el musculoso diafragma es el principal artífice de la ventilación de los pulmones en los mamíferos. Sin embargo, durante

la locomoción de los mamíferos cuadrúpedos la caja torácica puede variar ligeramente de forma como consecuencia de los impactos de las patas contra el suelo. Además, las vísceras abdominales algunas veces se mueven de un lado a otro en el interior del cuerpo, desplazándose hacia delante y hacia atrás al ritmo que imponen los movimientos de las extremidades actuando en este caso como «émbolos», en primer lugar desplazándose hacia delante y presionando sobre la caja torácica, y luego volviendo hacia atrás y reduciendo su presión sobre los pulmones. Cuando un mamífero está corriendo, se aprovecha del movimiento rítmico de sus vísceras, expulsando el aire cuando los órganos internos oprimen el tórax e inhalándolo cuando se desplazan hacia atrás. Por lo tanto, en los mamíferos corredores, los mecanismos de ventilación y de locomoción están muy relacionados (Fig. 11.32a-c).

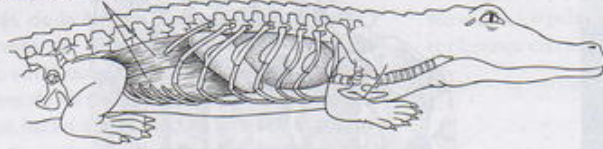
### Intercambio gaseoso

Como hemos visto, en los tetrápodos inferiores, los favéolos que tapizan la pared interna de los pulmones constituyen la superficie de intercambio respiratorio, de manera que el aire entra en el hueco central de los pulmones, y se difunde hacia su periferia entrando en los favéolos. Sin embargo, en los mamíferos, los lugares en los que se produce el intercambio gaseoso se alcanzan





Músculos del diafragma



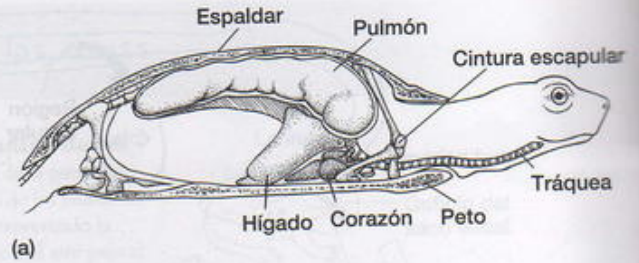
**FIGURA 11.28 Ventilación en los cocodrilos.** En su bomba de aspiración los cocodrilos, además de la caja torácica, también utilizan movimientos de avance y retroceso de su hígado, que actúa sobre los pulmones como si fuese un émbolo. Durante la inhalación la caja torácica se expande y el hígado se mueve hacia atrás, con lo que el cocodrilo aspira el aire fresco hacia el interior de los pulmones. Durante la exhalación, la caja torácica y el movimiento del hígado hacia delante comprimen los pulmones y el cocodrilo expulsa el aire viciado.

Según Pooley y Gans.

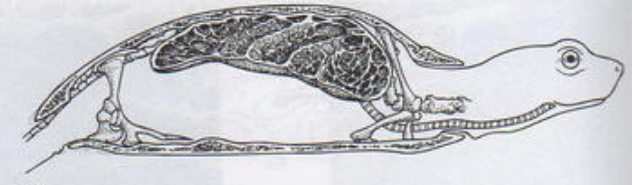
por un camino diferente. Las vías respiratorias (es decir, la tráquea, los bronquios y los bronquiolos) se van dividiendo repetidamente, produciendo ramas cada vez más delgadas hasta que al final terminan en una serie de compartimentos ciegos, los alvéolos, que están presentes en los bronquiolos y en los sacos aéreos (Fig. 11.33a-c). La tráquea, los bronquios y los bronquiolos, por los que se transportan los gases hasta y desde los alvéolos forman lo que se conoce como **árbol respiratorio**, haciendo alusión a su aspecto ramificado. Hasta que el aire no llega a los alvéolos, en ninguno de estos conductos del árbol respiratorio se produce intercambio gaseoso alguno, siendo los mamíferos, la superficie total de los alvéolos enorme, incluso hasta diez veces mayor que la que presenta un anfibio con una masa similar, lo que es fundamental para los mamíferos, ya que de otra forma no podrían mantener la elevada tasa de entrada de oxígeno que necesitan como endotermos de vida activa que son. Los conductos nasales no sólo forman parte del sistema de vías respiratorias, sino que también sirven para calentar y humedecer el aire que los atraviesa.

## Aves

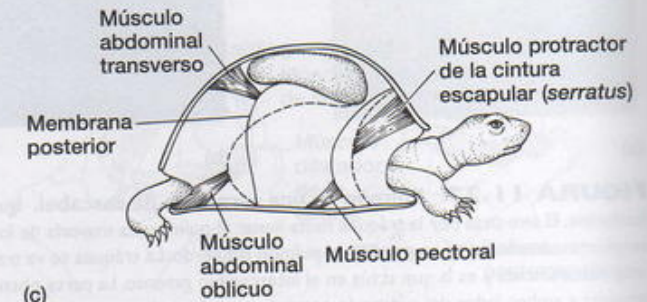
La respiración cutánea en las aves es insignificante, siendo los pulmones sus únicos órganos respiratorios. Del mismo modo que los mamíferos, las aves tienen dos pulmones unidos a la tráquea, que se ventilan mediante una bomba de aspiración. No obstante las similitudes estructurales son escasas. Por ejemplo, las aves no tienen alvéolos ciegos en los que el aire entre y salga, en su lugar, las vías respiratorias se ramifican repetidamente y forman finalmente una serie de conductos estrechos, por los que el aire circula en una única dirección, los **parabronquios**, por los que el aire fluye por el interior de los pulmones. En las paredes de los parabronquios desembocan unos pequeños **capilares aéreos**, y es en ellos donde se produce el intercambio gaseoso con la sangre. Además, las aves poseen nueve **sacos aéreos** no vascularizados que, aunque están



(a)



(b)



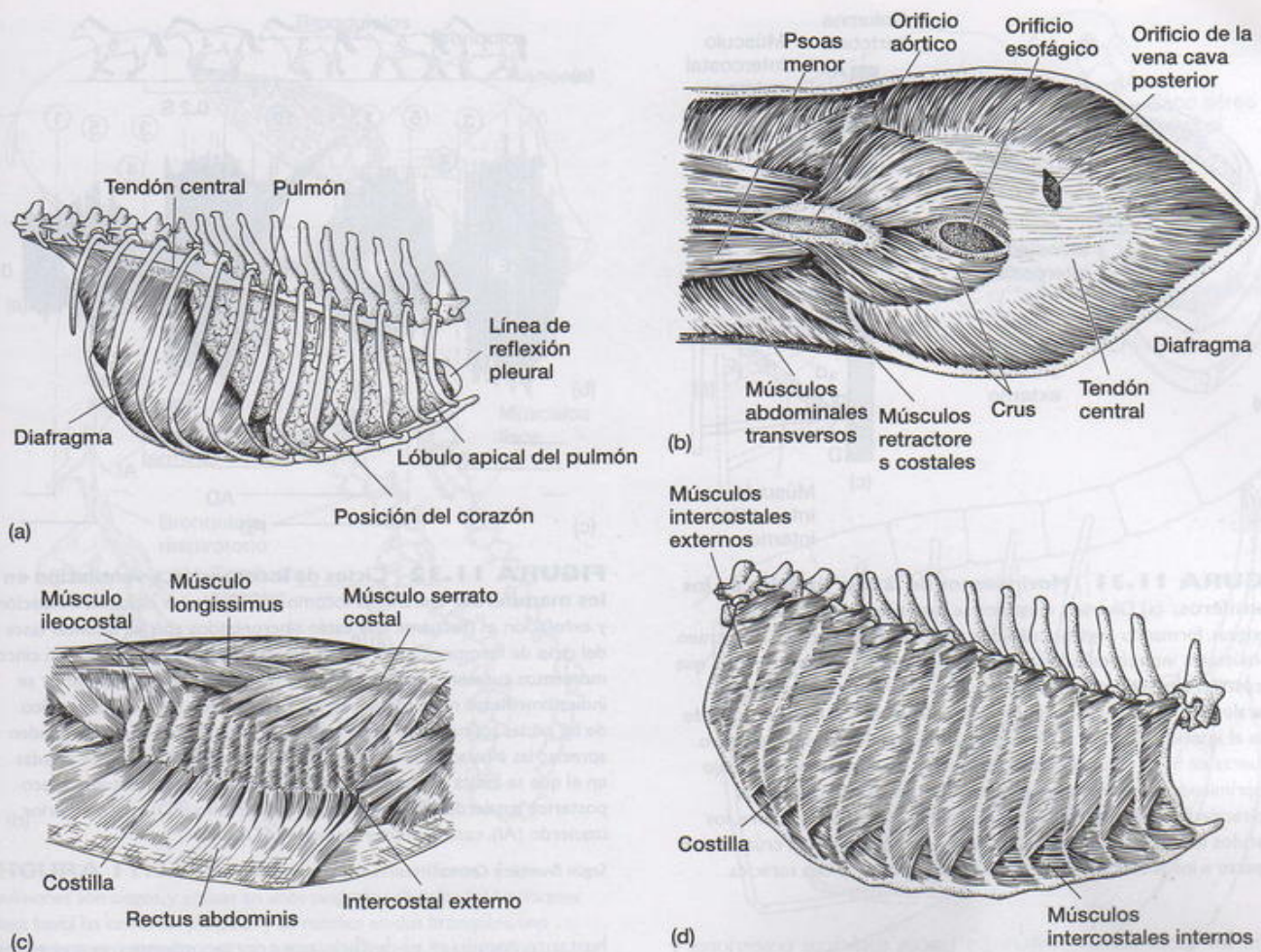
(c)

**FIGURA 11.29 Ventilación en las tortugas.** (a) Localización de los pulmones en el interior del cuerpo del animal. (b) Sección en la que se representa la estructura interna de los pulmones. Como el resto del cuerpo, los pulmones están protegidos por el caparazón. Como consecuencia, la caja torácica no puede moverse y por tanto no puede actuar en la ventilación de los pulmones. En lugar de ello, las tortugas poseen una serie de músculos que al contraerse y relajarse hacen que el aire entre y salga de los pulmones. Las tortugas también pueden modificar la presión del aire en los pulmones mediante movimientos de retracción y extensión de las extremidades. (c) En algunas especies están ausentes los músculos del diafragma pero otros músculos diferentes realizan su función. En el interior del rígido caparazón, las vísceras están envueltas en unas membranas limitantes, cuya posición varía por la acción de ciertos músculos, durante la exhalación (línea de trazo continuo) y durante la inhalación (línea de trazo discontinuo). En la exhalación, que es activa, los músculos abdominales transversos se contraen y tiran de la membrana limitante posterior hacia atrás y hacia arriba, comprimiendo los pulmones; al mismo tiempo, los músculos pectorales también se contraen y tiran hacia atrás de la cintura escapular, con lo que consiguen una mayor compresión de los órganos internos. En la inhalación, que también es activa, los músculos que actuaron durante la exhalación se relajan y los músculos abdominales oblicuos y los músculos protractores de la cintura escapular se contraen, expandiendo la cavidad visceral al tirar hacia abajo de la membrana limitante posterior y hacia abajo de la cintura escapular, respectivamente.

(a,b) Según Duncker; (c) según Gans y Hughes.

conectados con los pulmones, se encuentran entre los demás órganos internos y en los huecos de los huesos largos (Fig. 11.34a,b). Por tanto, los huesos de las aves en lugar de médula tienen aire. Las aves pueden tener de seis (gorrión común) a doce (aves limícolas) sacos aéreos. Generalmente, los sacos aéreos anteriores son el **saco interclavicular** impar, un par de **sacos cervicales** y otro de **sacos torácicos anteriores**. Los posteriores son dos **sacos torácicos posteriores** y dos **sacos abdominales** (Fig. 11.34a).





**FIGURA 11.30 Ventilación en el perro.** Generalmente, la ventilación de los pulmones de los mamíferos se debe a la acción combinada de las expansiones y contracciones de la caja torácica y a los movimientos de descenso y elevación del diafragma. Los detalles son sumamente complejos. (a) Localización de los pulmones y el diafragma en la caja torácica del perro (vista lateral). (b) Vista ventral del diafragma, que se encuentra situado por detrás de los pulmones y tiene una forma abovedada. Nótese los orificios que permiten el paso de la aorta, el esófago y la vena cava posterior. Músculos superficiales (c) y profundos (d) de la caja torácica.

Según Miller, Christensen y Evans.

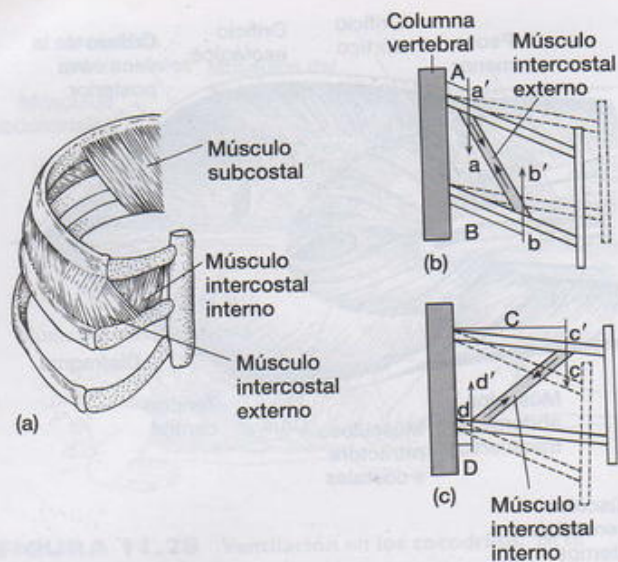
La tráquea se divide en dos **bronquios primarios** (meso-bronquios), que no entran en el pulmón, pero se extienden hacia atrás para alcanzar los sacos aéreos posteriores, en cuyo recorrido los bronquios primarios originan una gran cantidad de ramas, entre las cuales las más grandes son los **bronquios laterales, ventrales y dorsales**, así como unos **bronquios secundarios**, que nos llevan hasta los parabronquios (Fig. 11.35a-c), donde se difunden los gases entre la luz de los parabronquios y los capilares aéreos ciegos conectados a ellos. El oxígeno se difunde desde las paredes de los capilares aéreos hacia los capilares sanguíneos adyacentes, que a su vez ceden el dióxido de carbono a los capilares aéreos. Así, las paredes de los capilares aéreos y sanguíneos son los lugares en los que se produce el intercambio gaseoso.

En este amplio sistema de conductos respiratorios conectados unos a otros, no hay válvulas que indiquen la existencia de un patrón determinado de flujo, habiéndose especulado mucho acerca de los papeles de las diferentes partes de este tipo de sistema respiratorio. Sin haberlo meditado demasiado, algunos han

propuesto que los sacos aéreos harían menos pesadas a las aves, como si se tratase de globos aerostáticos llenos de helio, pero ya que el aire del interior de los sacos aéreos tiene la misma densidad que el aire fuera del ave, los sacos aéreos no la pueden elevar. Otros han propuesto que los sacos aéreos servirían para enfriar los testículos, pero las hembras de las aves también poseen los mismos sacos, lo que sí es definitivamente cierto es que los sacos aéreos no representan un requisito previo para poder volar ya que los murciélagos, que poseen unos pulmones como los de los demás mamíferos, son unos buenos voladores y, en algunas ocasiones, incluso pueden realizar largas migraciones.

Investigaciones recientes sugieren otra posibilidad: los sacos aéreos actúan como fuelles. Los detalles de este mecanismo aún son muy controvertidos, ya que algunos aspectos son totalmente desconocidos. Cada vez que un ave respira, el paso del aire por los sacos aéreos implica dos ciclos completos de inhalación y exhalación (Fig. 11.36a,b). Durante la primera inhalación, el aire entra en la tráquea, recorre los bronquios primarios y entonces se divide: parte de él pasa directamente a los pulmones y el resto





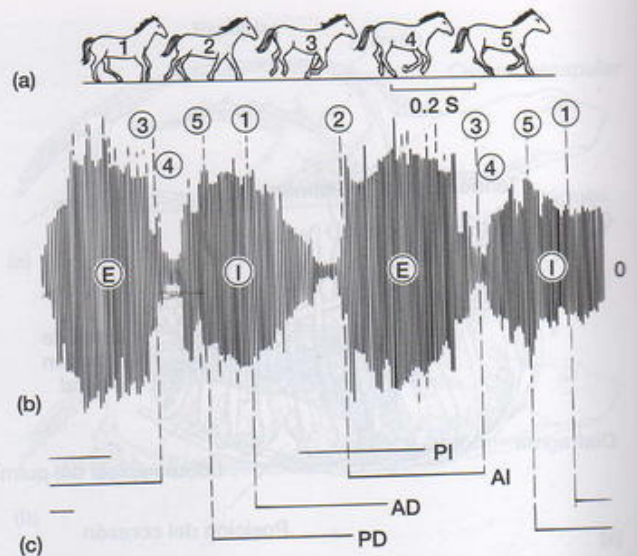
**FIGURA 11.31 Movimientos de la caja torácica en los mamíferos.** (a) Diversos músculos se extienden entre costillas contiguas, formando ángulos cruzados. (b) En cada inhalación se contraen los músculos intercostales externos, lo que tiene como consecuencia que las costillas se desplacen hacia delante expandiendo así las cavidades pleurales que rodean a los pulmones, y haciendo que el aire sea aspirado hacia el interior de éstos. (c) A menudo, la exhalación es de tipo pasivo. La fuerza de la gravedad hace que las costillas se desplacen hacia abajo comprimiendo los pulmones y expulsándose así el aire. Durante la respiración forzada la exhalación puede ser activa. Cuando ocurre, los músculos intercostales internos, que se disponen de manera cruzada con respecto a los anteriores, se contraen y comprimen la caja torácica.

llena los sacos aéreos posteriores (sacos torácicos posteriores y sacos abdominales). Durante la primera exhalación, el aire del interior de los sacos aéreos posteriores fluye ahora a través de los pulmones desplazando al aire viciado, que sale por la tráquea. Al comenzar la segunda inhalación, el aire que entra también se divide, parte de él rellena los sacos aéreos posteriores y el resto pasa a los pulmones, empujando al aire viciado de la primera inhalación que haya quedado en ellos hasta hacerlo pasar a los sacos aéreos anteriores (sacos torácicos anteriores y saco interclavicular). En la segunda exhalación, el aire que hay en los sacos aéreos anteriores sale al exterior junto con el que hay en los pulmones, y es reemplazado por el que atraviesa los pulmones y que procede de los sacos aéreos posteriores. Por tanto, este mecanismo de ventilación produce un flujo unidireccional, casi continuo, de aire fresco a través de los pulmones. Haciendo una suposición más, un flujo unidireccional como éste también podría producir un intercambio por corrientes cruzadas en el interior del pulmón, con el aire pasando de los sacos aéreos posteriores a los anteriores, y la sangre circulando en dirección contraria (Fig. 11.37).

## Forma y función

### Formas de transferencia gaseosa

En sentido general, en un órgano respiratorio, el flujo sanguíneo y la ventilación están asociados. Una de las funciones que realizan los órganos respiratorios es orientar el flujo de la sangre con respecto a la ventilación, lo que es de mucha importancia, ya que de ella depende la eficacia del intercambio gaseoso. Un modelo



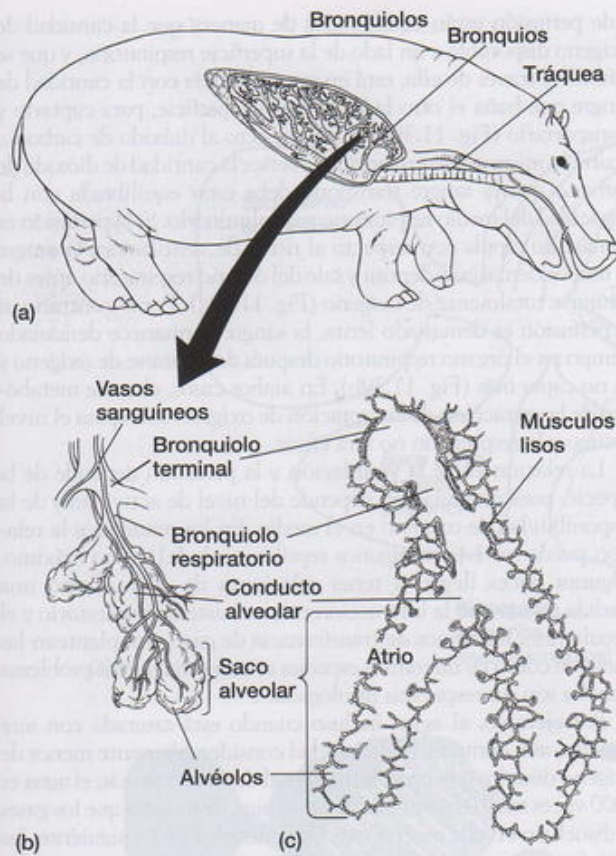
**FIGURA 11.32 Ciclos de locomoción y ventilación en los mamíferos.** Durante la locomoción rápida, los ciclos de inhalación y exhalación es frecuente que estén sincronizados con las distintas fases del ciclo de locomoción. (a) Posiciones del cuerpo de un caballo en cinco momentos sucesivos de una carrera al trote; en el diagrama inferior se indican mediante números encerrados en círculos. (b) Registro gráfico de las ondas sonoras a nivel de los orificios nasales en el que se pueden apreciar las inhalaciones (I) y las exhalaciones (E). (c) Patrón de pisadas en el que se indica el momento en que cada casco toca el suelo: casco posterior izquierdo (PI), casco posterior derecho (PD), casco anterior izquierdo (AI), casco anterior derecho (AD).

Según Bramble y Carrier.

bastante común es el de flujo por contracorrientes, como el que ocurre en las branquias de los peces, en el que el agua atraviesa las lamelas secundarias en una dirección y la sangre fluye por los capilares en dirección contraria (Fig. 11.38a). Esta disposición hace que se mantengan los gradientes de presión parcial de los gases, mientras se van intercambiando del agua a la sangre y viceversa. Como ya se ha mencionado, en los pulmones de las aves, el intercambio entre el aire y los capilares sanguíneos se produce por corrientes cruzadas. El flujo del aire y el de la sangre se cruzan oblicuamente en lugar de seguir direcciones paralelas. Los capilares sanguíneos están dispuestos en forma de series paralelas de manera que en cada uno de los capilares se mantienen los gradientes de presión de los gases, conforme se van cruzando con los capilares aéreos. Así, el oxígeno es captado por la sangre de manera muy eficaz, antes de que ésta salga de este sistema en el que se produce el intercambio. Las branquias de algunos peces también funcionan mediante un sistema de corrientes cruzadas (Fig. 11.38b). Los pulmones de los mamíferos son un ejemplo de órganos en los que el intercambio gaseoso se produce por un **baño uniforme**. La ventilación de los pulmones tiende a mantener uniformes las presiones parciales de los gases en el interior de los espacios alveolares gracias a inhalaciones frecuentes, a la mezcla de los gases y a la ausencia de barreras importantes contra la difusión, de modo que la sangre que circula por los capilares de los alvéolos siempre se encuentra con unas presiones parciales de los gases más o menos uniformes (Fig. 11.38c).

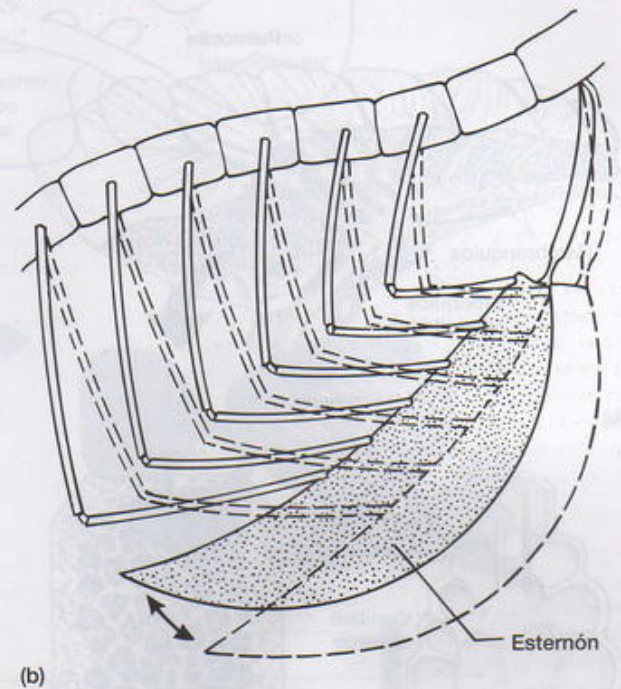
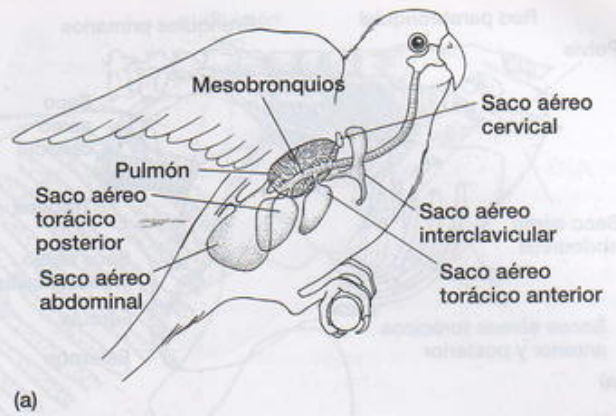
La superficie respiratoria de los pulmones de los vertebrados suele denominarse superficie *alveolar*, un término que está inspirado en la estructura de los pulmones de los mamíferos. No obstante, este término no es el adecuado para otros grupos ya que los





**FIGURA 11.33 Pulmones de los mamíferos.** Estos pulmones son ciegos, y acaban en unos pequeños alvéolos. (a) La tráquea llega hasta las cavidades pleurales y se ramifica en dos bronquios, uno izquierdo y otro derecho, que van hasta los pulmones. Las sucesivas ramificaciones de los bronquios producen una serie de bronquiolos, cada vez más delgados, que al final conducen hasta los sacos alveolares. (b) Detalle de varios sacos alveolares. El intercambio gaseoso se produce en las arterias y venas que irrigan los alvéolos. (c) Subdivisiones internas de los sacos alveolares. Cada uno de estos pequeños compartimientos es un alvéolo, que es donde realmente se produce el intercambio gaseoso entre la sangre y el aire. Nótese las fibras de musculatura lisa que rodean los orificios de entrada de los sacos alveolares.

compartimientos respiratorios de la mayoría de los vertebrados no mamíferos no se encuentran al final del árbol bronquial. En lugar de esto, la mayor parte de dichos compartimientos están subdivididos por septos secundarios y terciarios y deben denominarse faveolos. Este último modelo debe llamarse *faviforme* o *faveolar*, para poder diferenciarlo del modelo alveolar de los mamíferos. Las aves presentan un tercer tipo de modelo estructural, los pulmones *parabronquiales*, debido al tipo de subdivisiones, con sacos aéreos ciegos que rodean y comunican con un entramado parabronquial central. Los pulmones faviformes (o faveolares) tienen menos área superficial y menos elasticidad que los pulmones alveolares. Pero son sencillos, económicos y suficientes para cubrir las necesidades metabólicas bajas de la mayoría de los reptiles. Los pulmones alveolares tienen más área superficial para poder dar soporte a las mayores necesidades metabólicas de los mamíferos. Los pulmones alveolares también son más elásticos y se ventilan de un modo diferente, lo que hace posible que los mamíferos ventilen sus pulmones de una forma constantemente y con poco coste metabólico. El sistema intercambio de gases por contracorrientes y el uso de los sacos del aire



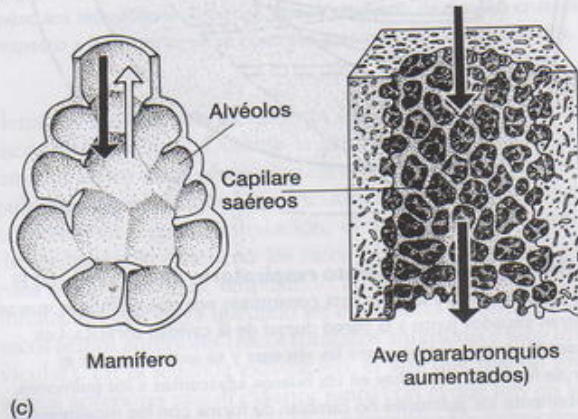
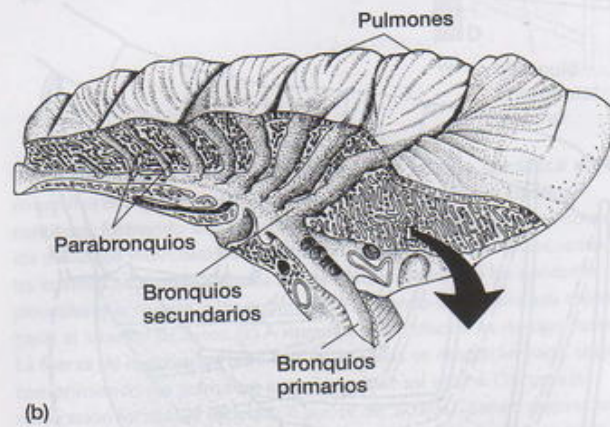
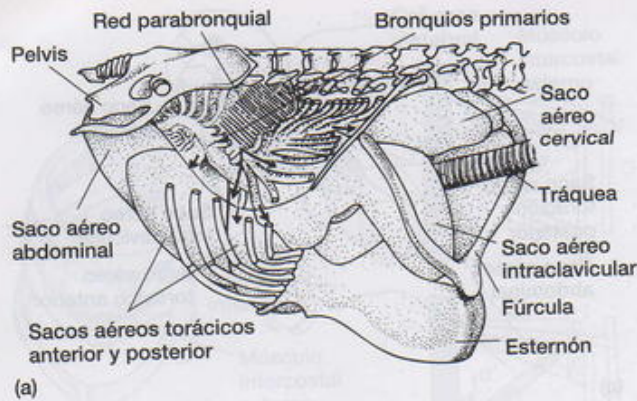
**FIGURA 11.34 Aparato respiratorio de las aves.** (a) El aparato respiratorio de las aves está constituido por dos pulmones que se encuentran situados junto a la pared dorsal de la cavidad torácica. Los sacos aéreos se encuentran entre las vísceras y se extienden por el interior de los huecos que hay en los huesos adyacentes a los pulmones. Aparentemente los pulmones no cambian de forma con los movimientos de la caja torácica, cuya compresión y extensión actúa más bien sobre los sacos aéreos, haciendo que el aire llegue hasta ellos y luego pase a los pulmones. (b) Ventilación de los pulmones de las aves. Las costillas están articuladas y unidas al esternón, de tal manera que cuando el esternón se desplaza hacia abajo se produce la expansión de la caja torácica y por tanto la inhalación. La elevación del esternón hace que los sacos aéreos se compriman y el aire sea expulsado al exterior.

en los pulmones parabronquiales de las aves permite a estos animales poder mantener un mayor gasto metabólico, y hace posible la extracción de oxígeno mientras están a grandes altitudes.

### Ritmos de transferencia gaseosa

Los órganos respiratorios también deben tener una estructura que permita igualar el ritmo con el que el aire o el agua atraviesan la superficie respiratoria (ventilación), con el ritmo con el que la sangre recorre el órgano respiratorio (perfusión). Cuando los pulmones están actuando de manera eficaz, los ritmos de ventilación





**FIGURA 11.35 Pulmones de las aves.** (a) Los pulmones y los sacos aéreos se encuentran en la cavidad del cuerpo, entre el esternón y la columna vertebral. El pulmón se ha representado seccionado para poder mostrar los bronquios primarios y la red parabronquial. Los sacos aéreos se han representado inflados. (b) Detalle del pulmón en sección. Los pequeños poros representados en la sección son los parabronquios. La tráquea se divide en dos bronquios primarios (mesobronquios) que se extienden hasta los sacos aéreos posteriores. En su recorrido, los bronquios primarios dan origen a los bronquios secundarios, que a su vez se dividen en parabronquios, y éstos van a parar a un tejido respiratorio, muy subdividido, los capilares aéreos. En el pulmón de las aves, el flujo de aire por los parabronquios es unidireccional, lo que contrasta con lo que sucede en los mamíferos en los que el aire termina llegando a unos alvéolos ciegos. (c) Comparación de las superficies respiratorias de las aves y los mamíferos. En los pulmones de las aves el flujo de aire a través de los parabronquios es unidireccional (flechas negras). En los pulmones de los mamíferos los alvéolos son ciegos, y para que se pueda producir el intercambio gaseoso el aire tiene que sufrir flujos y reflujos (flechas blanca y negra).

Según Duncker.

y de perfusión están equilibrados de manera que la cantidad de oxígeno disponible a un lado de la superficie respiratoria, y que se difunde a través de ella, está en concordancia con la cantidad de sangre que baña el otro lado de dicha superficie, para captarlo y transportarlo (Fig. 11.39a). Con respecto al dióxido de carbono, ocurre lo mismo pero en sentido inverso: la cantidad de dióxido de carbono que la sangre transporta debe estar equilibrada con la capacidad del medio respiratorio para eliminarlo. Si la perfusión es demasiado rápida con respecto al ritmo de ventilación, la sangre se mueve demasiado deprisa y sale del órgano respiratorio antes de saturarse totalmente de oxígeno (Fig. 11.39c). Por el contrario, si la perfusión es demasiado lenta, la sangre permanece demasiado tiempo en el órgano respiratorio después de saturarse de oxígeno y ya no capta más (Fig. 11.39b). En ambos casos, el coste metabólico de la extracción de la captación de oxígeno sobrepasa el nivel óptimo y la respiración no será eficaz.

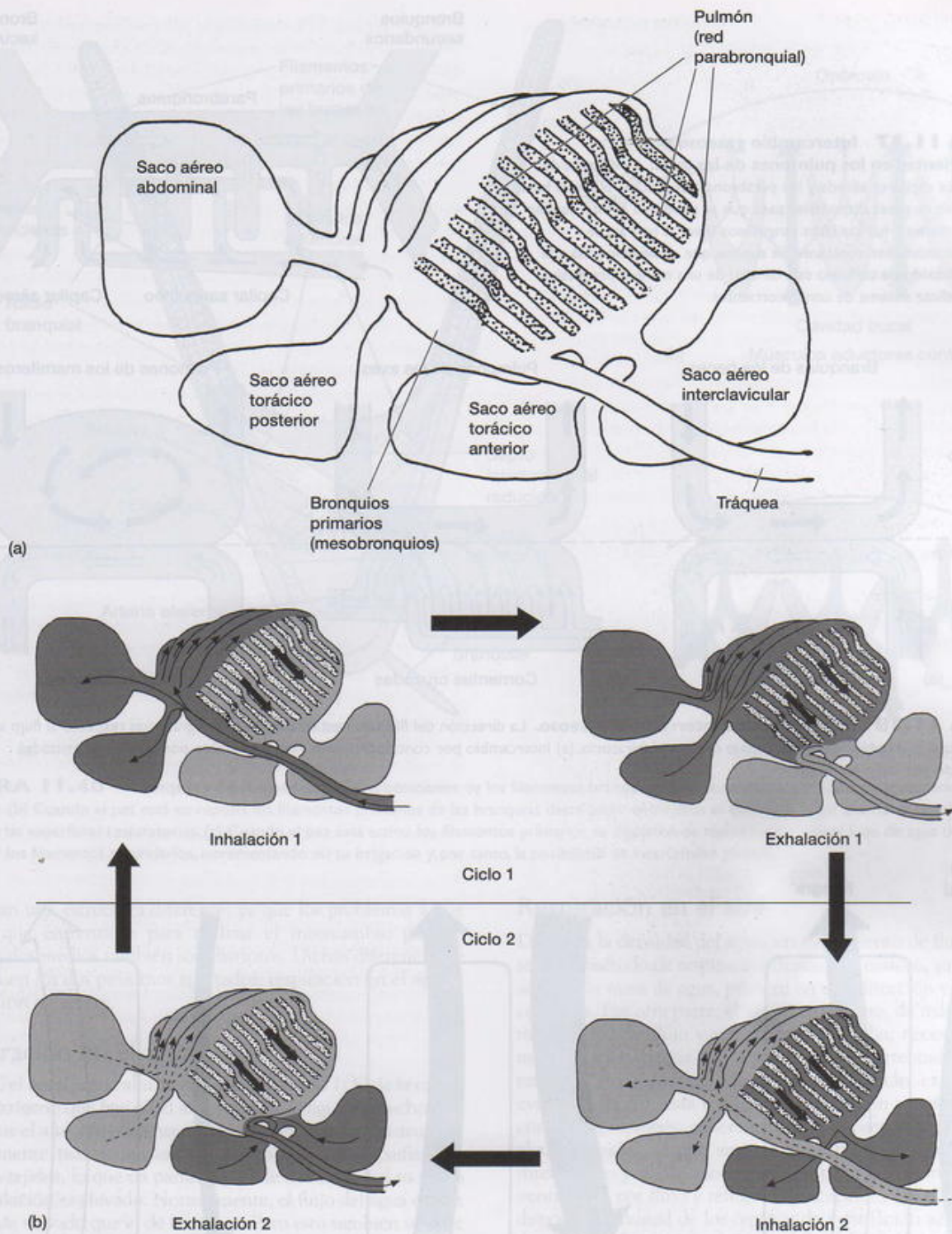
La relación entre la ventilación y la perfusión depende de la especie, pues esta relación depende del nivel de actividad y de la disponibilidad de oxígeno en el medio. En los mamíferos la relación puede ser 1:1; en algunos reptiles, es de 5:1 como máximo. Algunos peces llegan a tener relaciones de 35:1. Como una medida relativa de la interacción entre el sistema respiratorio y el circulatorio, los ritmos de transferencia de gases nos plantean las dudas de cómo las diferentes especies se enfrentan a este problema y cuáles son sus respuestas fisiológicas.

Por ejemplo, el agua, incluso cuando está saturada con aire disuelto, aún contiene una cantidad considerablemente menor de oxígeno disuelto que un volumen igual de aire. Además, el agua es 1000 veces más densa y viscosa que el aire, de manera que los gases se disuelven en ella mucho más lentamente. Por consiguiente, las superficies de intercambio de las branquias deben ser atravesadas por volúmenes relativamente grandes de agua para poder cubrir la alta afinidad por el oxígeno de la sangre que las baña; además en los peces, la relación entre ventilación y perfusión suele ser elevada; el flujo del agua puede ser hasta 35 veces mayor que el de la sangre. El agua fluye de una manera prácticamente constante y además lo hace de manera que se producen contracorrientes. Por el contrario, los reptiles de vida poco activa y con necesidades metabólicas bajas pueden necesitar respirar sólo una vez por minuto, o incluso menos. En los mamíferos, cuyas necesidades metabólicas son elevadas y que respiran de manera intermitente, la ventilación es más o menos constante, de manera que la sangre que sale de los alvéolos siempre está saturada de oxígeno. En una persona que esté realizando algún ejercicio, las necesidades metabólicas de los tejidos relacionados con esa actividad pueden incrementarse, y tanto la ventilación como la perfusión también se aceleran en ese momento. El lector puede acelerar voluntariamente el ritmo de la respiración (ventilación) y puede comprobar que su ritmo cardíaco también aumenta (perfusión).

Numerosos «ajustes finos» ayudan a optimizar el intercambio gaseoso. Por ejemplo, si se produce un descenso brusco de la cantidad de oxígeno disponible en el agua, los peces pueden reaccionar de varias formas. Como sería de esperar, el ritmo de ventilación de las branquias aumenta, así como el ritmo cardíaco. También se pueden producir otros ajustes. Los filamentos branquiales pueden recolocarse para hacer que participen en la respiración un mayor número de lamelas secundarias (Fig. 11.40a-c), el tiempo que el agua invierte en atravesarlas también aumenta y la distancia de difusión a través de las lamelas probablemente disminuye. Actuando al unísono, esta serie de cambios mantienen más o menos constante la entrada de oxígeno durante estos períodos en los que la cantidad de oxígeno disponible es baja.

Como ya se ha mencionado, los órganos respiratorios implicados en la ventilación en el agua y en el aire, necesariamente



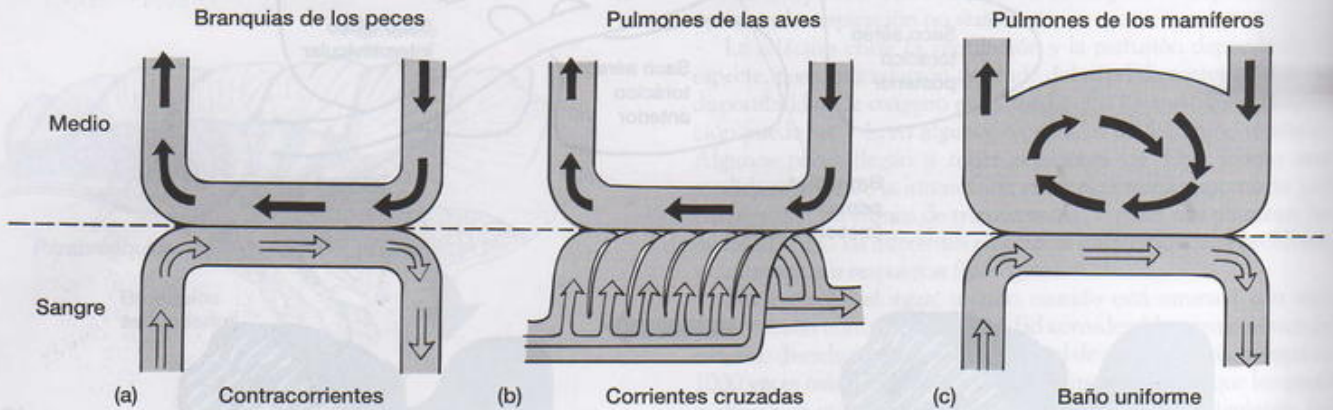
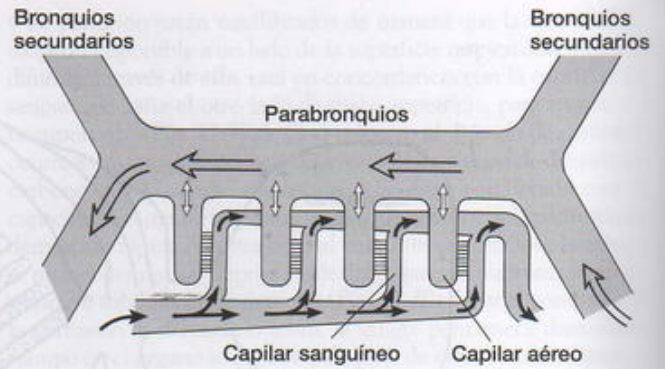


**FIGURA 11.36** Esquema de la ventilación en los pulmones de las aves. (a) Las aves poseen en su aparato respiratorio unos sacos aéreos anteriores (interclavicular y torácico anterior) y posteriores (torácico posterior y abdominal), que están conectados con la red parabronquial y por tanto con el tejido respiratorio. (b) Dirección del flujo de aire durante la ventilación. Un ciclo respiratorio completo consta de dos ciclos de inhalación y exhalación sucesivos. En la primera inhalación (1), la bocanada de aire (flechas negras) entra y se divide, pasando una parte del aire a llenar los sacos aéreos posteriores, mientras que la otra atraviesa la red parabronquial. En la primera exhalación (1), el aire fresco que hay en los sacos aéreos posteriores pasa al interior de los pulmones empujando al aire viciado y provocando su expulsión al exterior. Cuando se produce la segunda inhalación (flechas de trazo discontinuo) (2) el aire entra y también se divide, pasando parte de él a llenar de nuevo los sacos aéreos posteriores, y el resto pasa a través de la red parabronquial, empujando al aire del primer ciclo que pudiese quedar en ella hacia los sacos aéreos anteriores. Durante la segunda exhalación (2), el aire viciado es expulsado fuera de los pulmones, y sale al exterior junto con el aire almacenado en los sacos aéreos anteriores.

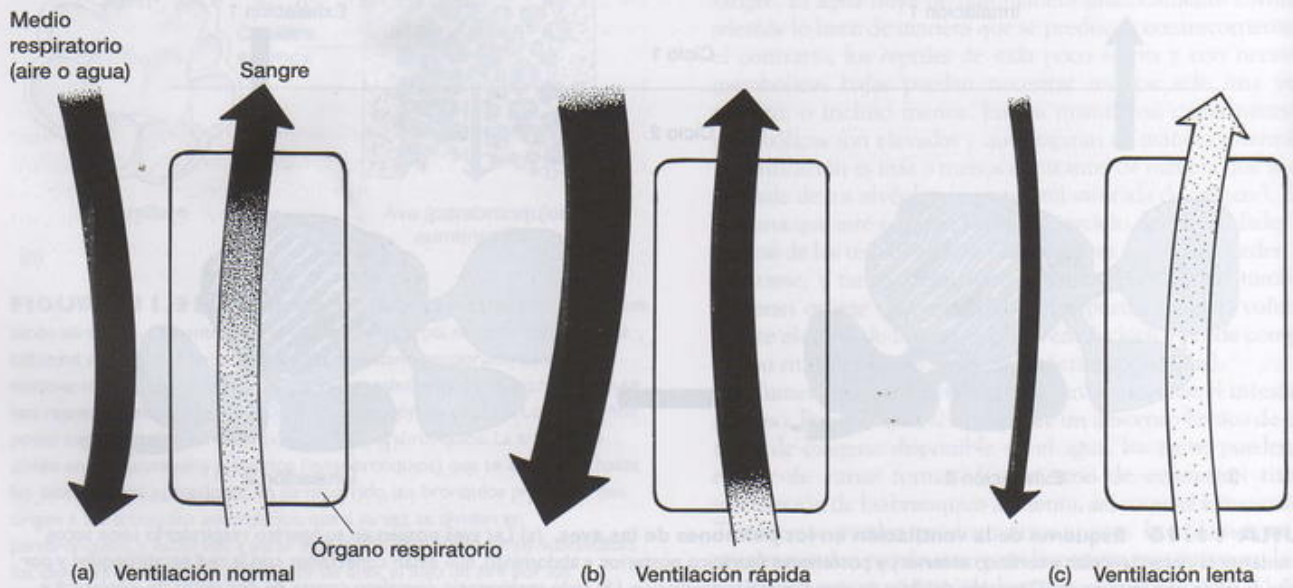
Basado en Scheid y Piiper, 1989.



**FIGURA 11.37 Intercambio gaseoso por contracorrientes en los pulmones de las aves.** La difusión de gases entre los capilares aéreos y los parabronquios (flechas blancas) hace que la cantidad de gases disponibles para que se produzca el intercambio entre los pulmones y los capilares sanguíneos (flechas negras) se mantenga prácticamente constante. Se supone que el oxígeno pasa a la sangre (y el dióxido de carbono sale de ella) de una manera progresiva, gracias a un eficaz sistema de contracorrientes.

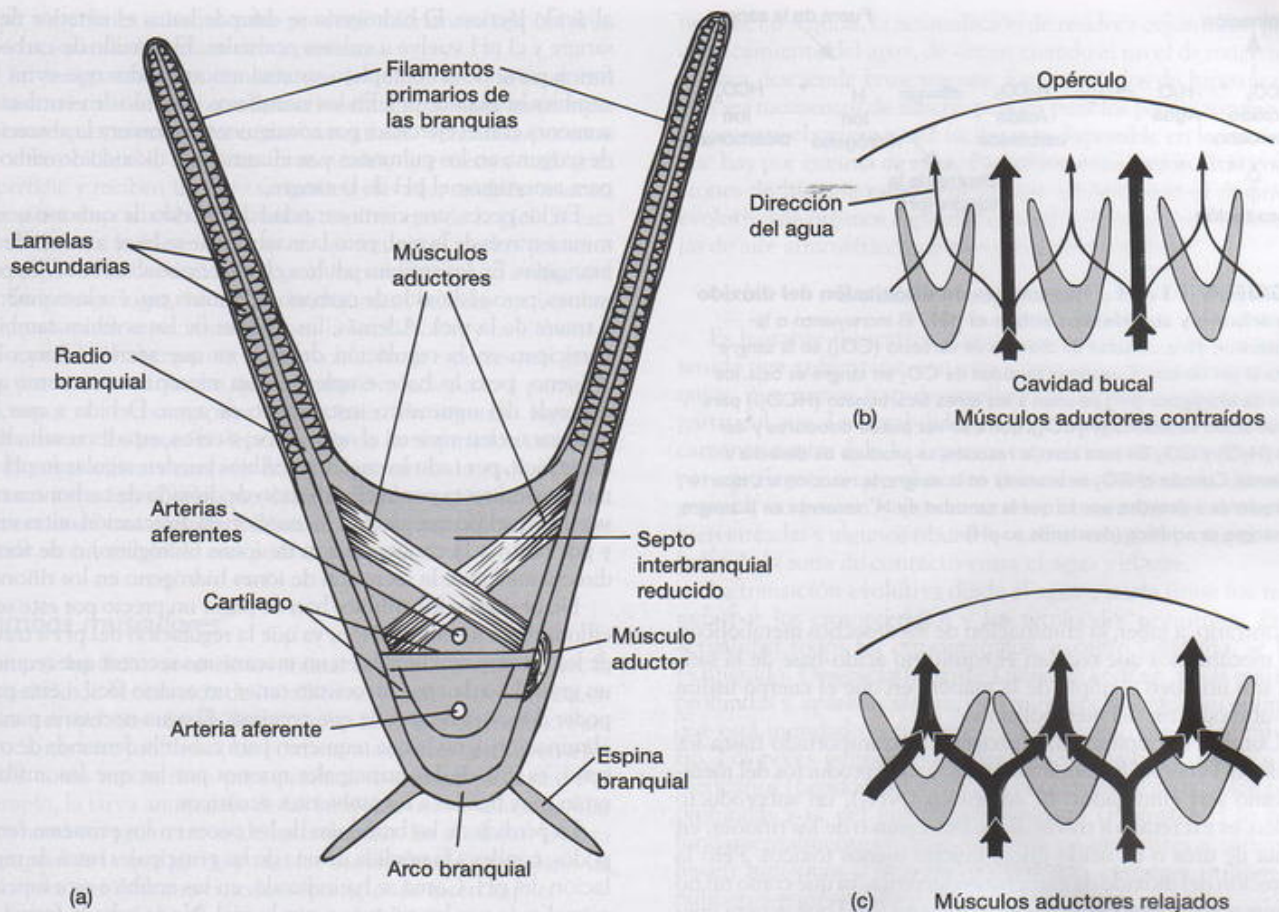


**FIGURA 11.38 Mecanismos de intercambio gaseoso.** La dirección del flujo de ventilación (flechas negras) con respecto al flujo sanguíneo (flechas blancas) es establecida por el propio órgano respiratorio. (a) Intercambio por contracorrientes. (b) Intercambio por corrientes cruzadas. (c) Intercambio por baño continuo.



**FIGURA 11.39 Relaciones ventilación/perfusión.** El órgano de respiración aérea o acuática regula su flujo sanguíneo (perfusión) con respecto al movimiento del medio respiratorio (ventilación). (a) Cuando la perfusión y la ventilación están en un buen equilibrio, la sangre sale del órgano respiratorio en cuanto está saturada de oxígeno. (b) Si la ventilación es demasiado rápida, la sangre permanece en el órgano respiratorio más de lo necesario, se satura de oxígeno rápidamente, y aunque permanezca más tiempo en el órgano respiratorio ya no puede oxigenarse más. (c) Si la ventilación es demasiado lenta, cuando la sangre sale del órgano respiratorio sólo está parcialmente saturada de oxígeno. El respirar demasiado deprisa o demasiado lentamente no es eficaz. Los grosores de las flechas son proporcionales a las velocidades de los flujos. Las intensidades de los sombreados de las flechas que atraviesan los órganos respiratorios indican los grados de saturación de oxígeno.





**FIGURA 11.40 Branquias de los peces.** (a) Las posiciones de los filamentos branquiales son controladas por unos músculos aductores cruzados. (b) Cuando el pez está en reposo, los filamentos primarios de las branquias dejan pasar entre ellos el exceso de agua que no es necesario que atraviese las superficies respiratorias. (c) Cuando el pez está activo, los filamentos primarios se disponen de manera que todo el flujo de agua tiene que atravesar los filamentos secundarios, incrementando así su irrigación y, por tanto, la posibilidad de intercambio gaseoso.

presentan una estructura diferente, ya que los problemas a que tienen que enfrentarse para realizar el intercambio gaseoso en estos dos medios también son distintos. Dichas diferencias se tratarán en los dos próximos apartados: respiración en el agua y respiración en el aire.

### Respiración en el agua

A 15 °C el agua puede almacenar como máximo 1/30 de la cantidad de oxígeno que hay en el aire; además, el agua es mucho más densa que el aire. No obstante, los peces con ventilación acuática generalmente mantienen un suministro de oxígeno suficiente para sus tejidos, lo que en parte es posible debido a que su ritmo de ventilación es elevado. Normalmente, el flujo del agua es diez veces más elevado que el de la sangre. Pero esto también se debe a la bomba doble que mantiene un flujo casi continuo de agua fresca atravesando las branquias y a un eficaz mecanismo de contracorrientes. Debido a todo esto el agua que sale de las branquias puede haber cedido entre un 80 y un 90% de su oxígeno, lo que supone que la eficacia de la extracción de oxígeno es muy elevada. En los mamíferos, los pulmones sólo son capaces de extraer aproximadamente un 25% del oxígeno del aire que hay en su interior antes de que sea exhalado. Aunque la ventilación de los peces extrae más oxígeno, el coste metabólico de mover un medio más denso como el agua es muy grande, de manera que el alto nivel de extracción de oxígeno se consigue a un «precio» elevado.

### Respiración en el aire

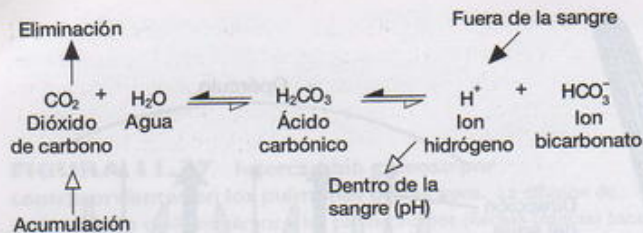
Debido a la densidad del agua, un movimiento de flujo y reflujo sería un método de respiración demasiado costoso, ya habría que acelerar la masa de agua, primero en una dirección y luego en la contraria. Por otra parte, el aire es más ligero, de manera que un movimiento de flujo y reflujo de este medio, necesita relativamente menos energía. No obstante, en los vertebrados que respiran aire, las superficies de intercambio están expuestas a la evaporación. Por esta razón, los órganos con ventilación aérea, como los pulmones, generalmente se encuentran protegidos en alguna cavidad, lo que imposibilita el flujo unidireccional y el intercambio por contracorrientes, y por tanto es necesaria una ventilación por flujo y reflujo. La excepción, por supuesto, es la disposición inusual de los órganos de ventilación aérea que han desarrollado las aves, en los que el flujo de aire es unidireccional y el intercambio gaseoso se produce por corrientes cruzadas.

### Evolución de los órganos respiratorios

#### Regulación ácido-base

La evolución de los órganos respiratorios está muy relacionada, pero no totalmente, con el problema de la extracción de oxígeno del agua o del aire, para cubrir las necesidades metabólicas. A menudo, la estructura de un órgano respiratorio depende justo de





**FIGURA 11.41** Reacciones de disociación del dióxido de carbono y sus efectos sobre el pH. El incremento o la disminución de la cantidad de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) en la sangre afecta al pH de ésta. Cuando la cantidad de  $\text{CO}_2$  en sangre es baja, los iones de hidrógeno ( $\text{H}^+$ ) se unen a los iones bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) para formar ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), que a su vez puede disociarse y dar agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ) y  $\text{CO}_2$ . En este caso la reacción se produce de derecha a izquierda. Cuando el  $\text{CO}_2$  se acumula en la sangre, la reacción transcurre de izquierda a derecha, por lo que la cantidad de  $\text{H}^+$  aumenta en la sangre y la sangre se acidifica (desciende su pH).

lo contrario, a saber, la eliminación de los desechos metabólicos. Los mecanismos que regulan el equilibrio ácido-base de la sangre, son un buen ejemplo de la manera en que el cuerpo utiliza los subproductos del metabolismo.

Durante la respiración, el oxígeno es transportado hasta los tejidos del cuerpo. Simultáneamente, los subproductos del metabolismo son eliminados. El amoníaco ( $\text{NH}_3$ ), un subproducto tóxico, es excretado a través de las branquias o de los riñones, en forma de urea o de ácido úrico, mucho menos tóxicos. Pero la excreción del dióxido de carbono es diferente, ya que como tal no es muy tóxico, aunque los iones hidrógeno ( $\text{H}^+$ ) que genera pueden representar un gran problema. La eliminación del dióxido de carbono está relacionada con su efecto sobre los niveles de ácidos y bases en la sangre, es decir, con el equilibrio del pH.

Cuando el dióxido de carbono entra en la sangre, se combina con el agua y se disocia, de manera reversible, para dar ácido carbónico que a su vez también se disocia dando iones hidrógeno e iones bicarbonato (Fig. 11.41). El aumento de la cantidad de iones hidrógeno en la sangre hace que el pH de ésta disminuya. Cuantos más iones hidrógeno se acumulan, la sangre se hace más ácida, a medida que éstos se van eliminando, la sangre se va haciendo menos ácida (más básica), lo que es fundamental. La afinidad de la hemoglobina por el oxígeno disminuye cuando lo hace el pH. Aún más importante es el hecho de que las enzimas proteicas que actúan controlando el metabolismo celular sólo pueden hacerlo en un estrecho margen de pH. Si el pH es demasiado alto o demasiado bajo, dejan de ser funcionales. El pH de la sangre se debe a la cantidad de iones hidrógeno, y éstos a su vez dependen de la cantidad de dióxido de carbono presente en la sangre. La eliminación de dióxido de carbono hace que la reacción de equilibrio de la Figura 11.41 se desplace hacia la izquierda; los iones hidrógeno se unen con iones bicarbonato, de manera que la concentración de los primeros en la sangre disminuye y ésta se hace menos ácida. La acumulación de dióxido de carbono en la sangre produce un efecto contrario: aumenta su acidez.

Cuando un vertebrado realiza ejercicio, en su sangre se va acumulando ácido láctico, que es un subproducto del metabolismo de las proteínas. Finalmente es degradado químicamente, pero no de forma inmediata. La acumulación de ácido láctico representa una amenaza hacia un cambio desfavorable del pH de la sangre, lo que se contrarresta aumentando la eliminación de dióxido de carbono, lo que compensa el cambio del pH de la sangre debido

al ácido láctico. El hidrógeno se difunde hacia el exterior de la sangre y el pH vuelve a valores normales. El dióxido de carbono forma parte de un complejo sistema amortiguador que evita los cambios bruscos de pH. En los mamíferos, el ritmo de ventilación aumenta con el ejercicio; por consiguiente, aumenta la absorción de oxígeno en los pulmones y se elimina más dióxido de carbono para amortiguar el pH de la sangre.

En los peces, una cierta cantidad de dióxido de carbono se elimina a través de la piel, pero la mayor parte se hace a través de las branquias. En los anfibios adultos el oxígeno se absorbe en los pulmones, pero el dióxido de carbono se elimina casi exclusivamente a través de la piel. Además, los riñones de los anfibios también participan en la regulación del pH, ya que secretan iones hidrógeno, pero lo hace empleando un mecanismo secretor que depende del suministro instantáneo de agua. Debido a que los anfibios suelen vivir en el agua dulce, o cerca, esto les resulta bastante fácil, por todo lo cual, los anfibios pueden regular su pH de manera indirecta por la eliminación de dióxido de carbono a través de la piel (lo que afecta a la reacción de disociación antes vista y por tanto a la concentración de iones hidrógeno) o de forma directa mediante la secreción de iones hidrógeno en los riñones.

No obstante, los anfibios han de pagar un precio por este sencillo sistema de eliminación, ya que la regulación del pH a través de los riñones está basada en un mecanismo secretor que requiere un gran flujo de agua, necesitan tener un acceso fácil a ésta para poder disponer de toda la que precisan. El agua necesaria para la eliminación, y no la que requieren para cubrir la demanda de oxígeno, es una de las principales razones por las que los anfibios están muy ligados a los ambientes acuáticos.

La pérdida de las branquias de los peces en los primeros tetrápodos, conlleva la pérdida de una de las principales rutas de regulación del pH. Como se ha indicado, en los anfibios esta función es realizada por los riñones y por la piel. No se sabe la forma en que *Ichthyostega*, que poseía unas gruesas escamas, y otros anfibios fósiles, solucionaban este problema. En los amniotas, los pulmones son los órganos que actúan en la regulación del pH, mediante la eliminación del dióxido de carbono. En el riñón de los mamíferos, la eliminación está basada en un mecanismo diferente al de los anfibios, uno que sirve para conservar el agua. En el Capítulo 15 se discutirá el papel de los riñones en el equilibrio hídrico y en la regulación ácido-base. Esta breve ojeada de la química de la sangre nos recuerda que la evolución de la vida sobre la Tierra no sólo ha necesitado que se desarrollen las patas, también se han tenido que solucionar otros problemas fisiológicos.

## Ventilación

La evolución de los órganos respiratorios también nos muestra la historia de las estructuras mecánicas que se utilizan para mover el agua o el aire. Algunas bombas respiratorias dependen de los cilios; no obstante, la mayoría están basadas en las contracciones musculares.

## Bombas ciliares

El intercambio de gases a través de la piel puede haber tenido un papel importante en la respiración de los primeros vertebrados, y en algunos grupos, como los anfibios, aún sigue haciéndolo. El intercambio directo de gases entre los tejidos y el ambiente a través de la piel es una vía sencilla y directa que permite cubrir unas necesidades metabólicas modestas como las que tiene un organismo relativamente pequeño. Las pequeñas larvas de algunos peces aún dependen de la respiración cutánea. En algunos casos, como sucede en las larvas del pez pulmonado australiano, se uti-



lizan superficies ciliadas para producir corrientes respiratorias que recorran la superficie del organismo.

En los procordados, también son los cilios los que producen unas corrientes de agua que llevan los alimentos hasta las trampas de moco que poseen en sus cestas branquiales. Ventiladas por estas «bombas ciliares», las cestas branquiales, que tienen una gran superficie y reciben un flujo sanguíneo elevado, también asumen una parte importante de las tareas respiratorias de la piel. Si esta condición ya hubiese existido en los ancestros de los primeros peces, podría haber tenido una gran importancia en su evolución.

En primer lugar, las cestas branquiales, basadas en bombas ciliares activas especializadas para la ventilación y la alimentación, podrían haber permitido la evolución de especies más grandes y más activas que las que habrían evolucionado a partir de ancestros sólo con respiración cutánea. En segundo lugar, al reducirse en los peces la dependencia de la respiración cutánea, las bombas ciliares también habrían permitido la evolución de gruesas armaduras óseas, que impiden la respiración cutánea. La presencia de una armadura dérmica en los peces ostracodermos puede ser un reflejo de esta posibilidad evolutiva.

### Bombas musculares

Como se ha dicho antes, si un animal es grande o muy activo, la capacidad de ventilación de los cilios no es suficiente para cubrir unas necesidades metabólicas que se han incrementado. Para solucionar este problema, las bombas musculares sustituyen a los cilios como mecanismo para producir corrientes de agua. Por ejemplo, la larva ammocete de las lampreas usa su velo muscular para bombear agua a través de las branquias. En el adulto, la cesta branquial es la que participa en los movimientos musculares de agua para que ésta atraviese las superficies de intercambio.

La aparición de bombas musculares en los primeros vertebrados probablemente fue un prerrequisito para que pudiesen aumentar de tamaño y adoptar un estilo de vida activo. Sin tales mecanismos respiratorios, la evolución de los vertebrados seguramente habría sido más restringida de lo que en realidad ha sido.

### Transición del agua a la tierra

En relación con la estructura de los vertebrados, aún más importante que el simple cambio de estilo de vida ha sido el paso de vivir en el agua a hacerlo en tierra firme. Respecto al sistema respiratorio, esta transición implica la sustitución de los órganos de ventilación acuática por otros de ventilación aérea y, por consiguiente, un cambio en el tipo de bomba de ventilación. Los pulmones con ventilación aérea se desarrollaron antes de que se produjera esta transición y la eficaz bomba de aspiración que llena de aire los pulmones se desarrolló bastante después de que los vertebrados terrestres se hubiesen establecido en este medio.

### Órganos de ventilación aérea

La presencia de un órgano respiratorio que pueda realizar el intercambio gaseoso con el aire es un prerrequisito para la vida en tierra firme. La aparición evolutiva de órganos de ventilación aérea ocurrió varias veces en distintos grupos de peces óseos. Estos órganos son las vejigas natatorias vascularizadas, algunas partes del tubo digestivo, ciertos compartimientos especializados de la cámara branquial y, en los dipnoos, los pulmones. Una característica común de la mayoría de los peces con órganos de ventilación aérea es que viven en aguas dulces en las que se puede producir una hipoxia estacional. Por las elevadas tempe-

raturas, las sequías, la acumulación de residuos orgánicos o por el estancamiento del agua, de vez en cuando el nivel de oxígeno en el agua desciende bruscamente. Estos períodos de hipoxia pueden ser momentos de mucho peligro para los peces, aunque irónicamente el oxígeno esté fácilmente disponible en la atmósfera que hay por encima de ellos. Probablemente fueron estas condiciones de hipoxia estacional las que favorecieron el desarrollo evolutivo de órganos capaces de extraer el oxígeno de las burbujas de aire atmosférico que estos animales tragaban.

### Evolución de los pulmones (p. 413)

Es bastante ilustrativo comparar a los peces óseos, que han tenido que enfrentarse con esta situación, con los elasmobranquios, que nunca han desarrollado la capacidad de respirar a partir del aire. La flotabilidad de los elasmobranquios es prácticamente neutra debido a que sus esqueletos sólo están formados por cartilago y a que el aceite (escualeno) reduce la densidad general, no poseen vejiga natatoria, frecuentan aguas marinas bien aireadas y algunos tiburones nadan en aguas profundas alejadas de la zona de contacto entre el agua y el aire.

La transición evolutiva desde el agua a tierra firme fue realizada por los crossopterigios y los tetrápodos primitivos. En la actualidad todos los crossopterigios, excepto *Latimeria*, se han extinguido. Desgraciadamente *Latimeria* vive en aguas marinas profundas y, aparentemente, está muy especializado; su pulmón, que está inundado con grasa, no actúa como órgano respiratorio. Los peces pulmonados australianos (*Neoceratodus*) y sudamericanos (*Lepidosiren*) viven en corrientes de agua dulce poco profundas y el pez pulmonado africano (*Protopterus*) lo hace fundamentalmente en lagos. Cuando sus ambientes acuáticos se hacen hipóxicos o se secan totalmente, entonces utilizan los pulmones para absorber oxígeno atmosférico.

La forma de vivir de estos peces pulmonados sugiere que el desarrollo evolutivo de los pulmones no se produjo como preparación a la vida en tierra firme, sino por la ventaja adaptativa que suponía su posesión, es decir, como complemento de las branquias en la respiración, cuando la cantidad de oxígeno disuelto en el agua no era la adecuada. Los pulmones estaban preadaptados para ello. Su papel biológico era complementario, permitiendo a los peces asomarse a una fuente alternativa de oxígeno, el aire de la atmósfera situado sobre su mundo acuático. Cuando los primeros tetrápodos empezaron a explotar el medio terrestre, los pulmones ya estaban preparados para asumir su nuevo cometido y actuar como órganos respiratorios principales. La vida en tierra firme comenzó después de la aparición de los pulmones y no antes.

### Ventajas del desplazamiento hacia tierra firme

¿Qué condiciones podrían haber favorecido el desplazamiento hacia tierra firme? Se ha sugerido que las sequías estacionales de las charcas de agua dulce habrían favorecido el desplazamiento de los peces varados para que atravesasen la tierra en busca de otras charcas. Quizás fue así, pero los peces pulmonados actuales se enfrentan a condiciones como éstas y no realizan migraciones en busca de lugares con agua, sino que estivan enterrándose en el barro y reducen el ritmo metabólico. Encerrados en sus capullos de barro, pueden sobrevivir varios años esperando a que su charca vuelva a llenarse de agua.

También se ha propuesto que unos niveles bajos de oxígeno en el agua habrían empujado a los peces hacia la tierra firme en busca de fuentes de oxígeno alternativas, pero como ya hemos indicado, la hipoxia estimula la ventilación aérea, no necesariamente la migración.



La seducción de explorar y explotar el mundo submarino ha tentado al hombre desde hace muchos siglos. La vía más fácil que el lector posee para hacerlo es bucear aguantando la respiración, lo que representa una enorme limitación ya que sólo podrá permanecer bajo el agua hasta que tenga que salir a respirar. Para prolongar el tiempo de inmersión se han empleado diferentes mecanismos para poder bombear aire a los buceadores que tenían que utilizar escafandras o cascos bastante gruesos y pesados. Por supuesto, la limitación de estos procedimientos es la longitud de los tubos que unen al buceador con la superficie.

Las escafandras autónomas (SCUBA) han resuelto este problema. Scuba, o más correctamente S.C.U.B.A., significa «self-contained underwater breathing apparatus», es decir, «aparato de respiración submarina autónoma». Poder disponer de un gran volumen de aire, comprimido en un cilindro de dimensiones reducidas y de un mecanismo que lo va liberando en función de las necesidades, el regulador, da al buceador una gran libertad de movimientos cuando está bajo el mar (Fig. 1a).

El primer aparato de buceo con aire comprimido data de 1825 y el regulador fue inventado en 1866. Pero nadie intentó combinarlos, al menos para la exploración submarina, excepto Julio Verne, que los unió en un mundo de ficción, en su obra *20 000 leguas de viaje submarino*. El mérito de unir estos dos mecanismos, en el mundo real, hay que atribuirselo al francés Jacques Cousteau y al canadiense Emile Gagnan. Unieron el regulador y una botella de aire comprimido y probaron el conjunto en el verano de 1943. La combinación funcionó. El submarinismo

sufrió una revolución, pero aparecieron nuevos peligros.

El principal riesgo está relacionado con los efectos de los incrementos de las presiones parciales de los gases. En la superficie de la Tierra, la columna de aire que hay sobre una persona a nivel del mar, produce una presión de 1 atmósfera ó 101 000 Pa (1033 kg/cm<sup>2</sup>). Al ir descendiendo en el mar la presión que tiene que soportar el buceador, aumenta aproximadamente 1 atmósfera cada 10 m. Así, a una profundidad de 20 m la presión es de 3 atmósferas ó 303 000 Pa (1 atmósfera de la columna de aire que hay sobre el mar y 2 atmósferas de presión de la columna de agua de 20 m). Y esto es lo que origina el problema. Para que el aire comprimido pueda llenar los pulmones del buceador a 20 m de profundidad, el regulador tiene que igualar esta presión, por lo que el aire entra en los pulmones a una presión muy superior a como lo hace en tierra firme a nivel del mar. La elevada presión de los gases en el pulmón hace que también aumenten las concentraciones de los gases en la sangre. Cuando la sangre está saturada, en ella hay más gases que cuando las presiones son más bajas. Como consecuencia de estos elevados niveles de saturación, pueden aparecer serios problemas si el buceador desciende demasiado o si asciende demasiado deprisa.

Por un lado, si el buceador continúa descendiendo, el nitrógeno (que representa aproximadamente un 78% del aire) alcanza unos niveles en la sangre excepcionalmente elevados. A profundidades de más de 30 m, la elevada concentración de nitrógeno en la sangre puede provocar vértigos, pérdida del raciocinio e imposibilitar la realización de movimientos

simples (Fig. 1b). Esto se conoce como **narcosis por nitrógeno**. Sorprendentemente, el oxígeno (aproximadamente un 21% del aire) puede resultar tóxico cuando por una presión parcial forzada se alcanzan unos niveles en sangre demasiado elevados. El exceso de oxígeno puede producir lesiones en los pulmones y dañar de manera permanente el sistema nervioso central.

Por otra parte, si el buceador asciende demasiado rápidamente, también pueden aparecer problemas relacionados con el nitrógeno. Cuando se bucea a gran profundidad o durante mucho tiempo, debido a su elevada presión parcial, el nivel de nitrógeno en la sangre aumenta mucho. Al ascender a la superficie el buceador debe tomarse el tiempo necesario como para permitir que el exceso de nitrógeno pueda ser expulsado por los pulmones a medida que continúa respirando. Cuando abrimos súbitamente una botella de refresco, el gas a presión que contiene sale a la atmósfera bruscamente en forma de burbujas, produciéndose una efervescencia. Esto mismo es lo que puede suceder en la sangre cuando un buceador sube a la superficie demasiado deprisa. El nitrógeno sale de la solución en que se encuentra demasiado rápidamente y se forman burbujas en la sangre. Estas burbujas pueden acumularse en cualquier parte —pulmones, articulaciones, músculos, estómago, cerebro, etc.— y pueden provocar graves lesiones e incluso la muerte. Esto se conoce como **enfermedad por descompresión**. El tratamiento de los buceadores que han sufrido este tipo de accidentes consiste en introducirlos en una cámara de compresión, en la que se les vuelve a someter a una presión elevada para hacer

Los peces que en la actualidad realizan «excursiones a tierra firme», como el saltarín del fango, un teleosteo, aparentemente lo hacen en busca de alimentos y para alejarse de sus predadores acuáticos. De una manera semejante, estas ventajas podrían haber favorecido los desplazamientos hacia tierra de los primeros crossopterigios, comenzando de ese modo la fase terrestre de la evolución de los vertebrados.

Modificaciones del esqueleto para la vida en tierra firme (p. 341)

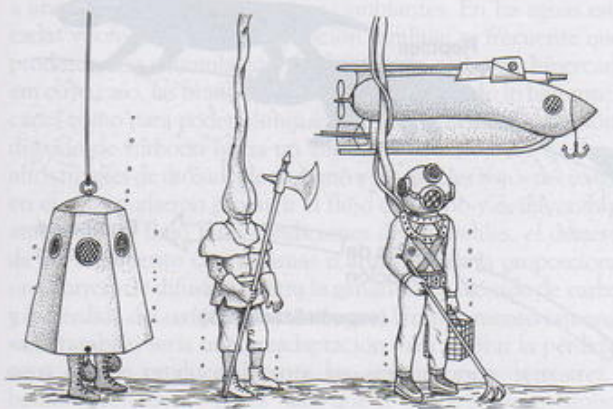
### Mecanismos de ventilación aérea

Aunque la ventilación aérea se desarrolló antes de que los vertebrados invadiesen el medio terrestre, los mecanismos para la ventilación aérea que fueron transportados hasta tierra firme por los primeros tetrápodos eran modificaciones de un sistema de bomba doble como el que usan los peces para la ventilación acuática (Fig. 11.42). Ya hemos visto los pasos evolutivos correspondientes. La bomba doble se transformó en la bomba bucal que utilizan los peces para forzar el paso del aire hacia los pulmones o hacia las

vejigas gaseosas. Este mismo mecanismo de bomba bucal es el que utilizan los anfibios adultos para llenar de aire sus pulmones, aunque con algunas modificaciones. Ya que los anfibios no poseen branquias, los componentes operculares consecutivos de la bomba bucal que resultaban redundantes en los anfibios adultos y en las ranas y salamandras adultas terminaron perdiéndose. La tarea de realizar la ventilación de los pulmones recaía ahora en otro componente de la bomba bucal, la cavidad bucal, que comenzó a ensancharse y aumentó de tamaño. Esto hizo que la cavidad bucal de los anfibios adultos pudiese ser usada para dos importantes funciones, la alimentación y la ventilación, a menudo con requerimientos estructurales contrarios.

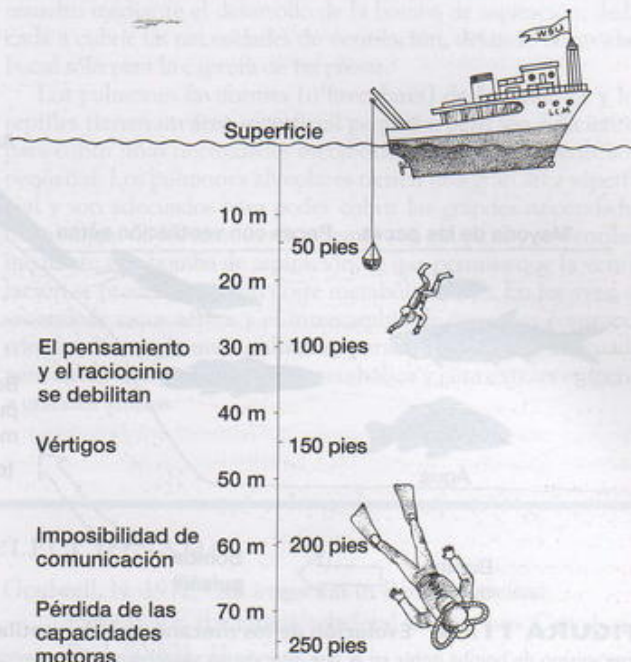
Por una parte, la cavidad bucal de los anfibios mueve un gran volumen de aire para ventilar los pulmones. Para poder mover en forma de flujo y reflujo ese gran volumen de aire, las mandíbulas se hicieron ligeras para reducir la masa y el cráneo se ensanchó. Por otra parte, esperaríamos que unas mandíbulas al servicio de la alimentación fueran fuertes y robustas. Se ha propuesto la hipótesis de que las salamandras pletodóntidas





(a)

**FIGURA 1 S.C.U.B.A.** Escafandras. (a) Antiguos aparatos para poder respirar bajo el mar. (b) Síntomas de la narcosis por nitrógeno a diferentes profundidades.



(b)

que el nitrógeno pase de nuevo a la sangre. Luego se les hace volver a una presión atmosférica normal lentamente, dando tiempo para que el nitrógeno pueda ser eliminado por difusión a través de los pulmones.

Los mamíferos marinos capaces de nadar a grandes profundidades, como los delfines o las focas, no son inmunes a la descompresión, pero parece que poseen mecanismos que reducen este problema. El más evidente de ellos es que sus pulmones no se llenan con aire a presión; tienen que subir a respirar a la superficie y luego se sumergen, y

durante la inmersión no toman más aire. De hecho, el exceso de aire que pudiesen tener en los pulmones generalmente es expulsado. Así, a medida que el animal desciende y la presión sobre su caja torácica y sus pulmones va aumentando, esta presión no hace que se acumulen más gases en la sangre. No aumenta la concentración de nitrógeno en la sangre, por lo que no hay riesgo de que se liberen burbujas al ascender a la superficie. Además, el árbol bronquial está reforzado por anillos cartilaginosos sólo por encima de los bronquiolos. La ausencia de estos anillos

de soporte a partir de este punto permite que los alvéolos se colapsen cuando la presión es elevada. Como consecuencia no puede quedar demasiado aire almacenado en los pulmones, en donde podría estar en contacto con los capilares de la superficie de intercambio durante demasiado tiempo y a una presión elevada. Finalmente, y aunque el mecanismo no es totalmente conocido, también parece que los tejidos de los mamíferos marinos son resistentes a la descompresión, en concreto, parece que son capaces de absorber el exceso de nitrógeno.

habrían solucionado este problema estructural de la cavidad bucal mediante la pérdida de los pulmones. En esta familia de salamandras, la respiración se produce totalmente a través de la piel; por tanto, la cavidad bucal está exclusivamente al servicio de la alimentación y por ello es estrecha y robusta.

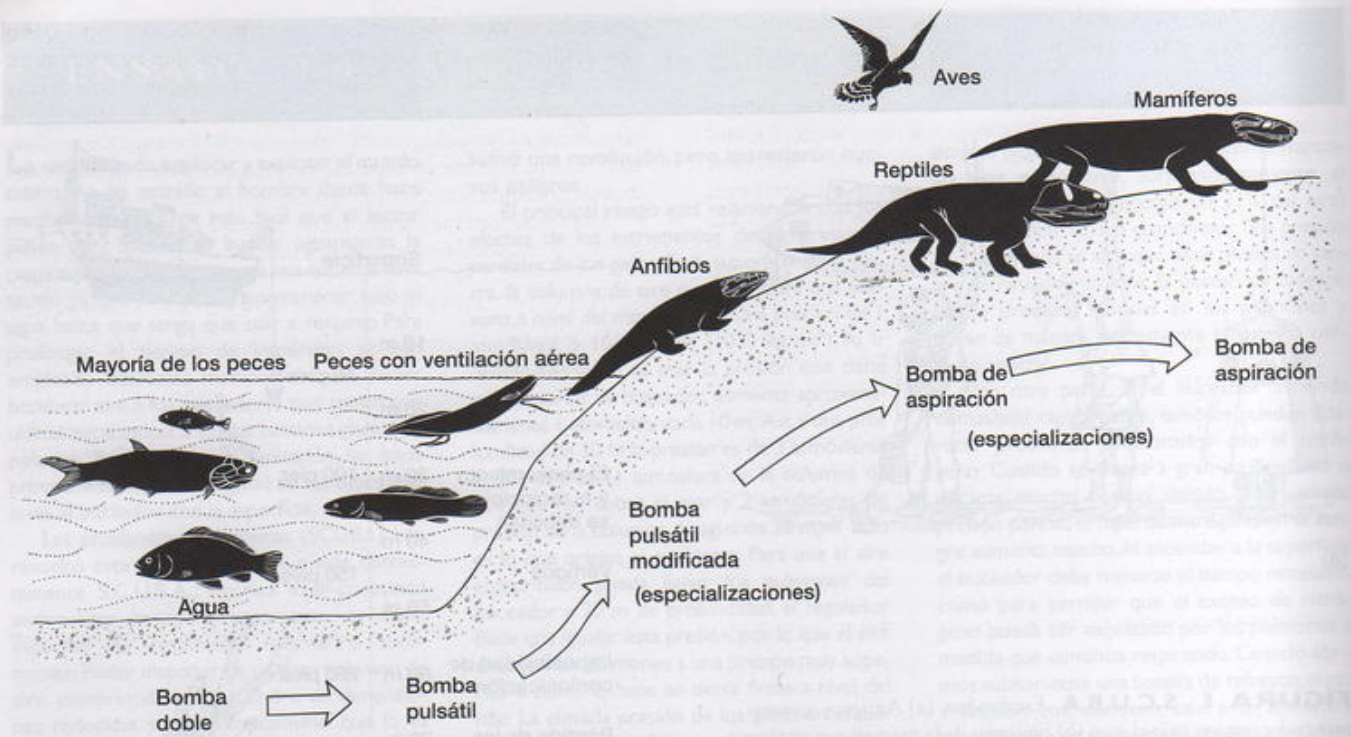
La bomba de aspiración hace que se independicen las estructuras al servicio de la respiración (caja torácica y diafragma) y las que están relacionadas con la alimentación (mandíbulas), lo que supone otra vía diferente para enfrentarse a las dos funciones contradictorias de la cavidad bucal. La consecuencia evolutiva de la separación de estas funciones es más evidente en los reptiles, que poseen una cabeza pequeña y unas mandíbulas fuertes; sus hábitos alimentarios son variados y especializados. Al contrario de lo que ocurre en los anfibios actuales, los reptiles eliminan el dióxido de carbono a través de los pulmones, ya que no pueden hacerlo a través de su piel, gruesa y escamosa, que evita la pérdida de agua. Esta combinación de modificaciones permitió a los reptiles alejarse del agua y adaptarse mejor a un tipo de vida totalmente terrestre.

## Pulmones y sacos aéreos de las aves

Algunas veces alcanzan grandes altitudes en sus vuelos. Durante las migraciones nocturnas, la mayoría de ellas alcanzan los 1800 m (6000 pies). Desde aviones o con radar se han realizado observaciones de aves a altitudes entre 6100 y 6400 m (20 000-21 000 pies). Los escaladores que han ascendido al monte Everest dicen haber visto aves a 7940 m (26 000 pies) de altitud. El flujo unidireccional continuo a través de los tejidos respiratorios de las aves, y posiblemente el mecanismo de intercambio por contracorrientes, hacen que el sistema respiratorio de las aves sea lo bastante eficaz para poder mantener sus grandes necesidades metabólicas. Los mamíferos también tienen un sistema de ventilación suficiente para cubrir una gran tasa metabólica. Pero el pulmón especialmente eficaz de las aves, con su capacidad para captar oxígeno incluso en un aire muy ligero, da a éstas una ventaja especial cuando vuelan a grandes altitudes.

No se sabe por qué se desarrolló en las aves esta capacidad de poder respirar a grandes altitudes. Las que viven en hábitat de alta montaña ciertamente se habrían aprovechado de ello para





**FIGURA 11.42 Evolución de los mecanismos de ventilación.** Los peces con ventilación acuática irrigan sus branquias mediante un mecanismo de bomba doble en el que intervienen sucesivamente las cavidades bucal y opercular. Los peces con ventilación aérea utilizan un mecanismo de bomba bucal, que no es más que una modificación de la bomba doble en la que la cavidad bucal actúa como el principal componente mecánico. En los anfibios adultos, la ventilación de los pulmones está basada en un mecanismo de bomba bucal modificada, en la que la cavidad opercular ha desaparecido totalmente. No obstante, la estructura del cráneo de los anfibios es peculiar, ya que la cavidad bucal debe actuar tanto en la alimentación como en la ventilación de los pulmones. Una solución es la que presentan las salamandras pletodóntidas en las que todo el intercambio gaseoso se produce por respiración cutánea y los pulmones han desaparecido; en este caso la cavidad bucal sólo actúa en la alimentación. En los amniotas, la presencia de una bomba de aspiración hace que la alimentación y la ventilación de los pulmones sean totalmente independientes, por lo que las mandíbulas quedan liberadas de las limitaciones que suponen su utilización para ambas actividades simultáneamente. La bomba doble y la bomba bucal están muy modificadas en muchos peces. La respiración de las aves representa una modificación de la bomba de aspiración.

poder volar a grandes altitudes. Además, el vuelo a gran altura podría beneficiar a las aves en el sentido de que así les es más fácil obtener la información direccional respecto a la posición del Sol y de las estrellas, por encima de la cubierta de las nubes. Energéticamente, las aves migratorias podían alcanzar y utilizar las corrientes favorables del aire a grandes alturas y así poder casi triplicar su velocidad de vuelo cerca del suelo. Cualesquiera que sean las razones, las aves vuelan, al parecer de manera confortable, sobre las grandes montañas mientras que los escaladores humanos, a alturas mucho menores, a menudo necesitan ayudarse con botella de oxígeno para seguir respirando.

Intercambio por contracorrientes y por corrientes cruzadas (p. 153)

## Resumen

El sistema respiratorio ayuda a la difusión pasiva de gases entre el organismo y su ambiente (respiración externa). La ventilación es el proceso activo de mover el medio respiratorio, el agua o el aire, a través de las superficies del intercambio. Estas superficies respiratorias pueden ser el tegumento (cutánea), vejigas gaseosas, órganos accesorios para la respiración aérea (p.ej., boca, tubo digestivo), o estructuras embrionarias. No obstante, los órganos respiratorios primarios son las branquias y los pulmones. El agua es más densa y más viscosa que el aire y tiene menos oxígeno, por lo que estas características físicas diferentes hacen que las bombas

de ventilación sean distintas en los vertebrados acuáticos y en los terrestres. Los cilios actúan a pequeña escala en el agua, pero no son eficaces a una escala grande o en el aire poco denso. Por lo tanto, los vertebrados grandes utilizan bombas musculares para ventilar órganos respiratorios. Los vertebrados acuáticos, utilizan bombas dobles o bombas bucales para mover el agua a través de las branquias. Los vertebrados terrestres, que respiran aire, para mover el aire a través de los pulmones, pueden emplear una bomba bucal modificada, o pueden haberla substituido por una bomba de aspiración. Las branquias tienen una estructura adecuada para respirar en el agua, y ésta, generalmente, se mueve siguiendo un flujo unidireccional a través de las superficies vasculares del intercambio, donde ocurre el del dióxido de carbono y el oxígeno. Las branquias también son importantes para la osmorregulación y la excreción del nitrógeno, generalmente en forma de amoníaco. Los pulmones son apropiados para respirar aire, y éste, por lo general, se mueve bidireccionalmente, para que se produzca un flujo y reflujo de intercambio con los plexos capilares. Tanto las branquias como los pulmones pueden equilibrar de manera eficaz las tasas de ventilación y perfusión.

La evolución de los vertebrados desde los peces a los tetrápodos, trajo consigo una transición desde un sistema respiratorio adecuado para el agua a otro apropiado para la respiración en el aire. Sin embargo, muchos de los órganos de esta respiración aérea, en concreto los pulmones, aparentemente se desarrollaron en los peces antecesores antes de que éstos llegasen a posar sus aletas o sus pies en tierra firme. Las aguas estancadas y calientes



perderían oxígeno, llegando a ser hipóxicas, poniendo a los peces que allí vivían bajo presión selectiva que les obligó a desarrollar y/o a aumentar su capacidad para respirar aire. Sin embargo, sólo el desarrollo de los pulmones no fue suficiente para hacer frente a unas necesidades respiratorias cambiantes. En las aguas estancadas y sofocadas por la vegetación también es frecuente que se produzca una acumulación de dióxido de carbono, hipercarbia; en cuyo caso, las branquias podrían no haber sido lo bastante eficaces como para poder eliminar, por un gradiente de difusión, el dióxido de carbono hacia un ambiente acuático. De hecho, los altos niveles de dióxido de carbono y los niveles bajos del oxígeno en el agua pudieron producir el flujo contrario y desfavorable de ambos gases. Bajo tales condiciones desfavorables, el desarrollo de un tegumento con escamas o armado habría proporcionado una barrera de difusión contra la ganancia de dióxido de carbono y la pérdida del oxígeno hacia el agua. Un tegumento tan engrosado también sería una preadaptación para inhibir la pérdida de agua que se produce durante las «excursiones» terrestres. La bomba doble de los peces hace que se acoplen los mecanismos

opercular y bucal, que sufrieron una remodelación hasta que el opercular terminó perdiéndose y se favoreció el mecanismo bucal. El problema de la doble función de la región bucal (ventilación y alimentación), que a veces parecen estar en conflicto, fue resuelto mediante el desarrollo de la bomba de aspiración, dedicada a cubrir las necesidades de ventilación, dejando la cavidad bucal sólo para la captura de las presas.

Los pulmones faviformes (o faveolares) de los anfibios y los reptiles tienen un área superficial pequeña, pero son suficientes para cubrir unas necesidades metabólicas que generalmente son pequeñas. Los pulmones alveolares tienen una gran área superficial y son adecuados para poder cubrir las grandes necesidades metabólicas de los mamíferos, además son elásticos y se ventilan mediante una bomba de aspiración, lo que permite que la ventilación se produzca con un coste metabólico bajo. En las aves, el sistema de sacos aéreos y el intercambio de gases por contracorrientes dentro de unos pulmones parabronquiales, es adecuado para cubrir una gran demanda metabólica y para extraer oxígeno a grandes alturas.

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Brainerd, E. L. 1998. Mechanics of lung ventilation in a larval salamander, *Ambystoma tigrinum*. *J. Exp. Biol.* 201:2891–2901.
- Brainerd, E. L., K. F. Liem, y C. T. Samper. 1989. Air ventilation by recoil aspiration in polypterid fishes. *Science* 246:1593–95.
- Burggren, W. W., K. Johansen, y B. McMahon. 1985. Respiration in phylogenetically ancient fishes. En *Evolutionary biology of primitive fishes*, editado por R. E. Foreman, A. Gorbman, J. M. Dodd, y R. Olsson. Nueva York: Plenum Press, pp. 217–52.
- Carrier, D. R. 1991. Conflict in the hypaxial musculoskeletal system: Documenting an evolutionary constraint. *Amer. Zool.* 31:644–54.
- Cranford, T. 2000. In search of impulse sound sources in odontocetes. En *Hearing by whales and dolphins*, editado por A. N. Popper y R. R. Fay. Nueva York: Springer-Verlag, pp. 109–56.
- Duncker, H.-R. 1978. General morphological principles of amniotic lungs. En *Respiratory function in birds, adult and embryonic*, editado por J. Piiper. Berlin: Springer-Verlag, pp. 2–15.
- Feder, M. E., y W. W. Burggren. 1985. Skin breathing in vertebrates. *Sci. Amer.* 253(5):126–42.
- Gans, C., H. J. DeJongh, y J. Faber. 1969. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) ventilation: How does the frog breathe? *Science* 163:1222–25.
- Gans, C., y G. M. Hughes. 1967. The mechanism of lung ventilation in the tortoise *Testudo graeca* (Linné). *J. Exp. Biol.* 47:1–20.
- Gaunt, A. S., y C. Gans. 1969. Mechanics of respiration in the snapping turtle, *Chelydra serpentina* (Linné). *J. Morph.* 128:195–228.
- Gradwell, N. 1972. Gill irrigation in *Rana catesbeiana*. Parte II. On the musculoskeletal mechanism. *Can. J. Zool.* 50:501–21.
- Hillenius, W. J. 1994. Turbinates in therapsids: Evidence for late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution* 48:207–29.
- Hughes, G. M., y C. M. Ballintijn. 1965. The muscular basis of the respiratory pumps in the dogfish (*Scyliorhinus canicula*). *J. Exp. Biol.* 43:363–83.
- Johansen, K. 1968. Air-breathing fishes. *Sci. Amer.* 219:102–11.
- Liem, K. F. 1989. Functional design and diversity in the feeding morphology and ecology of air-breathing teleosts. En *Trends in vertebrate morphology*, editado por H. Splechtna y H. Hilgers. Nueva York: Gustav Fischer Verlag, 35:487–500.
- Luchtel, D. L., y K. V. Kardong. 1981. Ultrastructure of the lung of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*. *J. Morph.* 169:29–47.
- Owerkowicz, T., C. Farmer, J. W. Hicks, y E. L. Brainerd. 1999. Contribution of gular pumping to lung ventilation in monitor lizards. *Science* 284:1661–63.
- Perry, S. F. 1988. Functional morphology of the lungs of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*: Nonrespiratory parameters. *J. Exp. Biol.* 134:99–117.
- Perry, S. F., R. J. A. Wilson, C. Straus, M. B. Harris, y J. E. Remmers. 2001. Which came first, the lung or the breath? *Comp. Biochem. Physiol.* 129:37–47.
- Piiper, J. (ed.). 1978. *Respiratory function in birds, adult and embryonic*. Berlin: Springer-Verlag.
- Rahn, H. A., Jr., y C. V. Paganelli. 1979. How bird eggs breathe. *Sci. Amer.* 240(2):46–55.
- Rovainen, C. M. 1996. Feeding and breathing in lampreys. *Brain Behav. Evol.* 48:297–305.



Ruben, J. A., C. Dal Sasso, N. R. Geist, W. J. Hillenius, J.T.D., y M. Signore. 1999. Pulmonary function and metabolic physiology of the theropod dinosaurs. *Science* 283:514-16.

Ruben, J. A., W. J. Hillenius, N. R. Geist, A. Leitch, T. D. Jones, P. J. Currie, J. R. Horner, y G. Espe. 1996. The metabolic status of some late Cretaceous dinosaurs. *Science* 273:1204-7.

Scheid, P., y J. Piiper. 1989. Respiratory mechanics and airflow in birds. En *Form and function in birds*, editado por A. S. King y J. McLeeland. Nueva York: Academic Press, 4:369-91.

Schmidt-Nielsen, K. 1971. How birds breathe. *Sci. Amer.* 225(December):72-79.

Simons, R. S., W. O. Bennett, y E. L. Brainerd. 2000. Mechanics of lung ventilation in a post-metamorphic salamander, *Ambystoma tigrinum*. *J. Exp. Biol.* 203:1081-92.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

- Respiratory Systems
- Vertebrates: Macroscopic Anatomy of the Respiratory System

- Vertebrates: Microscopic Anatomy of the Respiratory System
- Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 12

## El sistema circulatorio

### INTRODUCCIÓN

#### SISTEMA CARDIOVASCULAR

Sangre

Arterias, venas y capilares

Arterias

Hemodinámica de la circulación

Venas

Microcirculación

Circulación simple y doble

Desarrollo embrionario del sistema cardiovascular

Filogenia del sistema cardiovascular

Vasos arteriales

Vasos venosos

Corazones

Estructura básica del corazón en los vertebrados

Peces

Anfibios

Reptiles

Aves y mamíferos

Sistema cardiovascular: correspondencia entre la estructura y los requerimientos ambientales

Órganos accesorios de respiración aérea

Buceo en las aves y en los mamíferos

Flujo cardíaco

Ontogenia de la función cardiovascular

Circulación fetal en los mamíferos placentarios

Cambios en el nacimiento

Transferencia de calor

#### SISTEMA LINFÁTICO

Vasos linfáticos

Tejido linfático

Forma y función

#### RESUMEN

### Introducción

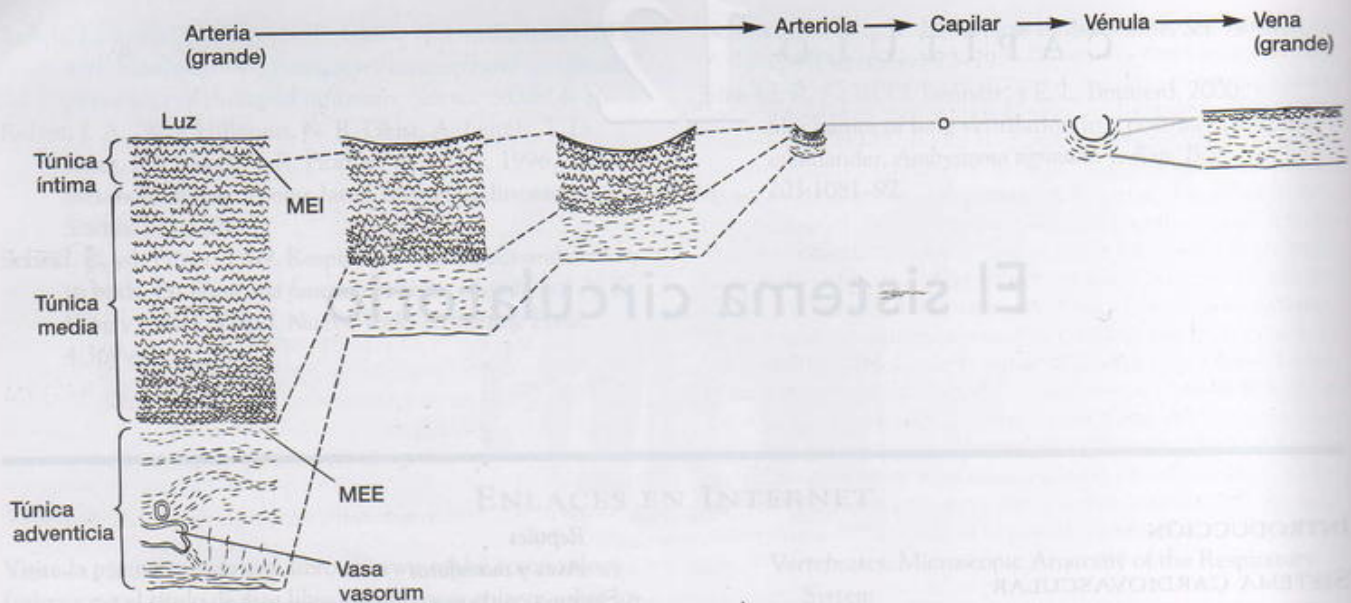
La velocidad máxima a la que puede correr la mayoría de las personas es, aproximadamente, 20 kilómetros por hora, y sólo pueden mantenerla durante breves períodos. No obstante, en los próximos Juegos Olímpicos, los participantes en la prueba del maratón correrán a esa velocidad durante los 42 kilómetros y 195 m de la prueba, y tardarán dos horas y unos pocos minutos en hacerlo. Las ballenas pueden bucear a más de 2000 m de profundidad, y permanecer allí alimentándose durante más de una hora. Durante dichas inmersiones, sus cuerpos han de soportar unas presiones enormes, aproximadamente 201 atmósferas (alrededor de 210 kg/cm<sup>2</sup>) sobre cada m<sup>2</sup> de la superficie de su cuerpo. Esta presión es equivalente a la que ejercería sobre cada metro cuadrado de la superficie del cuerpo del animal una columna de plomo de 150 m de alto. Algunos animales como el órix, un antílope africano, pueden soportar temperaturas ambientales abrasadoras durante el día, y su temperatura corporal puede ser de más de 45 °C. En gran parte, tanto las personas como los animales pueden soportar estas «presiones ambientales» y estos «esfuerzos», gracias a la presencia del sistema circulatorio.

En colaboración con el sistema respiratorio, el circulatorio transporta los gases entre los puntos en que se produce la respi-

ración externa y la interna. Pero el sistema circulatorio también tiene otras muchas funciones importantes. Gracias a él se equilibran las presiones externas e internas del organismo. La sangre es capaz de «transportar» el exceso de calor generado en el interior del cuerpo hasta la piel para que se disipe. Por el contrario, un reptil frío que «toma el sol» obtiene suficiente calor para calentar su sangre, que después se distribuye al resto del cuerpo. La glucosa y otros productos finales de la digestión son transportados hasta los órganos activos para ser utilizados en el metabolismo o hasta otros órganos para su almacenamiento temporal. El sistema circulatorio es el encargado de llevar las hormonas hasta los órganos diana y los desechos hasta los riñones. La sangre también lleva las células y las sustancias del sistema inmunitario, capaz de defender al organismo frente al ataque de otros organismos ajenos a él.

Básicamente, el sistema circulatorio de los vertebrados no es más que un conjunto de «tuberías» por las que se mueve un fluido. La capacidad de un organismo para adaptarse fisiológicamente y de manera casi inmediata a los cambios físicos y de su actividad metabólica, depende de lo rápida que sea la respuesta de este sistema, formado a su vez por dos sistemas vasculares: el san-





**FIGURA 12.1 Vasos sanguíneos.** El espesor y el tamaño relativo de las tres capas de las paredes de los vasos sanguíneos varían desde el que tienen en las grandes arterias, en las que son gruesas, hasta el que poseen en las arteriolas, los capilares, las vénulas y las venas, donde son más delgadas. En las grandes arterias, la túnica media está especialmente dotada de fibras elásticas, entre las que destacan las que forman la membrana elástica interna (MEI) y la membrana elástica externa (MEE). Estas paredes elásticas hacen posible que las arterias se dilaten cuando de repente les llega el pulso sanguíneo procedente del corazón. Los vasos sanguíneos más gruesos reciben su propio riego sanguíneo, ya que en el espesor de sus paredes hay unos pequeños vasos, los *vasa vasorum* (es decir, los «vasos de los vasos»).

güeno y el linfático. Los vasos linfáticos y el líquido que circula por ellos, la **linfa**, forman el **sistema linfático**, que veremos al final del capítulo. El sistema vascular está constituido por unos vasos sanguíneos por los que se mueve la sangre bombeada por el corazón. La sangre, los vasos sanguíneos y el corazón forman el sistema cardiovascular.

## Sistema cardiovascular

### Sangre

Las células de la **sangre circulante**, o **periférica**, son producidas por tejidos hematopoyéticos, y tiene dos componentes, el plasma y los elementos formes. El **plasma** es el componente líquido y puede considerarse como el componente matriz de la sangre, es decir, como un tejido conjuntivo especial. Los **elementos formes** son las células de la sangre, como por ejemplo, los **glóbulos rojos**, o **eritrocitos**, que son todas células nucleadas, salvo en los mamíferos, cuyos glóbulos rojos maduros carecen de núcleo. La **hemoglobina**, la principal molécula transportadora de oxígeno, sería excretada por los riñones si estuviese libre en el plasma. Los glóbulos rojos actúan como contenedores de la hemoglobina, que evitan su eliminación. El tamaño de los glóbulos rojos varía desde 8  $\mu\text{m}$  en el hombre, 9  $\mu\text{m}$  en el elefante, y hasta 80  $\mu\text{m}$  en algunos urodélos. La mayoría de ellos pueden vivir de tres a cuatro meses circulando por la sangre antes de romperse y ser reemplazados.

Los **glóbulos blancos**, o **leucocitos**, son el segundo tipo en importancia de los elementos formes. Intervienen en la defensa del cuerpo frente a las infecciones y las enfermedades. Las **plaquetas** son un tercer tipo de formes. A partir de ellas se liberan una serie de factores que producen una cascada de sucesos que finalmente llevan a la formación de un **coágulo**, o **trombo**, en los puntos en los que algún tejido ha resultado dañado.

Tanto el plasma como los elementos formes son responsables de que la sangre intervenga en una gran cantidad de procesos. Además de tomar parte en la respiración y en la defensa frente a las enfermedades, la sangre también actúa en la nutrición (transporta los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas), en la excreción (transporta los residuos del metabolismo), en la regulación de la temperatura corporal (transporta y distribuye el calor), en el mantenimiento del equilibrio hídrico y en el transporte de las hormonas.

### Arterias, venas y capilares

Aunque su tamaño puede variar, hay tres tipos principales de vasos sanguíneos: arterias, venas y capilares. Las **arterias** transportan la sangre procedente del corazón, las **venas** llevan la sangre hasta éste y los **capilares** son los pequeños vasos que hay entre los dos anteriores. La sangre que va por la mayoría de las arterias es rica en oxígeno, y la que fluye por las venas es pobre en dicho elemento, pero esto no siempre es así. Por ejemplo, la arteria pulmonar transporta sangre pobre en oxígeno desde el corazón hasta los pulmones, para que se oxigene allí. Así, es la dirección del flujo sanguíneo con respecto al corazón lo que define el tipo de vaso y no el contenido de oxígeno de la sangre que corre por él.

Las arterias y las venas poseen unas paredes tubulares en las que se pueden diferenciar tres capas alrededor de una luz central (Fig. 12.1). La capa más interna, la **túnica íntima**, está constituida por las células endoteliales que tapizan la luz del vaso. La capa externa es la **túnica adventicia**, y está formada fundamentalmente por un tejido conjuntivo fibroso. Entre ambas capas se encuentra la **túnica media**, la más diferente en arterias y venas. Aunque en la túnica media de las arterias grandes hay algunos músculos lisos, lo que más abunda en ella son las fibras elásticas. En las venas grandes esta capa intermedia está formada principalmente por músculos lisos y casi no hay fibras elásticas. En las paredes de las venas suele haber unas válvulas unidireccionales,



mientras que las arterias carecen de dichas válvulas. Las arterias y las venas muy pequeñas se conocen como **arteriolas** y **vénulas**, respectivamente, en los cuales, la túnica adventicia es delgada y la túnica media está formada fundamentalmente por músculos lisos; así, las arteriolas y las vénulas tienen una estructura muy parecida (Fig. 12.1).

Los músculos lisos se disponen rodeando las paredes de las arterias o las venas. Las células musculares lisas responden a los estímulos nerviosos y hormonales, y cuando se contraen el calibre del vaso se estrecha, una respuesta que se conoce como **vasoconstricción**. Cuando cesa la contracción, la presión de la sangre que hay en el interior del vaso hace que éste se ensanche y la luz vuelva a su tamaño original, una respuesta que se denomina **vasodilatación**, a la que también pueden contribuir unos músculos lisos orientados de manera oblicua.

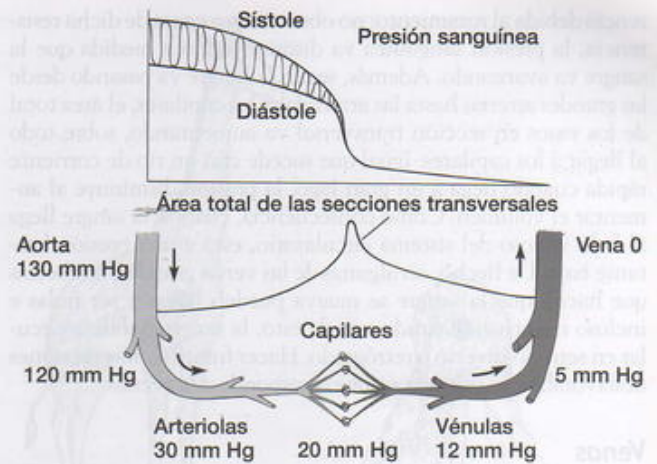
Los gases, los nutrientes, el agua, los iones y el calor atraviesan las paredes de los capilares. Para facilitar los intercambios y hacerlos más eficaces, los capilares son pequeños y tienen las paredes delgadas, carecen de túnica media y de túnica adventicia, por lo que sus paredes sólo están formadas por la túnica íntima. El conjunto de capilares que hay en una zona de un tejido constituye un **lecho capilar**. En todos los tejidos hay una gran cantidad de lechos capilares superpuestos. En función de la actividad del tejido de que se trate, se abren o se cierran una mayor o menor cantidad de estos lechos capilares superpuestos, regulándose así el riego sanguíneo a los tejidos.

### Arterias

La estructura de las arterias varía según su tamaño. En las paredes de las grandes hay una gran cantidad de fibras elásticas, mientras que en las pequeñas casi no hay. Estas diferencias estructurales son un reflejo de las diferencias funcionales entre las arterias grandes y pequeñas. La principal función de las arterias es actuar como un sistema de suministro que lleva la sangre desde el corazón hasta los tejidos del cuerpo. También absorben y distribuyen los borbotones de sangre que les llegan cuando se contrae el corazón, ya que, cuando éste se contrae rítmicamente, envía unas grandes oleadas de sangre hacia las grandes arterias, que debido a la elasticidad de sus paredes, pueden expandirse cuando les llegan estas oleadas bruscas de sangre, lo que el lector puede comprobar tocándose las arterias de sus muñecas o del cuello, es decir, tomándose el «pulso». Entre contracciones, las arterias recuperan su tamaño original por rebote elástico, enviando la sangre hacia otras arterias más pequeñas y hacia las arteriolas, que llevan la sangre hasta los distintos tejidos. El hombre es una de las pocas especies que puede padecer una enfermedad de las arterias que se caracteriza por el endurecimiento de las paredes arteriales y la pérdida de elasticidad. Como consecuencia de ello, las arterias afectadas no se expanden cuando llegan los borbotones de sangre, ni pueden mover la sangre que hay en su luz, teniendo que soportar el corazón un gran esfuerzo, en las arterias pequeñas y las arteriolas la presión sanguínea es muy elevada, y ya que su estructura no es la adecuada para ello estos pequeños vasos terminan rompiéndose. Si esto sucede en algún órgano vital, se produce el fallecimiento de la persona.

### Hemodinámica de la circulación

Las presiones y las formas en que la sangre fluye a través de los distintos vasos sanguíneos constituyen la **hemodinámica** de la circulación. Debido a sus diferentes hemodinámicas, las presiones sanguíneas correspondientes a los lados arterial y venoso de la circulación son muy diferentes. Cuando los ventrículos del corazón



**FIGURA 12.2 Hemodinámica del flujo sanguíneo.** En la parte inferior de la figura se representa el flujo sanguíneo sistémico y, en la parte superior, el área total de las secciones transversales de los vasos. Obsérvese la presión sanguínea en los distintos vasos. A medida que la sangre pasa desde las arterias grandes, como por ejemplo la aorta, hasta los capilares y las venas, la presión inicial debida a los latidos del corazón va disminuyendo. Esto es debido a la resistencia que ofrecen las paredes de los vasos sanguíneos y al incremento del área total de las secciones transversales de los vasos, que es particularmente elevada en el caso de los capilares. La diferencia entre la presión sistólica y diastólica, va disminuyendo a medida que la sangre se acerca a los capilares y generalmente es mínima en las venas. La presión sanguínea normal para un hombre adulto se mide en mm Hg.

se contraen, la presión sanguínea aumenta hasta alcanzar un máximo que se denomina **presión sistólica**. La **presión diastólica** es la presión sanguínea mínima en el interior de los vasos sanguíneos, y es la que se alcanza entre dos contracciones cardíacas. Esta presión diastólica tiene su origen en la fuerza que ejercen las paredes arteriales mientras se van estrechando por rebote elástico. Normalmente la presión sanguínea («tensión») se expresa de manera abreviada, indicándose primero la presión sistólica. Por ejemplo, en la mayoría de las personas adultas jóvenes, 120/80 son unos valores normales de presión sistólica y diastólica, cuando se miden en el brazo (Fig. 12.2). Cuando las arterias empiezan a mostrar síntomas de enfermedad, la presión sanguínea aumenta, lo que es un indicio de que las grandes arterias están empezando a perder su capacidad para absorber la fuerza de los borbotones de sangre impulsados por el corazón como consecuencia de los cambios estructurales que se están produciendo en sus paredes. Entre las presiones sanguíneas que se han medido en los vertebrados, una de las mayores es la de las jirafas que, en estado de reposo es de 260/160 a nivel del corazón lo que se explica porque, cuando el animal está erguido, la sangre deberá llegar al cerebro con la suficiente presión, donde la presión sanguínea disminuye, sobre todo debido al efecto de la gravedad, hasta unos valores de 120/70, muy similares a los humanos.

En la mayoría de los vertebrados, la presión sanguínea va disminuyendo, de manera característica, a medida que la sangre se va alejando del corazón (Fig. 12.2). Este descenso se debe a dos cosas: al rozamiento de la sangre al chocar con las paredes de los vasos sanguíneos y al aumento del área total de los vasos en sección transversal. El flujo de cualquier fluido por un tubo se ve entorpecido por el rozamiento de dicho líquido contra las paredes del tubo. En el caso de la circulación sanguínea, parte de la fuerza de impulsión debe utilizarse para contrarrestar esta resis-



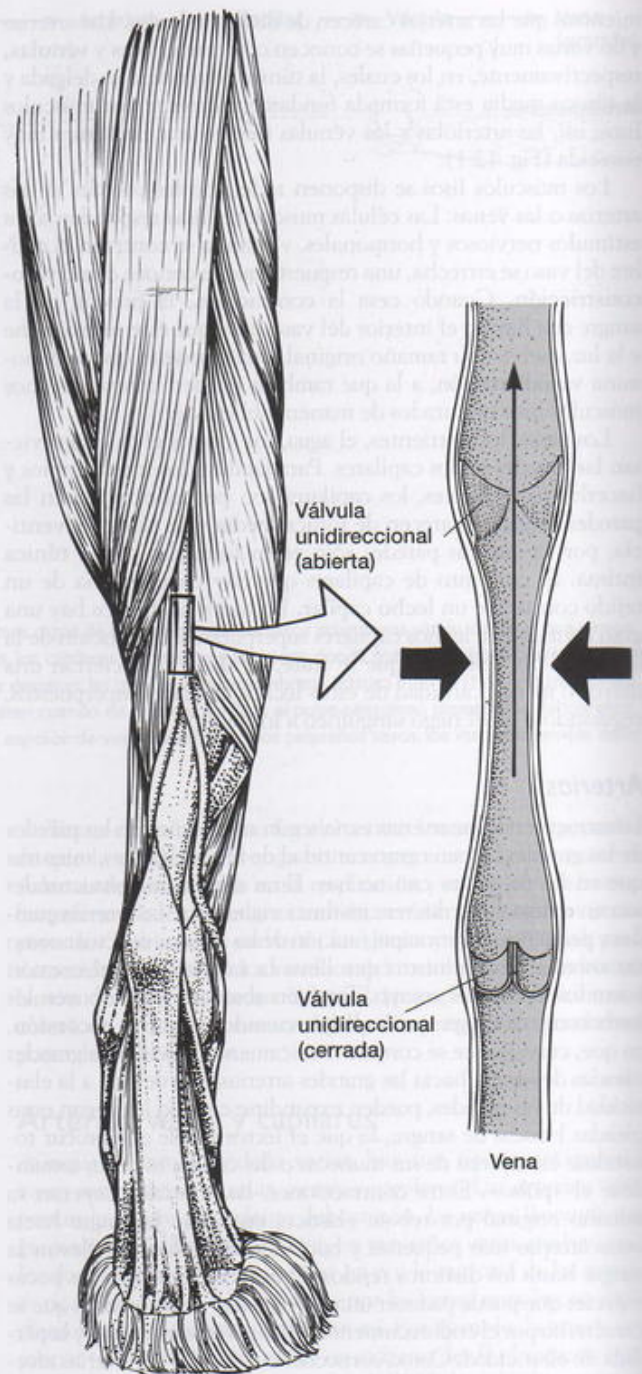
tencia debida al rozamiento; no obstante, y a causa de dicha resistencia, la presión sanguínea va disminuyendo a medida que la sangre va avanzando. Además, según la sangre va pasando desde las grandes arterias hasta las arteriolas y los capilares, el área total de los vasos en sección transversal va aumentando, sobre todo al llegar a los capilares. Igual que sucede con un río de corriente rápida cuando llega a un gran lago, la presión disminuye al aumentar el volumen. Como consecuencia, cuando la sangre llega al lado venoso del sistema circulatorio, está a una presión bastante baja. De hecho, en algunas de las venas grandes, las fuerzas que hacen que la sangre se mueva pueden llegar a ser nulas e incluso negativas. Cuando sucede esto, la sangre tiende a circular en sentido inverso o retrógrado. Hacer frente a estas presiones desfavorables es una labor que corresponde a las venas.

## Venas

Ya que las venas son las encargadas de devolver la sangre hasta el corazón, pueden considerarse como tubos colectores. En un momento cualquiera, más del 70% de toda la sangre que hay circulando por el cuerpo se encuentra en el interior de las venas. Cuando se está realizando algún esfuerzo, una leve vasoconstricción de determinadas venas hace que el volumen disponible de éstas disminuya, y una cierta cantidad de sangre pase desde esta reserva al lado arterial del sistema circulatorio. La estructura de las venas es la adecuada para que soporten una presión sanguínea baja. En el interior de sus paredes es muy común la existencia de una serie de válvulas unidireccionales que impiden el flujo retrógrado de la sangre. Si las venas pasan entre músculos activos o a través de regiones del cuerpo en las que se produzcan cambios de presión (p. ej., en las cavidades pleurales, en las que están alojados los pulmones), se ejercen unas presiones sobre ellas que oprimen sus paredes. Estas fuerzas adicionales afectan al flujo venoso y debido a la presencia de las válvulas unidireccionales, la sangre se mueve en una única dirección, hacia el corazón (Fig. 12.3). Sorprendentemente, en las venas que atraviesan órganos y tejidos que no ejercen presión sobre ellas, como sucede en los huesos o en el encéfalo, no hay válvulas unidireccionales y el retorno sanguíneo depende exclusivamente de la poca presión intrínseca que quede en la sangre y de la fuerza de la gravedad.

## Microcirculación

La parte profunda del sistema cardiovascular que regula y mantiene el metabolismo celular se conoce como **microcirculación**, cuyos componentes son una serie de plexos capilares, las arteriolas por las que la sangre llega hasta ellos y las vénulas por las que los abandona. El flujo sanguíneo a través de los plexos capilares está regulado por músculos lisos. La entrada en los lechos capilares está controlada por unos pequeños anillos de musculatura lisa, los **esfínteres precapilares**. En las paredes de las arteriolas y de las vénulas existen también unos delgados filamentos de musculatura lisa. Estos filamentos están bajo control nervioso y hormonal, de manera que se regula el flujo de sangre hacia los capilares, así como los acontecimientos locales que se producen en los tejidos afectados. En cualquier lugar del cuerpo en que se produzca una acción (nerviosa u hormonal) o una actividad local (autorregulación), los plexos capilares ajustan el flujo sanguíneo a la actividad celular. La sangre puede ser desviada a través de unos **puentes** que actúan a modo de atajos para evitar el paso de la sangre por determinadas regiones (Fig. 12.4). Cuando un animal baja su cabeza para beber en un río, la presión sanguínea en el interior de sus tejidos cambia bruscamente (Fig. 12.5). De manera súbita, la microcirculación actúa para igualar y distribuir estas diferentes

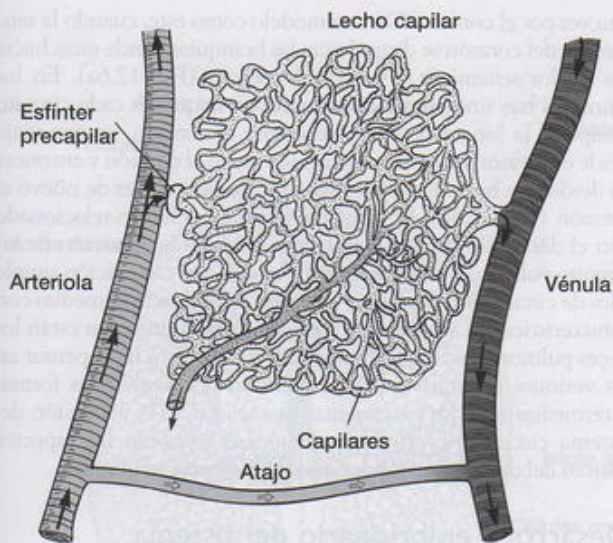


**FIGURA 12.3** Válvulas unidireccionales de las venas.

Las válvulas unidireccionales que hay en la luz de las venas evitan los movimientos retrógrados de la sangre y aseguran que el retorno sanguíneo se produzca en dirección al corazón (flecha vertical). La presión que hace que la sangre continúe moviéndose (flechas horizontales negras) procede de los órganos que rodean a las venas, generalmente los músculos, que las oprimen y las estrechan. Se representa la vista de una disección de la pata trasera de un león.

presiones temporales, evitando así las presiones excesivas que se podrían producir en algunos órganos especialmente sensibles, como el encéfalo o la médula espinal. La distribución del calor en el interior del cuerpo también está influida por la microcircula-



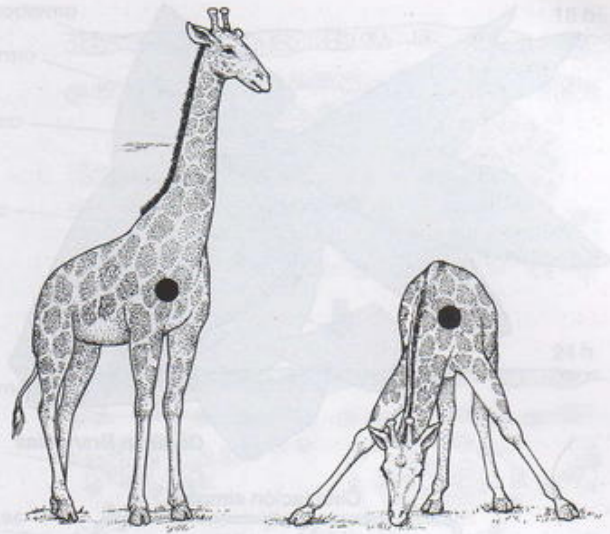


**FIGURA 12.4 Microcirculación.** En la microcirculación intervienen los lechos capilares, las arteriolas por las que la sangre llega hasta ellos y las vénulas por las que la sangre sale de ellos. En la figura se representan los flujos sanguíneos normales hasta un lecho capilar, por su interior, y el de drenaje (flechas negras). Unos músculos lisos de las paredes de las arteriolas forman unos pequeños anillos, los esfínteres precapilares, que regulan el paso de la sangre hacia los lechos capilares. También hay unos atajos directos que van desde el lado arterial al lado venoso de la circulación, que actúan como desvíos circulatorios (flechas huecas).

ción. Cuando un animal está en plena actividad, el exceso de calor es transportado por vía sanguínea hasta determinadas superficies del cuerpo, y los lechos capilares de la piel se abren para incrementar así el flujo sanguíneo que los atraviesa, aumentándose de esta forma la cantidad de calor que se disipa por la superficie del cuerpo. A las personas de raza blanca se les pone la piel roja cuando están haciendo algún ejercicio, lo que indica que su circulación periférica ha aumentado. Cuando están expuestas a unas condiciones ambientales frías, ocurre todo lo contrario. A medida que la temperatura corporal disminuye, la circulación periférica también lo hace, reduciéndose así la pérdida de calor, lo que contribuye a mantener la temperatura corporal. Ciertos estados emocionales también pueden hacer que aumente el flujo sanguíneo periférico, causando una mayor apertura de los lechos capilares. Cuando esto ocurre en la cara nos sonrojamos.

La microcirculación también está relacionada con la distribución de la sangre por el interior de los órganos que estén realizando una actividad. Los capilares son tan pequeños que en una hora sólo unas pocas gotas de sangre atraviesan cada uno de ellos. A pesar de ello, en conjunto, los lechos capilares representan un gran volumen, ya que si se estirasen unos a continuación de otros, llegarían a tener una longitud de 96 500 km, aproximadamente. Ningún animal puede tener todos sus capilares llenos de sangre al mismo tiempo, ya que si todos ellos se abriesen simultáneamente, todos los grandes vasos circulatorios se vaciarían de forma rápida y el sistema circulatorio dejaría de funcionar. Esto no sucede nunca ya que la sangre es dirigida, de manera selectiva, hacia los lechos capilares abiertos, sólo en los órganos que están en actividad.

Normalmente, no todos los tejidos del cuerpo están en actividad de manera simultánea, por lo que la cantidad de sangre disponible es suficiente para irrigar aquellos que lo estén en cada momento. Mediante esta irrigación selectiva, el volumen de sangre necesario en cada momento puede ser relativamente



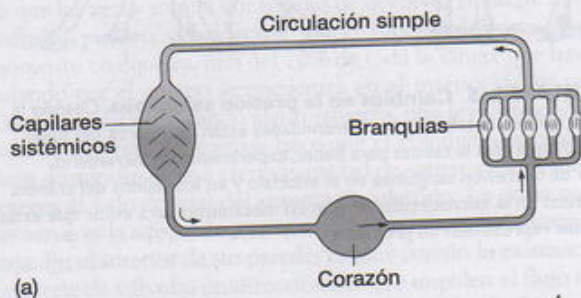
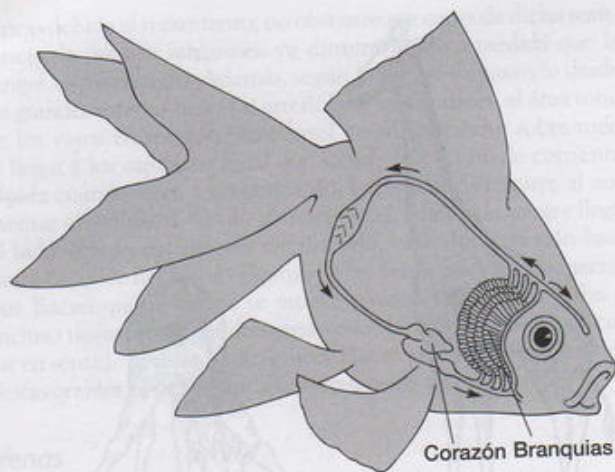
**FIGURA 12.5 Cambios en la presión sanguínea.** Cuando la postura cambia, la cabeza y las extremidades están muy cerca del suelo. Una jirafa que baja la cabeza para beber, experimenta un incremento brusco de la presión sanguínea en el encéfalo y en los tejidos del cráneo. Los ajustes en la microcirculación son un mecanismo para evitar que estas presiones representen un problema.

pequeño. No obstante, en algunas circunstancias, la microcirculación en determinados puntos se interrumpe, de forma que haya suficiente sangre disponible para irrigar los tejidos que en ese momento lo necesiten. Así, si hay más órganos en actividad que sangre disponible para ellos, la microcirculación actúa de forma preferente enviando más sangre a algunos de ellos. Si se realiza algún tipo de ejercicio fuerte inmediatamente después de haber realizado una comida copiosa, el tubo digestivo y los músculos esqueléticos compiten por tener un riego sanguíneo abundante para cubrir sus respectivas necesidades; en ese caso la sangre es dirigida preferentemente hacia los músculos esqueléticos abriéndose más plexos capilares en ellos y el estómago recibe un riego sanguíneo menor. Los humanos, mientras realizamos algún ejercicio podemos padecer «calambres en el estómago», que se deben a la **isquemia**, es decir, de la falta de un riego sanguíneo suficiente hacia el estómago como para cubrir sus necesidades metabólicas. Después de una herida o un trauma grave, la microcirculación puede dejar de regular la distribución del riego sanguíneo. Cuando ocurre esto, lo que los médicos denominan un estado de shock, o más concretamente un **shock hipotensivo**, se producen una serie de acontecimientos en cascada. Se abren simultáneamente demasiados vasos para la cantidad de sangre que hay disponible en ese momento, con lo que la presión sanguínea desciende bruscamente y la circulación llega a detenerse. Si no se sale de este estado rápidamente, pronto se produce la muerte de la persona. Las «armas químicas» de algunas serpientes venenosas actúan aprovechándose de esta característica fisiológica del sistema cardiovascular. Cuando el veneno es inoculado en una presa, le provoca un estado de shock, lo que ayuda a la serpiente a matarla de una manera rápida.

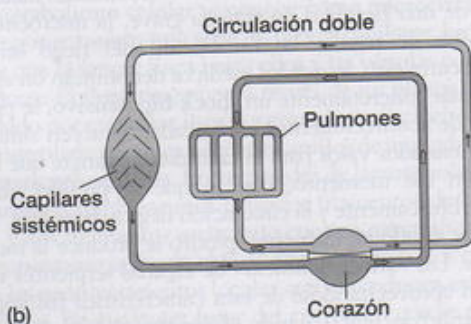
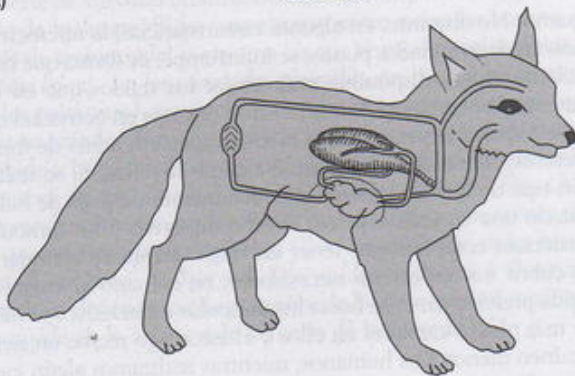
### Circulación simple y doble

La sangre circula siguiendo uno de los dos modelos generales existentes. La mayor parte de los peces tienen una **circulación simple**, en la que en cada circuito completo, la sangre solamente pasa





(a)



(b)

**FIGURA 12.6** Circulación simple y doble. (a) En la circulación simple de los peces, el corazón, las branquias y los capilares sistémicos se disponen en serie (las flechas indican el sentido de la circulación). (b) En la circulación doble de la mayoría de los amniotas participan el corazón, los pulmones y los capilares sistémicos. La sangre pasa dos veces por el corazón en cada ciclo. Hay un circuito circulatorio para los pulmones y otro para los tejidos sistémicos, y ambos corren paralelos entre sí.

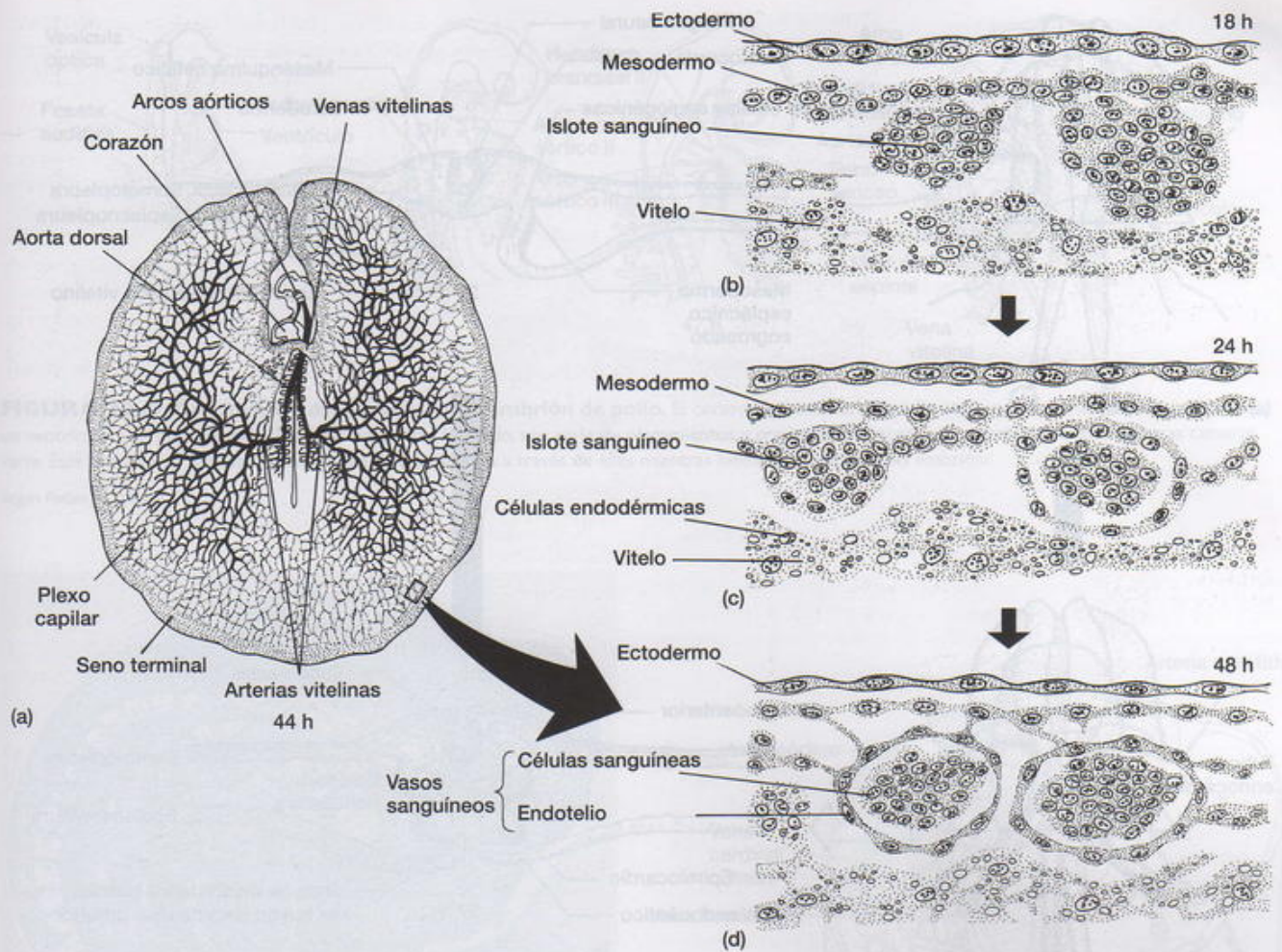
una vez por el corazón. Con un modelo como éste, cuando la sangre sale del corazón se dirige hacia las branquias, desde éstas hacia los tejidos sistémicos y vuelve al corazón (Fig. 12.6a). En los amniotas hay una **circulación doble**, en la que en cada circuito completo la sangre pasa dos veces por el corazón, ya que viaja desde el corazón hasta los pulmones, vuelve al corazón y entonces va desde éste hacia los tejidos sistémicos, para volver de nuevo al corazón (Fig. 12.6b). El principal avance evolutivo relacionado con el desarrollo de esta circulación doble es la aparición de un circuito pulmonar. Entre estos vertebrados con circulación simple y los de circulación doble hay una serie de formas intermedias con características de ambos. Entre estas formas intermedias están los peces pulmonados, los anfibios y los reptiles. Esto hace pensar en las ventajas adaptativas que intentaron aprovechar las formas intermedias y en los sucesos más destacados de la evolución del sistema circulatorio. A continuación se revisarán los aspectos básicos del desarrollo embrionario del sistema circulatorio.

## Desarrollo embrionario del sistema cardiovascular

La mayoría de los vasos sanguíneos se desarrollan a partir del mesodermo embrionario (o a partir del mesénquima) y empiezan a hacerlo casi inmediatamente después de la aparición de estas capas germinales. Unos pequeños grupos de células mesodérmicas, denominados **islotos sanguíneos**, marcan el inicio del desarrollo del sistema cardiovascular (Fig. 12.7a-d). Estos islotos sanguíneos darán origen tanto a los vasos sanguíneos como a las células sanguíneas, de manera que están relacionados con la **angiogénesis** (formación de los vasos sanguíneos) y la **hematopoyesis** (formación de las células sanguíneas). Los islotos sanguíneos se van uniendo unos con otros formando una red vascular que conecta las distintas partes del embrión entre sí, con la fuente de alimentos y con los órganos respiratorios. El corazón embrionario tiene forma tubular y casi desde su formación funciona de manera autónoma, latiendo rítmicamente y enviando sangre hacia la red vascular en desarrollo. En el embrión temprano, estos latidos cardíacos contribuyen principalmente a estimular la formación de nuevos vasos sanguíneos. Igual que en el adulto, el sistema cardiovascular del embrión, a mitad y al final del desarrollo, cumple un papel activo y fundamental en la respiración, el metabolismo, la excreción y el crecimiento.

Nada más formarse, el corazón de los embriones de los vertebrados ya es contráctil y ya está formado por cuatro cámaras. La primera es el **seno venoso**, hasta el que llega el retorno sanguíneo. A continuación, la sangre pasa a una **aurícula** (o **atrio**), desde ésta a un **ventrículo** y finalmente llega a la cuarta cámara, el **bulbo arterial** (o **bulbus cordis**). Desde el cual la sangre abandona el corazón y entra en las arterias que salen de él hasta las diferentes partes del cuerpo del embrión. En la mayoría de los tetrápodos las cuatro cámaras del corazón tubular se forman a partir del mesodermo esplácnico. El desarrollo del corazón comienza cuando a partir de las células del mesodermo esplácnico se forman un par de **tubos endocárdicos** medianos (Fig. 12.8a,b). Las demás células del mesodermo esplácnico proliferan para formar unos engrosamientos laterales, el **epimiocardio** par. Las células de los tubos endocárdicos y del epimiocardio crecen hacia la línea media y se fusionan, formándose así un corazón único y tubular, con una posición central. Los tubos endocárdicos, una vez que se han fusionado, forman el revestimiento endotelial del corazón, el **endocardio**, y el epimiocardio origina la gruesa capa muscular de la pared cardíaca, el **miocardio**, y un delgado peritoneo visceral que reviste la superficie del corazón.





**FIGURA 12.7** Formación de las células sanguíneas en el embrión. (a) Embrión de pollo con alrededor de 44 horas de incubación (vista ventral). El sistema circulatorio ya está bien desarrollado. Los islotes sanguíneos periféricos se reúnen y forman los vasos vitelinos principales. (b-d) Detalles del desarrollo de los vasos sanguíneos. (b) Tras 18 horas de incubación, unas células mesodérmicas se han agrupado para formar los islotes sanguíneos. (c) Estado del desarrollo tras 24 horas de incubación. (d) A las 44-48 horas de incubación, ya se han formado los diferentes vasos sanguíneos y las células sanguíneas, que están formando parte de la red vascular vitelina.

Según Patten y Carlson.

Tras esta serie de fusiones, ya está formado el corazón embrionario de cuatro cámaras (Fig. 12.8c).

Con el consiguiente plegamiento este corazón tubular puede adoptar diferentes apariencias, pero internamente, la ruta del flujo sanguíneo sigue siendo la misma (Fig. 12.9). En la mayoría de los peces, los adultos conservan el corazón tetracameral del embrión. No obstante, en los peces pulmonados y en los tetrápodos, se producen diversos grados de subdivisión interna, por lo que aparecen compartimientos internos adicionales en el corazón y algunas de las cámaras originales pueden reducirse o quedar «absorbidas» por otras partes del sistema vascular del adulto. Iremos revisando estas modificaciones anatómicas y sus significados funcionales a medida que avancemos en el presente capítulo. En primer lugar, veremos la estructura básica de las principales arterias y venas, es decir, el sistema de distribución sanguínea sobre el que actúa el corazón (Fig. 12.10).

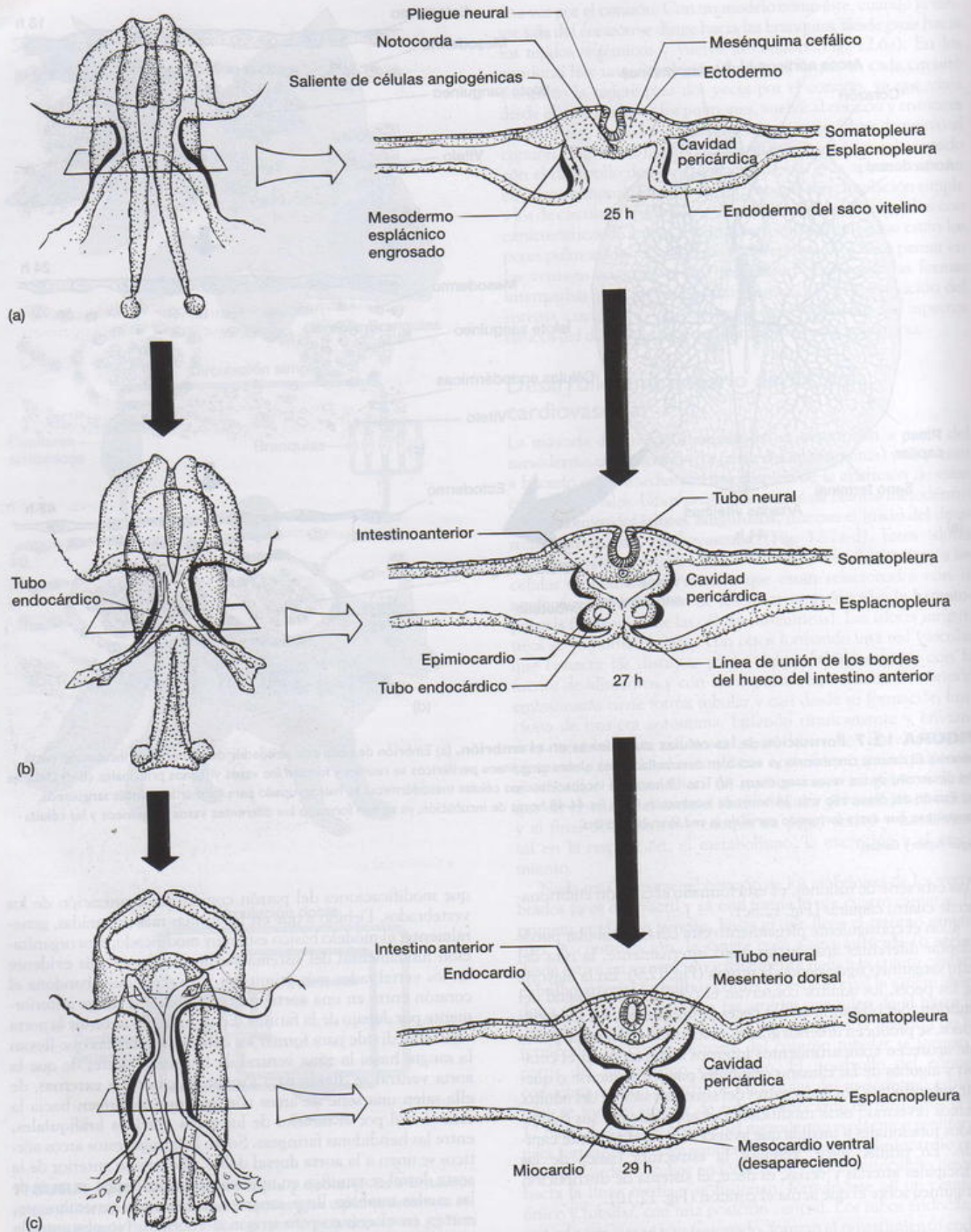
### Filogenia del sistema cardiovascular

Los vasos del sistema cardiovascular son tan diversos como los órganos que irrigan. No obstante, estas variaciones no son más

que modificaciones del patrón común de organización de los vertebrados. Debido a que en las formas más avanzadas, generalmente, el modelo básico está muy modificado, esta organización fundamental del sistema cardiovascular es más evidente en los vertebrados más primitivos. La sangre que abandona el corazón entra en una **aorta ventral** impar y se dirige anteriormente por debajo de la faringe. En su extremo anterior la aorta ventral se divide para formar las **carótidas externas** que llevan la sangre hasta la zona ventral de la cabeza. Antes de que la aorta ventral se divida para formar las carótidas externas, de ella salen una serie de **arcos aórticos**, que se dirigen hacia la zona dorsal por el interior de los **arcos aórticos branquiales**, entre las hendiduras faríngeas. Sobre la faringe, estos arcos aórticos se unen a la **aorta dorsal** doble. El extremo anterior de la aorta dorsal se ramifica en unas **carótidas internas**, a través de las cuales también llega sangre a la cabeza y, generalmente, entran en el cráneo para irrigar al encéfalo. No obstante, la aorta dorsal propiamente dicha, transporta la sangre en sentido posterior (Figs. 12.10 y 12.11).

Aproximadamente, a la altura del hígado, el par de aortas dorsales se unen para formar una única **aorta**, que lleva la san-

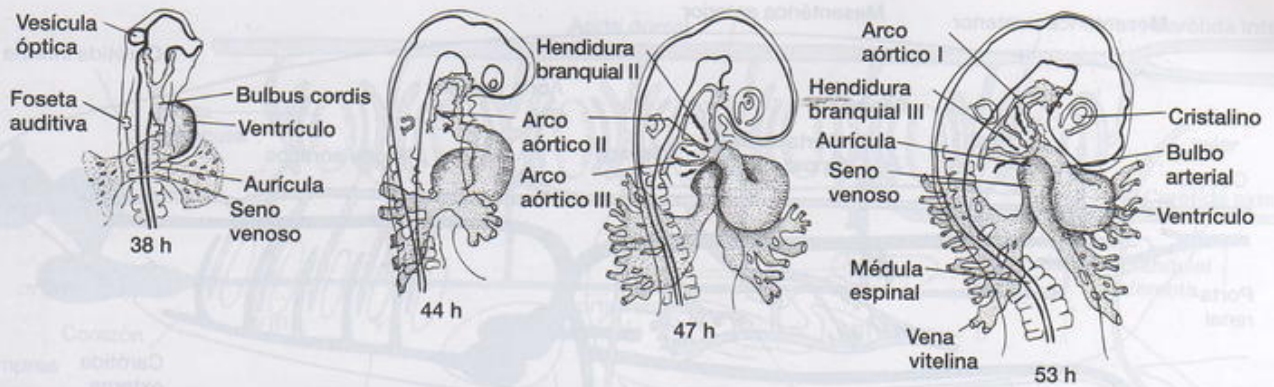




**FIGURA 12.8 Formación del corazón en el embrión.** Embrión de pollo en diferentes estados de incubación (25, 27 y 29 horas, respectivamente). Se han representado vistas ventrales (a la izquierda) y secciones transversales (a la derecha) de la formación del corazón. (a) Las células angiogénicas surgen del epimiocardio, una zona engrosada del mesodermo esplácnico. (b) Las células angiogénicas se diferencian y dan origen a un par de tubos endocárdicos. (c) Estos tubos endocárdicos se fusionan medialmente, para dar un tubo endocárdico único, el futuro revestimiento interno del corazón. A partir del grueso epimiocardio se forma un delgado peritoneo sobre la superficie del corazón y un grueso miocardio, que constituye las paredes muscularizadas del corazón.

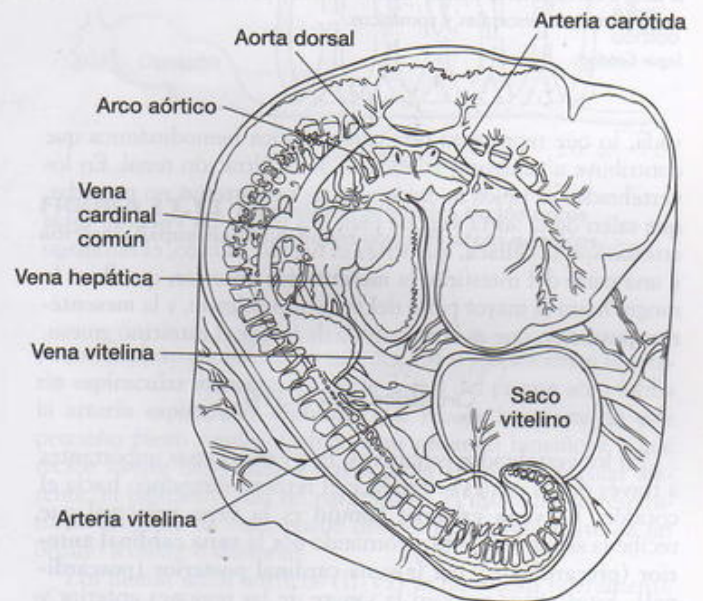
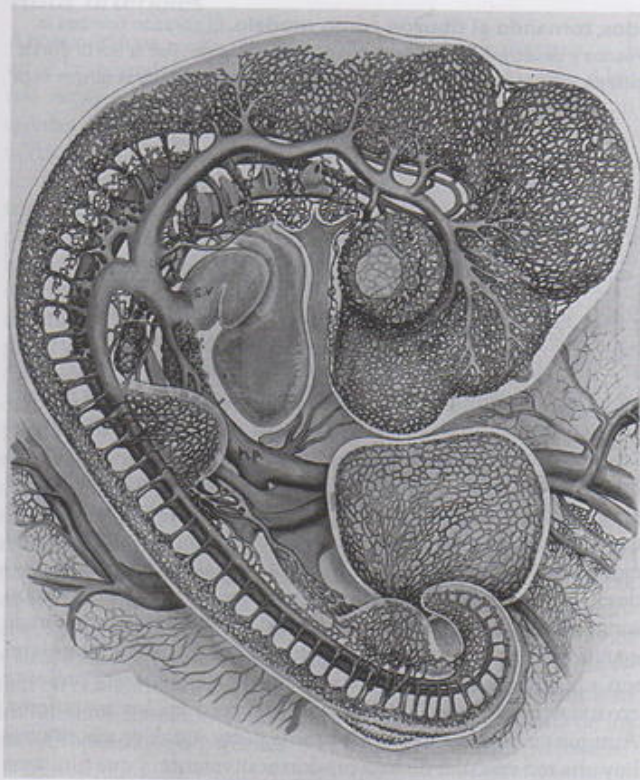
Según Patten y Carlson.





**FIGURA 12.9** Crecimiento del corazón en el embrión de pollo. El corazón tetracameral está formado por un seno venoso, una aurícula, un ventrículo y un bulbo arterial. Una vez que se han formado, una serie de plegamientos y crecimientos hacen que la posición relativa de estas cámaras varíe. Este proceso no implica un cambio del flujo sanguíneo a través de ellas mientras funciona el corazón del embrión.

Según Patten y Carlson.



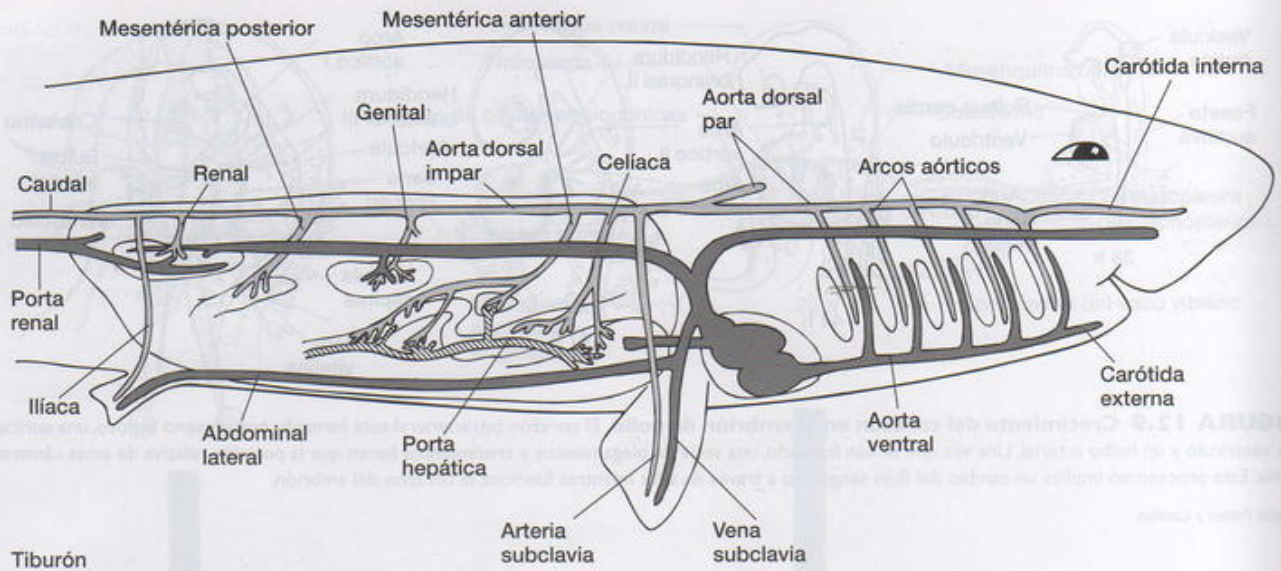
**FIGURA 12.10** Sistema cardiovascular en un pollo de cuatro días. Se representa la circulación venosa a través de las venas cardinales anterior y posterior, y cómo éstas se reúnen para formar una vena cardinal común que entra en el seno venoso. El retorno de las venas vitelinas se produce a través de la poscava, pasando por las sinuosidades hepáticas, para entrar en el corazón por la vena hepática. La circulación arterial también está ya bien desarrollada. Los arcos aórticos rodean la faringe para unirse por encima de ésta y formar la aorta dorsal, que lleva la sangre a la cabeza por medio de las arterias carótidas. La aorta dorsal también se dirige en sentido posterior, para finalmente formar las arterias vitelinas que van hasta el saco vitelino.

Según Patten.

gre hacia la zona posterior del cuerpo y finalmente se extiende por la cola formando la **arteria caudal**. En su recorrido, de la aorta dorsal salen una gran cantidad de **arterias parietales** que se dirigen hacia la pared del cuerpo, así como algunas de las arterias principales, generalmente pares, que se dirigen hacia los tejidos somáticos. Las **arterias subclavias** llevan la sangre a las extremidades anteriores (aletas o patas) y generalmente surgen

como ramificaciones de la aorta dorsal, igual que las **arterias ilíacas** que irrigan las extremidades posteriores. Las gónadas reciben la sangre por medio de unas **arterias genitales** (ováricas o testiculares). Las grandes y pares **arterias renales**, que van hasta los riñones, también salen como ramificaciones de la aorta dorsal. Esto asegura que los riñones reciban sangre del principio del circuito arterial, cuando la presión sanguínea aún es bastante ele-





**FIGURA 12.11** Esquema del sistema circulatorio de los vertebrados, tomando al tiburón como modelo. El corazón bombea la sangre hacia la aorta ventral, desde la cual se distribuye hacia los arcos aórticos pareados y desde éstos pasa hacia la aorta dorsal impar. Por la aorta dorsal la sangre corre anteriormente hacia la cabeza y posteriormente hacia el resto del cuerpo, saliendo una serie de ramas principales por las que la sangre llega hasta los tejidos viscerales y somáticos.

Según Goodrich.

vada, lo que representa una característica hemodinámica que contribuye a aumentar la eficacia de la filtración renal. En los vertebrados es típica la existencia de tres arterias no pareadas, que salen de la aorta ventral para ir a irrigar las vísceras. Estas arterias son la **celiaca**, que irriga el hígado, el bazo, el estómago y una parte del intestino, la **mesentérica anterior**, que lleva la sangre hasta la mayor parte del intestino delgado, y la **mesentérica posterior**, que es la encargada de irrigar el intestino grueso.

#### Circulación renal (p. 539)

En los vertebrados primitivos, hay varias venas importantes a través de las cuales se produce el retorno sanguíneo hacia el corazón. La **vena cardinal común** es la vena principal que recibe la sangre que está retornando por la **vena cardinal anterior (precardinal)** y por la **vena cardinal posterior (poscardinal)**. Estas venas recogen la sangre de las regiones anterior y posterior del cuerpo, respectivamente. Las venas procedentes de las extremidades anteriores desembocan en la vena cardinal común a través de la **vena subclavia**. Las venas que vienen de la pared del cuerpo de los flancos del animal también desembocan en la vena cardinal común por medio de la **vena abdominal lateral**.

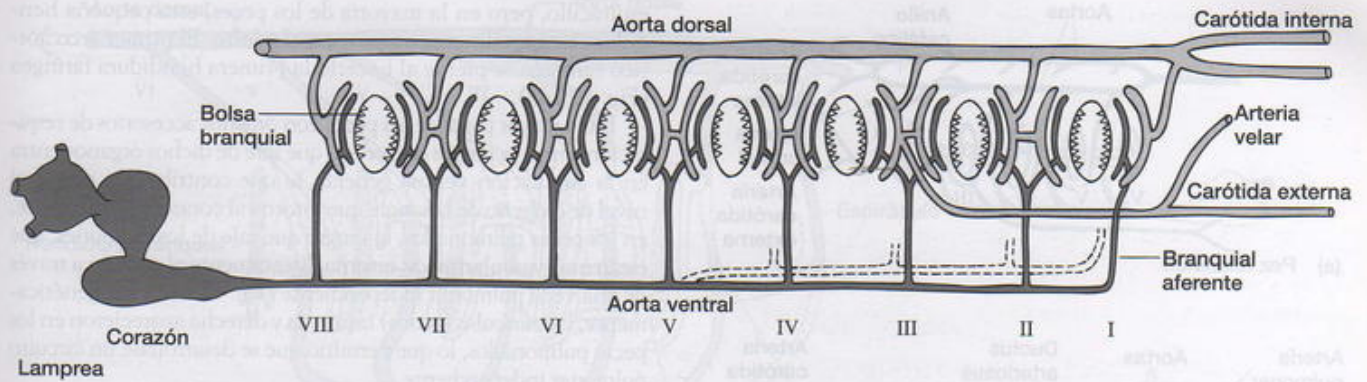
Un **sistema porta** es una ruta vascular que comienza en un grupo de capilares y va hasta otro sin pasar por el corazón. En la circulación venosa de los vertebrados hay dos sistemas porta importantes. El sistema porta hepático se inicia en los capilares de las paredes del tubo digestivo y corre, como una gran **vena porta hepática**, hasta el hígado, en donde finaliza en los capilares y senos sanguíneos hepáticos. Esta vena porta hepática transporta los nutrientes absorbidos en el tubo digestivo directamente hasta el hígado para que sean almacenados o para que muchos productos finales de la digestión sean procesados en él. El sistema porta renal lleva la sangre que retorna desde los plexos capilares de la cola o de las extremidades posteriores, por medio de un

par de **venas porta renales**, que desembocan en los capilares del interior de los riñones.

La función del sistema porta renal no se conoce bien, puesto que la sangre procedente de la región caudal llega por este sistema hasta los riñones, algunos han propuesto que representaría una ruta directa para llevar hasta los riñones los subproductos metabólicos resultantes de la actividad locomotora de la musculatura caudal. Otros han propuesto que representaría una forma de aumentar la filtración renal. La sangre arterial que entra en las arterias renales directamente desde la aorta dorsal tiene una presión elevada; la sangre venosa del sistema porta renal tiene una presión baja. La filtración renal depende, en parte, de una elevada presión inicial que permita la extracción de líquido desde la sangre hacia los túbulos renales, pero la baja presión sanguínea del sistema porta renal ayudaría en la recuperación de agua y de otros solutos útiles, haciendo que estos fluidos volvieran a la circulación general. El sistema porta renal está presente en todas las clases de vertebrados excepto en los mamíferos. Aunque en éstos no exista el sistema porta renal, en sus riñones hay una red vascular de baja presión equivalente, y que funciona de una manera similar, recuperando fluidos desde la orina en formación.

Las modificaciones filogenéticas a partir de este modelo básico de disposición de las arterias y venas están muy relacionadas con determinados cambios funcionales. En la transición desde el medio acuático al terrestre, las branquias han sido sustituidas por pulmones, lo que se ha visto acompañado del desarrollo de una circulación pulmonar. En algunos peces, y sobre todo en los tetrápodos, las venas cardinales están menos relacionadas con el retorno sanguíneo. En lugar de ellas, se han desarrollado una importante **poscava (vena cava posterior)**, que recoge la sangre del extremo posterior del cuerpo, y una **precava (vena cava anterior)**, que lo hace del extremo anterior. Empezando por los vasos arteriales, a continuación revisaremos las principales modificaciones filogenéticas del sistema cardiovascular.





**FIGURA 12.12** Arcos aórticos, branquias y arterias anteriores de la lamprea.

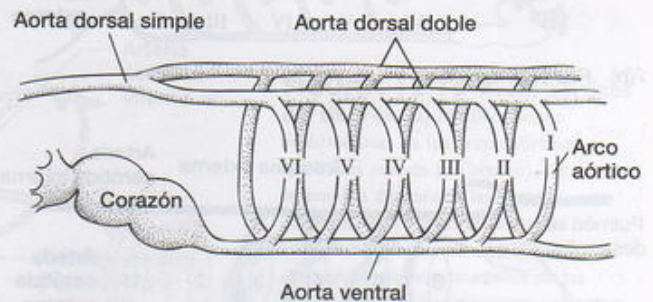
Según Hardisty.

### Vasos arteriales

**Arcos aórticos** El número original de arcos aórticos, y de arcos branquiales, aún es objeto de bastante controversia. Algunos ostracodermos tenían al menos diez pares de arcos branquiales y por tanto probablemente tenían diez pares de arcos aórticos. El número de pares de arcos aórticos en las especies actuales es variable. Las lampreas tienen 8 (Fig. 12.12), mientras que los mixinos tienen 15. Algunas especies de tiburones poseen 10 ó 12 pares. No obstante, generalmente sólo aparecen hasta 6 pares durante el desarrollo embrionario de los peces gnátostomados y en todos los tetrápodos. De acuerdo con esto, durante el desarrollo embrionario normalmente aparecen seis pares de arcos aórticos, que se designan mediante números romanos (I-VI; Fig. 12.13). Las variaciones filogenéticas relacionadas con los arcos aórticos pueden ser bastante complejas (Fig. 12.14a-e; véase también la Fig. 12.17a-c). Así, hacer referencia al modelo básico de seis pares de arcos ayuda a simplificar este complejo asunto anatómico. No obstante, el lector debe tener en cuenta que algunos autores prefieren utilizar otros números para designar los arcos aórticos. Algunos usan una numeración hasta el diez, considerando éste como el posible número primitivo. Otros eluden el esfuerzo de buscar homólogas, ignorando los arcos que se han perdido filogenéticamente y simplemente numeran los arcos de acuerdo a como se disponen en el adulto, por ejemplo, 1, 2 y 3. En este libro, se emplean los números romanos en un intento de seguir la filogenia de los arcos, tomando seis pares como el modelo embrionario básico.

**Peces** Inmediatamente después de ramificarse a partir de la aorta ventral, los arcos aórticos se dividen para formar los plexos capilares del interior de las branquias. La parte de cada arco aórtico que lleva la sangre hasta la branquia correspondiente es la arteria aferente, y la parte dorsal por la que la sangre sale de la branquia es la arteria eferente. Los plexos capilares que hay entre ellas, recorren parcial o totalmente las branquias, y desembocan primero en un anillo colector que se une a la arteria eferente.

En los condriictios, la primera hendidura faríngea está reducida, pero no ausente, y forma un pequeño **espiráculo**. Durante el desarrollo embrionario, la parte ventral del primer arco aórtico, que normalmente sería el encargado de irrigar la primera hendidura faríngea, no aparece. En su lugar, sale hacia el espiráculo una rama vascular desde el anillo colector, formando un



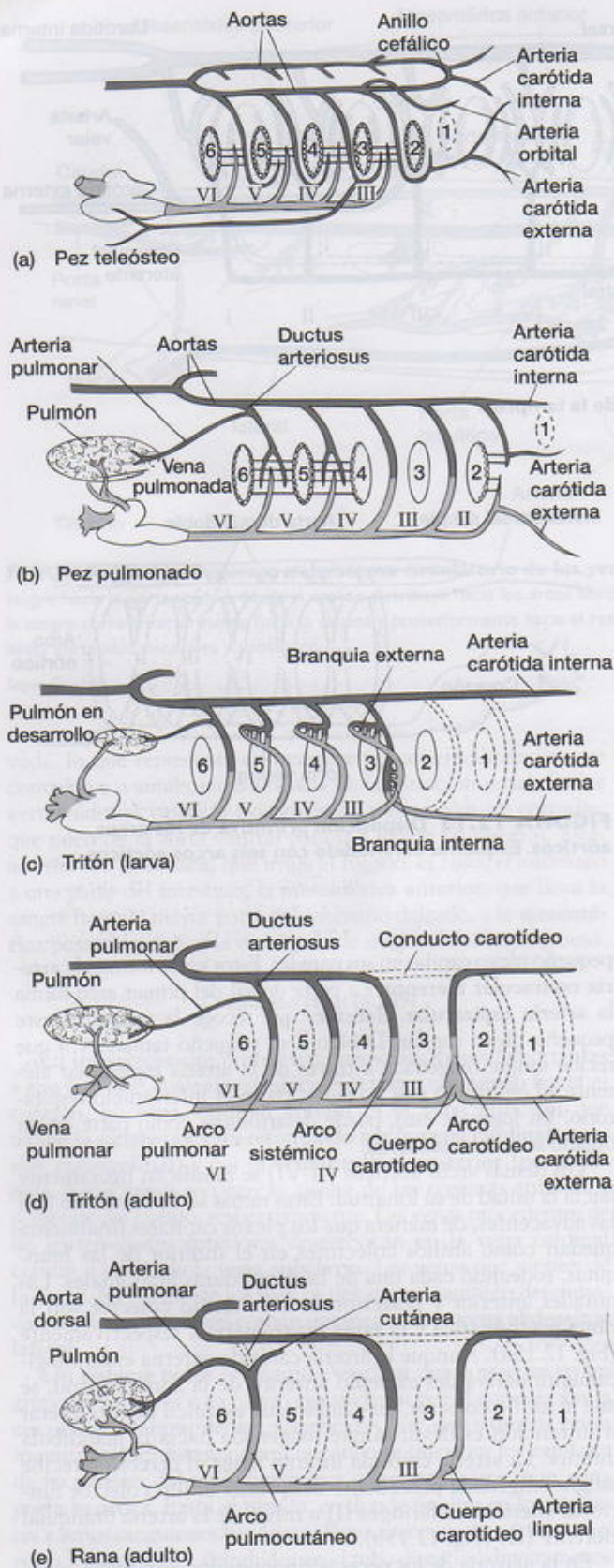
**FIGURA 12.13** Disposición primitiva de los arcos aórticos. Esquema del modelo con seis arcos aórticos.

pequeño plexo capilar en sus paredes. Estos vasos forman la **arteria espiracular aferente**. La parte dorsal del primer arco forma la **arteria espiracular eferente**, que recoge la sangre de este pequeño plexo capilar. Debido a su pequeño tamaño y a que recibe sangre oxigenada a través de la arteria espiracular aferente, el espiráculo casi no participa en el intercambio respiratorio. En lugar de esto, puede desarrollarse como parte de un órgano secretor o sensorial.

Los demás arcos aórticos (II-VI) se ramifican ligeramente hacia la mitad de su longitud. Estas ramas se van uniendo con las adyacentes, de manera que los plexos capilares finalmente quedan como anillos colectores en el interior de las branquias, rodeando cada una de las hendiduras branquiales. Las mitades anterior y posterior de cada anillo colector son la **rama pretremática** y la **rama posttremática**, respectivamente (Fig. 12.15a). Aunque la arteria carótida externa embriológicamente deriva del extremo anterior de la aorta ventral, se une al anillo colector, un cambio que es difícil de interpretar si su función es llevar sangre oxigenada hacia la mandíbula inferior. La arteria carótida interna irriga el cerebro y recibe sangre oxigenada procedente del primer anillo colector funcional (hendidura faríngea II) a través de la arteria branquial eferente (II) (Fig. 12.15b).

En la mayoría de los peces actinoptergios, hay cuatro pares de arcos aórticos (III-VI) que se originan en la aorta ventral. Estos arcos suministran sangre a las branquias asociadas a cinco hendiduras faríngeas. En el esturión y otras pocas especies, la primera hendidura faríngea se conserva en forma de pequeño





**FIGURA 12.14** Arcos aórticos de los anamniotas y algunos de sus derivados. Esquemas del modelo básico con seis arcos aórticos. (a) Pez teleosteo. (b) Pez pulmonado (*Protopterus*). (c) Larva de tritón y formas neoténicas. (d) Tritón adulto. (e) Rana adulta.

Según Goodrich.

espiráculo, pero en la mayoría de los peces, esta pequeña hendidura está totalmente ausente en el adulto. El primer arco aórtico también se pierde al hacerlo la primera hendidura faríngea (Fig. 12.14a).

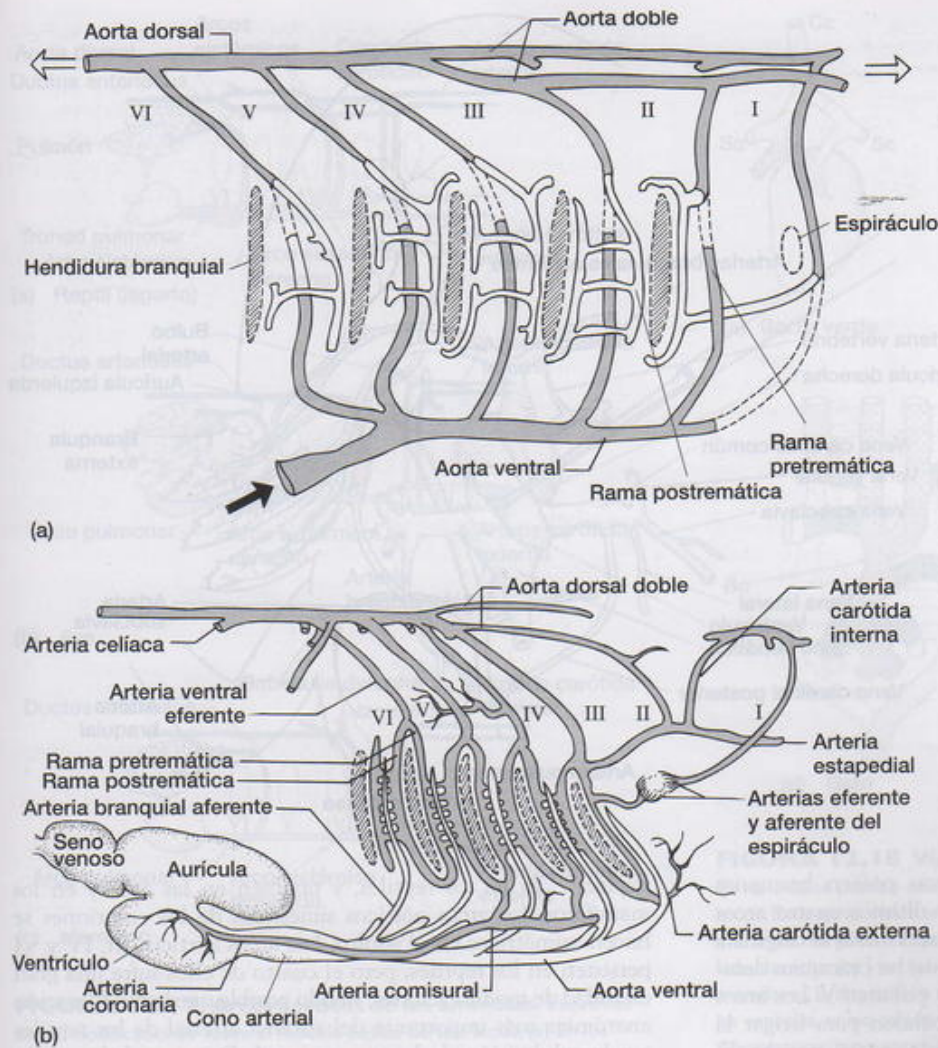
En la mayor parte de los peces con órganos accesorios de respiración aérea, la sangre oxigenada que sale de dichos órganos entra en la circulación venosa general, lo que contribuye a elevar el nivel de oxígeno de la sangre que retorna al corazón. No obstante, en los peces pulmonados, la sangre que sale de los pulmones, que están muy vascularizados, retorna directamente al corazón a través de una vena pulmonar independiente (Fig. 12.14b). Filogenéticamente, las aurículas (atrios) izquierda y derecha aparecieron en los peces pulmonados, lo que permitió que se desarrollase un circuito pulmonar independiente.

En los peces pulmonados, igual que sucede en los demás peces, la primera hendidura faríngea está reducida y queda como un espiráculo que no actúa en la respiración. El arco aórtico asociado a ella (I) también está reducido. En el pez pulmonado australiano *Neoceratodus*, las otras cinco hendiduras faríngeas están comunicadas con las branquias funcionales, que están irrigadas por cuatro arcos aórticos (III-VI). En el pez pulmonado africano *Protopterus*, las branquias tercera y cuarta están totalmente ausentes, pero los arcos aórticos III y IV siguen existiendo (Fig. 12.14b). En todos los peces pulmonados, los vasos eferentes del arco aórtico más posterior (VI), dan origen a la arteria pulmonar, pero mantienen su conexión con la aorta dorsal por medio de un corto ductus arteriosus (conducto arterioso).

Si el lector intenta imaginarse el flujo sanguíneo relacionado con este tipo de disposición anatómica, podrá darse cuenta de la equivocación que sugiere. Por ejemplo, hay que darse cuenta de que la sangre pobre en oxígeno que fluye por la aorta ventral, pasa directamente por los arcos II, V y VI al recorrer los plexos capilares, se carga de oxígeno y entra en la aorta dorsal como sangre oxigenada. Pero también hay que ver que en el pez pulmonado africano, la sangre pobre en oxígeno que va por la aorta ventral, dispone de una ruta alternativa, ya que puede desviarse por los arcos III y IV, que no están relacionados con las branquias. Teóricamente, la sangre podría llegar a la aorta dorsal sin haber sufrido modificación alguna, es decir, sin haberse oxigenado. Si sucediese esto, tal y como la disposición anatómica parece sugerir, en la aorta dorsal se produciría una mezcla de sangre oxigenada y desoxigenada, reduciéndose así la concentración de oxígeno en la sangre que a continuación irá a bañar los tejidos sistémicos; aparentemente, esto está en contradicción con las supuestas ventajas que podrían ofrecer unos pulmones capaces de respirar en el aire.

Por todo esto, los primeros anatomistas consideraron esta disposición de los arcos aórticos como poco eficaz, pero justificaban este modelo argumentando que los peces pulmonados no son animales con respiración totalmente acuática, ni animales con respiración totalmente aérea. Los peces pulmonados son capaces de respirar de ambas formas, pero no lo hacen particularmente bien de ninguna de las dos maneras. Esta opinión errónea, según la cual los peces pulmonados están «diseñados» de forma imperfecta en comparación con otros vertebrados más avanzados, fue abandonada cuando se realizaron estudios detallados y completos sobre la fisiología del aparato circulatorio de estos animales. En realidad, se produce muy poca mezcla de sangre oxigenada y desoxigenada, sobre todo gracias a la actuación del corazón, como veremos más adelante en este mismo capítulo.





**FIGURA 12.15 Arcos aórticos del tiburón.** (a) Modificaciones embrionarias de los arcos aórticos. Los vasos nuevos (en blanco), hacen que se puedan diferenciar las partes pretemáticas y posttemáticas de los anillos colectores, que son los que reciben la sangre procedente de las arterias branquiales aferentes y la pasan a las arterias branquiales eferentes, derivadas respectivamente de las partes ventral y dorsal de los arcos aórticos. (b) Disposición de los arcos aórticos en un tiburón adulto. Los números romanos indican el orden de los arcos aórticos.

Según Kent.

**Anfibios** También se cometió el mismo error al considerar que el sistema cardiovascular de los anfibios estaba «diseñado» de manera imperfecta, por las mismas razones. La disposición anatómica de los arcos aórticos de estos animales también sugiere que se produce una mezcla de sangre oxigenada procedente de las branquias con sangre desoxigenada que retorna desde el resto del cuerpo.

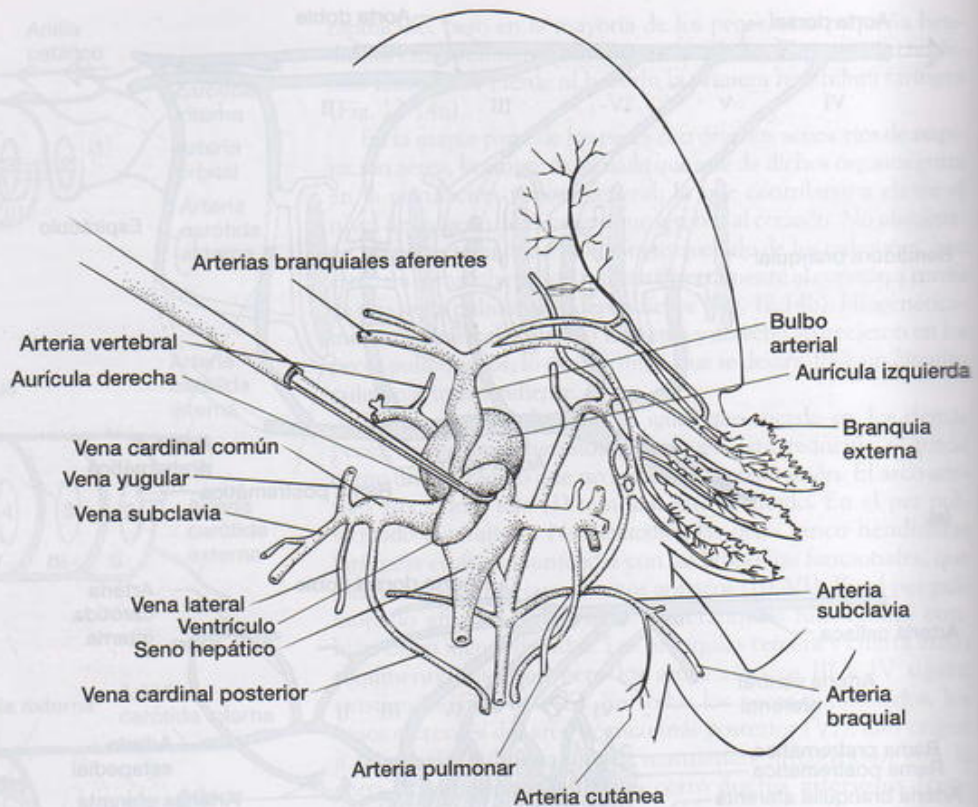
En los anfibios, los dos primeros arcos aórticos (I y II) desaparecen pronto durante el desarrollo. La disposición de los otros arcos es diferente en las larvas y en los adultos ya metamorfoseados. En la mayoría de las larvas de los tritones y salamandras, los arcos aórticos III, IV y V se encuentran en las branquias externas, y el último arco aórtico (VI) da origen a la arteria pulmonar que irriga el pulmón en desarrollo. Una llamativa excepción se da en el perrillo de fango *Necturus*, un urodelo neoténico, en el que parte del sexto arco desaparece, conservándose únicamente su porción dorsal, que queda formando la base de la arteria pulmonar (Figs. 12.16 y 12.19). En la mayoría de los tritones y salamandras, las branquias externas desaparecen cuando la larva se transforma en el adulto, pero los arcos aórticos se conservan y se transforman en los vasos sistémicos principales.

El corto tramo de la aorta dorsal situado entre los arcos aórticos III y IV, denominado **conducto carotídeo**, generalmente se

pierde durante la metamorfosis. Esto obliga a que las carótidas se llenen de sangre que procede de un derivado de la aorta ventral. La porción de la aorta ventral situada entre los arcos III y IV da origen a la **arteria carótida común**, la cual da paso a la carótida externa (que procede de la región anterior de la aorta ventral) y a la carótida interna (formada por el tramo anterior de la aorta dorsal unido al tercer arco aórtico). El **cuerpo carotídeo** es un pequeño grupo de células sensoriales asociadas a capilares, situado generalmente cerca del punto en que la arteria carótida común se ramifica. Su función no es bien conocida, aunque parece seguro que actúa como órgano sensorial para la detección del contenido de gases y de la presión de la sangre, pero también parece que puede tener una cierta función endocrina.

Los dos arcos siguientes (IV y V) constituyen los vasos sistémicos principales que se unen con la aorta dorsal. El último arco aórtico (VI) también se une con la aorta dorsal y su corto tramo final es el ductus arteriosus. Un poco antes de unirse con la aorta dorsal, este sexto arco origina la arteria pulmonar, que a su vez se divide, dando lugar a pequeños vasos que se dirigen hacia la parte inferior de la boca, la faringe y el esófago, antes de terminar entrando en los pulmones. En las salamandras sin pulmones, la arteria pulmonar, si persiste, irriga la piel del cuello y del dorso.





**FIGURA 12.16** Arcos aórticos del perrillo de fango *Necturus* (vista ventral).

Generalmente en las ranas, las larvas poseen branquias externas que están relacionadas con los últimos cuatro arcos aórticos (III-VI) y la arteria pulmonar embrionaria se origina a partir del arco VI. Durante la metamorfosis, las branquias desaparecen junto con el conducto carotídeo y el arco V. Los arcos que se mantienen (III, IV y VI) se expanden para irrigar la cabeza, el cuerpo y el circuito pulmonar, respectivamente. El tercer arco aórtico y el fragmento de la aorta dorsal correspondiente se transforman en la carótida interna y la prolongación anterior de la aorta ventral pasa a ser la carótida externa. Tanto la carótida interna como la externa se ramifican a partir de la carótida común, que es la sección de la aorta ventral situada entre los arcos III y IV.

En el punto de origen de la carótida interna suele haber un cuerpo carotídeo. El siguiente arco aórtico (IV) se ensancha y se une con la aorta dorsal, la principal arteria sistémica que lleva la sangre al cuerpo. El último arco (VI) pierde su conexión con la aorta dorsal ya que el ductus arteriosus se cierra y da origen a la **arteria pulmocutánea**. Una rama de esta última queda ahora como una arteria pulmonar bien desarrollada, que entra en el pulmón. La otra rama es la **arteria cutánea**, por la que la sangre llega a la piel del dorso y de los flancos de la pared del cuerpo.

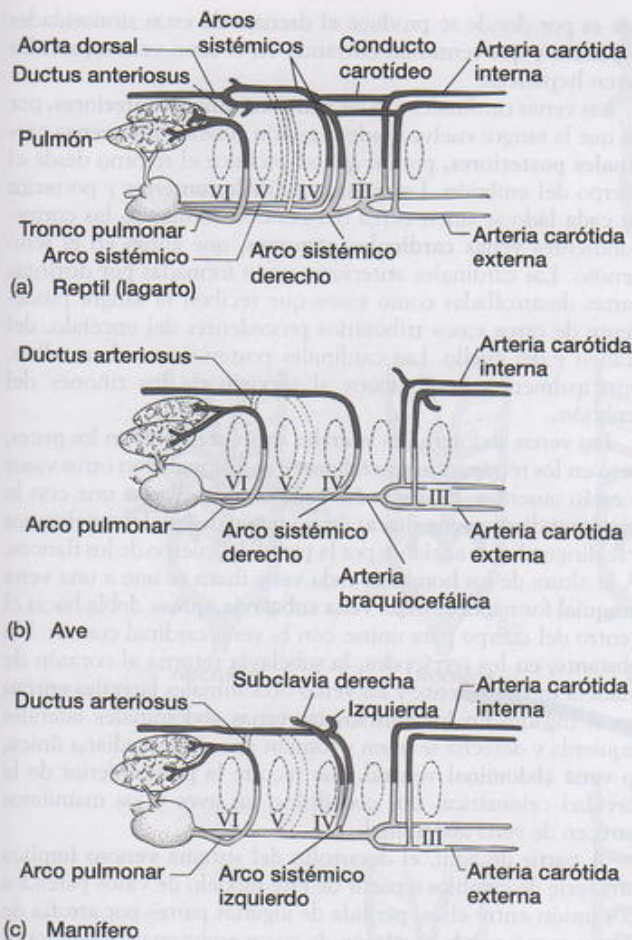
Algunos de los primeros morfólogos llegaron a la conclusión de que el flujo sanguíneo de los anfibios debía ser poco eficaz debido a esta disposición anatómica, pues pensaban, por ejemplo, que la sangre oxigenada que retorna al corazón debería mezclarse con la sangre desoxigenada que retornaba desde los tejidos sistémicos.

Basta con decir que en realidad esto no ocurre, pero esta creencia errónea estuvo bastante extendida e incluso en la actualidad hay quien piensa en la «poca eficacia fisiológica de los vertebrados inferiores».

**Reptiles** Ya en los reptiles, y también en las aves y en los mamíferos, los arcos aórticos simétricos de los embriones se hacen asimétricos en el adulto. Los arcos aórticos III, IV y VI persisten en los reptiles, pero el cuarto de ellos sufre una gran cantidad de modificaciones, siendo posible que la modificación anatómica más importante del sistema arterial de los reptiles sea la subdivisión de la aorta ventral. Durante el desarrollo embrionario la aorta ventral se divide para dar origen a la base de tres arterias independientes que salen del corazón: el arco aórtico izquierdo, el arco aórtico derecho y el tronco pulmonar (Fig. 12.17a).

En el tronco pulmonar se incorporan las bases del sexto par de arcos y sus ramas, formando parte del **arco pulmonar** que va hacia los pulmones. La base del arco aórtico izquierdo, el propio arco aórtico izquierdo y la porción curvada de la aorta dorsal izquierda, con la que se continúa, forman el **arco sistémico izquierdo**. El **arco sistémico derecho** está formado por las mismas partes, pero del lado derecho del cuerpo: la base del arco aórtico derecho, el arco propiamente dicho y la porción curvada de la aorta dorsal derecha. El arco sistémico derecho suele ser el más desarrollado, debido principalmente a la presencia de otros vasos a los que debe suministrar sangre. Por ejemplo, las arterias carótidas, que en los vertebrados más primitivos tienen su origen en la aorta ventral, en los reptiles derivan del arco sistémico derecho. La sangre que circula por el arco sistémico derecho puede ir hacia el cuerpo o entrar en las arterias carótidas para ir a la cabeza. En la mayoría de los reptiles, las arterias subclavias surgen como ramas de la aorta dorsal, pero en algunos salen como ramas de los arcos sistémicos. Estas modificaciones de los arcos aórticos de los reptiles hacen que, en realidad, posean un circuito pulmonar y dos circuitos sistémicos, cada uno de los cuales sale del corazón de forma independiente.

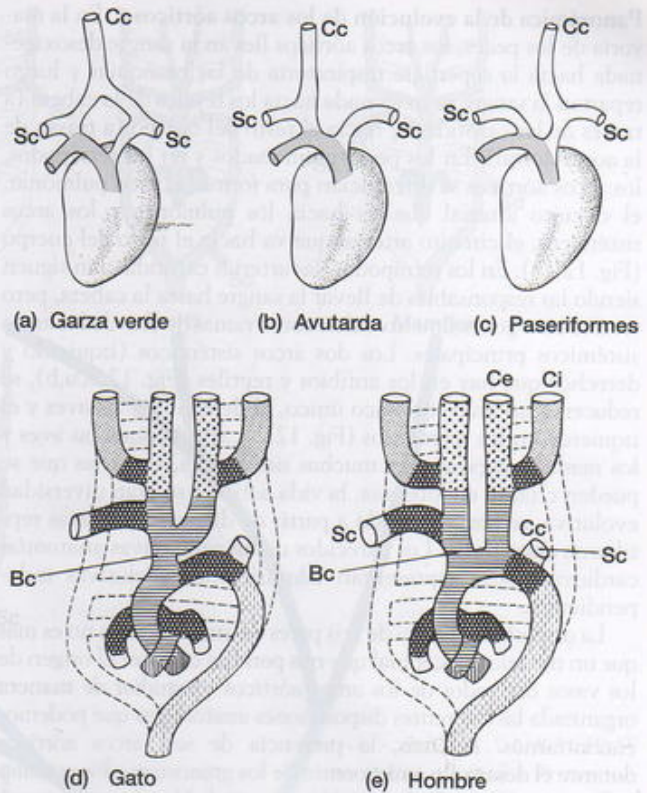




**FIGURA 12.17** Arcos aórticos de los amniotas. Esquemas de las modificaciones sobre el modelo básico de seis arcos. (a) En los reptiles. (b) En las aves. (c) En los mamíferos.

Según Goodrich.

**Aves** En las aves el arco sistémico derecho es el más desarrollado (Fig. 12.17b). La base del arco aórtico, el arco IV y la porción contigua de la aorta dorsal derecha forman el arco sistémico derecho durante el desarrollo embrionario. Su opuesto, el arco sistémico izquierdo, en ningún caso llega a desarrollarse totalmente. Las carótidas se originan a partir de los mismos componentes de los arcos aórticos que en los reptiles (arco aórtico III y porciones de las aortas ventral y dorsal) y salen como ramas del arco sistémico derecho. No obstante, las subclavias, que van hacia las alas, se originan en las carótidas internas y no en la aorta dorsal. Las carótidas comunes pueden originarse como ramas independientes que salen del arco sistémico derecho o pueden salir como ramas de una carótida única (Fig. 12.18a-c). Un vaso corto pero grueso, la arteria braquiocefálica, ya aparece en unos pocos reptiles, sobre todo en las tortugas, pero es la que actúa como vaso anterior principal en muchas aves. También se ramifica a partir del arco sistémico derecho. Más allá de la salida de esta arteria braquiocefálica, el arco sistémico se curva hacia atrás para llevar la sangre al resto del cuerpo. En las aves, igual que en los reptiles, el arco pulmonar se forma a partir de las bases del



**FIGURA 12.18** Vistas ventrales de los arcos aórticos.

En las aves se pueden observar varias posibilidades de disposición de los arcos. En la garza verde se unen los dos arcos carotídeos (a). En las avutardas del género *Eupodotis* únicamente se conserva la carótida del lado derecho (b) y en los passeriformes la del lado izquierdo (c). En los mamíferos, la disposición de las arterias anteriores principales varía con las especies, como puede verse en el caso del gato (d) y del hombre (e). Abreviaturas: braquiocefálica (Bc), carótida común (Cc), carótida externa (Ce), carótida interna (Ci), subclavia (Sc).

sexto par de arcos y se ramifica para poder llevar la sangre a ambos pulmones.

**Mamíferos** En los embriones de los mamíferos, se desarrollan los seis arcos aórticos, pero en el adulto sólo se conserva el tercero, que se transforma en las arterias anteriores principales: las arterias carótidas; el arco pulmonar y el arco sistémico (Fig. 12.17c). Las arterias carótidas y el arco pulmonar están formados por los mismos componentes que en los reptiles. En las aves, las carótidas derivan del tercer par de arcos aórticos (III) y de fragmentos de las aortas ventral y dorsal. El arco pulmonar se forma a partir de las bases del sexto par de arcos y sus ramificaciones. Embriológicamente, los arcos sistémicos derivan del arco aórtico izquierdo (IV) y de la aorta dorsal izquierda, y por lo tanto, los mamíferos poseen un arco sistémico izquierdo. Las carótidas comunes pueden originarse a partir de la braquiocefálica o salir independientemente como ramas de diferentes puntos del arco aórtico (Fig. 12.18d,e). La otra diferencia importante es el origen de las subclavias. La subclavia izquierda deriva del arco sistémico izquierdo, mientras que la derecha lo hace del arco aórtico derecho (IV), de una parte de la aorta dorsal derecha y de las arterias que salen desde ésta hacia las extremidades del lado derecho (Fig. 12.18d,e).



**Panorámica de la evolución de los arcos aórticos** En la mayoría de los peces, los arcos aórticos llevan la sangre desoxigenada hacia la superficie respiratoria de las branquias y luego reparten la sangre ya oxigenada hacia los tejidos de la cabeza (a través de las carótidas) y hacia el resto del cuerpo (a través de la aorta dorsal). En los peces pulmonados y en los tetrápodos, los arcos aórticos se diferencian para formar el arco pulmonar, el circuito arterial que va hacia los pulmones y los arcos sistémicos, el circuito arterial que va hacia el resto del cuerpo (Fig. 12.19). En los tetrápodos, las arterias carótidas aún siguen siendo las responsables de llevar la sangre hasta la cabeza, pero en este caso generalmente salen como ramas de uno de los arcos sistémicos principales. Los dos arcos sistémicos (izquierdo y derecho) que hay en los anfibios y reptiles (Fig. 12.20a,b), se reducen a un arco sistémico único, el derecho en las aves y el izquierdo en los mamíferos (Fig. 12.20c,d). Aunque las aves y los mamíferos presentan muchas similitudes, entre las que se pueden citar la endotermia, la vida activa y su gran diversidad evolutiva, se han originado a partir de diferentes formas reptilianas ancestrales. Los parecidos de sus respectivas anatomías cardiovasculares representan adquisiciones evolutivas independientes.

La disposición básica de seis pares de arcos aórticos no es más que un modelo conceptual que nos permite conocer el origen de los vasos derivados de los arcos aórticos y estudiar de manera organizada las diferentes disposiciones anatómicas que podemos encontrarnos. Además, la presencia de seis arcos aórticos durante el desarrollo embrionario de los gnatostomados actuales indica que ésta es la disposición ancestral. No obstante, como hemos visto, la anatomía de los adultos actuales es bastante diferente en las distintas especies.

### Vasos venosos

El sistema de venas principales por el que se produce el retorno sanguíneo desde la cabeza es bastante complejo y muy variable. En cada grupo de vertebrados, las venas constituyen unos pocos sistemas funcionales principales que, embriológicamente, parece que derivan de un mismo modelo de desarrollo. Antes de ver cómo es la disposición anatómica de las venas en cada grupo, veremos primero la disposición básica del sistema de circulación venosa. En los vertebrados en los que ya hay una circulación doble, hay dos sistemas de circulación venosa: el sistema por el que se produce el retorno desde los tejidos sistémicos corporales y el sistema pulmonar de retorno, por el que la sangre vuelve desde los pulmones. En el circuito sistémico, las venas porta hepáticas están al servicio del hígado, las venas porta renales lo están al de los riñones y el resto recoge la sangre procedente de los demás tejidos sistémicos.

**Circuito sistémico** En las primeras etapas del desarrollo, están presentes tres grupos principales de venas pares: las venas vitelinas, que vienen desde el saco vitelino, las venas cardinales, que vienen desde el cuerpo del mismo embrión y las venas abdominales laterales, que proceden de la región pélvica. Las venas vitelinas son unas de las primeras que aparecen en el embrión. Se originan sobre el saco vitelino y se continúan por el pedúnculo vitelino, para después entrar en el cuerpo del embrión. Ya en el cuerpo de éste se doblan hacia el extremo anterior y corren junto al tubo digestivo, entrando finalmente en el seno venoso. El esbozo del hígado crece en el interior de estas venas vitelinas. Al desarrollarse los cordones hepáticos, separan las venas vitelinas, que quedan como unas sinuosidades hepáticas. Los tramos cortos que quedan de las venas vitelinas,

que es por donde se produce el drenaje de estas sinuosidades hepáticas y que terminan entrando en el seno venoso, son las venas hepáticas.

Las venas cardinales son las **venas cardinales anteriores**, por las que la sangre vuelve desde la región cefálica y las **venas cardinales posteriores**, por las que se produce el retorno desde el cuerpo del embrión. Las venas cardinales anterior y posterior de cada lado se unen cerca del corazón formando las correspondientes **venas cardinales comunes**, que abren en el seno venoso. Las cardinales anteriores están formadas por distintas partes desarrolladas como vasos que reciben la sangre procedente de otros vasos tributarios procedentes del encéfalo, del cráneo y del cuello. Las cardinales posteriores se desarrollan, principalmente, como vasos al servicio de los riñones del embrión.

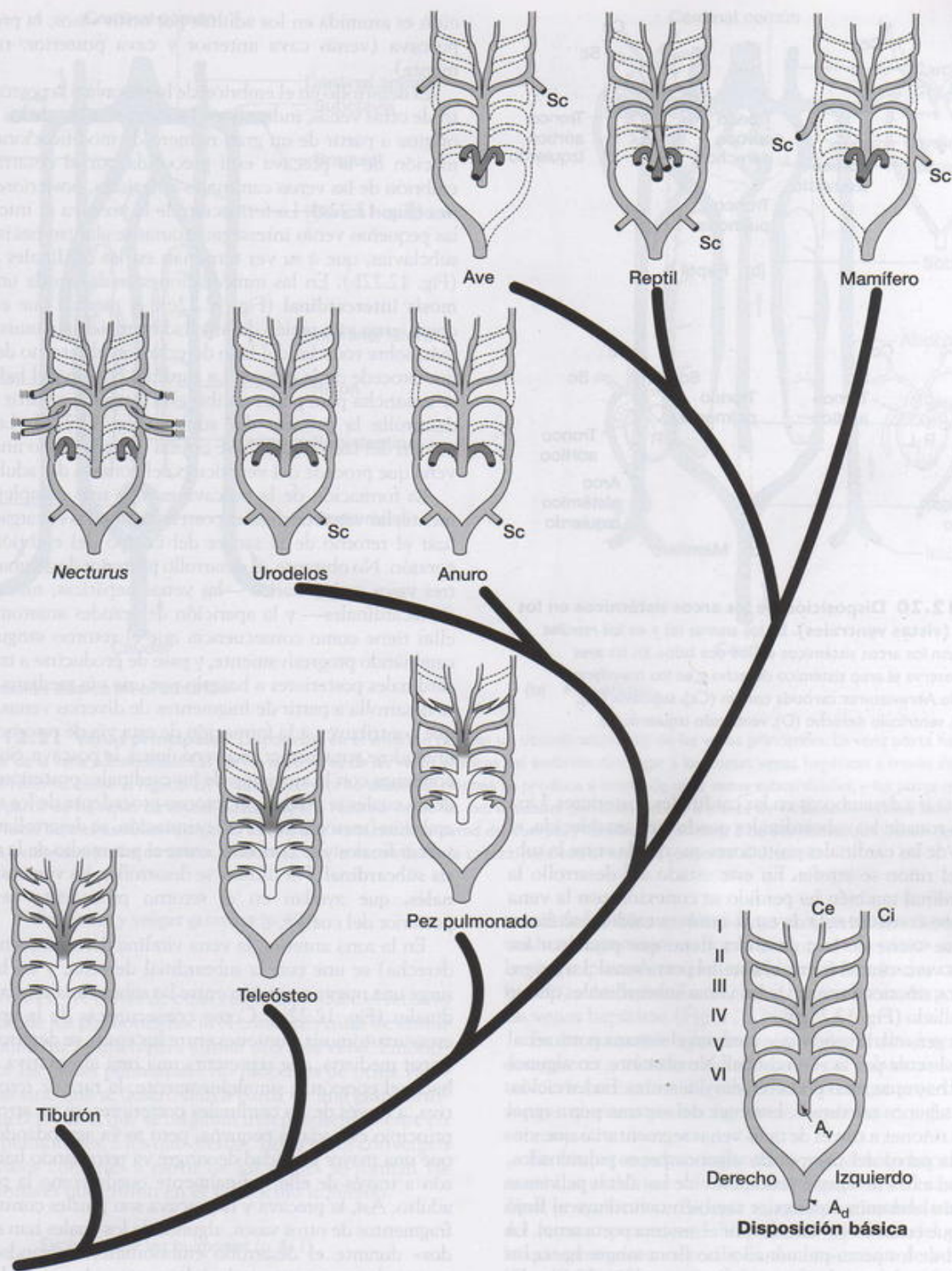
Las venas abdominales laterales están presentes en los peces, pero en los tetrápodos generalmente se fusionan con otros vasos o están ausentes. En los peces cada una de ellas se une con la correspondiente **vena ilíaca**; éstas vienen de las aletas pelvianas y se dirigen hacia adelante por la pared del cuerpo de los flancos. A la altura de los hombros, cada vena ilíaca se une a una **vena braquial** formándose así la **vena subclavia**, que se dobla hacia el centro del cuerpo para unirse con la vena cardinal común. No obstante, en los tetrápodos, la subclavia retorna al corazón de manera independiente y las venas abdominales laterales entran en el hígado. En los anfibios las venas abdominales laterales izquierda y derecha se unen y forman una vena mediana única, la **vena abdominal ventral**, que recorre la parte inferior de la cavidad celomática. Los cocodrilos, las aves y los mamíferos carecen de vena abdominal.

A partir de aquí, el desarrollo del sistema venoso implica una serie de cambios a partir de este modelo de vasos pareados por unión entre ellos, pérdida de algunas partes por atrofia de las mismas y por la aparición de vasos embrionarios adicionales. Las modificaciones suelen ser mucho más acusadas que las que ocurren en el sistema arterial, y a partir de ellas se originan las principales rutas venosas del adulto, en muchos casos asimétricas, a través de las cuales se produce el retorno sanguíneo hacia el corazón.

**Vena porta hepática** Esta vena va desde el tubo digestivo hasta el hígado y es una vía directa de transporte hacia este órgano de los productos finales absorbidos en la digestión. Está presente en todos los vertebrados y se desarrolla principalmente a partir de la vena subintestinal del embrión, un vaso impar que se origina a partir de la vena caudal (Fig. 12.21a). La vena subintestinal forma un anillo alrededor del ano y luego se dirige en sentido anterior a lo largo de la pared ventral del intestino, recogiendo la sangre procedente de éste, desde donde va hasta el hígado y finalmente se une con la vena vitelina izquierda. Acompañando a los conductos hepáticos en desarrollo, las venas vitelinas se fragmentan para formar unas pequeñas sinuosidades hepáticas. El extremo anterior de la vena subintestinal desemboca en estas sinuosidades hepáticas y el extremo posterior entra en regresión, perdiendo su comunicación con la vena caudal. Esta vena subintestinal ya modificada pasa a denominarse vena porta hepática (Fig. 12.21b), y recoge la sangre que procede no sólo del intestino, sino también del estómago, del páncreas y del bazo, llevándola hasta las sinuosidades vasculares del interior del hígado.

**Sistema porta renal** Al principio del desarrollo, la sangre que retorna desde la cola por la vena caudal, lo hace a través de la vena subintestinal o por las cardinales posteriores, lo que es bas-



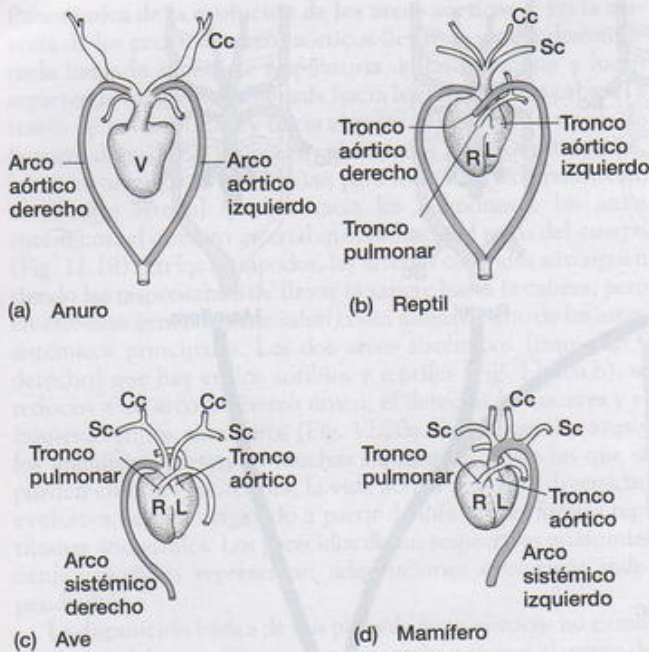


**FIGURA 12.19 Evolución de los arcos aórticos.** Esquemas en vista ventral del modelo básico de seis arcos aórticos, formado por la aorta ventral, los pares de arcos aórticos y la aorta dorsal doble. A partir de este modelo fundamental se producen una serie de pérdidas o modificaciones, que dan lugar a la disposición que puede observarse en los adultos de los distintos grupos de vertebrados. Las líneas verticales dibujadas en los arcos aórticos representan las branquias. Con trazo discontinuo se representan los vasos del modelo básico que se han perdido en los adultos. Abreviaturas: aorta dorsal (Ad), aorta ventral (Av), carótida externa (Ce), carótida interna (Ci), subclavia (Sc).

tante más frecuente (Fig. 12.21a). Las cardinales posteriores, que se localizan en posición dorsal con respecto a los riñones, recogen la sangre de su interior y entonces se dirigen hacia

delante para ir a unirse a las venas que entran en el corazón. Posteriormente, de la zona ventral de los riñones salen unas venas subcardinales que recogen la sangre y se dirigen hacia





**FIGURA 12.20** Disposición de los arcos sistémicos en los tetrápodos (vistas ventrales). En los anuros (a) y en los reptiles (b) se conservan los arcos sistémicos de los dos lados. En las aves (c) sólo se conserva el arco sistémico derecho y en los mamíferos (d) el izquierdo. Abreviaturas: carótida común (Cc), subclavia (Sc), ventrículo (V), ventrículo derecho (D), ventrículo izquierdo (I).

adelante para ir a desembocar en las cardinales posteriores. Una vez que esta ruta de las subcardinales queda bien establecida, el corto tramo de las cardinales posteriores que queda entre la subcardinal y el riñón se atrofia. En este estado del desarrollo la vena subcardinal también ha perdido su conexión con la vena caudal. Como consecuencia de estos cambios cardiovasculares, la sangre que viene de la cola ahora tiene que pasar por los riñones, y la vena caudal forma el sistema porta renal. La sangre abandona los riñones a través de las venas subcardinales que se han desarrollado (Fig. 12.21b).

Por regla general, la sangre que entra en el sistema porta renal viene desde la cola por la vena caudal. No obstante, en algunos vertebrados hay unas rutas porta renales diferentes. En los ciclóstomos y en algunos teleosteos, la sangre del sistema porta renal entra en los riñones a través de unas venas segmentarias que vienen desde la pared del cuerpo. En algunos peces pulmonados, una cantidad extra de sangre procedente de las aletas pelvianas y de la región abdominal posterior también contribuye al flujo sanguíneo que entra en los riñones por el sistema porta renal. La vena caudal de los peces pulmonados no lleva sangre hacia los riñones, sino que la saca de éstos, y entonces se dirige hacia adelante para unirse con las cardinales posteriores o con la poscava.

**Venas corporales** En los vertebrados primitivos se conserva el modelo primitivo que aparece en los embriones, la sangre procedente de los tejidos sistémicos de los extremos anterior y posterior retorna por las venas cardinales anteriores y posteriores, respectivamente, y estas venas pares se unen para formar las venas cardinales comunes cerca del corazón. En los vertebrados más avanzados, también se desarrollan las venas cardinales, pero generalmente sólo en los embriones y su fun-

ción es asumida en los adultos por otros vasos, la precava y la poscava (venas cava anterior y cava posterior, respectivamente).

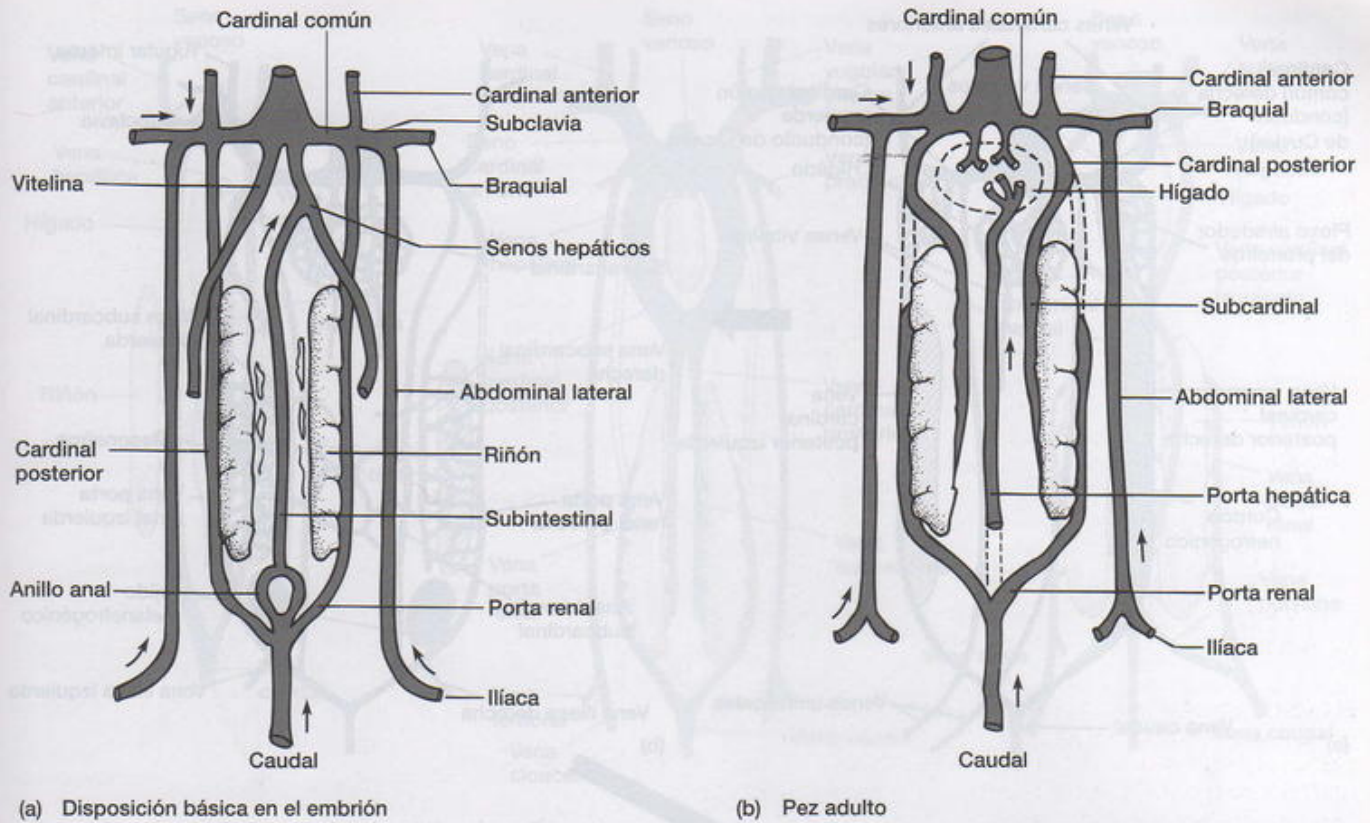
El desarrollo en el embrión de la precava y la poscava, a partir de otras venas, indica que el sistema venoso de los adultos se origina a partir de un gran número de modificaciones. La formación de la precava está precedida por el desarrollo en el embrión de las venas cardinales anteriores, posteriores y comunes (Fig. 12.22a). La formación de la precava se inicia cuando las pequeñas venas intersegmentarias se alargan hacia las venas subclavias, que a su vez terminan en las cardinales anteriores (Fig. 12.22b). En las inmediaciones se desarrolla una **anastomosis intercardinal** (Fig. 12.22c). A medida que el embrión crece, estas vías recién desarrolladas empiezan a usarse cada vez más, sobre todo las del lado derecho, en el retorno de la sangre que procede de la cabeza. La cardinal común del lado derecho se ensancha para poder recibir esta sangre y, a partir de ella, se desarrolla la precava del adulto (Fig. 12.22d). La cardinal común del lado izquierdo se atrofia y queda como una pequeña vena que procede del ventrículo del corazón del adulto.

La formación de la poscava es algo más compleja. Inicialmente, las venas cardinales posteriores son las encargadas de realizar el retorno de la sangre del cuerpo del embrión hasta el corazón. No obstante, el desarrollo posterior de algunas partes de tres vasos embrionarios —las venas hepáticas, subcardinales y supracardinales— y la aparición de grandes anastomosis entre ellas tiene como consecuencia que el retorno sanguíneo vaya cambiando progresivamente, y pase de producirse a través de las cardinales posteriores a hacerlo por una vía mediana única que se desarrolla a partir de fragmentos de diversas venas. Los vasos que contribuyen a la formación de esta vía de retorno terminan uniéndose para formar una vena única, la poscava. Su desarrollo comienza con la aparición de las cardinales posteriores, a través de las cuales se produce el retorno procedente de los riñones del embrión (mesonefros). A continuación, se desarrollan las venas subcardinales y se conectan entre sí por medio de la **anastomosis subcardinal**. Por último, se desarrollan las **venas supracardinales**, que ayudan en el retorno procedente del extremo posterior del cuerpo.

En la zona anterior, la vena vitelina derecha (vena hepática derecha) se une con la subcardinal derecha, y en la posterior surge una nueva conexión entre las subcardinales y las supracardinales (Fig. 12.22c). Como consecuencia de la aparición de estas anastomosis y uniones entre los vasos, se desarrolla una vía impar mediana, que representa una ruta alternativa de retorno hacia el corazón y, simultáneamente, la ruta de retorno primitiva, a través de las cardinales posteriores, se va atrofiando. Al principio esta vía es pequeña, pero se va agrandando a medida que una mayor cantidad de sangre va retornando hacia el corazón a través de ella, y finalmente queda como la poscava del adulto. Así, la precava y la poscava son puzzles contruidos con fragmentos de otros vasos, algunos de los cuales han sido «robados» durante el desarrollo embrionario, formándose de esta manera los vasos que en el adulto recogen la sangre de los extremos anterior y posterior del cuerpo.

**Sistema pulmonar** Muchos peces poseen órganos accesorios de respiración aérea, pero sólo los peces con pulmones tienen un sistema venoso pulmonar. Entre los peces actuales únicamente los dipnoos poseen verdaderos pulmones. Si los primitivos placodermos ya poseían pulmones, una posibilidad que ya se ha mencionado, entonces el sistema venoso pulmonar se habría desarrollado tempranamente en la evolución de los vertebrados.





**FIGURA 12.21 Venas principales.** Disposición en el embrión (a) y en un tiburón adulto (b) de las venas principales. La vena porta hepática se forma a partir de la vena subintestinal. Las partes anteriores de las venas vitelinas del embrión dan lugar a las cortas venas hepáticas a través de las cuales se produce el retorno desde el hígado. En el adulto, el retorno desde los riñones se produce a través de unas venas subcardinales, y las porta renales se desarrollan a partir de las venas cardinales posteriores. El retorno desde las extremidades pelvianas ocurre a través de venas abdominales laterales, que en su recorrido hacia delante también recogen la sangre que viene desde la pared del cuerpo, y terminan uniéndose a las subclavias, que vienen desde las extremidades pectorales, y a las cardinales anteriores, que lo hacen desde la cabeza, para entrar una vez juntas en el corazón.

Pulmones y vejigas gaseosas (p. 409)

**Venas pulmonares** A través de estas venas se produce el retorno sanguíneo desde los pulmones hacia el corazón. Antes de entrar en él generalmente se unen para formar una sola vena. Embriológicamente las venas pulmonares no proceden de otros vasos ya existentes sino que se desarrollan a partir de una gran cantidad de pequeños vasos, que se originan independientemente en los esbozos pulmonares, a los que drenan. Estos vasos convergen en varios vasos comunes a partir de los cuales se forman las venas pulmonares que entran en el ventrículo izquierdo.

Evolución de los pulmones (p. 411)

**Peces** El retorno desde la cabeza se produce por el par de venas cardinales anteriores, y por unas pequeñas **venas yugulares inferiores**, que se unen a las venas cardinales comunes justo antes de entrar en el seno venoso del corazón. Las venas subclavias e ilíacas recogen la sangre de las extremidades, y la llevan hasta las venas abdominales laterales, uniéndose también a las cardinales comunes. En la mayoría de los peces, al modificarse las cardinales posteriores, se produce el desvío de toda la sangre que retorna desde la cola, de manera que ésta entra a

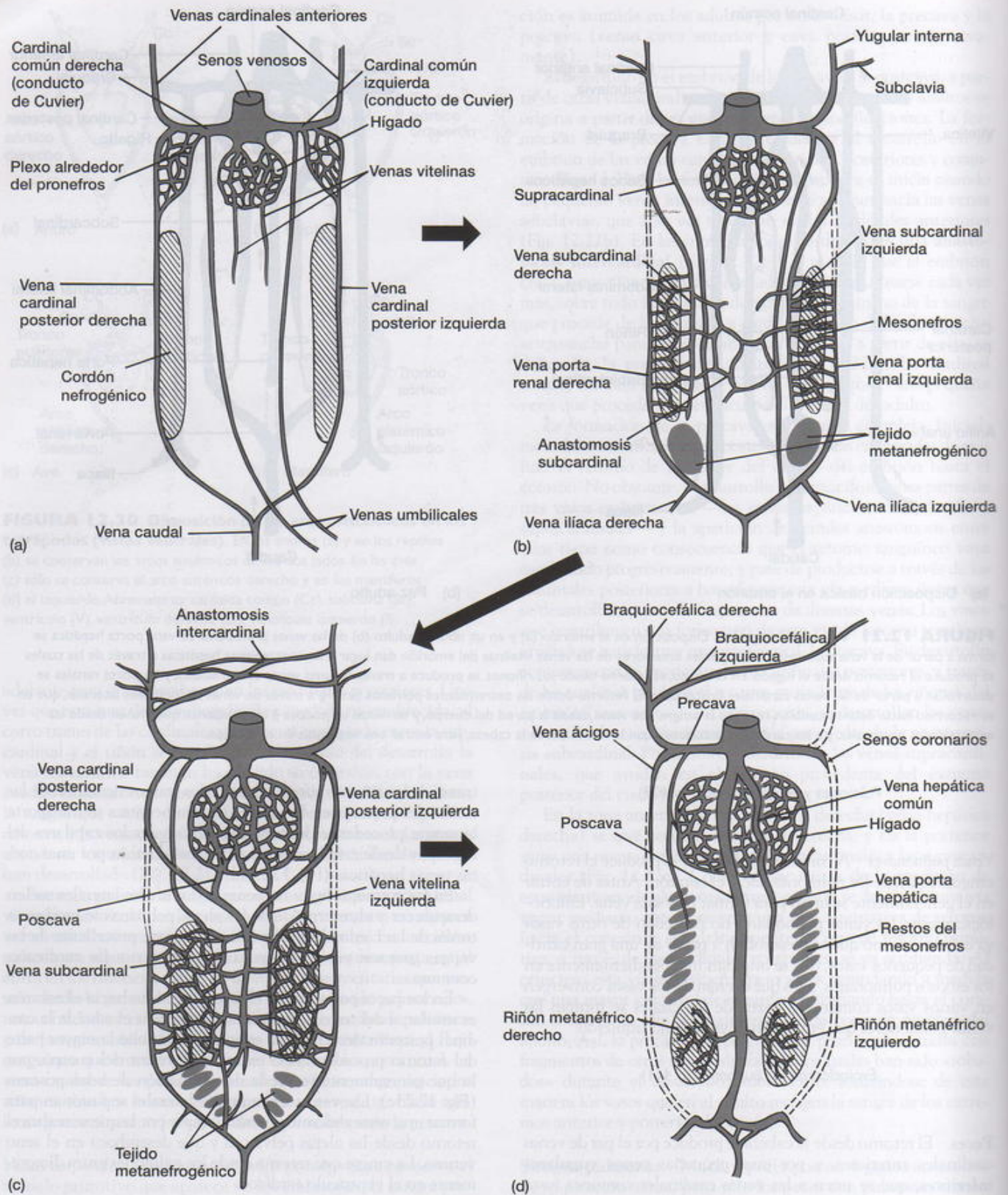
través de los riñones antes de pasar a los tramos siguientes de las cardinales posteriores. Por la vena porta hepática se transporta la sangre procedente del tubo digestivo hasta los capilares del hígado, y desde éste la sangre va hacia el corazón por unas cortas venas hepáticas (Fig. 12.23a,b).

En los actinopterigios las venas abdominales laterales suelen desaparecer y el retorno desde las aletas pelvianas se produce a través de las cardinales posteriores. La sangre procedente de las vejigas gaseosas pasa a las venas hepáticas o a las cardinales comunes.

En los peces pulmonados el retorno venoso hacia el corazón es similar al del resto de los peces, excepto en el caso de la cardinal posterior derecha, que se agranda y asume la mayor parte del retorno procedente del extremo posterior del cuerpo, por lo que generalmente recibe la denominación de vena poscava (Fig. 12.23c). Las venas abdominales laterales se fusionan para formar una vena abdominal ventral impar por la que se realiza el retorno desde las aletas pelvianas y que desemboca en el seno venoso. La sangre que retorna desde los pulmones entra directamente en el ventrículo cardíaco.

**Anfibios** En las larvas de los urodelos, como en *Necturus*, el retorno sanguíneo desde la cabeza se produce por la **vena yugular interna** (que deriva de la cardinal anterior) y la **vena yugular externa**, que se unen con la **vena lingual** procedente de la lengua. La gran vena poscava es una buena ruta

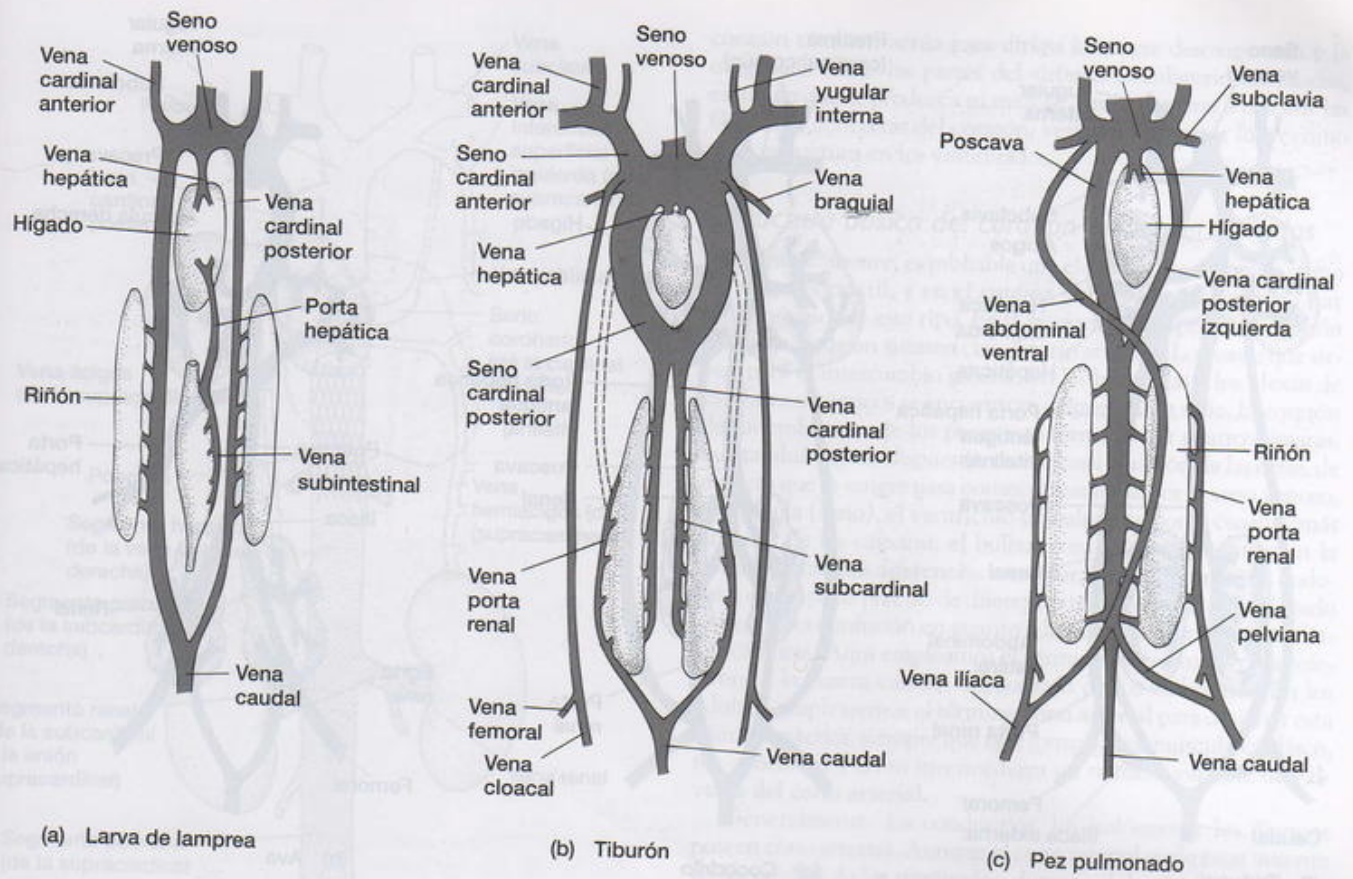




**FIGURA 12.22 Desarrollo embrionario de venas de los mamíferos.** (a) Al principio del desarrollo forman en las venas cardinales anteriores, posteriores y comunes. (b) Las venas intersegmentarias próximas a las extremidades pectorales empiezan a desembocar en las cardinales anteriores. Las subcardinales se originan entre los riñones y dirigen hacia delante para entrar en las cardinales posteriores. (c) Entre las cardinales anteriores se forma la anastomosis intercardinal. El retorno sanguíneo procedente de la parte posterior del cuerpo pasa ahora por el hígado, debido a que parte de la vena vitelina derecha se ha incorporado a la subcardinal derecha. (d) La precava recibe la sangre procedente de las venas braquiocefálicas izquierda y derecha (anastomosis intercardinal y cardinal anterior derecha, respectivamente). La poscava es la principal vía de retorno sanguíneo desde la región posterior del cuerpo.

Según Ballinsky.

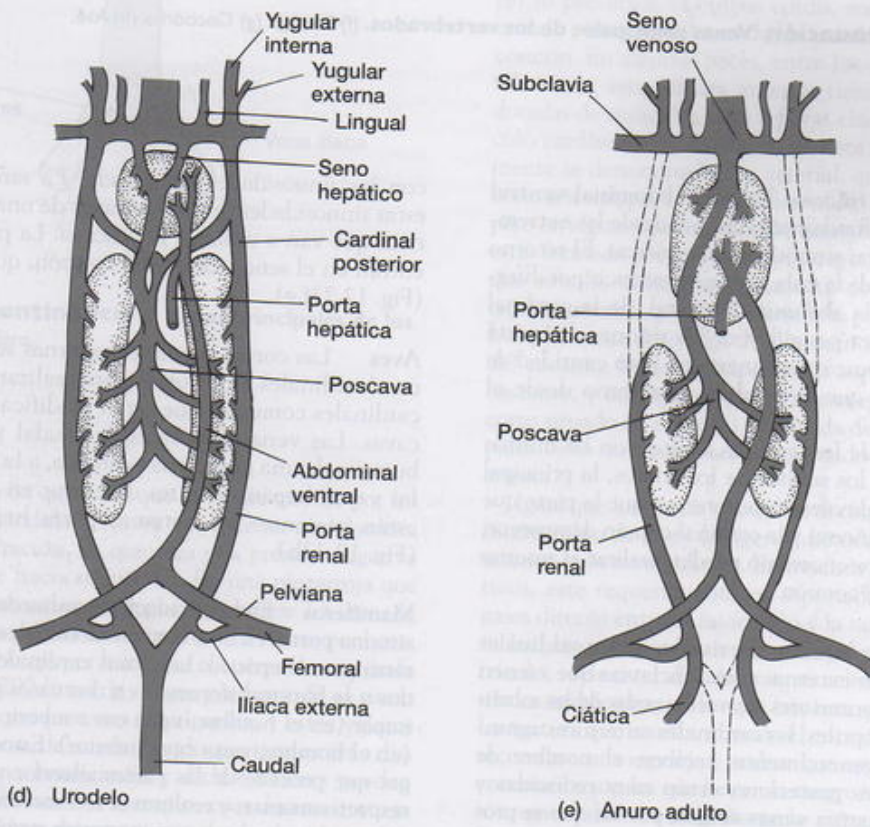




(a) Larva de lamprea

(b) Tiburón

(c) Pez pulmonado

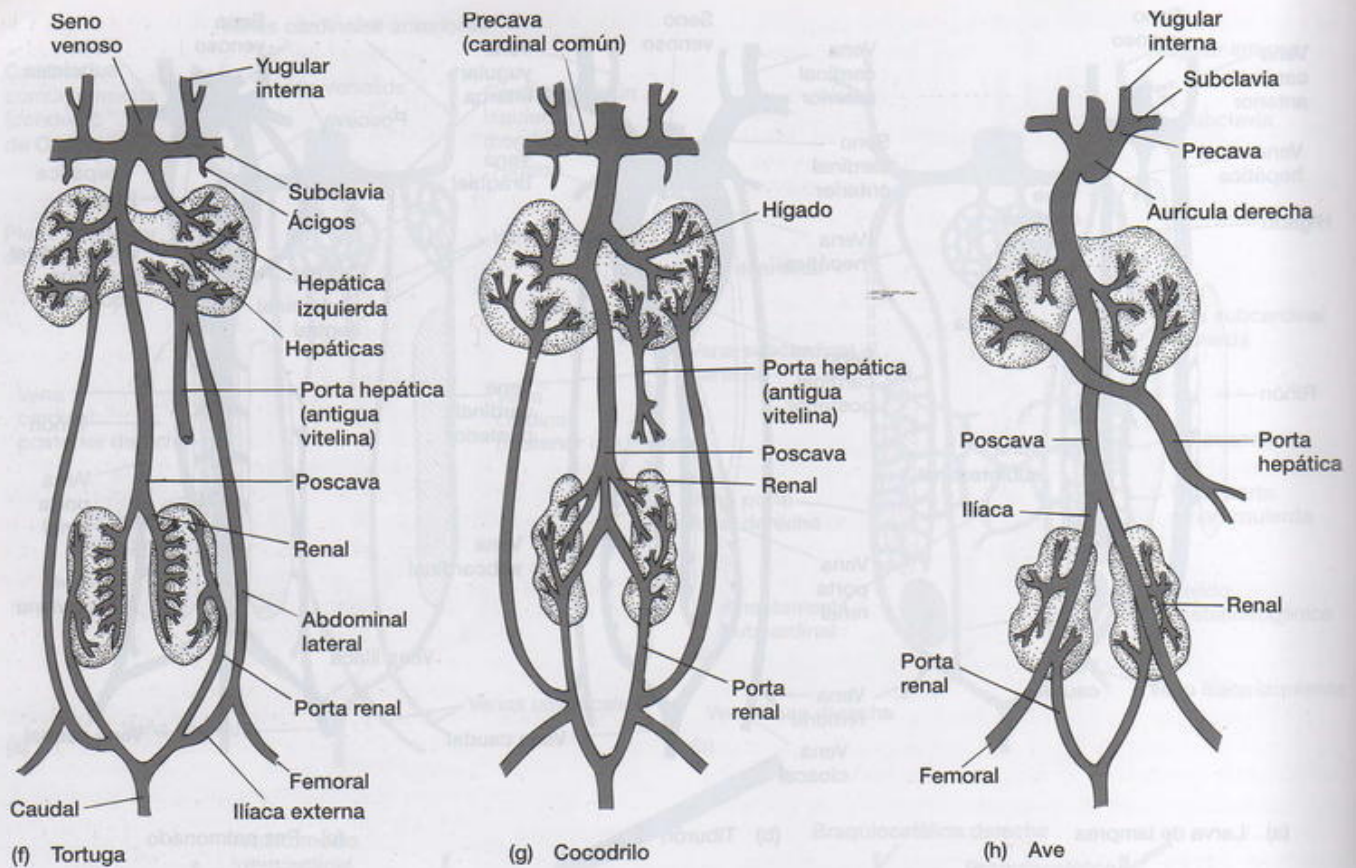


(d) Urodela

(e) Anuro adulto

**FIGURA 12.23 Venas principales de los vertebrados.** (a) Larva de lamprea. (b) Tiburón. (c) Pez pulmonado (*Protopterus*). (d) Urodela. (e) Anuro adulto.





**FIGURA 12.23, continuación** Venas principales de los vertebrados. (f) Tortuga. (g) Cocodrilo. (h) Ave.

para el retorno desde los riñones. La vena abdominal ventral lleva la sangre que viene fundamentalmente desde las extremidades posteriores hasta las sinuosidades hepáticas. El retorno de la sangre que procede de la cola se puede producir por diferentes rutas: a través de la abdominal ventral, de la cardinal posterior o por la poscava pasando por los riñones. La porta renal se conserva. A la poscava se unen una gran cantidad de venas hepáticas por las que se produce el retorno desde el hígado (Fig. 12.23d,e).

Muchas de las venas de los urodelos adultos son las mismas que las de las larvas. En los adultos de los anuros, la principal diferencia está en las cardinales posteriores, ya que la parte que debería haber entre los riñones y la cardinal común desaparece; además, las cardinales posteriores no pueden realizar el retorno desde los riñones hasta el corazón.

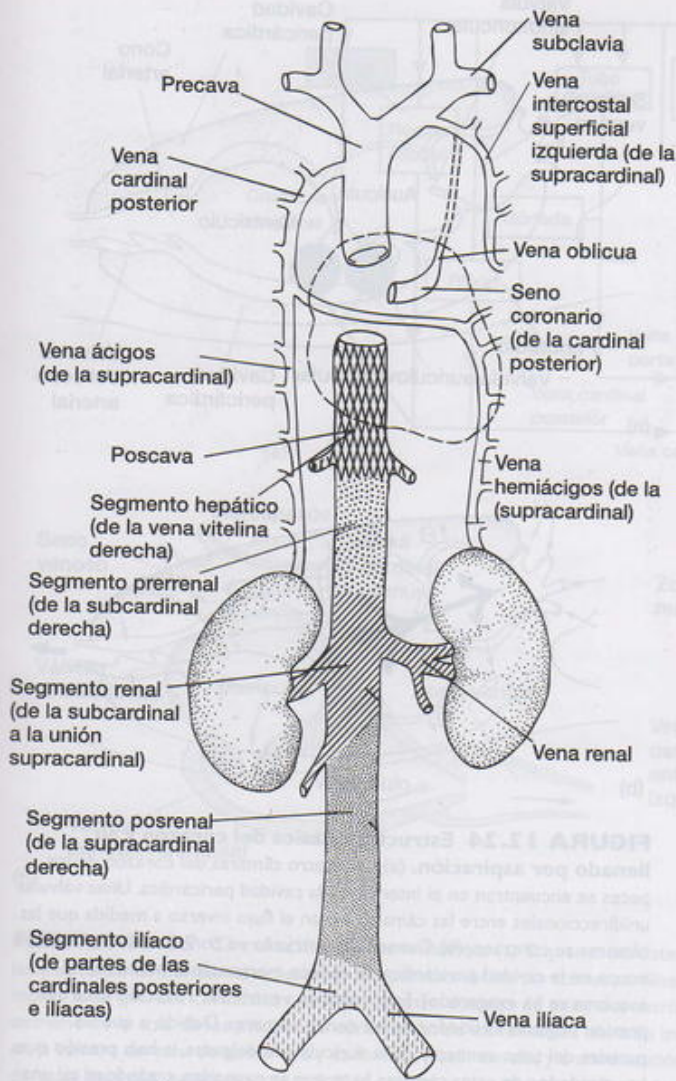
**Reptiles** Las yugulares internas (derivadas de las cardinales anteriores), las yugulares externas y las subclavias que vienen desde las extremidades anteriores, son tributarias de las cardinales comunes. En los reptiles, las cardinales anteriores agrandadas y modificadas, generalmente, reciben el nombre de precavas. Las cardinales posteriores están muy reducidas y quedan como unas pequeñas venas ácigos, por las que se produce el retorno desde la pared interna del tórax. Las venas abdominales laterales se han transformado en una poscava impar. La porta hepática une los capilares del tubo digestivo

con las sinuosidades del hígado. La sangre que procede de estas sinuosidades retorna a través de unas cortas venas hepáticas que van a unirse a la poscava. La precava y la poscava entran en el seno venoso del corazón, que está muy reducido (Fig. 12.23f,g).

**Aves** Las cortas yugulares externas se unen con las internas (cardinales anteriores) para realizar el retorno hacia las cardinales comunes, que están modificadas y forman las precavas. Las venas femorales, la caudal y las renales son tributarias de una gran vena poscava, a la que también se unen las venas hepáticas antes de entrar en el corazón. También están presentes los sistemas porta hepático y porta renal (Fig. 12.23h).

**Mamíferos** En la circulación venosa de los mamíferos no hay sistema porta renal ni venas abdominales, pero sí que existe sistema porta hepático. Los vasos cardinales están muy modificados y se han transformado en dos vasos principales: la precava impar (en el hombre, vena cava superior) y la poscava impar (en el hombre, vena cava inferior). Estos vasos recogen la sangre que procede de las partes anterior y posterior del cuerpo, respectivamente, y realizan el retorno hasta la aurícula derecha del corazón. La vena cava posterior está formada por varias secciones, en las que están incluidas las venas hepáticas, las renales y las subcardinales (Fig. 12.23i).





(i) Mamífero

**FIGURA 12.23, continuación** Venas principales de los vertebrados. (i) Mamífero.

## Corazones

El corazón es una bomba que hace que la sangre circule por los vasos, no sólo impulsándola a través del sistema circulatorio, sino también por aspiración, ya que crea una presión negativa que succiona la sangre hacia su interior. En una pintarroja que esté nadando lentamente, el corazón puede bombear 7.5 litros de sangre por hora; en una gallina en reposo hasta 24 litros por hora; en el hombre unos 280 litros por hora. Por el cuerpo de una jirafa pueden circular casi 1200 litros de sangre por hora. Si el ritmo cardíaco se acelera, se produce una **taquicardia**, y estos valores pueden llegar a triplicarse, del mismo modo que si este ritmo disminuye, se produce una **bradicardia** y dichos valores pueden bajar de manera asombrosa. Por ejemplo, cuando una tortuga está buceando, el volumen de sangre impulsada por el corazón puede descender hasta llegar a ser una quincuagésima (1/50) parte del normal. Además de funcionar como una bomba, el

corazón también actúa para dirigir la sangre desoxigenada y la oxigenada hacia las partes del sistema circulatorio adecuadas, evitando que se produzca su mezcla. Antes de pasar a discutir las funciones concretas del corazón, veremos en primer lugar cómo es su estructura en los vertebrados.

## Estructura básica del corazón en los vertebrados

Filogenéticamente, es probable que el corazón se origine como un vaso contráctil, y en el sistema circulatorio del anfibio hay muchos vasos de este tipo. En la mayoría de los peces, el corazón forma parte de un sistema circulatorio sencillo. Los vasos que sirven para el intercambio gaseoso en las branquias y los plexos de capilares sistémicos se encuentran dispuestos en serie. El corazón de los embriones de los peces está formado por cuatro cámaras, que también están dispuestas unas a continuación de las otras, de manera que la sangre pasa consecutivamente por el seno venoso, la aurícula (atrio), el ventrículo y finalmente por la cuarta y más anterior de las cámaras, el bulbus cordis, antes de entrar en la aorta ventral. Las diferencias estructurales, las homología dudosas y el uso poco preciso de diferentes terminologías, han llevado a una cierta confusión en cuanto a la nomenclatura de estas cuatro cámaras. Aquí empleamos el término *bulbus cordis* para referirnos a la cuarta cámara del corazón de los embriones. En los adultos, emplearemos el término **cono arterial** para designar esta cámara anterior, siempre que esté formada por músculo cardíaco, sea contráctil y en su interior haya un número variable de **válvulas del cono arterial**.

Generalmente, los condrictios, los holósteos y los dipnoos poseen cono arterial. Aunque el cono arterial suele estar ausente en los adultos de los tetrápodos, durante el desarrollo embrionario su precursor, el bulbus cordis, suele dividirse y quedar formando parte de las bases de las arterias principales que salen del corazón. En algunos peces, entre los que se pueden destacar los teleósteos, esta cámara anterior tiene unas paredes delgadas y dotadas de músculos lisos y fibras elásticas, pero no posee músculo cardíaco ni válvulas, de manera que forma lo que normalmente se denomina **bulbo arterial**, que en los adultos, como el cono arterial, por lo general deriva del bulbus cordis del embrión, pero en algunos peces, el bulbo arterial del adulto también puede estar formado por una porción de la aorta ventral. Otro término que se solía utilizar antiguamente de manera algo ambigua es **tronco arterial**, que debe usarse sólo para referirse a la aorta ventral y los vasos derivados de ella, pero no para designar una parte del corazón. En los tetrápodos, la aorta ventral suele reducirse bastante, y en algunos casos únicamente queda como un vaso corto situado en el punto de partida de los arcos aórticos principales. Sólo en estos casos es adecuado utilizar el término **tronco arterial**.

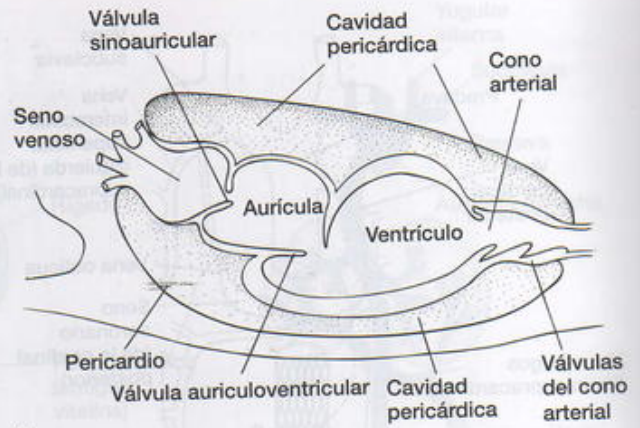
Igual que los demás músculos, el corazón también necesita un intercambio de gases (oxígeno, dióxido de carbono) para poder mantener su metabolismo. En muchos peces y tetrápodos primitivos, este requerimiento es soportado por el intercambio de gases directo entre el miocardio y la sangre que pasa a través de su luz. La pared interna del miocardio, sobre todo la del ventrículo, suele estar dotada de unos salientes de forma cónica llamados **trabéculas**, en los que hay una serie de grietas profundas. La textura que resulta, cuando el corazón se observa por dentro, recuerda a una esponja y se dice que está **trabeculada**. Los **vasos coronarios** son los que llevan la sangre hasta las paredes del corazón, generalmente sólo hasta la parte externa del miocardio. Estos vasos están muy desarrollados en los elasmobranquios, los cocodrilos, las aves y los mamíferos, en los que irrigan la mayor parte del miocardio. En los peces, las arterias coronarias derivan



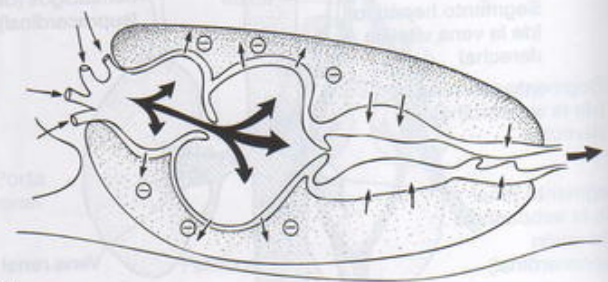
de los arcos eferentes o de los anillos colectores de las branquias, por los que circula sangre oxigenada. Las venas coronarias entran en el seno venoso.

Además de las válvulas del cono arterial, a partir del endocardio se desarrollan otras válvulas entre las diferentes cámaras: la **válvula sinoauricular (SA)** entre el seno venoso y la aurícula, y la **válvula auriculoventricular (AV)** entre la aurícula y el ventrículo. Cuando el flujo es normal, la sangre empuja las válvulas y éstas se abren, pero si se produce un flujo inverso, inmediatamente se cierran, evitándose así el flujo retrógrado. El corazón se encuentra en el interior de la **cavidad pericárdica**, que está tapizada por una delgada membrana epitelial, el **pericardio**. En muchos peces la cavidad pericárdica está tapizada por hueso o por cartilago, formándose un compartimiento semirrígido en cuyo interior se encuentra el corazón (Fig. 12.24a). La contracción consecutiva de las cámaras del corazón hace que la sangre vaya pasando desde una de ellas a la siguiente y finalmente salga del corazón pasando al interior de la aorta ventral. Los movimientos musculares normales afectan a las venas cercanas aumentando la presión en su interior y ayudando a dirigir la sangre venosa de vuelta al corazón. No obstante, es frecuente que el llenado del seno venoso y de la aurícula con sangre de retorno se vea ayudado por la baja presión que se produce en la cavidad semirrígida en la que se encuentra el corazón. Esto se conoce como **efecto de aspiración**. A medida que el grueso y musculoso ventrículo se contrae, la sangre sale a través del cono arterial hacia la aorta ventral, vaciándose el ventrículo. Esto hace que el volumen que ocupa el ventrículo en la cavidad pericárdica se reduzca temporalmente, con lo que la presión en dicha cavidad desciende, afectando a las delgadas paredes de la aurícula y el seno venoso. Esta presión negativa alrededor del seno venoso y de la aurícula, que están relajadas, obliga a que ambas se expandan; a su vez esto hace que se produzca una presión negativa en el interior de estas cámaras que aspira, o succiona, la sangre venosa. Una vez que se han llenado, la aurícula y el seno venoso se contraen, para llenar el ventrículo (Fig. 12.24b).

La contracción, como se ha mencionado antes, es una propiedad intrínseca del músculo cardíaco. Incluso las células aisladas y colocadas en un medio de cultivo adecuado, pueden contraerse rítmicamente. Las células cardíacas tienden a contraerse de manera sincrónica. La contracción del corazón empieza generalmente en un punto concreto del seno venoso, denominado **marcapasos**, o **nódulo sinoauricular (SA)**, y entonces se transmite a través de un sistema de fibras conductoras hacia el ventrículo y hacia el resto de las partes contráctiles del corazón. En los mamíferos, en este sistema conductor, además del nódulo SA, en la pared del corazón hay un segundo nódulo, el **nódulo auriculoventricular (AV)** que está formado por las **fibras de Purkinje**, unas fibras similares a las neuronas que aparentemente son células musculares cardíacas modificadas. Las fibras de Purkinje salen del nódulo AV y se dividen en dos fascículos, uno izquierdo y otro derecho, que recorren el tabique interventricular y se dirigen hacia el ápice del corazón, donde giran y se extienden por los lados de los ventrículos. El ritmo de las contracciones del corazón depende inicialmente del sistema nervioso y del endocrino. También depende del ritmo del retorno venoso. Cuando se está haciendo algún esfuerzo, el retorno venoso hacia el corazón aumenta, en parte como consecuencia del incremento de presión que los músculos ejercen sobre las venas a las que rodean. A medida que la sangre venosa va llenando las cámaras del corazón, éstas se dilatan para, a continuación, sufrir una fuerte contracción. Esta respuesta se denomina **reflejo de Starling**, así conocido en honor al fisiólogo que



(a)



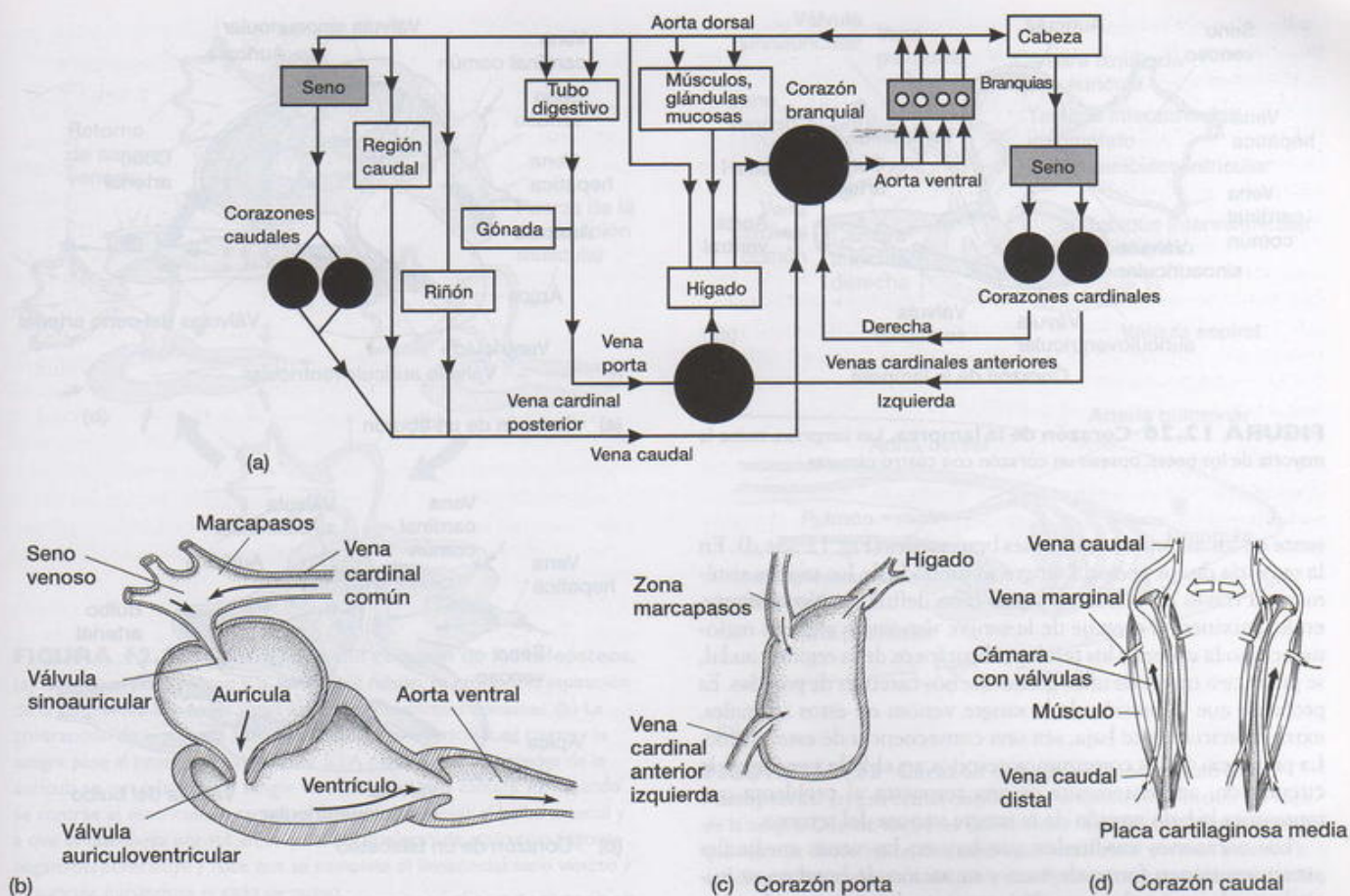
(b)

**FIGURA 12.24 Estructura básica del corazón y su llenado por aspiración.** (a) Las cuatro cámaras del corazón de los peces se encuentran en el interior de la cavidad pericárdica. Unas válvulas unidireccionales entre las cámaras evitan el flujo inverso a medida que las cámaras se contraen. (b) Cuando el ventrículo se contrae, el volumen que ocupa en la cavidad pericárdica, se reduce momentáneamente (en el esquema se ha exagerado). Este volumen ventricular reducido crea una presión negativa alrededor de las demás cámaras. Debido a que las paredes del seno venoso y de la aurícula son delgadas, la baja presión que hay alrededor de estas cámaras hace que se expandan, creándose así una presión negativa en su interior que succiona o aspira la sangre de las venas por las que se está produciendo el retorno.

lo descubrió. Este reflejo hace que exista una autorregulación de la fuerza de contracción del corazón, que permite un ajuste del volumen bombeado, incrementándolo cuando el retorno venoso aumenta y disminuyéndolo cuando el retorno venoso baja.

Las aves y los mamíferos poseen corazones tetracamerales, pero de las cuatro cámaras originales del corazón de los peces, únicamente se conservan dos, la aurícula y el ventrículo, si bien ambas están divididas en dos compartimientos, izquierdo y derecho, resultando así un total de cuatro cámaras. Aunque los corazones de las aves y los de los mamíferos han derivado de los de los reptiles, lo han hecho de manera independiente, a partir de diferentes reptiles antecesores. Filogenéticamente, entre estos tetrápodos derivados y los peces, se encuentran los anfibios y los reptiles, una posición que ha hecho que muchos investigadores consideren que estos vertebrados intermedios posean corazones que pueden ser interpretados en función de lo que se sabe de los corazones de las aves y los mamíferos. Es evidente que la línea evolutiva hacia las aves y los mamíferos debe pasar por los anfi-





**FIGURA 12.25** Circulación en los mixinos. (a) Esquema del sistema cardiovascular. (b) Esquema del corazón branquial en el que se representan las tres cámaras. Corazones accesorios. Las paredes de los corazones cardinales (no representados) y de los sistemas porta (c) son contráctiles y ayudan a mover la sangre. Los corazones caudales (d) están dotados de músculos estriados laterales y de un soporte central flexible. Se encuentran casi en el extremo de la cola de los mixinos. La contracción de los músculos del lado izquierdo hace que la placa cartilaginosa central se desplace, y la sangre que hay en la cámara derecha se comprime y es forzada a salir de ella, y a continuación se llena la cámara izquierda. La contracción de los músculos de la cámara derecha hace que suceda lo contrario. Las contracciones alternas de los músculos de los corazones caudales hacen que las venas que los atraviesan se dilaten y se estrechen, provocando así su llenado o su vaciado.

(a,b) Según Jensen.

bios y reptiles primitivos. Pero los anfibios y reptiles actuales se separaron hace millones de años de sus primitivos antecesores. Los corazones de estos animales, igual que generalmente se hace con sus respectivos sistemas cardiovasculares, deben contemplarse en función de los papeles concretos que actualmente realizan en los anfibios y los reptiles. De acuerdo con esto, a continuación veremos la estructura y la fisiología del corazón en todos los grupos de vertebrados.

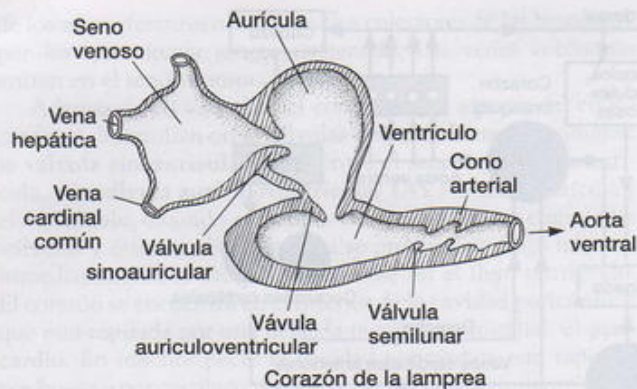
### Peces

Los mixinos son peces primitivos, descendientes de los antiguos agnatos, pero aún en la actualidad siguen viviendo como carroñeros y merodeadores. Su sistema cardiovascular encierra algunas sorpresas. Igual que ocurre con los corazones de todos los vertebrados, el de los mixinos se encuentra situado en la región anterior del tronco, está constituido por músculo cardíaco y hasta él llega el retorno sanguíneo desde la circulación sistémica general (Fig. 12.25a). El corazón de estos animales posee tres cámaras situadas en serie: el seno venoso, la aurícula y el ven-

trículo (Fig. 12.25b). El retorno sanguíneo se produce a través de las dos venas cardinales comunes y por el hígado, entrando la sangre en el seno venoso. A continuación, la sangre pasa a la aurícula y al ventrículo y, finalmente, es bombeada directamente hacia la aorta ventral por la que llega hasta las branquias. Las válvulas unidireccionales que hay entre las cámaras del corazón evitan el flujo retrógrado de la sangre. Ningún nervio importante inerva el corazón de los mixinos para estimular sus contracciones. En lugar de esto, el llenado del corazón con sangre venosa de retorno hace que se produzca el reflejo de Frank-Starling, estimulando unas fuertes contracciones cuyo origen está en el marcapasos, y después se transmite secuencialmente por las demás cámaras.

En ocasiones, el corazón de los mixinos recibe la denominación de **corazón branquial**, lo que permite diferenciarlo de las otras bombas accesorias que también actúan en la circulación de estos animales (Fig. 12.25b). Estas bombas circulatorias, complementarias en ocasiones, se denominan «**corazones**» accesorios; las comillas se deben a que, a pesar de poder contraerse, generalmente carecen del músculo cardíaco que sí que está pre-





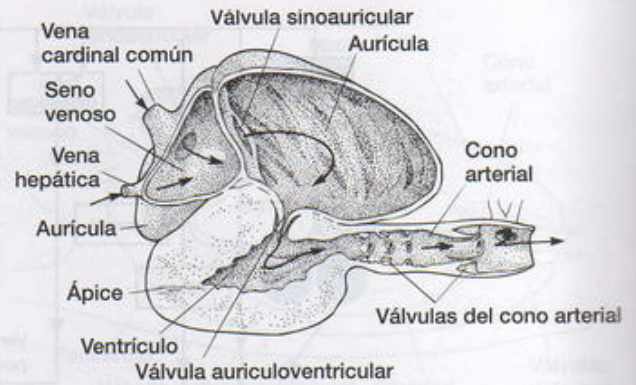
**FIGURA 12.26** Corazón de la lamprea. Las lampreas, como la mayoría de los peces, poseen un corazón con cuatro cámaras.

sente en los auténticos corazones branquiales (Fig. 12.25c,d). En la mayoría de los peces la sangre es drenada de los tejidos sistémicos a través de vénulas y venas bien definidas. No obstante, en los mixines, el drenaje de la sangre venosa de algunas regiones, como la cabeza y los tejidos subcutáneos de la región caudal, se produce a través de unos grandes senos carentes de paredes. Es probable que la presión de la sangre venosa en estos animales, extraordinariamente baja, sea una consecuencia de esto último. La presencia de los corazones accesorios en el lado venoso de la circulación, aparentemente es una respuesta al problema que representa la baja presión de la sangre venosa del retorno.

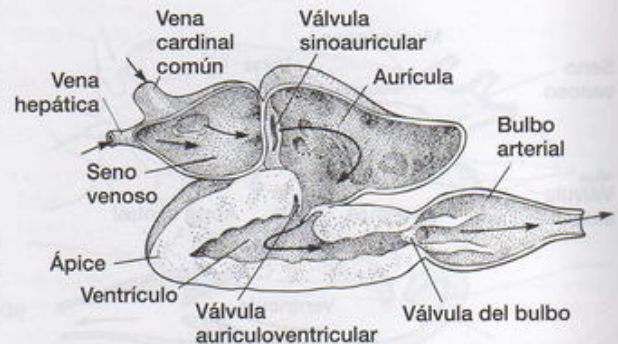
Los **corazones cardinales** que hay en las venas cardinales anteriores tienen forma de saco y su acción de bombeo es iniciada por los músculos esqueléticos que rodean sus paredes. Los **corazones caudales**, que están pareados y se encuentran en la cola, representan un mecanismo de bombeo exclusivo entre los vertebrados. Están formados por una varilla cartilaginosa central, unos músculos esqueléticos laterales y unas venas internas. La contracción alterna de los músculos laterales empuja la varilla media hacia atrás y hacia delante, y ésta ejerce presión contra las paredes de los vasos internos, con lo que la sangre es bombeada hacia la vena caudal (Fig. 12.25d).

El **corazón porta** es un simple saco vascular expandido hasta el que llega sangre venosa desde una vena cardinal anterior y otra posterior, y entonces se contrae para enviar la sangre hacia el hígado (Fig. 12.25c). Únicamente los mixines poseen estos corazones accesorios en el recorrido de la vena porta hepática, y su función es aumentar la presión sanguínea antes de que la sangre entre en las sinuosidades hepáticas. Además, el corazón porta es el único corazón accesorio cuyas paredes están constituidas por una musculatura similar a la de los verdaderos corazones branquiales.

El corazón de las lampreas (corazón branquial) es más parecido al normal del resto de los peces y posee cuatro cámaras (Fig. 12.26). Sucesivamente la sangre pasa por el seno venoso, la aurícula, el ventrículo y el cono arterial de manera secuencial. Entre los distintos compartimientos hay válvulas unidireccionales. Las válvulas sinoauricular y auriculoventricular evitan que se produzca un flujo sanguíneo retrógrado. Igual que las demás cámaras, el cono arterioso también está muscularizado, aunque sus paredes no son de músculo cardíaco sino delgadas y de musculatura lisa. Su pared interna está plegada formando unas lengüetas, las **válvulas cónicas**, que en conjunto constituyen las denominadas **válvulas semilunares**, que también evitan el flujo retrógrado de la sangre y posiblemente colaboran en la distribu-



(a) Corazón de un tiburón



(b) Corazón de un teleosteo

**FIGURA 12.27** Corazones de los peces. (a) Tiburón.

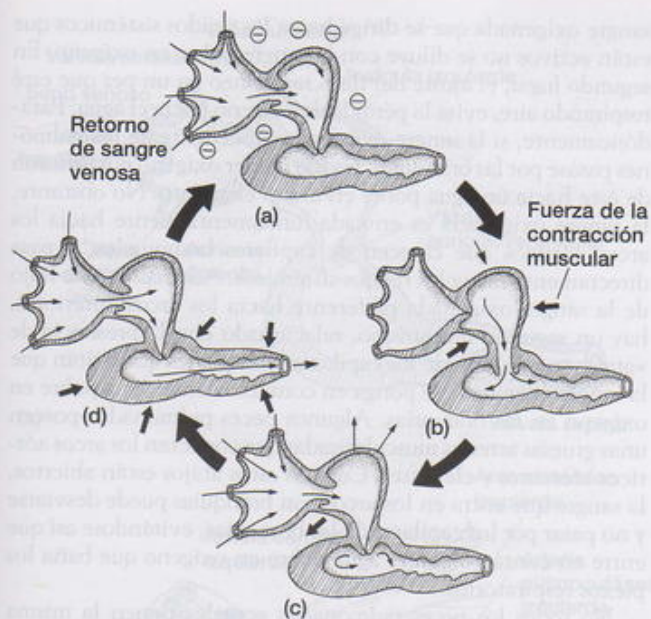
(b) Teleosteo. En el corazón de los tiburones la sangre sale del corazón a través de un cono arterial muscularizado, una cámara que no existe en el corazón de los teleosteos. En el corazón de estos últimos la base de la aorta ventral está dilatada formando un bulbo arterial elástico.

Según Lawson.

ción de la sangre hacia los distintos arcos aórticos, desde donde la sangre pasa por los delgados capilares branquiales que hay a continuación.

Como en las lampreas, el corazón de los condictios y de los peces óseos está formado por cuatro cámaras —el seno venoso, la aurícula, el ventrículo y el cono arterial (o bulbo arterial)— con válvulas unidireccionales entre ellas (Fig. 12.27a,b). Como el resto de las cámaras, el cono arterial es contráctil, ya que está muscularizado, y actúa como una bomba auxiliar que ayuda a mantener el flujo por la aorta ventral cuando se produce la relajación del ventrículo. Su contracción también hace que se cierren las válvulas del cono arterial que hay en sus paredes. Cuando estas válvulas se cierran, evitan que se produzca el reflujo de la sangre. En los teleosteos esta cuarta cámara es un bulbo arterial elástico pero no contráctil. En el punto de unión entre el ventrículo y el bulbo arterial hay un sólo par de **válvulas del bulbo**, que impiden el flujo sanguíneo retrógrado. Cuando se contrae el ventrículo, la sangre pasa al bulbo arterial, que se expande y luego vuelve suavemente a su tamaño original, por rebote elástico, lo que ayuda al mantenimiento del flujo hacia la aorta ventral. El efecto es una **depulsación** o amortiguación de las grandes oscilaciones en el flujo y en la presión de la sangre que se producen como consecuencia de las contracciones del ventrículo. Esto se ha interpretado como un procedimiento para proteger a los





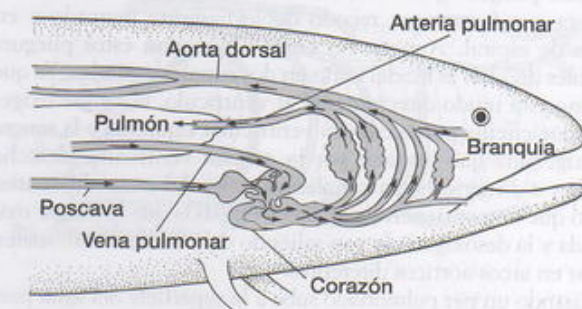
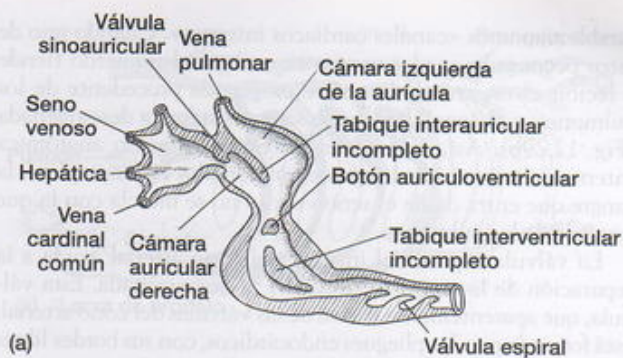
**FIGURA 12.28** Contracción del corazón de los teleosteos.

(a) Cuando el seno venoso y la aurícula se relajan, se produce la aspiración de la sangre que hay en las venas hepáticas y cardinales comunes. (b) La contracción de la aurícula hace que la válvula sinoauricular se cierre y la sangre pase al interior del ventrículo. (c) A medida que las paredes de la aurícula se van relajando, la sangre va entrando a esta cámara. (d) Cuando se contrae el ventrículo, la sangre es forzada a atravesar el bulbo arterial y a que se distribuya por los arcos aórticos. El efecto de aspiración (signos negativos) contribuye y hace que se complete el llenado del seno venoso y la aurícula, iniciándose el ciclo de nuevo.

delicados capilares branquiales frente a los «borbotones» de sangre a gran presión que de otra forma se producirían.

La disposición en forma de S de las cámaras del corazón de los peces tiene como consecuencia que el seno venoso y la aurícula, ambos con las paredes delgadas, se encuentren en posición dorsal con respecto al ventrículo, de manera que la gravedad y las contracciones de la aurícula contribuyen a que se produzca el llenado del ventrículo. La sangre pasa desde las cámaras más posteriores a las más anteriores, de acuerdo con la siguiente secuencia. En primer lugar, el seno venoso se llena con sangre venosa, y ésta fuerza la apertura de la válvula sinoauricular, llenándose también la aurícula. Este movimiento de sangre se produce gracias a un efecto de aspiración, que también estimula el llenado inicial del seno venoso y de la aurícula (Fig. 12.28a). A continuación, la aurícula se contrae, aumentando la presión en su interior. La contracción auricular hace que la válvula sinoauricular se cierre y que la válvula auriculoventricular se abra, con lo que la sangre puede pasar a llenar el ventrículo (Fig. 12.28b). Acto seguido, la aurícula se relaja, con lo que la presión baja en su interior y en el del seno venoso. Como consecuencia, la sangre es arrastrada por el efecto de aspiración que se genera y empieza a llenar de nuevo ambas cámaras (Fig. 12.28c). Por último, el ventrículo se contrae empujando la sangre hacia delante y haciéndola pasar al cono arterial, que comenzará a contraerse en este momento (Fig. 12.28d).

**Peces pulmonados** El corazón de estos peces es diferente al de los demás peces óseos. La primera cámara que continúa recibiendo el retorno venoso sigue siendo el seno venoso. En los tres



**FIGURA 12.29** Corazón del pez pulmonado africano *Protopterus*.

(a) Estructura interna del corazón. (b) Dirección del flujo de la sangre. Cuando los peces pulmonados respiran aire, la sangre venosa que retorna desde los tejidos sistémicos atraviesa el corazón y tiende a ser dirigida hacia el último arco aórtico. Por la arteria pulmonar va hacia el pulmón la mayor parte de la sangre desoxigenada. La sangre con una concentración elevada de oxígeno que retorna desde los pulmones pasa por el corazón y tiende a ser enviada hacia los arcos aórticos, que carecen de branquias. De esta forma, la sangre pasa directamente hacia la circulación general. Por tanto, cuando los peces pulmonados respiran aire, muestran un sistema incipiente de circulación doble. Filogenéticamente, los cinco arcos aórticos son los que van desde el segundo al sexto (II-VI). El primero de ellos (II) y los dos últimos (V y VI) poseen branquias.

géneros de peces pulmonados, la aurícula está parcialmente dividida, debido a la existencia de un **tabique interauricular** (pliegue pulmonar) que hace que se puedan diferenciar una gran cámara auricular derecha y una pequeña cámara auricular izquierda (Fig. 12.29a). Las venas pulmonares por las que llega la sangre desde los pulmones, desembocan en el seno venoso (en el pez pulmonado australiano, *Neoceratodus*) o directamente en la cámara auricular izquierda (en el pez pulmonado sudamericano, *Lepidosiren* y en el pez pulmonado africano, *Protopterus*). La sangre venosa sistémica llega hasta el seno venoso y éste comunica con la cámara auricular derecha (Fig. 12.29a). En lugar de válvulas auriculoventriculares hay un **tapón auriculoventricular**, que es un saliente de la pared interna del ventrículo. Este tapón se mueve abriendo y cerrando el orificio auricular y, como las válvulas AV, evita que se produzca el flujo retrógrado hacia la aurícula. El ventrículo también está internamente dividido, aunque sólo de forma parcial, debido a la presencia de un **tabique interventricular**. Entre los dipnoos, el pez pulmonado sudamericano presenta un mayor grado de subdivisión interna tanto del ventrículo como de la aurícula. La alineación que forman el tabique interauricular, el tapón auriculoventricular y el tabique interventricular, hace que se



establezcan unos «canales cardíacos internos». Cuando uno de estos peces pulmonados respira aire, el canal izquierdo tiende a recibir el retorno de la sangre oxigenada procedente de los pulmones, y el canal derecho la sangre sistémica desoxigenada (Fig. 12.29b). Así, a pesar de que esta separación anatómica interna del corazón de los peces pulmonados es incompleta, la sangre que entra desde el seno venoso no se mezcla con la que procede de los pulmones.

La **válvula espiral** del interior del cono arterial ayuda a la separación de la sangre oxigenada y la desoxigenada. Esta válvula, que aparentemente deriva de las válvulas del cono arterial, está formada por dos pliegues endocárdicos, con sus bordes libres enfrentados y en contacto, pero que no llegan a fusionarse entre sí. Estos pliegues giran unos 270° en el interior del cono de manera que forman un recodo doble bastante marcado y en forma de espiral. Aunque no estén fusionados, estos pliegues espirales dividen la luz del cono en dos canales espirales. Ya que el cono está unido directamente al ventrículo, la sangre oxigenada que circula por la cámara ventricular izquierda y la sangre desoxigenada que lo hace por la cámara ventricular derecha tienden a dirigirse hacia canales espirales del cono diferentes, por lo que se mantienen separadas. A medida que la sangre oxigenada y la desoxigenada van saliendo del cono arterial, suelen entrar en arcos aórticos diferentes.

Cuando un pez pulmonado sube a la superficie del agua para llenar sus pulmones con aire, el flujo sanguíneo hacia los pulmones aumenta. Cuando esta sangre oxigenada retorna desde los pulmones hasta el corazón, lo atraviesa y es dirigida hacia los arcos III y IV, que carecen de branquias, y fluye directamente hacia los tejidos sistémicos. La sangre venosa que retorna desde los tejidos sistémicos es dirigida hacia los arcos posteriores (V y VI) desde los cuales se dirige hacia los pulmones. La sangre que va hacia estos arcos posteriores pasa por el canal espiral, que a su vez la recibe desde el lado derecho del corazón. La sangre oxigenada pasa por el lado izquierdo del corazón y es dirigida hacia el otro canal espiral del cono, desde donde entra en los arcos aórticos anteriores.

Estos ajustes cardiovasculares de los peces pulmonados para poder respirar aire están muy relacionados con las demandas ambientales. En la mayor parte de las ocasiones, en los ríos y lagos en que viven estos peces pulmonados la tensión de oxígeno es elevada y la sangre desoxigenada que pasa por los arcos dotados de capilares branquiales capta del agua una cantidad de oxígeno suficiente como para cubrir las necesidades metabólicas de estos animales. No obstante, debido a sequías estacionales, a unas temperaturas elevadas, o al estancamiento de las aguas, los niveles de oxígeno del agua pueden descender significativamente, dando lugar a períodos de condiciones ambientales desfavorables, los peces pulmonados suben a la superficie del agua para llenar sus pulmones de aire y se aprovechan de las ventajas que les suponen sus «novedades» fisiológicas. En *Protopterus*, la sangre desoxigenada que retorna desde los tejidos sistémicos tiende a ser dirigida hacia los pulmones (no hacia las branquias), y aproximadamente el 95% de la sangre oxigenada que procede de los pulmones tiende a ser enviada a través de los arcos aórticos anteriores hacia los tejidos sistémicos (no a través de las branquias). La parte de sangre que pasa desde los pulmones hacia los arcos anteriores disminuye de forma constante hasta ser aproximadamente el 65%, justo antes de la siguiente respiración, tras la cual vuelve a subir hasta el 95%.

Este sistema de respiración aérea tiene varias ventajas fisiológicas. En primer lugar, los flujos de sangre oxigenada (procedente de los pulmones) y sangre desoxigenada (procedente de los tejidos sistémicos) tienden a mantenerse separados. Así, la

sangre oxigenada que se dirige hacia los tejidos sistémicos que están activos no se diluye con la sangre pobre en oxígeno. En segundo lugar, el ajuste del flujo sanguíneo en un pez que esté respirando aire, evita la pérdida de oxígeno hacia el agua. Paradójicamente, si la sangre oxigenada procedente de los pulmones pasase por las branquias, podría perder oxígeno por difusión de éste hacia un agua pobre en dicho elemento. No obstante, la sangre oxigenada es enviada fundamentalmente hacia los arcos aórticos que carecen de capilares branquiales, y pasa directamente hacia los tejidos sistémicos. Además de este flujo de la sangre oxigenada preferente hacia los arcos anteriores, hay un segundo mecanismo, relacionado con la presencia de «atajos» en la base de los capilares branquiales que evitan que la sangre oxigenada se ponga en contacto con el agua pobre en oxígeno en las branquias. Algunos peces pulmonados poseen unas gruesas arterias muscularizadas que conectan los arcos aórticos aferentes y eferentes. Cuando estos atajos están abiertos, la sangre que entra en los arcos con branquias puede desviarse y no pasar por los capilares de las branquias, evitándose así que entre en contacto con el agua pobre en oxígeno que baña los plexos respiratorios.

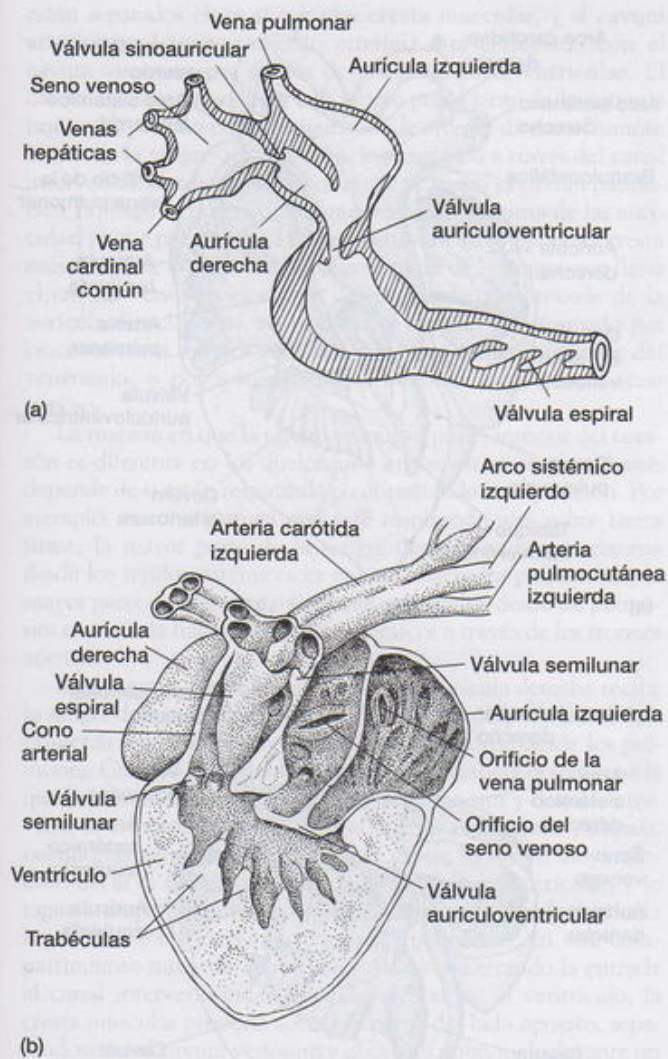
No todos los peces pulmonados actuales tienen la misma capacidad para ajustar su ventilación aérea. En el pez australiano las branquias están bien desarrolladas, pero el pulmón no lo está tanto. Este pez respira bastante bien en aguas oxigenadas, pero si se ve forzado a desplazarse hacia tierra firme, es incapaz de mantener unos niveles suficientemente elevados de oxígeno en su sangre como para poder seguir respirando aire durante mucho tiempo. Por el contrario, el pez pulmonado africano posee unas branquias poco desarrolladas, pero un pulmón bastante eficaz. Cuando se mantiene fuera del agua, su sistema circulatorio y su pulmón pueden hacer que se mantenga en estas condiciones durante largos períodos de tiempo. Como se puede apreciar, el grado de adaptación fisiológica para la respiración acuática o aérea depende de la especie de pez pulmonado de que se trate.

## Anfibios

Los anfibios dependen de la respiración cutánea (salamandras pletodóntidas, que carecen de pulmones), de la respiración branquial (la mayoría de las larvas), de la respiración pulmonar (la mayoría de los sapos y ranas) o de los tres métodos de respiración (la mayoría de los anfibios). Ya que el origen de la sangre oxigenada y desoxigenada es variable, la estructura del corazón también lo es. Generalmente, en los anfibios con pulmones funcionales, el corazón está formado por un seno venoso, una aurícula derecha y otra izquierda, separadas anatómicamente por un tabique interauricular completo, un ventrículo sin subdivisiones internas y un cono arterial dotado de una válvula espiral (Fig. 12.30a). Con la excepción del género *Siren*, que posee un tabique interventricular incompleto, los anfibios son los únicos vertebrados de respiración aérea en los que el ventrículo no está dividido en su interior.

Posiblemente, el sistema cardiovascular mejor estudiado sea el de las ranas. El cono arterial del corazón de las ranas está unido a un ventrículo único con trabéculas (Fig. 12.30b). En la base de este cono hay unas válvulas semilunares que evitan el flujo retrógrado de la sangre hacia el ventrículo. En el interior del cono, la válvula espiral da un giro prácticamente completo, y hace que existan dos canales por los que la sangre es dirigida hacia unos grupos de arcos sistémicos y pulmocutáneos concretos. Tanto los arcos sistémicos como los pulmocutáneos están conectados al tronco arterial, un resto de la aorta ventral, pero estos dos grupos





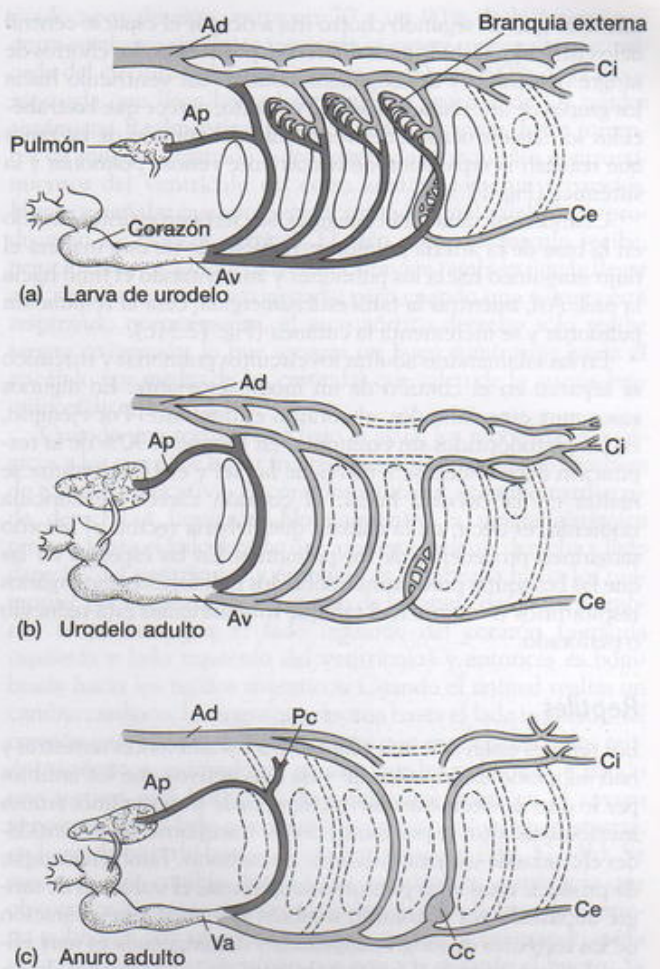
**FIGURA 12.30** Corazones de los anfibios. (a) Esquema del corazón de anfibio típico. Obsérvese que la aurícula está dividida en una cámara izquierda y otra derecha, y que el ventrículo carece de tabique interno de separación. (b) Corazón de una rana toro (*Rana catesbeiana*). Aunque carece de tabique interno, la pared interna del ventrículo está muy plegada, ya que posee una gran cantidad de trabéculas. Los pequeños espacios que quedan entre estas trabéculas contribuyen a la separación de las corrientes de sangre que pasan a través del corazón.

(b) Según Lawson.

de arcos reciben sangre que procede de diferente canal de la válvula espiral.

En las salamandras sin pulmones o en las que tienen reducida la función pulmonar, el tabique interauricular y la válvula espiral pueden estar muy reducidos o totalmente ausentes. A diferencia de lo que ocurre en las ranas, en las que la arteria pulmocutánea se ramifica y da origen a la arteria cutánea, las salamandras y tritones carecen de dicha arteria. En su lugar, la sangre que va hacia la piel lo hace por una serie de ramas que salen de los vasos por los que se produce la circulación sistémica. En las salamandras, la arteria pulmonar y los arcos sistémicos salen del tronco arterial (Fig. 12.31a,b).

Los dos flujos sanguíneos de sangre de retorno, procedentes de los circuitos sistémico y pulmonar, se mantienen separados



**FIGURA 12.31** Circulación sanguínea en los arcos aórticos de los anfibios. (a) Larva de urodelo. (b) Urodelo adulto. (c) Anuro. Obsérvese que la arteria pulmocutánea (Pc) se ramifica y se dirige hacia la piel. En las ranas hay un esfínter que evita el flujo sanguíneo hacia los pulmones mientras el animal está buceando, con lo que la sangre se desvía hacia la piel, incrementándose de este modo la respiración cutánea. Abreviaturas: aorta dorsal (Ad), aorta ventral (Av), arteria pulmocutánea (Pc), arteria pulmonar (Ap), carótida externa (Ce), carótida interna (Ci), cuerpo carotideo (Cc).

Según Goodrich.

durante su paso a través del corazón (Fig. 12.31c). Como sucede en los peces pulmonados, la sangre desoxigenada se dirige selectivamente hacia los pulmones a través de la arteria pulmonar, y la sangre oxigenada es enviada hacia los tejidos sistémicos a través de los arcos aórticos. En las ranas con respiración aérea, la sangre oxigenada y la desoxigenada son separadas y distribuidas por el corazón. Lo que resulta bastante sorprendente en relación con esta capacidad es que el ventrículo del corazón de las ranas, como el del resto de los anfibios, carece de tabique interno completo. La estructura a base de trabéculas hace que las paredes del ventrículo tengan unos huecos profundos, que permiten que la sangre se separe en función de la tensión de oxígeno. Se ha propuesto que cuando un primer chorro de sangre entra en el ventrículo, pasa a llenar los huecos que quedan entre las trabéculas,



mientras que un segundo chorro iría a ocupar el espacio central del ventrículo. Debido a sus diferentes posiciones, los chorros de sangre oxigenada y desoxigenada saldrían del ventrículo hacia los grupos de arterias adecuadas. Por tanto, parece que las trabéculas son las estructuras del ventrículo del corazón de las ranas que realizan la separación de la corriente venosa pulmonar y la sistémica (Fig. 12.30b).

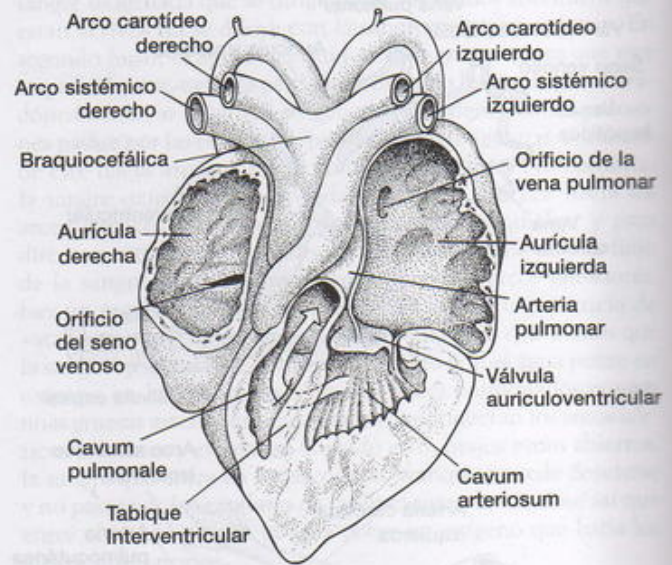
Cuando una rana está buceando, se cierra un esfínter situado en la base de la arteria pulmonar, reduciendo de esta manera el flujo sanguíneo hacia los pulmones y aumentando el flujo hacia la piel. Así, mientras la rana está sumergida, cesa la respiración pulmonar y se incrementa la cutánea (Fig. 12.31c).

En las salamandras adultas los circuitos pulmonar y sistémico se separan en el corazón de un modo semejante. En algunos casos muy especializados, el corazón es diferente. Por ejemplo, en los pletodóntidos sin pulmones, en los que el 90% de la respiración debe realizarse a través de la piel y el 10% restante se realiza en la cavidad bucal, el corazón carece de aurícula izquierda, es decir, de la cámara que debería recibir el retorno sanguíneo procedente de los pulmones. En las especies en las que las branquias predominan sobre los pulmones como órganos respiratorios (*Necturus*), el tabique interauricular está reducido o perforado.

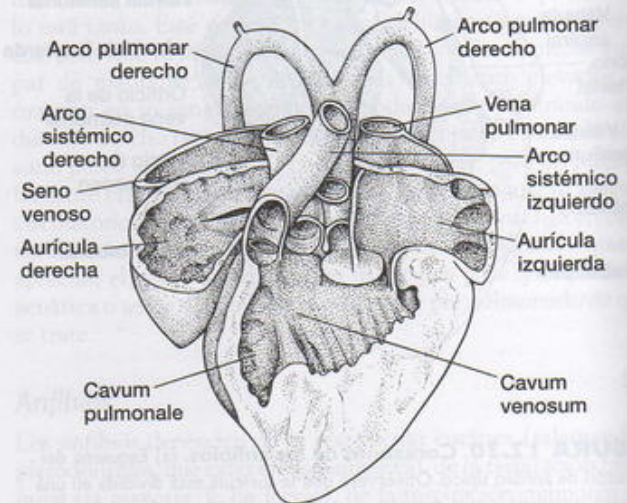
## Reptiles

Los reptiles están aún más adaptados a los ambientes terrestres y han adoptado unos estilos de vida más activos que los anfibios por lo que su sistema cardiovascular puede sostener unos ritmos metabólicos altos y, por tanto, puede transportar unas cantidades elevadas de oxígeno y dióxido de carbono. También es capaz de producir unas altas presiones sanguíneas; el volumen de sangre impulsado por el corazón también es grande y la separación de los torrentes de sangre oxigenada y desoxigenada es muy eficaz. La estructura y el funcionamiento de los corazones de los diferentes reptiles es bastante variable, por lo que está claro que un único modelo de corazón de reptil no puede servir para representar a los de los otros. Además, interpretar los corazones de los reptiles como poco evolucionados e imperfectos en comparación con los de las aves y los mamíferos, haría muy poca justicia a un sistema cardiovascular estructurado y eficaz como el de los reptiles, que son capaces de llevar unos estilos de vida muy especializados y característicos. En general, en los reptiles se pueden diferenciar dos modelos de corazón, uno de ellos aparece en los quelonios y en los escamosos, y el otro es el propio de los cocodrilos.

**Corazones de los quelonios y los escamosos** En estos reptiles el seno venoso está reducido en comparación con los anfibios, pero realiza las mismas funciones. Continúa siendo la cámara que recibe la sangre venosa de retorno y el marcapasos sigue estando situado en ella. La aurícula (atrio) está totalmente dividida en una aurícula derecha y otra izquierda. La entrada en los ventrículos se produce a través de unas grandes válvulas auriculoventriculares. El cono arterial (o bulbus cordis) aparece durante el desarrollo embrionario, pero en los adultos se divide para formar las bases (troncos) de las tres grandes arterias que salen del ventrículo: el **tronco pulmonar** y los **troncos aórticos izquierdo y derecho**. En los ofidios hay un foramen interaórtico dotado de válvulas, que comunica las bases de las aortas, pero no se ha podido comprobar que se produzca mezcla de sangres a través de este foramen. Normalmente, la arteria braquiocefálica, que es la que lleva la sangre hacia las subclavias y las carótidas, sale directamente del arco aórtico derecho, pero en algunas tor-



(a)



(b)

**FIGURA 12.32** Corazón de un lagarto en vista ventral.

(a) Se ha quitado parte de la pared ventral del corazón. La flecha blanca señala el movimiento de sangre desde el cavum arteriosum hasta el cavum venosum, a través del canal interventricular. Desde el cavum venosum la sangre alcanza la base de los arcos sistémicos. (b) Vista en la que se ha eliminado más pared ventral.

Según Lawson.

tugas sale directamente del ventrículo entremezclada con los troncos de los tres arcos aórticos (Fig. 12.32a,b). A partir del cono, también se origina una banda de tejido muscular contráctil situada en la base del tronco pulmonar, que regula el flujo de sangre hacia los pulmones. En sentido estricto, el ventrículo es una cámara única que actúa como una bomba que impulsa la sangre hacia las grandes arterias que salen del corazón. No obstante, el ventrículo posee tres compartimientos internos comunicados unos con otros: el **cavum venosum** (compartimiento venoso) y el **cavum pulmonale** (compartimiento pulmonar)



están separados entre sí por una **cresta muscular**, y el **cavum arteriosum** (compartimiento arterial) está conectado con el **cavum venosum** por medio de un **canal interventricular**. El **cavum arteriosum** se llena con sangre procedente de la aurícula izquierda, pero no posee ninguna salida arterial directa. Durante la sístole, la sangre que hay en su interior pasa a través del canal interventricular hacia los arcos aórticos. Hasta el **cavum pulmonale** no llega la sangre directamente desde ninguna de las aurículas, ya que pasa desde el **cavum venosum** atravesando la cresta muscular. Por el contrario, una gran parte de la sangre que llena el **cavum venosum** es sangre desoxigenada que procede de la aurícula derecha. Así, en realidad el corazón está formado por cinco cámaras, las dos aurículas y los tres compartimientos del ventrículo, o por seis cámaras si también se cuenta el seno venoso.

La manera en que la sangre se mueve por el interior del corazón es diferente en los quelonios y en los escamosos, y además depende de si están respirando o conteniendo la respiración. Por ejemplo, en una tortuga que esté respirando aire sobre tierra firme, la mayor parte de la sangre desoxigenada que retorna desde los tejidos sistémicos es enviada hacia los pulmones, y la mayor parte de la sangre oxigenada que vuelve desde los pulmones es enviada hacia los tejidos sistémicos a través de los troncos aórticos.

En concreto, desde el seno venoso la aurícula derecha recibe la sangre desoxigenada que retorna desde el cuerpo, y la aurícula izquierda recibe la sangre oxigenada que retorna desde los pulmones. Cuando las aurículas se contraen, la sangre desoxigenada que hay en la izquierda pasa al **cavum venosum** y después atraviesa la cresta muscular y pasa al **cavum pulmonale**. Además, cuando las válvulas AV derechas se abren, lo hacen desplazándose hacia el orificio de entrada al canal interventricular, y lo tapan temporalmente. La sangre oxigenada de la aurícula izquierda pasa al **cavum arteriosum** y permanece en este compartimiento mientras las válvulas AV están cerrando la entrada al canal interventricular. Cuando se contrae el ventrículo, la cresta muscular presiona contra la pared del lado opuesto, separándose así el **cavum venosum** y el **cavum pulmonale** durante un cierto tiempo. Las válvulas AV se cierran para evitar el flujo retrógrado hacia las aurículas, y al retirarse las válvulas AV derechas, queda abierto el canal interventricular por lo que la sangre puede pasar ahora por él. De esta manera, la sangre que hay en el ventrículo se mueve por las vías más accesibles: la sangre desoxigenada que hay en el **cavum pulmonale** se dirige principalmente hacia la arteria pulmonar y por ésta hacia los pulmones, aunque una pequeña parte puede pasar por encima de la cresta muscular y entrar en el arco aórtico izquierdo; la sangre oxigenada que hay en el **cavum arteriosum** atraviesa el canal interventricular y se dirige hacia las bases de los troncos aórticos, por lo que sale del corazón (Figs. 12.33a y 12.34a,b).

Además, las paredes del ventrículo también se contraen de forma ligeramente asincrónica, por lo que la sangre desoxigenada es enviada hacia la arteria pulmonar antes de que la oxigenada empiece a moverse. Cuando las paredes ventriculares adyacentes se contraen, la sangre oxigenada encuentra una gran resistencia en el interior de la arteria pulmonar, que ya está llena de sangre. Por tanto, la sangre oxigenada sale hacia los arcos sistémicos que son los que en ese momento ofrecen una resistencia menor.

Las medidas de la concentración de oxígeno en el interior de las arterias principales confirman que la distribución de la sangre sistémica y pulmonar es bastante eficaz —la sangre desoxigenada fluye hacia los pulmones y la sangre oxigenada lo hace hacia los tejidos sistémicos—. Cuando las tortugas están respi-

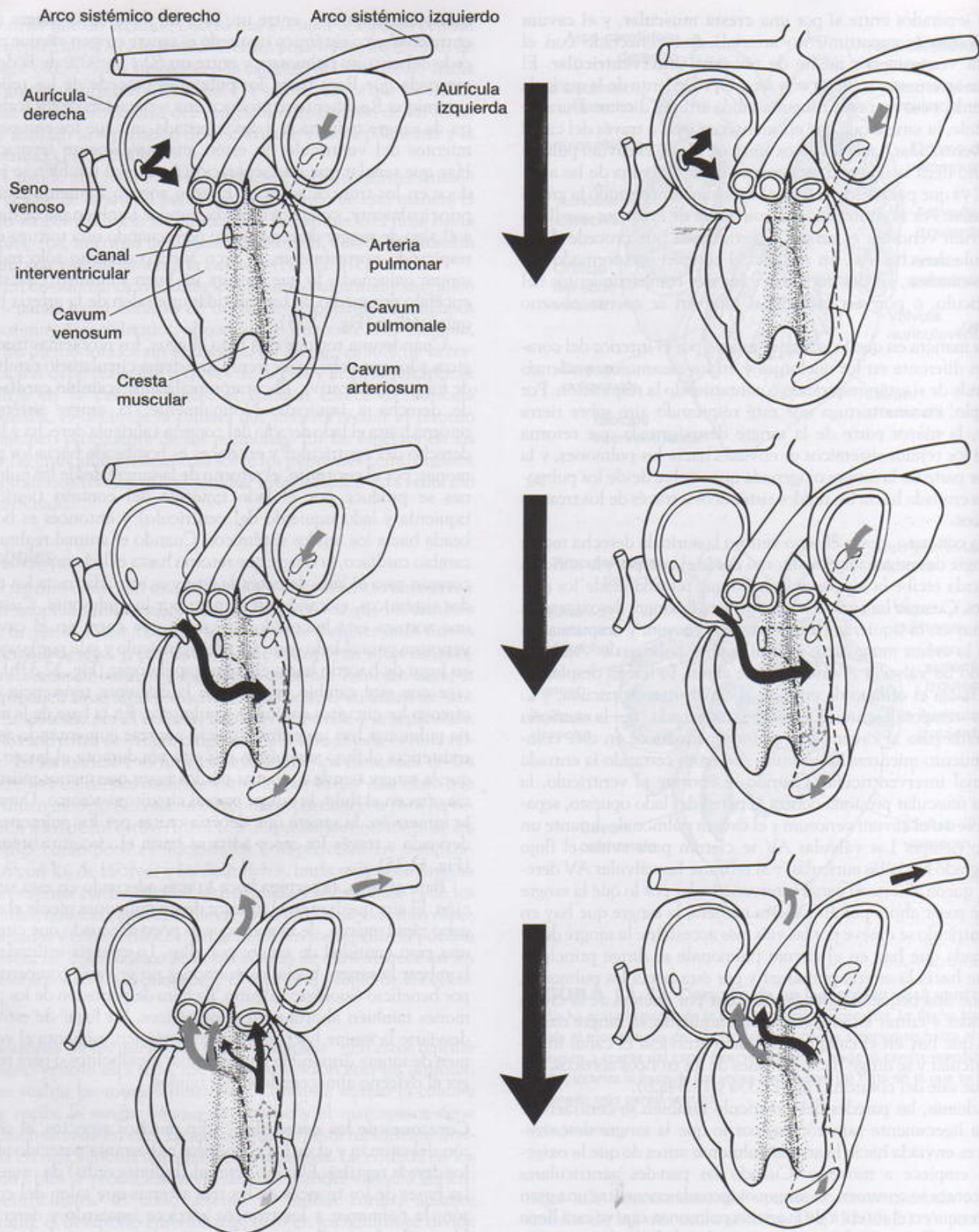
rando normalmente, entre un 70 y un 90% de la sangre que entra en el arco sistémico izquierdo es sangre oxigenada que procede del circuito pulmonar, y entre un 60 y un 90% de la desoxigenada que llega hasta los pulmones procede de los tejidos sistémicos. Realmente se produce una separación de los torrentes de sangre oxigenada y desoxigenada, aunque los compartimientos del ventrículo no estén anatómicamente separados. Hay que señalar que esta separación funcional también se produce en los troncos aórticos. El arco aórtico izquierdo recibe, principalmente, sangre oxigenada, aunque también puede llegar a él algo de sangre desoxigenada; pero cuando una tortuga está respirando normalmente, el arco aórtico derecho sólo recibe sangre oxigenada, lo que asegura un buen suministro hacia el encéfalo por medio de las carótidas que salen de la arteria braquiocefálica (Fig. 12.35).

Cuando una tortuga está bajo el agua, los problemas fisiológicos a los que debe hacer frente su sistema circulatorio cambian de forma significativa. El corazón realiza un «cambio cardíaco» de derecha a izquierda. Normalmente, la sangre sistémica retorna hasta el lado *derecho* del corazón (aurícula derecha y lado derecho del ventrículo) y entonces es bombeada hacia los pulmones; por el contrario, el retorno de la sangre desde los pulmones se produce por el lado *izquierdo* del corazón (aurícula izquierda y lado izquierdo del ventrículo) y entonces es bombeada hacia los tejidos sistémicos. Cuando el animal realiza un cambio cardíaco, la sangre que retorna hasta el lado izquierdo del corazón pasa al lado derecho de éste y es enviada hacia los tejidos sistémicos, evitando así su paso por los pulmones. Cuando una tortuga está buceando, la sangre que entra en el **cavum venosum** pasa al lado contrario del ventrículo y sale por la aorta, en lugar de hacerlo hacia el circuito pulmonar (Fig. 12.33b). Se cree que este cambio depende de la diferente resistencia que ofrecen los circuitos sistémico y pulmonar. En la base de la arteria pulmonar hay un esfínter que se contrae aumentando así la resistencia al flujo sanguíneo por esta vía durante el buceo. Ya que la sangre tiende a circular por los vasos que menos resistencia ofrecen al flujo, la sangre pasa al circuito sistémico. Durante la inmersión, la sangre que debería cruzar por los pulmones es desviada a través los arcos aórticos hasta el circuito sistémico (Fig. 12.35).

Bajo el agua, la tortuga hace lo más adecuado en esta situación. El aire que hay en el interior de sus pulmones pierde el oxígeno rápidamente, de manera que es poco adecuado que circule una gran cantidad de sangre por ellos. La energía utilizada en bombear la sangre hacia los pulmones no se vería compensada por beneficio fisiológico alguno. La falta de perfusión de los pulmones también ahorra costes energéticos. En lugar de esto, al desviarse la sangre hacia el circuito sistémico, aumenta el volumen de sangre disponible para eliminar metabolitos o para recoger el oxígeno almacenado en los tejidos.

**Corazones de los cocodrilos** En muchos aspectos, el corazón del caimán y el de los cocodrilos es bastante parecido al de los demás reptiles. El cono arterial (*bulbus cordis*) da origen a las bases de los troncos de las tres arterias que salen del corazón, la pulmonar y los troncos aórticos izquierdo y derecho. Una **válvula semilunar** unidireccional situada en la base de cada tronco permite que la sangre entre en el cono, pero impide el flujo retrógrado hacia el ventrículo. El seno venoso está reducido pero sigue actuando como cámara receptora del retorno de sangre sistémica. La aurícula está totalmente dividida en dos cámaras, una izquierda y otra derecha, y el seno venoso abre en la aurícula derecha. En los adultos, la vena pulmonar llega hasta la aurícula izquierda, cosa que no sucede



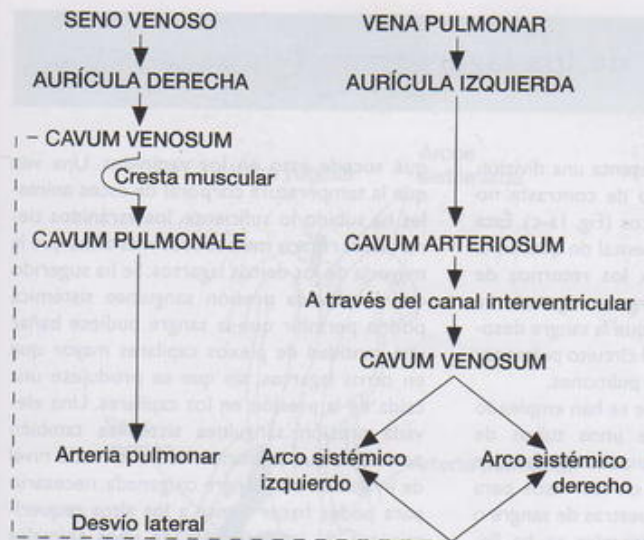


(a) Cuando respira normalmente

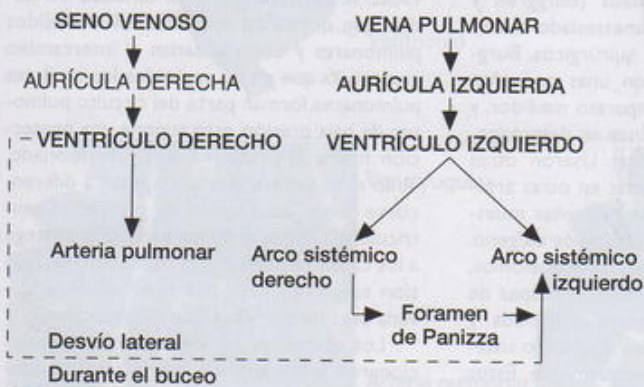
(b) Cuando bucea

**FIGURA 12.33** Circulación sanguínea en el corazón de los reptiles escamosos (y de las tortugas). (a) Cuando los escamosos están respirando aire sobre tierra firme, la sangre venosa pasa desde la aurícula derecha hasta el cavum venosum del ventrículo, y desde éste pasa por encima de la cresta muscular para ir a llenar el cavum pulmonale. Cuando se inicia la contracción del ventrículo, la mayor parte de la sangre sale a través de la arteria pulmonar. Simultáneamente, la sangre pasa desde la aurícula izquierda al cavum arteriosum. Al contraerse el ventrículo la sangre es impulsada a través del canal interventricular, y entonces abandona el corazón saliendo por los arcos aórticos izquierdo y derecho. (b) Cuando un reptil escamoso está bajo el agua, la resistencia al flujo sanguíneo pulmonar, hace que la sangre que en condiciones normales sería enviada hacia los pulmones, pase por encima de la cresta muscular y salga, fundamentalmente, por el arco aórtico izquierdo.



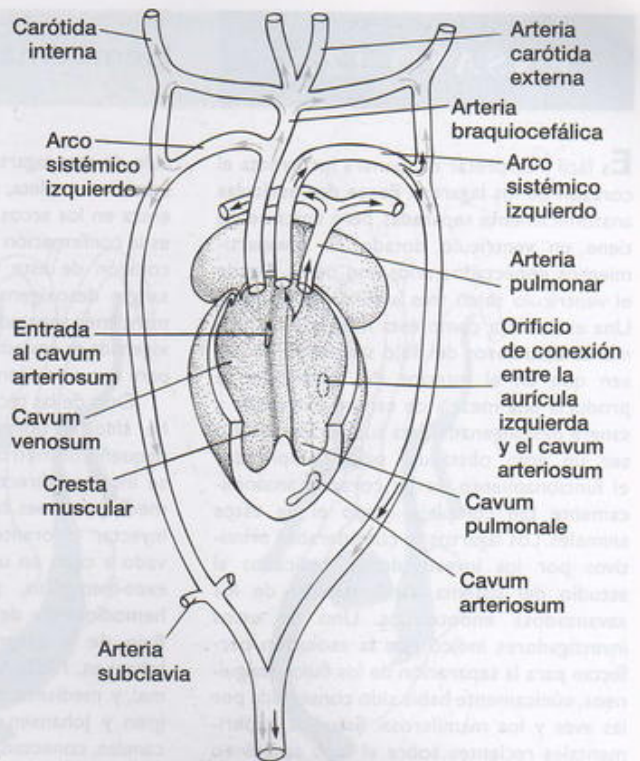


(a) **Quelonios y escamosos**



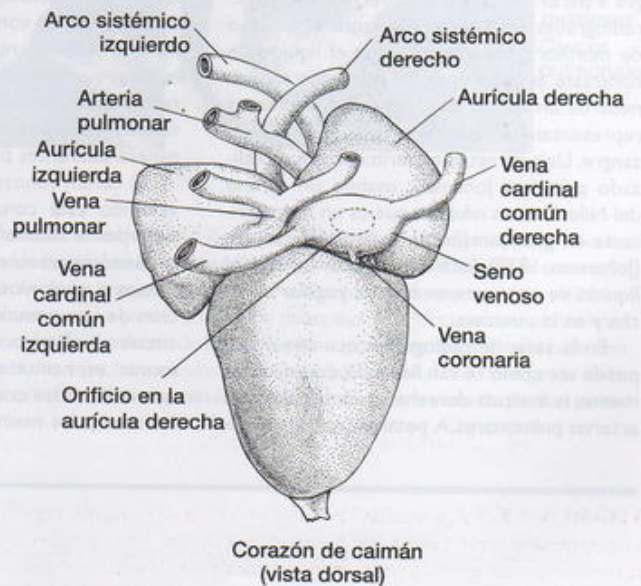
(b) **Cocodrilos**

**FIGURA 12.34 Corazones de los reptiles.** En estos esquemas se compara el patrón de movimiento de la sangre por el interior del corazón de los quelonios y los escamosos (a) con el de los cocodrilos (b). Las líneas discontinuas representan los atajos cardíacos que toma la sangre cuando el animal está bajo el agua y que desvían la sangre desde el circuito pulmonar al sistémico.



Circulación aórtica en los escamosos

**FIGURA 12.35 Circulación aórtica en los quelonios y en los escamosos.** Dirección del flujo sanguíneo por las principales arterias cuando un escamoso está respirando normalmente. La sangre oxigenada es enviada hacia los arcos sistémicos. La mayor parte de la sangre desoxigenada, pero aparentemente no toda, entra en la arteria pulmonar. La pequeña cantidad de sangre desoxigenada que pasa a la circulación sistémica entra en el arco sistémico izquierdo. De esta forma, la tensión de oxígeno de la sangre que circula por este arco es ligeramente más baja que la de la sangre que lo hace por el arco sistémico derecho. En relación con esto, es bastante importante que las carótidas, que son las encargadas de llevar la sangre hasta la cabeza y el encéfalo, se originen como ramas del arco sistémico derecho.



Corazón de caimán (vista dorsal)

**FIGURA 12.36 Corazón de caimán en vista dorsal.** El seno venoso, aunque está reducido, es la cámara hasta la que llega la sangre venosa de retorno por las cardinales comunes. La vena coronaria también desemboca en el seno venoso.



Es fácil interpretar de manera incorrecta el corazón de los lagartos. Posee dos aurículas anatómicamente separadas, pero únicamente tiene un ventrículo dotado de compartimientos conectados unos con otros. Desde el ventrículo salen tres arterias principales. Una estructura como ésta hizo que los primeros estudiosos del flujo sanguíneo pensasen que en el interior del ventrículo se producía una mezcla de sangre oxigenada y sangre desoxigenada. Esta suposición resultó ser un gran obstáculo para comprender el funcionamiento de un corazón anatómicamente tan complejo como el de estos animales. Los lagartos se consideraban primitivos por los investigadores dedicados al estudio del sistema cardiovascular de los «avanzados» endotermos. Uno de estos investigadores indicó que la «solución perfecta» para la separación de los flujos sanguíneos, «únicamente había sido conseguida por las aves y los mamíferos». Estudios experimentales recientes sobre el flujo sanguíneo en el corazón de los lagartos han puesto de manifiesto lo equivocadas que eran estas ideas fisiológicas.

Se han empleado diferentes técnicas para aclarar la manera en que se produce el movimiento de la sangre en el interior del sistema cardiovascular de los lagartos actuales. Una de dichas técnicas es la radiología, y tiene la ventaja de poder emplear líquidos de contraste, que generalmente no son tóxicos, y además se pueden mezclar con la sangre. Estos medios de contraste son **opacos a los rayos X**, es decir, son visibles cuando se utilizan dichos rayos. Mediante la inyección de estos líquidos de contraste en determinados vasos, se puede seguir el recorrido de la sangre a partir del punto de inyección, haciendo radiografías seriadas o mediante el empleo de monitores de vídeo. Ya que el líquido de contraste se introduce en los vasos sanguíneos de un animal vivo, sus desplazamientos representan los de la circulación normal de la sangre. Uno de estos experimentos fue realizado por Kjell Johansen, usando un varano del Nilo, *Varanus niloticus*, que es un representante de gran tamaño de la familia Varanidae (Johansen, 1977). Este investigador inyectó el líquido de contraste en la vena yugular derecha y en la postcava.

En la serie de radiografías que obtuvo se puede ver cómo se van llenando, consecutivamente, la aurícula derecha, el ventrículo y las arterias pulmonares. A pesar de que el ventri-

culo de este lagarto no presenta una división interna completa, el medio de contraste no entra en los arcos sistémicos (Fig. 1a-c). Ésta es la confirmación experimental de que, en el corazón de este varánido, los retornos de sangre desoxigenada y sangre oxigenada se mantienen separados, y de que la sangre desoxigenada es enviada hacia el circuito pulmonar para que se oxigene en los pulmones.

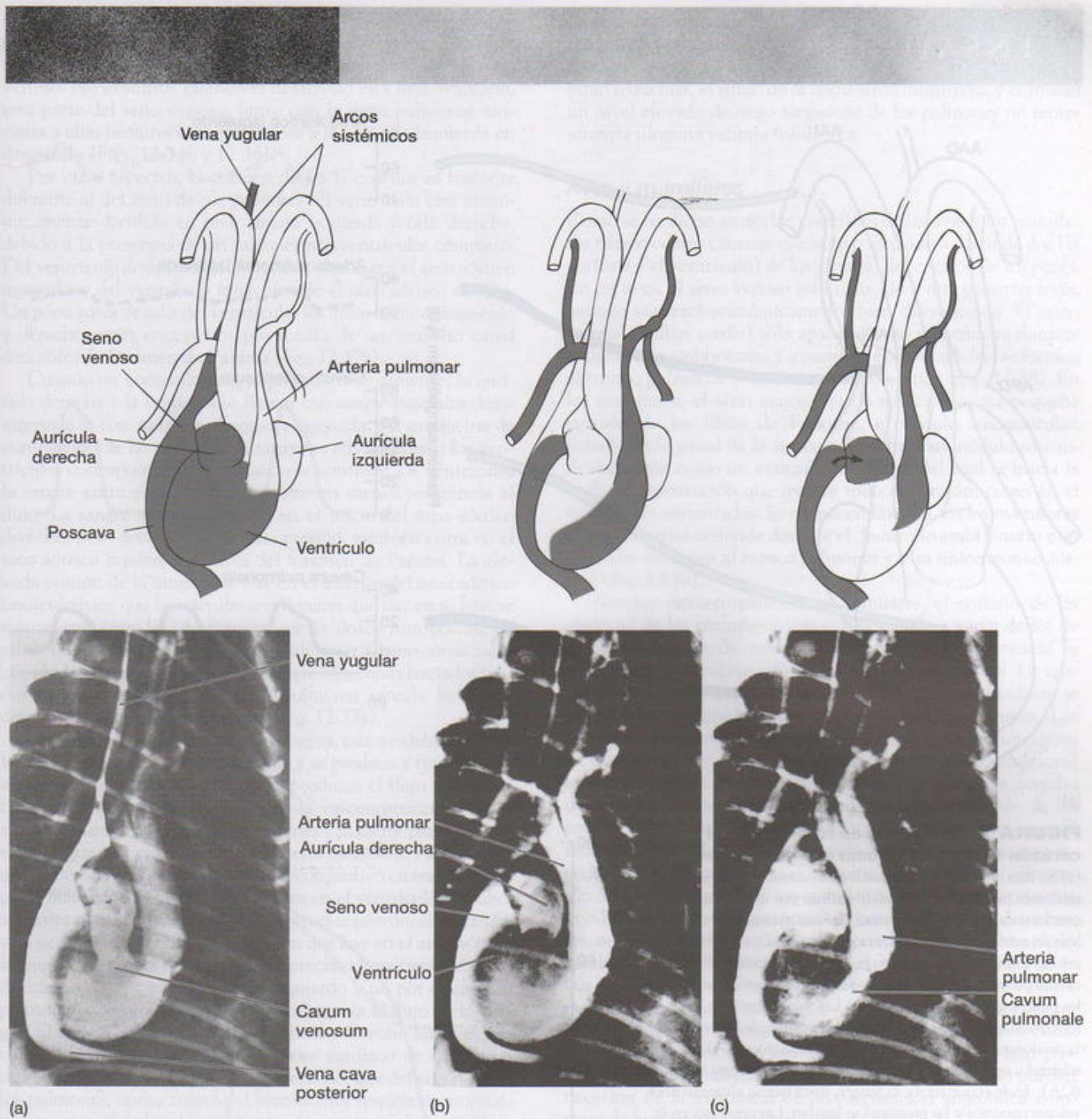
Otra de las técnicas que se han empleado ha sido la utilización de unos tubos de pequeño diámetro denominados cánulas, que se insertan directamente en los vasos para medir presiones, tomar muestras de sangre o inyectar colorantes. Esta técnica se ha llevado a cabo en un lagarto monitor, *Varanus exanthematicus*, para intentar aclarar la hemodinámica de la presión sanguínea y el flujo de la sangre oxigenada (Burggren y Johansen, 1982). Una vez anestesiado el animal, y mediante métodos quirúrgicos, Burggren y Johansen insertaron unas pequeñas cánulas, conectadas a un aparato medidor, y midieron la presión sanguínea en determinadas arterias de este animal. Usaron otras cánulas adicionales, colocadas en otras arterias diferentes, para tomar pequeñas muestras de sangre y medir la tensión de oxígeno. Como ocurre en otros lagartos y quelonios, el corazón del lagarto monitor es capaz de separar los flujos de sangre oxigenada y desoxigenada, y de enviarlos al circuito sistémico y al pulmonar, respectivamente. Estos investigadores descubrieron que en este varánido, a diferencia de lo que sucede en otros escamosos y quelonios, la presión sanguínea en el circuito sistémico llegaba a ser superior al doble de la que midieron en el circuito pulmonar (Fig. 2a-c). En la mayoría de los demás lagartos, las presiones sistólicas en ambos circuitos son similares. Así, el corazón de este varánido no sólo mantiene separada la sangre oxigenada y la desoxigenada, que retornan desde los circuitos pulmonar y sistémico respectivamente, sino que también genera diferentes presiones en ellos.

El cavum venosum del ventrículo de este varánido está considerablemente reducido, pero por lo demás el corazón de este animal es anatómicamente similar al de otros escamosos y quelonios. No obstante, la generación de una presión sanguínea elevada en el circuito sistémico, y baja en el circuito pulmonar es, hemodinámicamente, similar a lo que realizan los corazones de los cocodrilos, las aves y los mamíferos. No está claro por

qué sucede esto en los varánidos. Una vez que la temperatura corporal de estos animales ha subido lo suficiente, los varánidos tienen unos ritmos metabólicos más altos que la mayoría de los demás lagartos. Se ha sugerido que la elevada presión sanguínea sistémica podría permitir que la sangre pudiese bañar una cantidad de plexos capilares mayor que en otros lagartos, sin que se produjese una caída de la presión en los capilares. Una elevada presión sanguínea sistémica también permitiría que se mantuviese el elevado nivel de irrigación con sangre oxigenada, necesario para poder hacer frente a los altos requerimientos de los músculos de unos animales tan activos como los varánidos. No obstante, si los capilares de los pulmones tuviesen que soportar unas presiones sanguíneas tan elevadas, se perdería una gran cantidad de fluidos, que quedarían retenidos en los tejidos pulmonares y obstaculizarían el intercambio gaseoso. Ya que en los varánidos los capilares pulmonares forman parte del circuito pulmonar de baja presión, esto supone una protección frente al problema antes mencionado. Todo esto sugiere que al empezar a diferenciarse como dos bombas de presión, el ventrículo del corazón de los varánidos protege a los capilares pulmonares del exceso de presión sanguínea, pero puede producir la elevada presión que necesitan los músculos.

Los corazones de los lagartos no evolucionaron antes que los «perfectos» corazones de las aves y los mamíferos. El corazón de los lagartos tiene la suficiente complejidad funcional y está convenientemente adaptado para poder cubrir las necesidades del tipo de vida de los escamosos. Las evidencias experimentales han aclarado muchas incógnitas fisiológicas, pero también invitan a que se reconsideren las interpretaciones que actualmente se hacen de los diversos sistemas de los vertebrados más primitivos. Se debe abandonar la utilización del término «vertebrados inferiores», ya que da a entender que se trata de animales que se originaron muy pronto en el curso de la evolución de los vertebrados y que están adaptados a su forma de vida de manera imperfecta. Las investigaciones recientes sobre su morfología funcional demuestran exactamente lo contrario. El sistema cardiovascular, al igual que el resto de los sistemas morfológicos, es extraordinariamente complejo, tanto en los vertebrados primitivos como en los que han derivado a partir de ellos.

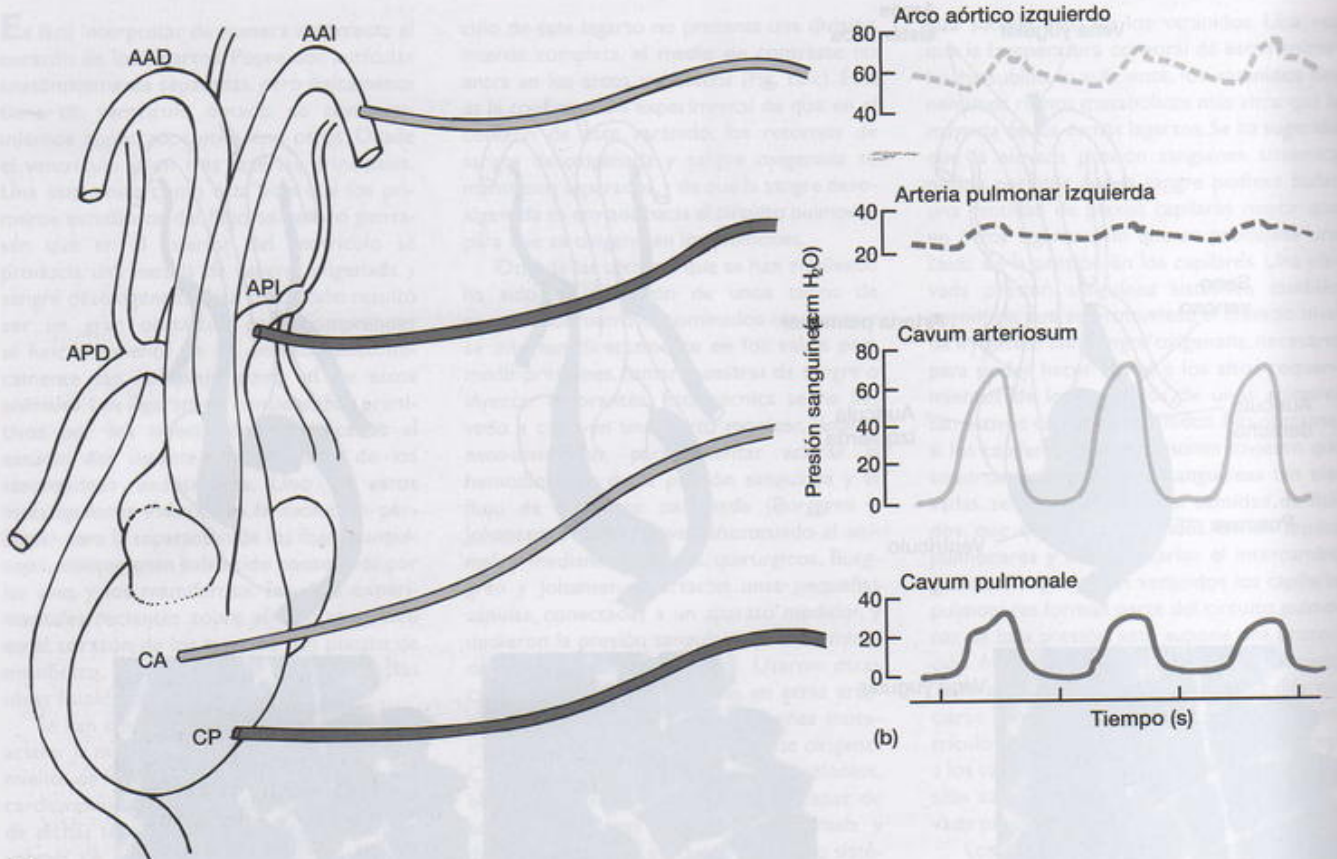




**FIGURA 1** Circulación de la sangre en el corazón del varano *Varanus niloticus*. (a) Radiografía obtenida durante la inyección de un medio de contraste opaco a los rayos X en la vena yugular derecha, que ha sido forzado ligeramente y ha entrado en la vena poscava. El medio de contraste ha penetrado en la aurícula derecha, que se ha contraído y lo ha enviado hacia algunos de los compartimientos del ventrículo (el cavum venosum y el cavum pulmonale). (b) El ventrículo ha comenzado una contracción y el medio de contraste ha pasado a la arteria pulmonar. (c) Prácticamente al final de la contracción del ventrículo, casi todo el medio de contraste ha sido expulsado fuera de él, y las ramas de la arteria pulmonar que se dirigen hacia cada uno de los pulmones aparecen llenas. Obsérvese que en los dos últimos estados, el cierre de las válvulas auriculoventriculares ha evitado el flujo retrógrado de la sangre hacia la aurícula. También debe verse que este «medio desoxigenado» no ha entrado en los arcos sistémicos, y por tanto estos arcos no pueden verse en las radiografías.

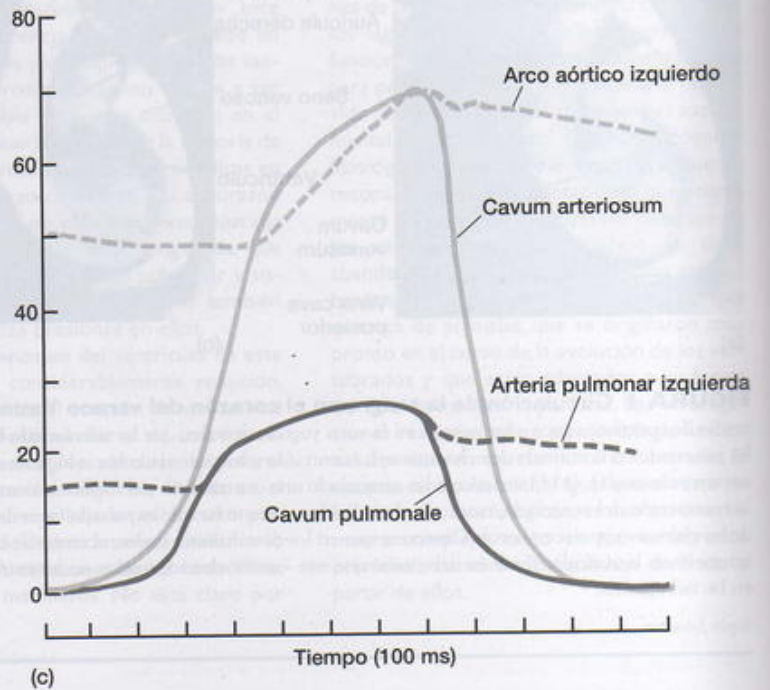
Según Johansen.





**FIGURA 2** Circulación de la sangre en el corazón del varano *Varanus exanthematicus*. (a) Se han colocado unas cánulas en el corazón de este lagarto, mediante las cuales se ha podido realizar una monitorización continua de la presión sanguínea. En este ejemplo las cánulas se han situado en el arco aórtico izquierdo (AAI), en el cavum arteriosum (CA), en la arteria pulmonar izquierda (API) y en el cavum pulmonale (CP). (b) Gráficas de las presiones medidas en los puntos antes mencionados. (c) Las mismas gráficas superpuestas unas a otras. Durante la contracción del ventrículo, la presión sanguínea en el arco aórtico izquierdo (AAI) va subiendo, igual que ocurre con la presión en el cavum arteriosum (CA), desde el que recibe la sangre, hasta que se alcanzan unos valores máximos y las presiones se igualan. Las presiones en la arteria pulmonar izquierda (API) y en el cavum pulmonale (CP) también siguen modelos similares. No obstante, la presión máxima en el arco aórtico es más del doble de la que hay en el arco pulmonar. Esto proporciona una evidencia experimental de que en realidad el ventrículo funciona como una bomba de presión doble, ya que simultáneamente produce una presión sanguínea elevada en el circuito sistémico y una presión sanguínea baja en el circuito pulmonar. Abreviaturas: arco aórtico derecho (AAD), arteria pulmonar derecha (APD).

Según Burggren y Johansen.





durante el desarrollo embrionario, ya que inicialmente poseen dos venas pulmonares, una desde cada pulmón, unidas por un tramo común, la vena pulmonar, que desemboca en el seno venoso. No obstante, cuando el desarrollo está más avanzado, esta parte del seno venoso, junto con la vena pulmonar asociada a ella, termina incorporándose a la aurícula izquierda en desarrollo (Figs. 12.34b y 12.36).

Por otros aspectos, el corazón de los cocodrilos es bastante diferente al del resto de sus parientes. El ventrículo está anatómicamente dividido en una cámara izquierda y otra derecha, debido a la presencia de un tabique interventricular completo. Del ventrículo *derecho* salen el tronco pulmonar y el arco aórtico *izquierdo*, y del ventrículo *izquierdo* sale el arco aórtico *derecho*. Un poco antes de salir del ventrículo, los arcos aórticos izquierdo y derecho están conectados por medio de un estrecho canal denominado **foramen de Panizza** (Fig. 12.37a).

Cuando un cocodrilo está respirando normalmente, la aurícula derecha y la izquierda se llenan con sangre sistémica desoxigenada y con sangre pulmonar oxigenada. Al producirse la contracción de las aurículas, la sangre es enviada hacia los ventrículos correspondientes, y cuando se contraen los ventrículos la sangre entra en los vasos que ofrecen menos resistencia al flujo. La sangre oxigenada entra en el inicio del arco aórtico derecho, pero debido a su elevada presión, también entra en el arco aórtico izquierdo a través del foramen de Panizza. La elevada presión de la sangre que hay en el interior del arco aórtico izquierdo hace que las válvulas semilunares que hay en su base se mantengan cerradas, de manera que la única ruta posible de salida del ventrículo derecho es la pulmonar. Como consecuencia, por los dos arcos aórticos sale sangre oxigenada hacia los tejidos sistémicos, y por la arteria pulmonar circula la sangre desoxigenada hacia los pulmones (Fig. 12.37a).

Cuando un cocodrilo está bajo el agua, este modelo de circulación cardíaca de la sangre cambia, y se produce a través de un «cruce». La resistencia para que se produzca el flujo por el circuito pulmonar aumenta, debido a la vasoconstricción de los vasos que se dirigen hacia los pulmones y al cierre parcial de un esfínter que hay en la base de la arteria pulmonar. Finalmente, un par de válvulas dentadas de tejido conjuntivo cierran la salida pulmonar. Por ello, la presión sistólica en el ventrículo derecho, aumenta significativamente pero no en el izquierdo, alcanzando, y en ocasiones superando, a la presión que hay en el arco aórtico izquierdo. La sangre del ventrículo derecho ahora tiene una tendencia a salir por el arco aórtico izquierdo y no por el circuito pulmonar, que ofrece una elevada resistencia al flujo de la sangre. El desvío de la sangre del ventrículo derecho hacia el circuito sistémico representa un «cruce» cardíaco de derecha a izquierda. La sangre del ventrículo derecho, que debería ir hacia los pulmones, como cuando el animal está respirando normalmente, en realidad va hacia el arco aórtico izquierdo, uniéndose a la circulación sistémica y saltándose el paso por los pulmones (Figs. 12.34b y 12.37b). Este «salto» de los pulmones supone la misma ventaja fisiológica que hemos visto para las tortugas, a saber, un aumento de la eficacia del riego sanguíneo cuando no hay aire fresco disponible.

La apnea no sólo se produce cuando un animal bucea. La mayoría de los reptiles pueden permanecer en reposo, sobre tierra firme, durante largos períodos sin tener que respirar. Si la apnea se prolonga, el oxígeno del interior de los pulmones empieza a escasear y el riego sanguíneo de los pulmones disminuye hasta que el animal vuelve a respirar. Así, en los reptiles que sólo ventilan sus pulmones de una manera intermitente, el «cruce» cardíaco permite que la sangre sólo vaya hacia los pulmones cuando el animal está respirando aire. En los reptiles de

zonas cálidas (o desérticas), el «cruce» cardíaco probablemente también desvía la sangre durante los períodos de hibernación (o de estivación), durante los cuales las necesidades metabólicas están reducidas, el ritmo de la respiración disminuye, y entonces un nivel elevado de riego sanguíneo de los pulmones no representaría ninguna ventaja fisiológica.

## Aves y mamíferos

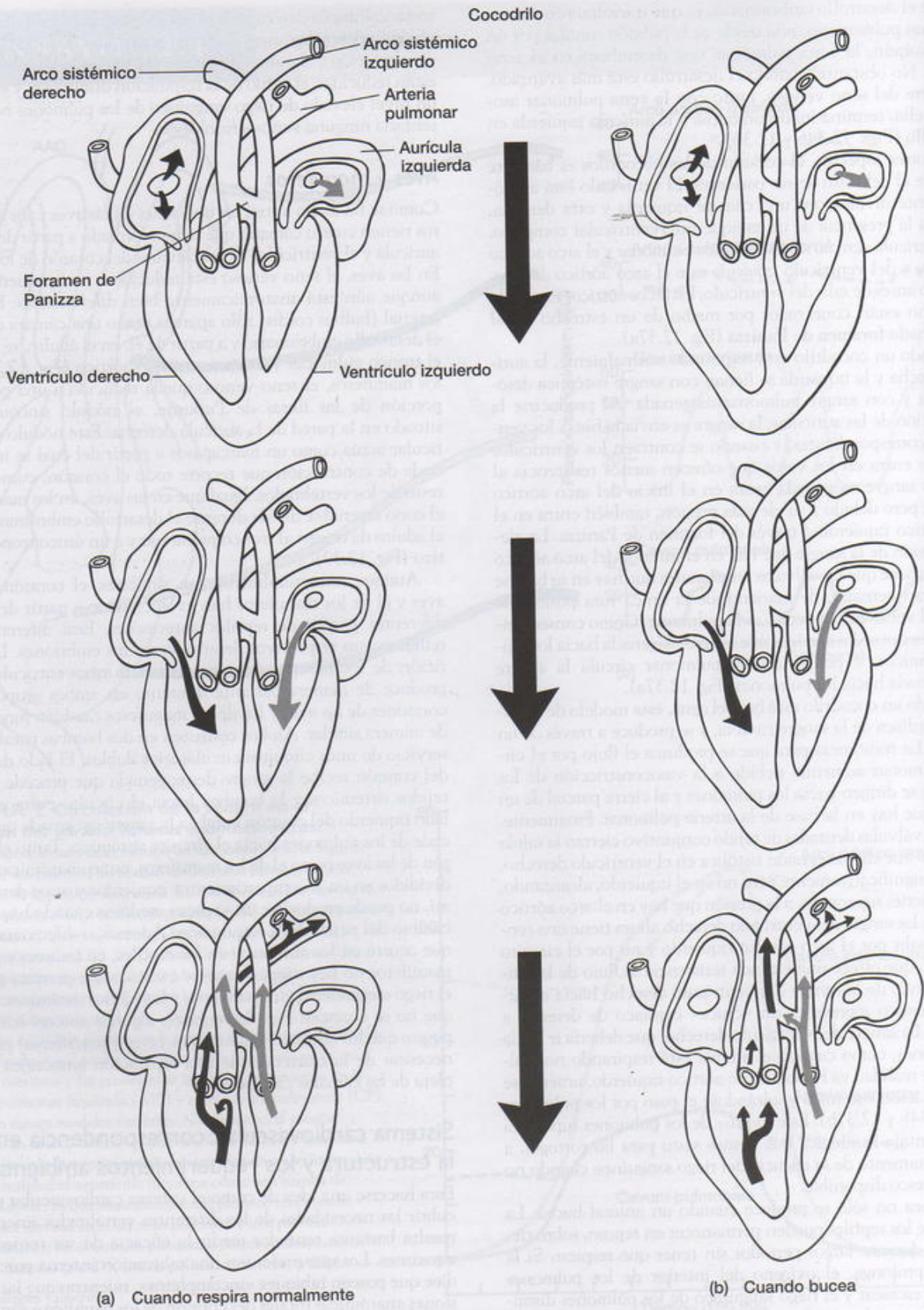
Como se ha dicho antes, los corazones de las aves y los mamíferos tienen cuatro cámaras que se han formado a partir de dos (la aurícula y el ventrículo) de las cámaras del corazón de los peces. En las aves, el seno venoso está reducido a una pequeña zona, aunque aún está anatómicamente bien diferenciado. El cono arterial (bulbus cordis) sólo aparece como una cámara durante el desarrollo embrionario y a partir de él, en el adulto, se forman el tronco pulmonar y un único tronco aórtico (Fig. 12.38). En los mamíferos, el seno venoso queda reducido a una pequeña porción de las fibras de Purkinje, el nódulo sinoauricular, situado en la pared de la aurícula derecha. Este nódulo sinoauricular actúa como un marcapasos a partir del cual se inicia la onda de contracción que recorre todo el corazón, como en el resto de los vertebrados. Igual que en las aves, en los mamíferos el cono arterial se divide durante el desarrollo embrionario y en el adulto da origen al tronco pulmonar y a un único tronco aórtico (Fig. 12.39).

Aunque estructuralmente son similares, el corazón de las aves y el de los mamíferos han evolucionado a partir de los de diferentes grupos de reptiles antecesores. Esta diferencia se refleja en sus respectivos desarrollos en los embriones. La aparición de los tabiques interauriculares e interventriculares se produce de manera bastante diferente en ambos grupos. Los corazones de las aves y los de los mamíferos también funcionan de manera similar. Ambos consisten en dos bombas paralelas al servicio de unos circuitos circulatorios dobles. El lado derecho del corazón recibe la sangre desoxigenada que procede de los tejidos sistémicos y la bombea hacia el circuito pulmonar. El lado izquierdo del corazón bombea la sangre oxigenada que procede de los pulmones hacia el circuito sistémico. Tanto el corazón de las aves como el de los mamíferos, están anatómicamente divididos en unos compartimientos izquierdos y otros derechos; así, no puede producirse un «cruce» cardíaco cuando hay algún cambio del ritmo de la respiración. Además, a diferencia de lo que ocurre en los anfibios y en los reptiles, en las aves y en los mamíferos no hay ningún «atajo» cardíaco que permita ajustar el riego sanguíneo de los pulmones y los tejidos sistémicos. Aunque no se conocen bien las razones, algunos autores han propuesto que los animales endotermos (aves y mamíferos) pueden necesitar de la existencia de una separación anatómica completa de las cámaras cardíacas.

## Sistema cardiovascular: correspondencia entre la estructura y los requerimientos ambientales

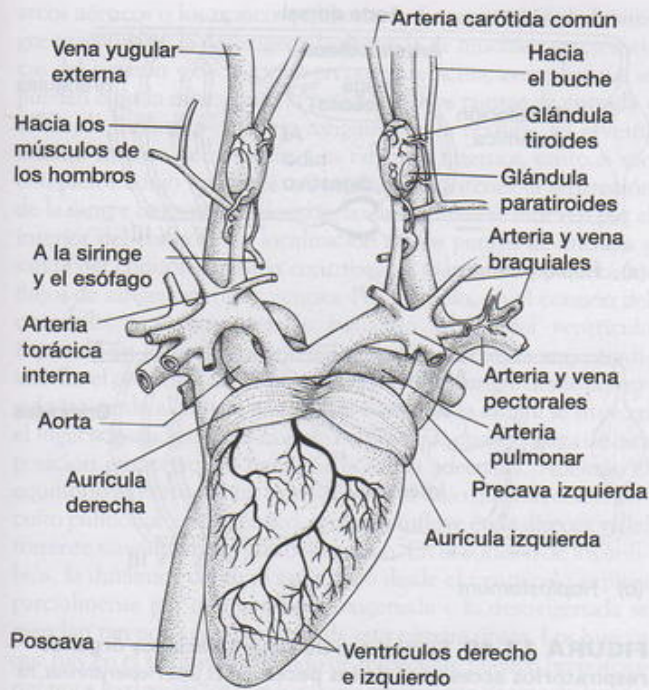
Para hacerse una idea de cómo el sistema cardiovascular puede cubrir las necesidades de los diferentes vertebrados inferiores, resulta bastante tentador medir la eficacia de sus respectivos corazones. Los que presentan una tabicación interna parcial se dice que poseen tabiques «incompletos», mientras que las divisiones anatómicas totales del corazón de los mamíferos son tabiques «completos». Los corazones y los arcos aórticos de los vertebrados inferiores se han interpretado como «imperfectos» ya que la estructura del corazón de los mamíferos es la que se consideraba óptima. Como hemos visto, erróneamente se creía





**FIGURA 12.37** Circulación sanguínea en el corazón de los cocodrilos. (a) Flujos sanguíneos sistémico y pulmonar, cuando un cocodrilo está respirando normalmente. (b) Cambios internos que tienen como consecuencia la disminución del flujo hacia los pulmones cuando el cocodrilo está buceando.





**FIGURA 12.38** Corazón de las aves en vista ventral.

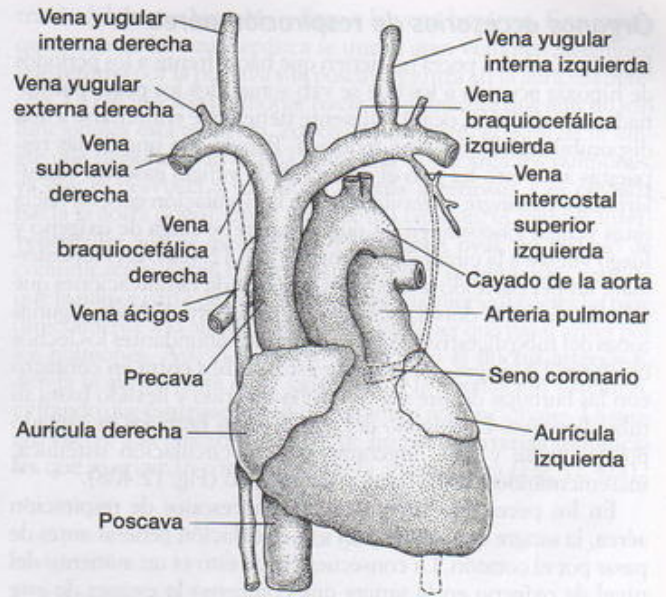
Según Evans.

que en el sistema cardiovascular de los peces pulmonados se producía una importante mezcla de sangre oxigenada y desoxigenada.

Si partimos de esta creencia de que los vertebrados inferiores tienen un diseño imperfecto, llegaremos inevitablemente a conclusiones equivocadas. En los peces pulmonados, si la sangre oxigenada procedente de los arcos branquiales (II, V y VI) se juntase en la aorta dorsal con la sangre desoxigenada de los arcos sin branquias (III y IV) ambas podrían mezclarse. Si se produjese dicha mezcla, entonces la sangre que va a bañar los tejidos sistémicos tendría una tensión de oxígeno baja. Ciertamente si esto ocurriese se trataría de un diseño poco eficaz. Experimentos realizados recientemente en los que se han tenido en cuenta los conocimientos anatómicos actuales han demostrado que esta interpretación es incorrecta.

Los tabiques «incompletos» del corazón y la disposición de los arcos aórticos, permiten que los peces pulmonados puedan realizar ajustes fisiológicos circulatorios en función de la disponibilidad de oxígeno en el medio. El sistema cardiovascular de los vertebrados inferiores es extraordinariamente flexible, lo que posibilita que se produzcan ajustes tanto cuando el intercambio gaseoso se realiza a partir del aire, como cuando se produce a partir del agua. Los sistemas cardiovasculares de estos animales no están menos adaptados a sus respectivos ambientes que los de los otros vertebrados «más avanzados», las aves y los mamíferos. La evolución del sistema cardiovascular no representa una mejora progresiva de la eficacia, sino diferentes maneras adaptativas de hacer frente a las demandas de distintos estilos de vida.

El «atajo» cardíaco, que supone un aprovechamiento de las características de la estructura del corazón, por ejemplo la tabicación incompleta, también permite que el corazón pueda producir presiones diferentes en el circuito sanguíneo sistémico y en



**FIGURA 12.39** Corazón de los mamíferos en vista ventral.

Según Lawson.

el pulmonar, alta y baja respectivamente. Las bajas presiones sanguíneas en los pulmones ayudan a evitar que se produzca un edema, es decir, la acumulación de líquidos fuera de los capilares. La presión elevada en el circuito sistémico hace que la presión sanguínea se mantenga alta en las arterias renales que se dirigen a los riñones, lo que facilita la filtración de los productos de desecho.

La precisión de este «atajo» cardíaco y las estructuras morfológicas gracias a las cuales puede producirse deben considerarse como muy especializadas. En el cocodrilo hay una válvula «dentada» especial en la base de la arteria pulmonar, que se forma a partir del tejido conjuntivo. Esta válvula puede cerrarse para limitar el flujo sanguíneo hacia los pulmones, y así contribuye al «atajo» cardíaco, que puede hacer que se desvíe hacia lugares alejados de los pulmones una gran parte de la sangre que sale del corazón. Durante una inmersión prolongada, la sangre que pasa por el foramen de Panizza puede hacerlo en sentido contrario, es decir, pasando desde el arco aórtico izquierdo al derecho, lo que asegura el llenado de este último, que es el encargado de irrigar las arterias coronarias (corazón) y las arterias cefálicas (encéfalo).

En los reptiles también se puede producir un «atajo» cardíaco importante cuando se encuentran descansando sobre tierra firme. Este caso también puede interpretarse como un modo de mantener una filtración renal elevada cuando no hace falta mantener una circulación pulmonar importante durante estos períodos en los que el metabolismo no es intenso. También puede estar relacionado con la digestión. En los cocodrilos, la mayor parte de la sangre que llega hasta el estómago y el intestino lo hace pasando por el arco aórtico izquierdo. Si se acumula dióxido de carbono en la sangre y desciende el pH, el paso de una mayor cantidad de sangre ácida por el tubo digestivo puede suponer una ventaja, ya que hace que aumente la secreción de HCl en el estómago después de una comida.



## Órganos accesorios de respiración aérea

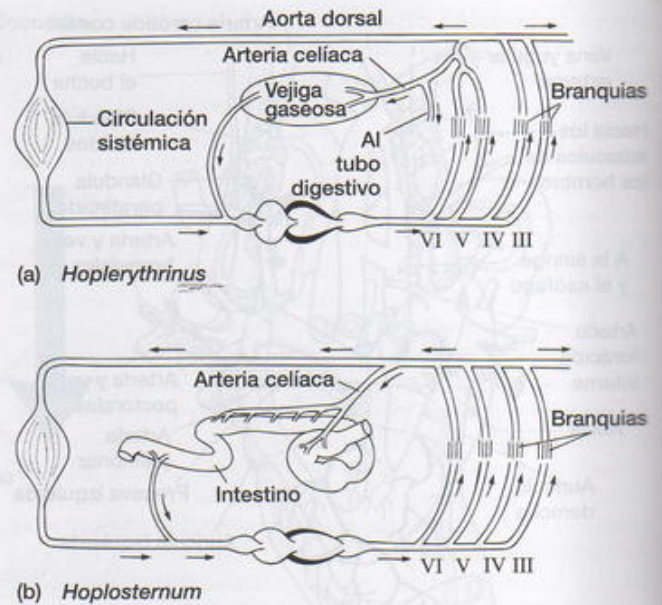
La mayoría de los peces no tienen que hacer frente a los períodos de hipoxia acusada a los que se ven sometidos los peces pulmonados; no obstante, ocasionalmente tienen que enfrentarse a una disponibilidad de oxígeno reducida. Parece que una de las respuestas ante esto ha sido el desarrollo de vejigas gaseosas vascularizadas. La sangre es desviada desde la circulación general hacia estas vejigas gaseosas, en las que la sangre se carga de oxígeno y luego vuelve a la circulación general (Fig. 12.40a). En *Hoplosternum*, un pez parecido a las carpas, a través de ramificaciones que salen de la aorta dorsal, la sangre es transportada hasta algunas zonas del tubo digestivo en las que son muy abundantes los lechos capilares. La sangre que pasa por estos lechos entra en contacto con las burbujas de aire que el pez ha ingerido y llevado hasta su tubo digestivo. El oxígeno del aire de estas burbujas es captado por la sangre y pasa directamente a la circulación sistémica, incrementándose así la tensión de oxígeno (Fig. 12.40b).

En los peces que poseen órganos accesorios de respiración aérea, la sangre oxigenada pasa a la circulación general antes de pasar por el corazón. La consecuencia de esto es un aumento del nivel de oxígeno en la sangre que compensa la escasez de este elemento en el agua y permite que el pez pueda soportar períodos de hipoxia. Este modelo es suficiente como para poder soportar períodos breves y transitorios en los que el nivel de oxígeno es bajo. Los peces pulmonados son los únicos peces actuales que poseen una vena pulmonar bien desarrollada que retorna directamente al corazón. Este sistema permite que los dipnoos puedan sobrevivir en unas condiciones frecuentes y prolongadas de hipoxia durante las sequías, de forma que estos animales pueden ocupar unos hábitat y soportar unas condiciones que no son adecuadas para el resto de los peces.

## Buceo en las aves y en los mamíferos

El corazón de las aves y los mamíferos buceadores no presenta las opciones fisiológicas que utilizan los anfibios y los reptiles para hacer frente a las necesidades que se plantean durante las inmersiones. Hasta cierto punto, se debe considerar que las aves y los mamíferos no poseen un diseño adecuado para la respiración intermitente que acompaña a la vida acuática. Mientras bucean, la cantidad de oxígeno en el interior de sus pulmones desciende rápidamente. Su corazón tiene el inconveniente de que siempre está bombeando un gran volumen de sangre hacia los pulmones, aun cuando éstos no estén funcionando. Además, debido a la presencia de tabiques completos, la sangre no puede desviarse en el interior del corazón para evitar el paso por los pulmones. Los ajustes deben producirse por otros medios. Cuando un tetrápodo está bajo el agua, se producen tres ajustes fisiológicos en su sistema circulatorio. En primer lugar se produce una bradicardia. La disminución del ritmo cardíaco reduce la energía que de otro modo se gastaría para bombear la sangre hacia unos pulmones en los que hay muy poco oxígeno. En segundo lugar, aumenta el metabolismo anaerobio en los músculos esqueléticos. En tercer lugar, la microcirculación altera el flujo sanguíneo hacia los órganos y tejidos principales. Por ejemplo, el flujo hacia el encéfalo y hacia las glándulas adrenales se mantiene, mientras que el flujo hacia los pulmones, el tubo digestivo y los músculos de las extremidades (que actúan en condiciones anaerobias) disminuye.

En conjunto, cuando un ave o un mamífero bajo el agua, hacen lo que pueden ante una situación problemática como es ésta. Cuando se sumergen, disponen de muy poco oxígeno. El tamaño de los pulmones disminuye y a menudo se colapsan debido a la presión del agua. Y, aunque hay una gran cantidad de



**FIGURA 12.40** Suministro de sangre hacia los órganos respiratorios accesorios de los peces. (a) El jejú, *Hoplerythrinus*, ha desarrollado una vejiga natatoria vascularizada, hasta la que llega la sangre a través de una rama que sale de la arteria celiaca. Cuando este pez respira a partir del aire, el flujo sanguíneo hacia la vejiga natatoria se duplica, pero no posee ninguna estructura anatómica que separe los retornos de sangre oxigenada y venosa antes de que ambas entren en el corazón. (b) *Hoplosternum* traga burbujas de aire que lleva hasta el intestino, y a partir de ellas el oxígeno pasa a la circulación sistémica. Como en el jejú, la sangre oxigenada se mezcla con la sangre desoxigenada durante el retorno hacia el corazón.

oxígeno almacenada en la mioglobina, pronto se agota. Como consecuencia, las actividades que consumen energía cambian hacia rutas metabólicas que no necesitan oxígeno (los músculos empiezan a funcionar mediante un metabolismo anaerobio), se conserva energía (se inicia la bradicardia) y la sangre disponible es desviada hacia los órganos que más la necesitan (cambios en la microcirculación). Ninguna de estas respuestas fisiológicas es exclusiva ni de las aves ni de los mamíferos, sino que todos los tetrápodos responden de forma similar cuando se sumergen en el agua. Pero ya que las aves y los mamíferos carecen de «atajos» cardíacos, únicamente pueden realizar los principales ajustes cardiovasculares posibles.

A diferencia de lo que ocurre en las aves y en los mamíferos, el corazón de los reptiles y los anfibios funciona como si se tratase de dos bombas independientes. Durante la inmersión, la resistencia al flujo por el circuito pulmonar aumenta, con lo que se puede desviar hacia el circuito sistémico una mayor cantidad de sangre. Pero ya que las bombas son independientes, también pueden producir diferentes presiones. Esto puede ser importante, por ejemplo, para mantener una elevada presión sistémica que haga posible que la filtración renal de la sangre se mantenga constante; esto puede realizarse sólo en el circuito sistémico, sin que necesariamente también aumente simultáneamente el riego sanguíneo de los pulmones.

## Flujo cardíaco

El corazón no sólo produce la presión inicial que hace que la sangre se mueva, sino que también separa los flujos de sangre oxigenada y desoxigenada, y los dirige hacia los vasos adecuados, los



arcos aórticos o los troncos pulmonares. La separación de la sangre oxigenada y la desoxigenada depende de muchas características del corazón y de la forma en que éste actúa, entre las que se pueden citar la tabicación, la posición de los puntos de entrada y salida, la dinámica del flujo sanguíneo y la textura del revestimiento interno del corazón. Los tabiques internos, tanto si son completos como incompletos, ayudan a mantener la separación de la sangre oxigenada y desoxigenada mientras se mueven por el interior del corazón. La localización de los puntos de entrada y salida del corazón también contribuye a mantener separados los flujos de sangre arterial y venosa. Por ejemplo, en el corazón del cocodrilo, si el arco aórtico izquierdo saliese del ventrículo izquierdo en lugar de hacerlo del derecho, no habría atajo cardíaco. En el corazón de los lagartos, el paso de la sangre desde la aurícula izquierda al cavum arteriosum hace que la sangre se sitúe en el lugar adecuado del corazón de manera que cuando salga de esta posición estratégica lo hará por la salida adecuada. Además, el equilibrio existente entre la resistencia al flujo que ofrecen el circuito pulmonar y el sistémico, también influye en la dirección del torrente sanguíneo que sale del corazón. En el corazón de los anfibios, la dinámica del flujo sanguíneo desde el ventrículo explica parcialmente por qué la sangre oxigenada y la desoxigenada se mezclan tan poco en el interior de esta cámara única. Los huecos que hay en el miocardio, dotado de trabéculas, pueden proporcionar unos lugares en los que la sangre procedente de uno de los circuitos se mantiene temporalmente aislada y separada de la sangre procedente del otro circuito. El corazón y su revestimiento interno aún no se conocen totalmente, aunque probablemente produzcan un flujo laminar y no por turbulencias, reduciéndose así la posibilidad de que se produzca la mezcla de la sangre oxigenada y desoxigenada. Para que el corazón funcione de manera adecuada deben interactuar muchos mecanismos sutiles, aunque aún no se conoce totalmente la importancia de algunos de ellos.

### *Ontogenia de la función cardiovascular*

Es frecuente que el embrión y el adulto vivan en ambientes totalmente diferentes, por lo que no es nada extraño que el sistema circulatorio sea diferente en estas dos etapas de la vida. El corazón del embrión empieza a latir a los pocos días de formarse, el del pollo es una bomba formada por un ventrículo sin dividir que hemodinámicamente funciona como el corazón de un pez adulto, en ambos, el del pollo y el del pez, los tejidos encargados de realizar el intercambio gaseoso y los tejidos sistémicos están dispuestos en serie. Ambos tejidos disponen de una bomba cardíaca única que es capaz de generar una presión suficiente como para hacer que la sangre pueda atravesarlos. Unos diseños estructurales similares están al servicio de unas demandas funcionales parecidas. El latido del corazón embrionario no es menos eficaz que el del adulto para poder cubrir las necesidades del embrión, aunque sólo se trata de un estado transitorio. En el sistema circulatorio de la mayoría de los vertebrados, se deben producir unos cambios acusados para poder hacer frente a los diferentes requerimientos fisiológicos en el momento del nacimiento o de la eclosión. Estos cambios son más acusados, y posiblemente mejor conocidos, en los mamíferos placentarios.

### *Circulación fetal en los mamíferos placentarios*

En los mamíferos euterios, el feto depende totalmente de la placenta para obtener el oxígeno (Fig. 12.41). Por una única vena umbilical, la sangre desoxigenada es transportada desde la placenta hasta el hígado, donde aproximadamente la mitad de esta sangre entra en las sinuosidades del hígado y la otra mitad pasa a

través del ductus venosus y llega a la vena hepática. Esta sangre que entra en la vena hepática se une al gran volumen sanguíneo que retorna por la precava y la poscava y entra en la aurícula derecha. La circulación pulmonar hacia los pulmones que aún no son funcionales está reducida. Aproximadamente, el 90% de la sangre que llega hasta la arteria pulmonar no alcanza los pulmones, ya que es desviada a través del ductus arteriosus y es enviada hacia la aorta dorsal. En el interior del corazón, el tabique interventricular aún es incompleto. El foramen oval, un orificio de comunicación entre la aurícula derecha y la izquierda, permite que la mayor parte de la sangre que llega a la aurícula derecha pase directamente a la aurícula izquierda, sin tener que pasar antes por los pulmones. Así, el foramen oval, como el ductus arteriosus, desvía la mayor parte de la sangre hacia la circulación sistémica, evitando que ésta pase por unos pulmones no funcionales. La sangre vuelve a la placenta a través de un par de arterias umbilicales que se originan como ramas de la arteria iliaca (Fig. 12.42a).

### *Placenta (p. 188)*

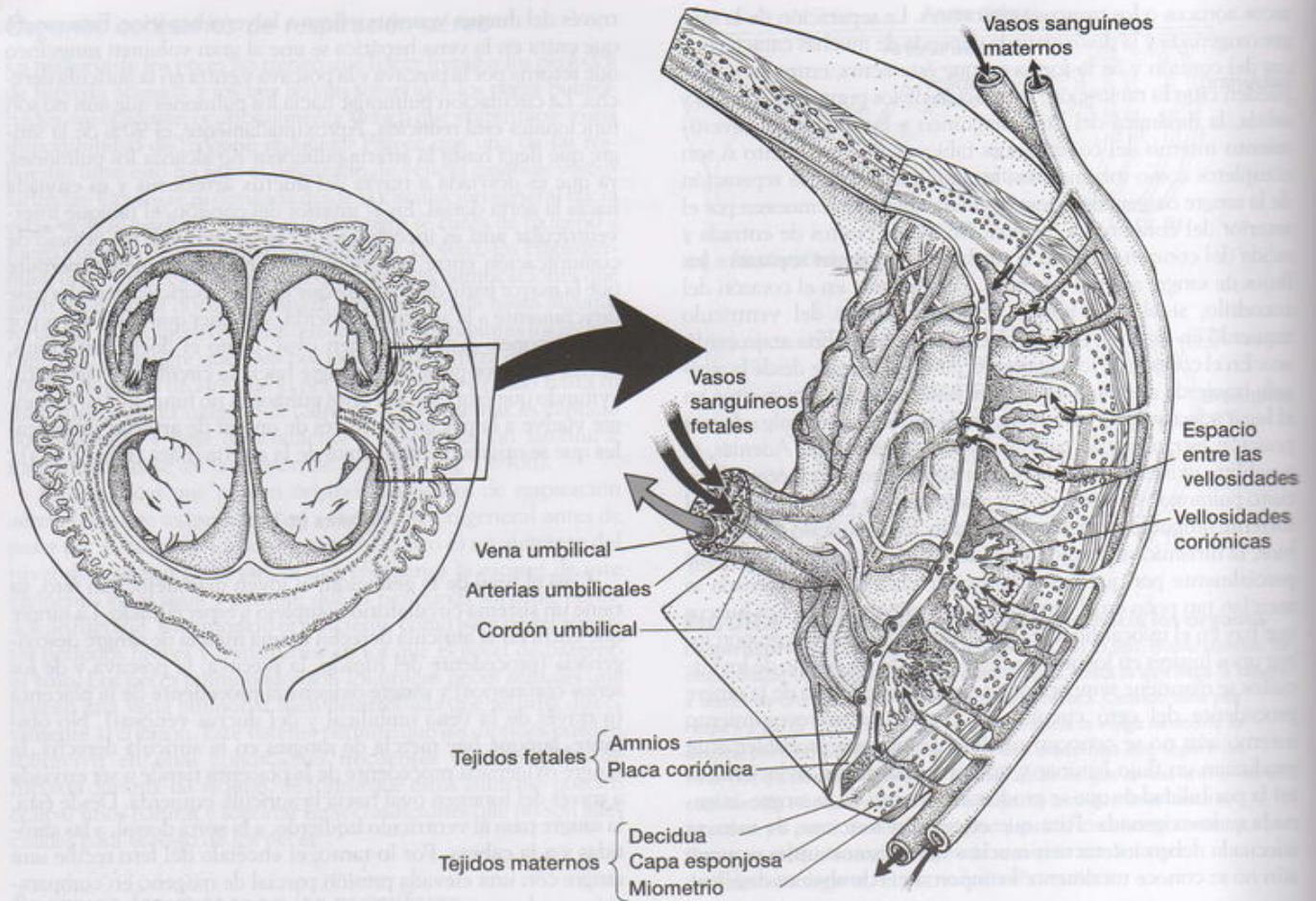
Casi al final de la gestación, el joven mamífero, aún feto, ya tiene un sistema circulatorio complejo y especializado. La sangre que entra en la aurícula derecha es una mezcla de sangre desoxigenada (procedente del hígado, la precava, la poscava y de los senos coronarios) y sangre oxigenada procedente de la placenta (a través de la vena umbilical y del ductus venosus). No obstante, aunque hay mezcla de sangres en la aurícula derecha, la sangre oxigenada procedente de la placenta tiende a ser enviada a través del foramen oval hacia la aurícula izquierda. Desde ésta, la sangre pasa al ventrículo izquierdo, a la aorta dorsal, a las carótidas y a la cabeza. Por lo tanto, el encéfalo del feto recibe una sangre con una elevada presión parcial de oxígeno en comparación con la sangre que se envía al resto del cuerpo.

Debido a la alta resistencia al flujo por el circuito pulmonar, la presión que se genera en el lado derecho del corazón es más elevada que la que se produce en el lado izquierdo. Esta diferente presión y el hecho de que el foramen oval actúe como si se tratase de una válvula unidireccional, aseguran que este flujo se produzca sólo desde la aurícula derecha hacia la aurícula izquierda.

### *Cambios tras el nacimiento*

Cuando se produce el nacimiento de un niño, casi simultáneamente tienen lugar varios cambios en su sistema circulatorio. Al separarse los tejidos maternos y fetales durante el parto, la circulación placentaria se interrumpe. Los pulmones del recién nacido se expanden con las primeras respiraciones, que son bastante vigorosas, y empiezan a ser funcionales (Fig. 12.42b). Cuando se inicia la respiración, el rápido aumento de la presión parcial de oxígeno en la sangre estimula una fuerte contracción de los músculos lisos de las paredes del ductus arteriosus, que se cierra inmediatamente. Durante varias semanas, un tejido fibroso va invadiendo y obliterando la luz del ductus arteriosus, que al final se transforma en un cordón, el ligamento arterial (ligamento de Botal). Ya que tras el nacimiento llega más sangre hasta los pulmones, ahora funcionales, también retorna desde ellos más sangre hasta el corazón, por lo que aumenta la presión en el interior de la aurícula izquierda y el tabique del foramen oval se cierra. En la mayoría de los individuos, el tabique se va cerrando paulatinamente, hasta que, cuando el niño tiene una edad de aproximadamente un año, ya forma un tabique completo situado entre las dos aurículas. No obstante, en alrededor de un tercio de los humanos adultos, no se produce esta fusión





**FIGURA 12.41 Placenta de los mamíferos.** A partir de las membranas extraembrionarias del feto se produce la placa coriónica asociada a los tejidos maternos de la placenta. Durante el parto, la placenta se separa del útero a nivel de la capa esponjosa. La sangre del feto, con una tensión de oxígeno baja, fluye por dos arterias umbilicales hacia una red de capilares muy ramificados que hay en las vellosidades coriónicas. La sangre del feto recoge el oxígeno de la sangre materna en estas vellosidades coriónicas. Desde estos capilares la sangre ya oxigenada fluye por la vena umbilical y entra de nuevo en la circulación fetal. La sangre materna que llega hasta la placenta lo hace a través de vasos que se ramifican a partir de la arteria uterina. Esta sangre materna llena los espacios que quedan entre las vellosidades y baña las paredes de dichas vellosidades coriónicas, cediendo el oxígeno a los capilares fetales. La sangre materna vuelve desde estos espacios hacia los vasos tributarios de la vena uterina.

Según Mossman, 1937.

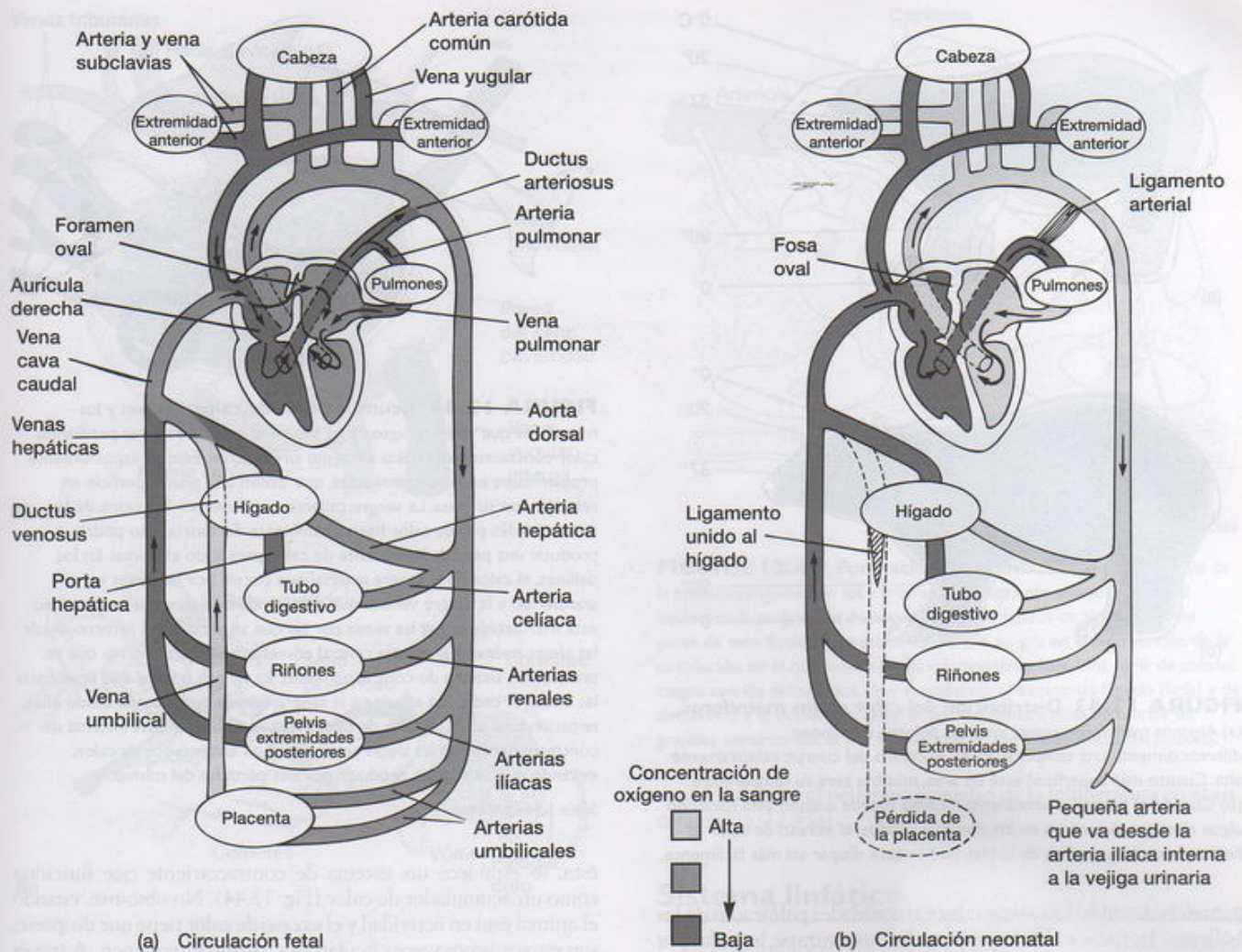
anatómica, pero el septo se mantiene cerrado por la diferencia de presión entre las dos aurículas, lo que hace que generalmente no presenten síntomas clínicos.

Los músculos lisos de las paredes de los vasos umbilicales se contraen y los vasos se van rellenando de un tejido conjuntivo fibroso. Este proceso continúa a lo largo de los primeros dos o tres meses de vida postnatal. Los tramos ocluidos de las arterias umbilicales se transforman en los ligamentos umbilicales laterales. Las venas umbilicales se conservan como un cordón de tejido conjuntivo, el ligamentum teres. Aproximadamente, a la edad de dos meses, el ductus arteriosus se atrofia y se convierte en una masa fibrosa, el ligamentum venosum (ligamento venoso) (Fig. 12.42b). Como consecuencia de estos cambios que se producen tras el nacimiento, pronto queda establecido el modelo de circulación doble, que queda anatómicamente bien definido en los primeros meses de la vida del neonato. Cualquier fallo en uno o varios de estos cambios pueden provocar una mala oxigenación de la sangre o una mala distribución de ésta. Cuando llega sangre poco oxigenada a la circulación periférica, la piel del niño se oscurece, adquiriendo un tono azulado debido a la sangre con

poco oxígeno, produciéndose lo que se conoce como una cianosis (síndrome del bebé azul). La gravedad de este problema y la respuesta médica adecuada dependen de los fallos que se hayan producido en los cambios circulatorios.

Los marsupiales nacen en un estado del desarrollo muy precoz, tras una gestación bastante breve, desde 13 días (en el oposum de Virginia) hasta 37 días (en el canguro gris). Como sucede en el caso de los euterios, los jóvenes marsupiales, mientras dura el período de desarrollo intrauterino, poseen atajos cardiovasculares que evitan el paso de la sangre por los pulmones. Poseen un ductus arteriosus. Las dos aurículas también están comunicadas entre sí, pero esta comunicación se produce a través de un orificio que hay en el tabique interauricular del corazón del feto. Esta perforación del tabique interauricular puede ser equivalente al foramen oval de los euterios. A diferencia de lo que sucede en los euterios, en el orificio del tabique interauricular no se desarrolla ninguna válvula unidireccional, por lo que la sangre puede pasar de la aurícula derecha a la izquierda o al revés. En algunos marsupiales, esta perforación del tabique interauricular aparece en un estado muy temprano del desarrollo.





**FIGURA 12.42 Cambios en la circulación de los mamíferos tras el nacimiento.** (a) Circulación fetal. Ya que los pulmones aún no son funcionales, la captación del oxígeno y de los nutrientes se realiza a través de la placenta. El ductus venosus es un puente que evita el paso de la sangre por el hígado. El foramen oval y el ductus arteriosus son puentes que evitan el paso de la sangre por los pulmones. (b) Circulación en el recién nacido. Después del nacimiento, los pulmones comienzan a funcionar, la placenta desaparece y se cierran el ductus venosus, el foramen oval y el ductus arteriosus.

Según Walker.

Al término de la gestación, el marsupial recién nacido debe desplazarse desde el canal del parto hasta el marsupio y enfrentarse a los cambios físicos que supone la vida extrauterina. Durante el nacimiento, el ductus arteriosus se contrae y se cierra muy rápidamente, en unas pocas horas; a las pocas horas del parto también se produce el cierre, aunque parcial, del foramen interventricular. La proliferación del tejido circundante hace que se vayan cerrando los orificios del tabique interauricular, aunque la oclusión total no se produce hasta pasados varios días. La duración y la forma en que se suceden gradualmente los cierres de los distintos atajos tras el nacimiento, pueden dar una idea precisa de la diferencia entre las presiones sanguíneas en el circuito sistémico y en el circuito pulmonar que tras el parto ha comenzado a ser funcional.

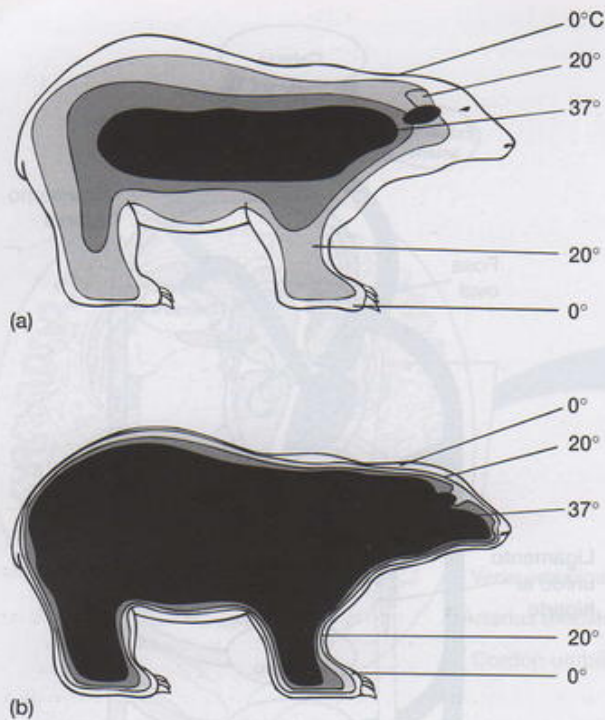
**Transferencia de calor**

Además de transportar gases y metabolitos, el sistema circulatorio también interviene en la transferencia de calor. Por ejemplo,

cuando los reptiles toman el sol, absorben calor a través de los vasos sanguíneos periféricos y, a medida que esta sangre recalentada va moviéndose por el cuerpo, se van calentando los tejidos profundos. Por el contrario, la sangre también transporta el calor que se produce como consecuencia del trabajo de los músculos hacia la superficie del cuerpo (Fig. 12.43a,b). El calor puede disiparse fácilmente a través del tegumento, evitándose así el recalentamiento. El que la sangre transporte calor hacia los tejidos profundos o lleve el exceso hacia la superficie depende de que se produzcan una serie de cambios circulatorios que tienen lugar principalmente en la microcirculación. Durante el enfriamiento, se abren más plexos capilares en la circulación periférica, lo que aumenta el flujo sanguíneo en la piel y la transferencia de calor hacia el ambiente. Cuando lo que interesa es conservar calor, la circulación periférica se reduce.

En comparación con el aire, el agua tiene una elevada capacidad térmica (capacidad para almacenar calor). En consecuencia, los animales acuáticos tienen que enfrentarse a una serie de problemas relacionados con el control de la pérdida o la





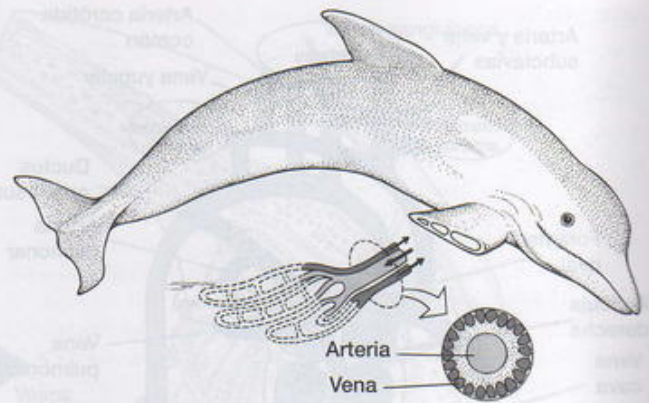
**FIGURA 12.43** Distribución del calor en los mamíferos.

(a) Algunos mamíferos, como los osos polares, mantienen diferencialmente una temperatura en el centro del cuerpo relativamente alta. Cuanto más superficial esté un área, más fría será su temperatura. (b) Cuando el animal se «recalienta», como sucede cuando está haciendo algún ejercicio violento o en los días más cálidos, el exceso de calor es llevado hacia la superficie de la piel, pudiéndose disipar así más fácilmente.

ganancia de calor. Las aletas o las extremidades palmeadas de las ballenas, las focas y algunas aves suelen encontrarse bañadas por aguas bastante frías. La sangre que circula por estas extremidades está caliente, pero el agua que las moja está casi helada, por lo tanto podría perderse hacia el ambiente una gran cantidad de calor si el sistema circulatorio de estos animales no tuviese una serie de características especiales. En las regiones superficiales de las aletas y en las patas, hay unas marañas complejas de plexos en los que intervienen tanto las arterias que se dirigen hacia estas zonas superficiales, como las venas que retornan desde ellas. Estos plexos arteriales y venosos adyacentes forman los entramados que se conocen como *retes*. La sangre que circula por una de estas retes sigue un modelo de contracorrientes entre la sangre que circula por las arterias y la que lo hace por las venas. Antes de llegar a las aletas o las patas, el calor de la sangre se transfiere en la rete. El calor de la sangre que circula por las arterias es transferido casi totalmente a la sangre que retorna por las venas, de manera que cuando la sangre llega a las extremidades conserva muy poco calor que disipar hacia el ambiente. Estas retes actúan como **acumuladores** que evitan que el calor del cuerpo pueda perderse por las extremidades.

#### Intercambio por contracorrientes (p. 153)

Los delfines y las ballenas emplean otro mecanismo adicional para controlar la pérdida de calor. En la zona más profunda de cada aleta poseen una única arteria rodeada por numerosas venas. Entre la arteria central, por la que la sangre llega hasta la aleta, y las numerosas venas que la rodean, por las que la sangre retorna desde



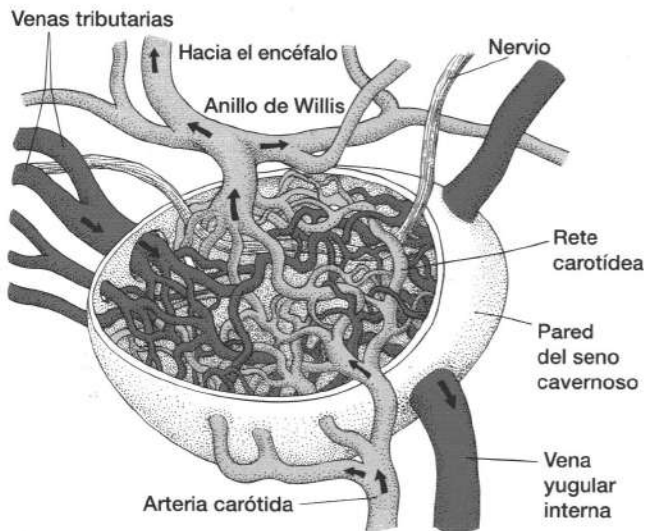
**FIGURA 12.44** Acumuladores de calor. Las aves y los mamíferos que viven en aguas frías tienen el peligro de estar perdiendo calor constantemente hacia el medio circundante. Esto es especialmente problemático en las extremidades, que tienen una gran superficie en relación con su masa. La sangre caliente que fluye por los vasos de las extremidades pierde calor hacia el ambiente. En teoría esto podría producir una pérdida importante de calor para todo el animal. En los delfines, el calor de la sangre arterial que circula por las aletas es transferido a la sangre venosa que retorna desde éstas, que en principio está fría. Debido a que las venas por las que se produce el retorno desde las aletas rodean a la arteria central correspondiente, de forma que se produce un sistema de contracorrientes. La sangre arterial que fluye hacia las aletas va cediendo el calor a la sangre venosa que retorna desde ellas, reduciéndose así la pérdida de calor hacia el ambiente. Este sistema de contracorrientes en las aletas actúa como un acumulador de calor, evitando que se puedan producir grandes pérdidas del mismo.

Según Schmidt-Nielsen.

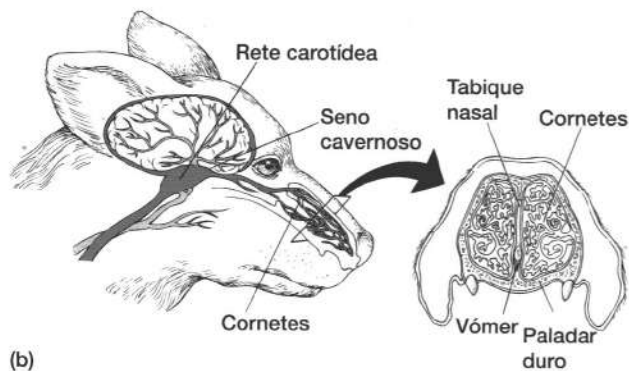
ésta, se establece un sistema de contracorriente que funciona como un acumulador de calor (Fig. 12.44). No obstante, cuando el animal está en actividad y el exceso de calor tiene que disiparse, son estos mismos vasos circulatorios los que intervienen. A través de la arteria central fluye una mayor cantidad de sangre hacia la aleta. A medida que esta sangre va dilatando la arteria, ésta va ejerciendo presión contra las venas que la rodean, provocando su cierre. Ya que las venas están colapsadas, la sangre caliente ha de buscar rutas de retorno alternativas, y éstas no son otras que las venas más superficiales de la aleta. El resultado es la anulación temporal del sistema de acumulación de calor y la llegada simultánea de una gran cantidad de sangre a los vasos superficiales de la aleta, transfiriéndose de este modo el exceso de calor al agua.

Perseguir a una presa o alejarse de un enemigo genera un exceso de calor metabólico y la exposición a la radiación solar también hace que aumente la temperatura corporal. El encéfalo es particularmente sensible a las temperaturas extremas. Si se produce un recalentamiento, aunque no sea muy acusado, el resultado puede ser letal. Muchos animales poseen una *rete carotídea* en la base del encéfalo que soluciona el problema (Fig. 12.45a). Por ejemplo, los perros poseen en su nariz unos *cometes* muy plegados que actúan como soporte de unas membranas nasales, que en conjunto presentan una gran superficie húmeda, y que se enfrían por evaporación. La sangre venosa fría procedente de estas membranas nasales entra en la rete carotídea y absorbe el calor de la sangre que llega por la arteria carotídea antes de que ésta entre en el encéfalo (Fig. 12.45b). Es evidente que no todo el calor es bloqueado en su camino hacia el encéfalo, ya que éste también debe mantenerse caliente. Pero la rete carotídea funciona como otro acumulador de calor. En este ejemplo, la retención de calor representa un mecanismo para absorber el exceso

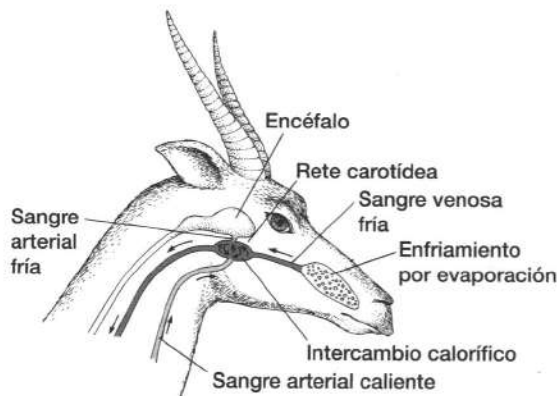




(a)



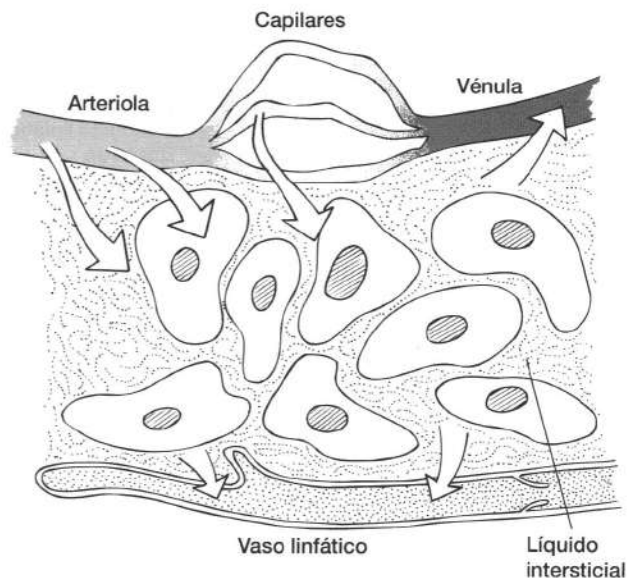
(b)



(c)

**FIGURA 12.45 Refrigeración.** (a) Muchos mamíferos poseen una rete carotídea en la base del encéfalo. Esta rete está formada por una maraña de arterias y venas entre las que se produce un intercambio de calor. (b) En el hocico de los perros hay unos cornetes muy plegados, y muy irrigados por el sistema circulatorio. El aire, al moverse por los canales nasales enfría la sangre venosa antes de que ésta atraviese la rete carotídea y la sangre arterial que se dirige hacia el encéfalo transfiere parte de su calor a la sangre venosa fría, de manera que este mecanismo proporciona protección al encéfalo frente el exceso de calor. (c) En el eland, un antilope del desierto, es notable la posición de la rete carotídea en relación con los conductos nasales y el encéfalo.

Según Baker.



**FIGURA 12.46 Formación de la linfa.** Como consecuencia de la presión sanguínea en los capilares, relativamente elevada, parte del líquido de la sangre sale de ésta y pasa a los tejidos de alrededor. Una parte de este líquido intersticial vuelve a la sangre en el lado venoso de la circulación, en el que la presión es relativamente baja. Una serie de canales ciegos son los encargados de ir recogiendo el exceso de líquido (linfa) y de devolverlo a la circulación general, normalmente a nivel de una de las grandes venas torácicas (las flechas indican los movimientos del líquido).

de calor y evitar el peligroso aumento de la temperatura en el encéfalo (Fig. 12.45c).

## Sistema linfático

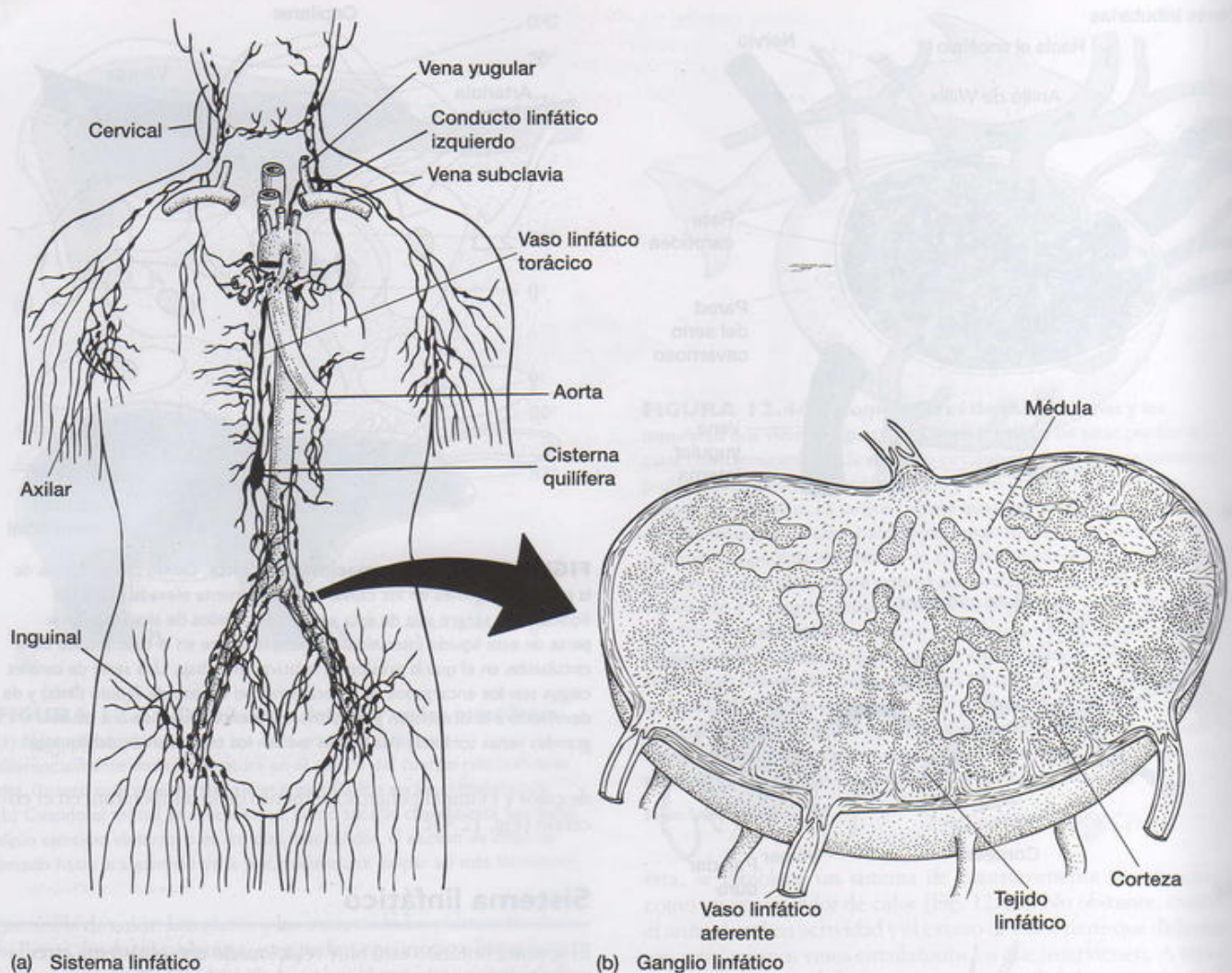
El sistema linfático está muy relacionado con el sistema circulatorio, pues contribuye al retorno de líquidos hacia el sistema circulatorio e interviene en varias funciones especiales concretas. Estructuralmente el sistema linfático tiene dos componentes: los vasos linfáticos y el tejido linfático.

### Vasos linfáticos

En conjunto, los vasos linfáticos forman un sistema de túbulos ciegos por medio de los cuales el líquido de los tejidos se recupera para que vuelva a entrar en el sistema circulatorio. Las paredes de los vasos linfáticos son similares a las de las venas, y como éstas, los vasos linfáticos están dotados de válvulas unidireccionales.

La presión de la sangre que circula por las arteriolas procede de dos fuentes. La **presión hidrostática** representa un resto de la presión debida a la contracción ventricular cardíaca. Tiende a favorecer el movimiento de los líquidos desde la sangre hacia los tejidos circundantes. La **presión osmótica** se genera por la diferente concentración de proteínas en el interior de las arteriolas y en el líquido tisular de alrededor, y hace que el líquido tenga tendencia a pasar desde los tejidos circundantes hacia la sangre. A medida que una arteriola va llegando a un plexo capilar, la presión hidrostática suele ser algo mayor que la presión osmótica. Por consiguiente el líquido abandona la sangre y pasa a bañar las células de alrededor. Este líquido que ha escapado de los capilares sanguíneos se conoce como **líquido tisular** (o **líquido intersticial**). En el lado venoso del plexo capilar, la mayor parte de la presión hidrostática se ha perdido, por lo que





**FIGURA 12.47** Circulación linfática y ganglios linfáticos. (a) Los vasos linfáticos que proceden de las distintas partes del cuerpo se van reuniendo para formar los vasos linfáticos principales, de los cuales el mayor es el conducto torácico, que desemboca en la vena poscava o en las venas subclavias. (b) Sección transversal de un ganglio linfático. En los mamíferos y en otras pocas especies, en los vasos linfáticos hay unas pequeñas dilataciones o ganglios. Estos ganglios linfáticos están formados por el tejido linfático, que actúa eliminando los materiales extraños de la linfa que circula a su través. Los ganglios linfáticos están formados por una corteza y una médula, envueltas por una cápsula de tejido conjuntivo fibroso. Obsérvense los vasos linfáticos que entran y salen del ganglio linfático del esquema.

Según J. V. Basmajian, *Primary Anatomy*, 7.ª ed. Copyright © 1976 Williams and Wilkins, Baltimore, MD. Reproducido con autorización.

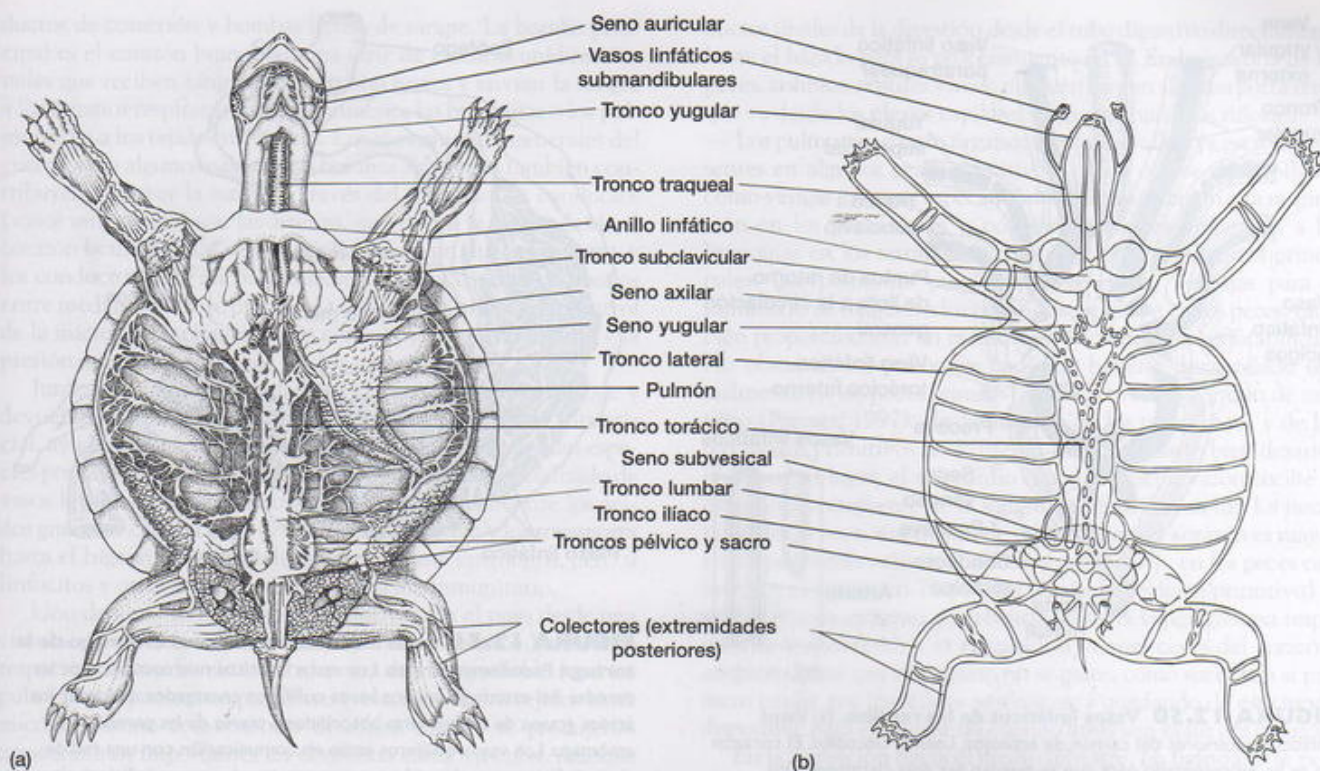
ahora es la osmótica la que predomina. El resultado final de estas diferencias de presión es que se recupera casi el 90% del líquido que salió de la sangre arterial. El otro 10%, si no se recupera, queda entre las células del tejido conjuntivo, haciendo que éste se hinche; esto se conoce como **edema**. No es usual que se produzcan estos edemas ya que el exceso de líquido es recogido por los vasos linfáticos y finalmente es devuelto a la circulación sanguínea general (Fig. 12.46).

El líquido que se mueve por los vasos linfáticos es la **linfa**, que está formada, principalmente, por agua y unas pocas sustancias disueltas, como ciertos electrolitos y proteínas, pero que no contiene glóbulos rojos. Los vasos linfáticos principales van recibiendo la linfa reabsorbida por los capilares linfáticos ciegos, más pequeños, y devuelven este líquido a la circulación venosa a nivel de las venas precava y poscava (Fig. 12.47). Los vasos linfáticos forman una red de canales unidos unos con otros. Los vasos linfáticos principales y las partes del cuerpo desde la que

recogen el líquido son, los **vasos linfáticos yugulares** (cabeza y cuello), los **vasos linfáticos subclaviculares** (extremidades anteriores), los **vasos linfáticos lumbares** (extremidades posteriores) y los **vasos linfáticos torácicos** (tronco, vísceras de la cavidad general del cuerpo y cola) (Figs. 12.47a y 12.48a,b).

La baja presión en el interior de los vasos linfáticos ayuda a que el líquido pase hacia su interior, pero representa un problema para que la linfa se mueva por ellos. En algunos vertebrados, como sucede en los peces teleosteos, hay unos «**corazones**» **linfáticos** en estos vasos de retorno. No se trata de verdaderos corazones, ya que no están constituidos por músculo cardíaco, sino que sus paredes están formadas por músculos estriados que se contraen lentamente y originan ondas de presión gracias a las cuales se desplaza la linfa. Estos corazones linfáticos están innervados por nervios espinales, aunque pueden contraerse rítmicamente por sí solos si se cortan dichos nervios. En los peces teleosteos, los corazones linfáticos se encuentran en la cola y





**FIGURA 12.48** Vasos linfáticos de la tortuga *Pseudemys scripta* (vista ventral). (a) No se han representado ni el peto ni muchas de las vísceras para permitir mostrar los vasos linfáticos. (b) Esquema de los principales troncos linfáticos en las tortugas.

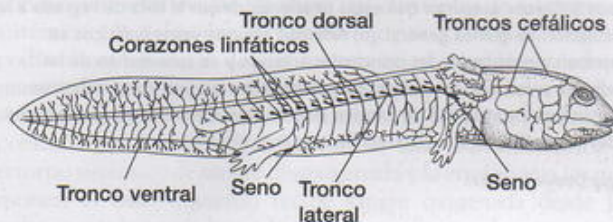
Según Ottaviani y Tazzi.

desembocan en la vena caudal. También los poseen algunos anfibios (Fig. 12.49), reptiles y los embriones de ciertas aves, siendo frecuente que se localicen en los puntos en los que los vasos linfáticos se unen a las venas. La presencia de válvulas unidireccionales en los corazones linfáticos asegura el retorno de la linfa al sistema cardiovascular.

En el mecanismo de retorno de la linfa también intervienen los movimientos generales del cuerpo, como las diferencias de presión en el tórax en la inhalación y en la exhalación, y las contracciones de los músculos próximos que afectan a las paredes de los vasos linfáticos haciendo que la linfa se mueva por ellos. En muchos vertebrados los vasos linfáticos se disponen formando vainas alrededor de las arterias principales y las ondas del pulso que se mueven por las arterias transmiten parte de su energía a los vasos linfáticos de alrededor (Fig. 12.50a). Las válvulas unidireccionales de los vasos linfáticos aseguran que todas estas fuerzas impulsen la linfa de retorno a la circulación sanguínea (Fig. 12.50b).

### Tejido linfático

El tejido linfático, formado por tejido conjuntivo y células libres, también forma parte del sistema linfático. Las células libres son, fundamentalmente, leucocitos, células plasmáticas y macrófagos, es decir, todas ellas intervienen en el sistema inmunitario. Se puede encontrar tejido linfático en casi cualquier sitio del cuerpo: en forma de tejido difuso, en forma de parches o encapsulado en los ganglios linfáticos. Un nódulo o ganglio linfático (Fig. 12.47b) es una porción de tejido linfático envuelta por una cápsula de tejido conjuntivo fibroso. Los ganglios linfáticos se encuentran distribuidos a lo largo de la ruta de retorno de los vasos linfáticos.



**FIGURA 12.49** Vasos linfáticos de un tritón. Los corazones linfáticos ayudan a que se produzca el retorno de líquido a la circulación sanguínea.

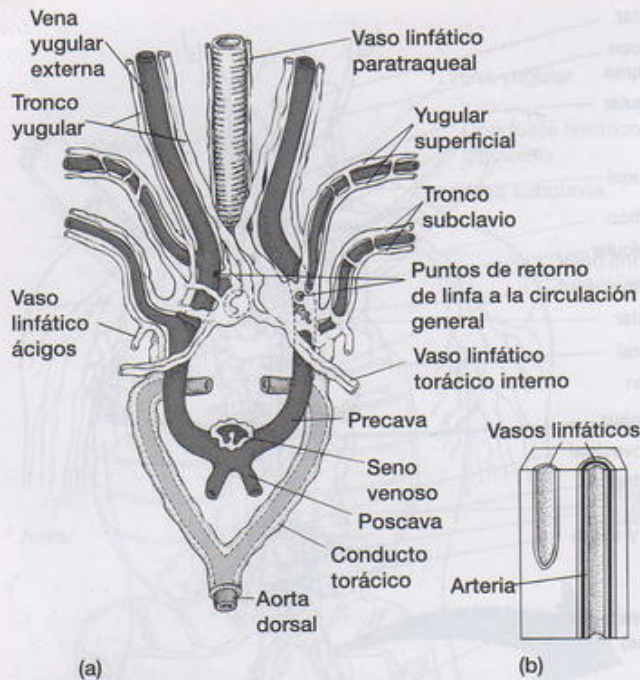
Según Smith.

Esta posición de los nódulos siguiendo el recorrido de los vasos linfáticos asegura que la linfa pueda pasar a través del tejido linfático de estos ganglios y que pueda entrar en contacto con las células libres. Los ganglios linfáticos están presentes en los mamíferos y en algunas aves acuáticas, pero no existen en los demás vertebrados. En los reptiles, los vasos linfáticos presentan unas dilataciones o expansiones, conocidas como **cisternas linfáticas** o **sacos linfáticos**, que se sitúan en los lugares en que lo hacen los verdaderos ganglios linfáticos de las aves y los mamíferos.

### Forma y función

Los vasos linfáticos actúan como un sistema venoso accesorio, absorbiendo y devolviendo a la circulación general el líquido que antes ha salido de ella. También intervienen en la absorción de los lípidos en el tubo digestivo, pues los numerosos vasos linfáti-



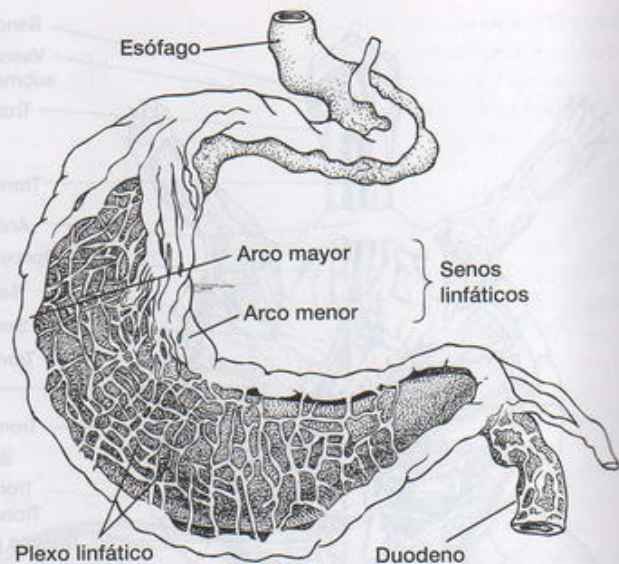


**FIGURA 12.50 Vasos linfáticos de los reptiles.** (a) Vasos linfáticos anteriores del caimán de anteojos, *Caiman crocodilus*. El corazón no se ha representado para que se puedan ver más claramente los principales vasos sanguíneos y los vasos linfáticos asociados a ellos. La presión necesaria para que la linfa se mueva por los vasos linfáticos deriva de la acción de los órganos que los rodean. Muchos vasos linfáticos también se encuentran junto a músculos. Las paredes de los vasos linfáticos que atraviesan la cavidad torácica se comprimen por los movimientos respiratorios. Las válvulas unidireccionales que hay en los vasos linfáticos aseguran que estas presiones dirijan la linfa de regreso a la circulación sanguínea general. (b) Además, algunos vasos linfáticos se disponen alrededor de las principales arterias, y se aprovechan de las ondas de pulso que se mueven por dichas arterias. Los vasos linfáticos forman una extensa red de canales ciegos intercomunicados que recogen y devuelven la linfa a la circulación sanguínea sistémica.

Según Ottaviani y Tazzi.

cos que hay alrededor del tubo digestivo, denominados **quilíferos**, son los responsables de captar los ácidos grasos de cadena larga y de llevarlos hasta la circulación sanguínea (Fig. 12.51).

La alta presión en el lado arterial de la circulación tiene como consecuencia que parte del líquido de la sangre pase a los tejidos circundantes atravesando las paredes de los capilares, cuya recuperación depende de la baja presión del sistema venoso y en los vasos linfáticos, y de la favorable presión osmótica debida a las proteínas sanguíneas. Pero los vasos linfáticos, para poder devolver a la sangre los líquidos que han recolectado, deben hacerlo en puntos en los que la presión sea lo suficientemente baja como para estimular el retorno de dichos líquidos. En la mayoría de los peces estas condiciones se dan en el lado venoso de la circulación, en especial en los puntos en que las venas entran en el corazón; el efecto de aspiración ejercido por éste contribuye al retorno de la linfa y de la sangre hacia el seno venoso. No obstante, con el desarrollo evolutivo de los pulmones, la sangre venosa de retorno procedente de éstos tiene una presión elevada. La división de la aurícula original en dos cámaras, una derecha (sistémica) y otra izquierda (pulmonar), y por tanto la separación de los retornos sanguíneos, permiten que se mantenga una baja presión en el sistema venoso sistémico. Una vez que se ini-



**FIGURA 12.51 Vasos linfáticos asociados al estómago de la tortuga *Pseudemys scripta*.** Los vasos linfáticos microscópicos de las paredes del estómago son los vasos quilíferos encargados de captar los ácidos grasos de cadena larga absorbidos a través de las paredes del estómago. Los vasos quilíferos están en comunicación con una red de vasos linfáticos que desembocan en unos grandes senos linfáticos situados en las curvaturas menor y mayor del estómago. Estos senos linfáticos van hasta unos troncos linfáticos que recorren los mesenterios, y que a menudo reciben otros vasos tributarios procedentes de los vasos linfáticos de otras vísceras, y desembocan en el conducto linfático torácico.

Según Ottaviani y Tazzi.

cia la tabicación del corazón en las aurículas se establece un sistema de baja presión, lo que hace posible el retorno de los líquidos recolectados. El tejido linfático está relacionado con la eliminación y destrucción de los materiales extraños potencialmente peligrosos, como las bacterias y las partículas de polvo. Las células plasmáticas producen ciertos anticuerpos que circulan por la sangre. Los macrófagos se unen a los leucocitos y entonces actúan en la destrucción de las bacterias. El tejido linfático también es capaz de interceptar las células cancerosas que entran en los ganglios linfáticos, aunque las células libres no son capaces de destruir estas células cancerosas. Finalmente, los ganglios linfáticos pueden quedar invadidos por células cancerosas cuando éstas se dividen rápidamente. Si el cáncer es detectado a tiempo, generalmente el enfermo puede curarse mediante métodos quirúrgicos. Deben realizarse pruebas complementarias para detectar la extensión del cáncer a través de los vasos linfáticos y entonces se debe proceder a extirpar todos los ganglios linfáticos que estén afectados.

## Resumen

El sistema cardiovascular contribuye a la difusión pasiva de los gases entre los tejidos internos y la sangre (respiración interna); por lo tanto, es un complemento al sistema respiratorio (respiración externa). El sistema cardiovascular también transporta calor y hormonas, los componentes del sistema inmunitario, los productos finales de la digestión y las moléculas que contribuyen o derivan de las actividades metabólicas. Es un sistema de con-



ductos de conexión y bombas llenos de sangre. La bomba principal es el corazón branquial, una serie de cámaras unidireccionales que reciben sangre, generan una fuerza y envían la sangre a los órganos respiratorios (generalmente las branquias o los pulmones) y a los tejidos sistémicos. Los movimientos generales del cuerpo y, en algunos casos, unas bombas accesorias también contribuyen a mover la sangre a través del sistema. Los conductos (vasos sanguíneos) son las arterias, que llevan la sangre desde el corazón branquial, las venas, por las que se produce el retorno, y los conductos de la microcirculación (plexos capilares) situados entre medias, donde se produce la respiración interna. El control de la microcirculación también contribuye a ajustar el flujo y la presión sanguínea hacia los tejidos en actividad.

Junto con la microcirculación, el sistema linfático recoge y devuelve a la circulación general el exceso de líquido intersticial, ayudado por los movimientos del cuerpo y, en algunas especies por unos «corazones» linfáticos. Un sistema especializado de vasos linfáticos, los quilíferos, recolecta principalmente los ácidos grasos de cadena larga desde el tubo digestivo y los transporta hasta el hígado. El sistema linfático no tiene eritrocitos, pero sí linfocitos y otros componentes del sistema inmunitario.

Uno de los grandes cambios evolutivos fue el paso desde una circulación de circuito único (con las branquias situadas en serie respecto a los tejidos sistémicos) a otra de circuito doble (con los pulmones dispuestos en paralelo en relación con los tejidos sistémicos), y como consecuencia de dicho cambio se produjeron unos cambios importantes en el sistema cardiovascular. Aunque nos puedan parecer «retrasados» desde nuestra perspectiva de mamíferos, tendemos a interpretar los sistemas cardiovasculares de los demás grupos de vertebrados como pasos previos para la circulación doble completa que poseemos. Pero, por supuesto, ésa sería una lectura errónea de la filogenia de los vertebrados. Debemos olvidar el concepto de que los primeros grupos de vertebrados estaban «en el camino» para convertirse en mamíferos, ya que es evidente que no fue así. Ninguno de sus sistemas es «imperfecto», como los anatomistas antiguos pensaban. Sus sistemas circulatorios resultaron ser los adecuados para hacer frente a las necesidades ecológicas inherentes a sus formas de vida. Los peces pulmonados y los anfibios más evolucionados respiran en el agua y en el aire, y gracias al desvío circulatorio que poseen, pueden hacerlo muy bien en ambos medios. De una manera similar, los reptiles ajustan su fisiología a las necesidades que surgen del buceo, o aguantan la respiración, como parte de un metabolismo ectotérmico económico. También debe tenerse en cuenta (Fig. 12.52a) que la circulación doble, desde el punto de vista anatómico, se originó dos veces completamente independientes, una en las aves y otra en los mamíferos. Para recordar la evolución independiente de los sistemas cardiovasculares, debemos volver a pensar en algunos peces especializados como el teleosteo *Haplosternum* (Fig. 12.52b). Aunque su invención de la respiración intestinal para suplementar al sistema cardiovascular no condujo a grupos más evolucionados basados en dicha novedad, cubre de manera adecuada las necesidades inherentes a un ambiente inmediato donde ocasionalmente los niveles de oxígeno en el agua son bajos y se pueden complementar tragando aire.

Los arcos aórticos son un sistema importante de vasos sanguíneos caracterizados por formar un modelo fundamental de seis arcos aórticos, que conectan la aorta ventral y la dorsal. En el adulto el sistema está presente aunque con supresiones y extensiones del modelo fundamental de seis arcos, dando el sistema básico de los peces o el de los tetrápodos. El riego arterial hacia una región o un órgano generalmente está emparejado con un drenaje venoso, por el que la sangre vuelve al corazón. Un sistema porta importante, el sistema porta hepático, transporta los pro-

ductos finales de la digestión desde el tubo digestivo directamente hasta el hígado para su procesamiento en él. En la mayoría de los peces, anfibios, reptiles y aves, también hay un sistema porta renal que va desde los plexos capilares de la cola hasta los riñones.

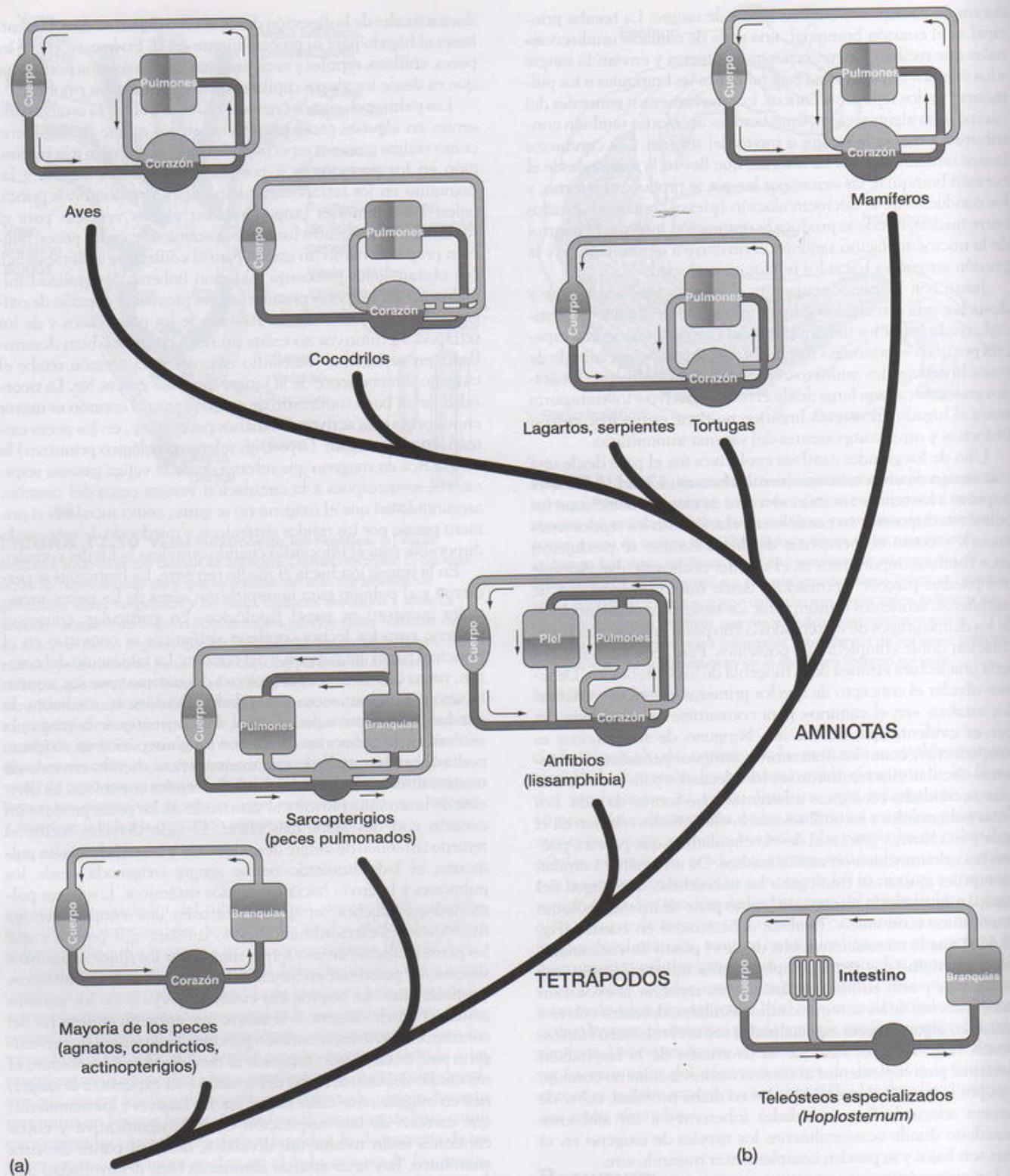
Los pulmones, o unos órganos similares a ellos, ya estaban presentes en algunos peces primitivos, en los que se desarrollaron como vejigas gaseosas especializadas que contribuían a la respiración en los peces óseos y, posteriormente, reemplazaron a las branquias en los tetrápodos, como órganos respiratorios principales. Los pulmones proporcionaron ciertas ventajas para el suministro de oxígeno a los tejidos sistémicos y, en los peces, también proporcionaron un medio para el control de la flotabilidad. No obstante, los pulmones pudieron haberse desarrollado inicialmente en los peces primitivos para proveer el corazón de oxígeno (Farmer, 1997). En la mayoría de los peces óseos y de los tetrápodos primitivos no existe un riego coronario bien desarrollado; en su lugar, el miocardio esponjoso del corazón recibe el oxígeno directamente de la sangre que pasa con su luz. La necesidad de un buen suministro de oxígeno para el corazón es mayor en los peces más activos. En dichos peces (p.ej., en los peces caimán, en el amia y en *Tarpon*, un teleosteo pelágico primitivo) la sangre rica en oxígeno que retorna desde la vejiga gaseosa respiratoria, se incorpora a la circulación venosa cerca del corazón, asegurando así que el oxígeno no se gaste, como sucedería si primero pasase por los tejidos sistémicos, y quedando de este modo disponible para el miocardio cuando atraviesa la luz del corazón.

En la transición hacia el medio terrestre, las branquias se perdieron y el pulmón para la respiración aérea de los peces ancestrales aumentó su papel fisiológico. En particular, conseguir oxígeno para los lechos capilares sistémicos se convirtió en el principal papel del pulmón y del corazón. La tabicación del corazón, junto con otras modificaciones del sistema vascular, contribuyeron a cubrir estas necesidades fisiológicas mediante la conducción selectiva de las ahora dos corrientes de la sangre, la sistémica y la pulmonar. El retorno sanguíneo, rico en oxígeno, podía ahora ser usado de una manera eficaz, siendo enviado de manera directa, sin pérdidas, hacia los tejidos sistémicos. La división de la aurícula (atrio) y el ventrículo de los peces produce un corazón con dos lados más eficaz. El lado derecho recibe el retorno sistémico de sangre desoxigenada y la envía hacia los pulmones; el lado izquierdo recibe sangre oxigenada desde los pulmones y la envía hacia los tejidos sistémicos. Los peces pulmonados y muchos tetrápodos obtienen una enorme ventaja fisiológica del extraordinario desvío cardíaco que poseen y que les permite ajustar de una forma muy eficaz los flujos sanguíneos sistémico y pulmonar en función de las necesidades metabólicas y ambientales. La respiración cutánea (p.ej., la de los anfibios actuales) añade oxígeno a la sangre que entra en el derecho del corazón; el desvío intercardíaco permite que la sangre rica en oxígeno pase desde el lado izquierdo al derecho. Por tales medios, el miocardio del lado derecho del corazón está expuesto a la sangre, rica en oxígeno, que corre por su luz. En las aves y los mamíferos, que carecen de una respiración cutánea significativa y cuyos corazones están totalmente divididos, desde el punto de vista anatómico, hay unas arterias coronarias bien desarrolladas, que sustituyen en gran parte la fuente de oxígeno de la luz cardíaca.

#### Pulmones; vejigas gaseosa (p. 409)

Uno de los cambios más llamativos del sistema cardiovascular es el que se produce en los amniotas en el momento del nacimiento. Para cubrir sus necesidades respiratorias, el embrión de los amniotas depende de los derivados vascularizados de las membranas embrionarias externas (p.ej., placenta,





**FIGURA 12.52 Evolución del sistema circulatorio.** (a) La circulación sencilla de la mayoría de los peces dio lugar, de manera independiente, a la circulación doble de las aves y los mamíferos. (b) Como recordatorio, también se han desarrollado sistemas circulatorios especializados, como la «respiración intestinal» de algunos peces, pero sin que a partir de estos modelos se haya producido una diversificación filogenética.



corión). Sin embargo, en el nacimiento, el recién nacido pasa a respirar aire a través de los pulmones, una transformación que se debe terminar rápidamente. Los puentes vasculares de los pulmones embrionarios no funcionales se cierran rápidamente debido a diferencias de presión (foramen oval), a contraccio-

nes de los músculos lisos (ductus arteriosus), o a atrofias (ductus venosus); el flujo hacia las membranas respiratorias fetales cesa. En las aves y los mamíferos, el resultado es una transformación rápida para pasar de un sistema cardiovascular embrionario a una circulación doble.

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Axelsson, M., C. Franklin, C. Lofman, S. Nilsson, y G. Grigg. 1996. Dynamic anatomical study of cardiac shunting in crocodiles using high-resolution angioscopy. *J. Exp. Biol.* 199:359-65.
- Burggren, W. W. 1988. Cardiac design in lower vertebrates: What can phylogeny reveal about ontogeny? *Experientia* 44:919-30.
- Burggren, W. W., A. P. Farrell, y H. B. Lillywhite. 1997. Vertebrate cardiovascular systems. En *Handbook of comparative Physiology*, editado por W. Dantzler. Oxford: Oxford University Press, pp. 215-308.
- Burggren, W. W., y K. Johansen. 1982. Ventricular hemodynamics in the monitor lizard, *Varanus exanthematicus*: Pulmonary and systemic pressure separation. *J. Exp. Biol.* 96:343-54.
- . 1986. Circulation and respiration in lungfishes (Dipnoi). *J. Morph.* (suppl.) 1:217-36.
- Farmer, C. 1997. Did lungs and the intracardiac shunt evolve to oxygenate the heart in vertebrates? *Paleobiology* 23:358-72.
- Feder, M. E., y W. W. Burggren. 1985. Cutaneous gas exchange in vertebrates: Design, patterns, control, and implications. *Biol. Rev.* 60:1-45.
- Hicks, J. W. 2002. The physiological and evolutionary significance of cardiovascular shunting patterns in reptiles. *News Physiol. Sci.* 17:241-45.
- Johansen, K. y W. W. Burggren. 1984. Venous return and cardiac filling in varanid lizards. *J. Exp. Biol.* 113:389-99.
- Martin, L. D., y B. M. Rothschild. 1989. Paleopathology and diving mosasaurs. *Amer. Sci.* 77:460-67.
- Percy, R., y I. C. Potter. 1986. Description of the heart and associated blood vessels in larval lampreys. *J. Zool. (London)* 208:479-92.
- Rommel, S., D. A. Pabst, y W. McLellan. 1998. Reproductive thermoregulation in marine mammals. *Amer. Sci.* 86:440-48.
- Wang, T., J. Altimiras, y M. Axelsson. 2002. Intracardiac flow separation in an in situ perfused heart from Burmese python *Python molurus*. *J. Exp. Biol.* 205:2715-23.
- Young, B. A., H. B. Lillywhite, y R. J. Wassersug. 1993. On the structure of the aortic valves in snakes (Reptilia: Serpentes). *J. Morph.* 216:141-59.
- Young, B., S. Street, y R. Wassersug. 1994. Anatomical and gravitational influences on cardiac displacement in snakes (Lepidosauria, serpentes). *Zoomorph.* 114:169-75.
- Zapol, W. M. 1988. Diving adaptations of the Weddell seal. *Sci. Amer.* 256(6):100-105.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

- Vertebrates: Macroscopic Anatomy of Circulatory Elements
- Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 13

## El sistema digestivo

### INTRODUCCIÓN

Consideraciones previas

### COMPONENTES DEL SISTEMA DIGESTIVO

Cavidad Bucal

*Límites*

*Paladar*

*Dientes*

*Lengua*

Faringe

Tubo digestivo

*Esófago*

*Estómago*

*Intestino*

*Cloaca*

*Especializaciones del tubo digestivo*

*Vascularización del tubo digestivo*

*Peces*

*Tetrápodos*

Glándulas anejas al tubo digestivo

*Glándulas bucales*

*Hígado*

*Páncreas*

### FUNCIÓN Y EVOLUCIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO

Absorción

Heces

Degradación mecánica del alimento

*Masticación*

*Mollejas*

Degradación química del alimento

*Fermentación gástrica*

*Fermentación intestinal*

Fermentación gástrica frente a fermentación intestinal

*Tamaño y fermentación*

Digestión de toxinas

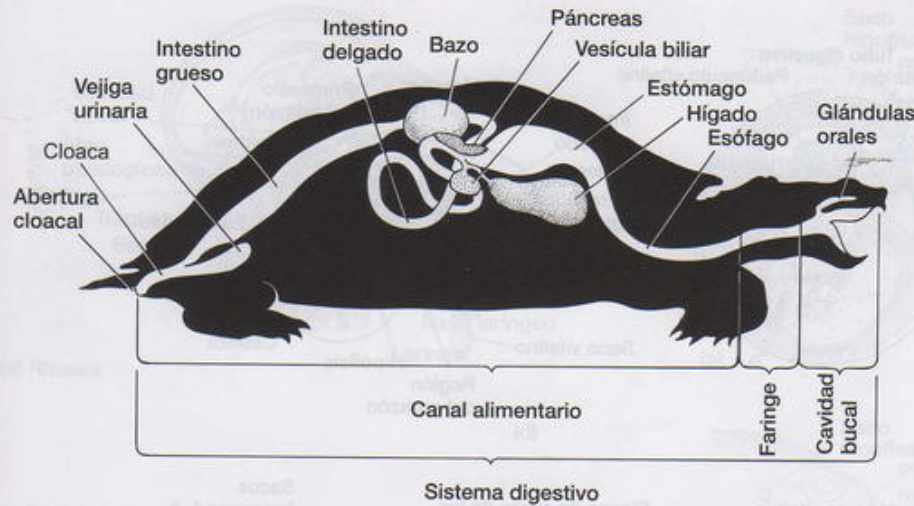
### RESUMEN

### Introducción

En el siglo XIX, Alfred, Lord Tennyson, ofreció la cruda descripción de «Naturaleza, roja en los dientes y en las uñas», una forma poética de decir que los animales deben procurarse alimento para sobrevivir, una necesidad que a veces es cruel pero práctica: para los depredadores, el alimento significa otro animal; para los herbívoros, plantas. Una veloz persecución y una muerte rápida pueden caracterizar la captura de la presa por un carnívoro; paecer prolongadamente o migrar a nuevas fuentes de plantas suculentas puede definir la alimentación en un herbívoro, pero tal comida, tan duramente conseguida, inicialmente es inservible. El sistema digestivo es el encargado de transformar la comida en combustible utilizable por el cuerpo, descomponiendo las grandes moléculas que hay en una comida suculenta, de tal forma que puedan ser absorbidas y pasar a estar disponibles para ser utilizadas en el cuerpo.

Un pedazo de alimento en la boca se denomina **bolo**, para cuya digestión serán necesarios varios procesos, tanto mecánicos como químicos: inicialmente, el bolo se rompe por la masticación mecánica con los dientes, y el agitado en el tracto digestivo, quedando así reducido a trozos más pequeños y aumentando, por tanto, su área superficial para la digestión química mediante enzimas. Los músculos que rodean las paredes del tubo digestivo producen ondas de contracción, denominadas **peristalsis**, que empujan el alimento dentro de la luz digestiva, moviéndolo de una sección del tubo a la siguiente. Debido a la acción mecánica y química sobre el bolo, éste pasa rápidamente a ser una masa fluida y pastosa denominada **quimo** o **digesta**.





**FIGURA 13.1** Sistema digestivo de los vertebrados. Está formado por el tubo digestivo y las glándulas asociadas a la digestión. El tubo digestivo se compone de la cavidad bucal, la faringe y el conducto alimentario, que se divide en esófago, estómago, intestinos y cloaca.

## Consideraciones previas

El sistema digestivo del adulto se compone del tubo digestivo y de las glándulas digestivas accesorias. El **tubo digestivo** es un conducto tubular que se extiende por el cuerpo desde los labios de la boca hasta el ano o la abertura cloacal; en las paredes que tapizan este tubo hay una serie de glándulas cuyas secreciones se liberan directamente a la luz. Según las diferencias histológicas existentes entre estas **glándulas luminales** intrínsecas y las diferencias de tamaño, forma y origen embrionario, se reconocen tres regiones en el tubo digestivo. La **cavidad bucal**, o boca, conduce a la **faringe** y después al **canal alimentario**, y, teniendo en cuenta las diferencias histológicas de la pared luminal del conducto alimentario, se pueden diferenciar cuatro regiones: **esófago**, **estómago**, **intestino delgado** e **intestino grueso** (Fig. 13.1).

En la mayoría de los vertebrados, el tubo digestivo termina en una **cloaca**, una cámara terminal que recibe tanto los productos fecales del intestino, como los productos del tracto urogenital, cuya salida es la **abertura cloacal**. Sin embargo, en algunos peces y en la mayor parte de los mamíferos no existe cloaca y los tractos intestinal y urogenital tienen salidas separadas. Un intestino grueso enrollado conduce normalmente a un **recto** con una **abertura anal (ano)** al exterior. Las **glándulas digestivas anejas** son glándulas extrínsecas que se sitúan fuera de las paredes del tubo digestivo, pero que segregan a su luz compuestos químicos, las enzimas digestivas, por medio de largos conductos. Las principales glándulas del tubo digestivo son las **glándulas salivales**, el **hígado** y el **páncreas**.

En el embrión, el **sistema digestivo** es un tubo simple de endodermo que conserva, mediante el pedúnculo vitelino, una conexión anatómica con el saco vitelino (Fig. 13.2); no obstante, el vitelo no entra directamente en el sistema digestivo a través de dicho pedúnculo, sino que se absorbe y es transportado por los vasos vitelinos que se desarrollan como parte de las membranas extraembrionarias del saco vitelino. A partir de este sistema digestivo sencillo, se desarrollan la faringe y el conducto alimentario con sus glándulas digestivas anejas. Durante el desarrollo embrionario, unas invaginaciones del ectodermo entran en contacto con el tubo digestivo endodérmico en los dos extremos del cuerpo. La invaginación

anterior, o **estomodeo**, contacta con la parte anterior del tubo digestivo, entre los que, temporalmente, se forma una **membrana bucofaringea** que luego se rompe para unir la luz de ambas regiones: el estomodeo da lugar a la cavidad bucal, la invaginación ectodérmica posterior, el **proctodeo**, contacta con la parte posterior del tubo digestivo, formando entre ambos la **membrana cloacal**, que después se rompe para dar lugar al conducto de salida de la parte posterior del tubo digestivo. El proctodeo se convierte en la cloaca del adulto (Fig. 13.2a-d).

Membranas extraembrionarias (p. 186)

## Componentes del sistema digestivo

Los términos que describen partes del tubo digestivo, frecuentemente, se utilizan de modo poco preciso: algunos emplean el término conducto alimentario para referirse a todo el sistema digestivo, desde la boca al ano; otros lo aplican en un sentido más restringido.

El término *tracto gastrointestinal*, literalmente significa estómago e intestinos, pero la mayoría lo aplican a todo el tubo digestivo, desde la cavidad bucal al ano. No existe nada descuidado en todo esto, sólo se trata de diferentes profesionales buscando la terminología más adecuada a sus necesidades; en este texto, emplearemos la terminología definida en esta sección.

### Cavidad bucal

La cavidad bucal contiene los dientes, la lengua y el paladar, desembocando en ella las glándulas orales. Las glándulas salivales ayudan a humedecer el alimento y segregan enzimas para comenzar la digestión química. En algunas especies, la masticación inicia la degradación mecánica del alimento.

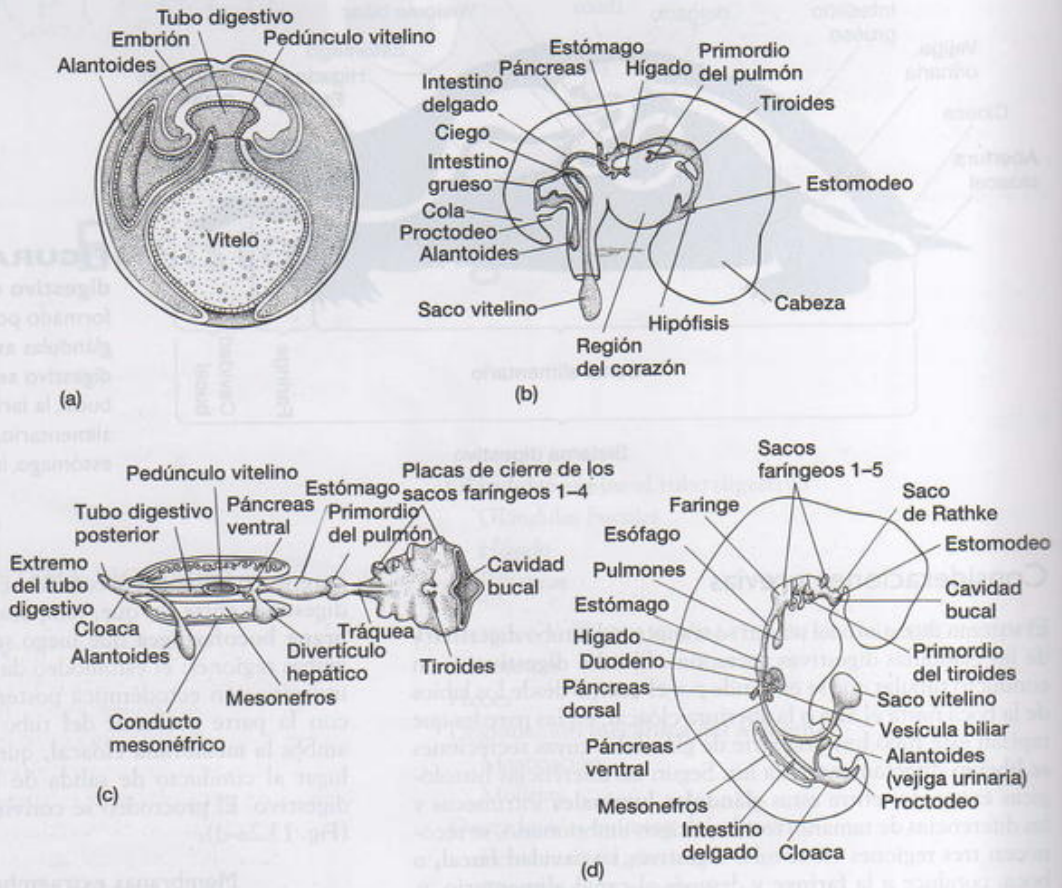
### Límites

La **abertura oral**, cuyos márgenes son los labios, forma la entrada de la cavidad bucal. Generalmente, los labios superior e inferior siguen la línea de las hileras de dientes y se unen posteriormente en el ángulo de las mandíbulas. En los mamíferos,



**FIGURA 13.2**  
Formación embrionaria del sistema digestivo.

(a) Embrión amniota temprano en sección sagital, que muestra la posición inicial del tubo digestivo. Nótese las conexiones del embrión con el vitelo a través del pedúnculo vitelino y con el alantoides.  
(b) Embrión amniota generalizado en sección sagital. Nótese las regiones del tubo digestivo y las invaginaciones destinadas a formar las glándulas anejas al tubo digestivo.  
(c) Vista ventral del tubo digestivo aislado junto con los riñones embrionarios. Nótese los extensos sacos producidos por la faringe, cada uno de los cuales contribuye a la formación de estructuras específicas en el adulto.  
(d) Vista lateral del tubo digestivo embrionario en proceso de diferenciación.



los labios superior e inferior se unen cerca del frente de la boca, muy por delante del ángulo de las mandíbulas, creando una región cubierta de piel, las mejillas. Las mejillas evitan la pérdida de comida por los laterales de la boca durante la masticación. En algunos roedores y primates del viejo mundo, estas mejillas se expanden en abzones, pequeños compartimientos en los que el alimento acumulado se retiene temporalmente hasta que se mastica o se lleva a almacenes de alimento. Los labios son normalmente flexibles, aunque las aves, las tortugas, algunos dinosaurios y unos pocos mamíferos tienen picos rígidos con bordes firmes. En la mayoría de los mamíferos, la flexibilidad de los labios ayuda a una cría a formar un sello alrededor del pezón durante la lactancia. Los labios humanos contribuyen a las vocalizaciones en el lenguaje.

Los labios definen el límite anterior de la boca, y el arco palatogloso es un pliegue que marca el límite posterior de la boca y se sitúa entre ésta y la faringe (Fig. 13.3a); sin embargo, si éste u otros límites anatómicos están ausentes, la boca y la faringe forman una cámara conjunta denominada **cavidad orofaríngea** o **bucofaríngea** (Fig. 13.3b).

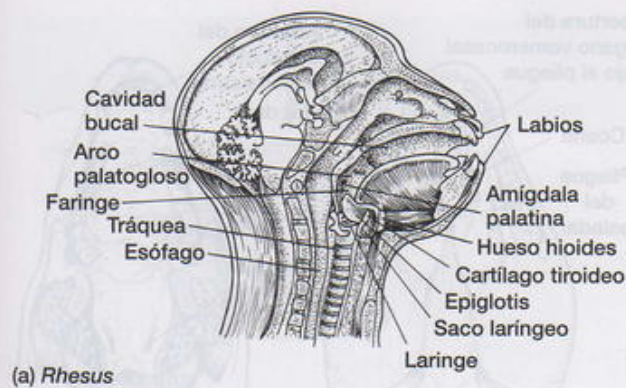
El estomodeo no sólo forma la cavidad bucal, sino que también contribuye en algunos vertebrados a la formación de algunos caracteres de la superficie de la cabeza. Prueba de ello es la presencia dentro del estomodeo de dos buenos rasgos embrionarios, el **saco hipofisario** (placoda adenohipofisaria) y la **placoda nasal** (Fig. 13.4a-c). En los ciclóstomos, sólo la parte posterior del estomodeo se curva hacia dentro colaborando en

la formación de la boca. La parte anterior se curva hacia el exterior, tomando parte en la formación de la superficie externa de la cabeza. En los tiburones y los actinoptergios, el saco hipofisario yace dentro de la boca, las placodas nasales se diferencian en el exterior de la cabeza y los márgenes de la boca se forman entre estos caracteres anatómicos. En los ripidistios y los tetrápodos ambas estructuras se encuentran dentro de la cavidad bucal del adulto (Fig. 13.4d).

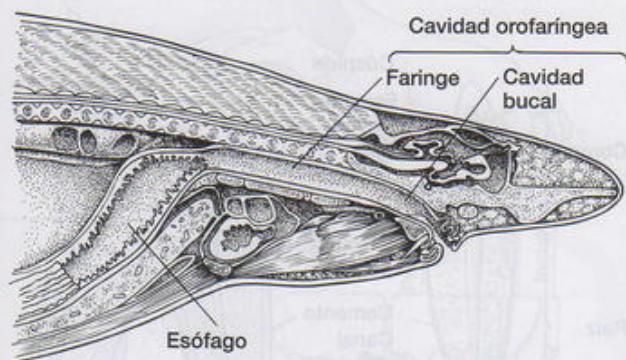
### Paladar

El techo de la cavidad bucal es el paladar, formado a partir de la fusión de los huesos ventrales del cráneo por encima de la boca. El paladar primitivo, o **paladar primario**, incluye una serie medial de huesos (vómer, pterigoides, paraesfenoides) y una serie lateral (palatinos, ectoptergoides). En la mayoría de los peces, el paladar primario es una bóveda baja sin aberturas. En los ripidistios y tetrápodos, las fosas nasales desembocan en la boca a través de aberturas pares en el paladar primario, las **narinas internas** o **coanas** (Fig. 13.5a,b). Los **pliegues palatales** son crecimientos hacia el interior de huesos laterales que se unen en la línea media y forman un segundo techo horizontal que separa las fosas nasales de la boca. Este nuevo techo, presente en los mamíferos y en algunos reptiles, se denomina **paladar secundario**. La parte anterior del paladar secundario es el **paladar duro**, que se compone de aportaciones óseas pares del premaxilar y la maxila; en algunas especies, el palatino y los





(a) Rhesus



(b) Tiburón

**FIGURA 13.3** Vista sagital de la cavidad bucal, la faringe y el esófago en desarrollo. (a) Cabeza y cuello de Rhesus. (b) Tiburón.

(a) Según Geist; (b) Según Wischnitzer.

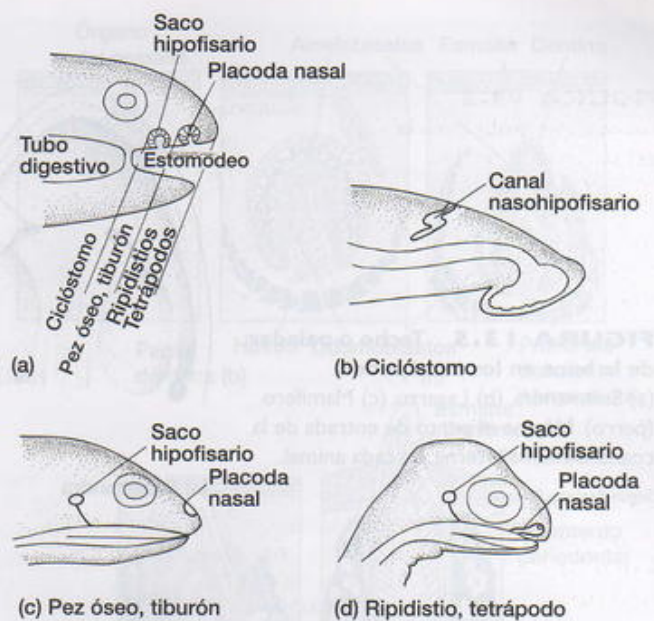
pterigoides también contribuyen. En los mamíferos, el margen posterior del paladar secundario es el **paladar blando** flexible, que aleja incluso más la posición de las narinas internas hacia la parte posterior de la cavidad bucal (Fig. 13.5c).

#### Paladar secundario (p. 274)

### Dientes

Los dientes son un carácter único entre los animales vertebrados; normalmente, están cubiertos con esmalte, una capa mineralizada que sólo se encuentra en los vertebrados. Embriológicamente, células de la cresta neural contribuyen a la formación de parte de los dientes en desarrollo. Generalmente, se cree que los dientes surgieron filogenéticamente de la coraza ósea de los peces primitivos, probablemente de estructuras superficiales junto con la participación de la dermis subyacente. El hecho de que también las células de la cresta neural tomen parte en la formación de la dermis apoya el concepto de una relación estrecha entre los dientes y la coraza ósea.

La presencia de dientes, pero no de coraza dérmica, en los conodontos complica este cuadro de la evolución, pues sus dien-



**FIGURA 13.4** Límites de la cavidad bucal. La extensión que alcanza la contribución del estomodeo embrionario en la formación de la boca se puede seguir por dos marcadores: la placoda nasal y el saco hipofisario. (a) Posiciones comparadas del margen anterior de la boca en varios grupos de vertebrados. (b-d) Vista esquemática en cada grupo. En los ciclostomos, los dos marcadores permanecen en el exterior de la boca. En los tiburones y los peces óseos, el saco hipofisario se separa de la boca. En los ripidistios y tetrápodos tanto la placoda nasal como el saco hipofisario se comunican con la boca o derivan de ella.

tes estaban mineralizados, pero no se sabe con seguridad si el mineral era esmalte. Si se prueba que los conodontos fueron los primeros vertebrados, entonces los dientes aparentemente surgieron de la coraza externa más que de ningún otro lugar; sin embargo, en la actualidad, parece más probable que los dientes evolucionaran de partes de la coraza dérmica.

#### Conodontos (p. 88)

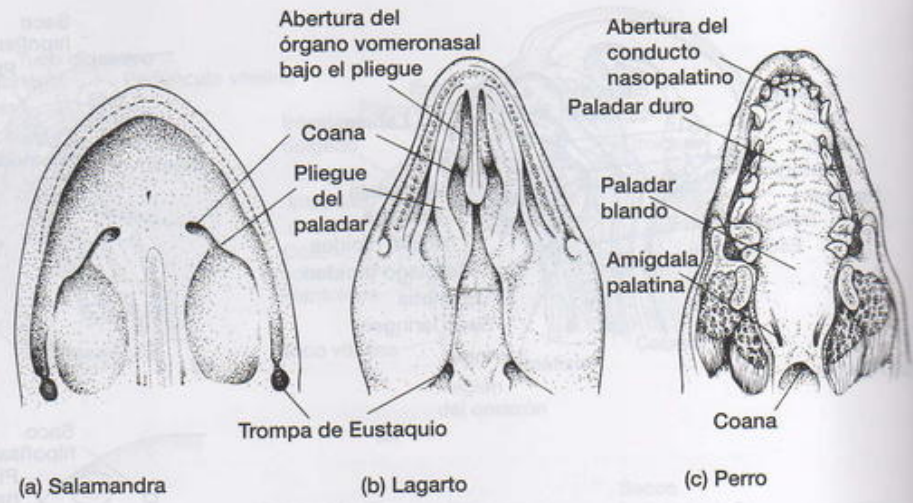
Los dientes intervienen en la captura y sujeción de la presa, ofreciendo también unas fuertes superficies opuestas que las mandíbulas emplean para romper las cubiertas duras. En los mamíferos y otros pocos vertebrados, la digestión mecánica comienza en la boca. Después de cada mordisco, la lengua y las mejillas recogen el alimento y lo colocan entre las filas superior e inferior de dientes, de forma que éstos rompen mecánicamente el bolo, reduciéndolo a pequeños trozos para engullirlos más fácilmente. Al romper el bolo en muchas piezas más pequeñas también se incrementa la superficie expuesta a la digestión química. Incluso los vertebrados que no mastican su alimento perforan con dientes afilados la superficie de la presa, creando nuevos lugares por los que las enzimas digestivas penetran cuando la comida alcanza el conducto alimentario. En los vertebrados que se alimentan de insectos y otros artrópodos, la perforación a través del exoesqueleto quitinoso es especialmente importante para dar acceso a las enzimas proteolíticas sobre los tejidos digeribles del interior.



**FIGURA 13.5** Techo o paladar de la boca en los tetrápodos.

(a) Salamandra. (b) Lagarto. (c) Mamífero (perro). Nótese el punto de entrada de la coana, o nariz interna, en cada animal.

Según Romer y Parsons.

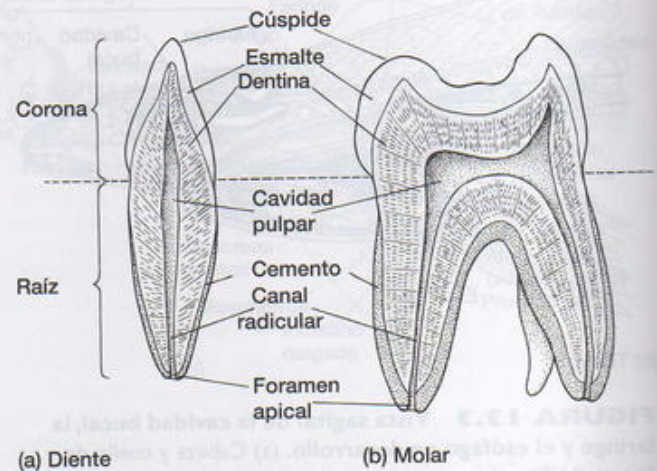


**Anatomía del diente** La parte del diente que sobresale por encima de la encía es la **corona**, la que está por debajo es la **base**, que si encaja en un agujero o **alvéolo** dentro de la mandíbula ósea, se denomina **raíz**. Dentro de la corona, la **cavidad pulpar** se estrecha cuando entra en la raíz, formando el **canal radicular** que se abre en el extremo de la raíz por el **foramen apical**. Un tejido conjuntivo mucoso, o **pulpa**, rellena la cavidad pulpar y el canal radicular para sujetar los vasos sanguíneos y los nervios que entran en el diente a través del foramen apical. La **superficie oclusal** de la corona permite el contacto con los dientes opuestos, siendo las **cúspides** las pequeñas crestas o picos de la superficie (Fig. 13.6a,b).

El diente está formado por tres tejidos duros: el esmalte, la dentina y el cemento. El **esmalte** es la sustancia más dura del cuerpo y forma la superficie de la corona del diente. Se cree que los anillos concéntricos que se observan en un examen al microscopio se producen en oleadas de depósitos de sales de calcio antes de la erupción del diente; sin embargo, con sólo unas pocas excepciones entre los mamíferos, no se deposita más esmalte después de la erupción del diente.

La **dentina** recuerda al hueso en cuanto a composición química, pero es más dura. Se sitúa bajo el esmalte y el cemento, y forma las paredes de la cavidad pulpar. Incluso después de la erupción del diente, lentamente se deposita nueva dentina durante toda la vida de un individuo. El crecimiento se produce por aposición diaria en las paredes de la cavidad pulpar, de tal forma que en los animales muy viejos la dentina llena casi por completo toda la cavidad. Las líneas diarias de crecimiento de dentina se denominan **líneas de crecimiento de von Ebner**.

El **cemento**, como el hueso, tiene zonas celulares y acelulares, descansa sobre la dentina y crece en capas sobre la superficie de las raíces. En muchos herbívoros, el cemento se puede extender hasta la corona entre los pliegues del esmalte y realmente formar parte de la superficie oclusal. Las células del cemento, denominadas **cementocitos**, elaboran la matriz en capas estacionales, de tal forma que el cemento crece irregularmente con la edad. El resultado es la producción de **anillos de cemento**, estratos concéntricos que caracterizan la capa de cemento. El aspecto de estos anillos cambia de manera previsible con las propiedades mecánicas del alimento (dureza), con el estado nutricional (épocas de escasez) y con la estación



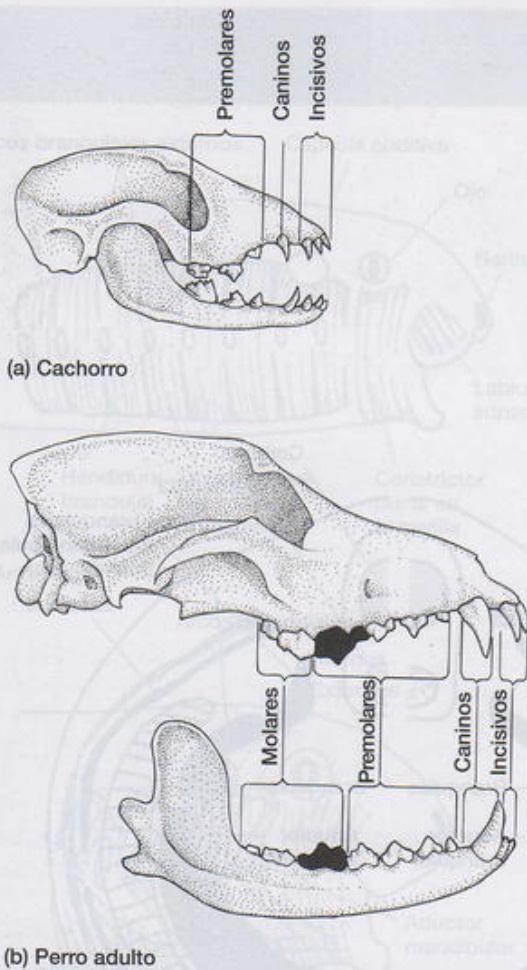
**FIGURA 13.6** Estructura del diente. (a) Diente con una única raíz. (b) Molar con tres raíces.

(invierno). En los fósiles, la apariencia del cemento puede, de ese modo, resolver cuestiones acerca de la dieta e incluso la estación de la muerte del animal.

La **membrana periodontal** (ligamento periodontal) consiste en haces gruesos de fibras de colágeno que conectan la raíz cubierta de cemento con el hueso del alvéolo.

En los vertebrados inferiores, los dientes son normalmente **homodontos**, de aspecto general similar en toda la boca. Las tortugas y las aves actuales carecen por completo de dientes, pero algunos tetrápodos y la mayoría de los mamíferos tienen dientes **heterodontos** que difieren entre sí en su aspecto general. La mayor parte de los vertebrados menores tienen una dentición **polifiodonta**, es decir, que sus dientes se reemplazan continuamente. Un patrón polifiodonto de reemplazamiento asegura la renovación de los dientes si el desgaste o la rotura reducen su función; sin embargo, la mayoría de los mamíferos son **difiodontos**, con sólo dos juegos de dientes. El primer juego, la **dentición decidua**, o «dientes de leche», aparece durante los primeros años de vida, y está formada por incisivos, caninos y premolares, pero no por molares (Fig. 13.7a). A la vez que el mamífero madura, estos dientes se sustituyen por la **dentición**



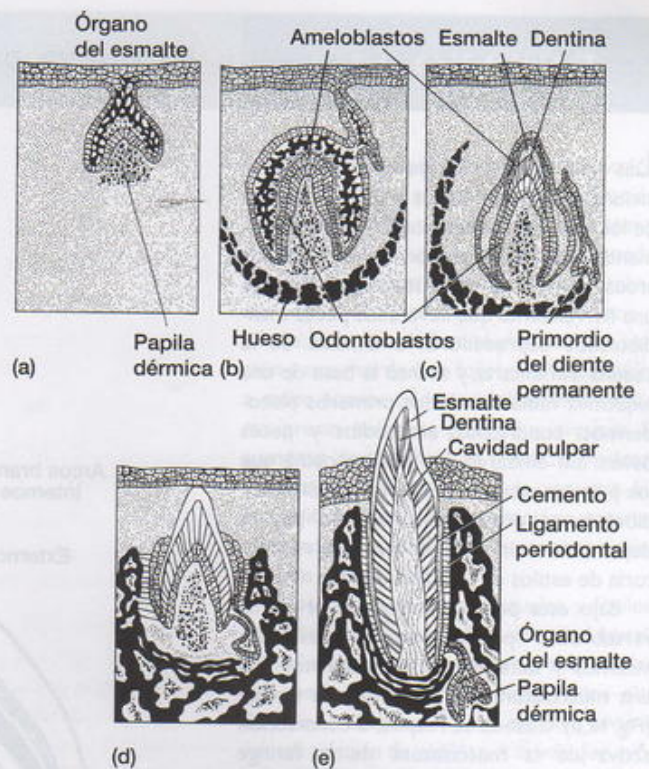


**FIGURA 13.7** Dentición decidua (a) y permanente (b) en un perro. Las muelas carnívoras (en negro) son dientes carnívoros especializados que derivan del último premolar (superior) y del primer molar (inferior).

permanente, que consiste en un segundo juego de incisivos, caninos y premolares y esta vez molares, que no tienen predecesores deciduos (Fig. 13.7b).

**Desarrollo del diente** Los dientes derivan embrionariamente de la epidermis y la dermis, y se desarrollan inicialmente bajo la superficie de la piel. Cuando maduran, los dientes completamente formados **erupcionan** a través de la piel y crecen dentro de la cavidad bucal. La epidermis produce el **órgano del esmalte** y las células mesenquimáticas originarias de la cresta neural se agrupan dentro de la dermis para producir la **papila dérmica** (Fig. 13.8a). Las células del interior del órgano del esmalte forman una capa especializada de **ameloblastos** que segregan esmalte. Las células del interior de la papila dérmica forman **odontoblastos**, que segregan dentina (Fig. 13.8b). Por tanto, las células de la cresta neural contribuyen directamente a la producción de dentina a través de los odontoblastos e indirectamente inducen a los ameloblastos situados por encima para depositar esmalte.

Cresta neural (p. 186)



**FIGURA 13.8** Desarrollo del diente de un mamífero. (a) Aparición del órgano del esmalte (de la epidermis) y la papila dérmica (de la dermis). (b) Los ameloblastos son la fuente del esmalte del diente y se forman a partir del órgano del esmalte. Los odontoblastos son la fuente de la dentina y se forman a partir de la papila dérmica. El hueso aparece y comienza a delinear el alvéolo en el que residirá el diente. (c) Aparece el primordio del diente permanente. (d) El crecimiento del diente continúa. (e) El diente deciduo erupciona y se ancla en el alvéolo por medio de un ligamento periodontal. El órgano del esmalte y la papila dérmica del primordio del diente permanente no empezarán a formar el diente hasta poco antes de la pérdida del diente deciduo.

Según Kardong.

La corona del diente se forma primero y después, justo antes de la erupción, se empieza a constituir la raíz (Fig. 13.8c,d). Por último, se desarrollan el cemento y el ligamento periodontal. En los mamíferos, el crecimiento del diente permanente empieza a partir de un primordio separado del órgano del esmalte y de la papila dérmica, que normalmente se sitúa en una posición contigua o más profunda que el diente deciduo recientemente emergido (Fig. 13.8e). Por medio de pasos similares, el crecimiento expansivo del diente permanente contra las raíces del diente deciduo corta gradualmente la nutrición de éstas causando la absorción de su raíz y finalmente la pérdida del diente deciduo, que es sustituido por el diente permanente; en último lugar, la aparición del cemento y el ligamento periodontal afirma el anclaje de la dentición repuesta.

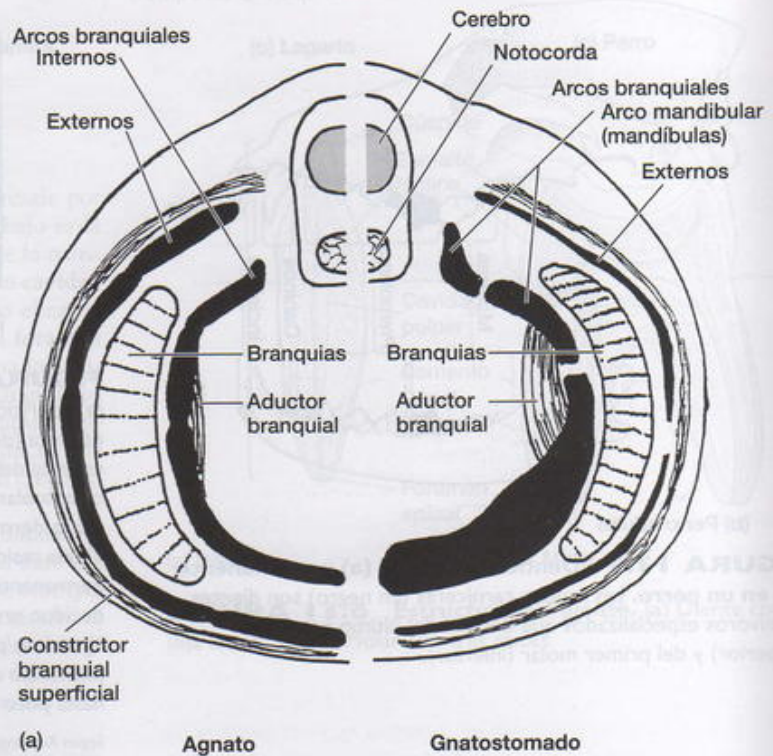
En los roedores y los lagomorfos, los incisivos continúan creciendo desde sus raíces, a la vez que las coronas de los dientes se van desgastando (Fig. 13.9a). En los elefantes, los mola-



Las mandíbulas de los gnatostomados evolucionaron a partir de los arcos branquiales de los antecesores agnatos. En particular, las mandíbulas evolucionaron a partir de los arcos branquiales internos, proporcionando una herramienta que llevó a los peces mandibulados depredadores a la cima de la cadena alimentaria, y asentó la base de una explosiva radiación de los primeros placodermos, condriictios, acantodios y peces óseos. Sin embargo, Jon Mallatt opina que los primeros pasos hacia la condición mandibulada se produjeron, no sólo por la depredación, sino por la demanda respiratoria de estilos de vida más activos.

Bajo este punto de vista, los primeros vertebrados poseían arcos branquiales internos y externos no unidos entre sí y una musculatura que rodeaba a la faringe (Fig. 1a,b). Cuando se respira, la contracción activa de la musculatura de la faringe empuja el agua a través de las branquias (fase de espiración); después, los retrocesos elásticos pasivos de los arcos branquiales distienden la faringe para introducir agua a través de la boca (fase de inhalación). Como consecuencia, los estilos de vida cada vez más activos favorecieron un movimiento ventilador del agua más fuerte, a través de las branquias. En los pregmatostomados, estas demandas se afrontaron con un fortalecimiento de los músculos circundantes implicados en la espiración y la evolución de nuevos músculos implicados en la inhalación (los hipobranquiales, procedentes de algunos miotomos) que producían la expansión activa de la faringe. Los arcos branquiales internos, sobre los que actuaban estos músculos más fuertes, pasaron a ser más robustos y se articularon en un sistema de palancas produciendo en la faringe movimientos activos de inhalación y espiración. El primer arco branquial (mandibular), donde se anclaban la serie de músculos branquiales, y su musculatura son los que se hicieron mayores, formando una «mandíbula de ventilación». Estas mandíbulas ventiladoras mantenían abierta la boca durante la inhalación y la cerraban con fuerza durante la espiración (Fig. 1c).

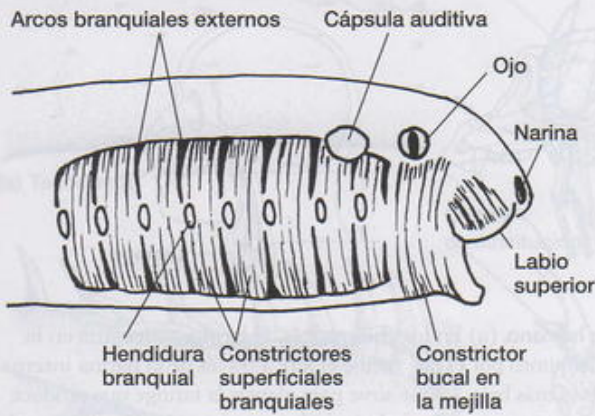
Aunque evolucionaron a partir de branquias de ventilación, las mandíbulas ventiladoras avanzaron más en la evolución y, rápidamente, pasaron a tener una función de alimentación. La rápida expansión de la



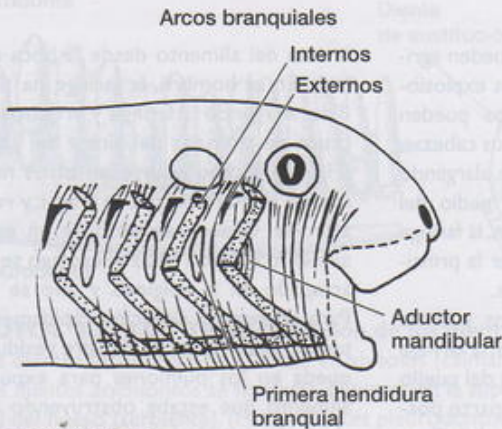
**FIGURA 1 Evolución de las mandíbulas y la boca en los gnatostomados.**

(a) Sección transversal esquemática de la faringe. En los agnatos (izquierda), las branquias se sitúan entre los arcos branquiales internos y externos; en los gnatostomados (derecha), las mandíbulas derivan de los arcos branquiales internos agrandados y los músculos aductores de los músculos aductores branquiales. (b) Antecesor. Se supone que el antecesor agnato tiene músculos que rodean a las mejillas y a la faringe. Los arcos branquiales externos no unidos entre sí se disponían entre las aberturas branquiales; los arcos branquiales internos, también separados, estaban presentes a más profundidad (no mostrados). (c) Pregmatostomado («mandíbulas ventiladoras»). La mayor participación en la ventilación produce un mayor tamaño de los arcos branquiales internos y de los músculos aductores asociados. (d) Gnatostomado primitivo («mandíbulas al servicio de la alimentación»). El arco mandibular agrandado, el primer arco branquial, se desplaza hacia delante y define la nueva boca.

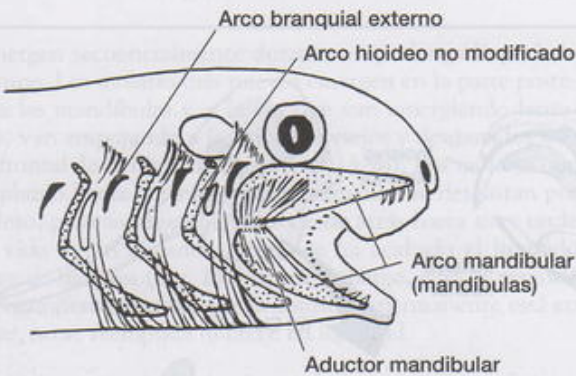




(b) Antecesor



(c) Pregnatostomado



(d) Primer gnatostomado

faringe en la inhalación producía una succión que podía atraer a las presas. La espiración rápida cerraba las mandíbulas para atrapar y morder a la presa que había sido succionada. Si previamente estos peces se alimentaban de pequeños invertebrados, bentónicos y lentos, la llegada de la alimentación por succión y una mordedura fuerte permitía ahora a estos nuevos peces mandibulados capturar presas pelágicas grandes y evasivas. El aumento de tamaño y el refuerzo de estas estructuras continuaron a la vez que las «mandíbulas para la alimentación» pasaron a ser más importantes en la captura y sujeción de la presa (Fig. 1a,d).

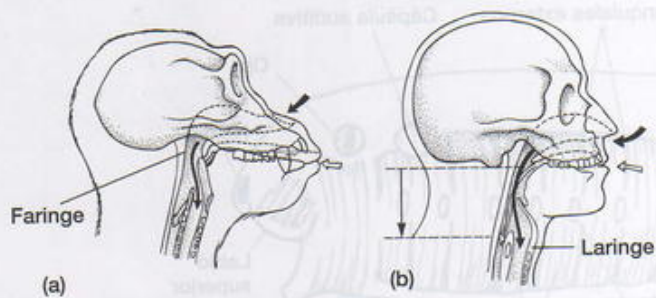
En todos los agnatos actuales y fósiles, una boca bien desarrollada (cavidad bucal) se sitúa por delante del arco mandibular. Esta boca premandibular tiene labios que definen la abertura oral y paredes prominentes a modo de mejillas. A la vez que evolucionaron para dar estructuras al servicio de la alimentación, las mandíbulas no sólo se hicieron más grandes, sino que se inclinaron hacia delante para alcanzar una posición más favorable, de tal forma que podían atrapar con eficacia la presa entera (Fig. 1d). A la vez que esto ocurría, las mejillas de la boca premandibular se redujeron considerablemente, para no interferir con las mandíbulas durante la captura de la presa. Como resultado, en los gnatostomados las mandíbulas definen la abertura oral y la cavidad bucal se sitúa inmediatamente detrás de las mandíbulas, en una posición postmandibular.

La evolución de la nueva boca (postmandibular) reemplazando a la antigua (premandibular) ha dejado rastros en los grupos actuales. La mayoría de los peces mandibulados actuales se alimentan por succión al producir una expansión rápida de la faringe para succionar a la presa. Esto constituye un vestigio del estado ventilador más temprano en la evolución de las mandíbulas, esencialmente una acción ventiladora exagerada al servicio de la alimentación. En la pintarroja, se pueden encontrar unas solapas laterales de piel metidas por detrás de los extremos de la abertura de la boca. Éstas son partes de las mejillas laterales de la boca premandibular, que ahora se sitúan enfrente del arco mandibular que lleva los dientes. La hipótesis de Mallatt de una «nueva» boca en los gnatostomados ha despertado nuevas investigaciones sobre «viejos» temas.



El lenguaje humano es mucho más que fuertes gruñidos, al menos cuando se usa bien. Las palabras se construyen a partir de sonidos cuidadosamente formados que se denominan **fonemas**. Por ellos mismos, los sonidos no tienen significado. La comunicación animal con sonidos es principalmente una respuesta emocional a circunstancias inmediatas, pero, para el hombre, los fonemas combinados conllevan ideas y pensamientos sobre hechos pasados o acciones futuras. Asignamos significado a una combinación de sonidos más que a los sonidos individuales por sí solos. Tan característico es nuestro lenguaje funcionalmente comparándolo con las vocalizaciones de otros vertebrados que algunos antropólogos marcan la transición a *Homo sapiens* justo cuando nuestros antecesores adquirieron el lenguaje.

Las relaciones entre los sonidos, pero no los sonidos por sí mismos, son las que originan las palabras. Y las palabras colocadas por orden en una frase construyen una idea. Nuestro aparato del lenguaje puede producir sonidos rápidamente y darles forma cuidadosamente sólo porque ha sido rediseñado. Los cambios anatómicos al servicio del lenguaje se centraron en la longitud de la faringe, a lo que se sumó la separación del paladar blando y la epiglotis. Por ese alargamiento, el aire se puede canalizar sin esfuerzo sobre una base sólida a través de la boca, donde se transforma en sonidos. Los



**FIGURA 1** El lenguaje humano. (a) En los chimpancés, la laringe se localiza en la parte alta del cuello y cerca del punto por el que recibe el aire a través de la nariz interna. (b) En el hombre, la laringe está más baja, lo que sirve para alargar la faringe que produce sonidos en el lenguaje; sin embargo, esto aparta la laringe de una conexión sencilla con el trayecto del aire y así las rutas del aire y del alimento se cruzan.

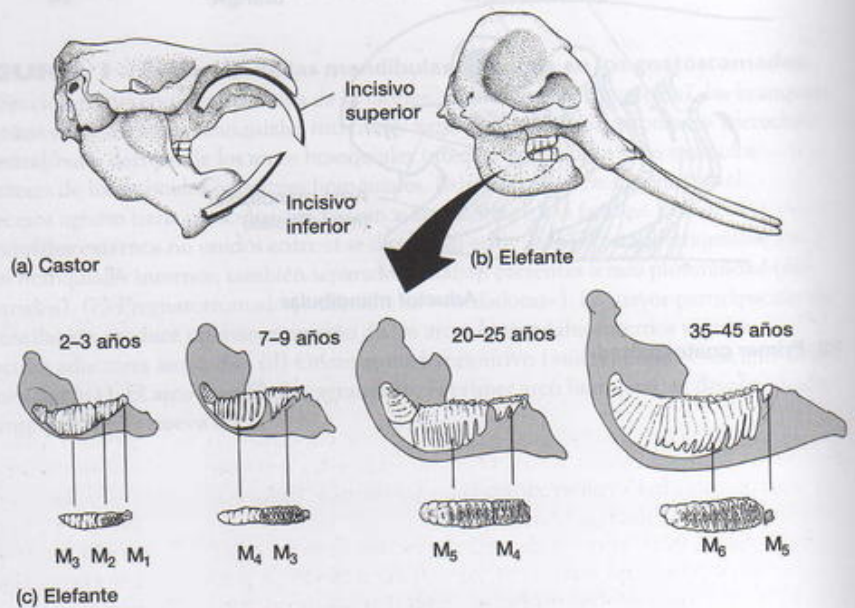
primates, con una faringe corta, pueden «gritar» sonidos por medio de cortas explosiones de aire liberado. Los lobos pueden mantener un aullido levantando sus cabezas, estirando sus gargantas y, por ello, alargando temporalmente su faringe. Por medio del control de sus paredes musculares, la faringe rediseñada del hombre pasó a ser la principal cámara productora de vocales.

En los primates no humanos y en la mayoría de los demás mamíferos, la laringe se asienta en una parte muy alta del cuello y encaja en la nasofaringe en la parte posterior del conducto nasal (Fig. 1a). Esto establece una ruta directa de aire desde la nariz hasta los pulmones sin interferir con

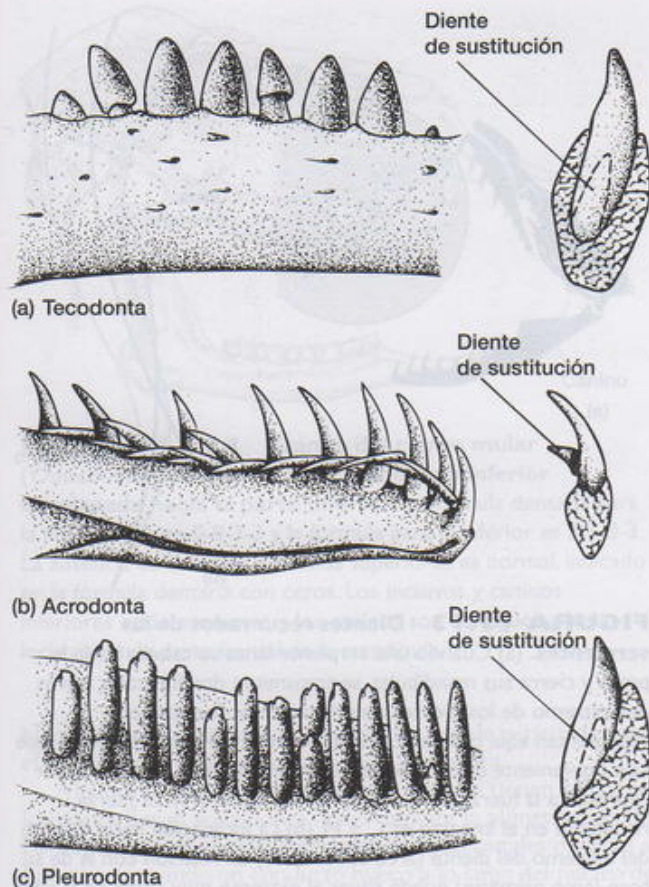
la ruta del alimento desde la boca al esófago. En el hombre, la laringe ha descendido, alargando la faringe y produciendo el cruce de las rutas del aire y del alimento (Fig. 1b). Como ocurre en otros mamíferos, un hombre no puede tragar y respirar a la vez. Cuando se produce un error, el alimento dirigido hacia el esófago se queda atrapado en la epiglotis y uno se ahoga. Para corregir la situación rápidamente, se puede forzar la salida del aire residual que queda en los pulmones para expulsar el alimento que estaba obstruyendo la epiglotis. Ésta es la base de la maniobra de Heimlich que se realiza cuando una persona se está ahogando.

**FIGURA 13.9** Crecimiento de los dientes especializados en los mamíferos.

En la mayoría de los mamíferos, los molares no crecen ni se sustituyen después de erupcionar. (a) Una excepción se encuentra en los roedores, los cuales tienen incisivos que continúan creciendo por sus raíces a la vez que sus coronas con forma de cincel se van desgastando. Se ha hecho un corte a través del hueso superficial para mostrar las raíces de los incisivos superior e inferior. (b) En los elefantes, los molares emergen secuencialmente durante un largo periodo de tiempo. Un nuevo molar que emerge en la parte posterior de la hilera de dientes empuja a los dientes más viejos hacia delante. (c) Se ha realizado un corte a través de los dientes del elefante para mostrar su erupción y cambios de posición con la edad. Las vistas correspondientes de las coronas de los molares (M1-6) se muestran en la parte inferior.







**FIGURA 13.10** Tipos de fijación de los dientes.

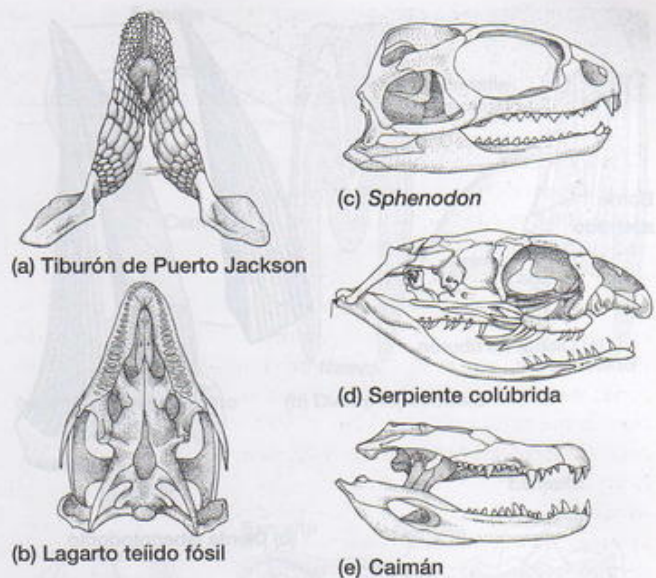
(a) Los dientes tecodontos se asientan en alvéolos (caimán).  
 (b) Los dientes acrodontos se fijan más o menos en la superficie oclusal del hueso (serpiente). (c) Los dientes pleurodontos se fijan lateralmente (lagarto).

Según Smith.

res emergen secuencialmente durante un prolongado período de tiempo. Los molares más nuevos emergen en la parte posterior de las mandíbulas y, a la vez que van emergiendo lentamente, van empujando a los molares viejos y desgastados a la parte frontal de la fila de dientes (Fig. 13.9b). Los molares que se desplazan hacia delante, secuencialmente, se desgastan por completo, pero son reemplazados desde atrás hasta muy tarde en la vida de un elefante cuando se ha acabado el limitado número de molares (Fig. 13.9c); sin embargo, para la mayoría de los mamíferos, una vez que la dentición permanente está en su lugar, no se reemplaza ni crece en longitud.

**Dientes especializados en los vertebrados inferiores** Los dientes se anclan en los huesos de soporte de tres formas generales. Los mamíferos y algunos vertebrados inferiores tienen dientes **tecodontos** hundidos en alvéolos dentro del hueso (Fig. 13.10a). Otros vertebrados presentan una condición **acrodonta**, con alvéolos poco profundos y los dientes anclados a la cresta del hueso, o una condición **pleurodonta**, con los dientes fijados a la cara lateral del hueso (Fig. 13.10b,c).

En algunos herbívoros y depredadores, los dientes están con frecuencia muy aplanados con superficies a modo de yunque para machacar material fibroso vegetal o las duras con-



**FIGURA 13.11** Dentición heterodonta. Es más pronunciada entre los mamíferos, en los que se distinguen incisivos, caninos, premolares y molares; sin embargo, la diferenciación de los dientes también es evidente entre muchos ectotermos. (a) Maxilar inferior del tiburón de Puerto Jackson. (b) Lagarto teído fósil. (c) Sphenodon. (d) Serpiente colúbrida; al final de la maxila presenta un conjunto de dientes más grandes acanalados («colmillos»). (e) Caimán con algunos dientes grandes.

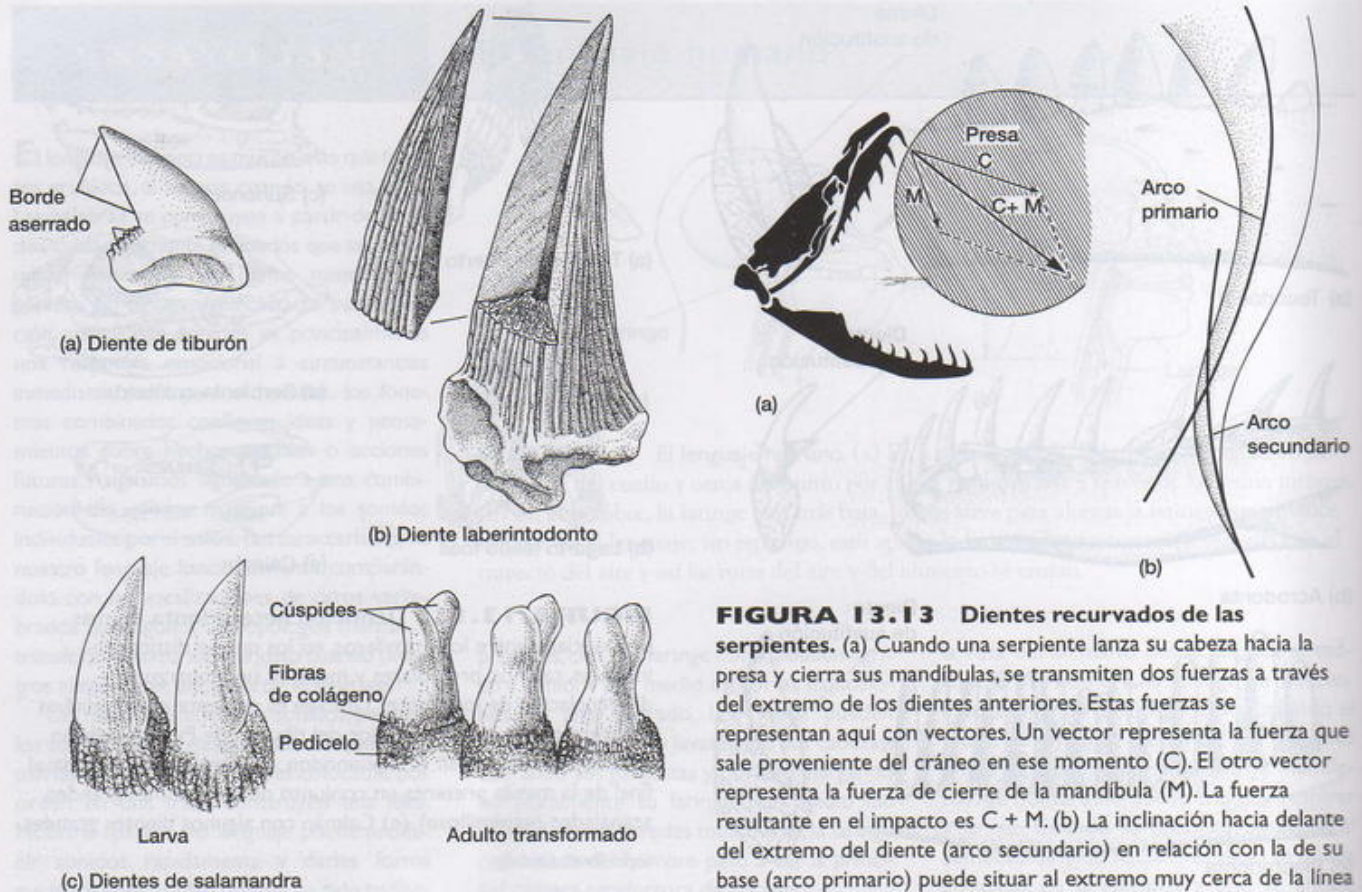
Según Smith; Kardong.

chas de moluscos. Los dientes de muchos peces teleosteos forman superficies abrasivas que usan para raspar las algas incrustadas en las rocas y dejarlas en suspensión para luego recogerlas (Fig. 13.11a-e).

La cavidad oral y sus dientes también sirven como una trampa, un aparato diseñado para atrapar a las presas desprevenidas. En la mayoría de los carnívoros los dientes son simples conos afilados. Se introducen en la piel de la víctima para proporcionar a las mandíbulas un fuerte agarre sobre la presa capturada que, con frecuencia, todavía sigue luchando. La piel es lo que los ingenieros llaman material dúctil, por lo que se deforma fácilmente o cede en los intentos de punción. Para resolver este problema mecánico, los dientes de los depredadores tienen cúspides en punta para agujerear o cortar este material dúctil. Además, los dientes de algunos depredadores, como los tiburones, tienen bordes cortantes afilados en ambos lados para ayudar a agujerear la piel. Para cortar trozos de carne, estos bordes están además aserrados, como los de los cuchillos de cortar pan, para cortar la piel blanda y flexible, piel blanda (Fig. 13.12a). Los dientes de algunos ripidistios y los de algunos tetrápodos primitivos tienen cúspides únicas y afiladas, y los lados del esmalte están replegados de forma compleja, inspirando el nombre de *laberintodontos* para tales dientes. Este esmalte plegado produce crestas en la superficie que pueden mejorar la penetración del diente y reforzarlo internamente (Fig. 13.12b).

En las salamandras jóvenes, la mayor parte de los dientes son conos puntiagudos, pero los dientes de los adultos metamorfoseados presentan especializaciones con frecuencia. La corona en algunas especies es **bicúspide**, y se asienta sobre un **pedicelo** basal al cual se fija por medio de fibras de colágeno.





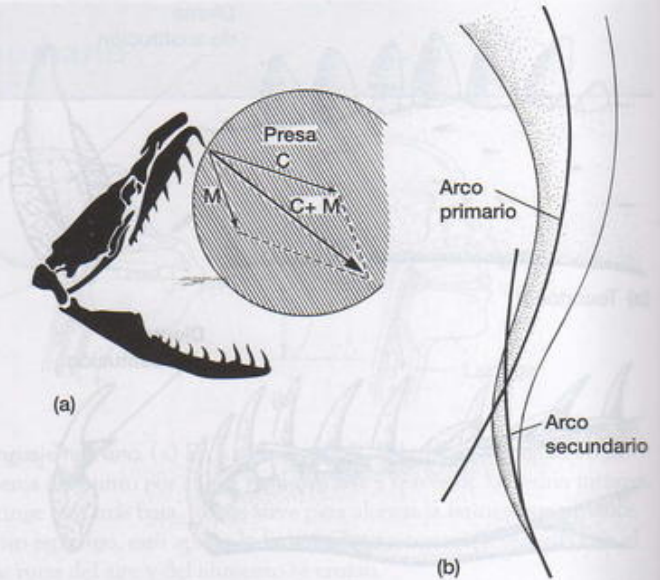
**FIGURA 13.12** Especializaciones de los dientes.

(a) Diente de tiburón (*Carcharhinus acronotus*, tiburón de morro negro). La corona en punta es casi lisa por sus bordes para desgarrar a la presa; la base está aserrada para cortar carne. (b) Vista lateral de un diente laberintodonto de un anfibio fósil. Se ha separado una cuña de diente para mostrar el esmalte replegado. (c) El diente antes (larva) y después (adulto) de la metamorfosis en la salamandra del noroeste (*Ambystoma gracile*). Los dientes de la larva son apuntados. Los del adulto transformado tienen cúspides divididas que se articulan con un pedicelo basal. Se cree que las cúspides se flexionan cuando la presa lucha, así resisten el intento de su escape de la boca.

(b) Según Owen.

Cuando se reemplaza un diente, se pierde la corona y se absorbe el pedicelo rápidamente, lo que lleva a algunos autores a decir que estos dientes pedicelados representan una forma de sustituir con rapidez los dientes; sin embargo, la principal ventaja de este diseño es que ayuda a agarrar a la presa. La «articulación» formada entre la corona y el pedicelo permite al extremo del diente curvarse hacia el interior y no hacia el exterior. Por tanto, cuando una presa que está luchando avanza hacia el interior de la boca de una salamandra, los extremos de los dientes se relajan y se curvan en la misma dirección, favoreciendo el movimiento hacia la garganta, y debido a que los extremos de estos dientes están inclinados hacia dentro, resisten mejor el escape de la presa (Fig. 13.12c).

Como los dientes de la mayoría de los reptiles carnívoros, los dientes de las serpientes generalmente se estrechan en unas cú-



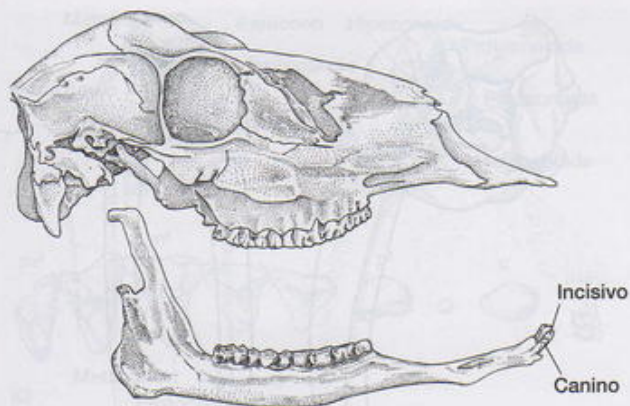
**FIGURA 13.13** Dientes recurvados de las serpientes.

(a) Cuando una serpiente lanza su cabeza hacia la presa y cierra sus mandíbulas, se transmiten dos fuerzas a través del extremo de los dientes anteriores. Estas fuerzas se representan aquí con vectores. Un vector representa la fuerza que sale proveniente del cráneo en ese momento (C). El otro vector representa la fuerza de cierre de la mandíbula (M). La fuerza resultante en el impacto es  $C + M$ . (b) La inclinación hacia delante del extremo del diente (arco secundario) en relación con la de su base (arco primario) puede situar al extremo muy cerca de la línea de la fuerza resultante en el impacto. El arco primario de la base del diente orienta a éste hacia atrás. Cuando la serpiente traga la presa, esta curvatura hacia atrás resiste el escape de la presa hacia fuera de la boca. Durante el golpe, el arco secundario inverso ayuda al diente a penetrar en la superficie de la presa.

Basado en la investigación de T. H. Frazzetta.

pides apuntadas y afiladas que penetran en la piel y que proporcionan un modo de agarrar firmemente a la presa. Algunos dientes de serpiente están especializados y tienen un borde a modo de filo o pequeñas crestas a lo largo de sus bordes para ayudar en la penetración del diente. Cuando una serpiente ataca, rápidamente coloca su boca sobre la presa. La serie de dientes en forma de aguja forman una superficie espinosa que fácilmente se engancha a la superficie de la presa. Los dientes situados en la parte anterior de la boca de la serpiente normalmente son recurvados, con el extremo inclinado hacia delante respecto al resto del diente (Fig. 13.13a,b), lo que proporciona al diente en su base una curvatura posterior más importante y una inclinación hacia delante de su extremo. Una inclinación de la cúspide hacia delante significa que durante el ataque, el extremo afilado está mejor alineado con la dirección de acercamiento de la serpiente a la presa. El alineamiento de la punta de los dientes con la presa facilita la perforación de la piel en el momento del impacto. La curvatura de la base del diente dirigida hacia la parte posterior se emplea para retener a la presa y facilitar la ingestión de la misma. Si la presa empuja hacia atrás para intentar escapar, los dientes penetran con seguridad a más profundidad en la piel debido a su curvatura hacia atrás. Los dientes recurvados también se encuentran en otros vertebrados, como los tiburones, y proba-





**FIGURA 13.14** Cráneo del ciervo mular (*Odocoileus hemionus*) con la mandíbula inferior desplazada hacia la parte inferior. La fórmula dentaria para la fila superior es 0-0-3-3 y la fórmula para la inferior es 3-1-3-3. La ausencia de incisivos y caninos superiores es normal, indicado en la fórmula dentaria con ceros. Los incisivos y caninos inferiores están presentes y los caninos son contiguos a los incisivos en la parte frontal de la mandíbula.

blemente actúan de la misma forma, la cúspide penetra durante el impacto y la base retiene a la presa luchadora.

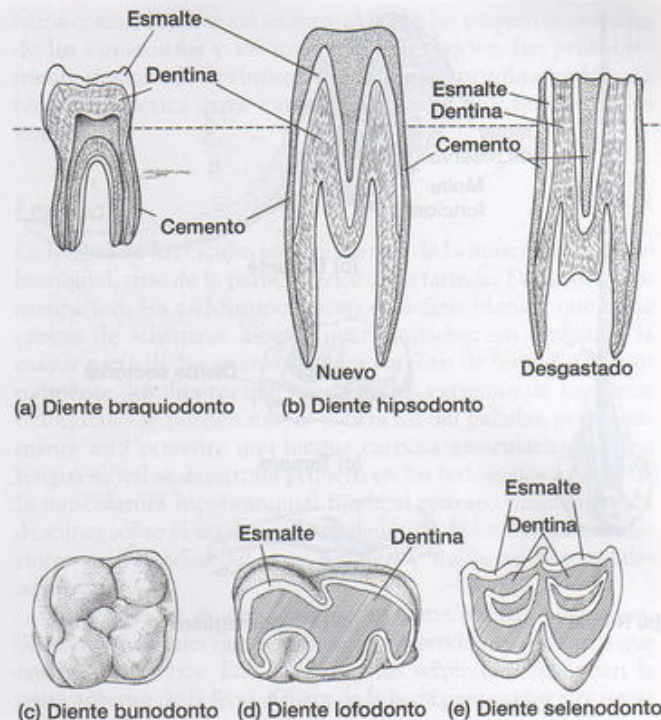
Algunos dientes maxilares de las serpientes tienen surcos por los cuales fluyen secreciones orales durante la alimentación. En las serpientes venenosas, los bordes de estos canales o surcos se fusionan formando un conducto hueco a lo largo del núcleo del diente, a través del cual pasa el veneno desde el conducto del veneno hacia la presa. El término *colmillo* es apropiado para estos dientes huecos modificados para el paso del veneno. Al ser dientes modificados, los colmillos de las serpientes, como otros dientes, forman parte de un sistema polifiodonto y se reemplazan regularmente. Por tanto, la extracción artificial de un colmillo no dejará permanentemente «inofensiva» a la serpiente, porque en un día, o menos, el diente nuevo se pondrá en su lugar.

**Dientes especializados en los mamíferos** En los mamíferos, los dientes no sólo capturan o enganchan el alimento, sino que están especializados para masticarlo, produciendo una dentición conspicua y compleja. De hecho, la dentición en los diferentes grupos es tan distinta y marcada que, con frecuencia, es la base para la identificación de especies de animales actuales y fósiles. Por tanto, no es sorprendente que haya surgido toda una terminología elaborada para describir las características específicas de los dientes de los mamíferos.

La dentición heterodonta de los mamíferos incluye cuatro tipos de dientes dentro de la boca: los **incisivos** en la parte frontal, los **caninos** junto a ellos, los **premolares** a lo largo de los lados de la boca y los **molares** en la parte posterior. El número de cada tipo difiere entre los grupos de mamíferos. La **fórmula dentaria** es una expresión abreviada del número de cada tipo de dientes presentes en un lado de la cabeza para un grupo taxonómico, por ejemplo, la fórmula dentaria del coyote (*Canis latrans*) es:

$$I \ 3/3, C \ 1/1, PM \ 4/4, M \ 2/3$$

Esto significa que existen tres incisivos (I) superiores y tres inferiores, un canino (C) superior y uno inferior, cuatro premolares (PM) superiores y cuatro inferiores, y dos molares (M)



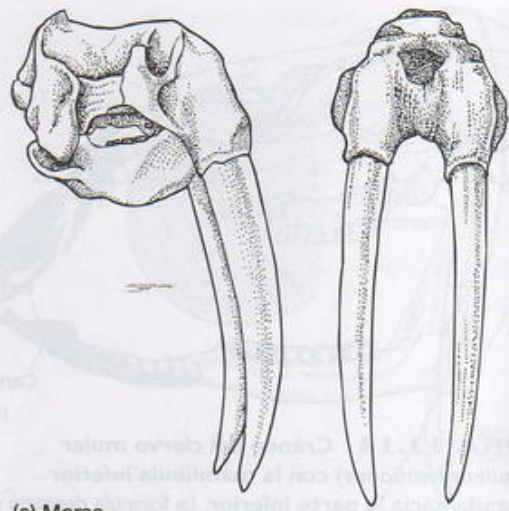
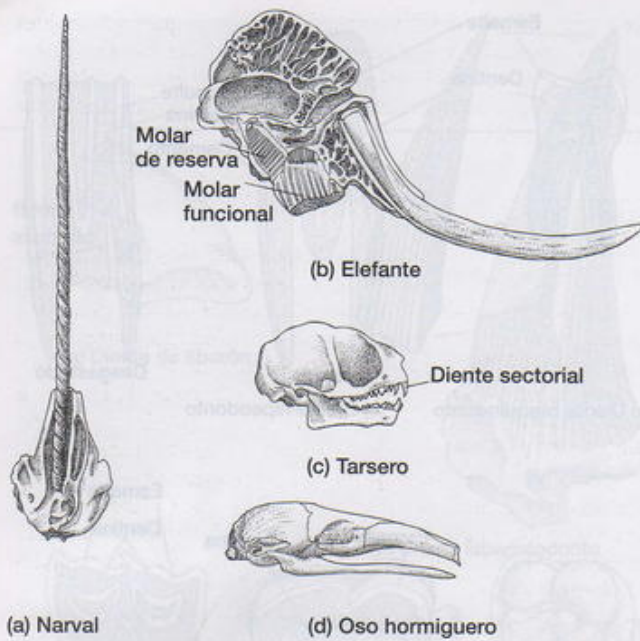
**FIGURA 13.15** Altura de la corona y superficies oclusales. Altura del diente. (a) Diente braquiodonto. (b) Diente hipsodonto. Cuando se desgasta la superficie oclusal de un diente hipsodonto recién emergido (izquierda), quedan expuestas capas alternas de dentina y esmalte (derecha). Las capas alternas de diferente dureza aseguran la formación de crestas y depresiones, produciendo una superficie rugosa que nunca será lisa incluso después de un prolongado uso. En los dientes de los mamíferos se presentan varias superficies oclusales: (c) Diente bunodonto (p.e., cerdos, primates). (d) Diente lofodonto (p.e. caballos, rinocerontes). (e) Diente selenodonto (p.e. camélidos, ciervos).

(a,b) Según C. Janis.

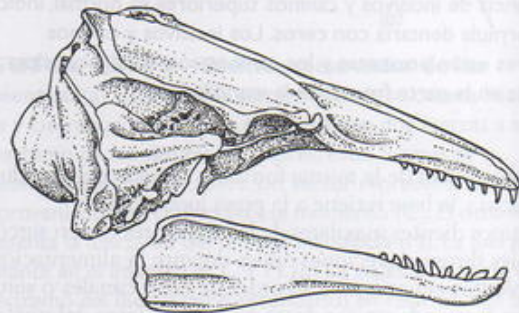
superiores y tres inferiores, 21 en cada lado ó 42 en total. Algunas veces la fórmula dentaria se escribe como 3-1-4-2/3-1-4-3, donde los primeros cuatro números indican los dientes superiores y el segundo grupo de cuatro, los inferiores en el coyote. La fórmula dentaria del ciervo mular (*Odocoileus hemionus*) es 0-0-3-3/3-1-3-3. Nótese que la ausencia de incisivos y caninos se indica con ceros (Fig. 13.14).

Generalmente, los incisivos, en la parte anterior de la boca, se emplean para cortar; los caninos para desgarrar o retener; los premolares y molares para machacar o moler el alimento. En la práctica, es con frecuencia difícil distinguir visualmente los premolares de los molares, por ello hay un término que engloba a ambos, **dientes molariformes**, que pueden ser bastante diversos, un reflejo de sus funciones especializadas. En el hombre y los cerdos, las coronas son bajas o **braquiodontas** (Fig. 13.15a). En los caballos, las coronas son altas o **hipsodontas** (Fig. 13.15b). Si las cúspides forman picos, como en los omnívoros, los dientes son **bunodontos** (Fig. 13.15c). Las cúspides con crestas, como en los perisodáctilos o los roedores, producen dientes **lofodontos** (Fig. 13.15d). Las cúspides en forma de media luna, como en los artiodáctilos, caracterizan a los dientes **selenodontos** (Fig. 13.15e). Los dientes hipsodontos son

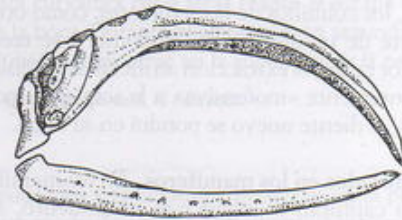




(e) Morsa



(f) Marsopa



(g) Ballena franca

**FIGURA 13.16 Dientes especializados de mamíferos.** Vistas lateral y frontal de colmillos. Los colmillos surgen del incisivo superior izquierdo en el narval (a), de ambos incisivos superiores en el elefante (b), y de los caninos en las morsas (e). Se muestran los dientes sectoriales en el primate tarsero (c) y dientes con forma de gancho en las marsopas (f). Los dientes están ausentes en los osos hormigueros adultos (d) y en las ballenas con barbas (g).

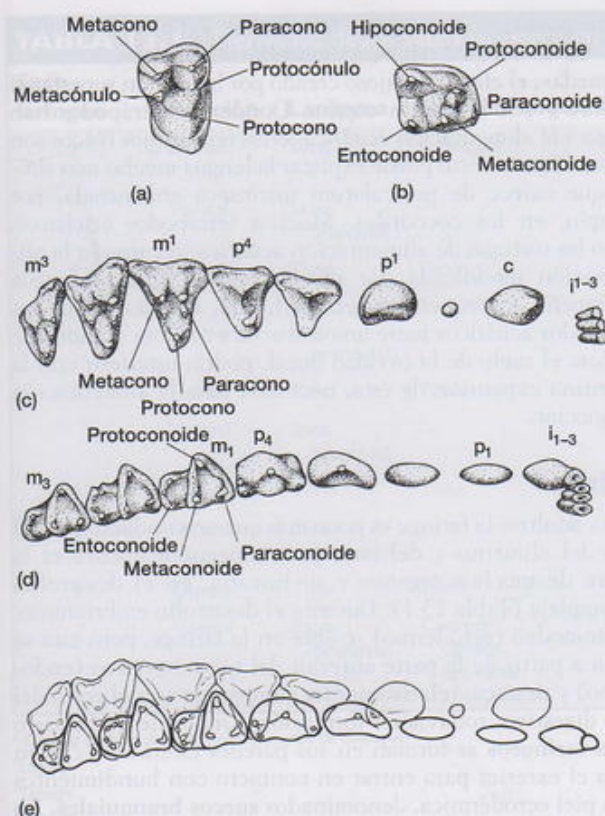
(a,b,d) Según Smith.

típicos de los herbívoros que machacan el material vegetal para romper las paredes celulares; su superficie oclusal se desgasta desigualmente debido a que los minerales que forman la superficie —el esmalte, la dentina y el cemento— tienen diferente dureza. Las superficies oclusales son funcionalmente importantes, porque aseguran que las crestas y depresiones persisten a lo largo de toda la vida, por lo que se mantiene una superficie rugosa para machacar, que no se hace lisa con el uso continuo (Fig. 13.15b).

Los mamíferos poseen una variedad de dientes especializados. En algunos, los **dientes sectoriales** están modificados de tal forma que las crestas de los dientes opuestos se deslizan unas sobre otras para cortar tejido. En algunos primates, los bordes cortantes forman los dientes sectoriales en los caninos superiores y los premolares inferiores. Estos dientes se exhiben en las luchas entre individuos o en la defensa. En los carnívoros, los premo-

res superiores y los molares inferiores forman las **muelas carnívoras**, dientes sectoriales especializados que se deslizan unos contra otros como unas tijeras para cortar tendones y músculo. Los **colmillos** surgen de diferentes dientes en diferentes especies, el único en espiral de 3 m del narval es el incisivo superior izquierdo (Fig. 13.16a). En los elefantes, los colmillos son incisivos alargados (Fig. 13.16b) y en las morsas, los colmillos pares son los caninos superiores que sobresalen hacia abajo (Fig. 13.16e). En los mamíferos carnívoros, los caninos, junto con mandíbulas poderosas, se usan para matar a la presa, y algunas veces estos caninos perforan vasos sanguíneos principales del cuello, produciendo en la víctima una hemorragia profusa y debilidad. Un carnívoro con práctica, como un león adulto, morderá preferiblemente en el cuello y colapsará la tráquea para asfixiar a su presa. Algunos mamíferos, como los osos hormigueros y las ballenas con barbas, carecen de dientes (Fig. 13.16d,g).





**FIGURA 13.17** Patrón de los molares en los mamíferos placentarios. (a) Molar superior derecho. (b) Molar inferior izquierdo. (c) Vista de la superficie oclusal de los dientes superiores derechos. (d) Vista de la superficie oclusal de los dientes inferiores derechos, de la misma especie que en (c). (e) Filas superior e inferior de dientes colocadas en oclusión, con los perfiles de los dientes inferiores (líneas gruesas) superpuestas sobre las de los superiores. Los dientes incluyen al canino (c), incisivo (i), molar (m), premolar (p) acompañados por su número dentro de la fila de dientes superior (indicado en el superíndice) e inferior (indicado en el subíndice).

Según Romer y Parsons.

Los patrones de cúspides de los dientes molariformes de los mamíferos son tan distintos que se usan para la identificación de especies. Las cúspides se denominan **conos**, y los principales se identifican añadiendo los prefijos *proto-*, *para-*, *meta-*, *hipo-* o *ento-*; las cúspides menores se indican con el sufijo *-ulo*. Para los expertos, la terminología continúa: **cíngulo** se emplea para las crestas accesorias de esmalte en los bordes de la corona, *-lofo* denomina crestas que cruzan la corona conectando cúspides, *-cono* significa cúspides en los dientes superiores y *-conoide* significa conos en los dientes inferiores, por ejemplo, *metacono* y *metaconoide* denominan a las mismas cúspides, pero en los dientes superiores e inferiores, respectivamente (Fig. 13.17a-e).

La mayor parte de esta terminología fue acuñada gracias a los paleontólogos del siglo XIX, quienes propusieron que las tres cúspides de cada molar de los cinodontos ancestrales se extendieron a una corona más grande de los descendientes mamíferos para formar el *paracono* (*paraconoide*), el *protocono* (*protoconoide*) y el *metacono* (*metaconoide*) de los molares superiores (e inferiores). Más tarde se añadieron

otros conos. Esperar tal exactitud entre las pequeñas cúspides de los cinodontos y los mamíferos posteriores fue probablemente demasiado optimista, pero fue, y continúa siendo, una técnica práctica para caracterizar taxonómicamente a los mamíferos.

## Lengua

La lengua de los ciclóstomos no deriva de la musculatura hipobranquial, sino de la parte inferior de la faringe. Durante la alimentación, los ciclóstomos sacan su lengua blanda, que tiene crestas de «dientes» ásperos queratinizados; sin embargo, la mayor parte de los gnatostomados carecen de lengua. Ocasionalmente, los dientes que nacen en los extremos de las barras branquiales se pueden mover contra los del paladar, pero raramente está presente una lengua carnosa muscularizada. Una lengua móvil se desarrolla primero en los tetrápodos a partir de la musculatura hipobranquial fijada al **aparato hioideo**, y que descansa sobre él un derivado esquelético de los extremos inferiores modificados del arco hioideo y los arcos branquiales adyacentes.

La lengua de muchos tetrápodos tiene **papilas gustativas**, órganos sensoriales que responden a los productos químicos que entran en la boca. Los lagartos y las serpientes extienden la parte anterior de la lengua fuera de la boca para captar aire o sustancias químicas que su **órgano vomeronasal** sensorial (órgano de Jacobson) analiza. En muchos carnívoros, la superficie de la lengua está áspera, como una lima, con numerosos salientes queratinizados espinosos, o **papilas filiformes**, que ayudan a raspar la carne de los huesos.

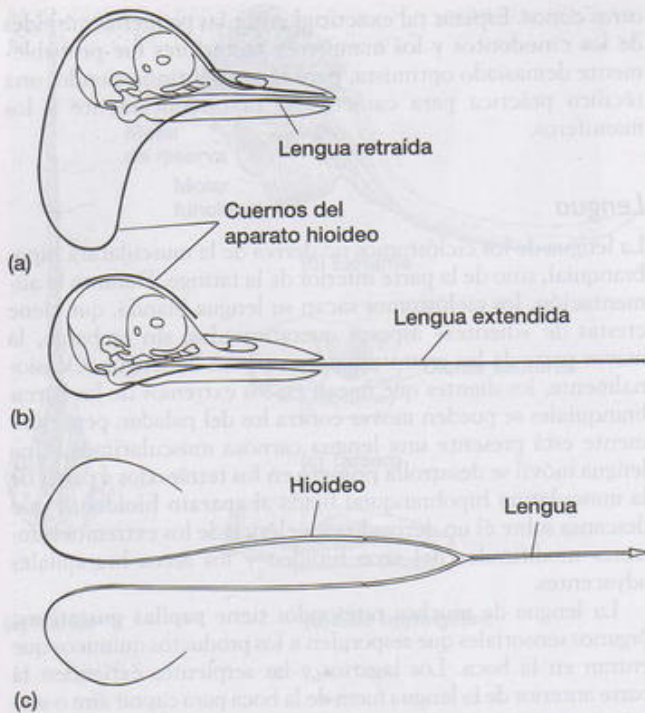
### Órgano vomeronasal (p. 669)

Muchos tetrápodos emplean la lengua en una **alimentación lingual**: desde la boca lanzan la lengua hacia la presa; su superficie pegajosa retiene la captura hasta que el avance de las mandíbulas o la retracción de la lengua la llevan a la boca; muchas salamandras y lacértidos terrestres utilizan esta técnica. De hecho, algunos autores piensan que el desarrollo de una lengua tan móvil y protráctil representa una importante innovación en la transición de los primeros anfibios a la vida en tierra. Los pájaros carpinteros usan sus largas lenguas especializadas a modo de sonda para capturar insectos en las grietas de la corteza de los árboles o en agujeros que ellos mismos hacen (Fig. 13.18a-c).

La lengua de los tetrápodos también puede transportar a la presa capturada, es decir, mover a la presa a través de la cavidad bucal hacia la parte posterior de la faringe donde es engullida (Fig. 13.19a), proceso que se conoce como **transporte intraoral**, y se produce en varias fases. Primero, la mandíbula se abre lentamente y la lengua se desplaza hacia delante y por debajo del alimento para colocarse parcialmente a su alrededor (Fig. 13.19b). En segundo lugar, la mandíbula se abre más rápidamente y la lengua lleva al alimento adherido hacia atrás en la boca (Fig. 13.19c). Tercero, la mandíbula se cierra despacio, sujeta el alimento situado muy posteriormente, y la lengua suelta su captura adhesiva. El ciclo se repite con la lengua moviéndose en sincronía con la mandíbula para desplazar al alimento hacia la parte posterior de la cavidad bucal y hacia el interior de la faringe (Fig. 13.19d).

El que la lengua mantenga agarrado el alimento durante su transporte depende parcialmente de las irregularidades de su superficie que se entrelazan físicamente con la presa. La capacidad de la lengua carnosa para amoldarse al alimento puede



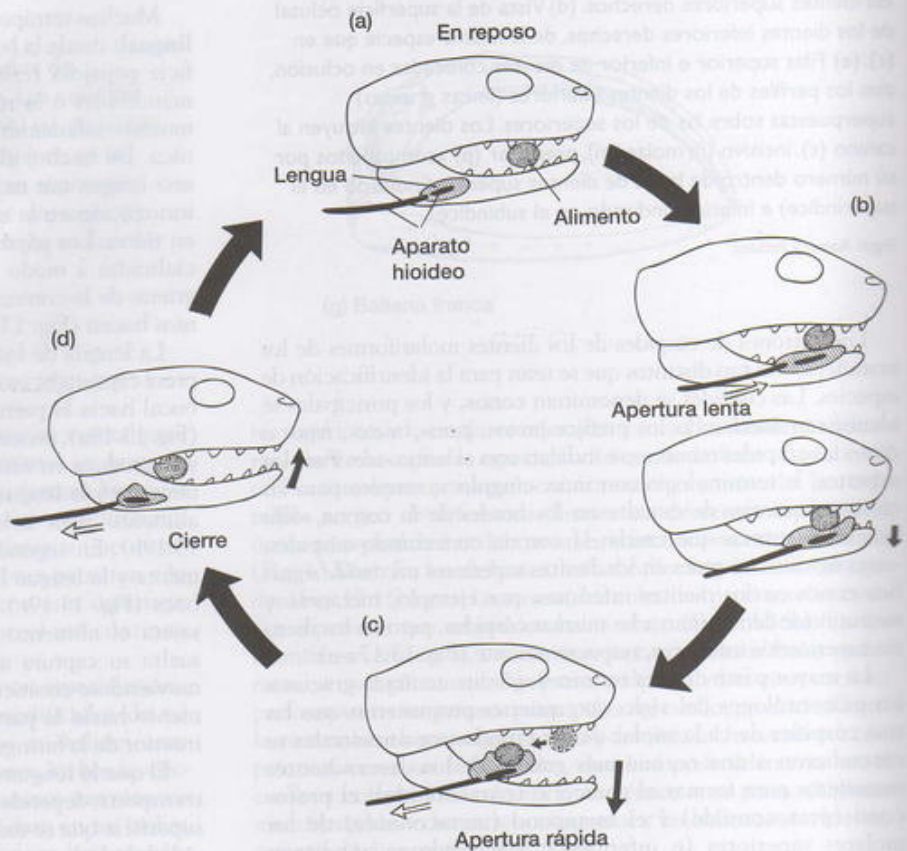


**FIGURA 13.18** Protrusión de la lengua en un pájaro carpintero. (a) El aparato hioideo flexible y delgado sostiene a la lengua carnosa. (b) Cuando el pájaro carpintero saca la lengua, el aparato hioideo se desliza hacia delante y la lengua se extiende desde él. (c) Vista ventral del aparato hioideo del pájaro carpintero *Picus*.

(a,b) Según Smith; (c) Según Owen.

**FIGURA 13.19** Transporte intraoral del alimento en un tetrápodo generalizado. (a) En reposo. (b) Apertura lenta. La mandíbula se empieza a abrir lentamente y la lengua se mueve hacia delante para entrar en contacto con el alimento, después de lo cual se amolda al mismo. (c) Apertura rápida. La mandíbula se abre y la lengua lleva el alimento retrayéndose hacia la parte posterior de la boca. (d) Cierre. La mandíbula se cierra para agarrar el alimento, después de lo cual la lengua se libera del mismo. Si el animal repite esta secuencia, el alimento es desplazado sucesivamente hacia la parte posterior de la boca y hacia el interior de la faringe, donde es engullido hacia el esófago.

Basado en la investigación de K. Schwenk, D. Bramble, y D. Wake.



ayudar a conseguir un agarre físico sobre la presa. Esta adhesión de la lengua también depende de ser una adhesión «húmeda», el efecto pegajoso creado por la tensión superficial del aire y por la acción capilar. Donde los tetrápodos han vuelto a la alimentación acuática, estos fenómenos físicos son menos eficaces. Esto puede explicar la lengua mucho más simple que carece de musculatura intrínseca encontrada, por ejemplo, en los cocodrilos. Muchos tetrápodos acuáticos, como las tortugas de alimentación acuática, recurren a la alimentación modificada por succión, en la cual la lengua desempeña un pequeño papel. De hecho, si la lengua de los tetrápodos acuáticos fuese una estructura carnosa grande que ocupase el suelo de la cavidad bucal, podría interferir con la repentina expansión de ésta, necesaria para la alimentación por succión.

### Faringe

En los adultos, la faringe es poco más que un conducto para el paso del alimento y del aire, pero filogenéticamente es la fuente de muchos órganos y su historia, en el desarrollo, es compleja (Tabla 13.1). Durante el desarrollo embrionario, el estomodeo (ectodermo) se abre en la faringe, pero ésta se forma a partir de la parte anterior del tubo digestivo (endodermo) y destaca, relativamente, comparada con el resto del tubo digestivo, todavía en formación. Una serie de bolsas o sacos faríngeos se forman en sus paredes laterales y crecen hacia el exterior para entrar en contacto con hundimientos de la piel ectodérmica, denominados **surcos branquiales**. En el punto de contacto, estos sacos y surcos forman un tabique, o **placa de cierre**, entre ellos. En los peces y las larvas de anfibios, las placas de cierre están perforadas para formar las hen-



**TABLA 13.1** Derivados de los sacos faríngeos en los vertebrados

Saco faríngeo	Posición	Lamprea	Elasmobranquio	Urodelo	Anuro	Reptil	Ave	Mamífero
1	Dorsal	Timo	Espiráculo	Receso tubotimpánico <sup>2</sup>	Receso tubotimpánico <sup>2</sup>	Receso tubotimpánico <sup>2</sup>	Receso tubotimpánico <sup>2</sup>	Receso tubotimpánico <sup>2</sup>
	Ventral	Saco branquial	—	—	—	—	—	—
2	Dorsal	Timo	Timo	—	Timo	Timo <sup>1</sup>	—	Amígdala (Palatina)
	Ventral	Saco branquial	—	—	—	Paratiroides	—	—
3	Dorsal	Timo	Timo	Timo	—	Timo <sup>1,2</sup>	Timo	Paratiroides
	Ventral	Saco branquial	—	Paratiroides	Paratiroides	Paratiroides	Paratiroides	Timo
4	Dorsal	Timo	Timo	Timo	—	Timo <sup>2,3</sup>	Timo	Paratiroides
	Ventral	Saco branquial	—	Paratiroides	Paratiroides	Paratiroides	Paratiroides	Timo
5	Dorsal	Timo	Timo	Timo	—	Timo <sup>3</sup>	—	—
	Ventral	Saco branquial	Cuerpo ultimobranquial	Cuerpo ultimobranquial	Cuerpo ultimobranquial	Cuerpo ultimobranquial	Cuerpo ultimobranquial	Cuerpo ultimobranquial

<sup>2</sup> Cavidad auditiva del oído medio y trompa de Eustaquio

<sup>1</sup> Lagarto

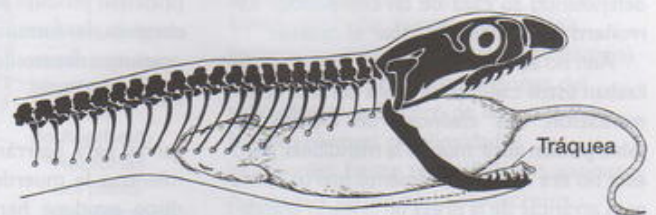
<sup>2</sup> Tortuga

<sup>3</sup> Serpiente

diduras branquiales funcionales. En otros vertebrados, estas placas de cierre no se rompen o, si lo hacen, son selladas muy pronto de tal modo que no se forman las hendiduras branquiales funcionales.

La subsecuente contribución de la faringe embrionaria a las estructuras del adulto es asombrosa. En los mamíferos, el primer saco faríngeo se expande formando un **receso tubotimpánico** que envuelve a los huesos del oído medio, dando lugar a la estrecha trompa de Eustaquio y a parte de la cavidad timpánica. El segundo saco faríngeo produce las amígdalas palatinas. El tercer y cuarto sacos faríngeos contribuyen a formar el paratiroides. El quinto saco faríngeo da lugar a los denominados cuerpos ultimobranquiales. Los cuerpos ultimobranquiales son glándulas separadas en peces, anfibios, reptiles y aves, pero en los mamíferos forman parte de la glándula tiroidea y, aparentemente, constituyen su población interna de células C, que están implicadas en el control de los niveles de calcio en la sangre. Todos los sacos contribuyen a la formación del timo en los peces, un número variable en los anfibios y los sacos faríngeos III y IV lo hacen en los mamíferos. El techo de la faringe da lugar a las amígdalas; el suelo forma el tiroides, parte de la lengua, la amígdala lingual y el primordio de pulmón.

La ingestión, o **deglución**, implica el movimiento enérgico del bolo desde la boca y la faringe al esófago y después al estómago. La mayor parte de los vertebrados engullen el alimento, lo ingieren entero y expanden sus esófagos para amoldarse a su forma. Las aves marinas capturan peces con sus picos y los sacuden hasta la parte posterior de la garganta. El esófago se distiende y el alimento entra en él. Las contracciones de los músculos de sus paredes lo llevan por todo el esófago hasta el



**FIGURA 13.20** Una serpiente tragando la presa.

Una serpiente mueve sus mandíbulas dislocándolas alternativamente hacia derecha e izquierda sobre la presa, haciéndolas «caminar» sobre su superficie hasta que la presa alcanza la parte posterior de la garganta de la serpiente. La musculatura lisa de la pared del esófago ayudada de musculatura estriada de la pared corporal mueve a la presa hacia el estómago. Mientras que la presa está en la boca de la serpiente, la tráquea se desliza bajo ella para mantener abierta la ruta a través de la cual la serpiente respira incluso cuando está tragando.

Según Kardong.

estómago. Las serpientes dislocan sus flexibles huesos mandibulares articulados sobre la presa, amoldando los lados de la boca sobre la misma para engullirla. Cuando el alimento entra en el esófago, oleadas de contracciones en sus paredes y movimientos generales del cuello fuerzan al bolo a desplazarse hasta el estómago (Fig. 13.20).

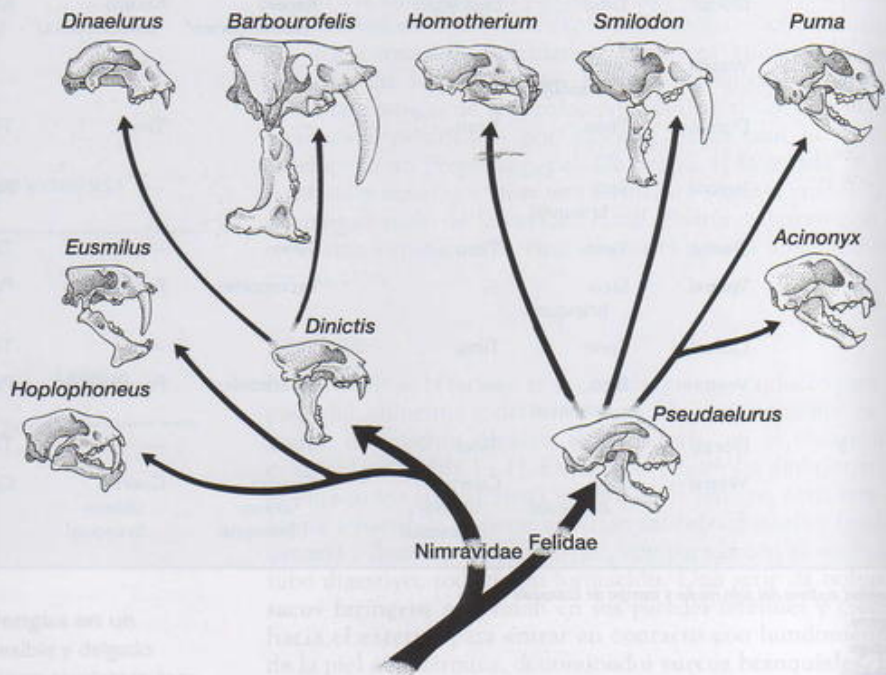
En la mayoría de los mamíferos se forman tres cierres herméticos temporales a la vez que mastican y tragan el alimento. El cierre oral anterior está formado por los labios. El cierre oral medio se desarrolla entre el paladar blando y la parte de atrás



En algunos mamíferos, los caninos superiores evolucionaron hacia unos dientes curvos en forma de sable. Esto sucedió independientemente en cuatro ocasiones, tres veces en los placentarios —una en los carnívoros primitivos, los creodontos, dos veces en los carnívoros, los nimrávidos fósiles y los félidos (Fig. 1), y una en una familia de marsupiales del plioceno (*Thylacosmilidae*). Todos los mamíferos con dientes de sable se han extinguido, pero los caninos fósiles de los carnívoros con este tipo de dientes se conocen muy bien. Sus caninos eran largos y curvos y el borde posterior de la hoja afilada estaba ligeramente aserrado. Un nimrávido de dientes de sable presentaba evidencia de una herida incisa producida por otro diente de sable. Se encontró un fósil de lobo con parte de un diente de sable del félido fósil *Smilodon* incrustado en su cráneo. Los carnívoros actuales se alimentan principalmente de herbívoros y sólo en ocasiones de otros carnívoros. Por tanto, la evidencia fósil del ataque de dientes de sable sobre otros carnívoros parece representar a un «felino» defendiendo su caza de un competidor carroñero que tratase de robar el cadáver.

Aún no se sabe con certeza cómo se utilizaban estos caninos de sable durante la alimentación. Los «felinos» de dientes de sable podían abrir mucho la mandíbula, pero ésta no era lo suficientemente fuerte como para arrancar de la presa un bocado grande. Parece más probable que los sables producían heridas, como cuchilladas, que sangraban profusamente, pero no se empleaban para cortar grandes trozos de carne del cuerpo de la presa.

¿Por qué los félidos actuales no tienen dientes de sable similares que les sirvan para matar a la presa? Los tigres, los leones, los pumas y los felinos pequeños realizan rápidos ataques en emboscada y utilizan las



**FIGURA 1** Posible filogenia de los carnívoros de tipo felino. Una rama principal produjo los Nimravidae, la otra, los Felidae. Si esta hipótesis filogenética es correcta, las formas con dientes de sable surgieron independientemente al menos en dos ocasiones dentro del grupo de los Carnívora.

Según Martin.

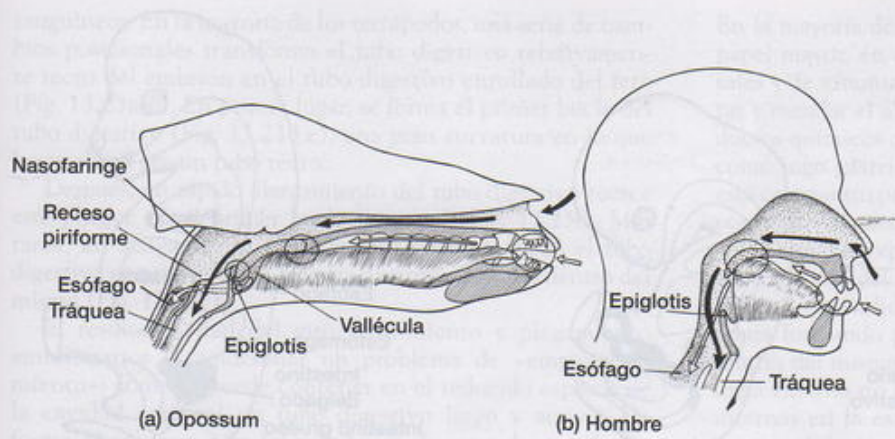
garras para agarrar y controlar a la presa mientras le muerden en el cuello. El mordisco produce heridas perforantes y una abrazadera sobre la tráquea, que asfixia a la presa. Se desconoce cuál habría sido la ventaja de los dientes de sable si las técnicas de caza eran similares. Como alternativa, algunos autores sugieren que esos dientes eran diferentes porque las presas eran distintas y requerían estrategias de caza diferentes. Si los mamíferos con dientes de sable se alimentaban de perezosos de tierra o de otros herbívoros grandes y lentos, entonces

este tipo de presa puede que haya tenido problemas distintos a los de los veloces herbívoros sobre los que depredan hoy en día los felinos más grandes. Sin un «felino» diente de sable vivo como referencia, es difícil determinar la función específica de estos dientes. Hasta ahora no existe consenso, pero, si los dientes de sable representan una especialización para una presa especializada, entonces la ausencia en la actualidad de grandes herbívoros lentos explicaría también la ausencia de depredadores con dientes de sable.

de la lengua. El tercer cierre, oral posterior, se presenta entre el paladar blando y la epiglotis. Cuando el animal mastica, el alimento tiende a acumularse temporalmente en la vallécula, el espacio que existe frente a la epiglotis, y en el receso piriforme, los conductos que hay a cada lado de la laringe. La epiglotis se sitúa sobre la laringe y la tráquea bajo ésta. Cuando el animal traga, la parte posterior y los lados de la lengua se expanden contra el paladar blando (lo que se puede comprobar comiendo), empujando al alimento fuera de la vallécula, a través del receso piriforme, hasta el esófago. La glotis es una abertura muscular que se cierra momentáneamente sobre la laringe para

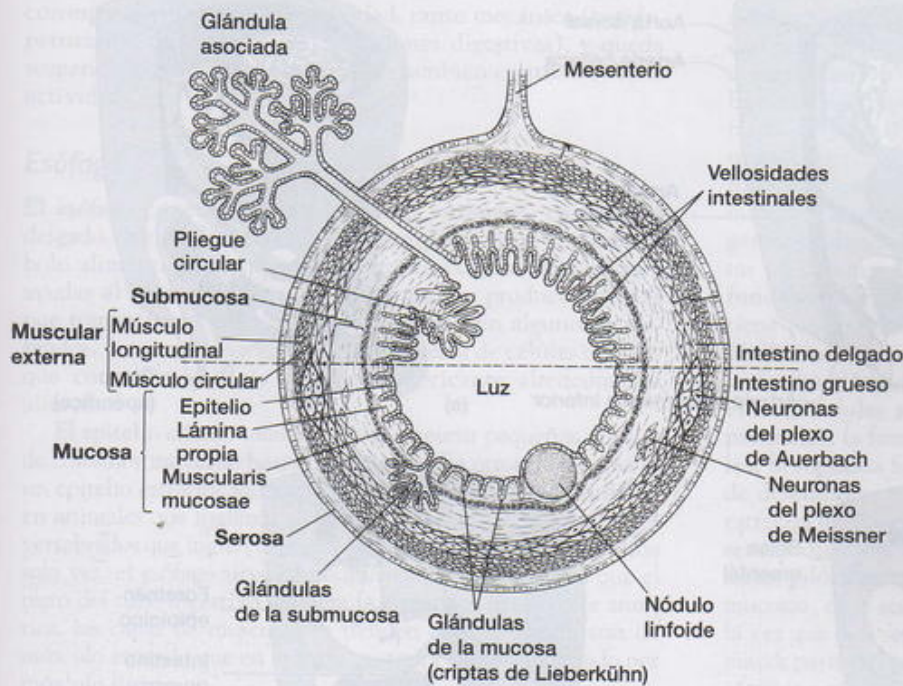
evitar la aspiración de alimento hacia la tráquea y los pulmones. En la mayoría de los mamíferos, el cierre posterior (paladar blando, epiglotis) está en su sitio durante la ingestión para asegurar el paso del alimento hasta el esófago sin bloquear el paso del aire (Fig. 13.21a). En los bebés humanos, el cierre posterior dirige la leche hacia el esófago, pero en los adultos este cierre se pierde porque la faringe desciende para permitir el comienzo del lenguaje. El hombre adulto cuenta con el cierre oral medio (paladar blando, parte posterior de la lengua) para mantener separados el paso del alimento y el del aire durante la ingestión (Fig. 13.21b).





**FIGURA 13.21** Rutas del aire y del alimento. (a) Vista sagital de la cabeza de un opossum mostrando los tres cierres orales: anterior (labios), medio (paladar blando y lengua) y posterior (parte posterior de la lengua y epiglotis). El aire (flechas negras) fluye directamente desde las fosas nasales a la tráquea. El alimento (flechas blancas) pasa a los lados de la laringe para llegar al esófago. (b) Vista sagital de la cabeza de un hombre. El cierre oral posterior está ausente porque la faringe descendiendo en el cuello para permitir la producción de sonido en el lenguaje. Por tanto, el alimento y el aire potencialmente se cruzan en la alargada faringe humana.

Según Hiemae y Crompton.



**FIGURA 13.22** Organización general del tubo digestivo. Las capas concéntricas de mucosa, submucosa, externa muscularis y serosa (o adventicia) son comunes a todas las regiones del tubo digestivo. Dentro de la mucosa se forman pliegues o vellosidades intestinales. Existe tejido linfático, aunque puede que forme nódulos discretos dentro de la mucosa. Pueden existir glándulas dentro de la mucosa, de la submucosa, o incluso fuera del tubo digestivo.

Según Bloom y Fawcett.

## Tubo digestivo

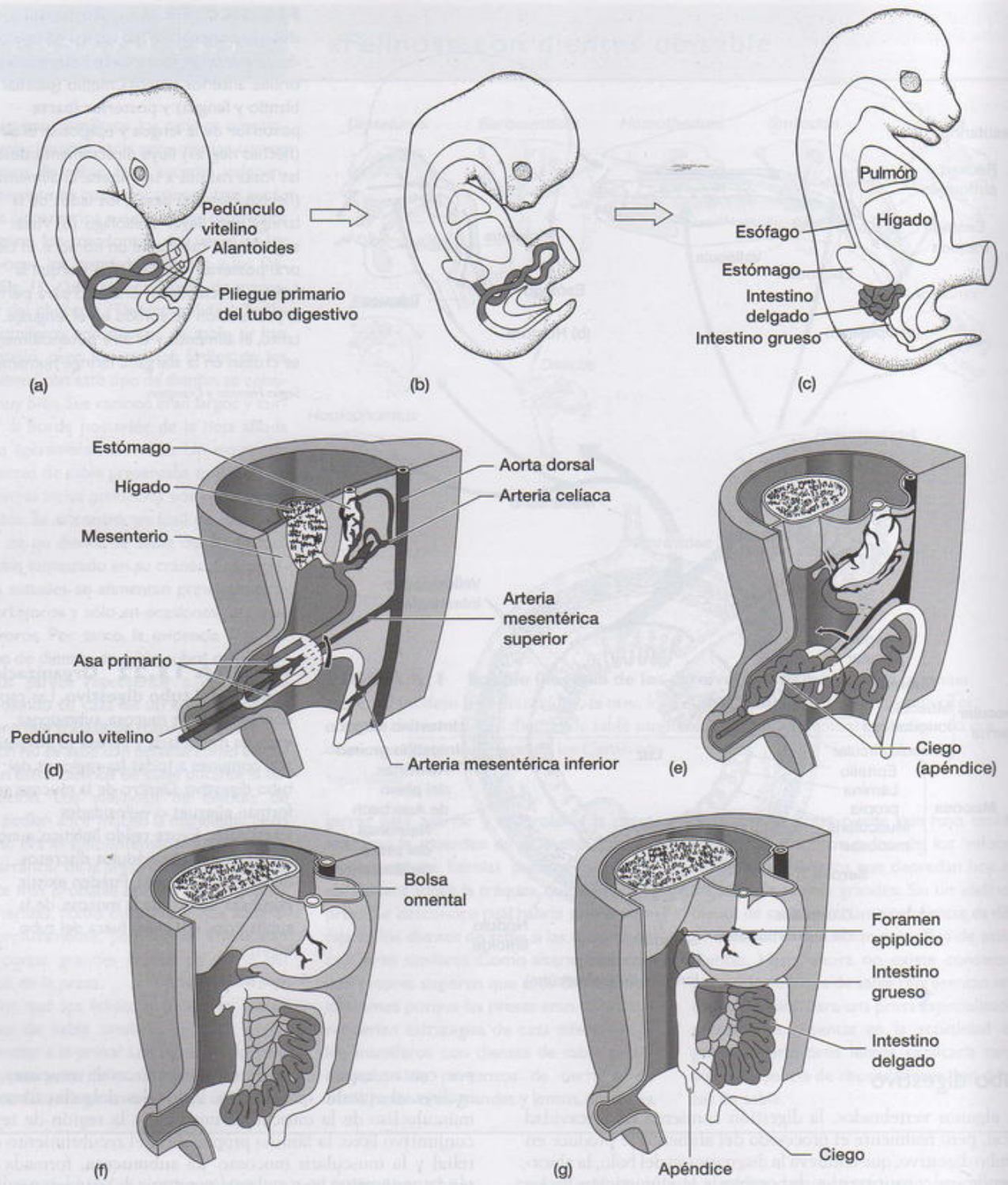
En algunos vertebrados, la digestión comienza en la cavidad bucal, pero realmente el procesamiento del alimento se produce en el tubo digestivo, que conlleva la disgregación del bolo, la absorción de sus constituyentes disponibles y la eliminación de los restos indigeribles. El diseño del tubo digestivo está relacionado con la dieta del organismo. Debido a que la dieta puede diferir incluso en grupos emparentados, los tubos digestivos pueden ser significativamente distintos entre vertebrados relacionados filogenéticamente. La mayor parte de los vertebrados tienen un tubo digestivo formado por un esófago, un estómago, intestinos y una cloaca; por muy distintos que parezcan ser, todos comparten un diseño similar subyacente (Fig. 13.22).

Cada región está construida sobre un plan común de organización, que consiste en un tubo hueco con paredes formadas

por cuatro capas. La capa más interna es la **mucosa**, que incluye al epitelio que recubre la luz, las delgadas fibras de músculo liso de la muscularis mucosae y la región de tejido conjuntivo laxo, la lámina propia entre el recubrimiento epitelial y la muscularis mucosae. La **submucosa**, formada por tejido conjuntivo laxo y plexos nerviosos del sistema nervioso autónomo, constituye la segunda capa del tubo digestivo. Por fuera de esta capa se sitúa la **muscular externa**, compuesta por capas longitudinales y circulares de músculo liso. La capa superficial es la **adventicia**, que está formada por tejido conjuntivo fibroso. Si un mesenterio rodea al tubo digestivo, esta capa externa de tejido conjuntivo más el mesenterio se denomina **serosa**.

Durante el desarrollo embrionario, el endodermo da lugar al recubrimiento del tubo digestivo y el mesodermo que lo rodea forma los músculos lisos, el tejido conjuntivo y los vasos





**FIGURA 13.23** Diferenciación embrionaria del tubo digestivo de los mamíferos. (a-c) El intestino se dobla (sombreado), alarga y pliega detrás del estómago dentro de la cavidad corporal. Vista lateral izquierda, sección (d-g). (d) La diferenciación comienza con la formación de un pliegue primario. Se puede apreciar que las tres arterias principales se ramifican a partir de la aorta dorsal para ir a irrigar diferentes regiones. (e) El pedúnculo del alantoides, que marca el límite entre el intestino grueso y el delgado, se reduce progresivamente. El tubo digestivo va desarrollándose, se alarga y se va plegando en espiral (flechas). (f) El resultado es un intestino largo pero intensamente plegado y un estómago diferenciado.

Según Moor.



sanguíneos. En la mayoría de los tetrápodos, una serie de cambios posicionales transforma el tubo digestivo relativamente recto del embrión en el tubo digestivo enrollado del feto (Fig. 13.23a-c). En primer lugar, se forma el primer bucle del tubo digestivo (Fig. 13.23d,e), una gran curvatura en lo que hasta ahora era un tubo recto.

Después, un rápido alargamiento del tubo digestivo tuerce este pliegue en el primer bucle principal (Fig. 13.23f). Más tarde, un alargamiento y rizado continuos producen el tubo digestivo compacto y dan forma a distintas regiones dentro del mismo (Fig. 13.23g).

El resultado final del giro, crecimiento y plegamiento embrionarios es solucionar un problema de «empaquetamiento»: cómo se puede contener en el reducido espacio de la cavidad corporal un tubo digestivo largo y activo. De forma asombrosa, este largo tubo se dispone dentro de un espacio pequeño de tal manera que se evita su enroscamiento en espiral, como se haría al enroscar una manguera de riego, ya que de ser así se podría interrumpir el flujo a través de dicho tubo. Cuando llega el alimento, la sección digestiva correspondiente entra en actividad, tanto mecánica (batido, peristalsis) como química (secreciones digestivas), y queda suspendida de los mesenterios, que también controlan dicha actividad.

### Esófago

El esófago conecta la faringe con el estómago, es un tubo delgado que se distiende fácilmente para alojar incluso un bolo alimenticio grande, segrega moco con frecuencia, para ayudar al paso del alimento, pero rara vez produce enzimas que tomen parte en la digestión química. En algunos vertebrados, la mucosa esofágica está recubierta de células ciliadas que controlan el flujo del moco lubricante alrededor del alimento.

El epitelio ciliado también ayuda a reunir pequeñas migajas de comida y moverlas hasta el estómago. En otros, la mucosa es un epitelio estratificado; éste puede incluso estar queratinizado en animales que ingieren alimentos ásperos o abrasivos. En los vertebrados que ingieren grandes cantidades de alimento de una sola vez, el esófago sirve como almacén temporal hasta que el resto del tubo digestivo empieza la digestión. En la parte anterior, las capas de musculatura tienden a estar compuestas de músculo estriado que en la parte posterior será reemplazado por músculo liso.

### Estómago

El esófago conduce el bolo de alimento hasta el estómago, una región expandida del tubo digestivo. El estómago falta en los procordados, excepto en algunos urocordados que sí que poseen estómago y hasta él llega el mucus con las partículas alimenticias procedentes de las branquias. Los animales que comen grandes cantidades de alimento sobre una base irregular, como muchos carnívoros, tienen estómagos que sirven como compartimientos de almacén hasta que los procesos de digestión mecánica y química están a punto. Tal almacén de alimento puede haber sido la función inicial del estómago cuando los primeros vertebrados evolucionaron de la alimentación suspensiva a ingerir trozos más grandes de alimento. El ácido clorhídrico producido por el estómago puede haber intervenido en retrasar la putrefacción del alimento por las bacterias, conservándolo así hasta que la digestión tenga lugar.

En la mayoría de los vertebrados, el estómago desempeña un papel mayor, en él se produce algo de absorción de agua, de sales y de vitaminas, pero predominantemente sirve para agitar y mezclar el alimento de forma mecánica y añadir los productos químicos de la digestión denominados colectivamente como **jugo gástrico**, que tiene algunas enzimas y moco, pero está compuesto principalmente de ácido clorhídrico segregado por la pared mucosa del estómago.

El tamaño expandido del estómago lo distingue del estrecho esófago y del intestino delgado en el que se vacía. Cuando no está distendida con alimento, la pared del estómago se relaja formando pliegues, que también ayudan a marcar los límites del mismo (Fig. 13.24). Sin embargo, la burda morfología externa no siempre marca con fiabilidad las diferencias internas en la estructura de la pared mucosa. Consecuentemente, el carácter histológico de la pared mucosa se emplea con frecuencia para distinguir las regiones funcionales importantes dentro del estómago.

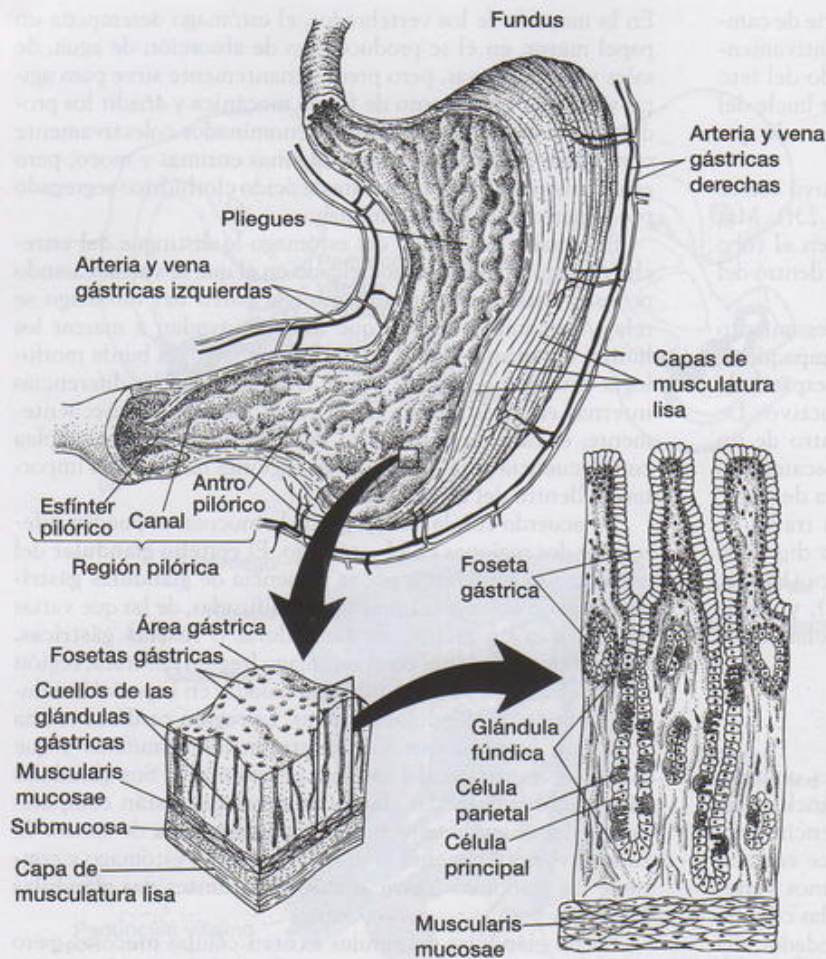
De acuerdo con la histología de la mucosa, se pueden diferenciar dos regiones en el estómago. El **epitelio glandular** del estómago se caracteriza por la presencia de **glándulas gástricas**, que son glándulas tubulares, ramificadas, de las que varias desembocan en la base de hendiduras o **fosetas gástricas**. Existen tres divisiones en el estómago [región cardíaca, región fúndica (fundus) y región pilórica] basadas en la posición relativa y el tipo de glándulas gástricas. La **región cardíaca** es una zona muy estrecha que sólo existe en los mamíferos y que marca la transición del esófago al estómago. Sus glándulas gástricas, denominadas **glándulas cardíacas**, están compuestas predominantemente por células secretoras de moco. El **fundus** es normalmente la mayor región del estómago y contiene las glándulas gástricas más importantes, las **glándulas fúndicas**.

En las glándulas del fundus existen células mucosas, pero estas glándulas se distinguen por la abundancia de **células parietales**, la fuente de ácido clorhídrico, y **células principales**, la supuesta fuente de varias enzimas proteolíticas. Antes de desembocar en el intestino, el estómago normalmente se estrecha formando el **píloro**, cuyas paredes de la mucosa presentan distintas glándulas gástricas que se denominan **glándulas pilóricas**, que están compuestas sobre todo por células mucosas, cuya secreción ayuda a neutralizar el quimo ácido a la vez que éste se desplaza hacia el intestino. Por lo tanto, la mayor parte del procesamiento mecánico y químico de la digestión gástrica ocurre en el fundus. En las regiones cardíaca (cuando está presente) y pilórica se produce moco. Las bandas de musculatura lisa de sus paredes actúan como esfínteres para evitar el retroceso del alimento (Fig. 13.24).

Además de una región de epitelio glandular, el estómago de algunos vertebrados tiene también una región caracterizada por un **epitelio no glandular**, que carece de glándulas gástricas. La región no glandular se puede desarrollar en la base del esófago, como ocurre en algunos herbívoros. En otras especies, como en los roedores, la pérdida de glándulas gástricas en la mucosa deja un estómago epitelial no glandular en el cual las contracciones de la musculatura lisa amasan y mezclan el alimento.

Este epitelio no glandular puede estar queratinizado en los roedores, quizás como resultado de abrasión mecánica por los alimentos rugosos como semillas, hierbas y exoesqueletos quitinosos de insectos. La agresión química de las enzimas digestivas añadidas en la boca también pudo originar un epitelio no glandular queratinizado.





**FIGURA 13.24 Anatomía del estómago.** Normalmente se distinguen hasta tres regiones en el estómago. La más grande es la región del fundus. Las fosetas gástricas se comunican con glándulas fúndicas que tienen en su base células parietales y principales. Las otras dos regiones son la cardíaca y la pilórica, que contienen las glándulas del cardíaco y pilóricas, respectivamente, en la base de las fosetas gástricas. Varios tipos de células mucosas predominan en estas glándulas.

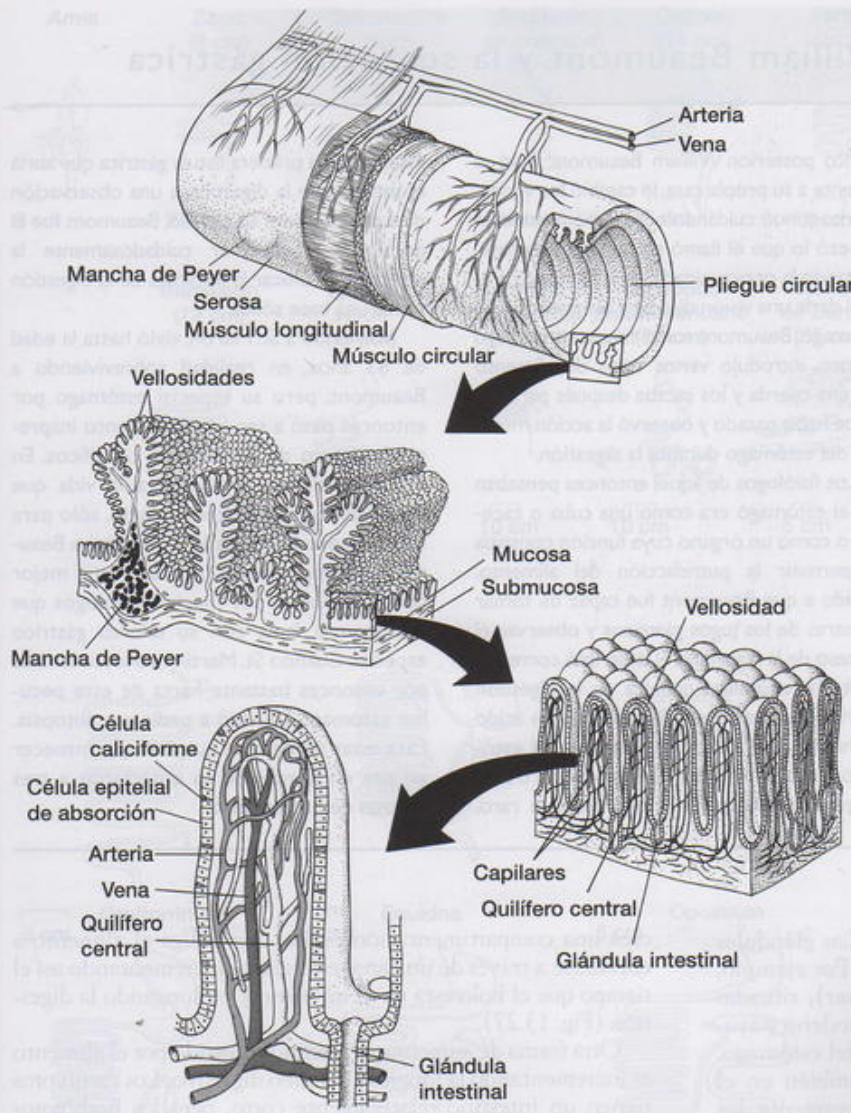
### Intestino

La mucosa del intestino es distinta a la del resto del canal alimentario. En primer lugar, éste contiene un epitelio cuya superficie libre hacia la luz presenta muchas **microvellosidades**, quizás hasta varios miles por célula. Estos delgados salientes, a modo de dedos, incrementan sustancialmente la superficie de absorción del canal alimentario. Sus superficies también parecen formar un microambiente, muy lejano del de la enorme luz central, donde las enzimas digestivas pueden actuar más favorablemente sobre el alimento. En segundo lugar, la mucosa intestinal también contiene **glándulas intestinales** (criptas de Lieberkühn), la fuente de muchas de las enzimas digestivas que se segregan en el intestino.

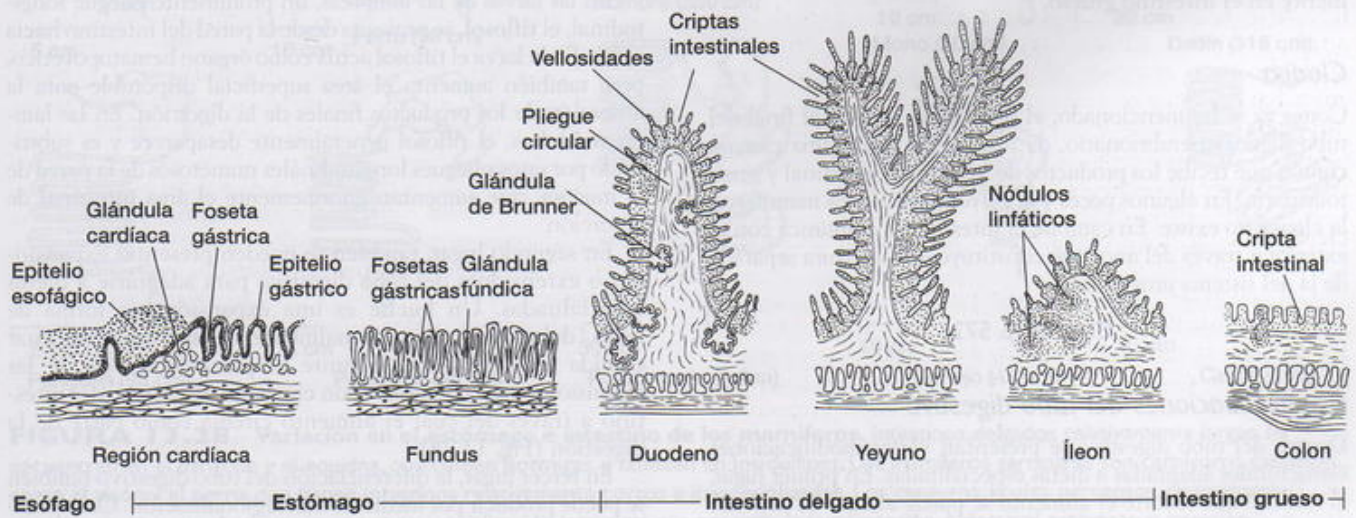
Generalmente, existen dos regiones principales en el intestino, el delgado y el grueso. El intestino delgado puede ser bastante largo, pero normalmente tiene un diámetro menor que el intestino grueso. Tiene **vellosidades**, pequeños salientes de la superficie que incrementan el área superficial de la mucosa (no deben confundirse con las **microvellosidades**, mucho más pequeñas, que son diminutos salientes de las células individuales; Fig. 13.25). En el intestino delgado pueden existir hasta tres partes sucesivas: **duodeno**, **yeyuno** e **íleon**. El duodeno recibe el quimo del estómago y secreciones exocrinas principalmente del hígado y del páncreas. El

yeyuno y el íleon están mejor definidos en los mamíferos, sobre la base de características histológicas de la pared mucosa (Fig. 13.26). La **válvula ileocólica** (válvula ileocecal) es un esfínter situado entre el íleon del intestino delgado y el intestino grueso. Esta válvula regula el movimiento de alimento dentro del intestino grueso, que se denomina así por su gran diámetro, es normalmente un tubo recto que da paso a la cloaca o ano. Su mucosa carece de vellosidades. Puede estar desplazado a un lado de la cavidad corporal o, como en muchos mamíferos, formar un gran pliegue que se denomina **colon**. El intestino grueso normalmente se endereza, formando una sección que se denomina **recto**, que se estrecha en el canal anal, en el cual se produce una transición desde el epitelio columnar simple al epitelio estratificado dentro de su pared mucosa. Dentro de la muscularis del canal anal un esfínter de musculatura lisa controla la expulsión de los productos de desecho del tubo digestivo. Generalmente, el intestino tiene varias funciones. Primero, la peristalsis de la pared intestinal desplaza el alimento a lo largo del tubo digestivo. Segundo, el intestino añade secreciones para que el alimento sea digerido. Las secreciones mucosas protegen de las enzimas digestivas al recubrimiento epitelial y lo lubrica para el paso del alimento. El **jugo intestinal** producido por las glándulas intestinales está compuesto por enzimas para la digestión de





**FIGURA 13.25 Anatomía del intestino delgado.** Las vellosidades sobresalen sobre el nivel de la pared mucosa; las glándulas intestinales están embebidas en ella. Además de tener un aporte sanguíneo, cada vellosidad contiene en su centro un sistema de vasos quilíferos, vasos linfáticos especializados que absorben las grasas de cadena larga.



**FIGURA 13.26 Histología comparada de la mucosa a lo largo del tubo digestivo de un mamífero.** Nótese que el intestino grueso, como el delgado, contiene glándulas intestinales, pero no tiene vellosidades.



En el Fuerte Mackinac, en Junio de 1822, en lo que era entonces «territorio» de Michigan, ocurrió un accidente que cambió la vida de la víctima y el curso de la biología. Empezó con un disparo accidental de una pistola que introdujo pólvora y perdigones en Alexis St. Martin, un trampero franco-canadiense que estaba de pie a sólo un metro de distancia. Lo que fue la desgracia de St. Martin fue la fortuna para el cirujano de la armada que le atendió, William Beaumont. No se esperaba que St. Martin sobreviviese, pero sorprendentemente al día siguiente seguía vivo, y aún una semana después y finalmente recuperó la salud.

Sin embargo, el gran agujero producido por el disparo no se curó apropiadamente. En lugar de ello, los bordes de su estómago desgarrado y el agujero en la caja torácica formaron una fistula abierta, una abertura anormal que comunicaba el estómago a través de un lado del cuerpo con el exterior. Tras muchos meses de convalecencia, St. Martin fue declarado indigente y se le denegó cualquier trata-

miento posterior. William Beaumont llevó al paciente a su propia casa, le cambió los vendajes y continuó cuidándole. Beaumont también empezó lo que él llamó sus «experimentos», utilizando la oportunidad que la fistula le ofrecía al darle una visión directa y acceso sobre el estómago. Beaumont tomó muestras del jugo gástrico, introdujo varios tipos de alimento con una cuerda y los sacaba después para ver lo que había pasado y observó la acción mecánica del estómago durante la digestión.

Los fisiólogos de aquel entonces pensaban que el estómago era como una cuba o cacerola o como un órgano cuya función consistía en permitir la putrefacción del alimento. Debido a que Beaumont fue capaz de tomar muestras de los jugos gástricos y observar el proceso de la digestión, él describió correctamente la naturaleza química de la digestión gástrica de acuerdo con la secreción de ácido clorhídrico y la acción mezcladora del estómago. También llevó bilis del duodeno a través del piloro hasta el estómago. Aunque raro,

ésta no fue la primera fistula gástrica que abría el proceso de la digestión a una observación directa, pero, para su orgullo, Beaumont fue el primero en observar cuidadosamente la digestión y colocar la fisiología de la digestión sobre una base sólida.

Volviendo a St. Martin, vivió hasta la edad de 83 años, en realidad sobreviviendo a Beaumont, pero su especial estómago por entonces pasó a ser un instrumento inapreciable dentro de los círculos científicos. En varias ocasiones, él escapó a la vida que mejor conocía, la de comerciante, sólo para ser de nuevo encontrado y devuelto a Beaumont. Fue perseguido (acosado sería mejor para describirlo) por muchos fisiólogos que buscaban la fama con su talento gástrico especial. Cuando St. Martin murió, su familia, por entonces bastante harta de este peculiar estómago, se negó a pedir una autopsia. Para estar seguros de que iba a permanecer en paz en la muerte, lo enterraron a tres metros de profundidad.

proteínas, de hidratos de carbono y de lípidos. Las glándulas accesorias también añaden algunas secreciones. Por ejemplo, las glándulas duodenales (glándulas de Brunner), situadas en la submucosa, vierten sus secreciones en el duodeno y ayudan a neutralizar la acidez del quimo que llega del estómago. El páncreas vierte sus enzimas proteolíticas también en el duodeno. Tercero, el intestino absorbe selectivamente los productos finales de la digestión: aminoácidos, hidratos de carbono y ácidos grasos. También se absorbe agua, especialmente en el intestino grueso.

### Cloaca

Como ya se ha mencionado, el proctodeo, situado al final del tubo digestivo embrionario, da lugar a la cloaca, una cámara común que recibe los productos de los tractos intestinal y genitourinario. En algunos peces y la mayor parte de los mamíferos, la cloaca no existe. En cambio, el intestino se comunica con el exterior a través del ano, que constituye una abertura separada de la del sistema urogenital.

Cloacas (p. 572)

### Especializaciones del tubo digestivo

Dentro del tubo digestivo se presentan varias modificaciones estructurales adaptadas a dietas especializadas. En primer lugar, el camino que recorre el alimento se puede alargar de acuerdo con el tiempo necesario para realizar la digestión. Una válvula espiral dentro de la luz del tubo digestivo es una forma de aumentar la longitud de la ruta a través del sistema. Esta válvula

crea una compartimentación espiral que obliga al alimento a enrollarse a través de un canal espiralado, incrementando así el tiempo que el bolo está en el intestino y prolongando la digestión (Fig. 13.27).

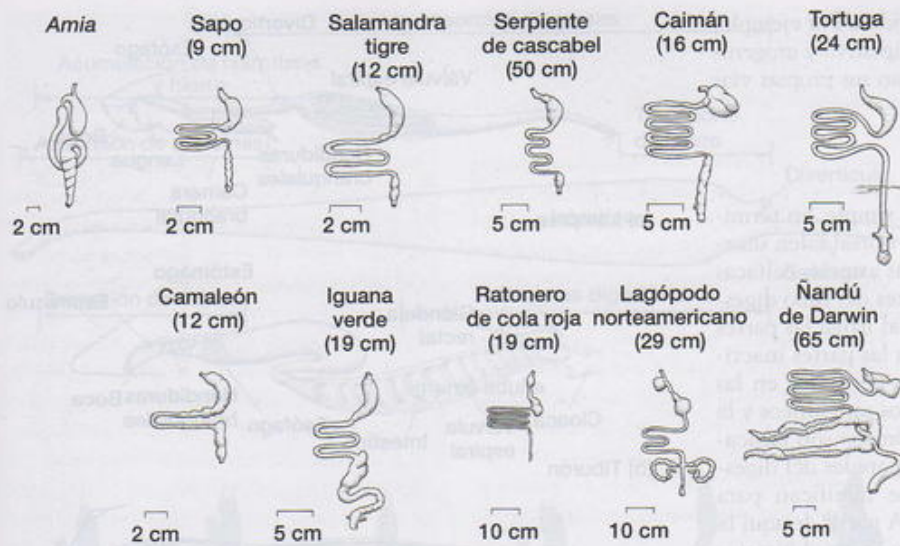
Otra forma de aumentar el camino recorrido por el alimento es incrementando la longitud del tubo digestivo. Los carnívoros tienen un intestino relativamente corto, pero los herbívoros que deben extraer los nutrientes de células vegetales resistentes normalmente tienen un intestino largo (Fig. 13.28).

En las larvas de las lampreas, un prominente pliegue longitudinal, el tiflosol, se proyecta desde la pared del intestino hacia su luz. En la larva el tiflosol actúa como órgano hematopoyético, pero también aumenta el área superficial disponible para la absorción de los productos finales de la digestión. En las lampreas adultas, el tiflosol generalmente desaparece y es substituido por unos pliegues longitudinales numerosos de la pared de la mucosa, que aumentan enormemente el área intestinal de absorción.

En segundo lugar, también se pueden presentar expansiones o extensiones del tubo digestivo para adaptarse a dietas especializadas. Un buche es una expansión, en forma de bolsa, del esófago, que normalmente se usa para almacenar comida temporalmente durante el procesado. Una de las extensiones más comunes es un ciego, un saco ciego del intestino a través del cual el alimento circula como parte de la digestión (Fig. 13.28).

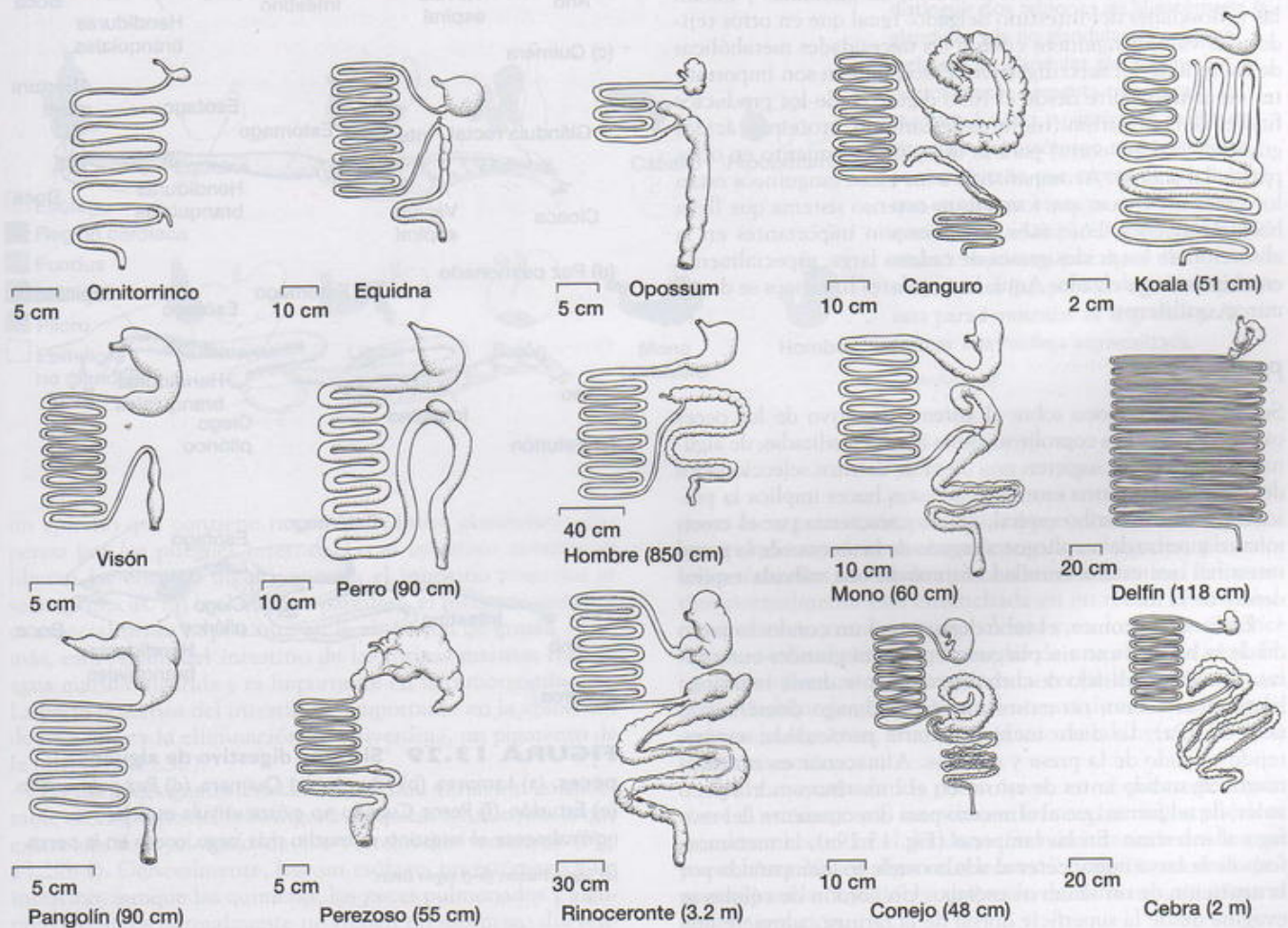
En tercer lugar, la diferenciación del tubo digestivo también se puede producir por medio de una regionalización. Ocasionalmente, se forman nuevas regiones dentro del tubo digestivo. Lo que es un tubo intestinal simple en algunas especies pasa a diferenciarse en intestino delgado y grueso en otras. Como veremos,





**FIGURA 13.27** Variación en el estómago e intestino de las aves y los vertebrados inferiores. Anfibios, serpientes, caimanes, camaleones y ratoneros de cola roja, son carnívoros con intestinos relativamente cortos y no especializados. Para prolongar el paso del alimento existen varias especializaciones tales como la válvula espiral del amia, los ciegos de algunos herbívoros o el intestino grueso agrandado de un lagópodo y del ñandú.

Según Hume; Stevens; Degabriele.



**FIGURA 13.28** Variación en el estómago e intestino de los mamíferos. Intestinos delgados relativamente largos se encuentran en el pangolín y el equidna, que comen hormigas, y también en los delfines. Los mamíferos terrestres son carnívoros estrictos, como el visón y el perro, que tienen intestinos relativamente cortos e inespecializados. Los canguros, koalas, perezosos, rinocerontes, conejos y cebras son herbívoros con una especialización intestinal que potencia la fermentación. Nótese el estómago e intestino relativamente simples del ornitorrinco, cuya dieta no se conoce bien, pero que se cree que consiste en insectos y lombrices acuáticas.

Según Stevens; Harrop y Stevens.



algunas veces las regiones se pierden o se dividen. Por ejemplo, la cloaca recibe el contenido de los tractos digestivo y urogenital, pero cuando estos dos sistemas desarrollan sus propias vías de salida separadas la cloaca desaparece.

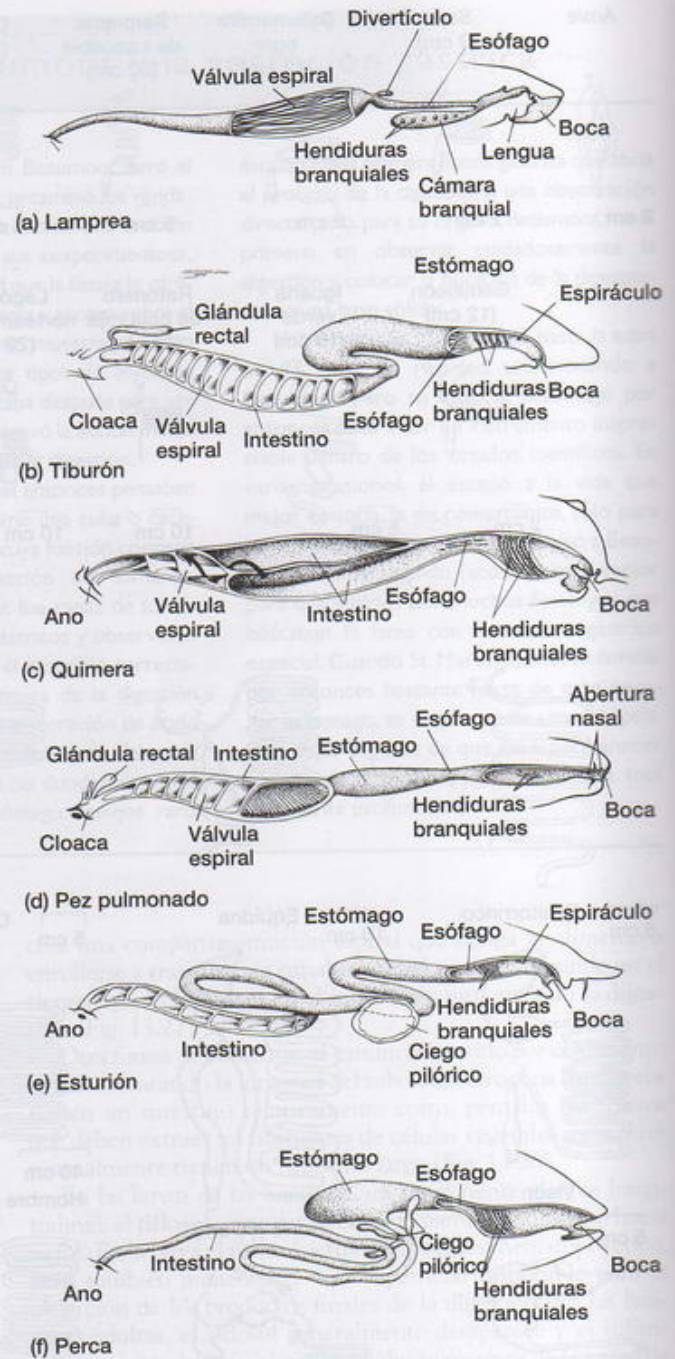
### Vascularización del tubo digestivo

El riego sanguíneo del tubo digestivo es tan simple, en términos anatómicos, como eficaz. Desde la aorta dorsal salen sucesivamente varias ramas principales, como las arterias celíacas y mesentéricas, que irrigan las distintas partes del tubo digestivo en serie. Este riego sanguíneo secuencial irriga las partes activas del digestivo, mientras que el flujo a las partes inactivas puede reducirse por la vasoconstricción periférica en las paredes digestivas. La disposición de los vasos sanguíneos y la de los vasos linfáticos que van hacia el estómago son básicamente iguales. Las arterias penetran en las paredes del digestivo para alcanzar la submucosa donde se ramifican para formar un plexo de vasos de menor calibre. A partir de aquí la sangre se distribuye hacia la capa muscular y hacia el interior de la mucosa, donde se forma un plexo capilar extenso. En la mucosa, estos plexos capilares rodean las glándulas y llenan las vellosidades del intestino delgado. Igual que en otros tejidos, los vasos sanguíneos cubren las necesidades metabólicas de los tejidos del tubo digestivo. Pero también son importantes en el transporte desde el tubo digestivo de los productos finales de la digestión (hidratos de carbono, proteínas, ácidos grasos de cadena corta) para su uso y procesamiento en otras partes del cuerpo. Acompañando a los vasos sanguíneos están los vasos linfáticos, que forman un extenso sistema que llega hasta la mucosa. Los vasos linfáticos son importantes en la absorción de los ácidos grasos de cadena larga, especialmente en el intestino delgado. Aquí, los capilares linfáticos se denominan quilíferos.

### Peces

Se conoce muy poco sobre el sistema digestivo de los peces ostracodermos. Los coprolitos, piezas fecales fosilizadas, de algunos de estos peces sugieren una dieta de detritos seleccionados del sustrato. La forma enrollada de estas heces implica la presencia de un intestino espiral, que se caracteriza por el crecimiento interno de un pliegue alargado de la mucosa de la pared intestinal que estaba enrollado formando una *válvula espiral* dentro de la luz.

En los ciclóstomos, el tubo digestivo es un conducto recto desde la boca al ano sin pliegues, bucles, ni grandes curvaturas. El esófago ciliado discurre directamente desde la faringe hasta el intestino, no existe ningún estómago diferenciado (Fig. 13.29a). La dieta incluye materia particulada, sangre, tejido raspado de la presa y detritos. Almacenar en un estómago expandido antes de entrar en el intestino tendría poco valor, de tal forma que el alimento pasa directamente del esófago al intestino. En las lampreas (Fig. 13.29a), la metamorfosis de la larva ammocetes al adulto suele ir acompañada por la aparición de un «nuevo» esófago. Un cordón de células se evagina desde la superficie dorsal de la faringe, adquiere una luz y ofrece una nueva ruta esofágica para el paso del alimento desde la cavidad bucal al intestino. Este cambio metamórfico, se adapta a los cambios en los hábitos alimentarios del adulto, que usa el disco oral para la fijación. La faringe adquiere un papel independiente en la ventilación enérgica. El nuevo esófago, frecuentemente, con numerosos pliegues longitudinales, mantiene la continuidad de la boca con el canal alimentario.

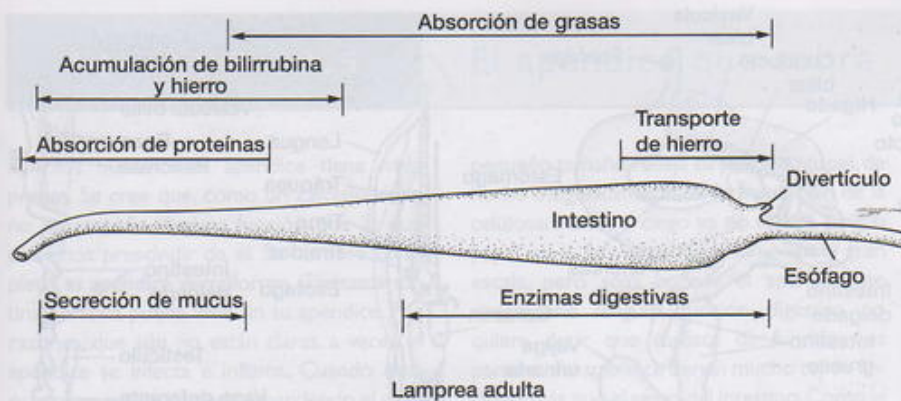


**FIGURA 13.29** Sistema digestivo de algunos peces. (a) Lamprea. (b) Tiburón. (c) Quimera. (d) Pez pulmonado. (e) Esturión. (f) Perca. Cuando no existe válvula espiral, normalmente el intestino es mucho más largo, como en la perca.

(a) Según Youson; (b-f) según Dean.

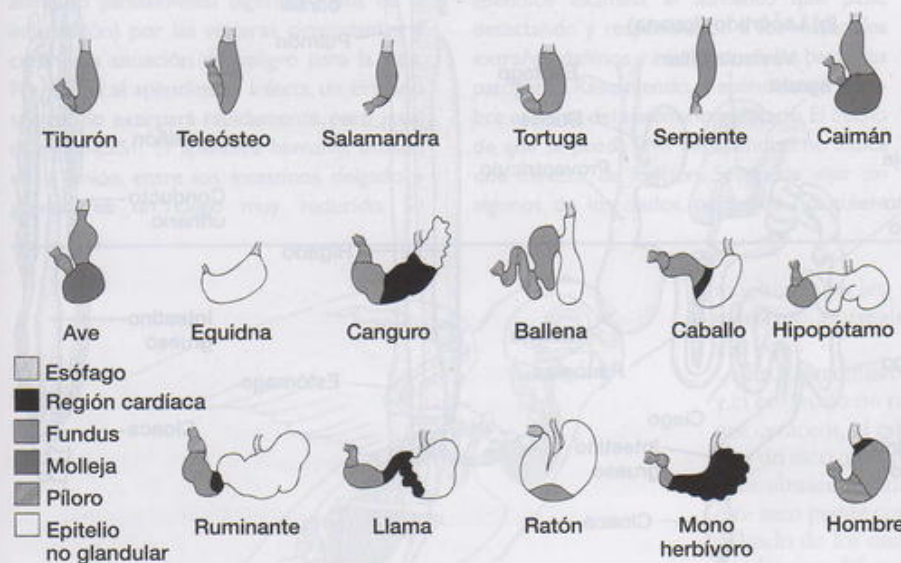
Parte del esófago larvario sufre regresión y parte se incorpora al intestino anterior del adulto. El extremo craneal del intestino lleva uno o dos divertículos (dependiendo de la especie) cercanos al lugar de entrada del esófago. Los productos provenientes del hígado entran en el extremo craneal por medio del conducto biliar. El intestino del adulto está recubierto por





**FIGURA 13.30** Tubo digestivo de la lamprea adulta. La absorción y el transporte en las distintas regiones están indicados en la parte superior del diagrama. En la parte inferior se muestran las regiones donde se liberan enzimas digestivas y mucus al tubo digestivo.

Según Youson.



**FIGURA 13.31** Estómagos de varios vertebrados. Se pueden distinguir dos regiones en el estómago, la glandular y la no glandular; la primera incluye a las glándulas gástricas y normalmente presenta tres zonas: cardíaca, fúndica y pilórica. La región no glandular del estómago está recubierta por un epitelio que carece de glándulas y que en algunas especies está también queratinizada. Las paredes del estómago están compuestas por capas de musculatura lisa, pero en algunas especies, esta pared muscular se engruesa para formar una molleja especializada.

Según Pernkopf.

un epitelio que contiene numerosas células glandulares dispersas por los pliegues internos. En el intestino anterior se liberan las enzimas digestivas y en el intestino posterior se segrega mucus. En las lampreas parásitas, el intestino anterior es especialmente importante en la absorción de grasas. Además, esta región del intestino de las formas marinas retiene agua marina ingerida y es importante en la osmorregulación. La parte posterior del intestino es importante en la absorción de proteínas y la eliminación de biliverdina, un pigmento de la bilis (Fig. 13.30).

En los peces gnatostomados existe una variación considerable en el diseño del tubo digestivo, quizás tanta como la que existe en todo el resto de los vertebrados terrestres (Fig. 13.29b-f). Generalmente, hay un esófago, un estómago y un intestino, aunque las quimeras, los peces pulmonados y algunos teleósteos normalmente no tienen un estómago diferenciado. Cuando existe, el estómago generalmente tiene forma de J y está compuesto por una amplia región fúndica y una estrecha región pilórica (Fig. 13.31). En los tiburones, las capas de musculatura dentro de la pared del fundus están formadas primero por musculatura estriada que después es reemplazada por musculatura lisa. Encontramos una válvula espiral en el intestino de los elasmobranquios y de muchos

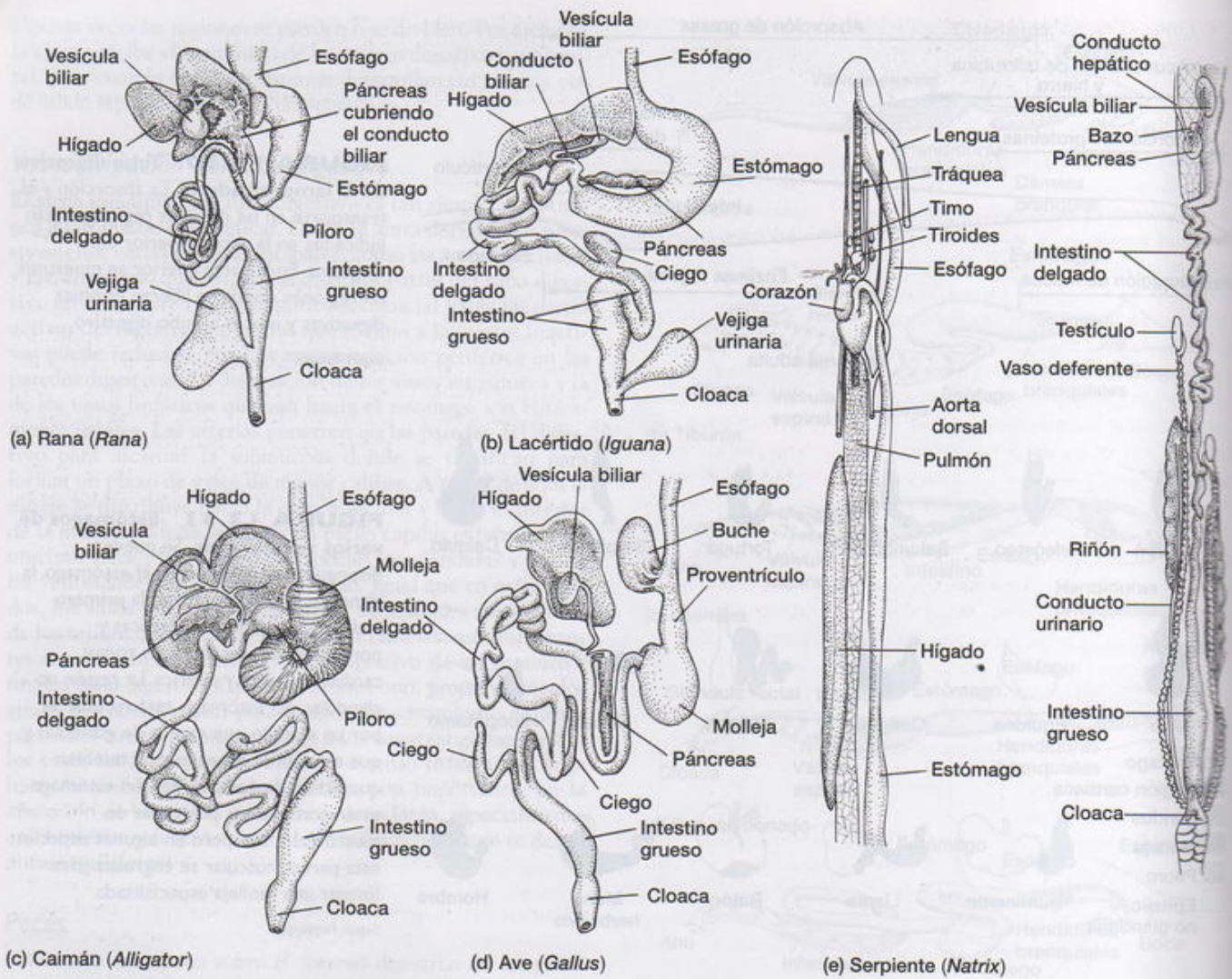
peces óseos primitivos, pero no existe en los teleósteos, en los que es más común encontrar intestinos alargados, plegados sobre sí mismos formando rizos. La sección terminal del intestino normalmente está ensanchada en un recto. En los tiburones el recto conduce a una cloaca y en los peces conduce directamente al exterior por medio de una abertura anal. En los elasmobranquios, una **glándula rectal** desemboca en el recto. Aunque la glándula rectal no está directamente implicada en la digestión, elimina el exceso de sal ingerida durante la alimentación.

En la mayoría de los peces óseos, en el punto de unión entre el estómago y el intestino se forman los **ciegos pilóricos** que desembocan en el duodeno. Su número varía desde unos pocos hasta 200 en algunos teleósteos. Constituyen áreas primarias para la digestión y absorción de alimento, no cámaras de fermentación.

### Tetrápodos

En los anfibios, el esófago es corto y su transición al estómago es gradual, pero se pueden distinguir ambas regiones. El epitelio esofágico es una capa única o doble de células mucosas (caliciformes) y células ciliadas. La mucosa del estómago contiene las





**FIGURA 13.32** Vistas ventrales de los tubos digestivos de tetrápodos. (a) Rana. (b) Iguana. (c) Caimán. (d) Ave (gallina). (e) Serpiente.

(a-d) Según Romer and Parsons; (e) según Bellairs.

características glándulas gástricas, incluyendo las glándulas fúndicas por casi todo el estómago y las glándulas pilóricas en su parte más estrecha cercana al intestino. El intestino está diferenciado en un intestino delgado enrollado, cuya primera parte es el duodeno, y un corto intestino grueso recto que desemboca en la cloaca (Fig. 13.32a).

En los reptiles, el tubo digestivo es similar al de los anfibios, excepto que en algunos reptiles es más largo y más elaborado. En muchos lacértidos, el estómago tiene una gruesa pared muscular (Fig. 13.32b). Los cocodrilos y los caimanes poseen una **molleja**, una región del estómago dotada con una musculatura especialmente gruesa que tritura el alimento con objetos duros que ingieren, normalmente, pequeñas piedras tragadas a propósito que quedan retenidas en el estómago (Fig. 13.32c). En los cocodrilianos, la parte del estómago con paredes delgadas se sitúa frente a la molleja en la que se segregan los jugos gástricos. Con frecuencia, en los reptiles se presenta un intestino grueso diferenciado. En algunos lagartos

herbívoros existe un ciego entre los intestinos delgado y grueso (Fig. 13.32e). La cloaca está diferenciada parcialmente en un **coprodeo**, una cámara en la cual desemboca el intestino grueso, y un **urodeo**, una cámara en la que desemboca el sistema urogenital.

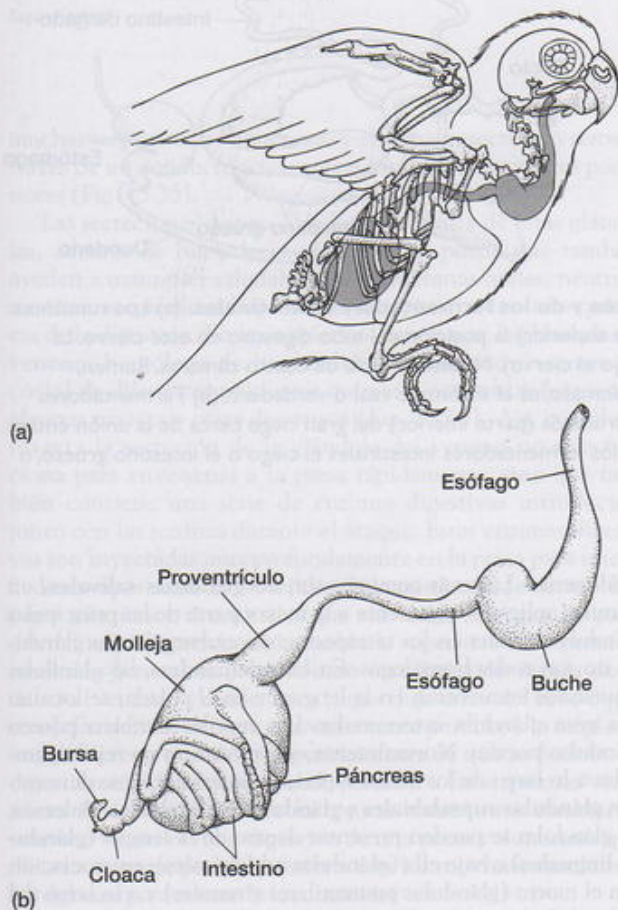
En las aves, el esófago produce un buche inflado, en el que se almacena temporalmente el alimento antes de seguir por el tubo digestivo o es regurgitado para alimentar a los pollos. En las palomas, el buche segrega un fluido nutritivo denominado «leche», que se da a los pollos durante varios días después de la eclosión. El esófago desemboca en la sección glandular de paredes delgadas del estómago, el **proventrículo**, que está conectado con la molleja (Fig. 13.32d y 13.33a,b). El proventrículo segrega el jugo gástrico para ayudar a digerir el bolo y la molleja, junto con piezas seleccionadas de arena dura y cantos, tritura el alimento en trozos más pequeños. El intestino delgado enrollado está compuesto por duodeno e íleon. El corto intestino grueso desemboca en la cloaca. En



En los humanos el apéndice tiene mala prensa. Se cree que, como un calcetín viejo, no desempeña ninguna función, por lo que podemos prescindir de él. Su nombre completo es apéndice vermiforme. Ciertamente, una persona puede vivir sin su apéndice. Por razones, que aún no están claras, a veces el apéndice se infecta e inflama. Cuando esto ocurre, se puede romper esparciendo el contenido intestinal (jugos digestivos, bacterias, alimento parcialmente digerido y pus de la inflamación) por las vísceras circundantes y crear una situación de peligro para la vida. Por ello si el apéndice se infecta, un cirujano sensato lo extirpará rápidamente, pero ¿cuál es su función? El apéndice humano, situado en la unión entre los intestinos delgado y grueso, es un ciego muy reducido. Su

pequeño tamaño refleja su pequeño papel, de hecho insignificante, en la fermentación de la celulosa. Nuestro ciego ya no tendrá ningún papel en la fermentación microbiana a gran escala, pero sólo porque el apéndice no desempeña ninguna función digestiva no quiere decir que carezca de función. Las paredes del apéndice tienen mucho tejido linfático, más que el resto del intestino. Como el tejido linfático de cualquier otra parte, el del apéndice examina el alimento que pasa, detectando y respondiendo a los materiales extraños dañinos y a las potenciales bacterias patógenas. Resumiendo, el apéndice del hombre es parte del sistema inmunitario. El hecho de que se pueda vivir sin apéndice no indica que carezca de función. Se puede vivir sin algunos de los dedos, pero ello no quiere

decir que no desempeñen una función. Muchos ciudadanos ancianos pueden hablar sobre la moda de extirpar quirúrgicamente las amígdalas crónicamente inflamadas de un niño, porque se creía que podía mejorar su salud. Las amígdalas se sitúan alrededor de la garganta y son los primeros miembros del sistema linfático que detectan la llegada de patógenos extraños que entran con el alimento. Con certeza, los niños pueden vivir sin las amígdalas, probablemente porque el sistema linfático se desarrolló en algún otro sitio compensándolo, pero las amígdalas desempeñan una función. No había malicia en la urgencia de los cirujanos para extirpar las amígdalas. Se trataba de una moda con buenas intenciones, pero, quizás fuese una de las mayores modas erróneas de la medicina.



**FIGURA 13.33** Tubo digestivo de un periquito.

(a) Posición aproximada del tubo digestivo dentro del ave.

(b) Tubo digestivo aumentado.

Según Evans.

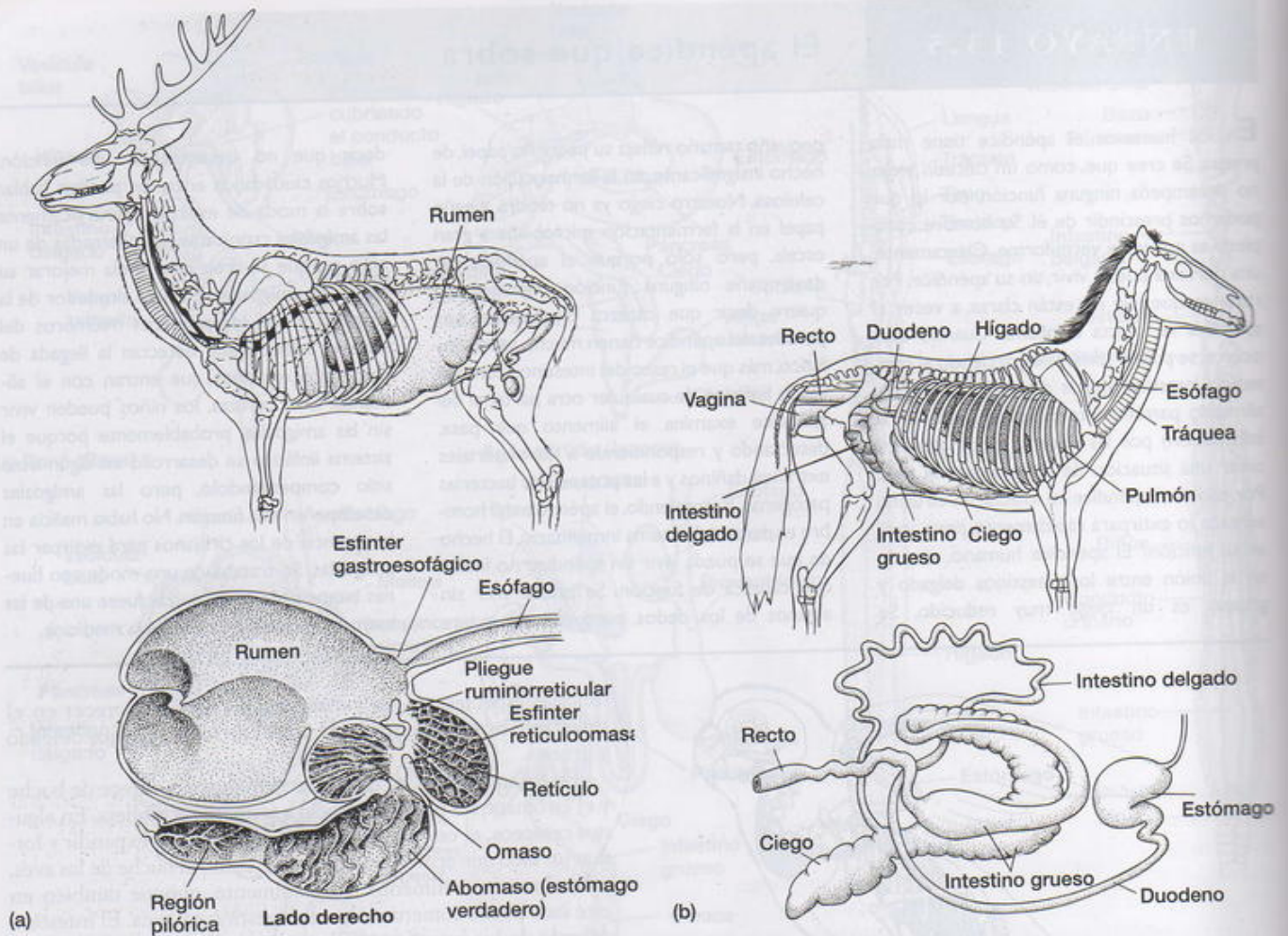
muchas especies, uno o varios ciegos pueden aparecer en el intestino, normalmente en la unión de los intestinos delgado y grueso.

En los mamíferos, el esófago con frecuencia carece de buche y el estómago no tiene tendencia a formar una molleja. En algunos cetáceos, el estómago o el esófago se pueden expandir y formar un saco que aparentemente sirve, como el buche de las aves, para almacenar alimento temporalmente, aunque también en este saco puede comenzar algo de digestión gástrica. El intestino delgado de los mamíferos es largo y enrollado y, normalmente, puede estar diferenciado histológicamente en duodeno, yeyuno e íleon. El intestino grueso es con frecuencia largo, aunque no tanto como el delgado, y termina en el recto. En los herbívoros, normalmente existe un ciego en la unión de los intestinos delgado y grueso, que en el hombre es muy reducido y se denomina apéndice o, más específicamente, el **apéndice vermiforme**. En los monotremas y algunos marsupiales, el intestino grueso termina en una cloaca. En los mamíferos placentarios, desemboca directamente en el exterior a través del esfínter anal.

En los ruminantes y en los camellos, el estómago está altamente especializado: tiene cuatro cámaras, aunque las tres primeras —**rumen**, **retículo** y **omaso**— surgen a partir del esófago y sólo la cuarta —el **abomaso**— es en realidad un derivado del estómago (Fig. 13.34a). El gran rumen, cuyo nombre hace referencia a estos mamíferos, recibe el alimento después de que éste es sujetado con los dientes e ingerido. El retículo o redecilla es una cámara accesoria pequeña con una textura como un panal. Como las dos primeras cámaras, el omaso está recubierto por epitelio esofágico, aunque está plegado en dos hojas superpuestas. Los tres tipos de mucosa diferenciados en el estómago de los mamíferos (cardíaca, fúndica y pilórica) sólo se encuentran en el abomaso, el probable estómago «verdadero»<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> N. del T. Vulgarmente, las cuatro cámaras del estómago de los ruminantes (rumen, retículo, omaso y abomaso) se denominan panza, redecilla, libro y cuajar, respectivamente.





**FIGURA 13.34** Tubo digestivo de los fermentadores gástricos y de los fermentadores intestinales. (a) Los rumiantes fermentan el alimento en la parte anterior del tubo digestivo. Nótese (parte superior) la posición del tubo digestivo en este ciervo. La sección sagital de un «estómago» de oveja se ilustra en la parte inferior (bajo el ciervo). Nótese la serie de cuatro cámaras. Rumen, retículo y omaso son derivados del esófago. El cuarto compartimiento, el abomaso, es el estómago real o verdadero. (b) Fermentadores intestinales. Posición del tubo digestivo (parte superior) en un caballo. Visión aislada (parte inferior) del gran ciego cerca de la unión entre los intestinos delgado y grueso. No existe estómago de cuatro cámaras. En los fermentadores intestinales el ciego o el intestino grueso, o ambos, son los principales lugares de fermentación.

En muchos herbívoros, la digestión de la celulosa vegetal se incrementa en un ciego situado entre los intestinos delgado y grueso (Fig. 13.34b). El ciego contiene microorganismos adicionales efectivos en la digestión de la celulosa y aporta una región extensa prolongando el tiempo disponible para la digestión.

## Glándulas anejas al tubo digestivo

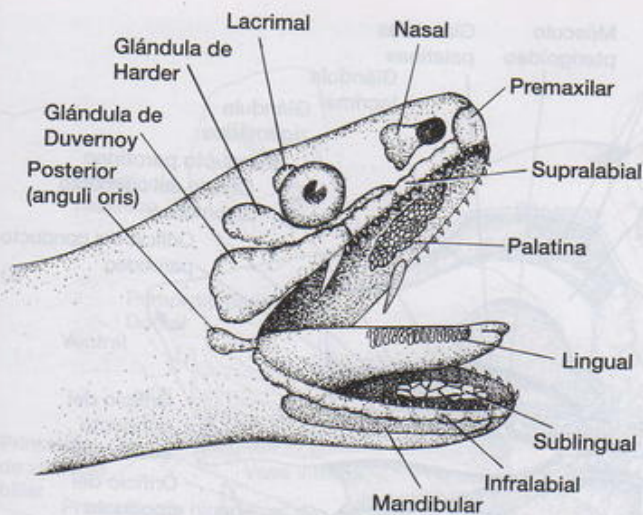
### Glándulas bucales

El epitelio que recubre la cavidad bucal contiene una rica fuente de células que segregan mucus y fluido seroso. Cuando estas células secretoras están juntas y vacían su contenido en un conducto común, constituyen una glándula bucal. Tales glándulas discretas son raras en los peces.

En los tetrápodos, las glándulas bucales prevalecen más, quizás reflejando la ausencia de un medio acuático que humedece

el alimento. Las más comunes son las glándulas salivales, un término aplicado vagamente a la mayor parte de las principales glándulas bucales en los tetrápodos; sin embargo, estas glándulas no son todas homólogas. En las salamandras, las glándulas mucosas se encuentran en la lengua, y en el paladar se localiza una gran glándula intermaxilar. Los reptiles también poseen glándulas bucales. Normalmente, existen trazos de tejido glandular a lo largo de los labios superior e inferior, que se denominan glándulas supralabiales y glándulas infralabiales. Además, las glándulas se pueden presentar dentro de la lengua (glándulas linguales) o bajo ella (glándulas sublinguales), en asociación con el morro (glándulas premaxilares y nasales) y a lo largo del techo de la boca (glándulas palatinas). Estas glándulas segregan mucus para lubricar o humedecer a la presa durante el transporte intraoral y esofágico. Las glándulas lagrimales y las glándulas de Harder producen secreciones que bañan el ojo y el órgano vomeronasal. La glándula de Duvernoy, situada a lo largo de la parte posterior del labio superior, se encuentra en





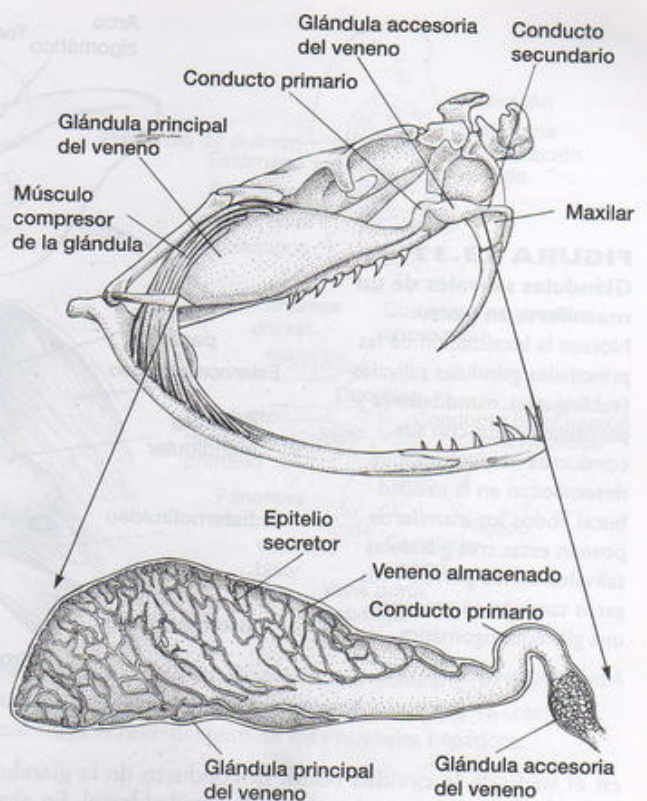
**FIGURA 13.35** Glándulas bucales de los reptiles. No todas las glándulas bucales se presentan en todas las especies de reptiles. La glándula del veneno de las serpientes avanzadas es un derivado filogenético de la glándula de Duvernoy y se localiza dentro de la región temporal detrás del ojo, una posición similar a la de la glándula de Duvernoy.

Según Kochva.

muchas serpientes no venenosas y elimina su secreción serosa a través de un conducto adyacente a los dientes maxilares posteriores (Fig. 13.35).

Las secreciones de una o de la mayor parte de estas glándulas, además de humedecer el alimento, puede que también ayuden a mantener saludables las membranas orales, neutralizar toxinas que lleva la presa y, quizás, iniciar las fases químicas de la digestión. En las serpientes venenosas, la **glándula del veneno**, homóloga de la glándula de Duvernoy, segrega un cóctel de diferentes productos químicos con varias funciones, algunas tóxicas y otras digestivas (Fig. 13.36). Así, cuando se inyecta la secreción de la glándula del veneno no sólo funciona para envenenar a la presa rápidamente, sino que también contiene una serie de enzimas digestivas introducidas junto con las toxinas durante el ataque. Estas enzimas digestivas son inyectadas muy profundamente en la presa para iniciar la descomposición de los tejidos de la misma desde dentro. Los jugos gástricos e intestinales que más tarde segregan las paredes del tubo digestivo actúan sobre la superficie de la presa. El resultado general es proporcionar una digestión rápida desde dentro (veneno) y desde fuera (jugos digestivos del tubo digestivo). Este eficaz sistema aparentemente permite a la serpiente engullir presas grandes y digerirlas antes de que se pudran. La digestión rápida también puede permitir a las serpientes venenosas tener ventaja sobre las presas abundantes estacionalmente o vaciar el tubo digestivo de una presa voluminosa que, de otra manera, podría interferir con los movimientos laterales del cuerpo durante la locomoción.

Cuando una serpiente ataca defendiéndose, introduce en la víctima estas toxinas y enzimas digestivas. El tratamiento médico contra una mordedura de serpiente en los animales domésticos, en los animales de compañía y en el hombre debe no sólo neutralizar los componentes tóxicos del veneno, sino también inactivar las enzimas proteolíticas. De otra forma,



**FIGURA 13.36** Estructura interna de una glándula del veneno en una serpiente viperida. El epitelio secretor segrega el veneno en el interior de la luz de la glándula, donde se acumula en grandes cantidades, preparada para un ataque. Durante el ataque, la contracción del músculo compresor de la glándula produce presión sobre la misma, forzando la descarga de veneno a través de los conductos hasta la presa. Durante la caza normal de pequeños roedores, la serpiente no suele emplear todas sus reservas de veneno de la luz en un solo ataque. Si se obliga artificialmente a una serpiente a gastar todas sus reservas de veneno, la reposición completa del mismo se realizará aproximadamente en dos días.

Según Kardong.

incluso si un paciente se recupera, se puede producir una excoiación extensa por el daño en el tejido local inflingido por las enzimas en el lugar de la mordedura.

La mayor parte de las aves, particularmente aquellas que se alimentan en el agua, carecen de glándulas bucales, pero existen excepciones. Algunas aves paseriformes utilizan el mucus de secreciones orales para unir los materiales que componen sus nidos.

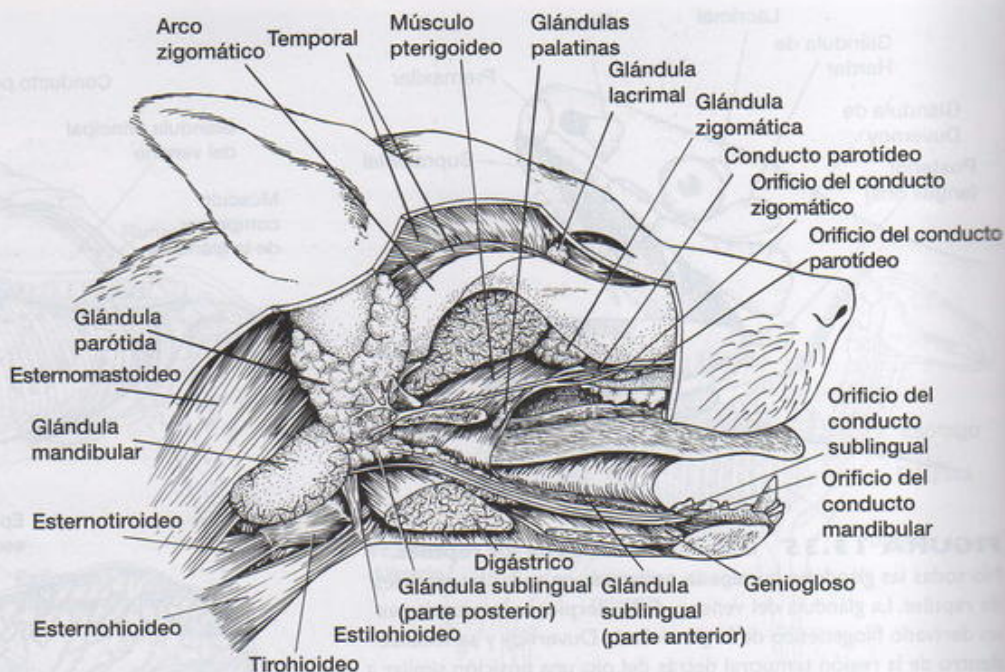
Las glándulas bucales más comunes en los mamíferos son las glándulas bucales. Normalmente, existen tres pares de glándulas salivales, denominadas por sus posiciones aproximadas: **mandibulares** (submandibulares o submaxilares), **sublinguales** y **parótidas**. Forman la **saliva**, que se añade al alimento en la boca. Estos tres pares de glándulas se sitúan en el ángulo de las mandíbulas, normalmente, en la articulación de la cabeza y el cuello, pero se localizan en la musculatura superficial del cuello. Los conductos de las glándulas sublingual y mandibular discurren anteriormente y liberan sus secreciones



**FIGURA 13.37**  
**Glándulas salivales de un mamífero, un perro.**

Nótese la localización de las principales glándulas salivales (sublinguales, mandibulares y parótidas) junto con sus conductos respectivos que desembocan en la cavidad bucal. Todos los mamíferos poseen estas tres glándulas salivales. En los perros y los gatos también se presenta una glándula zigomática.

Según Miller, Christensen, y Evans.



en el suelo de la cavidad bucal. El conducto de la glándula parótida desemboca en el techo de la cavidad bucal. En algunas especies, se pueden presentar glándulas salivales adicionales. En los perros y los gatos, pero no en otros animales domésticos, existe una **glándula zigomática** (orbital), normalmente bajo el arco zigomático (Fig. 13.37). Como la mayoría de las secreciones digestivas, la saliva contiene moco, sales, proteínas y unas pocas enzimas, principalmente **amilasa**, que inicia la digestión del almidón, ayudando también en la ingestión al lubricar el alimento.

### Hígado

El hígado es el segundo órgano más grande en el hombre, superado en tamaño sólo por la piel, interviene en una amplia variedad de funciones. Desde muy pronto, en la vida fetal, el hígado está implicado en la producción de glóbulos rojos y, más tarde, en la destrucción de los glóbulos rojos viejos. A lo largo de la vida, neutraliza la toxicidad de sustancias tóxicas y elimina a éstas de la sangre. La bilis se produce en el hígado y se libera al intestino para **emulsionar** las grasas, o romperlas en gotas más pequeñas. Los hidratos de carbono, las proteínas y las grasas se almacenan y metabolizan en el hígado.

El hígado es uno de los órganos del cuerpo más intensamente vascularizados, con aporte de sangre arterial a través de la arteria hepática; sin embargo, al contrario que en la mayor parte de los órganos, también tiene un aporte de sangre venosa por medio de la vena porta hepática que discurre directamente desde el intestino y el bazo hasta el hígado, repartiendo los productos absorbidos de la digestión.

Durante el desarrollo embrionario, el hígado aparece como una evaginación ventral, o **divertículo hepático**, del suelo del tubo digestivo que crece hacia fuera en el mesénquima circundante (Fig. 13.38a). El mesénquima no forma parte directamente del hígado, pero induce al endodermo del divertículo hepático a proliferar, dividirse y diferenciarse en **hepatocitos**, las células glandulares del hígado. A la vez que el divertículo

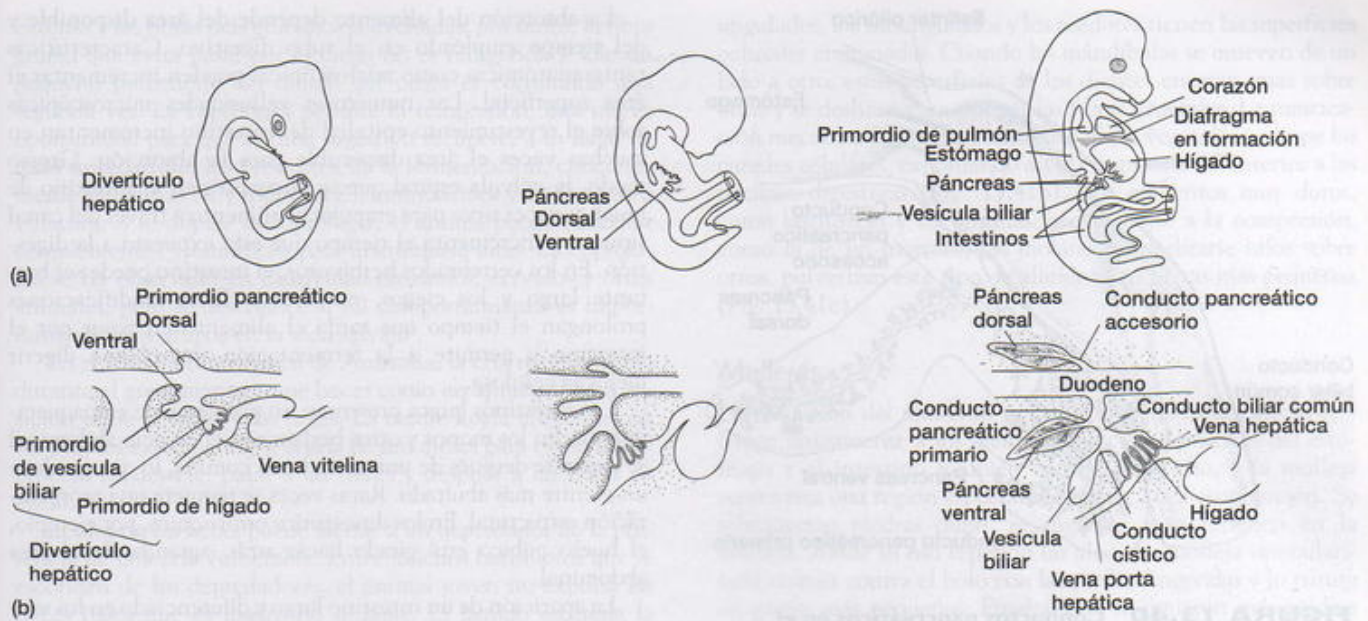
continúa creciendo, entra en contacto con los vasos sanguíneos embrionarios, las venas vitelinas. Estas venas forman los **sinusoides hepáticos**, vasos sanguíneos situados en los espacios existentes entre los lobulillos (laminillas unicelulares) de hepatocitos (Fig. 13.38b).

Todos los vertebrados tienen hígado. Entre los procordados, se puede encontrar en el tubo digestivo del anfibio un ciego aproximadamente en la posición en la cual se forma el hígado en los embriones de los vertebrados. Este ciego tiene un sistema porta venoso similar al sistema porta hepático. Consecuentemente, el ciego del anfibio a veces se denomina ciego hepático. Sin embargo, es un lugar de producción de enzimas y absorción de alimento, bastante diferente del hígado de los vertebrados, por lo que no parece ser un antecedente directo del hígado de los vertebrados.

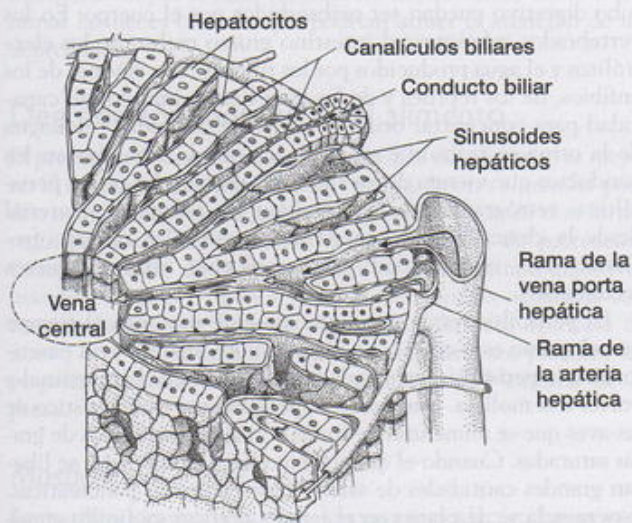
Anatómicamente, el hígado es voluminoso y se sitúa en la caja torácica, adaptándose a la forma del espacio disponible en la cavidad corporal. En las serpientes, es muy alargado y estrecho dentro de la cavidad corporal tubular, aunque en los detalles difiere, la estructura microscópica del hígado es básicamente similar en todos los vertebrados. Está compuesto por lobulillos de hepatocitos separados por senos sanguíneos, a través de los cuales circula la sangre venosa que viene del intestino y sangre arterial de la arteria hepática (Fig. 13.39).

El producto exocrino del hígado es la bilis, que se vierte al intestino donde sirve principalmente para emulsionar las grasas. En la mayoría de los vertebrados, la bilis se almacena en la **vesícula biliar** y se libera en cantidad suficiente cuando el quimo entra en el intestino. La vesícula biliar no existe en los ciclóstomos, en la mayor parte de las aves y en unos pocos mamíferos, pero sí está presente en los demás vertebrados, incluyendo los elasmobranquios y los peces óseos, los anfibios, los reptiles, unas pocas aves y la mayor parte de los mamíferos. Aún no está claro por qué puede estar ausente en algunos vertebrados y presente en la mayoría. Por ejemplo, entre los ungulados, la vesícula biliar no existe en los cérvidos, pero sí en los bóvidos (exceptuando a los duikeros, que carecen de ella).





**FIGURA 13.38 Formación embrionaria del hígado.** (a) Crecimiento del hígado en un embrión de mamífero. (b) Los primordios pancreáticos dorsal y ventral aparecen más o menos al mismo tiempo que el primordio del hígado. A la vez que va creciendo, el primordio del hígado entra en contacto con la vena vitelina, fuera de la cual surge el revestimiento de los sinusoides hepáticos.



**FIGURA 13.39 Circulación de la sangre y de la bilis en el hígado.** Aproximadamente, tres cuartos de la sangre que alcanza la periferia de cada lóbulo hepático viene de la vena porta hepática. El otro cuarto procede de la arteria hepática. La sangre se vacía dentro de los sinusoides entre los lobulillos de hepatocitos (las células hepáticas) y alcanza finalmente la vena central. Desde la vena central, pasa a la vena poscava. Las flechas negras y blancas marcan el flujo de sangre a través del hígado. Los hepatocitos fabrican la bilis, que es recogida por los conductos biliares, es almacenada en la vesícula biliar y llevada al duodeno por el conducto biliar común cuando se necesita emulsionar las grasas.

Según Bloom y Fawcett.

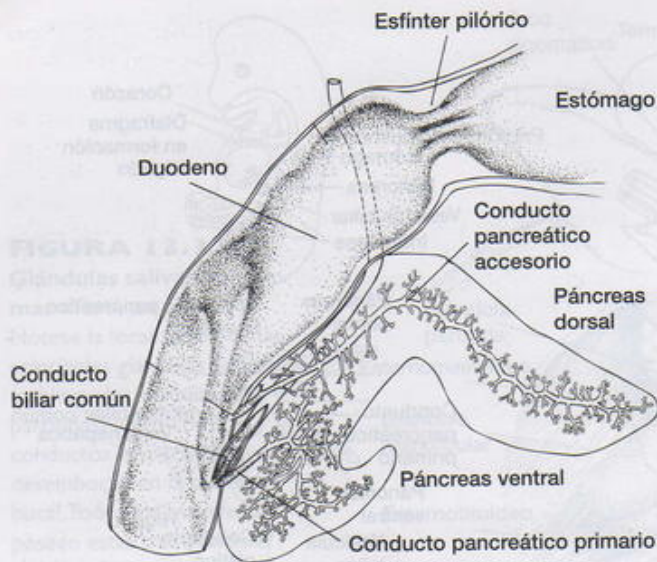
## Páncreas

El desarrollo embrionario del páncreas está estrechamente relacionado con el desarrollo del hígado. El páncreas surge de dos divertículos impares: el **divertículo pancreático dorsal**, una yema producida directamente del tubo digestivo, y el **divertículo pancreático ventral**, una yema posterior del divertículo hepático. Estos rudimentos pancreáticos dorsal y ventral pueden tener conductos independientes que vierten al intestino, como en algunos peces y anfibios, o pueden fusionarse, como en los amniotas, para formar una glándula pancreática común; incluso si se fusionan, cada rudimento puede retener conductos separados que comunican con el intestino, como en los caballos o en los perros, o compartir un conducto común, como en el hombre, en los cerdos y en las vacas.

Tanto si es uno como si son dos, los conductos desembocan en la porción duodenal del intestino y liberan un producto exocrino alcalino, el **jugo pancreático**, compuesto principalmente por la enzima proteolítica **tripsina**, y también se segregan las amilasas para la digestión de los hidratos de carbono. Embebidos en el páncreas se encuentran los pequeños **islotos pancreáticos** (islotos de Langerhans) que producen las hormonas **glucagón** e **insulina**, que regulan a su vez el nivel de glucosa en la sangre. El páncreas es por ello tanto una glándula exocrina que produce el jugo pancreático como una glándula endocrina que produce insulina y glucagón (Fig. 13.40). Tanto el epitelio exocrino como el endocrino del páncreas surgen embriológicamente del endodermo, inducido por el mesénquima circundante.

El páncreas está presente en todos los vertebrados, tanto como una glándula exocrina (células del páncreas), como una glándula endocrina (islotos pancreáticos), aunque no siempre está organizado en un órgano discreto. En los ciclóstomos, el páncreas exocrino está disperso por toda la submucosa del intestino y también sobre el hígado. En las larvas de ciclóstomos, el





**FIGURA 13.40** Conductos pancreáticos en el panda gigante. Los páncreas dorsal y ventral se unen en un órgano común pero mantienen sus conductos separados, que se comunican con el duodeno. El conducto pancreático accesorio drena el páncreas dorsal. El conducto pancreático primario drena el páncreas ventral y se comunica con el duodeno a través del conducto biliar común.

Según D. D. Davis.

páncreas endocrino (islotas) aparentemente tiene folículos sin conductos que se localizan en la submucosa en la parte anterior del intestino. En los mixinos, los folículos endocrinos se desarrollan como grupos discretos encapsulados cerca de la abertura del conducto biliar en el intestino. Reciben su propio aporte vascular profuso. En las lampreas adultas, el páncreas endocrino es una parte diferenciada de tejido cercana al conducto biliar y separado del páncreas exocrino disperso a lo largo del propio intestino. En los elasmobranquios, el páncreas está a veces disperso a lo largo del curso de los vasos sanguíneos dentro del hígado o, como en los tiburones, forma una glándula discreta con componentes exocrino y endocrino asociados. En los peces óseos, existe un páncreas endocrino y exocrino diferenciado y los islotas pancreáticos están claramente delineados. En los tetrápodos siempre está presente un páncreas endocrino y exocrino como un órgano discreto situado cerca del duodeno.

Páncreas endocrino (p. 594)

## Función y evolución del sistema digestivo

### Absorción

La absorción del alimento comienza en el estómago, el agua, las sales y los azúcares simples con frecuencia atraviesan la mucosa y son absorbidos por los capilares sanguíneos; sin embargo, en la mayor parte de los vertebrados, los productos finales de la digestión se forman y absorben normalmente en el intestino.

La absorción del alimento depende del área disponible y del tiempo empleado en el tubo digestivo. Características tanto anatómicas como microscópicas pueden incrementar el área superficial. Las numerosas vellosidades microscópicas sobre el revestimiento epitelial del intestino incrementan en muchas veces el área disponible para la absorción. Grosso modo, la válvula espiral que se encuentra en el intestino de muchos peces sirve para empujar al alimento a través del canal sinuoso e incrementa el tiempo que está expuesto a la digestión. En los vertebrados herbívoros, el intestino puede ser bastante largo y los ciegos, numerosos. Estas modificaciones prolongan el tiempo que tarda el alimento en pasar por el intestino y permite a la fermentación microbiana digerir mejor la celulosa.

Los intestinos largos presentan un problema de empaquetamiento. En los monos y otros herbívoros, el espacio abdominal se expande después de una abundante comida, lo que produce un vientre más abultado. Raras veces se requiere una reorganización estructural. En los dinosaurios ornitomisquios, por ejemplo, el hueso púbico está girado hacia atrás, agrandando el área abdominal.

La aparición de un intestino largo y diferenciado en los vertebrados terrestres se correlaciona con mayor necesidad para conservar agua. La mucosa del intestino grueso contiene principalmente numerosas glándulas mucosas, de tal forma que la digestión se produce por las enzimas que vienen desde el intestino delgado con el quimo y por la acción de los microorganismos residentes. El intestino grueso retiene el quimo para que los electrolitos y el agua segregados en la parte superior del tubo digestivo puedan ser reabsorbidos por el cuerpo. En los vertebrados inferiores, el intestino grueso reabsorbe los electrolitos y el agua producidos por los riñones. Los riñones de los anfibios, de los reptiles y de las aves tienen limitada su capacidad para concentrar orina. Gran parte del sodio y del agua de la orina se reabsorbe en la cloaca donde desembocan los conductos que vienen de los riñones. Además, las ondas peristálticas retrógradas pueden producir un reflujo de material desde la cloaca hacia el intestino grueso y los ciegos, ofreciendo otra oportunidad para reabsorber estos productos secundarios.

La peristalsis retrógrada esencialmente prolonga el tiempo que el quimo está en el tubo digestivo. En algunas aves paseriformes, la peristalsis retrógrada obliga al contenido intestinal a volver a la molleja. Esto parece especialmente característico de las aves que se alimentan de frutas con cubiertas ceras de grasas saturadas. Cuando el quimo céreo llega al duodeno, se liberan grandes cantidades de sales biliares y lipasas pancreáticas. Esta mezcla se desplaza con el reflujo al eficaz molinillo emulsor, la molleja, para un procesamiento posterior. Entonces, los ácidos grasos saturados de la cera se pueden descomponer y asimilar más eficientemente.

### Heces

Para algunos animales, las heces son una fuente de alimento. Los tinamús, una familia de aves neotropicales, los conejos, las liebres, muchos roedores e incluso los gorilas se comen sus heces, un comportamiento denominado **coprofagia**, pero las que se comen normalmente proceden sólo del ciego, no del intestino principal, pues el ciego se vacía muy temprano por la mañana y son sólo estos excrementos los que se consumen. Dentro del tubo digestivo también existe un proceso de selección en la unión ciego-intestino. Los líquidos y las partículas finas son desviadas hacia el ciego para una fermentación



extensa y las fibras más gruesas son excluidas; por tanto, la fibra gruesa que evita pasar por el ciego no es reingerida y sólo un pequeño porcentaje del quimo del ciego es consumido una segunda vez. La coprofagia permite la reingestión, una nueva oportunidad para que el tubo digestivo recupere, a lo largo de todo su recorrido, los productos de la fermentación, concretamente vitaminas (K y todas las B), aminoácidos y ácidos grasos volátiles; si se impide la coprofagia, el animal puede necesitar complementos vitamínicos para mantenerse sano. La coprofagia se ha observado en cautividad en simios, cérvidos y otros animales, pero se desconoce si tal comportamiento es importante en estos grupos en la vida salvaje<sup>1</sup>.

En el koala, un marsupial de Australia, la cría recién nacida durante el crecimiento come heces como un alimento de transición entre la leche y las hojas. La madre koala alimenta con sus propios excrementos a la cría de seis meses para comenzar el proceso de destete, pasar a las heces y después a las hojas de eucalipto.

El olor de las heces puede alertar a un depredador de la presencia de una cría vulnerable. Entre muchos herbívoros que se esconden de los depredadores, el animal joven no expulsa las heces hasta que su madre no le lame. El lamido estimula la expulsión de las heces, que la madre come de forma que éstas no se acumulan en los lugares donde las crías se esconden y no dejan un olor delatador. Muchas aves jóvenes empaquetan sus heces. Cuando las heces se mueven hasta la cloaca, sus paredes segregan una bolsa de moco que envuelve al quimo; los padres se llevan estos paquetes de heces sucias, contribuyendo tanto a mantener limpio el nido (el nido no es hediondo) como a eliminar las heces olorosas que podrían atraer la atención de un depredador.

## Degradación mecánica del alimento

El propósito de la manipulación mecánica del alimento es mejorar el acceso a las enzimas digestivas. Los dientes al morder pueden agujerear un exoesqueleto (artrópodos), que de otra forma seguiría siendo impermeable, o una armadura de protección (armadura ósea) de la presa y permitir a las enzimas digestivas invadir el tejido. Algunos peces y salamandras acuáticas con frecuencia escupen la presa capturada sólo para agarrarla de nuevo con las mandíbulas; mientras repiten este proceso, los pequeños dientes atraviesan la resistente piel externa de la presa.

## Masticación

La masticación se produce en algunos peces y lacértidos, pero es característica de los mamíferos. El proceso de masticación reduce un gran bolo a partículas más pequeñas de tal forma que las enzimas digestivas pueden actuar sobre un área mayor.

Las propiedades físicas del alimento gobiernan el proceso de masticación. Alimentos blandos, pero tendinosos, como el músculo o la piel, se pueden cortar mejor con los bordes cortantes de las muelas carniceras especializadas de los carnívoros, por ejemplo; cuando estas muelas tanto superiores como inferiores se cierran, se deslizan muy fuertemente unas contra las otras, como unas tijeras, cortando el alimento en trozos más pequeños (Fig. 13.41a). Los alimentos fibrosos, como las hierbas y otros vegetales, se rompen mejor machacándolos. Los molares de los

ungulados, los subungulados y los roedores tienen las superficies oclusales engranadas. Cuando las mandíbulas se mueven de un lado a otro, estas superficies de los dientes encajan unas sobre otras y se deslizan para romper las fibras vegetales. La masticación mecánica tritura las resistentes fibras vegetales y rompe las paredes celulares, exponiendo así el citoplasma del interior a las enzimas digestivas (Fig. 13.41b). Los alimentos muy duros, como las nueces y las semillas, ceden mejor a la compresión, como la de un mortero; los molares, al deslizarse unos sobre otros, pulverizan este tipo de alimento en piezas más pequeñas (Fig. 13.41c).

## Mollejas

La reducción del alimento por la acción mecánica no se restringe únicamente a los dientes, la acción de mezcla del estómago y el intestino también contribuye a ello, y la molleja representa una región especializada dedicada a esta función. Se seleccionan piedras duras, se ingieren y se retienen en la molleja, donde su uso repetido las alisa. La molleja muscularizada trabaja contra el bolo con las piedras ingeridas y lo tritura en piezas más pequeñas. Finalmente, se ingieren más piedras para reemplazar aquellas que se han molido con el alimento. La molleja es especialmente importante en animales que procesan material vegetal con paredes de celulosa resistentes. Se han encontrado las «piedras de molleja» en las regiones abdominales de algunos fósiles de dinosaurios herbívoros. Alisadas y pulidas, estas piedras ofrecen una evidencia indirecta de que algunos dinosaurios grandes tenían mollejas especializadas. Los cocodrilos y los caimanes también poseen mollejas que también está desarrollada en las aves, especialmente en aquéllas que se alimentan de semillas.

## Degradación química del alimento

Las enzimas del hígado, del páncreas y de la pared mucosa del intestino digieren el alimento cuando pasa por el tubo digestivo, pero en algunas especies, la digestión química comienza en la boca y, normalmente, implica la digestión de los hidratos de carbono por la amilasa.

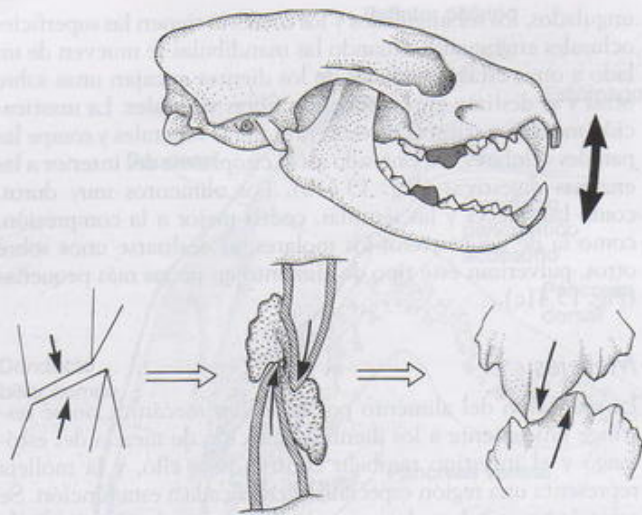
Los productos finales de la digestión son aminoácidos, azúcares y ácidos grasos, así como también vitaminas y oligoelementos indispensables para el crecimiento y manutención del organismo. La mayor parte de estos productos finales proceden de la descomposición de tres clases de macromoléculas: proteínas, hidratos de carbono y grasas. Las enzimas digestivas son proteínas normalmente sensibles al pH y la temperatura, inactivándose la mayoría a temperaturas por encima de los 45 °C. Muchas enzimas reciben nombre por el sustrato sobre el que actúan, al cual se le añade el sufijo *-asa*.

Las **proteasas** digieren proteínas rompiendo sus enlaces peptídicos. La digestión de las grasas comienza con la emulsión de grandes glóbulos en otros más pequeños. (Los detergentes domésticos actúan de esta forma para romper la grasa en pequeñas gotas.) La bilis, producida por el hígado, es uno de los principales agentes emulsionantes del cuerpo. La emulsión es un proceso físico, no químico, porque no rompe enlaces químicos en las grasas. Esto lo hacen las **lipasas**, que químicamente rompen las largas moléculas de ácidos grasos en cadenas más pequeñas. La emulsión incrementa la superficie de las grasas expuesta a estas lipasas.

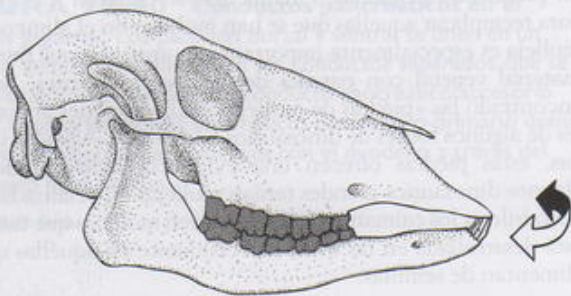
La digestión de los hidratos de carbono produce azúcares simples, uno de los hidratos de carbono más importantes es la celulosa, un componente estructural de todas las plantas, que es

<sup>1</sup> N. del T. Este comportamiento (la coprofagia) se ha observado con frecuencia en los gorilas de montaña en libertad con evidentes ventajas dietéticas (Dian Fossey, «Gorilas en la Niebla», 1988, Salvat Editores).





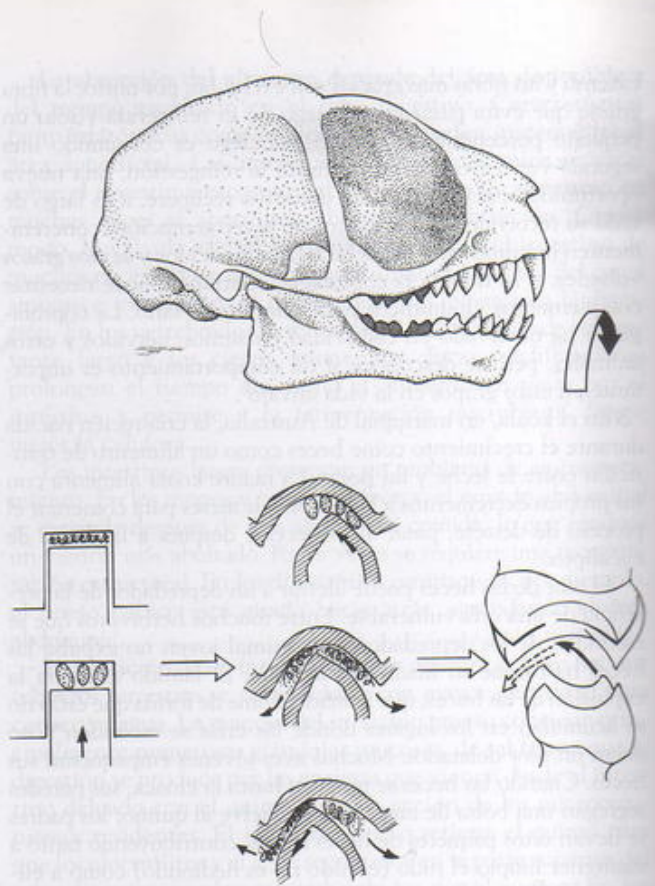
(a) Muelas carníceras



(b) Dientes trituradores

insoluble y extremadamente resistente al ataque químico. Muchos herbívoros dependen de ella como principal fuente de energía, por lo que es sorprendente que ningún vertebrado sea capaz de fabricar **celulasas**, las enzimas que pueden digerir la celulosa. Los microorganismos simbióticos, bacterias y protozoos, que viven en el tubo digestivo del hospedador vertebrado producen celulasas para descomponer la celulosa de las plantas ingeridas. El proceso de degradación de la celulosa se conoce como **fermentación**, la cual produce ácidos orgánicos que son absorbidos y utilizados en el metabolismo oxidativo. El dióxido de carbono y el metano ( $\text{CH}_4$ ) son productos secundarios inutilizables que se liberan al eructar.

En muchos vertebrados herbívoros, algunas partes del tubo digestivo están especializadas como cámaras de fermentación en las que los microorganismos simbióticos finalmente digie-



(c) Dientes compresores

**FIGURA 13.41 La masticación en los mamíferos.**

(a) Cráneo de un carnívoro en el que se muestra la posición de las muelas carníceras (sombreadas). Las muelas carníceras funcionan como unas tijeras para cortar los alimentos blandos pero tendinosos. (b) Cráneo de artiodáctilo que muestra la posición de los dientes trituradores (sombreados). Las superficies oclusales engranadas de estos dientes trituran los alimentos fibrosos. (c) Cráneo de un primate donde se muestra la posición de los dientes compresores (sombreados) que pulverizan los alimentos duros.

Según Hiimae y Crompton.

ren la celulosa. Debido a que la fermentación microbiana es relativamente lenta, y la celulosa relativamente resistente, estas cámaras son con frecuencia bastante grandes y largas. La fermentación microbiana puede ocurrir en estómagos o en sacos especializados que desembocan en el intestino y se conocen, respectivamente, como fermentación gástrica e intestinal.

**Fermentación gástrica**

Cuando la digestión de la celulosa se centra en, o cerca de, un estómago especializado, se denomina **fermentación gástrica**. En general, los animales en los que la fermentación microbiana se produce dentro del esófago y también en el estómago se denominan **fermentadores gástricos** (Fig. 13.42a,b). En las

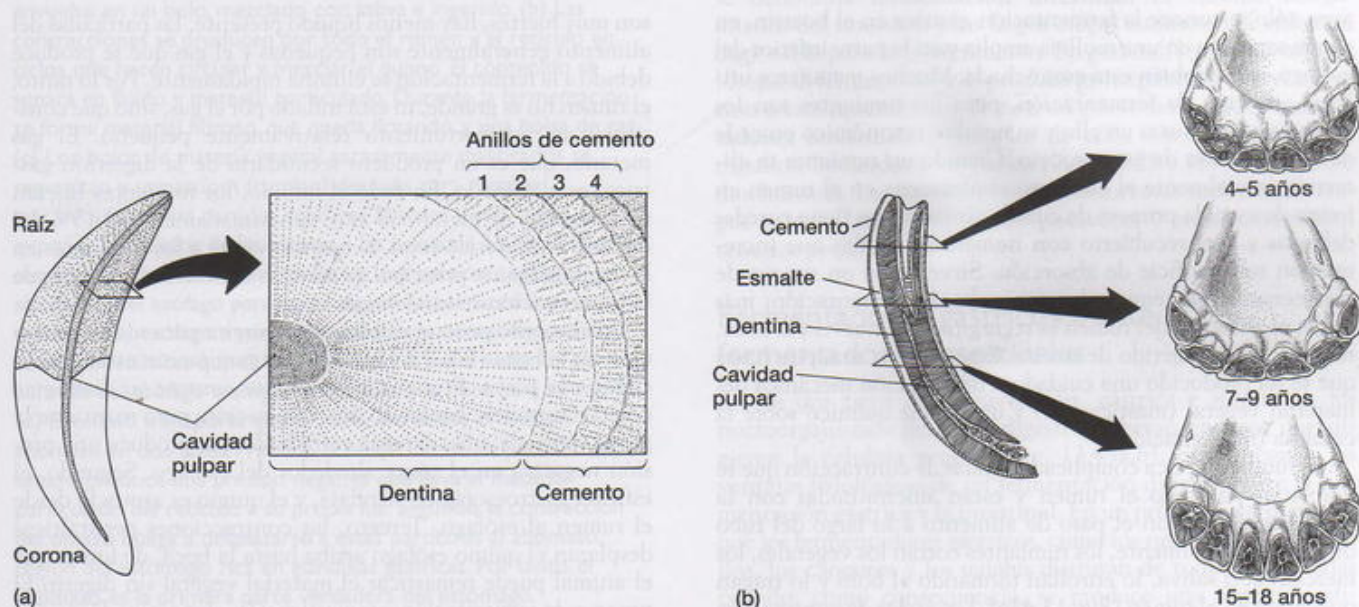


El viejo dicho «a caballo regalado no le mires el diente» significa que si a usted amablemente le regalan un caballo, no insulte al donante buscando defectos en el regalo. Se basa en el hecho de que cuando los caballos trituran el alimento fibroso, sus dientes se desgastan. Finalmente, incluso los dientes hipodontos se reducen a pequeñas yemas. Mirar la boca de un caballo, por tanto, es una forma bastante aproximada para averiguar la edad y por ello el valor de un caballo.

Estimar la edad de los animales interesa no sólo a los propietarios de los caballos. Generalmente, los animales más grandes viven más que los más pequeños, pero no siempre. Algunos murciélagos viven tanto como los osos. Las víboras pequeñas pueden vivir casi tanto como las pitones. Las edades de los miembros de una población son importantes para los

biólogos que estudian la vida salvaje. Una carencia de individuos jóvenes puede implicar un descenso importante de nuevos miembros reproductores en la población. Por otro lado, si hay pocos individuos mayores, puede haber demasiado pocos jóvenes nacidos para criar y sostener a la población. Las decisiones de gestión se basan en esa información, pero ¿cómo calculan los biólogos la edad de los miembros de una población? Una forma de hacerlo, aunque un poco burda, es examinar la altura del diente. Cuanto más corta es la corona más años tiene el individuo. Otra forma es examinar la anchura del canal pulpar. Dentro del diente, los odontoblastos continúan añadiendo capas de dentina lentamente a las paredes internas de la cavidad pulpar durante toda la vida del individuo. Por ello, la cavidad pulpar se estrecha progresivamente con el

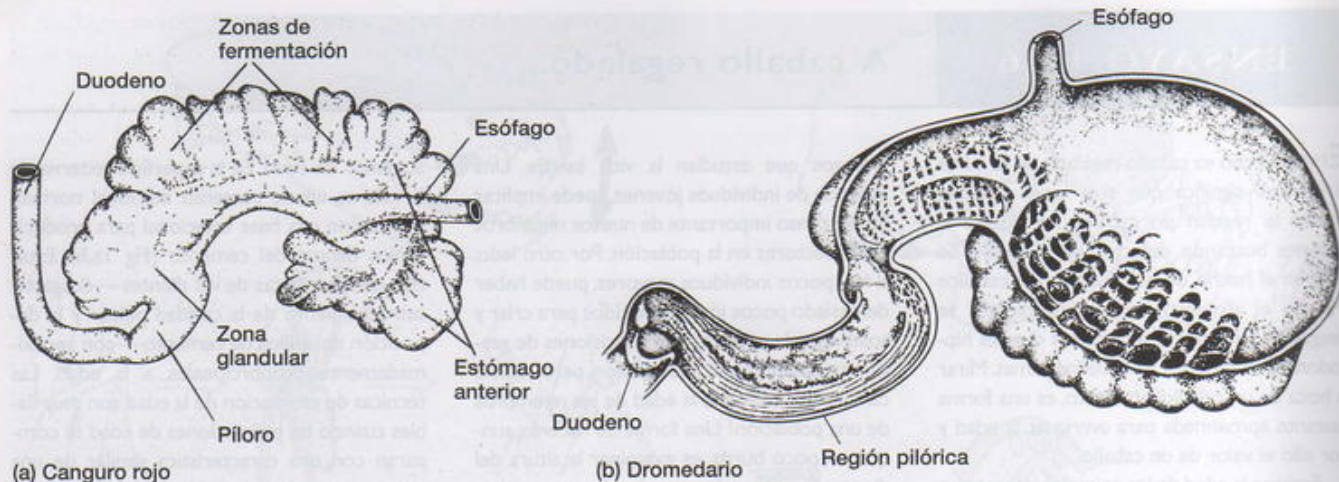
aumento de edad. En la superficie externa de la raíz, se añade cemento adicional normalmente con una base estacional para producir anillos dentro del cemento (Fig. 1a,b). Estas tres características de los dientes —desgaste, estrechamiento de la cavidad pulpar y la deposición de anillos de cemento— son aproximadamente proporcionales a la edad. Las técnicas de estimación de la edad son muy fiables cuando las estimaciones de edad se comparan con una característica similar de una muestra que tiene individuos de edad conocida. Por supuesto, en los vertebrados inferiores, donde los dientes nuevos reemplazan a los viejos, estas técnicas no funcionan, pero en los mamíferos, que sólo tienen un juego de dientes permanentes para que duren toda la vida, estas tres características dentales son indicadores aproximados de edad.



**FIGURA 1** Técnicas empleadas para determinar la edad de los dientes de los mamíferos. (a) Canino superior de un carnívoro. Una sección transversal a través de la raíz pone de manifiesto los anillos de cemento externo a la dentina. La tasa rítmica de formación de estos anillos se puede calibrar si los biólogos primero estudian caninos de grupos de edad conocida en la misma especie. Entonces, contando los anillos en los diente de individuos en libertad, pueden determinar la edad de individuos de la población y estimar la estructura por edades de tal población. (b) Dientes de caballo. El uso progresivo con la edad desgasta los dientes del caballo pasando por varios niveles, quedando expuestas diferentes capas del diente. Examinando estos dientes y comparándolos con dientes de edad conocida, los biólogos pueden identificar el patrón característico de las coronas y la edad aproximada del caballo.

(b) Según DeLahunta y Habel.





**FIGURA 13.42** La fermentación en el estómago. (a) Estómago de un canguro. (b) Estómago de un dromedario. Las bacterias del estómago liberan celulasas que rompen la celulosa, dejándola disponible para la absorción. Tanto en el canguro marsupial como en el dromedario placentario evolucionaron independientemente estómagos que contienen bacterias para fermentar las plantas fibrosas que constituyen gran parte de sus dietas.

(a) Según Dawson; (b) según Pernkopf.

aves, sólo se conoce la fermentación gástrica en el hoatzin, en el que se realiza en una molleja amplia y en la parte inferior del esófago, que también está ensanchada. Muchos mamíferos utilizan este tipo de fermentación, pero los rumiantes son los mayores especialistas en ello y su nombre taxonómico procede de la realización de este proceso. Cuando un rumiante se alimenta, inicialmente el alimento se almacena en el rumen en forma de saco, la primera de cuatro cámaras, que tiene paredes delgadas y está recubierto con numerosas papilas que incrementan su superficie de absorción. Sirve como un tanque de almacenamiento temporal y una cuba de fermentación; más tarde, el alimento del rumen es regurgitado de nuevo a la boca, remasticado e ingerido de nuevo. Este proceso se repite hasta que se ha producido una cuidadosa degradación mecánica del material vegetal (masticación) y un ataque químico sobre la celulosa (fermentación).

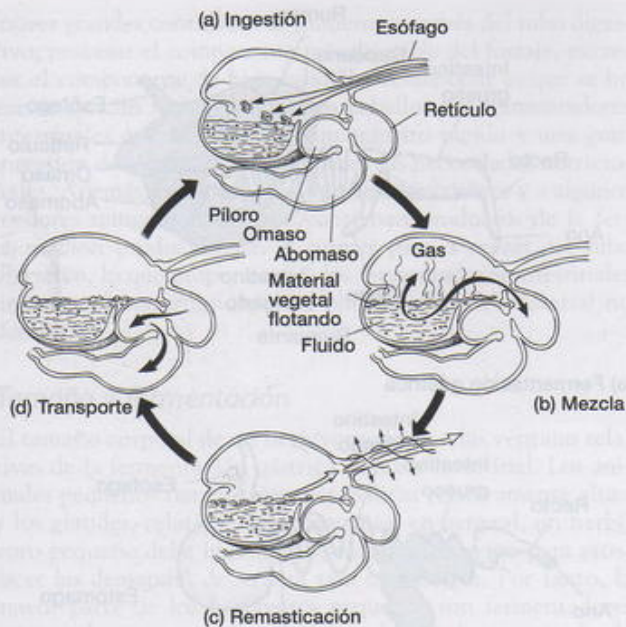
El rumiar implica complicadas ondas de contracción que se desplazan por todo el rumen y están sincronizadas con la remasticación y con el paso de alimento a lo largo del tubo digestivo. Inicialmente, los rumiantes cortan los vegetales, los mezclan con saliva, lo enrollan formando el bolo y lo tragan quedando en el rumen (Fig. 13.43a). Los ciclos de contracción pasan por el rumen y el retículo para hacer circular y mezclar el alimento ingerido con los microorganismos. En las vacas domésticas que comen heno, esta mezcla también se traduce en una separación física de las partículas gruesas y finas del alimento. Las partículas pequeñas se hunden en el fluido que se acumula ventralmente dentro del rumen. Las fibras vegetales grandes, no digeridas, flotan en la parte superior de este fluido. El gas metano que se forma durante la fermentación se acumula sobre el fluido y las fibras vegetales (Fig. 13.43b). En los rumiantes salvajes, en el retículo se recogen partículas mucho más finas que en el rumen. Sin embargo, al comer el forraje natural, que generalmente es pobre, no se produce dicha separación física del alimento en partículas gruesas y finas como ocurre en el rumen de las vacas. En lugar de ello, en los rumiantes salvajes, las contracciones musculares del rumen

son muy fuertes, hay menos líquido presente, las partículas del alimento generalmente son pequeñas y el gas que se produce debido a la fermentación se elimina rápidamente. Por lo tanto, el rumen no es grande, ni está inflado por el gas, sino que constituye un compartimiento relativamente pequeño. El gas metano, que es un producto secundario de la digestión gástrica, es eliminado. En todo el mundo, los rumiantes liberan 60 toneladas de metano al año, aproximadamente el 15% del metano atmosférico total, lo que convierte a los rumiantes en la segunda fuente principal de metano atmosférico, después de la fermentación natural vegetal.

El alimento poco masticado se regurgita para su remasticación en la boca (Fig. 13.43c). En la regurgitación están implicados tres pasos. Primero, el rumiante contrae su diafragma como si estuviese haciendo una inspiración, pero mantiene la glotis (entrada a la tráquea) cerrada, lo que produce una presión negativa en el tórax alrededor del esófago. Segundo, el esfínter gastroesofágico se relaja, y el quimo es aspirado desde el rumen al esófago. Tercero, las contracciones peristálticas desplazan el quimo esofágico arriba hasta la boca, de forma que el animal puede remasticar el material vegetal sin digerir. El proceso de regurgitación y remasticación, denominado **rumia**, se produce repetidamente hasta que la mayor parte del alimento es desmenuzado mecánicamente. La cantidad de tiempo que un animal emplea rumiando depende proporcionalmente del contenido en fibra del alimento. En el ganado que padece, esto puede ocupar hasta ocho horas cada día y rumiar cada bolo de 40 a 50 veces.

El retículo se contrae para agitar el quimo entre él mismo y el rumen, posiblemente, también separa el material vegetal fino del grueso, preparando el alimento fino para su posterior tránsito por el tubo digestivo. El omaso funciona como una bomba de dos fases para transferir el quimo del retículo al abomaso (Fig. 13.43d). Primero, la relajación de las paredes musculares del omaso aspira el fluido y las pequeñas partículas desde el retículo a la luz del omaso. Segundo, el omaso se contrae para trasladar el quimo al abomaso, que es la parte fúndica





**FIGURA 13.43** Fermentación gástrica en el estómago de un bóvido (basado en el de la vaca doméstica). (a) En los rumiantes, el alimento es cortado, envuelto en un bolo, mezclado con saliva e ingerido. (b) Las contracciones se producen por todo el rumen y el retículo en ciclos que hacen circular y mezclar el quimo. El contenido se separa en fluido y material particulado. Durante la fermentación se forma material fibroso, que queda flotando, y una bolsa de gas. (c) Los bolos de materia vegetal escasamente masticados se regurgitan y remastican (rumian) después para romper mecánicamente las paredes celulares fibrosas y más tarde exponer los tejidos de las plantas a las celulasas. La inhalación al respirar, sin abrir la tráquea, produce una presión negativa alrededor del esófago para llevar algo de este material poco masticado al esófago a través del esfínter gastroesofágico. Las ondas peristálticas que se mueven hacia la parte anterior por las paredes del esófago transportan el bolo a la boca para su rumia. (d) El omaso transporta quimo reducido desde el retículo al abomaso en dos fases. Primero, la relajación de las paredes del omaso produce una presión negativa que lleva el material particulado del retículo a su propia luz. Segundo, la contracción del omaso obliga a desplazarse a estas partículas al abomaso, región del estómago rica en glándulas gástricas. Por tanto, el abomaso es la primera parte verdadera del estómago.

del estómago, en la cual la digestión se produce antes de que el quimo pase al intestino.

En los animales que se alimentan de plantas fibrosas, la combinación de la masticación con el proceso de fermentación es muy eficaz. En el ganado, los ácidos orgánicos que se producen en el rumen constituyen por sí solos el 70% de sus necesidades energéticas totales. Finalmente, el alimento ya remasticado se desplaza a través del retículo hasta el abomaso. El omaso absorbe los ácidos grasos volátiles y el amoníaco y el agua y, al mismo tiempo, separa el contenido en fermentación del rumen y el retículo de los contenidos altamente ácidos. El omaso mueve las partículas de alimento más pequeñas hacia

el abomaso, el verdadero estómago en el cual se produce la hidrólisis ácida y enzimática. Finalmente, el quimo entra en el intestino (Fig. 13.43c).

En el rumiante neonato lactante, el abomaso y el intestino digieren la leche, por lo que la fermentación en el rumen es innecesaria. La leche pasa de largo del rumen de un neonato a través del **surco reticular** que se cierra de forma refleja cuando el neonato ingiere la leche, por tanto, ésta pasa directamente desde el esófago al abomaso por medio del surco reticular.

La fermentación gástrica ha surgido independientemente en otros grupos a parte de los rumiantes. Sólo ligeramente menos elaborado encontramos el estómago multicameral de algunos no rumiantes, como los perezosos comedores de hojas, los monos langures, los pécaris, los hipopótamos, muchos roedores y los damanes. Entre los marsupiales, los ualabís y los canguros dependen de la fermentación microbiana en una región especializada del estómago para digerir las plantas de las que se alimentan (Fig. 13.42a). Sin embargo, sólo los rumiantes, los camellos y algunos marsupiales regurgitan el contenido estomacal y remastican el alimento, lo que junto con la fermentación microbiana se denomina **rumia** en los rumiantes y **mericismo** en todos los no rumiantes.

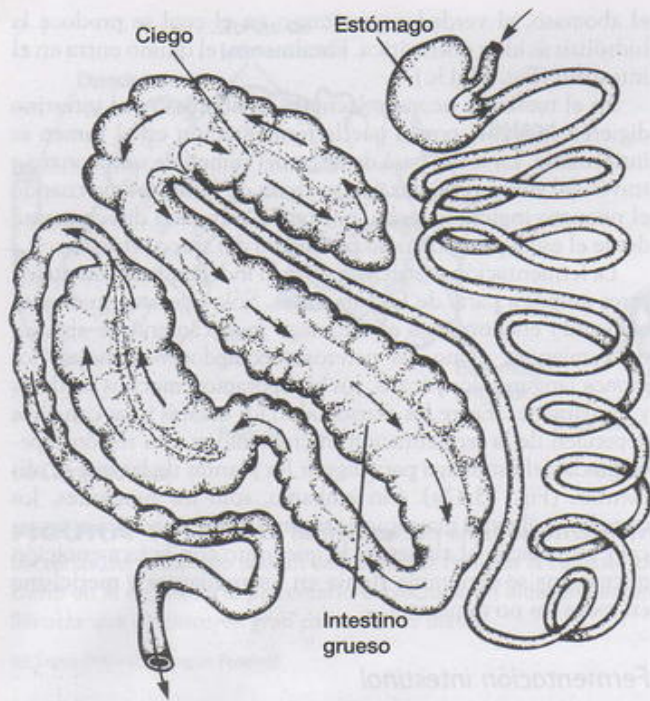
### Fermentación intestinal

La digestión microbiana de la celulosa centrada en el intestino se denomina **fermentación intestinal**. El extenso alargamiento del intestino y los largos ciegos aumentan el volumen disponible para la fermentación. En general, los herbívoros en los que la fermentación se produce principalmente en el intestino o está asociada con él y sus ciegos se denominan **fermentadores intestinales**, ejemplos de ellos son los conejos, los caballos, los cerdos y los koalas (Figs. 13.28 y 13.44), así como muchas aves. Las aves herbívoras y omnívoras suelen tener ciegos grandes, mientras que las piscívoras y granívoras suelen tenerlos pequeños.

### Fermentadores gástricos frente a fermentadores intestinales

En los dos tipos de fermentación, gástrica e intestinal, los microorganismos del tubo digestivo liberan enzimas que digieren la celulosa vegetal (Fig. 13.45a,b). Sin embargo, las ventajas fisiológicas de tal fermentación difieren entre la fermentación gástrica y la intestinal. En un primer vistazo, parece que los fermentadores gástricos, como los rumiantes, los camellos, los canguros y los ualabís disfrutan de todas las ventajas cuando, como consecuencia, se produce una digestión eficiente. En primer lugar, la fermentación tiene lugar en la parte anterior del tubo digestivo, produciendo los productos finales de la digestión muy pronto en el proceso digestivo, de tal forma que están listos para su absorción en el intestino (Fig. 13.45a). En segundo lugar, el sistema de los rumiantes permite la remasticación y una degradación mecánica de las paredes celulares, moviendo el alimento entre la boca y el rumen a través del esófago, el rumiante puede seguir pulverizando las fibras vegetales. Los distantes ciegos de los fermentadores intestinales hacen este ir y venir imposible. En tercer lugar, el sistema del rumiante convierte gran parte del nitrógeno, que en la mayoría de los vertebrados es un producto de desecho, en una fuente de energía, lo que es particularmente útil en los rumiantes cuya dieta es pobre en proteínas. Inicialmente, el sistema digestivo de los rumiantes convierte el nitrógeno en productos de dese-

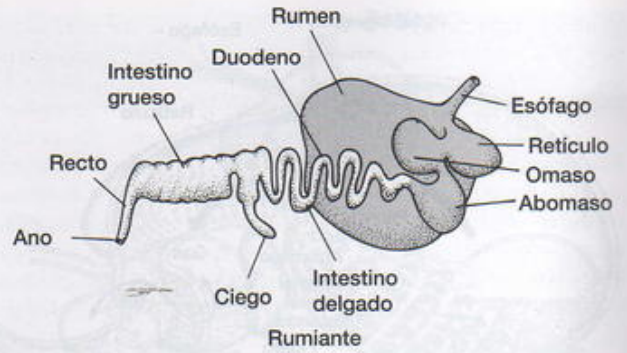




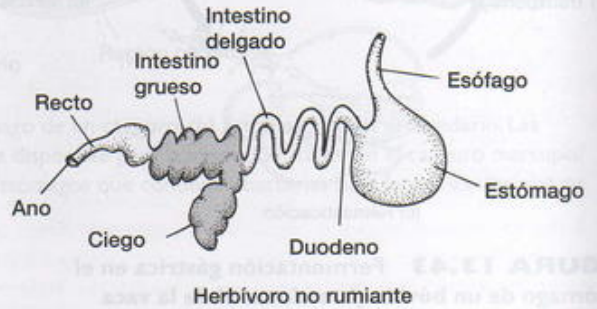
**FIGURA 13.44 Fermentación intestinal en el tubo digestivo de un caballo.** El ciego actúa como un divertículo en la unión entre los intestinos delgado y grueso. En el ciego, la fermentación microbiana del quimo ayuda a romper las paredes de las células vegetales. El proceso de fermentación continúa en el intestino grueso.

cho como el amoníaco o la urea. El nitrógeno en forma de amoníaco es un subproducto de la fermentación de las proteínas en el rumen (y de la desaminación de los aminoácidos en el hígado). Los microorganismos toman el amoníaco y lo utilizan para fabricar sus propias proteínas celulares. Periódicamente, el rumen se contrae lanzando estos microorganismos al abomaso y al intestino, donde, como cualquier alimento, son digeridos y sus proteínas de alta calidad son absorbidas, finalmente, la gran capacidad de almacenaje del rumen significa que el animal puede acumular rápidamente una gran cantidad de alimento en un lugar expuesto y después retirarse a un lugar más seguro para digerirlo.

Los fermentadores gástricos también son capaces de convertir la urea, otro producto de desecho, en una fuente de energía; por ejemplo, un camello que se nutre de alimento prácticamente libre de proteínas apenas excreta urea en su orina. Desde luego, la urea se forma durante el metabolismo, pero entra de nuevo en el rumen, parcialmente por transporte directo a través de la pared del rumen y parcialmente por la saliva del camello. En el rumen, la urea se descompone en dióxido de carbono y amoníaco. Los microorganismos absorben también este amoníaco y lo combinan con otros compuestos para obtener proteínas celulares. Finalmente, además de utilizar el amoníaco, los microorganismos también contribuyen a la digestión de la celulosa, un hidrato de carbono de la pared celular de las plantas, en cuya fermentación se producen dióxido de carbono, agua y ácidos grasos volátiles.



(a) Fermentación gástrica



(b) Fermentación intestinal

**FIGURA 13.45 Fermentación gástrica versus intestinal.** (a) Los rumiantes y otros fermentadores gástricos dependen de la temprana acción de la actividad microbiana en el proceso digestivo, ya que los «estómagos» de los rumiantes atacan químicamente la celulosa de las paredes de las células vegetales. (b) En los fermentadores intestinales la fermentación tiene lugar en el intestino grueso y los extensos ciegos.

Por tanto, la fermentación gástrica es especialmente eficiente ya que extrae el máximo incluso del alimento de poca calidad. Los animales rumiantes y no rumiantes han tenido éxito especialmente en los hábitats donde el forraje es escaso, fibroso y pobre, al menos durante parte del año, como en las regiones alpinas (cabras), en los desiertos (camellos), y en regiones con inviernos crudos (bisonte).

Sin embargo, la fermentación intestinal tiene algunas ventajas. Para un fermentador intestinal, el bolo pasa a través de las principales zonas de absorción del tubo digestivo antes de alcanzar los lugares más importantes de fermentación, normalmente los ciegos (Fig. 13.45b). Los nutrientes solubles como los hidratos de carbono, la glucosa y las proteínas se pueden absorber con seguridad antes de que empiece la fermentación. Por el contrario, entre los fermentadores gástricos, la fermentación se produce pronto y muchos de estos nutrientes necesarios son desechados antes de que puedan ser absorbidos. Para compensar la digestión prematura, los fermentadores gástricos deben contar con el lanzamiento ocasional de microorganismos hacia el intestino, donde son digeridos para reemplazar los nutrientes perdidos en la fermentación.

Además, aunque la fermentación gástrica es completa, también es lenta. Para fermentar las plantas fibrosas, el alimento debe ocupar el rumen para un procesado extenso de la celulosa. Donde el forraje es abundante, el fermentador intestinal puede



mover grandes cantidades de alimento a través del tubo digestivo, procesar el componente más digerible del forraje, excretar el componente de baja calidad y reemplazar lo que se ha excretado con forraje fresco. Los caballos son fermentadores intestinales que dependen de un tránsito rápido y una gran ingestión de alimento para satisfacer sus necesidades nutricionales. Además, la coprofagia permite a los conejos y a algunos roedores reingerir heces que contienen productos de la fermentación producidos en el primer paso a través del tubo digestivo, lo que proporciona a los fermentadores intestinales una segunda oportunidad para obtener algo del material no digerido.

### Tamaño y fermentación

El tamaño corporal de un herbívoro afecta a las ventajas relativas de la fermentación gástrica frente a intestinal. Los animales pequeños tienen tasas metabólicas relativamente altas, y los grandes, relativamente pequeñas, en general, un herbívoro pequeño debe ingerir la comida rápidamente para satisfacer las demandas de su alta tasa metabólica. Por tanto, la mayor parte de los herbívoros pequeños son fermentadores intestinales con una digestión basada en el paso rápido de forraje abundante y de calidad relativamente alta. Por el contrario, los grandes herbívoros tienen tasas metabólicas bajas y proporcionalmente un volumen mayor en el que procesar el alimento. Para los rumiantes grandes, por lo tanto, el tránsito más lento del alimento no origina que la digestión vaya más lenta que la demanda metabólica porque la tasa metabólica es también menor y el volumen del rumen empleado para la digestión es relativamente mayor. Sin embargo, de forma similar, los no rumiantes pueden también disfrutar de algunas ventajas. De hecho, si el tamaño corporal es lo bastante grande, los fermentadores intestinales pueden llevar a cabo una digestión relativamente completa, aproximándose a la de los rumiantes. Por ello, los grandes herbívoros, tanto si son rumiantes como si no, pueden obtener más energía del material vegetal que los herbívoros pequeños. Los rumiantes de tamaño corporal intermedio parecen tener ventaja sobre los no rumiantes del mismo tamaño, pero sólo si la calidad del forraje es baja.

Los primeros rumiantes de los que tenemos registro fósil eran pequeños, sin embargo, como acabamos de ver, la digestión lenta en el rumen de los herbívoros pequeños es una desventaja comparada con el rápido paso del alimento en los no rumiantes, lo que condujo a la sugerencia de que el rumen probablemente evolucionó inicialmente para tener otras funciones, como la eliminación de la toxicidad en sustancias tóxicas o la síntesis de proteínas. Más tarde, cuando se extendieron las praderas, la parte anterior del tubo digestivo se preadaptó para los herbívoros de tamaño medio, que requerían un procesado eficiente de este forraje fibroso.

### Digestión de toxinas

El tubo digestivo ha evolucionado para hacer mucho más que reducir el alimento a sus productos finales, haciéndolos disponibles para el organismo. Muchos animales tienen tubos digestivos implicados en la eliminación de la toxicidad de productos químicos potencialmente venenosos del alimento. El koala vive con una dieta exclusiva de hojas de eucalipto. Existen unas 500 especies de eucaliptos en Australia y al koala le gustan como alimento quizás una docena de ellas. Debido a que las plantas no pueden huir de los animales herbívoros, muchas

producen defensas químicas que hacen que sus tejidos sean de sabor desagradable o tóxicos para los herbívoros. Ejemplos de ello son los taninos en las uvas, la cafeína en el café y el cannabis en las hojas de marihuana. Estos productos químicos son amargos o repulsivos, por lo que los animales los evitan. Algunos producen alteración en el estado de alerta, produciendo quizás que un herbívoro esté menos alerta sobre su propia seguridad y por ello se convierte en presa fácil para un depredador atento. Tales compuestos antiherbívoros, de sabor desagradable o tóxicos, se denominan **compuestos vegetales secundarios**, porque no forman parte de la actividad metabólica primaria de la planta. De forma similar, muchos animales presa han desarrollado la capacidad de fabricar toxinas ellos mismos, análogas a las toxinas vegetales secundarias, para disuadir a los depredadores. Las glándulas tóxicas de la piel de la mayor parte de los anfibios son un ejemplo de ello.

Los eucaliptos producen aceites volátiles que son tóxicos para la mayoría de los animales si los ingieren. Gracias a estos compuestos secundarios, pocos herbívoros pueden comer eucaliptos sin peligro. El koala es una excepción, su sistema digestivo puede eliminar la toxicidad de los aceites dañinos y explotar esta fuente de alimento que, en su mayor parte, no puede ser usada por otros herbívoros competidores.

Para muchos rumiantes que comen alimento rico en taninos, la saliva tiene un papel fundamental en la neutralización de los efectos perjudiciales. Además de ser tóxicos, los taninos se unen a las proteínas para disminuir su absorción, por lo que hacen a su vez que la planta sea menos digerible. Sin embargo, los rumiantes que consumen plantas ricas en taninos producen proteínas en la saliva que se unen firmemente a estos taninos cuando el alimento entra en la boca para disminuir su toxicidad inmediatamente. Además, las proteínas de la saliva neutralizan tales compuestos secundarios para disminuir sus futuros efectos perjudiciales sobre la digestión del alimento. No es sorprendente, por tanto, que las glándulas salivales de dichos rumiantes sean normalmente de mayor tamaño. En particular, las glándulas parótidas son tres veces mayores que las de los rumiantes que no se alimentan de plantas ricas en taninos.

### Resumen

El tubo digestivo es un conducto plegado por el que se desplazan los alimentos a partir de los cuales se obtienen los compuestos químicos finales que son necesarios para cubrir las necesidades energéticas del organismo, pero además de realizar este recorrido a través del cuerpo, el alimento también es una fuente de bacterias y virus patógenos, parásitos, y toxinas. Debido a ello, en las paredes de los canales digestivos también hay componentes del sistema linfático, que hacen que el sistema inmunitario esté en las proximidades de estos sitios en los que existe un riesgo para la salud. La función inmunitaria del aparato digestivo es la de actuar como una primera línea de defensa contra los agentes patógenos, los parásitos y los venenos. Los linfocitos que entran y salen del epitelio de la mucosa capturan los antígenos y otras células ayudan a neutralizar los compuestos potencialmente tóxicos. La capacidad de vigilancia y de desintoxicación del sistema inmunitario en el tubo digestivo está muy aumentada en los buitres, y por ello pueden comer alimentos putrefactos que a nosotros nos podrían matar. Sin el sistema inmunitario del tubo digestivo, que actúa para hacer frente a estos peligros de manera inmediata, los vertebrados serían fácilmente colonizados por toda clase de microorganismos indeseables.



El tubo digestivo es un órgano dinámico que responde de manera espectacular a los cambios inmediatos en la cantidad y la calidad del alimento. Con la llegada de la digesta a una sección determinada, ésta entra en actividad tanto mecánica (batido, peristalsis) como química (secreción). Además, la mucosa intestinal responde a los aumentos de las demandas digestivas aumentando su importancia anatómica y su actividad metabólica; este tipo de respuesta se denomina **regulación ascendente**. En las aves y mamíferos, la proliferación celular en las criptas da lugar a células nuevas que se desplazan hacia la superficie y terminan entrando en contacto con la luz intestinal; estas células van siendo sustituidas progresivamente por otras nuevas. Normalmente, todas las células que tapizan el intestino se pueden reemplazar en una semana aproximadamente. Durante la regulación ascendente, la proliferación celular aumenta substancialmente y sobrepasa, con creces, la pérdida de células superficiales, de manera que la mucosa puede llegar a doblar su área superficial para poder cubrir las demandas fisiológicas inmediatas de la digestión. En los reptiles, la regulación ascendente se produce mediante un aumento de la actividad metabólica y por un cambio en la configuración del epitelio que siendo compacto y pseudoestratificado pasa a ser columnar, lo que permite duplicar o triplicar el área intestinal de absorción disponible y cubrir así las demandas digestivas. Este aumento de tamaño afecta a las zonas apicales de las células intestinales, que se llenan con gotas de lípidos, y a una mayor prominencia de los vasos sanguíneos y linfáticos de las paredes de la mucosa. El hígado, también puede mostrar algunos aumentos de tamaño y actividad. En los reptiles, por ejemplo en las serpientes, la regulación ascendente puede producirse entre 24 y 48 horas después de la ingestión del alimento.

Estas respuestas dinámicas del tubo digestivo son totalmente reversibles. Una vez digerida la comida, la mucosa intestinal vuelve a un estado de reposo, con disminución del área superficial por una menor proliferación celular en el tapiz intestinal (aves y mamíferos) o por plegamiento del epitelio (reptiles); también se reducen los capilares sanguíneos y linfáticos, así como el tamaño del hígado; este tipo de respuesta se denomina **regulación descendente**. Muchos vertebrados, si no la mayoría, realizan un periodo normal de ayuno después de la digestión de una comida copiosa y la regulación descendente es común. La mayoría de las aves y de los mamíferos se alimentan de forma continua para poder cubrir las necesidades de su metabolismo endotérmico, por lo que el ayuno es menos común; pero cuando ayunan, las aves y los mamíferos también exhiben una regulación intestinal descendente.

Las aves migratorias pueden ayunar mientras realizan sus largos vuelos y, en ese caso, muestran una regulación descendente del tamaño de sus órganos. La regulación ascendente se activa durante las paradas nocturnas y de reabastecimiento. Las crías lactantes de los mamíferos cuando ingieren más alimentos aumentan el tamaño de su tubo digestivo y cuando las tomas de alimento disminuyen también se reduce el tamaño y la actividad metabólica intestinal.

Las regulaciones ascendente y descendente del tubo digestivo de los vertebrados ilustran su naturaleza dinámica, y no sólo su forma estática. Estos procesos también ilustran el ajuste preciso que existe entre las necesidades fisiológicas y funcionales. En efecto, las diferentes regiones del tubo digestivo pueden tener una regulación ascendente o descendente independientes unas de otras, según estén activas o inactivas, respectivamente. Las capacidades fisiológicas superiores a las demandas inmedia-

tas traen consigo unos costes energéticos adicionales. La regulación descendente representa una forma de reducir tales costes mientras que un animal está ayunando y el órgano no se utiliza. La regulación ascendente representa una respuesta a las demandas digestivas inmediatas y permite el ajuste del tubo digestivo la cantidad (tamaño del alimento) y a la calidad (contenido en celulosa) de la dieta del animal.

Los vertebrados cubren sus necesidades energéticas directamente a partir de los productos químicos finales utilizables de los alimentos que ingieren (proteínas, hidratos de carbono y ácidos grasos). Esta fragmentación de los alimentos hasta obtener las moléculas que los componen es la función primaria del sistema digestivo, que en su forma más simple, es un tubo por el que el bolo alimenticio progresa por peristalsis, se absorben las sustancias que captar de forma directa, y continúan los movimientos de avance de la digesta restante para seguir siendo transformada. El sistema digestivo posee varias regiones especializadas. La lengua y los dientes pueden sujetar o coger el alimento y llevarlo a la boca, en la que el alimento es preparado y condensado en la faringe, una vez tragado, a través del esófago llega hasta el estómago, donde se almacena el alimento, se le agregan compuestos químicos, el bolo se agita mecánicamente y después se va vaciando gradualmente hacia el intestino, en donde se agregan más sustancias químicas digestivas, y continúa la fragmentación de la digesta, para que finalmente, los materiales no digeridos sean evacuados por el extremo final del tubo digestivo.

La fragmentación del alimento se realiza por medios químicos y mecánicos; los primeros humedecen el alimento, lo emulsionan y actúan directamente sobre él para reducirlo a sus productos finales. Dichos productos digestivos son añadidos por glándulas exocrinas asociadas a lo largo de la ruta de paso del alimento, que vacían sus productos a través de conductos en la luz digestiva y por glándulas microscópicas de la mucosa que tapiza la luz, especialmente en el estómago y en el intestino. La digestión mecánica incluye varias maneras de mezclar la digesta y de romperla físicamente en unidades más pequeñas, entre ellas se pueden citar los molares, las mollejas, y la peristalsis y la agitación de las paredes del tubo digestivo.

Estos productos finales de la digestión se absorben a través de la pared digestiva, comenzando en el estómago y aumentando en el intestino, pasando a los plexos capilares y a los quilíferos (sistema linfático). En el tapiz del tubo digestivo hay especializaciones que aumentan la superficie de absorción, como los pliegues de la pared, las vellosidades de la mucosa y las microvellosidades de las superficies de las células.

Cuando los alimentos resisten la digestión o son de poca calidad, suelen desarrollarse diferentes adaptaciones digestivas. Una estrategia es alargar el tiempo que tales alimentos se mantienen en el tubo digestivo, aumentando así su tiempo de exposición al proceso digestivo. Las válvulas espirales enrollan el alimento alrededor de la luz; los intestinos largos alargan la ruta; los ciegos intestinales actúan como bolsas para que se produzcan procesamientos especiales del alimento; y la coprofagia sirve para hacer pasar los alimentos una segunda vez a través del tubo digestivo. Todas estas son maneras de aumentar la exposición del alimento al proceso digestivo. La fermentación representa otra estrategia. Las regiones anterior y posterior del intestino albergan microorganismos simbioses que son especialmente eficaces en la digestión de la celulosa de los alimentos vegetales y en la reutilización de los desechos nitrogenados, a los que convierten en sustancias utilizables.



## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Alexander, R. McN. 1993. The relative merits of foregut and hindgut fermentation. *J. Zool. (London)* 231:391-401.
- Demment, M. W., y P. J. VanSoest. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *Amer. Nat.* 125:641-72.
- Frazzetta, T. H. 1988. The mechanics of cutting and the form of shark teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Zoomorph.* 108:93-107.
- Herring, S. W. 1993. Functional morphology of mammalian mastication. *Amer. Zool.* 33:289-99.
- Hilderbrand, G. V., S. D. Farley, C. T. Robbins, T. A. Hanley, K. Titus, y C. Servheen. 1996. Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Can. J. Zool.* 74: 2080-88.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative review of their digestive system. *Oecologia* 78:443-57.
- Janis, C. 1976. The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30:757-74.
- Johnston, D. H., D. G. Joachim, P. Bachmann, K. V. Kardong, R. A. Stewart, L. M. Dix, J. A. Strickland, y I. D. Watt. 1988. Aging furbearers using tooth structure and biomarkers. En *Wild furbearer management and conservation in North America*, editado por M. Novak, J. A. Baker, M. E. Obbard, y B. Malloch. Ottawa: Ministry of Natural Resources, pp. 228-43.
- Kardong, K. V. 1980. Evolutionary patterns in advanced snakes. *Amer. Zool.* 20:269-82.
- Larson, J. E., y S. W. Herring. 1996. Movement of the epiglottis in mammals. *Amer. J. Phys. Anthro.* 100:71-82.
- Mallatt, J. 1996. Ventilation and the origin of the jawed vertebrates: A new mouth. *Zool. J. Linn. Soc.* 117:329-404.
- Robbins, C. T. 1983. *Wildlife feeding and nutrition*. Nueva York: Academic Press.
- Schwenk, K. 1986. Morphology of the tongue in the tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Lepidosauria), with comments on function and phylogeny. *J. Morph.* 188:129-56.
- Schwenk, K. 2000. An introduction to tetrapod feeding. En *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*, editado por K. Schwenk. San Diego: Academic Press, pp. 21-61.
- Starck, J. M. 2003. Shaping up: How vertebrates adjust their digestive system to changing environmental conditions. *Anim. Biol.* 53:245-57.
- Stevens, C. E., y I. D. Hume. 1995. *Comparative physiology of the vertebrate digestive system*. Nueva York: Cambridge University Press.

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Digestion and Nutrition

Vertebrates: Macroscopic Anatomy of the Digestive System

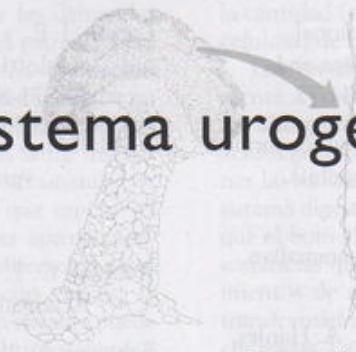
Vertebrates: Microscopic Anatomy of the Digestive System

Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 14

## El sistema urogenital



### INTRODUCCIÓN

#### SISTEMA URINARIO

- Estructura del riñón de los mamíferos
- Desarrollo embrionario
  - De los nefrotomos a los túbulos renales*
  - Teoría tripartita de la organización del riñón*
- Filogenia del riñón
  - Peces*
  - Tetrápodos*
- Estructura y función del riñón
  - Excreción: eliminación de los productos del metabolismo del nitrógeno*
  - Osmorregulación: regulación de los equilibrios hídrico y salino*
- Evolución
  - Preadaptación*
  - Origen de los vertebrados*

#### SISTEMA REPRODUCTOR

- Estructura del sistema reproductor de los mamíferos

#### Desarrollo embrionario

- Gónadas y gametos*
- Conductos genitales*
- Resumen*
- Aparato reproductor femenino
  - Ovarios*
  - Conductos genitales*
  - Oviductos*
  - Útero*
- Aparato reproductor masculino
  - Testículos*
  - Conductos genitales*
  - Órganos copuladores*
- Cloaca
- Vejiga urinaria
- Función y evolución
- Potencia sexual y fertilidad
- Fecundación externa e interna
- Retraso de la gestación

### RESUMEN

### Introducción

La supervivencia depende de muchas cosas: escapar de los depredadores, encontrar la comida, adaptarse al ambiente, etc. Todo esto está encaminado a conseguir reproducirse con éxito, la función principal del sistema reproductor. Por otra parte, el sistema urinario se dedica a realizar unas funciones bastante distintas, a saber: eliminar los productos de desecho, principalmente el amoníaco, y regular los equilibrios hídrico y salino (de electrolitos). Aunque la función urinaria y la reproductora son bastante diferentes, ambos sistemas están unidos formando un sistema urogenital, en el que muchos de los conductos intervienen en ambas funciones.

Anatómicamente, el sistema urinario está formado por los riñones y los conductos a través de los cuales se elimina su producto, la **orina**. El aparato reproductor está constituido por las gónadas y los conductos por los que salen sus productos, es decir, los **espermatozoides** y los **óvulos**. Embriológicamente,

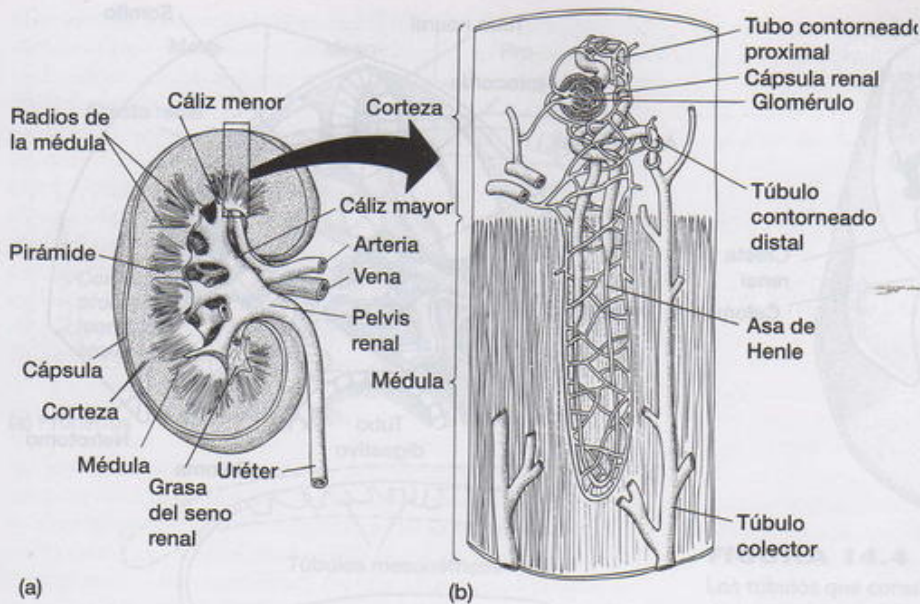
los órganos urinarios y los reproductores derivan de los mismos tejidos, o de tejidos muy próximos, y conservan una relación muy estrecha durante toda la vida del individuo.

### Sistema urinario

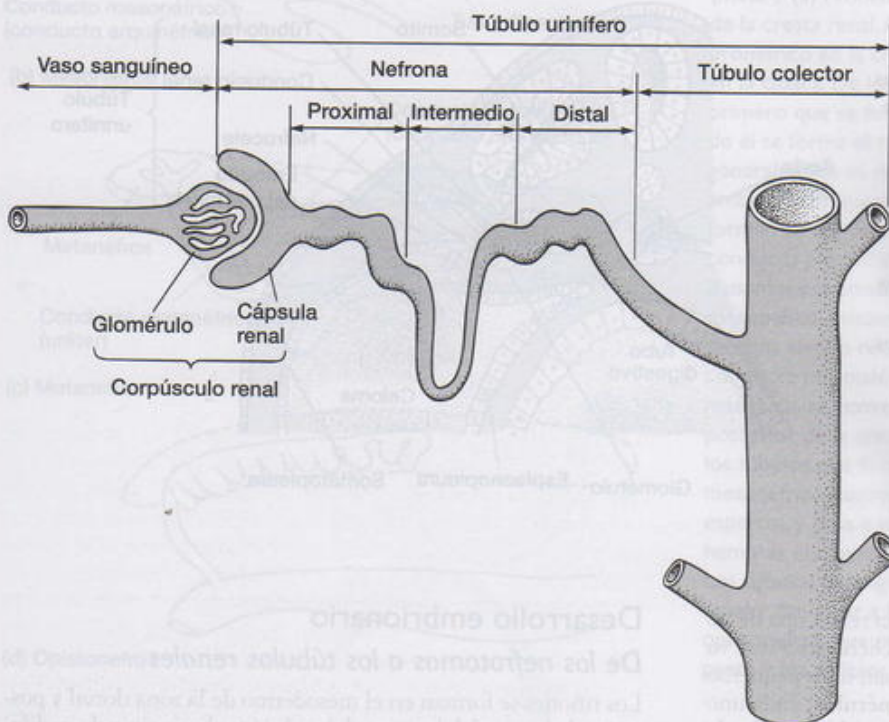
#### Estructura del riñón de los mamíferos

Los riñones de los vertebrados son dos masas de túbulos situadas en la cavidad abdominal en posición dorsal. La orina que se produce en los túbulos al final pasa a la **cloaca** o a su derivado, el **seno urogenital**. Posteriormente, en este mismo capítulo, estudiaremos con cierto detalle los conductos urinarios, cuando se trate el sistema reproductor. En el presente apartado, se estudia el riñón de los mamíferos como modelo para aclarar





**FIGURA 14.1** Estructura del riñón de los mamíferos. (a) Sección de un riñón en el que se pueden apreciar la corteza, la médula y el principio del uréter. (b) El túbulo urinífero se inicia en la corteza, da una serie de vueltas en el interior de la médula y termina volviendo a la corteza, para desembocar en el túbulo colector.



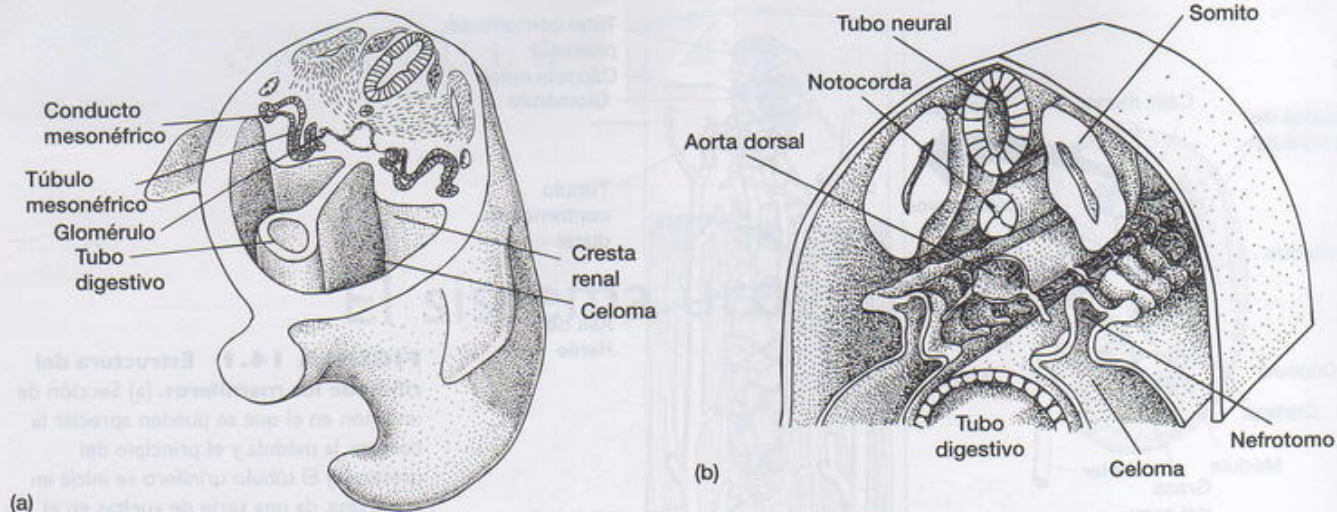
**FIGURA 14.2** Túbulo urinífero. Cada túbulo urinífero está formado por una nefrona y el túbulo colector en el que aquella desemboca. A su vez, cada nefrona está formada por una cápsula renal (o de Bowman) y los túbulos proximal, intermedio y distal. El glomérulo es la red de capilares asociada a la cápsula renal. Por el conducto excretor se transportan hacia el exterior los productos de desecho procedentes de varios túbulos uriníferos.

la terminología que se utiliza al describir la complejidad anatómica de este órgano.

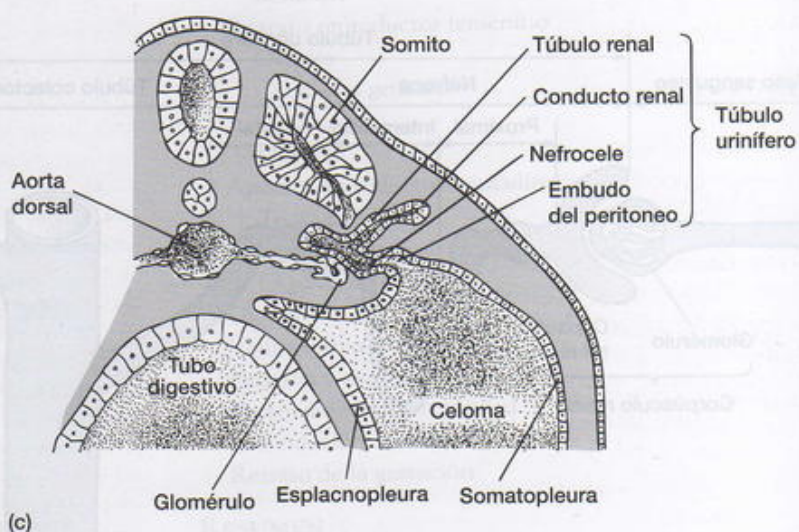
En una sección del riñón de un mamífero se puede ver que está formado por dos partes: una corteza externa y una médula más interna, rodeada por aquélla (Fig. 14.1a). La orina que se produce en el riñón pasa a los cálices menores y de éstos a los cálices mayores, que se reúnen para la formar la pelvis renal, una cámara común que conecta con la vejiga urinaria por medio de un uréter, realizándose la eliminación final de la orina a través de la uretra. En el interior del riñón, la unidad funcional en la que se forma la orina es el túbulo urinífero

(Figs. 14.1 y 14.2). Cada túbulo urinífero está formado por dos partes: una nefrona y un túbulo colector, en el que desemboca la nefrona. La cantidad de túbulos uriníferos varía entre unos pocos cientos, como ocurre en el riñón de los ciclóstomos, y más de un millón, como sucede en cada uno de los riñones de los mamíferos. En éstos, si se colocasen unos a continuación de otros, los túbulos de ambos riñones superarían los 120 km de longitud. La orina se forma en la nefrona. El túbulo colector afecta a la concentración de la orina y la lleva hasta los cálices menores, que representan el inicio del conducto excretor.





**FIGURA 14.3** Desarrollo embrionario de los túbulos renales. (a) Los túbulos renales se desarrollan en el interior de la cresta renal. (b) Antes de esto en el mesodermo de la zona posterior del embrión se desarrollan los nefrotomos segmentarios. (c) En la zona media de cada nefrotomo se diferencia la primera parte de uno de los túbulos renales, la cápsula renal, hacia la cual va creciendo el glomérulo correspondiente. Los glomérulos se forman a partir de evaginaciones de la aorta dorsal. Los extremos laterales de los nefrotomos crecen hacia fuera y se van fusionando unos a otros para formar el conducto renal. Algunas veces el nefrotomo conserva su conexión con el celoma a través de embudos peritoneales ciliados.



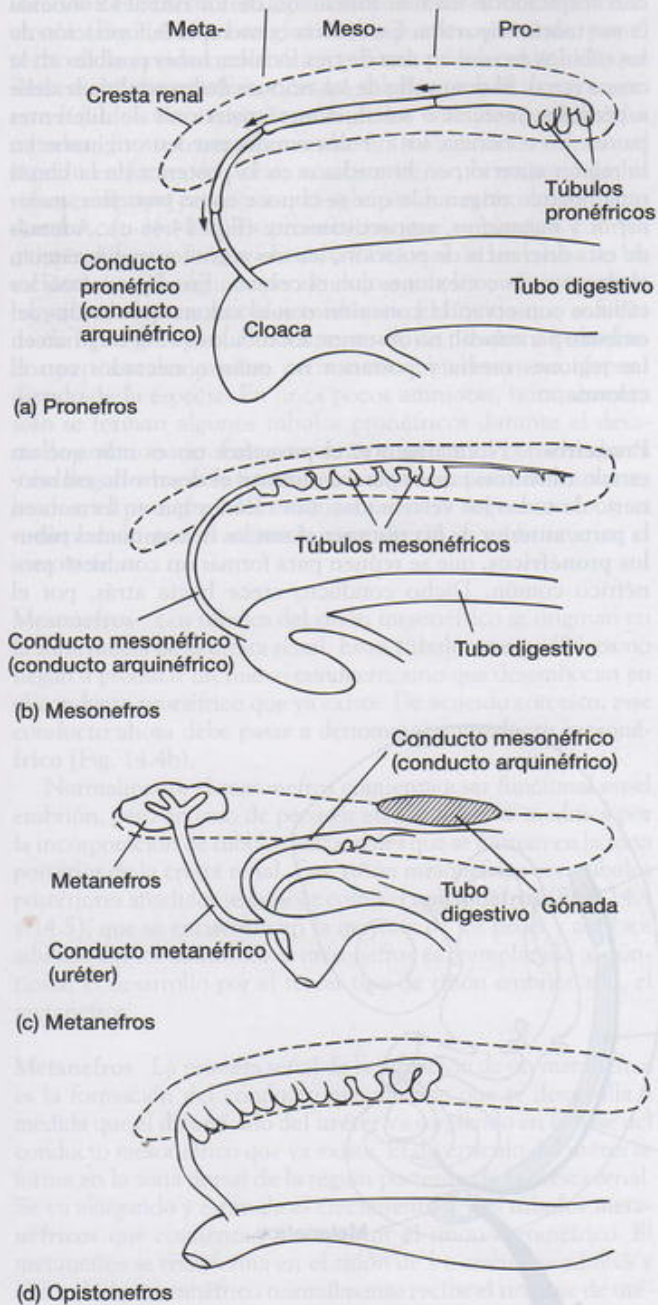
La sangre llega al riñón a través de la arteria renal, una de las principales ramificaciones de la aorta dorsal. Dicha arteria se va ramificando sucesivamente hasta que se forman unas pequeñas redes de capilares que se conocen como **glomérulos**, cada uno de los cuales está asociado a una **cápsula renal** (**cápsula de Bowman**), constituyéndose así la primera parte de una **nefrona**; en conjunto, un glomérulo y una cápsula renal forman un **corpúsculo renal**. A través de las paredes de los capilares se produce un ultrafiltrado, carente de células sanguíneas y de proteínas, que se va acumulando en la cápsula renal antes de pasar, sucesivamente, por el túbulo contorneado **proximal**, el túbulo **intermedio** y el túbulo contorneado **distal**; finalmente, el ultrafiltrado llega a los túbulos colectores. Durante este recorrido, la composición del líquido va variando y el agua es recuperada. Después de circular por el glomérulo la sangre recorre una extensa red de capilares entremezclados con el resto del túbulo urínifero (Fig. 14.1b). Desde éstos, la sangre va pasando a venas cada vez mayores, que la llevan hasta la vena renal que sale del riñón.

## Desarrollo embrionario

### De los nefrotomos a los túbulos renales

Los riñones se forman en el mesodermo de la zona dorsal y posterior de la pared del cuerpo del embrión; al principio de su diferenciación, esta región mesodérmica posterior se expande, formándose una **cresta renal** que hace un ligero saliente desde la pared dorsal del cuerpo hacia la cavidad corporal (Fig. 14.3a). Normalmente, las estructuras que se desarrollan a continuación son un par de **nefrotomos**, que son los esbozos de los túbulos renales (Fig. 14.3b). En muchos casos el nefrotomo está segmentado y en su interior se encuentra el **nefrocele**, una cámara celomática que puede estar comunicada con el celoma general mediante un **embudo peritoneal ciliado** (**nefrostoma**). A continuación, la región media del nefrotomo se ensancha para formar una cápsula renal de paredes delgadas, en el interior de la cual van creciendo los glomérulos, es decir, unos penachos de capilares arteriales. La zona lateral del nefrotomo va creciendo hacia fuera. Este crecimiento termina fusionándose a los de los





**FIGURA 14.4 Origen embrionario de los riñones.** Los túbulos que constituyen el riñón se originan en tres regiones de la cresta renal: anterior (pro-), media (meso-) y posterior (meta-). (a) Pronefros. Los túbulos se forman en la parte anterior de la cresta renal. A partir de ellos se forma un conducto pronéfrico en la cresta renal, que crece hacia atrás y desemboca en la cloaca. De los tres tipos de riñones, el pronefros es el primero que se forma durante el desarrollo embrionario. A partir de él se forma el riñón del adulto en unos pocos peces, pero generalmente es reemplazado en el transcurso del desarrollo embrionario por el mesonefros. (b) Mesonefros. Los túbulos se forman en la zona media de la cresta renal y desembocan en el conducto pronéfrico ya existente, que ahora debe pasar a denominarse conducto mesonéfrico. Generalmente, el mesonefros únicamente se mantiene durante el desarrollo y termina siendo reemplazado. (c) Metanefros. A partir del conducto mesonéfrico, se desarrolla el divertículo del uréter (que más tarde se convertirá en el uréter), que crece hacia la zona posterior de la cresta renal, donde estimula la diferenciación de los túbulos que forman el metanefros. En los machos el conducto mesonéfrico normalmente asume la función de transportar el esperma, y pasa a denominarse conducto deferente. En las hembras el conducto mesonéfrico degenera. (d) Opistonefros. Los túbulos se originan en las zonas media y posterior de cresta renal y dan lugar a la formación de un riñón de gran tamaño, el opistonefros, que puede terminar originando el riñón de los peces y los anfibios adultos.

nefrotomos siguientes, formándose de este modo el **conducto renal** (Fig. 14.3c). A partir de este momento del desarrollo embrionario el nefrotomo modificado debe llamarse, más adecuadamente, **túbulo renal**. Aún puede conservarse la conexión con el celoma general por medio del embudo peritoneal.

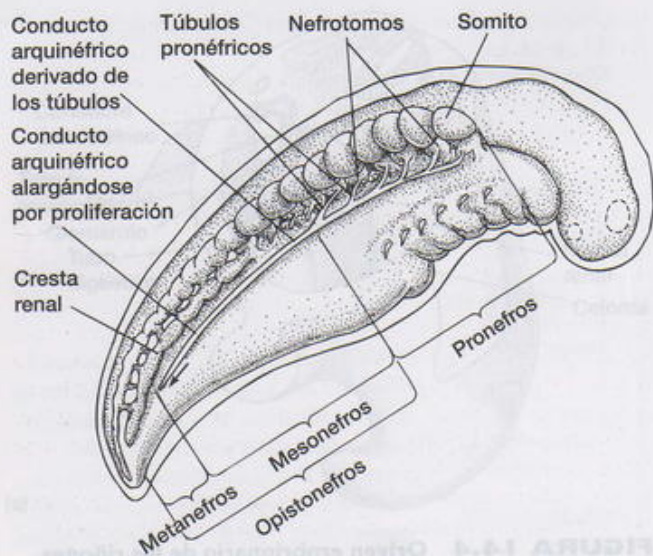
Por lo tanto, la estructura general del sistema excretor consiste en un par de túbulos renales segmentados que comunican, por uno de sus extremos, con el celoma general, y por el otro, con el conducto renal, y una serie de glomérulos entre ambos extremos. El embudo peritoneal ciliado parece que hace que entre líquido desde el celoma general en el túbulo y los glomérulos asociados a este último hacen que se añada más líquido desde la sangre; en el propio túbulo ya se produce una modificación del líquido recogido antes de que pase al

conducto renal. Aunque esta estructura representa el modelo primitivo o fundamental de organización de los túbulos excretores, en los riñones de los vertebrados adultos es bastante raro que los túbulos estén comunicados con el celoma general. Incluso, durante el desarrollo embrionario, el túbulo renal generalmente se desarrolla en el interior de la cresta renal sin llegar a establecer una comunicación directa con el celoma general por medio de un embudo peritoneal ciliado (Fig. 14.3a).

#### **Teoría tripartita de la organización del riñón**

Las diferencias estructurales y del desarrollo de los túbulos renales, que se originan en el interior de las crestas renales,



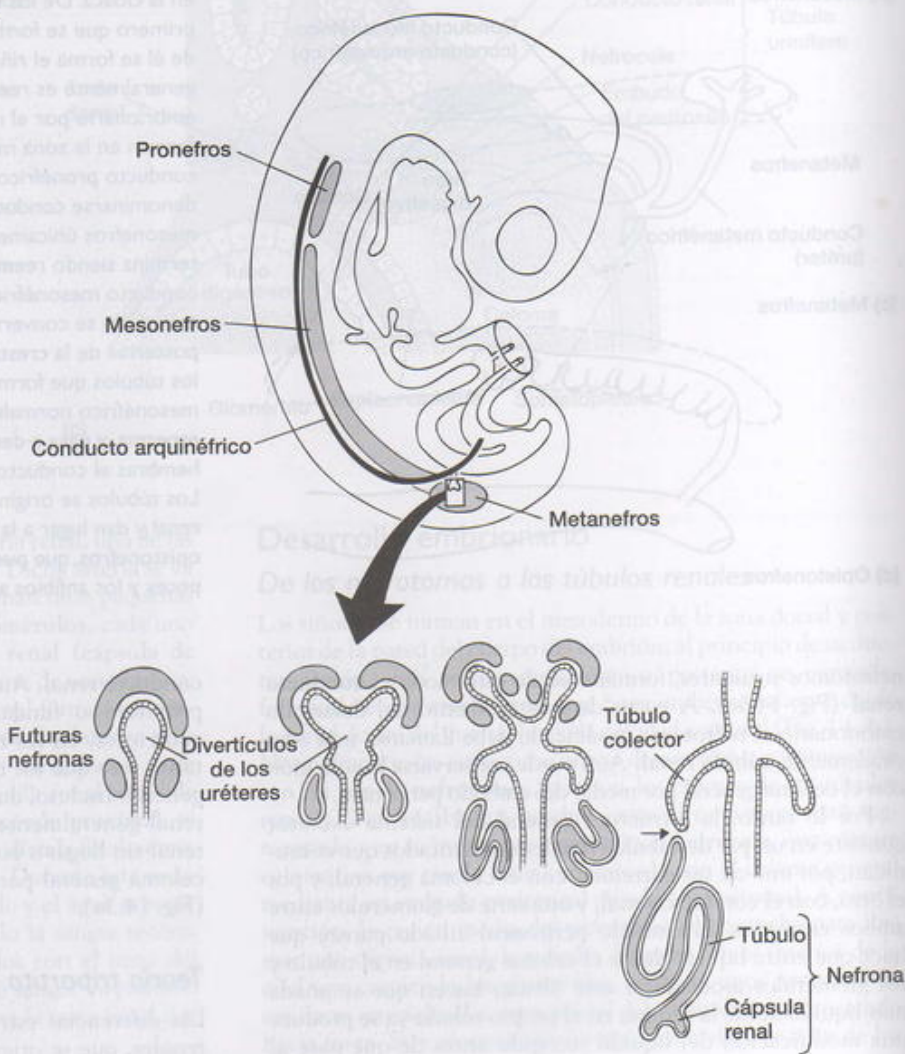


**FIGURA 14.5** Riñón tripartito. En la cresta renal, que deriva del mesodermo, se pueden formar hasta tres grupos de túbulos. Un riñón alargado, que desemboca por medio del conducto mesonéfrico y que contiene túbulos mesonéfricos y metanéfricos se denomina un opistonefros.

Según Pough, Heiser, y McFarland.

han inspirado la idea de formación de los riñones conocida como **teoría tripartita**. Esta teoría contempla la formación de los túbulos renales en una de tres localizaciones posibles en la cresta renal. El desarrollo de los riñones de los adultos se debe a pérdidas, mezclas o sustituciones posteriores de diferentes partes. En concreto, los túbulos renales pueden originarse en la región anterior, en la media o en la posterior de la cresta renal, dando origen a lo que se conoce como *pronefros*, *mesonefros* y *metanefros*, respectivamente (Fig. 14.4a-c). Además de esta diferencia de posición, las tres regiones se diferencian respecto a sus conexiones con el celoma. En el pronefros, los túbulos conservan la conexión con el celoma por medio del embudo peritoneal; no obstante, los túbulos que se originan en las regiones media y posterior no están conectados con el celoma.

**Pronefros** Normalmente, el pronefros no es más que un estado transitorio que aparece durante el desarrollo embrionario de todos los vertebrados. Los túbulos que se forman en la parte anterior de la cresta renal son los denominados **túbulos pronéfricos**, que se reúnen para formar un conducto proneférico común. Dicho conducto crece hacia atrás, por el



**FIGURA 14.6** Estados sucesivos de la formación del riñón en los amniotas. Sección transversal del metanefros en formación, en la que se puede apreciar cómo la formación de los divertículos de los uréteres estimula los tejidos de la cresta renal circundantes para que vayan formando nefronas. A partir de los extremos de los divertículos de los uréteres se forman los túbulos colectores.



interior de la cresta renal, para terminar desembocando en la cloaca (Fig. 14.4a). Los glomérulos pueden sobresalir por el techo de la cavidad celomática general, y filtrar el líquido que llena dicha cámara. Entonces los túbulos pronefricos recogen este líquido celomático a través de los embudos peritoneales ciliados, lo van transformando y, finalmente, excretan el líquido en forma de orina; no obstante, en la mayoría de los riñones de tipo pronefrico, los glomérulos están en contacto directo con los túbulos pronefricos, que se asocian con los glomérulos para formar el riñón funcional de las larvas de los ciclóstomos, de algunos peces adultos y de los embriones de la mayoría de los vertebrados inferiores. El líquido que se filtra desde la sangre entra directamente en los túbulos y los embudos peritoneales pueden permanecer abiertos o no, dependiendo de la especie. En unos pocos amniotas, normalmente sólo se forman algunos túbulos pronefricos durante el desarrollo embrionario. Éstos no están conectados con el celoma y no llegan a hacerse funcionales. En la mayoría de los vertebrados, el pronefros del embrión termina degenerando, y es reemplazado por el segundo tipo de riñón embrionario, el mesonefros.

**Mesonefros** Los túbulos del riñón mesonefrico se originan en la zona media de la cresta renal. Estos **túbulos mesonefricos** no llegan a producir un nuevo conducto, sino que desembocan en el conducto pronefrico que ya existe. De acuerdo con esto, este conducto ahora debe pasar a denominarse **conducto mesonefrico** (Fig. 14.4b).

Normalmente el mesonefros comienza a ser funcional en el embrión, pero en caso de persistir en el adulto, se modifica por la incorporación de túbulos adicionales que se forman en la zona posterior de la cresta renal. Este riñón mesonefrico con túbulos posteriores añadidos se conoce como el **opisthonefros** (Figs. 14.4 y 14.5), que se encuentra en la mayoría de los peces y anfibios adultos. En los amniotas, el mesonefros es reemplazado al continuar el desarrollo por el tercer tipo de riñón embrionario, el metanefros.

**Metanefros** La primera señal de la aparición de un metanefros es la formación del conducto metanefrico que se desarrolla a medida que el **divertículo del uréter** va surgiendo en la base del conducto mesonefrico que ya existe. El divertículo del uréter se forma en la zona dorsal de la región posterior de la cresta renal. Se va alargando y estimula el crecimiento de los **túbulos metanefricos** que comienzan a constituir el riñón metanefrico. El metanefros se transforma en el riñón de los amniotas adultos y el conducto metanefrico normalmente recibe el nombre de uréter (Figs. 14.4c y 14.6).

**Resumen** La cresta renal es la región **nefrogénica**, de manera que constituye la zona del embrión a partir de la cual se forman los riñones y sus conductos. Las zonas anterior, media y posterior de la cresta renal pueden contribuir a la formación de los riñones y los conductos asociados. Generalmente, se llega a la formación de las estructuras urinarias finales a través de una serie de estados transitorios. La teoría tripartita que hemos utilizado como marco conceptual para discutir estos sucesos permite comprender el desarrollo del riñón de los vertebrados adultos según se va formando a partir de alguna de las tres regiones de la cresta renal. Estas tres regiones se han contemplado como si estuviesen anatómicamente bien definidas y los riñones a que dan origen como tres tipos diferentes: pronefros, mesonefros y metanefros. Ade-

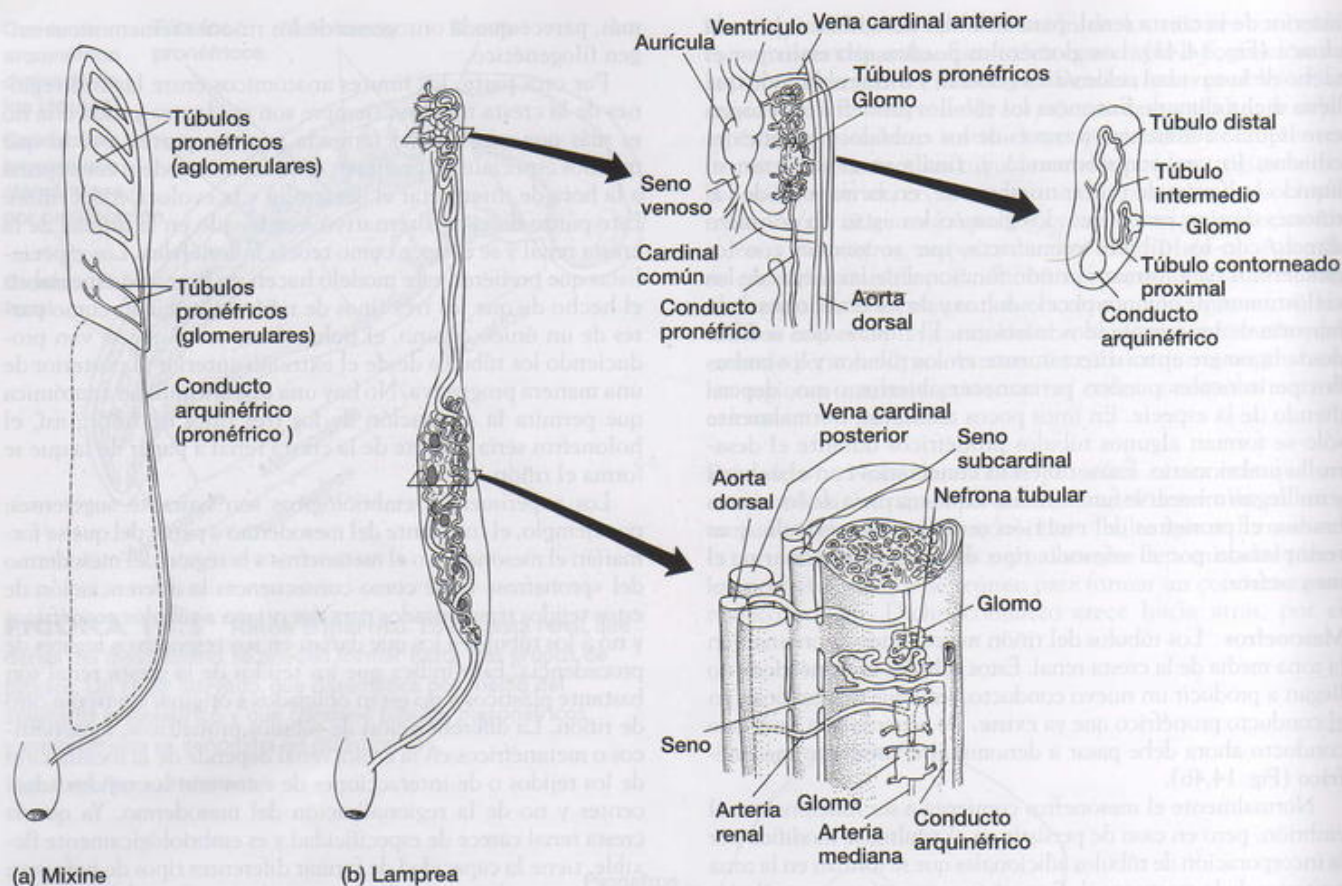
más, parece que la ontogenia de los riñones rememora su origen filogenético.

Por otra parte, los límites anatómicos entre las tres regiones de la cresta renal no siempre son evidentes y toda ella no es más que una unidad formada por tres partes, por lo que muchos especialistas prefieren utilizar otro modelo conceptual a la hora de interpretar el desarrollo y la evolución del riñón. Este punto de vista alternativo está basado en la unidad de la cresta renal y se conoce como **teoría holonefrica**. Los especialistas que prefieren este modelo hacen un hincapié especial en el hecho de que los tres tipos de riñón se originan como partes de un único órgano, el **holonefros**, en el que se van produciendo los túbulos desde el extremo anterior al posterior de una manera progresiva. No hay una discontinuidad anatómica que permita la separación de los tres tipos de riñón; así, el holonefros sería la parte de la cresta renal a partir de la que se forma el riñón.

Los experimentos embriológicos son bastante sugerentes; por ejemplo, el trasplante del mesodermo a partir del que se formarían el mesonefros o el metanefros a la región del mesodermo del «pronefros» tiene como consecuencia la diferenciación de estos tejidos trasplantados para dar origen a túbulos pronefricos y no a los túbulos a los que darían en sus respectivos lugares de procedencia. Esto indica que los tejidos de la cresta renal son bastante plásticos y no están obligados a originar un tipo u otro de riñón. La diferenciación de túbulos pronefricos, mesonefricos o metanefricos en la cresta renal depende de la localización de los tejidos o de interacciones de éstos con los tejidos adyacentes y no de la regionalización del mesodermo. Ya que la cresta renal carece de especificidad y es embriológicamente flexible, tiene la capacidad de formar diferentes tipos de nefronas; por lo tanto, algunos especialistas sostienen que se debe emplear el término **holonefros** para designar a la cresta renal como una unidad. Parece que el desarrollo temprano de algunos mixinos, elasmobranquios y cecalias se caracteriza por la presencia de un riñón holonefrico; sin embargo, ningún vertebrado adulto conserva un holonefros. La falta de ejemplos de adultos parece contraria a lo que se podría esperar de acuerdo con la teoría holonefrica y lleva a otros especialistas a seguir defendiendo la teoría tripartita.

Hemos visto que aún queda mucho por conocer con respecto a estas dos teorías contrarias sobre el desarrollo y la estructura del riñón; desgraciadamente, incluso las descripciones más simples de la anatomía de un riñón son diferentes según la teoría que siga el especialista en cuestión. Nuestros conocimientos sobre la morfología del riñón se ven muy influidos por la teoría que se siga. En anatomía comparada, como parte que es de la biología, las teorías que utilizamos para interpretar lo que vemos pueden depender de la forma en que comprendemos el mundo que nos rodea. Nuestra forma de ver la estructura del riñón nos recuerda que los puntos de vista preconcebidos pueden afectar a la interpretación de las observaciones anatómicas. Por lo práctica que resulta, en este libro utilizamos la riqueza descriptiva de la teoría tripartita para estudiar la evolución de los riñones de los vertebrados. Para caracterizar el riñón, utilizaremos aquí una terminología que indica la porción de la cresta renal que interviene en su formación. El holonefros se forma a partir de túbulos de todas las regiones de la cresta renal. El opisthonefros, a partir de los de las regiones media y posterior. Si el riñón se forma a partir de la región anterior de la cresta, entonces se trata de un pronefros; si se forma a partir de la región media es un mesonefros; y si se forma a partir de la región posterior es un metanefros.





**FIGURA 14.7** Riñones de los ciclóstomos. (a) Mixine. El riñón del adulto está formado por túbulos anteriores y unos pocos túbulos posteriores. (b) Lamprea. El riñón del adulto está constituido por un opistonefros posterior. En algunas especies pueden persistir unos pocos túbulos pronefros anteriores dotados de embudos peritoneales. Varios túbulos pronefros comparten un glomo y cada uno de ellos puede estar formado por un tramo proximal, otro intermedio y otro distal.

(b) Según Goodrich, Yousan y McMillan.

## Filogenia del riñón

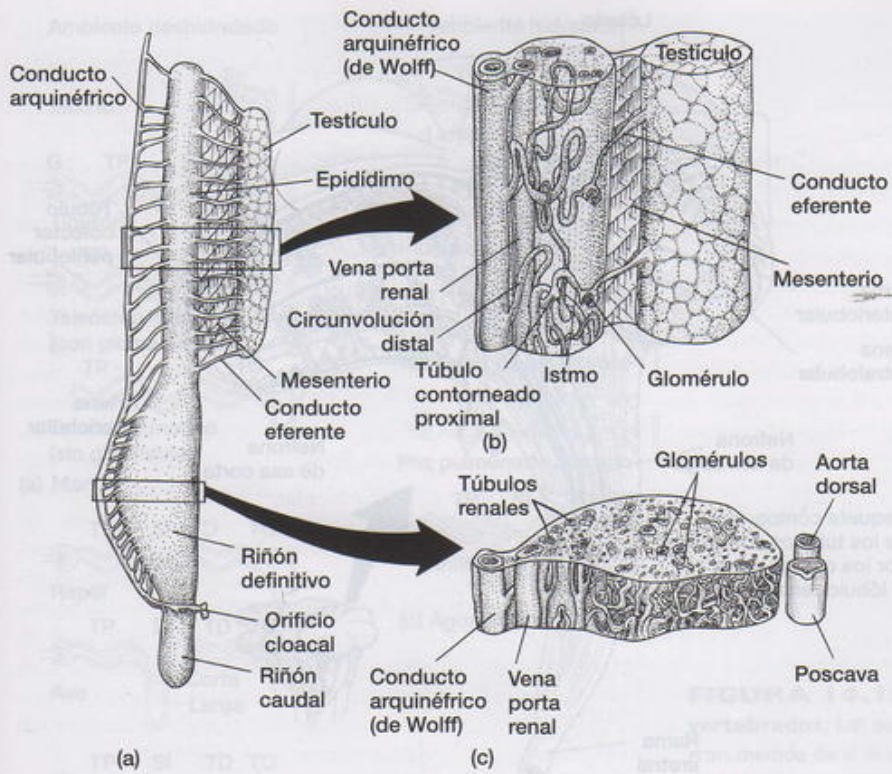
### Peces

El riñón más primitivo de todos los vertebrados es el que poseen los ciclóstomos. En el mixine *Bdellostoma*, durante el desarrollo embrionario, se forman unos túbulos pronefros a partir de la región anterior (craneal) de la cresta renal. Estos túbulos se van uniendo unos a otros, formándose así el conducto urinario o pronefros (Fig. 14.7a). Los túbulos anteriores carecen de glomérulos, pero abren en el celoma a través de embudos peritoneales, mientras que los túbulos posteriores están asociados a glomérulos, pero carecen de conexión con el celoma. En el adulto, los túbulos anteriores sin glomérulos, junto con varios túbulos posteriores con glomérulos dan origen a un pronefros compacto. Aunque el pronefros del adulto puede contribuir a la formación del líquido celomático, en los mixines adultos se considera como riñón funcional al mesonefros. Cada uno de los dos mesonefros está formado por 30-35 túbulos largos con glomérulos, dispuestos de manera segmentaria a lo largo del conducto excretor (conducto pronefros) y conectados con éste mediante unos túbulos cortos.

En las lampreas, los riñones de la larva ammocete son de tipo pronefros y están formados por entre tres y ocho túbulos enrollados, que reciben un único grupo de capilares compactados, lo que se conoce como un **glomo**, que se diferencia de un glomérulo en que cada glomo vascular está al servicio de varios túbulos. Cada túbulo pronefros está comunicado con el celoma por medio de un embudo peritoneal y desemboca en un conducto pronefros. El pronefros es el único órgano excretor de la larva joven, algo después, durante la vida de la larva, se van añadiendo túbulos mesonefros en la zona posterior. Al producirse la metamorfosis, se añaden nuevos túbulos que proceden de la zona más posterior de la cresta renal, lo que conduce a la formación de un opistonefros que se convertirá en el riñón definitivo del adulto. El pronefros degenera, aunque en algunas especies de lampreas parece que se conservan unos pocos túbulos (Fig. 14.7b).

En las larvas de los peces normalmente se desarrolla el pronefros, que puede ser funcional durante un cierto período, pero generalmente suele estar ayudado por un mesonefros. En unas pocas especies de teleosteos, el pronefros se mantiene como riñón funcional del adulto; no obstante, en la mayoría de los peces, el pronefros degenera y, en la zona caudal, se van





**FIGURA 14.8** Órganos urogenitales de un macho de salamandra sirena. (a) Vista general del riñón y el testículo junto con los conductos asociados a ellos. (b) El riñón anterior, además de nefronas excretoras, también contiene los túbulos a través de los cuales se vacía el testículo. Tanto los túbulos reproductores como los excretorios desembocan en el conducto arquinéfrico. (c) El riñón posterior únicamente está relacionado con la producción de orina y desagua a través del conducto arquinéfrico.

Según Willett.

añadiendo túbulos al mesonefros, formándose así el riñón opistonéfrico funcional del adulto.

### Tetrápodos

En los anfibios que poseen larvas de vida libre y activa, se puede desarrollar un pronefros y hacerse funcional durante un cierto tiempo. Además, uno o dos túbulos pronefricos pueden contribuir a la formación del riñón del adulto. En las cecilias hay, por lo menos, una docena de túbulos pronefricos en el riñón del adulto; no obstante, el pronefros de los embriones tempranos, generalmente, es sustituido por un mesonefros larvario que, cuando se produce la metamorfosis, es reemplazado por un opistonefros en la mayoría de los anfibios. Las nefronas del opistonefros suelen permitir la diferenciación de una región proximal y otra distal antes de que se formen los conductos urinarios. En los anfibios, igual que ocurre en muchos tiburones y en los teleosteos con riñones opistonéfricos, los túbulos anteriores se dedican al transporte del esperma, lo que pone de manifiesto el doble papel de estos conductos, que están al servicio tanto del sistema reproductor como del urinario (Fig. 14.8a-c).

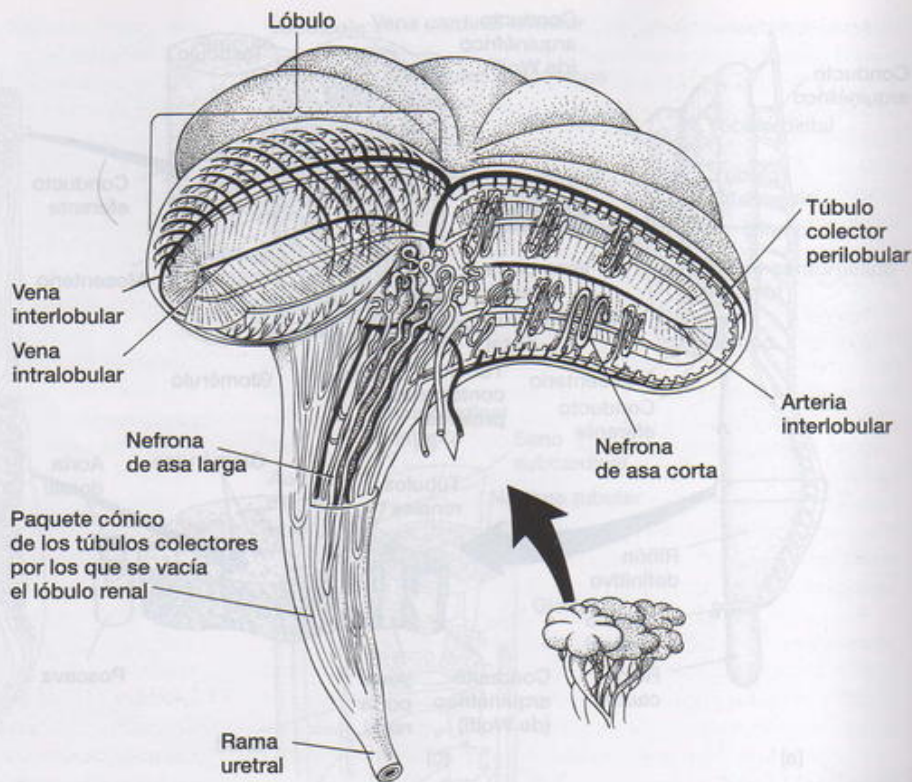
En los amniotas, es raro que se produzcan túbulos pronefricos a partir del extremo anterior de la cresta renal; cuando están presentes, suelen ser poco numerosos y no intervienen en la excreción. El riñón embrionario predominante es un mesonefros, pero en todos los amniotas se ve complementado en las últimas fases del desarrollo y es reemplazado en los adultos por un metanefros que desagua por medio de un nuevo conducto urinario, el uréter. Los túbulos del metanefros suelen ser largos y tener unos tramos proximal, intermedio y distal bien diferenciados. En concreto, en los mamíferos, el tramo intermedio es particularmente largo y forma la parte principal del

asa de Henle. Este término hace referencia tanto a las características estructurales como de posición de la nefrona. Por su posición, en el asa se incluye la parte de la nefrona que sale de la corteza y profundiza en la médula (rama descendente), da la vuelta y retorna a la corteza (rama ascendente). Estructuralmente, son tres las regiones que la forman: la porción recta del túbulo proximal, la porción intermedia de paredes finas y la porción también recta del túbulo distal (Fig. 14.1b). Hay que hacer notar que los términos *rama descendente* y *rama ascendente* se refieren a los tramos del asa que salen o que entran en la corteza, respectivamente. Los términos *gruesas* y *finas*, se refieren a la altura de las células epiteliales que forman el asa; las células cúbicas son gruesas, mientras que las células escamosas son finas.

Sólo hay asas en las nefronas en aquellos grupos que son capaces de producir una orina concentrada. Entre los vertebrados, sólo los riñones de los mamíferos y los de algunas aves producen una orina en la que los solutos están más concentrados que en la sangre, y únicamente estos dos grupos poseen nefronas con asas. Todas las nefronas de los mamíferos están dotadas de asas, en concreto del asa de Henle. Los riñones de los mamíferos producen una orina de 2 a 25 veces más concentrada que la sangre. Además, la capacidad para concentrar la orina está correlacionada con la longitud del asa y ésta, a su vez, con la disponibilidad de agua. Los castores tienen asas cortas y producen una orina con una concentración osmótica que duplica a la del plasma sanguíneo, pero algunos roedores del desierto poseen asas muy largas y su orina está 25 veces más concentrada que su sangre.

En unas pocas especies de aves, en los riñones hay nefronas con asas cortas bien diferenciadas (Fig. 14.9), que son análogas a las asas de Henle de los mamíferos, ya que evolucionaron





**FIGURA 14.9** Riñón de las aves. Se ha aumentado y seccionado un fragmento del riñón para que se pueda apreciar la disposición de las nefronas y el suministro de sangre que reciben.

Según Braun y Dantzier.

de manera independiente. La capacidad de los riñones de estas aves para concentrar la orina es pequeña, ya que sólo está de dos a cuatro veces más concentrada que la sangre; no obstante, las nefronas de la mayoría de las aves carecen de asas, por lo que son similares a las de los reptiles.

### Estructura y función del riñón

La estructura de las nefronas es bastante diferente en los distintos grupos taxonómicos y, en principio, parece que no presenta una correlación con la posición filogenética de cada taxón. En los mixines, la nefrona es bastante simple. Un corto túbulo conecta la cápsula renal con el conducto excretor (Fig. 14.10a). En las lampreas y en los peces óseos de agua dulce, la nefrona está más desarrollada. Está formada por una cápsula renal, los túbulos proximal y distal, generalmente con un tramo intermedio entre ellos, y un túbulo colector (Fig. 14.10c). No obstante, la nefrona de los teleosteos marinos suele estar reducida, ya que carece de túbulo distal y, en algunos casos, de cápsula renal (Fig. 14.10a). En los amniotas la nefrona está, de nuevo, bastante desarrollada y el segmento intermedio, que constituye el asa de Henle, suele complicarse (Fig. 14.10b).

Para entender la estructura del riñón, la base adaptativa de sus funciones excretora y reguladora y la evolución de la nefrona, es necesario ver las necesidades a las que tiene que hacer frente. En general, el riñón de los vertebrados colabora en el mantenimiento de un ambiente interno constante, o casi constante, es decir en la **homeostasis**, lo que permite que las células activas (p.ej., las de los músculos estriados, las del músculo cardíaco o las neuronas) no se vean afectadas por cambios extremos de las condiciones óptimas en las que son plenamente operativas. Para conseguir esto, el riñón realiza dos funciones fisiológicas fundamentales, la **excreción** y la

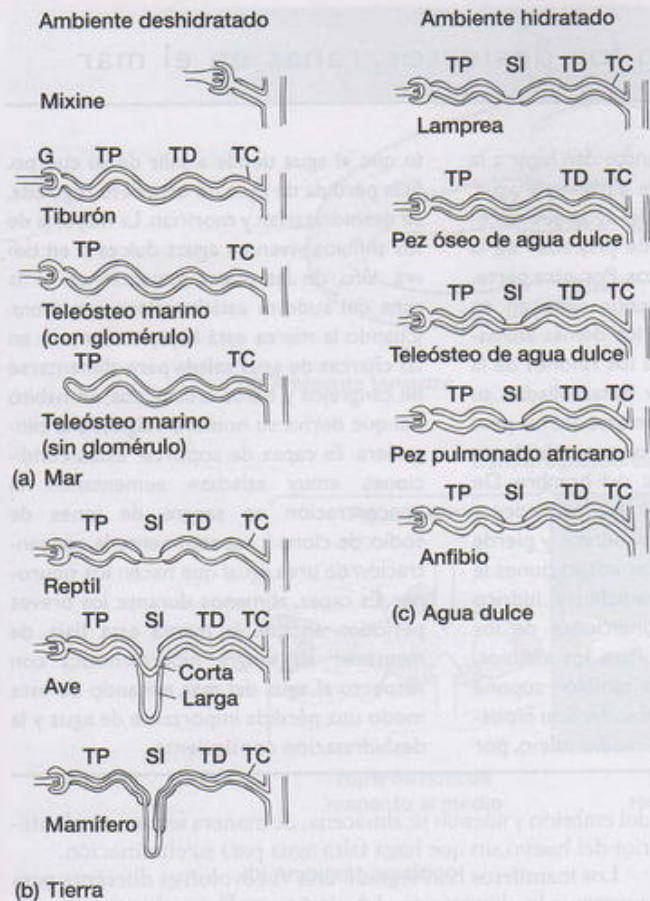
**osmorregulación**. Ambas están relacionadas con el mantenimiento de un medio interno constante en el que no se acumulen residuos del metabolismo ni se produzcan cambios en las concentraciones de sales y de agua.

### Excreción: eliminación de los productos del metabolismo del nitrógeno

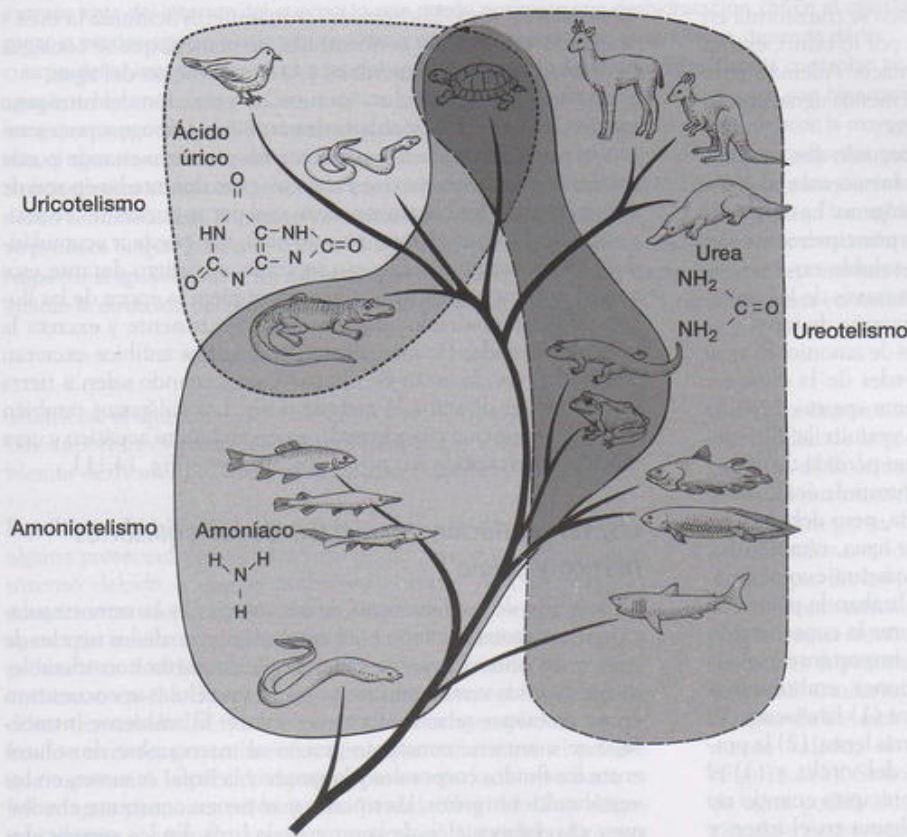
La mayoría de las sustancias que se excretan en la orina son residuos metabólicos que deben ser eliminados para que no perturben el equilibrio fisiológico del organismo.

La energía necesaria para el crecimiento y para mantener la actividad procede del metabolismo de los alimentos. El dióxido de carbono y el agua son dos de los residuos del metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas, y ambos se pueden eliminar fácilmente; pero en el metabolismo de las proteínas y de los ácidos nucleicos se produce nitrógeno, generalmente, en su forma reducida, es decir, como amoníaco ( $\text{NH}_3$ ). Debido a que el amoníaco es muy tóxico, debe ser rápidamente eliminado, aislado o convertido en un compuesto nitrogenado que no sea tóxico. En los vertebrados hay tres formas de eliminación del amoníaco, algunas veces combinadas entre sí. La excreción directa del amoníaco se conoce como **amoniotelismo**, mientras la excreción del nitrógeno en forma de ácido úrico se denomina **uricotelismo**. El tercer procedimiento es el **ureotelismo**, es decir, la excreción del nitrógeno en forma de urea (Fig. 14.11). El amoniotelismo es común en los animales acuáticos. El amoníaco es soluble en agua y se necesita una gran cantidad de agua para eliminar el amoníaco que pudiese haber en los tejidos del cuerpo. Para los vertebrados que viven en un medio acuático, el agua no representa un problema, por lo que eliminan el amoníaco a través del epitelio de las branquias, de la piel o de otras membranas permeables que estén en contacto directo con el





**FIGURA 14.10 Nefronas de los principales grupos de vertebrados.** Las partes que forman cada nefrona dependen en gran medida de si el animal en cuestión vive en un ambiente deshidratante, como el agua del mar o la tierra (a,b) o en uno hidratante, como es el caso del medio dulceacuícola (c). Las nefronas se han representado de manera esquemática y sin tener en cuenta la escala. Abreviaturas: glomérulo (G), segmento intermedio (SI), túbulo colector (TC), túbulo distal (TD), túbulo proximal (TP).



**FIGURA 14.11 Mecanismos de eliminación de los desechos nitrogenados.** Muchos peces y anfibios y algunos reptiles, eliminan el nitrógeno en forma de amoníaco (amoniotelismo). La excreción del nitrógeno en forma de ácido úrico (uricotelismo) se da en algunos reptiles y en todas las aves. En los mamíferos y en algunos reptiles y peces el nitrógeno se elimina en forma de urea (ureotelismo).

Según Schmidt-Nielsen.



La deshidratación es una amenaza para los vertebrados que se aventuran a vivir en tierra firme, pero es un peligro especialmente grave para los animales que viven en desiertos calientes y secos. Para evitar la deshidratación, la rata canguro (*Dipodomys spectabilis*) ha desarrollado varias adaptaciones fisiológicas que le permiten vivir en los desiertos; incluso el agua de la lluvia resulta insuficiente para este animal, de manera que no puede depender de beber para reemplazar lo que se evapora durante el día. Durante la primavera, la vegetación de la que se alimenta contiene algo de agua, pero al final del verano, cuando su dieta consiste fundamentalmente en semillas secas, la comida no representa una fuente importante de agua. La rata canguro depende del agua que se produce como un subproducto del metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas. Cuando

se metabolizan los alimentos dan lugar a la formación de dióxido de carbono y agua. De hecho, hasta el 90% del agua que necesita la rata canguro puede proceder de la oxidación de los alimentos. Por otra parte, este animal excreta menos agua en su orina que la mayoría de los demás animales. Las asas de Henle de los riñones de la rata canguro están muy desarrolladas, su gran longitud permite que este animal produzca una orina muy concentrada, hasta cuatro veces más que la del hombre. De esta manera recupera el agua procedente del metabolismo de los alimentos y pierde muy poca en la orina. Estas adaptaciones le permiten mantener el equilibrio hídrico incluso en las duras condiciones de los desiertos en que viven. Para los anfibios, pasar de la tierra al mar también supone un problema de deshidratación. Son hiposmóticos con respecto al medio salino, por

lo que el agua tiende a salir de su cuerpo. Si la pérdida de agua no estuviere regulada, se deshidratarían y morirían. La mayoría de los anfibios viven en aguas dulces o en tierra. Una de las pocas excepciones es la rana del sudeste asiático, *Rana cancrivora*. Cuando la marea está baja, se aventura en las charcas de agua salada para alimentarse de cangrejos y otros crustáceos, un hábito del que deriva su nombre vulgar, rana cangrejera. Es capaz de soportar estas condiciones «muy saladas» aumentando la concentración en sangre de iones de sodio, de cloro y especialmente la concentración de urea, igual que hacen los tiburones. Es capaz, al menos durante los breves períodos en que la marea está baja, de mantener su sangre hiperosmótica con respecto al agua del mar, evitando de este modo una pérdida importante de agua y la deshidratación consiguiente.

agua. No obstante, para los vertebrados terrestres, el agua suele ser un bien escaso, de manera que conservarla es muy importante. Debido a que los amniotas han perdido las branquias, el epitelio de éstas ya no puede ser la vía principal para la excreción del amoníaco. Para hacer frente a este problema que surge cuando se vive sobre tierra firme, el amoníaco se transforma en urea o en ácido úrico, que no son tóxicos y, por lo tanto, evitan el inconveniente de la toxicidad del amoníaco. Además, para excretar la urea o el ácido úrico se necesita menos agua, con lo que también hay menos pérdida de la misma.

Los tetrápodos más evolucionados han seguido dos caminos relacionados con los problemas derivados de la necesidad de economizar el agua y con la eliminación del nitrógeno. Las aves y la mayoría de los reptiles actuales dependen principalmente del uricotelismo. El ácido úrico, que es poco soluble en agua, se forma en los riñones y llega hasta la cloaca a través de los uréteres. En la cloaca, el ácido úrico se une a una serie de iones y se forma un precipitado de sodio, potasio y sales de amonio. El agua no utilizada se difunde a través de las paredes de la cloaca y vuelve a la sangre. De esta manera se forma una «pasta» de ácido úrico muy concentrada y casi sólida, lo que permite la eliminación del nitrógeno sin que se produzca apenas pérdida de agua.

Se ha propuesto la hipótesis de que la síntesis de ácido úrico se originó como una adaptación embrionaria, pero debido a las ventajas que supone a la hora de conservar agua, también fue adoptada por los adultos. Los huevos con cáscara evolucionaron, en primer lugar, en los reptiles que realizaban la puesta en lugares secos, y con ellos se consiguió asegurar la conservación de agua, lo que representa un factor muy importante para la supervivencia del embrión. Las adaptaciones embrionarias encaminadas a evitar la pérdida de agua son: (1) la cáscara del huevo, que hace que la pérdida de agua sea más lenta, (2) la producción de agua mediante el metabolismo del vitelo, y (3) el uricotelismo. Debido a que el ácido úrico precipita cuando no está disuelto, no ejerce presión osmótica alguna en el interior

del embrión y además se almacena, de manera segura, en el interior del huevo sin que haga falta agua para su eliminación.

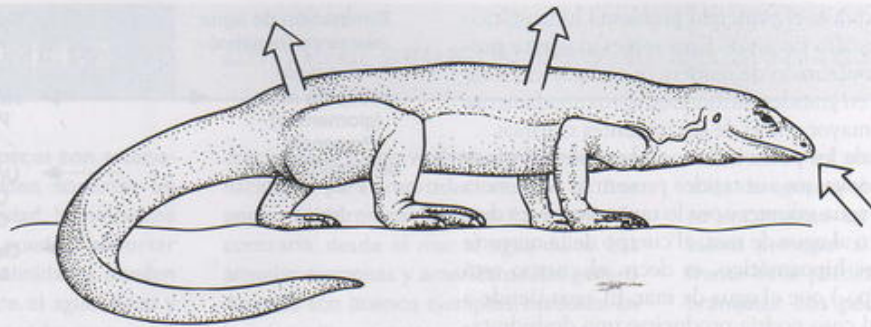
Los mamíferos han seguido una vía evolutiva diferente para conseguir la eliminación del nitrógeno. Dependen fundamentalmente del ureotelismo, es decir, de la transformación del amoníaco en urea. El riñón de los mamíferos acumula la urea y la excreta como orina concentrada, de manera que se consigue la detoxificación del amoníaco y la conservación del agua.

En un mismo individuo, las rutas de excreción del nitrógeno pueden variar en función de la disponibilidad de agua; por ejemplo, el pez pulmonado africano excreta amoníaco cuando puede nadar libremente en los ríos y charcas, pero durante las épocas de sequía, cuando las charcas se secan y el pez se encuentra en estiviación, transforma el amoníaco en urea, que puede ir acumulándose en su cuerpo, sin que eso suponga un peligro durante esos períodos de escasez de agua. Cuando empieza la época de las lluvias, el pez pulmonado adquiere agua rápidamente y excreta la urea almacenada. De manera similar, muchos anfibios excretan amoníaco cuando están en el agua y urea cuando salen a tierra firme después de sufrir la metamorfosis. Los galápagos también excretan amoníaco cuando están en un ambiente acuático y urea o ácido úrico cuando se encuentran en tierra (Fig. 14.11).

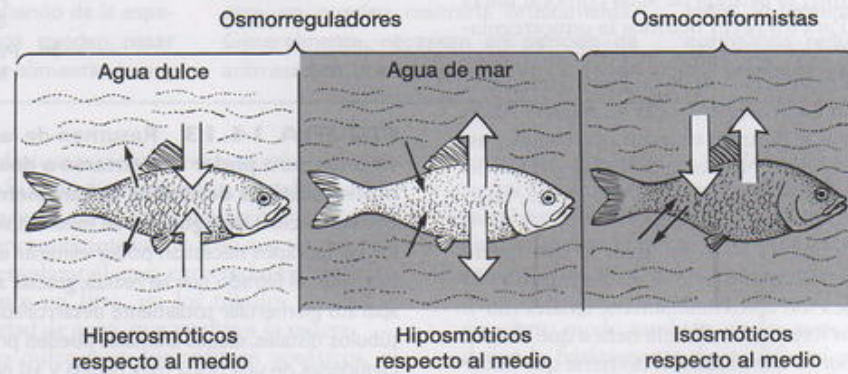
### Osmorregulación: regulación de los equilibrios hídrico y salino

La segunda de las funciones de los riñones es la osmorregulación. La osmorregulación es el mantenimiento de los niveles de agua y de sales. El medio externo puede variar considerablemente para un vertebrado activo, pero sus células se encuentran en un ambiente relativamente constante. El ambiente intracelular se mantiene constante gracias al intercambio de solutos entre los fluidos corporales y la sangre y la linfa. A su vez, en los vertebrados terrestres, los riñones mantienen constante el volumen y la composición de la sangre y la linfa. En los vertebrados





(a) Ambiente terrestre



(b) Ambiente acuático

**FIGURA 14.12 Equilibrio hídrico.** (a) En el caso de los vertebrados terrestres, un ambiente externo relativamente seco tiende a extraer agua del interior del cuerpo, lo que puede provocar una deshidratación. (b) En el caso de los vertebrados acuáticos, la tendencia a ganar o perder agua, o a estar en equilibrio con respecto al agua en que viven, depende de las concentraciones relativas de solutos en el cuerpo del animal con respecto a las del agua que le rodea. Los osmorreguladores controlan las concentraciones de sales y la cantidad de agua que hay en su cuerpo. Con respecto al agua dulce los animales, generalmente, son hiperosmóticos y el gradiente osmótico que se crea hace que se produzca un flujo entrante de agua excesivo. Con respecto al agua de mar, la mayoría de los vertebrados son hiposmóticos; por ello, el agua tiende a salir del cuerpo para pasar al medio externo. Como en los vertebrados terrestres, el resultado es una deshidratación. En ambos medios acuáticos, los vertebrados deben realizar ciertos ajustes fisiológicos para eliminar o para ganar agua y poder mantener de este modo la homeostasis. En una tercera situación acuática, en la que el nivel de solutos en los tejidos del cuerpo es similar al del agua de mar, no se produce ningún gradiente osmótico significativo. Estos animales se dice que son osmoconformistas debido a que son isosmóticos con respecto al agua de mar y no sufren ningún flujo neto de agua. Las flechas blancas representan los flujos netos de agua; las flechas negras indican la dirección del movimiento de los solutos. La zona sombreada representa una concentración relativamente alta de solutos en el agua.

acuáticos, el epitelio de las branquias y el del tubo digestivo son tan importantes como los riñones para hacer frente a los problemas derivados del mantenimiento del equilibrio salino.

**Equilibrio hídrico** La mayoría de los vertebrados necesita alguna protección fisiológica para poder mantener el equilibrio interno debido a que el ambiente externo está afectándolo constantemente, lo que es particularmente cierto en el caso del agua, que puede estar siendo extraída del organismo y llegar a producir su deshidratación, o puede estar entrando de manera constante en él a través de las superficies permeables y llegar a diluir demasiado los fluidos corporales. Por ejemplo, un vertebrado terrestre, generalmente, tiene que enfrentarse al peligro que representa la pérdida de agua; para evitarlo, lo que hace es beber agua y reponer así la que ha perdido (Fig. 14.12a). Algunos grupos, como los reptiles, controlan la pérdida de agua

mediante la posesión de un grueso tegumento que reduce la permeabilidad de la piel. Además, los riñones, la cloaca e incluso la vejiga de la orina son órganos **conservadores de agua**, ya que la recuperan antes de que el nitrógeno sea eliminado del cuerpo.

Por otra parte, la vida en el agua presenta otros problemas relacionados con los **flujos de agua**. El agua puede entrar o salir del cuerpo. En los peces de agua dulce, el problema osmótico se debe a la existencia de una tendencia a que se produzca un flujo neto de agua **entrante**. Con respecto al agua dulce, el cuerpo de un pez es **hiperosmótico**, debido a que los fluidos corporales están más concentrados (*hiper-*) que el agua que los rodea. Ya que el agua dulce está relativamente diluida y el cuerpo relativamente salado, el agua fluye hacia el interior del cuerpo (Fig. 14.12b). Si no se pusiese un freno, el flujo neto de entrada de agua podría diluir demasiado los fluidos corporales produciéndose de este modo un desequilibrio en el medio extracelular.

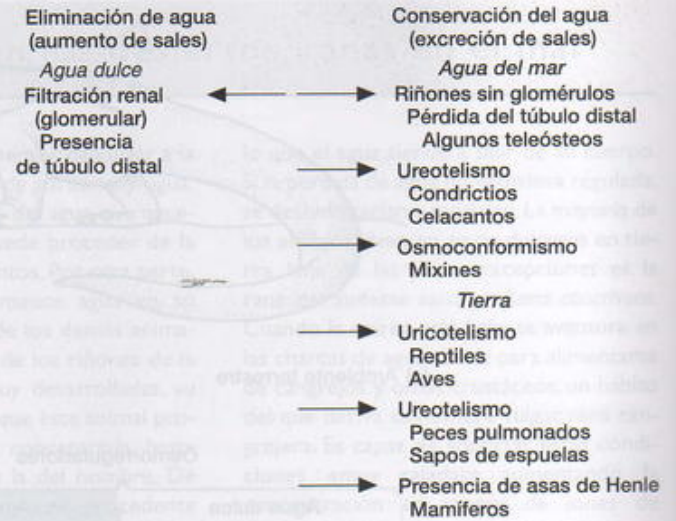


Para los peces de agua dulce, el principal problema hidrostático es la eliminación del exceso de agua. Para solucionar este problema, el riñón está estructurado de manera que puede excretar una orina muy diluida y en grandes cantidades, aproximadamente un volumen diez veces mayor que el de sus parientes marinos.

Para la mayor parte de los peces marinos, el problema osmótico es justo el contrario, ya que sus tejidos presentan tendencia a tener un flujo neto de agua *saliente*, y por lo tanto tienden a deshidratarse. Con respecto al agua de mar, el cuerpo de la mayoría de los peces marinos es **hiposmótico**, es decir, el cuerpo está menos concentrado (*hipo-*) que el agua de mar. El agua tiende a salir del cuerpo y en tal caso podría producirse una deshidratación si no existiese algún tipo de control fisiológico. En este sentido, un pez que viva en agua salada tiene que enfrentarse a un problema fisiológico similar al que se les presenta a los tetrápodos que viven en tierra firme: la pérdida de agua corporal hacia el entorno (Fig. 14.12a). Para los peces marinos la osmorregulación es todo un problema; necesitan beber para recuperar agua, pero si lo hacen deben excretar el exceso de sal que ingieren con el agua de mar; para ayudar en la conservación de agua, el riñón tiene una estructura tal que le permite excretar poca agua y así reducir su pérdida; para resolver el problema del exceso de sal, las branquias, y en algunos casos ciertas glándulas especiales, colaboran con los riñones en la osmorregulación.

El cuerpo de algunos animales es **isosmótico**, lo que quiere decir que las concentraciones osmóticas de su medio interno y la del agua de mar que lo rodea son aproximadamente iguales (*iso-*). Debido a este equilibrio no hay una tendencia neta a que el agua entre o salga del cuerpo, por lo que el animal no tiene que hacer frente a ningún problema derivado de tener un exceso de agua o de deshidratarse (Fig. 14.12b). Las moléculas en disolución y los iones, es decir los solutos, aumentan su concentración en el cuerpo hasta que la concentración osmótica del cuerpo y la del agua se igualan; se dice que estos animales son **osmoconformistas**. Entre los vertebrados, los mixines son osmoconformistas. En ellos las concentraciones de sodio y de otros iones son similares a las del agua de mar. Los elasmobranchios y los celacantos (*Lamiera*) también tienen líquidos corporales que, osmóticamente, son similares al agua de mar, pero en este caso se deben al elevado nivel de urea que hay en la sangre, como consecuencia, la concentración osmótica de la sangre es similar a la del agua de mar, y aunque esto reduce los problemas fisiológicos derivados de los flujos de agua, para que las células de los mixines, los tiburones y los celacantos funcionen adecuadamente es necesario que se encuentren en un medio líquido cuya concentración osmótica es mayor que en los demás vertebrados. Se piensa que el mantenimiento de estas elevadas concentraciones osmóticas puede suponer un cierto gasto energético.

Todos los vertebrados excepto los mixines, los tiburones, los celacantos y algunos anfibios son **osmorreguladores**. Aunque se produzcan fluctuaciones en el nivel osmótico de su medio externo, pueden mantener sus líquidos internos a unos niveles osmóticos constantes mediante una serie de mecanismos fisiológicos, que pueden estar relacionados con la conservación o eliminación de agua para compensar la pérdida o la entrada de agua desde el medio externo. También realizan una regulación de los solutos mediante la excreción o mediante la ingestión de los mismos, manteniendo de este modo la homeostasis de los líquidos corporales; por lo tanto, la osmorregulación implica un equilibrio entre la cantidad de agua y la de solutos. A continuación se verán las estructuras especializadas en el movimiento de ambos. Comenzaremos estudiando las adaptaciones del riñón que permiten mantener el equilibrio hídrico. Hay dos problemas ambientales funda-



**FIGURA 14.13** Resumen de las adaptaciones de los riñones para poder enfrentarse a dos problemas homeostáticos derivados del ambiente: la eliminación y la conservación de agua.

En un medio dulciacuicola, la mayoría de los vertebrados necesitan poder eliminar el exceso de agua. Mediante el filtrado que se realiza, gracias a la presencia de un aparato glomerular totalmente desarrollado y a la existencia de túbulos distales, dichos animales pueden producir grandes cantidades de una orina muy diluida y así pueden eliminar el exceso de agua. Cuando se trata de un medio de agua salada o terrestre, lo adecuado es conservar el agua. En los peces marinos, el poseer riñones sin glomérulos y sin túbulos distales, el ureotelismo que hace que el nivel de solutos en sangre pueda aumentar y la osmoconformidad, representan tres vías alternativas para la conservación del agua. Los vertebrados terrestres son capaces de conservar el agua gracias a una serie de cambios estructurales de sus nefronas (desarrollo de las asas de Henle) que incrementan la capacidad de reabsorción de agua, o mediante otros métodos «menos costosos» de eliminar los desechos nitrogenados del cuerpo, como el uricotelismo o el ureotelismo, que requieren menos agua que el amoniotelismo.

mentales diferentes: la eliminación y la conservación de agua (Fig. 14.13).

**Eliminación de agua** Los vertebrados hiperosmóticos dulciacuicolas necesitan eliminar agua. Los mecanismos de los vertebrados para producir la orina parecen adecuados para resolver este problema. Los riñones de la mayoría de los insectos y los de algunos otros invertebrados son **riñones de secreción**. La orina se forma por secreción de sus componentes en unos túbulos; sin embargo, los riñones de los vertebrados, así como los de la mayoría de los crustáceos, los de los anélidos y los de los moluscos son **riñones de filtración**. Grandes cantidades de líquido y de solutos pasan desde el glomérulo a la cápsula renal, formándose así un **filtrado glomerular**, y a medida que éste va recorriendo el túbulo, se le van añadiendo de manera selectiva una serie de compuestos de secreción, pero una gran parte del agua y de los solutos filtrados inicialmente se reabsorben hacia los capilares que hay alrededor de los túbulos. En el hombre, por ejemplo, a diario los riñones producen aproximadamente 170 litros de filtrado glomerular en sus dos millones de cápsulas renales, lo que



La mayor parte de los peces son estenohalinos; únicamente pueden soportar un estrecho rango de salinidad. Unos pocos peces son eurihalinos; pueden soportar grandes cambios de la salinidad y pueden realizar migraciones entre el agua dulce y el agua salada. Los peces anádromos nacen en aguas dulces, cuando maduran migran a aguas saladas y luego vuelven a las aguas dulces para realizar la puesta. El salmón es un buen ejemplo. Dependiendo de la especie, los peces anádromos pueden pasar uno o más años en el mar alimentándose y

creciendo, y luego vuelven al río en el que nacieron para reproducirse en él. Los peces catádomos realizan la migración contraria, desde el mar al agua dulce. Las anguillas europeas y americanas del género *Anguilla* son buenos ejemplos, maduran en los ríos y luego emigran al mar para reproducirse. Aunque los peces eurihalinos pasan una parte de su vida en el agua dulce y otra en el mar, la transición desde una a la otra no pueden realizarla bruscamente. Generalmente, necesitan un período de aclimatación, que suele durar varias sema-

nas, durante el cual se mantienen en una zona de agua salobre. Cuando estos peces se encuentran en el agua dulce, el problema principal al que tienen que hacer frente es la pérdida de sal a través de las branquias. Los peces marinos estenohalinos puestos en agua dulce no son capaces de compensar la pérdida de sal que sufren a través de sus branquias, que son muy permeables. Pierden sal de forma constante y terminan muriendo. Los peces eurihalinos reducen la permeabilidad de sus branquias y pueden sobrevivir.

representa un volumen de cuatro a cinco veces mayor que el de toda el agua del cuerpo. Si cada día tuviésemos que eliminar un volumen semejante, nos quedaría poco tiempo para hacer otras cosas, sin mencionar la enorme cantidad de agua que tendríamos que beber para poder reemplazar el agua excretada. En realidad, excepto aproximadamente un litro, en los túbulos renales se reabsorbe toda esa cantidad de agua, que vuelve a la sangre.

En los peces de agua dulce y en los anfibios acuáticos, el riñón suele tener unos glomérulos bastante grandes y bien desarrollados, por lo que son capaces de producir unos grandes volúmenes de filtrado glomerular. En el túbulo distal, que está bastante desarrollado, se absorben los solutos (sales, aminoácidos, etc.) del filtrado, recuperándose de este modo estos compuestos, pero sólo se reabsorbe entre un tercio y la mitad del agua del filtrado. En este caso, con la orina se elimina una gran cantidad de agua; por lo tanto, el riñón de estos animales tiene una estructura que permite que se produzca una gran cantidad de orina muy diluida, lo que soluciona el problema que representaría el exceso de agua para los vertebrados dulciacuícolas.

**Conservación de agua** Como ya se ha indicado, la conservación de agua es una necesidad no sólo para los vertebrados terrestres sino también para los que viven en aguas saladas. Para poder hacer frente a los problemas de deshidratación que se pueden producir en el agua salada y en tierra firme, se han desarrollado una serie de adaptaciones estructurales y fisiológicas.

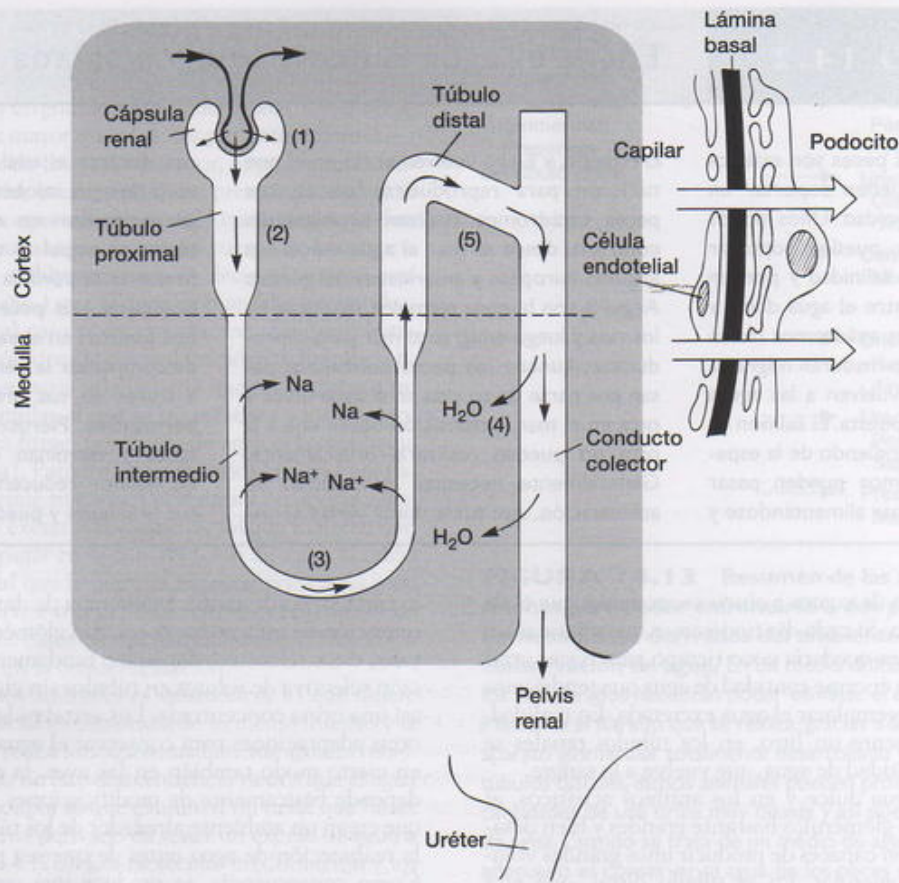
La filtración renal supone una desventaja para los peces marinos hiposmóticos ya que implica la producción de grandes volúmenes de orina; estos peces tienen que conservar agua en su cuerpo y no pueden permitirse el lujo de eliminarla. Como consecuencia, en muchas especies de teleósteos marinos faltan las partes de la nefrona que contribuyen a la pérdida de agua, en concreto, el glomérulo y el túbulo distal. La ausencia de glomérulo y de la cápsula renal asociada reduce la cantidad de líquido que se produce inicialmente en el túbulo. Estos teleósteos marinos poseen **riñones sin glomérulos (aglomerulares)** que, debido a que no producen grandes cantidades de filtrado glomerular, luego no tienen la necesidad de realizar una reabsorción. Básicamente, los riñones sin glomérulos conservan agua eliminando el proceso de filtración en la cápsula renal.

La falta de túbulo distal también contribuye a la conservación de agua. En el túbulo distal se reabsorben las sales presentes en la orina, pero este túbulo permite que el agua sea

excretada, por lo tanto, la ausencia de dicho túbulo favorece la retención de agua en los peces. Sin glomérulos y sin túbulos distales, estos teleósteos dependen fundamentalmente de la secreción selectiva de solutos en túbulos sin glomérulos, formándose así una orina concentrada. Los vertebrados terrestres presentan otras adaptaciones para conservar el agua. En los mamíferos, y en cierto modo también en las aves, la conservación de agua depende básicamente de modificaciones de las asas de Henle, que crean un ambiente alrededor de los túbulos que incrementa la reabsorción de agua antes de que sea eliminada del cuerpo. Como consecuencia, se produce una orina concentrada y la estructura del riñón favorece la conservación de agua.

En los riñones de los mamíferos, la relación entre la estructura de los túbulos y la conservación del agua es bastante compleja. El primer paso de la formación de la orina es la producción de un filtrado glomerular. Las células sanguíneas, las gotas de grasa y las proteínas plasmáticas de tamaño grande no pasan a la nefrona, pero la mayor parte del agua y los solutos del plasma sanguíneo sí cruzan desde los capilares del glomérulo a la cápsula renal. En el segundo paso, la mayoría de los iones de sodio, los nutrientes y el agua se reabsorben en el túbulo proximal. La reabsorción se ve facilitada por la gran superficie de las células del túbulo proximal y depende del transporte activo del sodio. Las proteínas utilizables que se encuentren formando parte del filtrado glomerular también se reabsorben en el túbulo proximal. En el tercer paso el filtrado entra en el túbulo intermedio del asa de Henle, que contrariamente a lo que se afirmaba en las teorías antiguas, no es un área en la que se reabsorbe más agua del filtrado. En realidad en el asa se produce un bombeo activo de los iones de sodio presentes en el filtrado, los cuales pasan al espacio intersticial, con lo que se crea un líquido intersticial hiperosmótico alrededor de los conductos colectores. En el cuarto paso, a medida que el filtrado, ya modificado, se va moviendo por los conductos colectores hacia la pelvis renal, pasa por una zona que, debido a la actuación del asa de Henle, es hiperosmótica con respecto al filtrado. El gradiente osmótico que hay entre el líquido que rodea los tejidos y la orina diluida que entra en los conductos colectores hace que se produzca un movimiento de agua desde el interior de dichos conductos hacia el líquido intersticial. Cuando el cuerpo está deshidratado, se produce un cambio de la permeabilidad de las células del conducto colector, controlado de manera hormonal, y el agua pasa desde el líquido del interior de los túbulos hacia el líquido intersticial. Aquí los vasos sanguíneos, que en





**FIGURA 14.14** Funcionamiento del riñón de los mamíferos. Cuando empieza la formación de la orina, la elevada presión que hay en el glomérulo hace que parte del líquido sanguíneo pase de los capilares a la cápsula renal, formándose así un filtrado glomerular. (1) A medida que este filtrado glomerular recorre el resto de la nefrona se le van añadiendo algunos compuestos, pero la mayor parte del agua es reabsorbida hacia los capilares. En los mamíferos (y en las aves) esta reabsorción sucede fundamentalmente en el túbulo proximal (2) y en los conductos colectores (4). El túbulo intermedio del asa de Henle produce un ambiente salino en la médula del riñón (3). A medida que la orina fluye por el conducto colector en el interior de la médula (4) pasa por esta región hiperosmótica y el agua fluye, a favor de dicho gradiente osmótico, desde este conducto hacia los tejidos circundantes. Los vasos rectos (no representados) recogen el agua y la devuelven a la circulación sistémica. Esto hace que en los conductos colectores se concentre la orina que será posteriormente eliminada del riñón a través del uréter (5). El detalle de la derecha es una vista aumentada de la pared del corpúsculo renal, en la cual se pueden apreciar el endotelio del glomérulo, una célula endotelial especializada de la cápsula renal (podocito) y la gruesa lámina basal que hay entre estas dos capas endoteliales. Las flechas indican la dirección del flujo del líquido desde la sangre hacia la cápsula renal para que se forme el filtrado glomerular.

conjunto reciben la denominación de **vasos rectos** reabsorben agua junto con algunos solutos, y ambos vuelven a la circulación general. Por lo tanto, la orina que queda en los conductos colectores se concentra y, a continuación, se dirige hacia la pelvis renal y desde ésta hacia el uréter (Fig. 14.14). El flujo sanguíneo hacia los túbulos renales es necesario para que se produzca el filtrado y la reabsorción. Los glomérulos surgen de las arterias renales que salen directamente de la aorta dorsal. La presión sanguínea se mantiene elevada en las arterias renales; por ello, la presión sanguínea en los glomérulos también es alta y facilita el paso de los líquidos hacia la cápsula renal. Por otra parte, la presión en los vasos rectos es baja, ya que derivan de las arteriolas que hay más allá de los glomérulos y la presión sanguínea desciende cuando la sangre atraviesa los glomérulos. La presión sanguínea baja en los vasos rectos hace que aumente la cantidad de agua que se recolecta alrededor del asa de Henle. Hay que hacer notar que a diferencia de lo que ocurre en el riñón sin glomérulos de los teleosteos, conservador de agua, como el riñón de los

mamíferos, siguen existiendo los túbulos distales. En los mamíferos parte del túbulo distal está incorporado al asa de Henle, donde su capacidad para absorber sales contribuye a la producción de un ambiente intersticial hiperosmótico alrededor de los conductos colectores. Así, en los teleosteos sin glomérulos, la conservación de agua se consigue por la eliminación de las partes de los túbulos renales que permiten la pérdida de agua, mientras que en los mamíferos, las partes homólogas de los túbulos renales se conservan, pero formando parte de un sistema totalmente diferente de concentración de la orina.

**Osmoconformistas** En cierto modo, una vía para solucionar los problemas relacionados con los flujos de agua es evitar que se produzca dicho problema. Ésta es la estrategia de los osmoconformistas, cuyos líquidos corporales tienen la misma concentración osmótica que el medio en que viven. Al estar en equilibrio con respecto a su ambiente, no tienen que hacer frente a los problemas derivados de la entrada o de la pérdida



Parece que el riñón ayuda a sacar a la luz al filósofo que todos llevamos dentro. Homer W. Smith, que dedicó parte de su vida al estudio de la fisiología de los riñones, también escribió el libro *El hombre y sus Dioses* (Man and His Gods) en el que reflexionaba sobre los efectos de las religiones y los mitos seculares sobre el pensamiento del hombre y su destino. Nada menos que Albert Einstein consideró que se trataba de un libro muy interesante y escribió el prefacio del mismo. Isak Dinesen, a quien probablemente hoy se conoce mejor por su libro llevado al cine, *Memorias de África* (Out of Africa), también hizo reflexiones relacionadas con los riñones. En una colección de escritos de 1934, *Siete cuentos góticos* (Seven Gothic Tales), el protagonista, un marinero árabe en la cubierta de su barco, mientras navegaba junto a la costa de África, tenía el siguiente pensamiento:

*¿Qué es el hombre, si te pones a pensarlo? No es más que una máquina compleja y precisa que, con una gran destreza, transforma el vino tinto de Shiraz en orina.*

El término orina procede de la palabra latina *urina*, y empezó a utilizarse en la lengua inglesa aproximadamente en el siglo XIV. Anteriormente la palabra francesa «*pissier*» se modificó en la inglesa «*piss*», que fue muy usada por Geoffrey Chaucer (siglo XIV) e incluso por las damas y los caballeros de la

época isabelina. En la época de Oliver Cromwell y el puritanismo (siglo XVII) este término empezó a caer en desuso. Recientemente, ha sido «redescubierto» y vuelve a ser utilizado. La orina se ha utilizado para una multitud de propósitos: como cosmético capilar, como fermento para el pan, para darle sabor al queso y para macerar las hojas de tabaco. Las damas acaudaladas francesas del siglo XVII solían tomar baños enriquecidos con orina para mejorar el aspecto de la piel. Diversas culturas la consideran como un enjuague bucal y de la garganta de probada eficacia. Durante siglos se ha usado para lavar las heridas de guerra de los camaradas orinando sobre las zonas afectadas (cuando no se tenía a mano ningún otro líquido antiséptico estéril). A principios del siglo XIX entre los médicos norteamericanos y europeos se puso de moda la uroscopia, es decir, los «análisis de las aguas». Lo que hacían era inspeccionar los «*piss pots*» de la época isabelina, es decir, los orinales, que solían estar decorados con motivos florales en las casas de la clase media, o con oro y plata en las de la clase pudiente. Tan de moda estuvo la uroscopia durante el siglo XIX que los orinales llegaron a convertirse en un emblema de la profesión médica.

Los estudiantes también saben valorar la enorme importancia de sus riñones. Cuando se llenan de café y de dudas la noche antes

de un examen final, o cuando celebran el éxito bebiendo o no hacen más que buscar justificaciones al fracaso después del examen, se acuerdan de sus riñones y del volumen de orina que pueden llegar a producir cuando hace falta. A pesar de que han evolucionado para poder conservar el agua, nuestros riñones tienen una flexibilidad fisiológica tal que nos permiten eliminar el líquido de más que ingerimos cuando hacemos algún exceso. Los conductos colectores se vuelven impermeables (la ADH, una hormona de la hipófisis, hace que cambie su permeabilidad), pasa menos agua desde los conductos colectores al espacio intersticial, hay menos cantidad de agua disponible para que sea reabsorbida por los vasos rectos y por tanto hay más líquido que excretar. Los bares de distintos países sirven diferentes cervezas, vinos, cafés y refrescos, pero todos tienen aseos. La relación entre la fisiología y el pensamiento ha hecho que los aseos públicos se conviertan en un lugar en el que nos «alegramos de tener riñones». Posiblemente, esto fue lo que inspiró el «homenaje al riñón» pronunciado por Samuel Johnson, un reconocido humorista, que «utilizaba mucho sus riñones», que afirmó:

*El hombre aún no ha inventado nada que le haga tan feliz como una buena taberna o un mesón. Vida del Dr. Johnson (Life of Dr. Johnson), James Boswell.*

de agua. Todos los vertebrados osmoconformistas son marinos. En los mixines, a diferencia de lo que sucede con los líquidos corporales hiposmóticos de la mayor parte de los peces marinos, las concentraciones de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  en sangre y en el líquido extracelular son elevadas, y además son parecidas a las del agua de mar. Los tejidos de los mixines toleran estos niveles relativamente elevados de solutos, ya que éstos están en equilibrio osmótico con su medio, la nefrona no necesita excretar un gran volumen de orina. Por tanto la nefrona está reducida a poco más que una cápsula renal conectada con el conducto arquinéfrico mediante un conducto corto y de paredes delgadas (Fig. 14.10a). En contra de lo que cabría esperar, los corpúsculos renales son bastante grandes. Ya que la eliminación de agua no es un problema para los mixines, estos corpúsculos renales bien desarrollados probablemente actúen en la regulación de los iones bivalentes como el  $\text{Ca}^{++}$  y el  $\text{SO}_4^{--}$ . Los elasmobranchios y el celacanto *Latimeria* también son casi osmoconformistas, pero lo consiguen gracias al ureotelismo, acumulando la urea en la sangre hasta llegar a alcanzar unas concentraciones bastante elevadas, con lo que la osmolaridad de la sangre es superior a la del agua de mar. En estos peces no se producen flujos de agua acusados y el mantenimiento del equilibrio hídrico no representa un problema especialmente importante. El exceso

de sales en los líquidos corporales procedentes del agua de mar se elimina por medio de glándulas especiales, como las *glándulas rectales* de los tiburones, o a través de las branquias.

**Tolerancia a las fluctuaciones** Los cambios estructurales del riñón y la osmoconformidad no son los únicos medios para evitar los problemas osmóticos. Algunos vertebrados acuáticos son capaces de soportar grandes variaciones de salinidad. Los animales osmóticamente tolerantes son **eurihalinos** (*eury-*, amplio; *haline*, sal), algunos pueden desplazarse desde el mar hasta aguas salobres e incluso hasta las dulces. Otros vertebrados, que únicamente pueden soportar unos rangos estrechos de salinidad, se dice que son animales **estenohalinos** (*steno-*, estrecho; *haline*, sal).

**Equilibrio salino** Aunque hasta ahora nos hemos centrado en los mecanismos renales relacionados con la eliminación o con la conservación de agua, el equilibrio osmótico no sólo implica movimientos de agua sino también de sales. Hay diversas estructuras dedicadas a la regulación del equilibrio salino. Como ya se ha indicado, en el interior del riñón, el túbulo distal recupera sales de la orina. Las branquias actúan en el equilibrio iónico bombeando sales hacia fuera (en los peces óseos

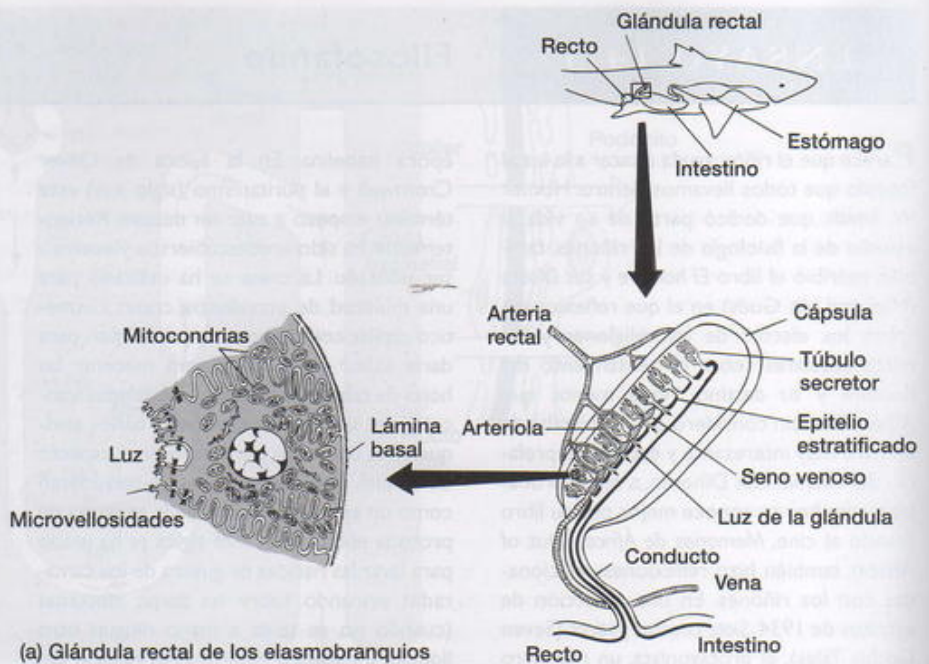


**FIGURA 14.15 Regulación de la concentración de sal.**

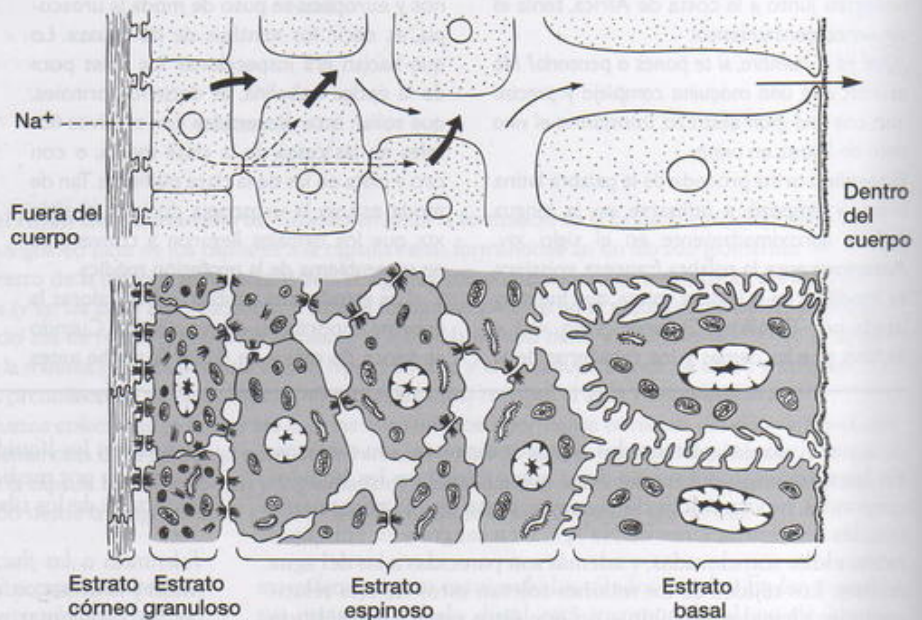
(a) Glándulas rectales de los tiburones y demás elasmobranquios. Estas glándulas evolucionaron para poder eliminar las sales del cuerpo de manera eficaz y sin que para ello sea necesario el consumo de un gran volumen de agua. La cápsula externa de la glándula rectal de los elasmobranquios está formada por tejido conjuntivo y musculatura lisa. La sangre llega a través de la arteria renal, circula alrededor de los túbulos secretores, entra en el seno venoso y entonces fluye hacia la vena renal. La sal recogida por los túbulos secretores pasa a la luz de la glándula rectal y entonces es forzada a pasar al interior del intestino para desde allí ser eliminada con las heces.

(b) Esquema de una sección transversal del tegumento de un anfibio. La sal tiene tendencia a pasar desde el cuerpo de los anfibios al agua dulce en que viven estos animales, que han desarrollado la capacidad de reemplazar las sales perdidas, sobre todo los iones de sodio, a través de la piel y por medio de un transporte activo. El sodio es recogido en el estrato granuloso y pasa mediante un mecanismo de transporte activo a los espacios que hay entre las células. Finalmente pasa al interior de los capilares de la dermis.

Según Berridge y Oschman.



(a) Glándula rectal de los elasmobranquios



(b) Tegumento de un anfibio

marinos) o hacia dentro (en los peces de agua dulce) del cuerpo. Las glándulas rectales de los elasmobranquios también recogen, concentran y eliminan las sales del cuerpo (Fig. 14.15a).

Los reptiles y aves marinas que se alimentan a partir de presas «saladas» o que beben agua de mar para recuperar los líquidos perdidos, ingieren mucha sal. Debido a que sus riñones no pueden hacer frente a este exceso de sal, ésta se excreta por medio de unas **glándulas salinas** especiales. Como respuesta al almacenamiento de sal, las glándulas salinas producen, de forma intermitente, una secreción muy concentrada en la que fundamentalmente hay  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ . En los reptiles, estas glándulas salinas pueden ser glándulas nasales (en algunos lagartos marinos), glándulas orbitales (en algunas tortugas marinas), glándulas sublinguales (en las ser-

piantes de mar), o glándulas de la superficie de la lengua (en los cocodrilos marinos asiáticos y norteamericanos).

Las aves marinas poseen un par de glándulas salinas nasales, grandes y especializadas, que normalmente se encuentran situadas en unas depresiones de la superficie dorsal del cráneo y liberan su secreción concentrada en la cavidad nasal. Los riñones de estas aves también producen una orina mucho más concentrada que el agua de mar, por lo que otra parte de la sal se elimina por vía renal. Muchos mamíferos terrestres tienen glándulas sudoríparas en el tegumento, que actúan fundamentalmente en la termorregulación, pero a través de las cuales también pueden eliminar una cierta cantidad de sal. En las aguas dulces, el problema es totalmente distinto, pues la sal



tiende a perderse hacia el ambiente. Los peces de agua dulce absorben sales a través de las branquias, y en los anfibios de vida acuática la piel colabora en la regulación del equilibrio salino (Fig. 14.15b).

**Equilibrio frente a otras necesidades** La cloaca, la vejiga urinaria y el intestino grueso también intervienen en la regulación de los equilibrios salino e hídrico. El ajuste de los equilibrios salino e hídrico debe realizarse teniendo en cuenta otras necesidades. Ya hemos visto que la necesidad de excretar los residuos nitrogenados en algunos casos tiene que estar en consonancia con la necesidad de conservar el agua. Además, es frecuente que los amniotas almacenen mucho calor cuando viven en zonas con clima caluroso o cuando son animales muy activos. Las aves jadean y los mamíferos sudan para disipar el exceso de calor mediante el proceso del enfriamiento evaporativo, durante el cual también se pierde agua. Los reptiles carecen de glándulas sudoríparas, poseen una piel gruesa e impermeable y sólo tienen una capacidad bastante limitada para jadear, por lo que no pueden regular su temperatura corporal mediante el enfriamiento evaporativo. En cambio, lo que hacen es evitar los rayos del Sol (situándose a la sombra o en el interior de madrigueras) o adquieren hábitos nocturnos. En los reptiles, la termorregulación mediante el comportamiento y los bajos ritmos metabólicos reducen la pérdida de agua por evaporación y ayudan a su conservación.

## Evolución

Los riñones de los vertebrados son un buen ejemplo de preadaptación, una cuestión que ya hemos visto en relación con otros sistemas, pero la preadaptación del sistema urinario no lleva hasta una cuestión que aún no hemos tratado: el origen dulciacuícola de los vertebrados.

### Preadaptación

La excreción de urea o de ácido úrico sirve para conservar agua y representa una ventaja para la vida en el medio terrestre; no obstante, la transformación del amoníaco en urea o en ácido úrico probablemente surgió antes de que los vertebrados invadiesen la tierra firme. En los condrictios y en los celacantos la formación de urea se produce como respuesta al problema que representa el mantenimiento del equilibrio hídrico, y estos animales se han hecho osmoconformistas. La detoxificación del amoníaco mediante su transformación en urea, permite a los peces pulmonados solucionar el problema de la supervivencia durante la sequía. El embrión de los amniotas, encerrado en un huevo dotado de cáscara, convierte el amoníaco en ácido úrico, lo que permite un almacenamiento seguro de los desechos nitrogenados, sin que sea necesario usar grandes cantidades de agua para su eliminación. Una o más de estas adaptaciones pudieron haber precedido a la vida en el medio terrestre y, por lo tanto, constituyeron preadaptaciones. Cuando finalmente los vertebrados invadieron la tierra, llegaron a un entorno en el que el agua es escasa, con lo que su conservación se convirtió en algo muy importante; pero cuando dicha invasión se estaba produciendo, los procedimientos metabólicos que permiten la conservación de agua ya podían existir.

### Origen de los vertebrados

El fisiólogo Homer Smith fue la primera persona en darse cuenta de que los riñones de los vertebrados parecían ser más apropiados para la vida en las aguas dulces que en el mar. En rea-

lidad llegó a afirmar que los riñones estaban tan bien estructurados para la vida en el medio dulciacuícola que los vertebrados podrían haberse originado en dicho medio y posteriormente haber invadido el mar. Sus razonamientos eran similares a éstos: los riñones de los vertebrados son riñones de filtración que producen un gran volumen de filtrado glomerular. Una estructura como ésta podría ser una desventaja en el medio marino, en el cual se necesita conservar el agua, pero podría representar una ventaja en el medio dulciacuícola, en el cual los peces necesitan eliminar de su cuerpo el exceso de agua.

Los invertebrados marinos son osmoconformistas. El nivel de sal en su sangre es similar al del agua de mar, por lo que son isosmóticos. No tienen el riesgo de deshidratarse; no obstante, esto no ocurre en el caso de los vertebrados marinos. En comparación con los invertebrados marinos, el nivel de sales en la sangre de los vertebrados marinos es aproximadamente dos tercios más bajo. Por tanto, los vertebrados son hiposmóticos con respecto al agua de mar y pueden deshidratarse. Para empeorar aún más las cosas, los vertebrados tienen un riñón de filtración capaz de producir la eliminación de grandes volúmenes de agua, no de conservarla.

Estas desventajas podrían explicarse, según los razonamientos de Smith, si los vertebrados se hubiesen originado en un medio dulciacuícola, en cuyo caso, el desarrollo de riñones de filtración y los bajos niveles de solutos serían una ventaja a la hora de enfrentarse al flujo de agua hacia el interior que sufren los animales en este medio. No obstante, cuando los vertebrados pasaron posteriormente desde el medio dulciacuícola al medio marino, sus riñones de filtración eran una desventaja y fueron necesarias varias modificaciones. Los condrictios y los celacantos aumentaron los niveles de solutos en sangre para solucionar el problema. Otros peces desarrollaron otras adaptaciones, como poder beber el agua de mar, para recuperar agua de este modo, y glándulas salinas y branquias capaces de eliminar el exceso de sal, y además perdieron los glomérulos y los túbulos distales. Smith también se sirvió del registro fósil disponible en 1931 para defender el origen dulciacuícola de los primeros vertebrados.

Otros autores son contrarios a las hipótesis de Smith y defienden el origen marino de los vertebrados. En primer lugar, los riñones de filtración de los vertebrados son riñones de alta presión que producen un gran volumen de filtrado glomerular. El paso de un gran volumen de líquido desde la sangre a los túbulos renales permite que los riñones puedan actuar sobre los distintos compuestos de los líquidos que circulan por el cuerpo. Al tratarse de un sistema de alta presión se produce un gran volumen de filtrado, lo que ayuda a que se puedan eliminar los desechos nitrogenados. Así, el riñón de filtración puede representar un sistema bastante eficaz para la eliminación de los compuestos nitrogenados y otros residuos, que se ve favorecido por el gran volumen de filtrado que se mueve a través de los riñones. En segundo lugar, los riñones de filtración no son exclusivos de los vertebrados. Los crustáceos y otros muchos invertebrados marinos poseen riñones de filtración, y está claro que estos animales evolucionaron a partir de antecesores marinos. Además, muchos de ellos son osmoconformistas. Por último, los estudios recientes del registro fósil sugieren que los primeros vertebrados vivían en el mar y no en hábitat dulciacuícolas como suponía Smith. Contrariamente a las ideas de Smith, el riñón de filtración de los vertebrados marinos estaba preadaptado para la vida en el agua dulce, pero no se originó en dicho hábitat. En este debate, los mixines representan un gran problema, pues se trata de animales osmoconformistas, como la mayoría de los invertebrados, lo que los diferencia de los demás vertebrados, siendo además son los representantes



**E**stando a la deriva, un marinero que haya sobrevivido al hundimiento de su barco tiene que enfrentarse a una gran ironía. Expuesto al calor, terminará deshidratándose. Estará rodeado de agua, pero si la bebe no hará más que empeorar su situación. Esto sucede porque el agua de mar es hiperosmótica con respecto a los líquidos corporales. Si una persona bebe agua de mar, absorberá la sal y aumentará su nivel osmótico en la sangre.

Pero para eliminar el exceso de sal del cuerpo, los riñones deben utilizar una cantidad de agua igual o incluso mayor que la que haya sido ingerida por el sediento náufrago. Como consecuencia el cuerpo se deshidratará aún más. Además, hay otro problema. El agua de mar también contiene sulfato magnésico, un compuesto que se utiliza en los laxantes. Este compuesto hará que tenga una diarrea y perderá más fluidos a través del tubo digestivo.

Muchos animales marinos solucionan este problema de diferente manera; lo que hacen es beber agua de mar, pero excretan el exceso de sal, usando mecanismos de transporte activo, a través de glándulas salinas especiales, y no a través de los riñones, diluyéndola con agua. Esto les permite poder utilizar el agua de mar sin que el equilibrio hídrico se vea afectado, tal y como sucede en el hombre.

\**The Rime of the Ancient Mariner*, Samuel Taylor Coleridge.

actuales del grupo más primitivo de los vertebrados, los ciclóstomos y, aunque viven en el mar, poseen riñones de filtración. Si Smith estuviese en lo cierto, estos primitivos vertebrados deberían vivir en agua dulce, pero es evidente que no es así. Si se mantiene el origen marino de los vertebrados, entonces los mixines deberían ser osmorreguladores como los demás vertebrados, pero no lo son. Probablemente sea mejor aceptar que los mixines, aunque son los representantes actuales del grupo más primitivo de los vertebrados, hace mucho tiempo que se separaron fisiológicamente de la condición primitiva.

## Sistema reproductor

El sistema reproductor está formado por las gónadas, los productos de éstas, es decir, ciertas hormonas y los gametos, y los conductos por los que se desplazan estos últimos. Las hormonas reproductoras son las encargadas de controlar el comportamiento sexual y el cuidado de las crías, de preparar los conductos reproductores para recibir los gametos, de mantener al cigoto y de realizar otras funciones que se verán en el Capítulo 15, dedicado al estudio del sistema endocrino. A continuación, estudiaremos los gametos y sus conductos donde están, y por los que se mueven durante el proceso reproductor. Una vez más utilizaremos a los mamíferos placentarios para aclarar la terminología que se utiliza al designar las distintas partes del sistema reproductor.

### Estructura del sistema reproductor de los mamíferos

En los mamíferos, cada ovario está formado por una cápsula externa de tejido conjuntivo, la **túnica albugínea**, que envuelve a una gruesa **corteza** y a la **médula interna**. Los **óvulos**, o células huevo, se encuentran envueltos por varias capas de **células foliculares** que derivan del tejido conjuntivo. Cada óvulo, junto con las células foliculares que tiene asociadas, forma lo que se conoce como un **fóliculo**, algunos de los cuales se mantienen rudimentarios, nunca cambian y nunca llegan a liberar su óvulo. Otros pasan por una serie de estados de crecimiento o **maduración** y terminan liberando al óvulo, que lleva adheridas unas pocas células foliculares; este óvulo sale del ovario durante el proceso de la **ovulación** y queda listo para ser fecundado. Si se produce la fecundación, el óvulo continúa desplazándose por el **oviducto** y termina **implantándose** en la pared del **útero**, que está preparada para ello, y allí se produce

el crecimiento y el desarrollo del embrión. Si no se produce la fecundación el óvulo sigue desplazándose por el oviducto y termina siendo expulsado del útero durante la siguiente menstruación (Fig. 14.16).

### Implantación del embrión (p. 189)

En los mamíferos, cada testículo está constituido por una túnica albugínea externa que envuelve los **túbulos seminíferos** en los que se producen los espermatozoides. En las paredes de los túbulos tienen lugar la espermatogénesis y el crecimiento de los espermatozoides, que terminan liberándose en la luz de los túbulos, que al principio están muy enrollados y se van desenrollando para terminar formando los **túbulos rectos**, justo antes de unirse para constituir la **rete testicular**, que se resuelve en una serie de **conductos eferentes**, que desembocan en el **epidídimo**, en el cual se almacenan temporalmente los espermatozoides, que durante la eyaculación, se desplazan por los vasos o **conductos deferentes** hacia la uretra. A lo largo de este recorrido hay tres glándulas sexuales accesorias, la **vesícula seminal**, la **próstata** y la **glándula bulbouretral** (de Cowper), que van añadiendo sus respectivas secreciones a los espermatozoides, a medida que éstos se desplazan desde los testículos hasta la uretra. Este líquido resultante y los espermatozoides que hay en él constituyen el **líquido seminal** o **semen** (Fig. 14.17).

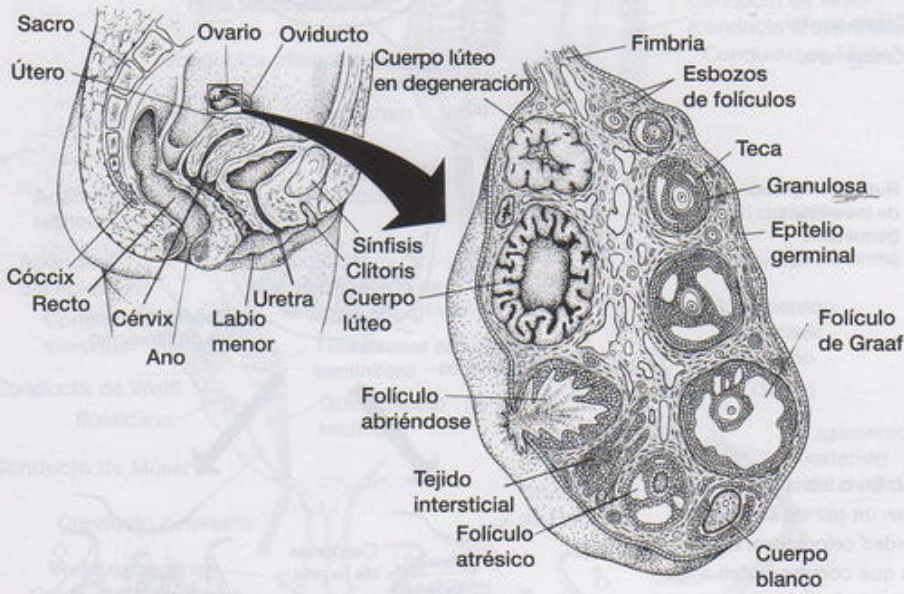
## Desarrollo embrionario

### Gónadas y gametos

Las gónadas se forman a partir de la **cresta genital**, que se origina como un engrosamiento de la esplacnopleura en el que también participan las células del mesénquima adyacente (Fig. 14.18). Al principio la gónada no es más que un pequeño engrosamiento de la pared dorsal del celoma, con una corteza gruesa y una médula más profunda (Fig. 14.19a,b). Debido a que en este estado las gónadas del macho y de la hembra tienen las mismas características, forman lo que se conoce como **gónadas indiferenciadas**. En ambos sexos las gónadas contienen las **células germinales**, a partir de las cuales se formarán más tarde los espermatozoides o los óvulos. Curiosamente, las células germinales no derivan de la cresta genital ni del mesodermo adyacente, en realidad, ni siquiera se originan en el embrión como tal, sino que lo hacen a partir del endodermo extraembrionario, desde donde estas células germinales realizan un largo recorrido hasta que finalmente llegan a la gónada indiferenciada,

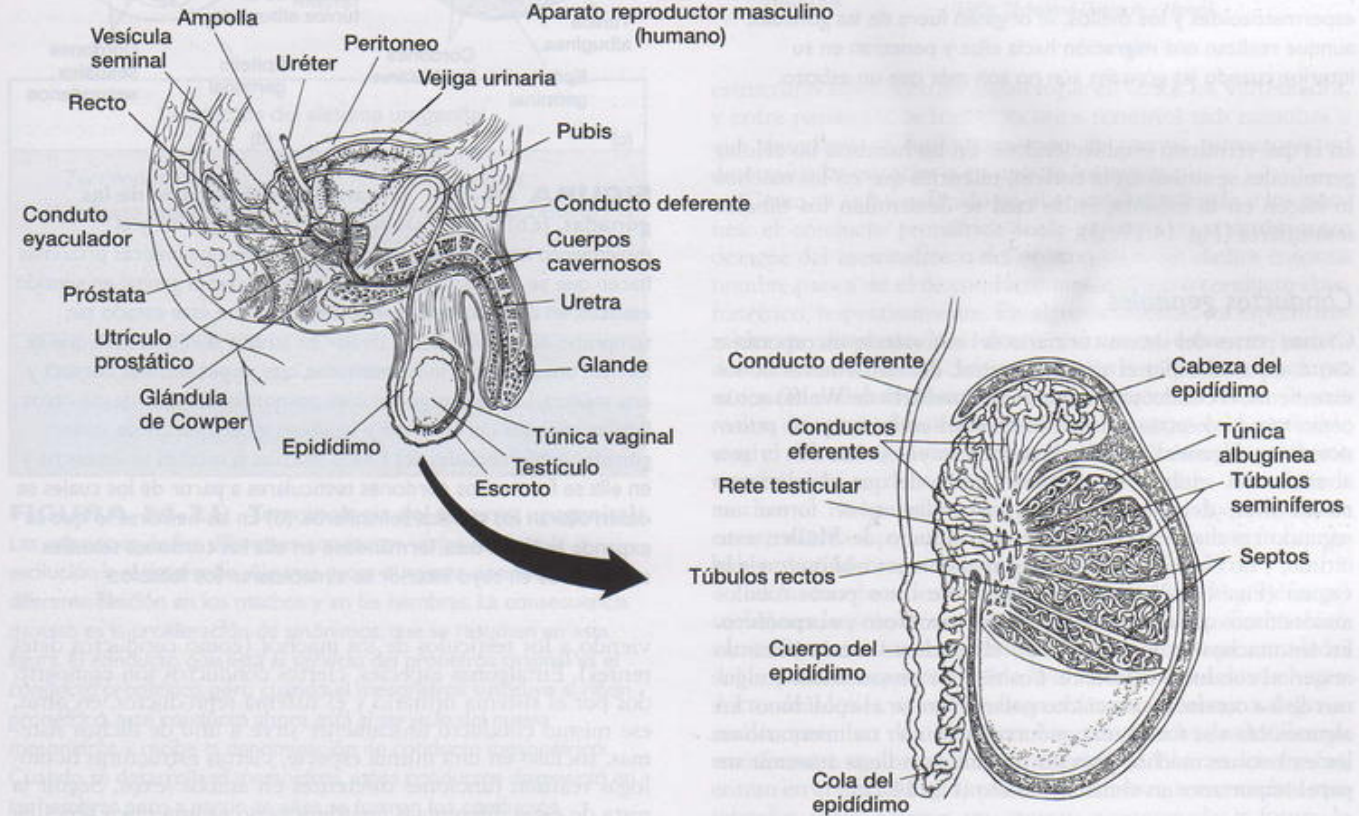


Aparato reproductor femenino (humano)



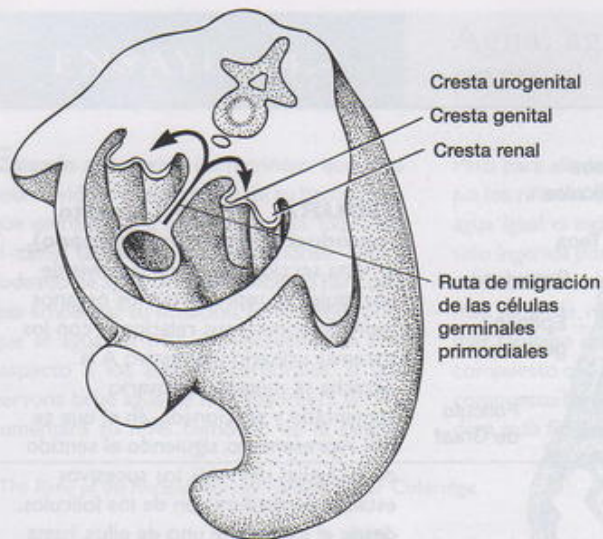
**FIGURA 14.16** Aparato reproductor femenino (humano). En esta sección sagital de la pelvis de una mujer se representan los órganos reproductores y sus relaciones con los sistemas urinario y digestivo. A la derecha se muestra un ovario aumentado y seccionado, en el que se han representado, siguiendo el sentido de las agujas del reloj, los sucesivos estados de maduración de los folículos, desde el esbozo de uno de ellos, hasta que se transforma en un folículo de Graaf y, finalmente, en un cuerpo lúteo. También se han representado un folículo atrésico y otros estados en degeneración.

Aparato reproductor masculino (humano)



**FIGURA 14.17** Aparato reproductor masculino (humano). En esta sección sagital de la pelvis de un hombre se representan los órganos reproductores y sus relaciones con los sistemas urinario y digestivo. A la derecha se muestra un detalle de la sección de un testículo y sus conductos. Los espermatozoides que se producen en los túbulos seminíferos pasan por los túbulos rectos y la rete testicular, hasta que terminan llegando al epidídimo. A los espermatozoides se les añaden una serie de secreciones y luego se mueven por los conductos deferentes gracias a las contracciones de los músculos lisos de las paredes de éstos.





**FIGURA 14.18 Cresta urogenital.** En la zona posterior del embrión en desarrollo se forman un par de crestas urogenitales bilobuladas en el techo de la cavidad celomática. Los lóbulos situados en posición mediana son los que corresponden a las crestas genitales y a partir de ellos se formarán las gónadas. Los lóbulos más laterales son las crestas renales y a partir de ellas se formarán los riñones y sus conductos. Las células germinales primordiales, a partir de las cuales se formarán los espermatozoides y los óvulos, se originan fuera de las gónadas, aunque realizan una migración hacia ellas y penetran en su interior cuando las gónadas aún no son más que un esbozo.

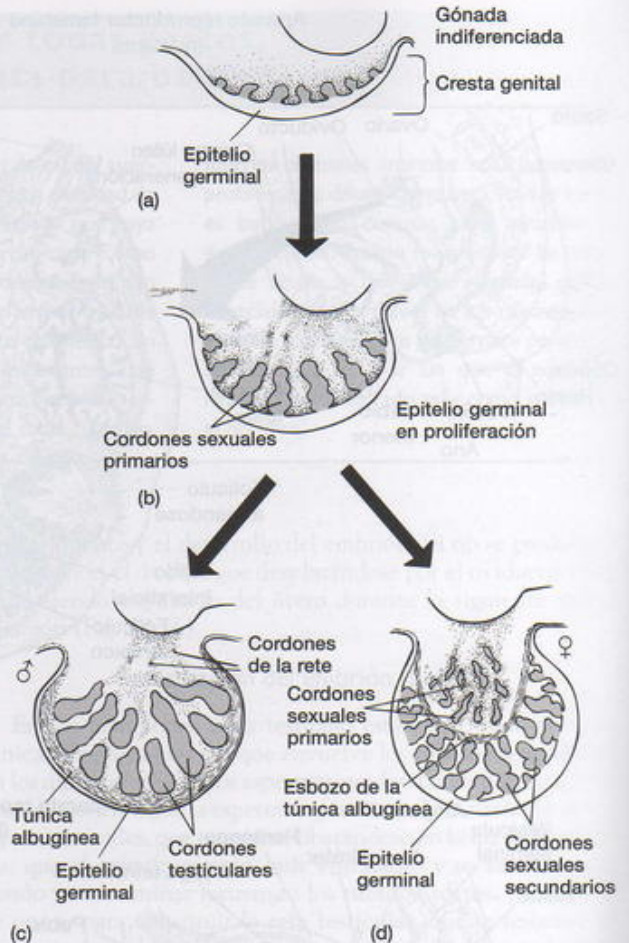
en la que terminan estableciéndose. En las hembras las células germinales se sitúan en la corteza, mientras que en los machos lo hacen en la médula, en la cual se desarrollan los túbulos seminíferos (Fig. 14.19c,d).

### Conductos genitales

Ciertas partes del sistema urinario del embrión se incorporan o son compartidas por el sistema genital. En las hembras de los mamíferos, el conducto mesonéfrico (**conducto de Wolff**) actúa como vía de desagüe del mesonefros del embrión, pero posteriormente degenera cuando el metanefros y su uréter dan origen al riñón del adulto. No obstante, antes de que el conducto mesonéfrico degenera, en sus proximidades, se forma un segundo conducto paralelo a él, el **conducto de Müller**, este último, y no el de Wolff, dará origen al oviducto, al útero y a la vagina (Fig. 14.20). Pueden conservarse unos pocos túbulos mesonéfricos que quedan formando el **paroóforo** y el **epoóforo**. En los machos de los mamíferos, el conducto mesonéfrico da origen al conducto deferente. Los túbulos mesonéfricos y algunos de los conductos asociados pasan a formar el epidídimo. En algunos casos se forma un conducto de Müller rudimentario en los embriones macho, pero en ningún caso llega a asumir un papel importante en el macho adulto (Fig. 14.20).

### Resumen

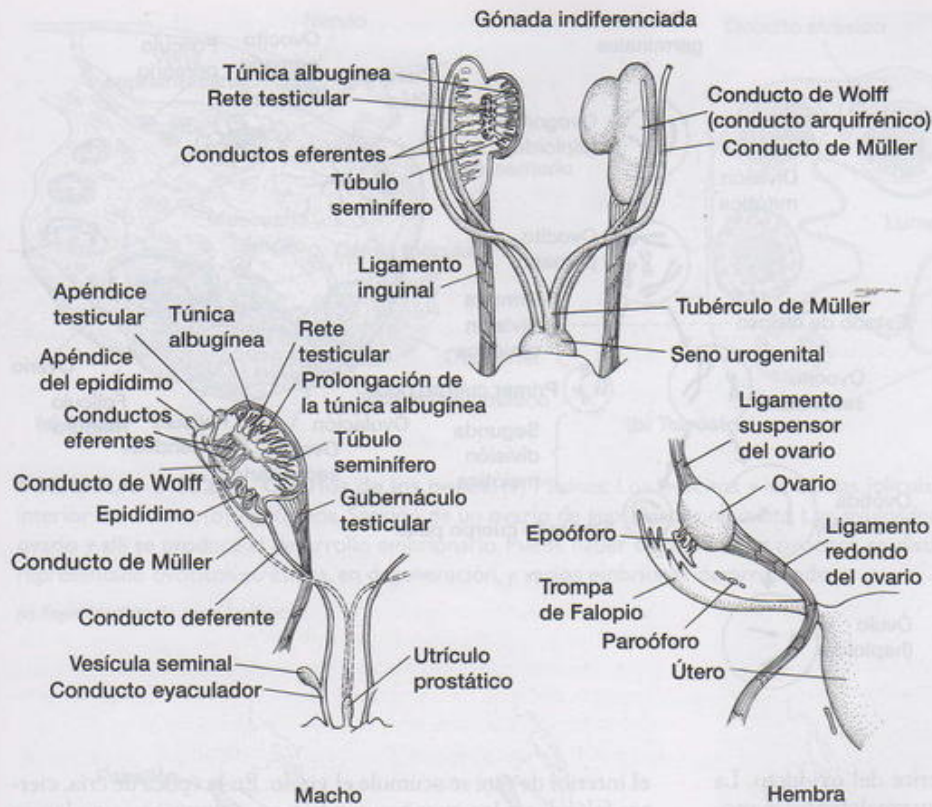
El sistema urogenital de los vertebrados no hace caso de la advertencia de Shakespeare, «ni prestar ni tomar prestado». Ciertas estructuras que en un principio están al servicio de los riñones (por ejemplo, el conducto pronefrico), terminan sir-



**FIGURA 14.19 Desarrollo embrionario de las gónadas.** (a,b) El engrosamiento de la cresta genital y el movimiento hacia su interior de células mesenquimáticas próximas hacen que se produzca un abultamiento, la cresta genital en sentido estricto, en el techo del celoma. Debido a que este estado tan temprano del desarrollo es similar en ambos sexos, se dice que se forman unas gónadas indiferenciadas, que ya poseen una corteza y una médula. Las células germinales primordiales llegan desde otros lugares alejados del embrión y se sitúan en el interior de estas gónadas indiferenciadas. (c) En los machos la médula se ensancha y en ella se forman los cordones testiculares a partir de los cuales se desarrollarán los túbulos seminíferos. (d) En las hembras lo que se expande es la corteza, formándose en ella los cordones sexuales secundarios en cuyo interior se almacenarán los folículos.

viendo a los testículos de los machos (como conductos deferentes). En algunas especies, ciertos conductos son compartidos por el sistema urinario y el sistema reproductor, en otras, ese mismo conducto únicamente sirve a uno de dichos sistemas. Incluso en una misma especie, ciertas estructuras homólogas realizan funciones diferentes en ambos sexos. Seguir la pista de estas diferencias anatómicas no es una tarea sencilla. La gran cantidad de términos que se han empleado para describir las diferencias anatómicas y funcionales no ha hecho más que complicar las cosas. En este libro se han elegido una serie de términos que se pueden aplicar para describir el sistema urogenital de cualquier vertebrado (Fig. 14.21). Cuando se estudie la filogenia, se empleará una terminología útil para designar las





**FIGURA 14.20** Desarrollo embrionario de los aparatos genitales del macho y de la hembra en los mamíferos.

Según Tuchmann-Duplessis y Haegel.

Conductos del sistema urogenital	
Término general	Otros términos
Conducto arquitrénico	Conducto pronefrico/conducto mesonefrico Conducto de Wolff Conducto opistonefrico Conducto deferente (vaso deferente)
Conducto de Müller	Oviducto
Conducto de metanefrico	Uréter

**FIGURA 14.21** Terminología del sistema urogenital.

Las relaciones de los diferentes conductos varían durante la evolución y el desarrollo. Algunas veces el mismo conducto tiene diferente función en los machos y en las hembras. La consecuencia de esto es la proliferación de sinónimos, que se resumen en esta figura. El conducto que está al servicio del pronefros original es el conducto pronefrico, pero cuando el mesonefros sustituye al riñón pronefrico, este conducto ahora está al servicio del nuevo mesonefros y recibe la denominación de conducto mesonefrico. Cuando se desarrolla el metanefros, estos conductos degeneran en las hembras pero a partir de ellos se forman los conductos deferentes de los testículos en los machos. Algunos especialistas prefieren usar los términos conducto arquitrénico o conducto de Wolff para referirse a estas estructuras. Aunque el término conducto metanefrico es análogo a los términos conductos pronefrico y mesonefrico, es más frecuente la utilización del término uréter para referirse a este conducto metanefrico.

estructuras reproductoras homólogas en todos los vertebrados, y entre paréntesis se incluirán otros términos más comunes o que describen el funcionamiento de ciertas estructuras en determinadas especies o en uno de los sexos.

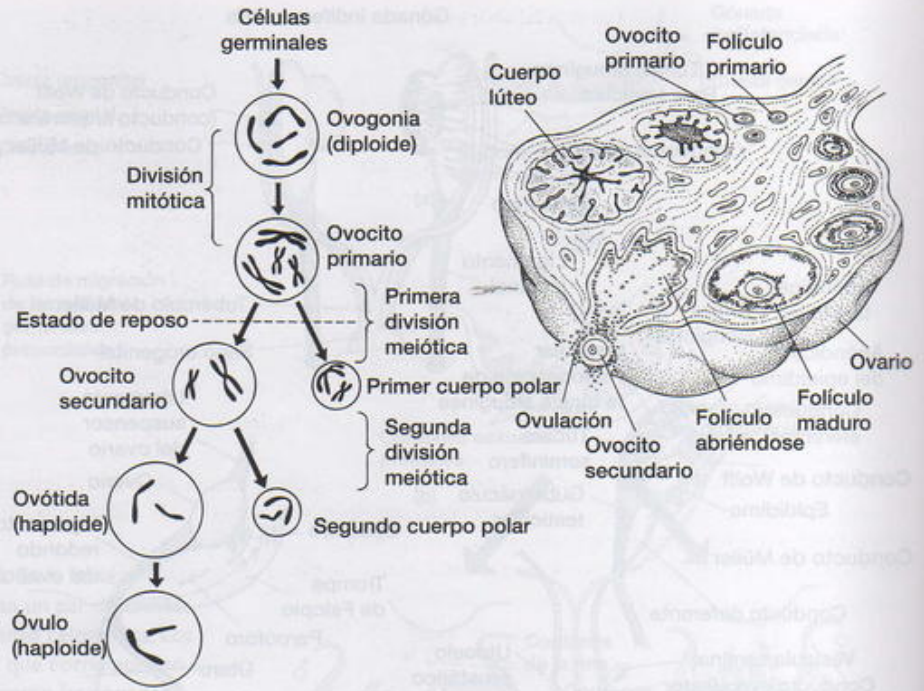
Como ya se ha indicado en el apartado dedicado a los riñones, el conducto pronefrico suele conservarse y actúa como desagüe del mesonefros o del opistonefros. En dichos casos su nombre pasa a ser el de conducto mesonefrico o conducto opistonefrico, respectivamente. En algunos machos, los espermatozoides se desplazan por este conducto y entonces pasa a denominarse conducto deferente. En las hembras este conducto se conoce embriológicamente como conducto de Wolff, y como realiza diferentes funciones en los distintos grupos, es preferible usar el término general **conducto arquitrénico**. El **conducto metanefrico** se denomina normalmente uréter. En algunos machos el riñón realiza funciones tanto reproductoras como excretoras. Para poder reconocer esto, en esos casos es frecuente hablar de **riñón reproductor** y de **riñón excretor**.

En las hembras, los conductos arquitrénicos (mesonefricos) suelen actuar sólo al servicio del sistema urinario. Embriológicamente, el conducto de Müller se origina en las proximidades del conducto arquitrénico (de Wolff). En los machos, el conducto de Müller, si es que llega a formarse, termina degenerando, pero en las hembras los conductos de Müller se transforman en los oviductos. Cuando se liberan los óvulos, entran en el oviducto a través de un **ostiolo**, que en muchos vertebrados suele adoptar un aspecto acampanado y forma la **trompa** (infundíbulo). Las digitaciones de los márgenes del ostiolo son las **fimbrias** que rodean al ovario. En algunos casos el ovario y su pabellón están encerrados en un saco peritoneal común, pero generalmente los oviductos no suelen estar conectados directamente con los ovarios. En lugar de esto, las fimbrias, que están ciliadas, y el infundíbulo, recogen los óvulos



### FIGURA 14.22 Ovogénesis.

Las células germinales primordiales viajan hasta llegar a los ovarios de los embriones femeninos. Cuando llegan a uno de los ovarios, estas células germinales se denominan ovocitos primarios. Ellos mismos van recogiendo y acumulando a su alrededor una capa de células de tejido conjuntivo, formándose así los folículos ováricos. La mayoría de los ovocitos empiezan la meiosis, pero no la terminan hasta que se produce la ovulación o incluso más tarde, dependiendo de la especie. De los cientos o miles de ovocitos que hay en los folículos de los ovarios, sólo unos pocos llegan a madurar, y se liberan durante la ovulación (después de este momento, generalmente, pasan a denominarse óvulos) y pueden ser fecundados.



liberados y hacen que éstos pasen al interior del oviducto. La fecundación, en caso de que sea interna, normalmente, se produce poco después de que el óvulo entre en el oviducto. Poco antes de su final, el oviducto se dilata para formar el útero, el órgano en el que se asentará y se irá nutriendo el embrión. Si el huevo ya fecundado termina recubriéndose con una cáscara, en el oviducto también pueden diferenciarse las **glándulas de la cáscara** o unas **regiones secretoras de la cáscara**.

## Aparato reproductor femenino

### Ovarios

En los ovarios se producen las hormonas y los óvulos maduros. La **ovogénesis** es el proceso de maduración de los óvulos, que se produce desde que aparecen en el ovario hasta que se completa la meiosis. La ovogénesis es un proceso complejo en el que se producen divisiones celulares tanto de tipo **mitótico** como de tipo **meiótico**, un aumento de tamaño del óvulo y una serie de cambios en la composición del citoplasma (Fig. 14.22). Cuando las células germinales se asientan en el ovario, reciben la denominación de **ovogonias**, que son diploides, sufren una división mitótica, dando lugar a células hijas también diploides. Al final de esta fase del proceso, las células resultantes son los **ovocitos primarios**, cada uno de los cuales sufre una primera división meiótica, como consecuencia de esta división se forman un primer **cuerpo polar** y un **ovocito secundario**. Aunque este primer cuerpo polar puede dividirse de nuevo, ya ha completado su función de colaboración en la reducción del número de cromosomas, por lo que a partir de este momento se trata de una célula de poca importancia. El ovocito secundario sufre una segunda división meiótica, que tiene como consecuencia la formación de un segundo cuerpo polar y un **óvulo haploide**.

Alrededor del ovocito primario, se forma una cápsula de células conjuntivas de soporte llamadas **células foliculares**, ya que junto al ovocito que están rodeando forman un **folículo ovárico**. Las células foliculares ayudan a nutrir al óvulo y a que en

el interior de éste se acumule el vitelo. En la época de cría, ciertos folículos y los ovocitos que hay en su interior reanudan su maduración bajo un estímulo hormonal. Cuando se completa la meiosis se forma un **ovocito secundario**. La liberación del ovocito desde el ovario se denomina **ovulación**.

Antes de que se produzca la meiosis, pueden ocurrir numerosos cambios. Estos pasos de la ovogénesis pueden tener lugar, en su mayor parte, antes o después de que se alcance la madurez sexual, según la especie. Cuando se produce el nacimiento de una hembra de mamífero, las células germinales primordiales ya han emigrado al interior del ovario y ya han iniciado la meiosis, pero los siguientes pasos de la ovogénesis generalmente quedan en suspenso hasta que se alcanza la madurez sexual. De hecho, no todos los ovocitos primarios llegan a madurar. Por ejemplo, en la especie humana las niñas nacen con medio millón de ovocitos primarios en sus ovarios, pero probablemente sólo unos pocos centenares de ellos llegarán a terminar el proceso de la ovogénesis. El resto finalmente degenera. En algunas especies de mamíferos la meiosis se produce justo antes de la ovulación, mientras que en otras no se produce hasta después de la fecundación.

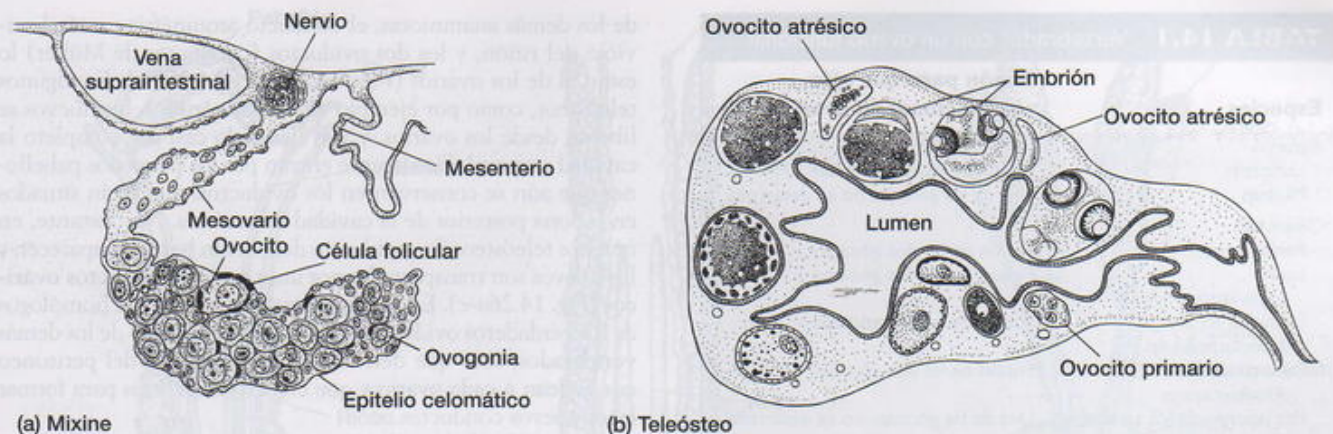
El ovario se encuentra suspendido de la pared dorsal del celoma por medio de un mesenterio, el **mesovario** (Fig. 14.23). Excepto en los ciclóstomos, en los que los huevos salen a través de poros secundarios de la pared del cuerpo, los huevos de los vertebrados recorren los conductos genitales después de salir de los ovarios. En la mayoría de los vertebrados los dos ovarios son funcionales; no obstante, en los ciclóstomos, en algunos reptiles, en la mayoría de las aves, en el ornitorrinco y en algunos murciélagos sólo es funcional uno de ellos (Tabla 14.1).

### Ovíparos y ovovivíparos (p. 161)

### Conductos genitales

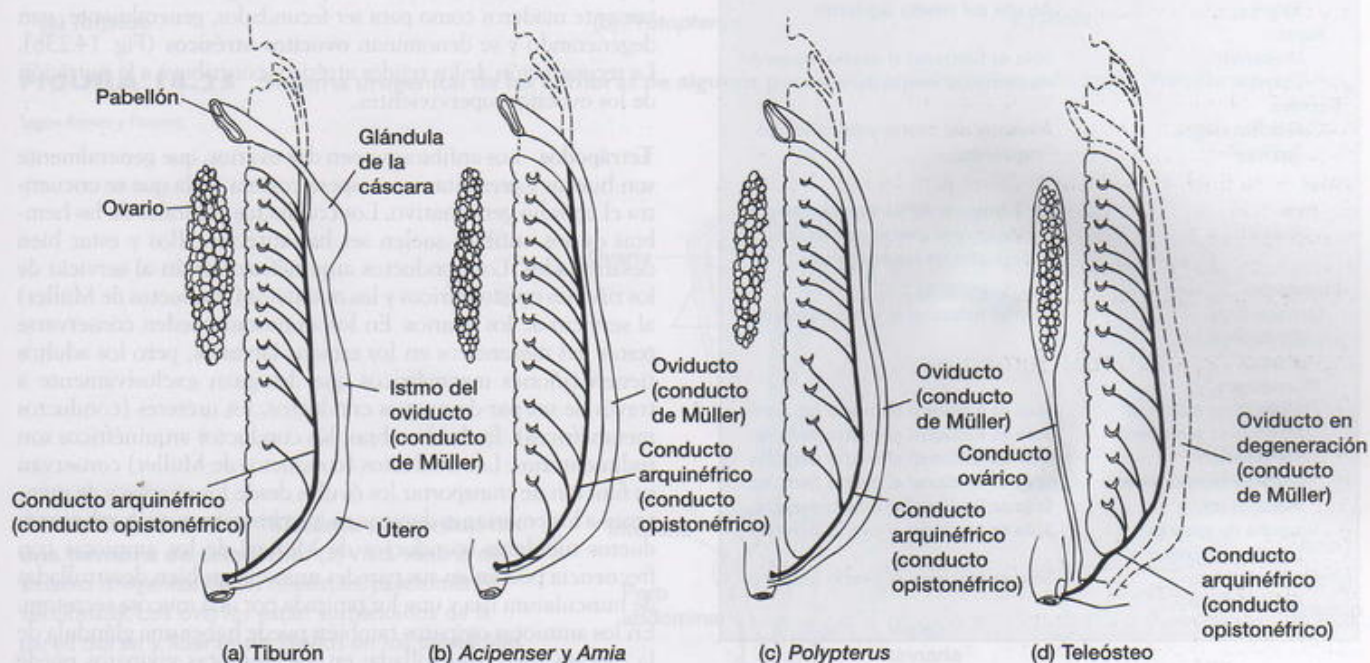
**Peces** En los ciclóstomos el único y gran ovario se encuentra suspendido de la pared mediodorsal. En las lampreas, se pueden





**FIGURA 14.23 Ovarios de los peces.** (a) Mixines. Los ovocitos y las células foliculares que los rodean se encuentran en el interior del ovario. (b) Teleósteos. Sección de un ovario de gupi, *Poecilia reticulata*. Los óvulos fecundados se mantienen en el interior del ovario y allí se produce el desarrollo embrionario. Puede haber de uno a siete ovocitos en distintos estados de desarrollo. Se han representado ovocitos atrésicos, en degeneración, y varios embriones desarrollándose.

(a) Según Hardisty; (b) según Lambert.



**FIGURA 14.24 Oviductos de las hembras de algunos peces.** (a) Tiburón. (b) Esturión y Amia. (c) Bichir. (d) Teleosteo. En la mayoría de los peces el oviducto (conducto de Müller) se origina junto al conducto arquinéfrico y paralelo a él. En los teleosteos, el oviducto suele ser sustituido por un conducto ovárico que se origina independientemente.

desarrollar de 24 000 a 200 000 folículos ováricos al mismo tiempo, y sufrir la ovulación de todos ellos durante una única estación de cría. La mayoría de las lampreas sólo realizan una puesta y después mueren. Los mixines tienen muy pocos folículos y es muy poco lo que se conoce del comportamiento reproductor de estos animales. Los ovarios de los ciclóstomos carecen de conductos. Los huevos pasan al celoma y, desde éste, llegan hasta la cloaca (en las lampreas) o hasta el ano (en los mixines) a través de poros secundarios.

En los elasmobranquios, los ovarios son originalmente dos, pero sólo uno de ellos llega a desarrollarse totalmente. El conducto de Müller u oviducto tiene cuatro regiones bien diferenciadas: la trompa, la glándula de la cáscara, el istmo y el útero (Fig. 14.24a). La trompa se encarga de recoger los óvulos que se liberan del ovario. Los extremos anteriores de los dos oviductos pueden fusionarse para formar una trompa única o pueden desarrollarse de manera asimétrica dando lugar a la formación de una única trompa primaria. En algunas especies el esperma se



**TABLA 14.1** Vertebrados con un ovario funcional

Especies	Razón para que sólo sea funcional un ovario
<b>Agnatos</b>	
Lampreas	Fusión de las dos gónadas
Mixines	Una de las gónadas no se desarrolla
<b>Osteictios</b>	
Perca, <i>Perca</i>	Fusión de las dos gónadas
Lucio,	Fusión de las dos gónadas
<i>Lucia-Stizostedion</i> sp.	
Locha de roca,	Fusión de las dos gónadas
<i>Noemacheilus</i> sp.	
Ródeo europeo,	Fusión de las dos gónadas
<i>Rhodeus ararus</i>	
Pez japonés de los arrozales,	Una de las gónadas no se desarrolla
<i>Oryzias latipes</i>	
Gupi,	Una de las gónadas no se desarrolla
<i>Poecilia reticulata</i>	
<b>Condrictios</b>	
<b>Tiburones</b>	
<i>Scyliorhinus</i>	Atrofia del ovario izquierdo
<i>Pristiophorus</i>	Atrofia del ovario izquierdo
<i>Carcharhinus</i>	Atrofia del ovario izquierdo
<i>Galeus</i>	Atrofia del ovario izquierdo
<i>Mustelus</i>	Atrofia del ovario izquierdo
<i>Sphyrna</i>	Atrofia del ovario izquierdo
<b>Rayas</b>	
<i>Urolophus</i>	Sólo es funcional el ovario izquierdo
<i>Dasyatis</i>	Ausencia del ovario derecho
<b>Reptiles</b>	
Culebrillas ciegas,	Ausencia del ovario y del oviducto
<i>Typhlops</i>	izquierdos
<b>Aves</b>	
Aves	En la mayoría de las especies sólo es funcional el ovario izq.; el dcho. degenera en los embriones
<b>Mamíferos</b>	
<b>Ornitórrinco,</b>	Sólo es funcional el ovario izquierdo
<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	
<b>Murciélagos</b>	
<i>Miniopterus natalensis</i>	Sólo es funcional el ovario izquierdo
<i>Miniopterus schreibersi</i>	Sólo es funcional el ovario derecho
<i>Rhinolophus</i>	Sólo es funcional el ovario derecho
<i>Tadarida cyanocephala</i>	Sólo es funcional el ovario derecho
<i>Molossus ater</i>	Sólo es funcional el ovario derecho
Vizcacha de montaña,	Sólo es funcional el ovario derecho
<i>Lagidium peruanum</i>	
Cobo untuoso,	Sólo es funcional el ovario izquierdo
<i>Kobus defassa</i>	

almacena en la glándula de la cáscara (glándula nidamentaria), pero en la mayor parte de los elasmobranquios la función de esta glándula es secretar albúmina y moco. En las especies ovíparas, la glándula de la cáscara también produce la cáscara del huevo, pero en las especies vivíparas esta glándula puede no llegar a ser distinguible. El istmo conecta la glándula de la cáscara con el útero, que actúa nutriendo al embrión cuando éste queda en el interior del oviducto durante un tiempo prolongado. Los oviductos pueden unirse antes de llegar a la cloaca o entrar en ella por separado. Los conductos genitales de las quimeras son similares a los de los tiburones, excepto por el hecho de que los oviductos siempre llegan a formar una única trompa y cada oviducto llega por separado a la cloaca. El conducto arquinéfrico está al servicio del riñón opistonéfrico de la hembra. En las hembras de los peces óseos, como en la mayoría de las hembras

de los demás anamniotas, el conducto arquinéfrico está al servicio del riñón, y los dos oviductos (conductos de Müller) lo están al de los ovarios (Figs. 14.24b-d y 14-25a-c). En algunos teleósteos, como por ejemplo en los salmónidos, los huevos se liberan desde los ovarios, y van llenando casi por completo la cavidad corporal. Finalmente entran por los pequeños pabellones que aún se conservan en los oviductos, que están situados en la zona posterior de la cavidad celomática. No obstante, en muchos teleósteos, los oviductos degeneran hasta desaparecer, y los huevos son transportados por unos nuevos **conductos ováricos** (Fig. 14.26a-c). Estos conductos ováricos no son homólogos de los verdaderos oviductos (conductos de Müller) de los demás vertebrados, sino que derivan de unos pliegues del peritoneo que rodean a cada ovario y que crecen hacia atrás para formar estos nuevos conductos.

La mayoría de los teleósteos realizan una puesta de huevos, pero algunos de ellos alumbran a sus crías. En estos teleósteos vivíparos, los tejidos de la madre pueden contribuir a alimentar a los embriones. Un caso extremo se da en la familia de teleósteos a la que pertenece el gupi. En este grupo la fecundación se produce cuando los óvulos aún están en los folículos ováricos. Los embriones se mantienen en el interior del ovario durante su desarrollo hasta que finalmente se produce el alumbramiento de los pequeños alevines. Los ovocitos que no llegan a estar lo suficientemente maduros como para ser fecundados, generalmente, van degenerando y se denominan **ovocitos atrésicos** (Fig. 14.23b). La recuperación de los tejidos atrésicos contribuye a la nutrición de los ovocitos supervivientes.

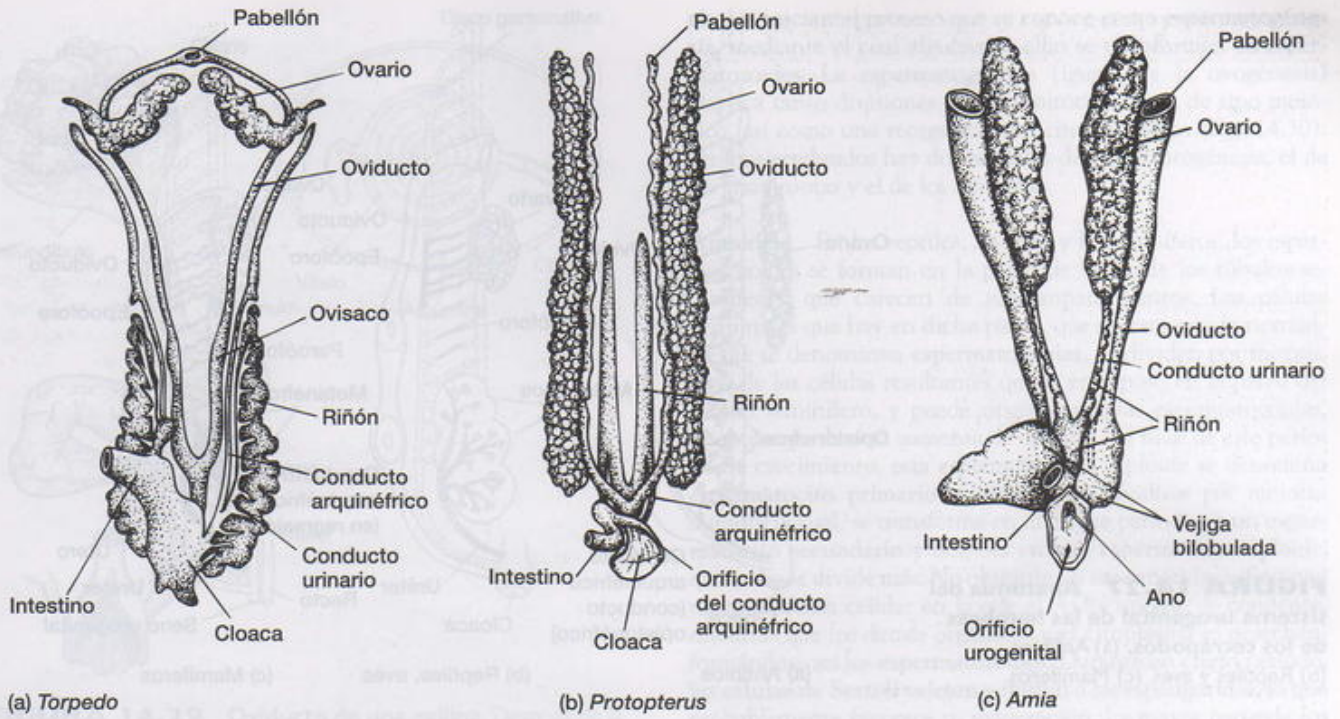
**Tetrápodos** Los anfibios poseen dos ovarios, que generalmente son huecos y presentan una espesa corteza en la que se encuentra el epitelio germinativo. Los conductos genitales de las hembras de los anfibios suelen ser bastante sencillos y estar bien desarrollados. Los conductos arquinéfricos están al servicio de los riñones opistonéfricos y los oviductos (conductos de Müller) al servicio de los ovarios. En los amniotas, pueden conservarse restos del mesonefros en los estados larvarios, pero los adultos tienen riñones metanéfricos que desagan exclusivamente a través de un par de nuevos conductos, los uréteres (conductos metanéfricos). En las hembras, los conductos arquinéfricos son rudimentarios. Los oviductos (conductos de Müller) conservan su función de transportar los óvulos desde los ovarios y de mantener a los embriones durante su movimiento por ellos. Los oviductos tubulares (conductos de Müller) de los amniotas con frecuencia poseen en sus paredes unas vainas bien desarrolladas de musculatura lisa y una luz tapizada por una mucosa secretora. En los amniotas ovíparos también puede haber una glándula de la cáscara bien desarrollada; en los amniotas vivíparos puede diferenciarse claramente el útero (Figs. 14.27a-c y 14.28a-d).

### Oviductos

Después de la ovulación, las fimbrias hacen que el óvulo entre en el oviducto. Si la fecundación es interna, el óvulo y el espermatozoide se unen casi inmediatamente después de que el óvulo llegue a la zona superior del oviducto. Si la fecundación es externa, los músculos lisos y los cilios que sobresalen en la luz del oviducto hacen que el óvulo salga al exterior para ser fecundado.

Además de transportar a los óvulos, en algunos vertebrados el oviducto puede añadirles unas membranas o una cáscara. En muchas especies, en el oviducto pueden diferenciarse tramos especializados que actúan como glándulas de la cáscara que van añadiendo cubiertas. Debido a que estas membranas y la cáscara no pueden ser atravesadas por los espermatozoides, se van incor-

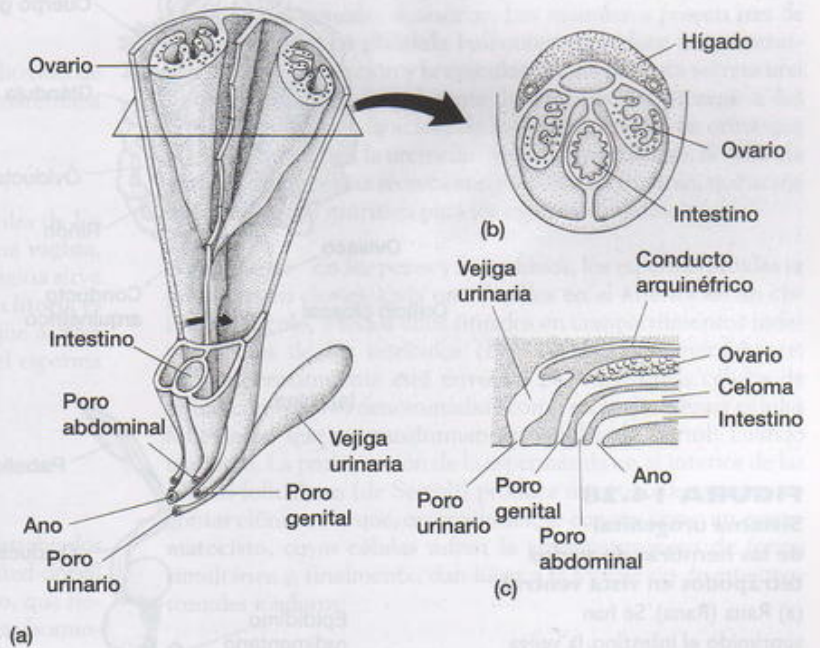




**FIGURA 14.25** Sistema urogenital de las hembras de algunos peces. (a) Torpedo. (b) Pez pulmonado (*Protopterus*). (c) Amia.

Según Romer y Parsons.

**FIGURA 14.26** Sistema urogenital de una hembra de teleosteo. (a) Vista ventral del sistema urogenital de un teleosteo, parcialmente seccionada. Los ovarios están suspendidos de la pared dorsal y liberan sus óvulos en los pabellones que se forman a partir de pliegues de la pared peritoneal. El celoma conecta con el exterior a través de los poros abdominales. Las heces se eliminan por el ano, y la orina por el poro urinario de la vejiga. (b) Sección transversal a nivel de los ovarios. (c) Sección sagital.

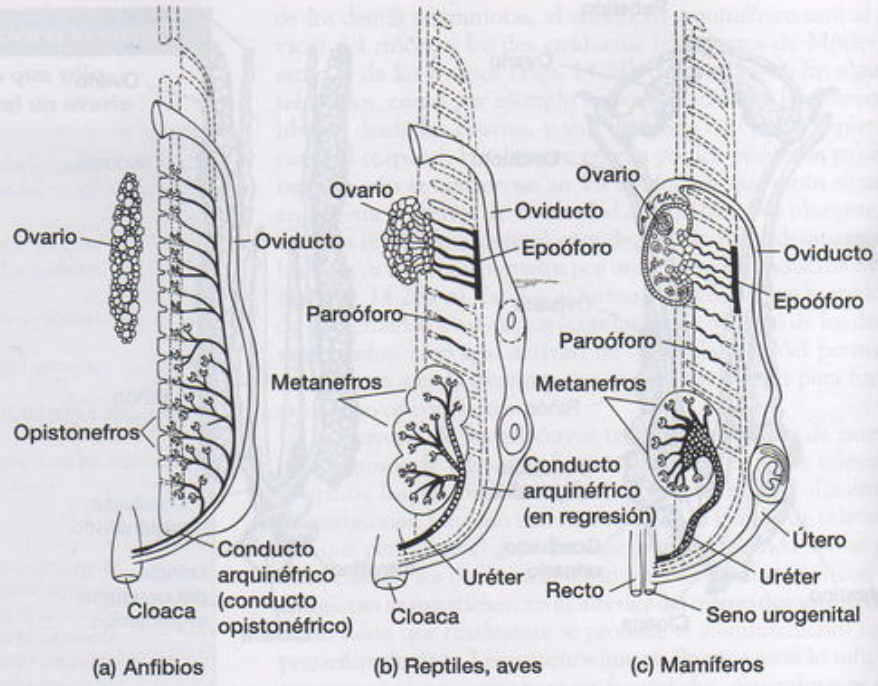


porando después de producida la fecundación. En las aves y en los reptiles que ponen huevos con cáscara, se añade una capa de albúmina, después la membrana de la cáscara y, por último, la cáscara calcárea externa a medida que el huevo fecundado se va desplazando a lo largo del oviducto (Fig. 14.29). Estos huevos con cáscara se retienen en el interior del oviducto hasta que la madre encuentra un lugar con un ambiente adecuado para realizar la puesta en él después de prepararlo.

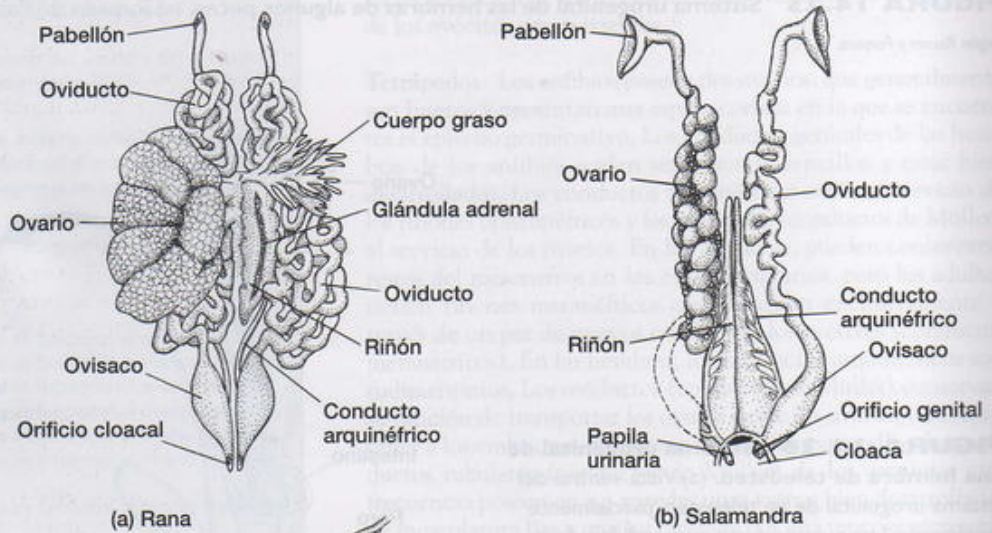
### Útero

El útero es la porción final del oviducto, en él se retienen los huevos con cáscara hasta que la madre realiza la puesta, o los embriones mientras se van desarrollando. En los mamíferos placentarios y en algunos vertebrados, las paredes del útero y las membranas extraembrionarias desarrollan una estrecha conexión vascular a través de la placenta. Los nutrientes y el oxígeno

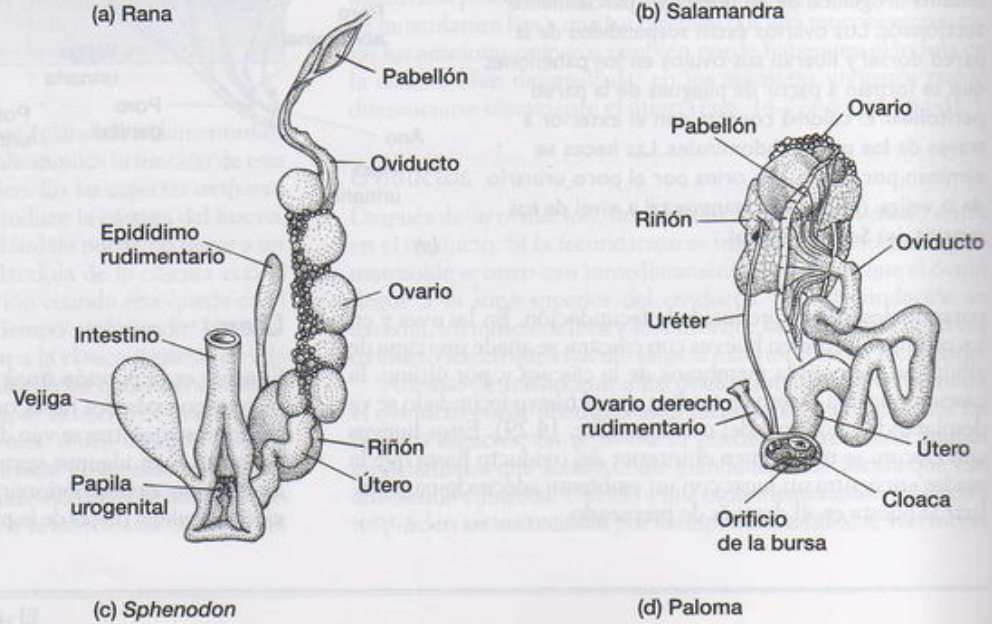




**FIGURA 14.27** Anatomía del sistema urogenital de las hembras de los tetrápodos. (a) Anfibios. (b) Reptiles y aves. (c) Mamíferos.

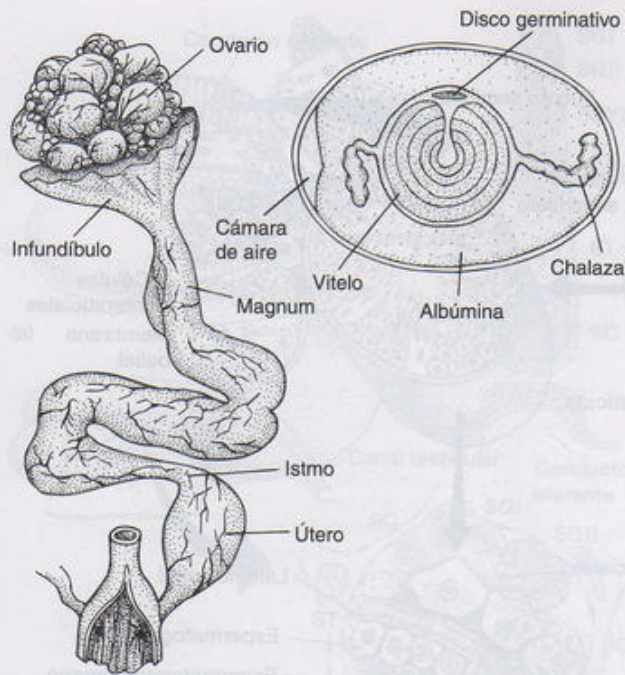


**FIGURA 14.28** Sistema urogenital de las hembras de varios tetrápodos en vista ventral. (a) Rana (*Rana*). Se han suprimido el intestino, la vejiga urinaria y el ovario izquierdo, para poder mostrar las estructuras que hay detrás de ellos. Los conductos urinarios del lado derecho se han representado separados del riñón para poder mostrar su recorrido. (b) Urodela (*Salamandra*). (c) Reptil (*Sphenodon*). (d) Ave (*Columba*).



Según Romer y Parsons.





**FIGURA 14.29** Oviducto de una gallina. Después de la ovulación, los óvulos entran en el oviducto a través del infundíbulo. La fecundación se produce en el tramo superior del oviducto y entonces se van añadiendo las membranas del huevo. El oviducto también añade una capa de albúmina, la membrana de la cáscara y la cáscara calcárea.

se transportan hasta el embrión en desarrollo, y el dióxido de carbono se elimina de él por medio de la circulación materna, a través de la placenta.

#### Placenta (p. 188, 485)

En los mamíferos superiores, los extremos terminales de los oviductos tienden a unirse para formar un útero y una vagina, que se encuentran en la línea media del cuerpo. La vagina sirve para recibir el pene del macho durante la cópula. El clítoris es el órgano femenino homólogo al pene del macho, que a diferencia del pene, no interviene en la transferencia del esperma ni en la eliminación de la orina.

### Aparato reproductor masculino

#### Testículos

Excepto los ciclóstomos y algunos teleósteos, los vertebrados tienen dos testículos, que están suspendidos de la pared dorsal del celoma por medio de un mesenterio, el mesorquio, que tienen dos funciones: producir espermatozoides y secretar hormonas. Las hormonas de los testículos son los esteroides que en conjunto se conocen como andrógenos, siendo el más importante la testosterona, producida fundamentalmente por las células intersticiales (células de Leydig) de los testículos. La testosterona controla el desarrollo y el mantenimiento de las características sexuales secundarias, aumenta el deseo sexual (o libido) y ayuda a mantener en buenas condiciones los conductos genitales y los órganos sexuales accesorios. El papel endocrino de los testículos se verá con más detalle en el Capítulo 15. Durante la época reproductora las células germinales de los tes-

tículos inician el proceso que se conoce como **espermatogénesis**, mediante el cual algunas de ellas se transforman en espermatozoides. La espermatogénesis (igual que la ovogénesis) implica tanto divisiones de tipo mitótico como de tipo meiótico, así como una reorganización citoplasmática (Fig. 14.30). En los vertebrados hay dos modelos de espermatogénesis, el de los anamniotas y el de los amniotas.

**Amniotas** En los reptiles, las aves y los mamíferos, los espermatozoides se forman en la pared de la luz de los túbulos seminíferos, que carecen de subcompartimientos. Las células germinales que hay en dicha pared, que en este estado normalmente se denominan **espermatogonias**, se dividen por mitosis. Una de las células resultantes queda en reposo en la pared del tubo seminífero, y puede originar nuevas espermatogonias, mientras que la otra aumenta de tamaño. Al final de este período de crecimiento, esta espermatogonia diploide se denomina **espermatozocito primario** y comienza a dividirse por meiosis; durante la cual, se transforma en un breve período en un **espermatozocito secundario** y después en una **espermátida** haploide, que ya no se divide más. No obstante las espermátidas sufren una reorganización celular en la que el ADN nuclear se condensa, mientras que los demás orgánulos y el citoplasma se desechan, formándose así los **espermatozoides**. Durante un cierto período, las **células de Sertoli** sujetan y nutren a las espermátidas, lo que probablemente favorece su maduración. La mayor parte de los espermatozoides se almacenan en la luz de los túbulos seminíferos y en el epidídimo. En el momento de la **eyaculación**, los músculos lisos de las paredes de estos conductos se contraen rítmicamente, forzando así la salida de los espermatozoides, que salen embebidos en un líquido espeso y complejo secretado por las glándulas sexuales accesorias. Los mamíferos poseen tres de estas glándulas. La glándula bulbouretral produce una mucosidad durante la erección y la eyaculación. La próstata secreta una sustancia alcalina que durante la eyaculación protege a los espermatozoides de la acidez de los posibles restos de orina que pudiesen quedar en la uretra del macho, y por último, la vesícula seminal produce una secreción espesa rica en fructosa, que actúa como sustancia nutritiva para los espermatozoides.

**Anamniotas** En los peces y los anfibios, los espermatozoides se producen en clones, cada uno de ellos en el interior de un cístido o folículo, y todos ellos situados en compartimientos independientes de los testículos (Fig. 14.31a,b). Generalmente, cada espermatogonia está envuelta por una o más células de tejido conjuntivo, denominadas (como en las hembras) células foliculares, que se transforman en células de Sertoli cuando maduran. La proliferación de la espermátida en el interior de las células foliculares (de Sertoli) produce un grupo de espermatogonias clónicas, lo que, en ocasiones, se conoce como un **espermatozocito**, cuyas células sufren la espermatogénesis de forma simultánea y, finalmente, dan lugar a la formación de espermatozoides maduros.

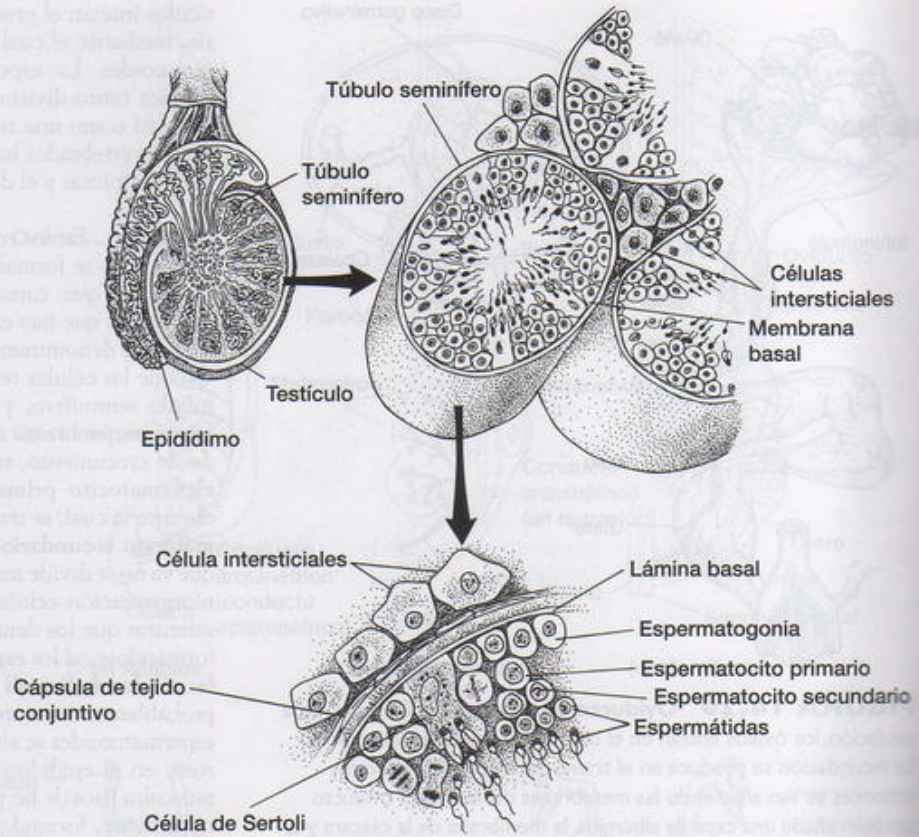
#### Conductos genitales

**Peces** En los ciclóstomos, el testículo, único y alargado, no posee conducto genital, alguno. Los espermatozoides caen al celoma y salen al exterior a través de poros abdominales. Los conductos arquinérficos están exclusivamente al servicio de los riñones (Fig. 14.32a). En los elasmobranquios, los conductos de Müller, que están bien desarrollados en las hembras, son rudimentarios en los machos adultos (Fig. 14.32b). Los **conductos urinarios accesorios**, diferentes de los conductos arquinérficos, generalmente,



### FIGURA 14.30

**Espermatogénesis.** En las paredes de los túbulos seminíferos las espermatogonias se dividen y dan lugar a células sin modificar, que mantienen la población de espermatogonias, y a células que sufrirán la meiosis y una reorganización citológica. Estas últimas son los espermatocitos primarios, que se transforman en espermatocitos secundarios. A su vez, éstos sufren una serie de modificaciones y se transforman en espermatozoides. Las células de Sertoli sujetan a los espermatozoides y luego los liberan en la luz de los túbulos seminíferos, que comunican con el epidídimo. Las células intersticiales (células de Leydig) están situadas entre los túbulos seminíferos y secretan las hormonas masculinas.



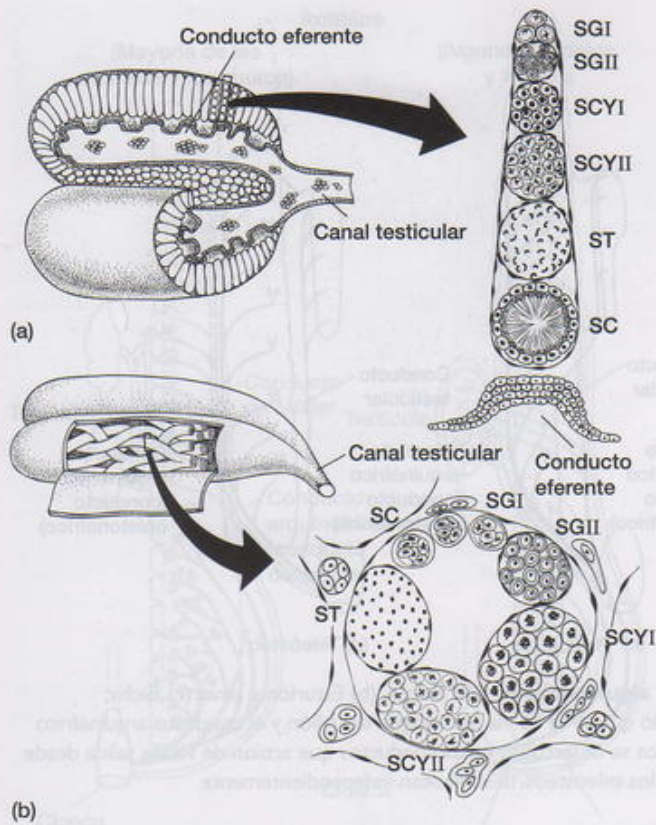
están presentes y al servicio de la zona posterior excretora del riñón (Fig. 14.33a). La zona anterior del riñón, relacionada con la reproducción, posee unos túbulos cortos que actúan de vías de conexión entre el testículo y el conducto arquinéfrico, que debido a que actúa como almacén de los espermatozoides y como vía de transporte de éstos puede pasar a denominarse conducto deferente (Fig. 14.32b). Estos túbulos que hay en el interior de la zona anterior del riñón, actúan como un epidídimo, conectando la rete testicular con el conducto deferente, y probablemente también almacenen espermatozoides en su interior. Las células de Leydig que hay en esta región anterior secretan líquido seminal en el interior de los conductos genitales. En los peces óseos, los conductos arquinéfricos actúan como vías de desagüe de los riñones, pero los espermatozoides también pueden llegar hasta ellos desde los testículos; no obstante, éstos suelen desarrollar unos espermiductos independientes u otras vías de salida de los espermatozoides (Fig. 14.33b,c). En la mayoría de los teleosteos, este sistema de conductos independientes se resuelve como un **conducto testicular**, que no es homólogo del conducto arquinéfrico, y que puede llegar a formar su propio orificio de salida al exterior (Fig. 14.33d). Algunos teleosteos, como los salmónidos, carecen por completo de espermiductos, los espermatozoides se liberan en la cavidad general del cuerpo y salen al exterior a través de poros situados en la zona posterior del celoma.

**Tetrápodos** En los machos de los anfibios, puede haber varias configuraciones distintas de los conductos genitales (Fig. 14.34a,b). En *Necturus* y en otras pocas especies, los conductos arquinéfricos actúan como vías de transporte, tanto de los espermatozoides como de la orina. No obstante, ésta es una condición especializada del género pedomórfico *Necturus*. En general esta disposición se da sólo en las larvas de los urodelos.

En algunas familias de urodelos, los riñones caudales tienen a su servicio unos nuevos conductos urinarios accesorios, y los espermatozoides se transportan desde los testículos por unos pequeños conductos que hay en la región anterior de los riñones hasta los conductos arquinéfricos (conductos deferentes), en los que se almacenan. En todos los anuros y en unas pocas especies de urodelos, hay unos pequeños conductos que conectan directamente los conductos arquinéfricos con los testículos, evitando así el recorrido por la zona anterior de los riñones. La eliminación de la orina se produce, exclusivamente, por los conductos urinarios accesorios. Así, en algunos anfibios adultos el conducto arquinéfrico puede actuar tanto en la reproducción como en la excreción, mientras que en otras especies está relacionado exclusivamente con el transporte de los espermatozoides, y se desarrollan unos nuevos conductos urinarios accesorios para desaguar el opistonefros (Fig. 14.35a,b y 14-36a-c). En los machos de los amniotas el conducto arquinéfrico (conducto deferente) actúa exclusivamente en el transporte de los espermatozoides (Fig. 14.35c,d y 14-36c,d). Varios túbulos mesonéfricos del riñón del embrión pueden contribuir a la formación del epidídimo que conecta cada testículo con uno de los conductos deferentes (Fig. 14.37). En los amniotas, cada riñón se vacía mediante un nuevo conducto, el uréter (conducto metanéfrico).

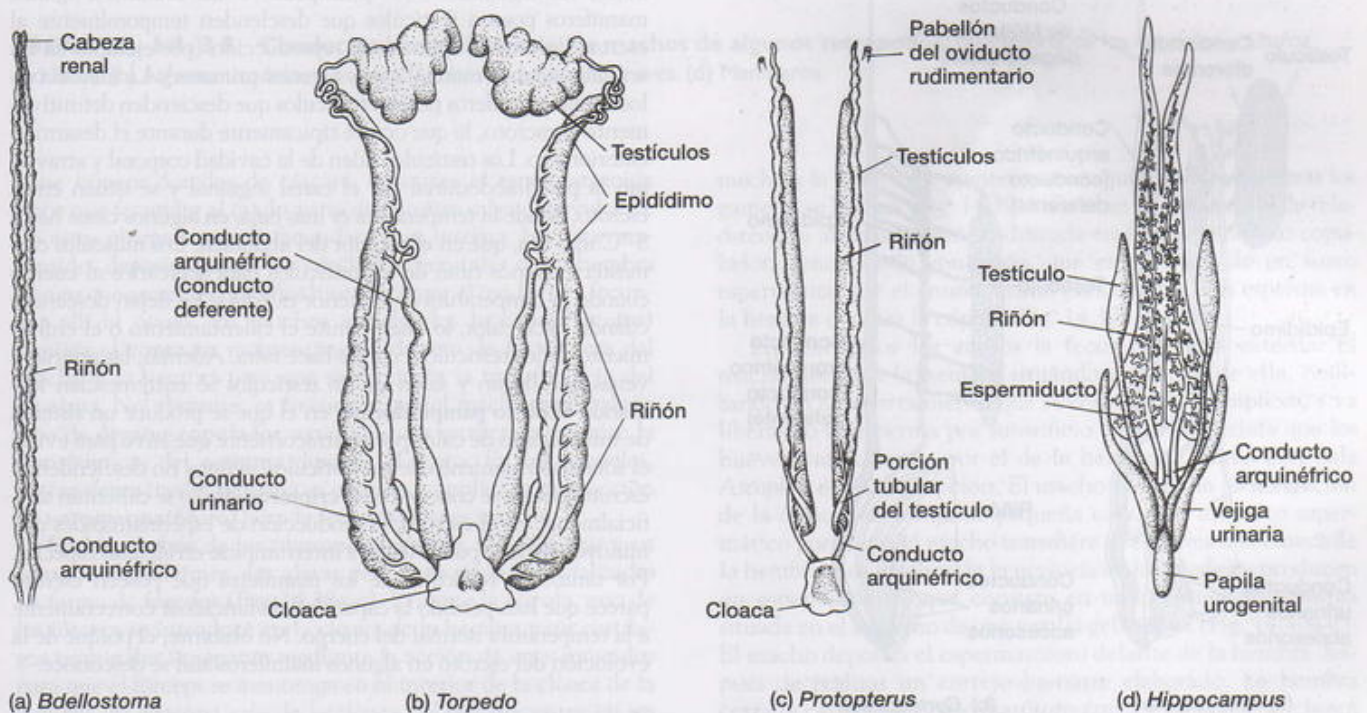
En la mayoría de los machos de los vertebrados, los testículos se encuentran en el interior del abdomen; no obstante, en algunos mamíferos descienden al interior del escroto, una bolsa celomática que está suspendida fuera del cuerpo, pero que mantiene su conexión con el celoma abdominal a través de un **canal inguinal** (Fig. 14.35d). En otros mamíferos, los testículos pueden mantenerse en el interior de la cavidad corporal (como sucede en los monotremas, en algunos insectívoros primitivos, en los sirenios, los elefantes, los perezosos, los cetáceos o los armadillos) o des-





**FIGURA 14.31** Formación de espermatozoides en los testículos de los teleosteos. Los espermatozoides pueden desarrollarse en compartimientos (a) o en túbulos (b). Durante la cópula los espermatozoides maduros recorren el conducto testicular. Las espermatogonias primarias (SGI) se van transformando sucesivamente en espermatogonias secundarias (SGII), espermatocitos primarios (SCYI), espermatocitos secundarios (SCYII) y espermatidas (ST). Las células de Sertoli (SC) forman parte del epitelio que tapiza los compartimientos o los túbulos.

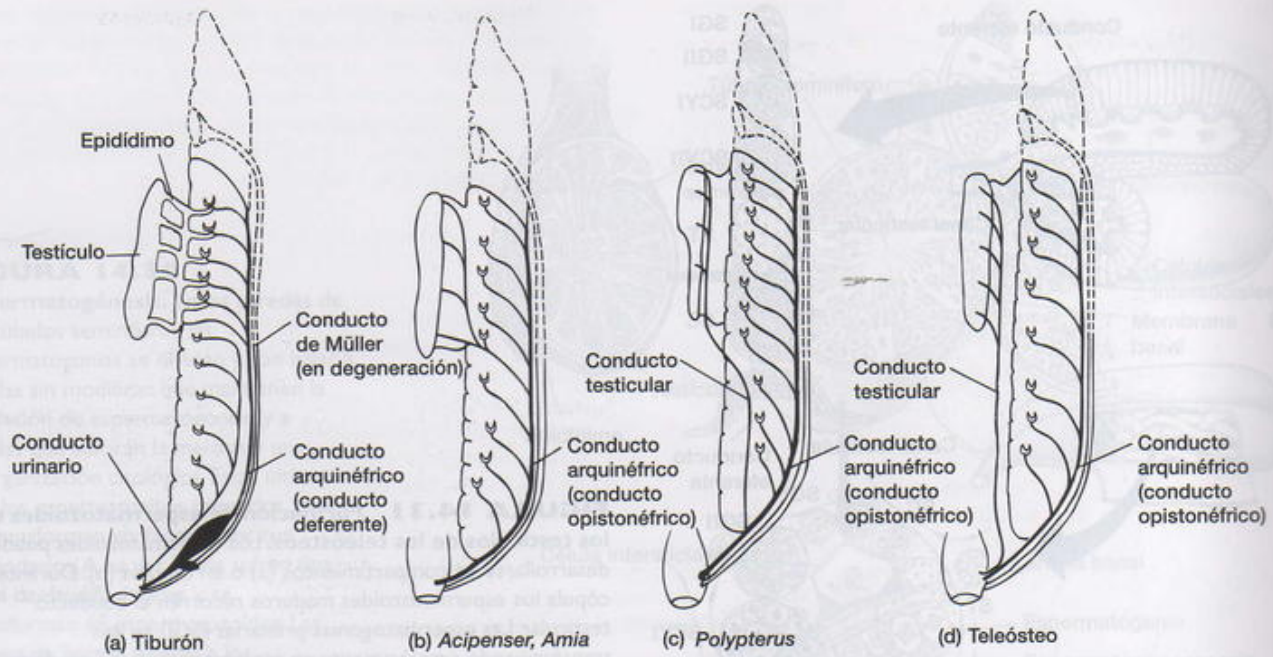
Según van Tienhoven.



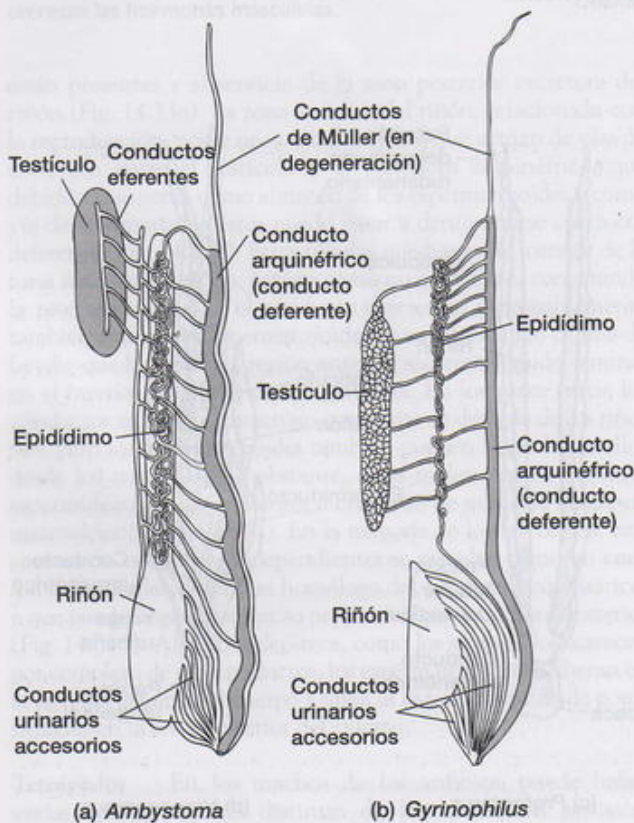
**FIGURA 14.32** Sistema urogenital de los machos de algunos peces. (a) Mixine (*Bdellostoma*). El único testículo que poseen los mixines se encuentra suspendido de la pared dorsal del cuerpo, entre los riñones. (b) Elasmobranquio (*Torpedo*). (c) Pez pulmonado (*Protopterus*). (d) Teleosteo, caballito de mar (*Hippocampus*).

Según Romer y Parsons.





**FIGURA 14.33** Conductos urogenitales de los machos de algunos peces. (a) Tiburón. (b) Esturión y amia. (c) Bichir. (d) Teleosteo. En los tiburones se desarrolla un conducto urinario accesorio que sirve de vía de desagüe del riñón y el conducto arquinéfrico está relacionado con el transporte de los espermatozoides. En otros grupos se desarrollan otros conductos que actúan de vía de salida desde los testículos y que en algunos casos se unen al conducto arquinéfrico. En los teleosteos, desembocan independientemente.



**FIGURA 14.34** Sistema urogenital de los machos de algunos anfibios. (a) Ajolote (*Ambystoma*). (b) Urodelo (*Gyrinophilus*).

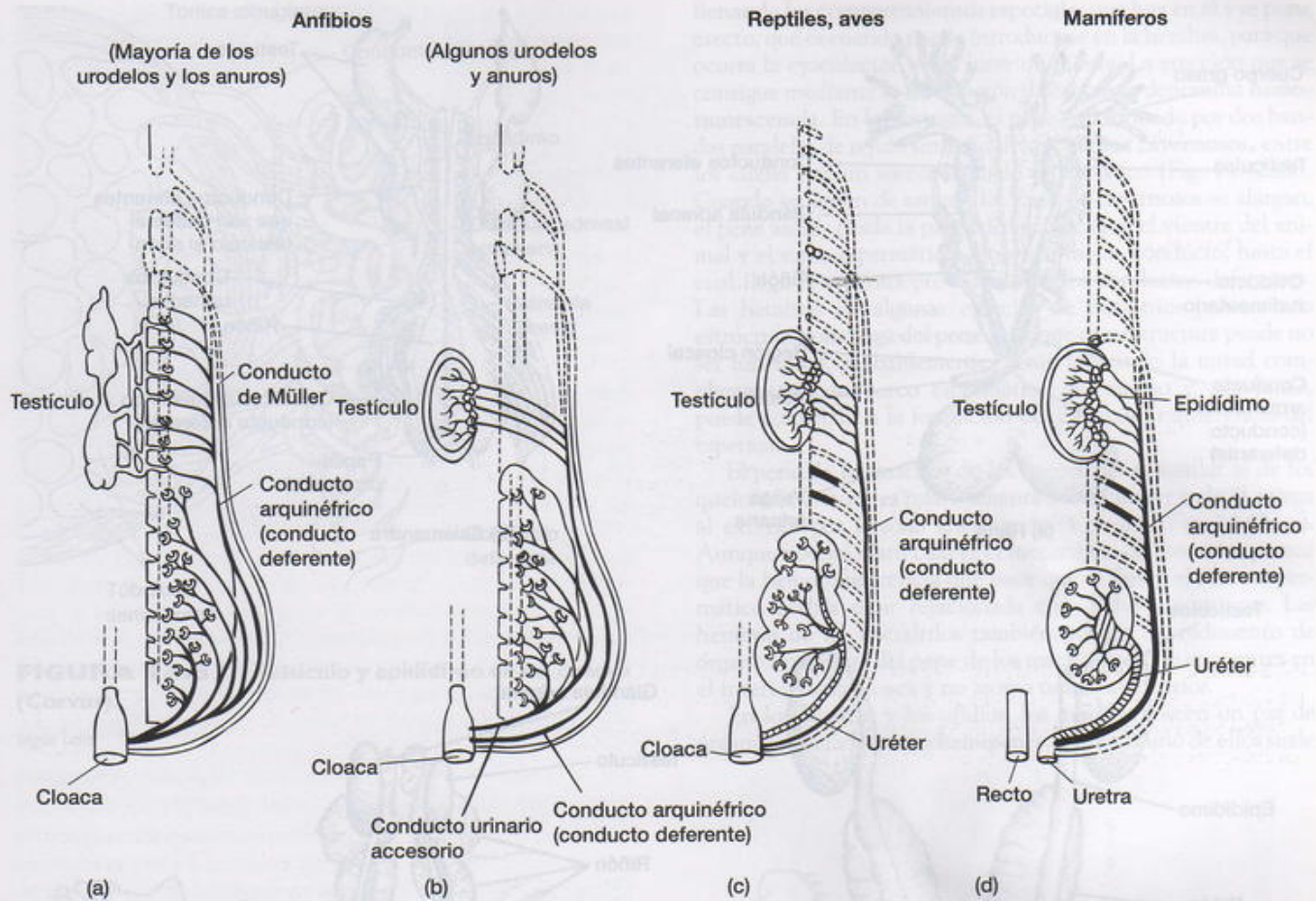
(a) Según Baker y Taylor; (b) según Strickland.

cender a una bolsa muscular que no es un escroto celomático auténtico (como ocurre en los topos, las musarañas, muchos roedores, los lagomorfos, los pinnípedos o las hienas). Algunos mamíferos poseen testículos que descienden temporalmente al escroto durante la época de la reproducción (por ejemplo en las ardillas, algunos murciélagos y algunos primates). La mayoría de los demás mamíferos poseen testículos que descienden definitivamente al escroto, lo que ocurre típicamente durante el desarrollo embrionario. Los testículos salen de la cavidad corporal y atraviesan la pared abdominal por el canal inguinal y se sitúan en el escroto, donde la temperatura es más baja, en algunos casos hasta 8 °C más fría, que en el interior del abdomen. Los músculos cremáster externos tiran de los testículos para acercarlos al cuerpo cuando la temperatura del exterior es baja y los dejan descender cuando hace calor, lo que permite el calentamiento o el enfriamiento de los testículos cuando hace falta. Además, las arterias y venas que llegan y salen de los testículos se entremezclan formando el **plexo pampiniforme**, en el que se produce un sistema de intercambio de calor por contracorriente que sirve para evitar el sobrecalentamiento de los testículos; si éstos no descienden al escroto (lo que se conoce como **criptorquidia**) o se calientan artificialmente en el escroto, la producción de espermatozoides disminuye e incluso puede llegar a interrumpirse en algunas especies. Por tanto, los testículos de los mamíferos que poseen escroto parece que han perdido la capacidad de funcionar correctamente a la temperatura normal del cuerpo. No obstante, el porqué de la evolución del escroto en algunos mamíferos aún se desconoce.

### Órganos copuladores

En la mayoría de los vertebrados acuáticos, la fecundación es externa. Los óvulos y los espermatozoides se liberan al mismo tiempo en el agua, donde se produce la fecundación. Sin embargo, si la hembra mantiene los embriones en su útero o si





**FIGURA 14.35** Conductos urogenitales de los machos de algunos tetrápodos. (a) Mayoría de los urodelos y anuros (adultos). (b) Algunos urodelos y anuros (adultos). (c) Reptiles y aves. (d) Mamíferos.

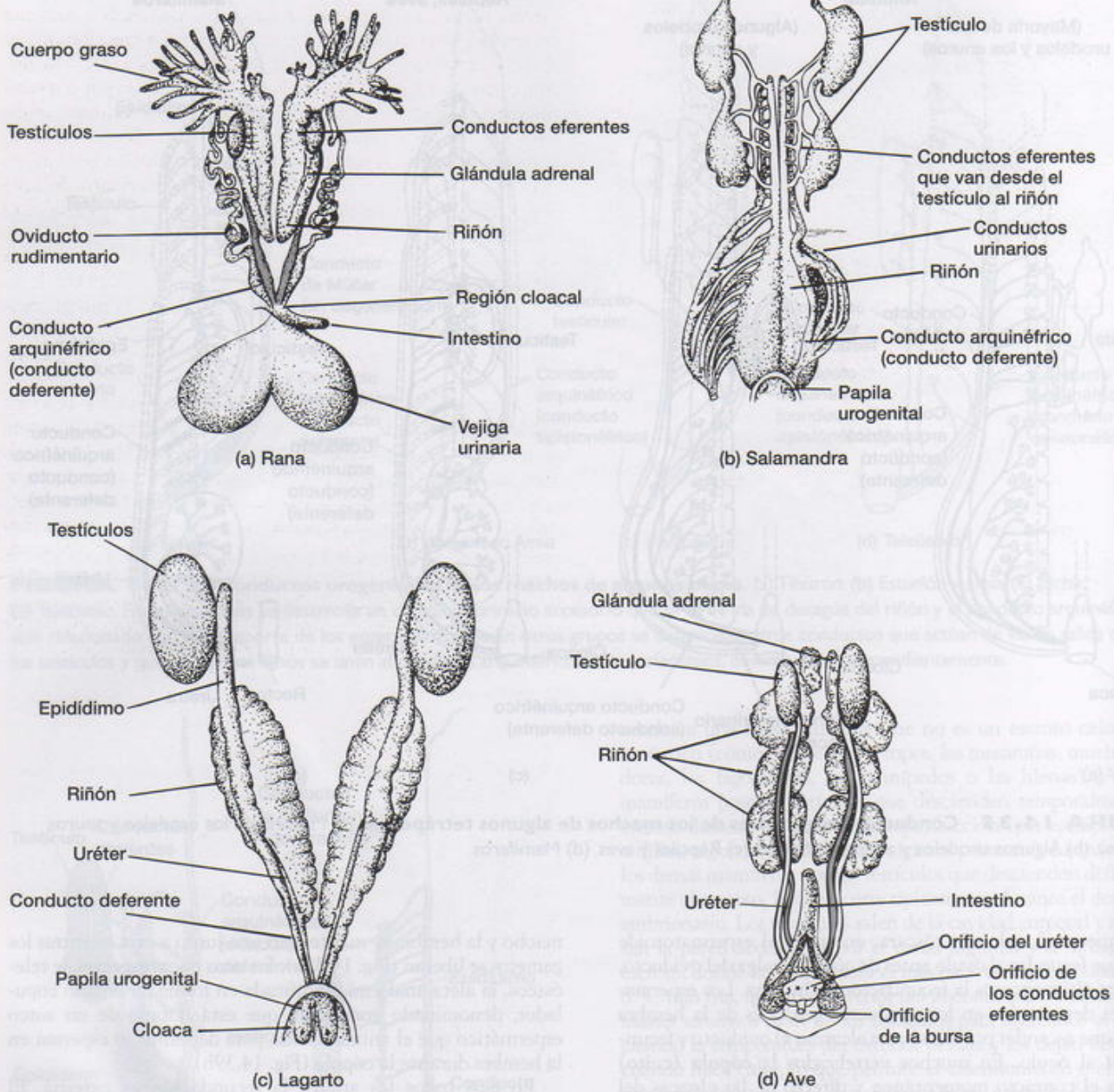
pone huevos dotados de cáscara, entonces el espermatozoide tiene que fecundar al óvulo antes de que éste salga del oviducto. En estos últimos casos la fecundación es interna. Los espermatozoides depositados en los conductos genitales de la hembra tienen que ascender por ellos hasta alcanzar el oviducto y fecundar allí al óvulo. En muchos vertebrados la **cópula (coito)** implica el contacto momentáneo y directo de las cloacas del macho y la hembra para que se produzca la transferencia del esperma. No obstante, es frecuente que el macho posea algún tipo de **órgano copulador** externo, cuya estructura permite la transferencia del esperma durante el coito. En los urodelos, la transferencia del esperma es externa e implica la producción de un **espermatóforo**, pero la fecundación es interna.

En los machos de los tiburones, las rayas, las quimeras y en algunos placodermos, las aletas pelvianas están especializadas en forma de **fórceps** (Fig. 14.38a-c). Durante la cópula, uno de los fórceps se introduce en la cloaca de la hembra y sus cartílagos terminales se separan mediante la acción de unos músculos para que el fórceps se mantenga en el interior de la cloaca de la hembra. El esperma sale de la cloaca del macho, entra en un surco que hay en el fórceps y es impulsado hacia la cloaca de la hembra mediante un chorro de agua que el macho produce con unos sacos, en forma de sifón, que posee en la pared del cuerpo. En *Fundulus*, un teleosteo, las aletas pelvianas y la aleta anal se enganchan durante la puesta, lo que permite que las cloacas del

macho y la hembra se mantengan una junto a otra mientras los gametos se liberan (Fig. 14.39a). En unas pocas especies de teleosteos, la aleta anal está modificada en forma de órgano copulador, denominado **gonópodo**, que está dotado de un surco espermático que el animal utiliza para depositar su esperma en la hembra durante la cópula (Fig. 14.39b).

En casi todos los anuros la fecundación es externa. El macho abraza a la hembra situándose encima de ella, realizando un comportamiento que se conoce como **amplexo**, y va liberando su esperma por su orificio cloacal a medida que los huevos van saliendo por el de la hembra. La rana con cola *Ascaphus* es una excepción. El macho posee una prolongación de la cloaca, en forma de pequeña cola, con un surco espermático por el que el macho transfiere su esperma a la cloaca de la hembra. Los machos de la mayoría de los urodelos producen un **espermatóforo**, que consiste en una cápsula de esperma situada en el extremo de una varilla gelatinosa (Fig. 14.40a-c). El macho deposita el espermatóforo delante de la hembra después de realizar un cortejo bastante elaborado. La hembra corta la cápsula del espermatóforo con los labios de su cloaca y recoge el esperma del interior (Fig. 14.41). Las hembras de algunas especies sólo recogen una pequeña cantidad del esperma que hay en la cápsula de cada espermatóforo, pero pueden hacerlo hasta en 20 ó 30 espermatóforos diferentes. El esperma es almacenado en una bolsa dorsal de la cloaca, la





**FIGURA 14.36** Sistema urogenital de los machos de algunos tetrápodos en vista ventral. (a) Rana (*Rana*). (b) Salamandra (*Salamandra*). (c) Lagarto (*Varanus*). (d) Ave (*Columba*).

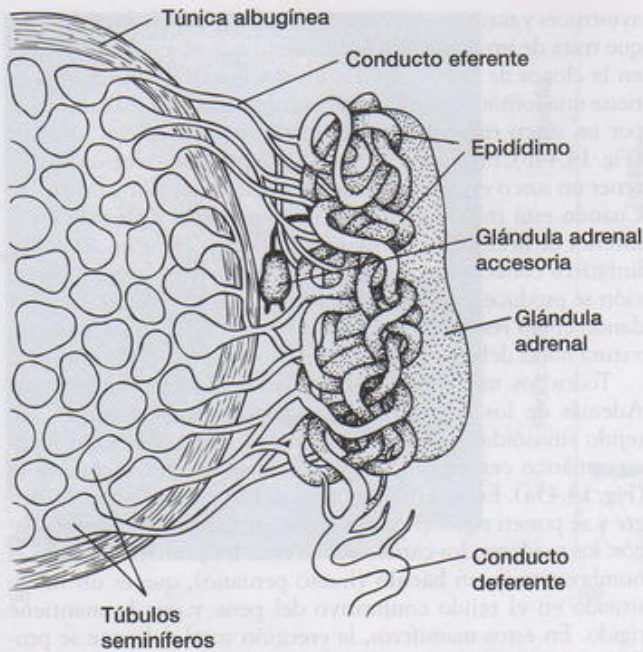
Según Romer y Parsons.

espermateca o receptáculo seminal, hasta que es liberado para que se produzca la fecundación interna, a medida que los óvulos descienden por el oviducto en su camino hacia la cloaca, por la que salen al exterior. En este método de reproducción, la transferencia y la fecundación no son simultáneas. La transferencia de espermia puede producirse en un momento y en un lugar adecuado para el cortejo pero no para la puesta. En las cecalias el macho saca parte de su cloaca por su orificio y la introduce en la cloaca de la hembra para transferir de este modo el espermia.

*Sphenodon* no posee órganos copuladores bien desarrollados, aunque se ha citado la existencia de un par de salientes, provis-

tos de una delgada capa muscular, situados en las esquinas de la cloaca cerca de la base de la cola. Durante el cortejo, el macho y la hembra juntan sus respectivas cloacas y el espermia se transfiere de manera directa. Los machos de algunas aves, los de los quelonios, los cocodrilos y los mamíferos poseen un pene, es decir un órgano copulador que se encuentra en posición ventral en la línea media del cuerpo (Fig. 14.42a-c). Se desconoce cuál pudo ser el origen evolutivo del pene, pero parece que se originó a partir de la cloaca. Cuando no está en uso, generalmente el pene está flácido y puede estar retraído en el interior de una vaina o en el interior de la cámara cloacal. Empieza a aumentar de tamaño cuando se va cargando de sangre o de linfa, que van





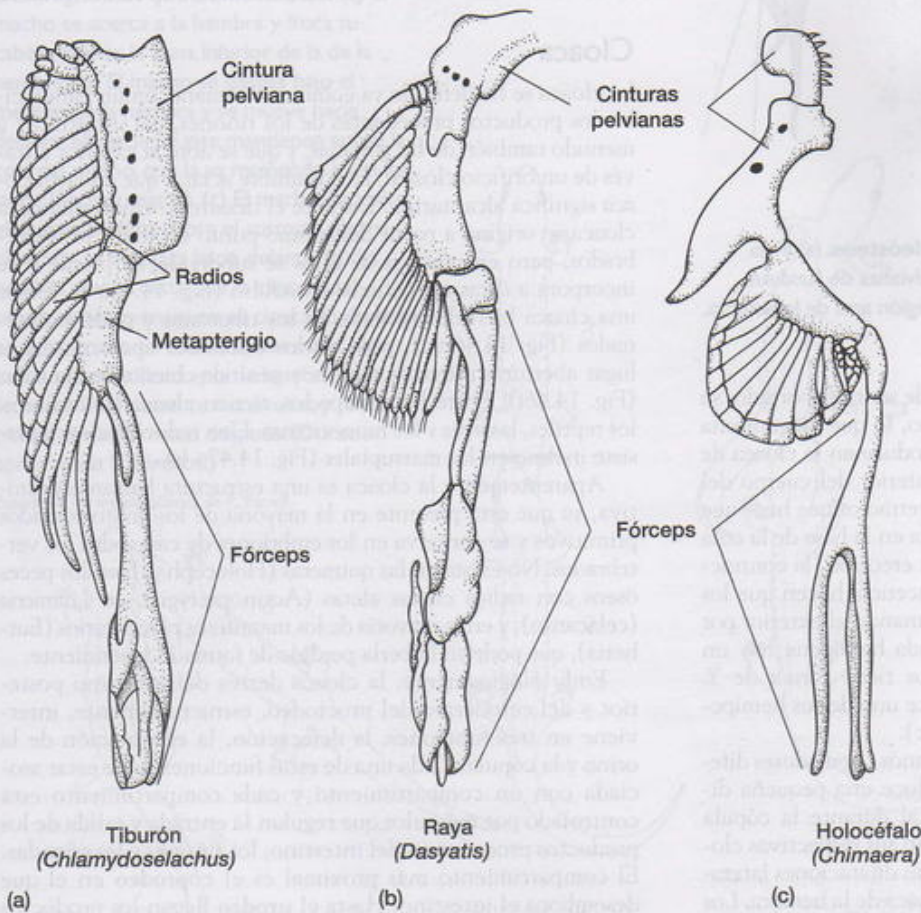
**FIGURA 14.37** Testículo y epidídimo de un cuervo (*Corvus*).

Según Lake.

llenando los compartimientos especiales que hay en él y se pone erecto, que es cuando puede introducirse en la hembra, para que ocurra la eyaculación en el interior de ésta. La erección que se consigue mediante la infiltración de sangre se denomina **hemotumescencia**. En las tortugas, el pene está formado por dos bandas paralelas de tejido sinusoidal, los **cuerpos cavernosos**, entre los cuales hay un surco, llamado **espermático** (Fig. 14.42a,b). Cuando se llenan de sangre, los cuerpos cavernosos se alargan, el pene asoma desde la pared de la cloaca por el vientre del animal y el surco espermático adopta forma de conducto, hasta el cual llega el espermatozoides procedente de los conductos deferentes. Las hembras de algunas especies de quelonios poseen una estructura homóloga del pene. Aunque esta estructura puede no ser funcional, probablemente, actúe formando la mitad complementaria del surco espermático del macho y, por tanto, puede contribuir a la formación del canal de transferencia del espermatozoides.

El pene de los machos de los cocodrilos es similar al de los quelonios, aunque es relativamente más grande y todo él asoma al exterior por la zona anterior de la cloaca (Fig. 14.42c-e). Aunque no está claro cuál es el mecanismo de erección, parece que la hemotumescencia que hace que se forme el surco espermático podría estar relacionada con dicho mecanismo. Las hembras de los cocodrilos también poseen un rudimento de órgano homólogo del pene de los machos, pero se encuentra en el interior de la cloaca y no asoma nunca al exterior.

En los lagartos y los ofidios, los machos poseen un par de órganos copuladores, los **hemipenes**, que cada uno de ellos suele

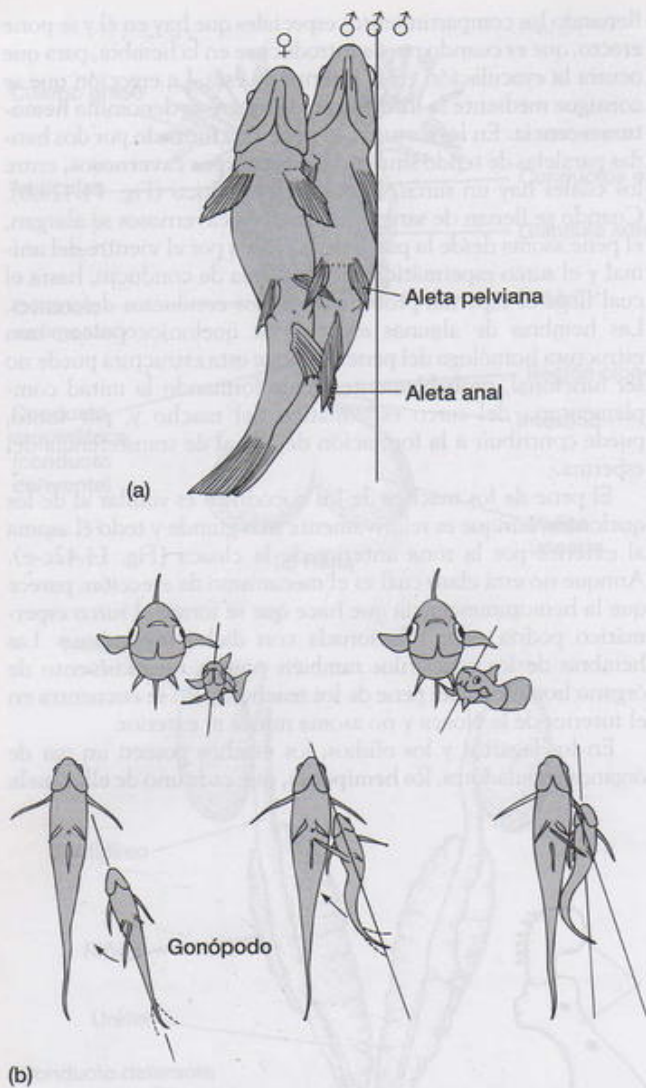


**FIGURA 14.38** Órganos copuladores de los condriktios.

(a) Tiburón (*Chlamydoselachus*).  
 (b) Raya (*Dasyatis*). (c) Holocéfalo (*Chimaera*).

Según van Tienhoven.





**FIGURA 14.39** Desove en los teleósteos. (a) Vista ventral del enganche de las aletas anales y pelvianas de *Fundulus*. (b) El macho introduce su gonópodo en la región anal de la hembra.

tener un surco por el que el esperma puede ser transportado; su extremo distal suele ser rugoso o espinoso, lo que asegura una buena sujeción cuando el macho los introduce en la cloaca de la hembra. Los hemipenes vuelven al interior del cuerpo del macho debido a la acción de un músculo retractor que hace que se invaginen y entren en una bolsa situada en la base de la cola por detrás del orificio cloacal. Durante la erección, la contracción de ciertos músculos y la hemotumescencia hacen que los hemipenes se hinchen y se evaginen, asomando al exterior por el orificio cloacal (Fig. 14.43a,b). En cada hemipene hay un surco espermático, que en algunos casos tiene forma de Y. Durante la cópula el macho sólo introduce uno de sus hemipenes en la cloaca de la hembra (Fig. 14.43c).

Las aves pueden tener dos tipos de órganos copuladores diferentes. En los pavos únicamente se produce una pequeña dilatación de los bordes del orificio cloacal durante la cópula (Fig. 14.44a). El macho y la hembra juntan sus respectivas cloacas durante el coito. El semen fluye por las dilataciones laterales de la cloaca del macho y entra en la cloaca de la hembra. Los

avestruces y otros grupos poseen un órgano copulador diferente, que trata de un verdadero pene eréctil que el macho introduce en la cloaca de la hembra. En los machos de avestruz, el pene tiene una forma cónica con la base algo dilatada. Está recorrido por un surco espermático que lo recorre en toda su longitud (Fig. 14.44b). En los patos, el pene puede ser bastante complejo, tener un surco espermático espiral y acabar en punta de flecha. Cuando está relajado, el pene está enrollado y plegado en el interior de la cloaca, y en su interior el pene tiene unos canales linfáticos conectados con unas cámaras de expansión. La erección se produce mediante el llenado de estas cámaras internas, dando como resultado la salida del pene de la cloaca y su curvatura hacia delante (Fig. 14.44c,d).

Todos los mamíferos realizan la cópula usando un pene. Además de los dos cuerpos cavernosos también poseen un tejido sinusoidal, el **cuerpo esponjoso**, que rodea a un surco espermático cerrado en forma de canal, la **uretra cavernosa** (Fig. 14.45a). Estos senos esponjosos del pene se llenan de sangre y se ponen rígidos. Además, los insectívoros, los murciélagos, los roedores, los carnívoros y todos los primates excepto el hombre tienen un **báculo** (hueso peniano), que es un hueso situado en el tejido conjuntivo del pene y que lo mantiene rígido. En estos mamíferos, la erección total del pene se produce cuando éste se llena de sangre (Fig. 14.45b,c). El extremo distal y sensorial del pene es el **glante**. Los mamíferos sólo poseen un pene, aunque en los marsupiales el extremo distal está bifurcado para poder introducirse de este modo en las dos vaginas laterales de las hembras. Como resultado, el esperma que se eyacula entra en las dos vaginas laterales y desde éstas pasa al seno vaginal, una cámara en la que abren los dos úteros (Fig. 14.51).

## Cloaca

La cloaca se ha definido ya como una cámara común para recibir los productos procedentes de los riñones, del intestino y a menudo también de las gónadas, y que se abre al exterior a través de un orificio cloacal. Es costumbre aclarar que en latín *cloaca* significa alcantarilla. Durante el desarrollo embrionario, la cloaca se origina a partir del mismo punto en todos los vertebrados, pero en muchos de ellos se subdivide, se pierde o se incorpora a otras estructuras del adulto (Fig. 14.46a-f). Existe una cloaca bien desarrollada en los tiburones y peces pulmonados (Fig. 14.46b,d), pero en los teleósteos aparecen en su lugar aberturas urinarias, anales y genitales bien diferenciadas (Fig. 14.46f). Entre los tetrápodos, tienen cloaca los anfibios, los reptiles, las aves y los monotremas. Una reducida cloaca persiste incluso en los marsupiales (Fig. 14.47a-k).

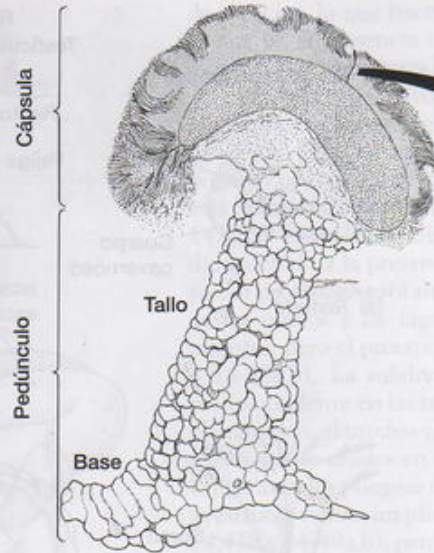
Aparentemente la cloaca es una estructura bastante primitiva, ya que está presente en la mayoría de los gnatostomados primitivos y se conserva en los embriones de casi todos los vertebrados. No existe en las quimeras (Holocephali), en los peces óseos con radios en las aletas (Actinopterygii), en *Latimeria* (celacanto), y en la mayoría de los mamíferos placentarios (Eutheria), que podrían haberla perdido de forma independiente.

Embriológicamente, la cloaca deriva del intestino posterior y del ectodermo del proctodeo, estructuralmente, interviene en tres funciones: la defecación, la eliminación de la orina y la cópula. Cada una de estas funciones suele estar asociada con un compartimiento y cada compartimiento está controlado por músculos que regulan la entrada y salida de los productos procedentes del intestino, los riñones y las gónadas. El compartimiento más proximal es el **coprodeo** en el que desemboca el intestino. Hasta el **urodeo** llegan los productos





(a)



(b)



(c)

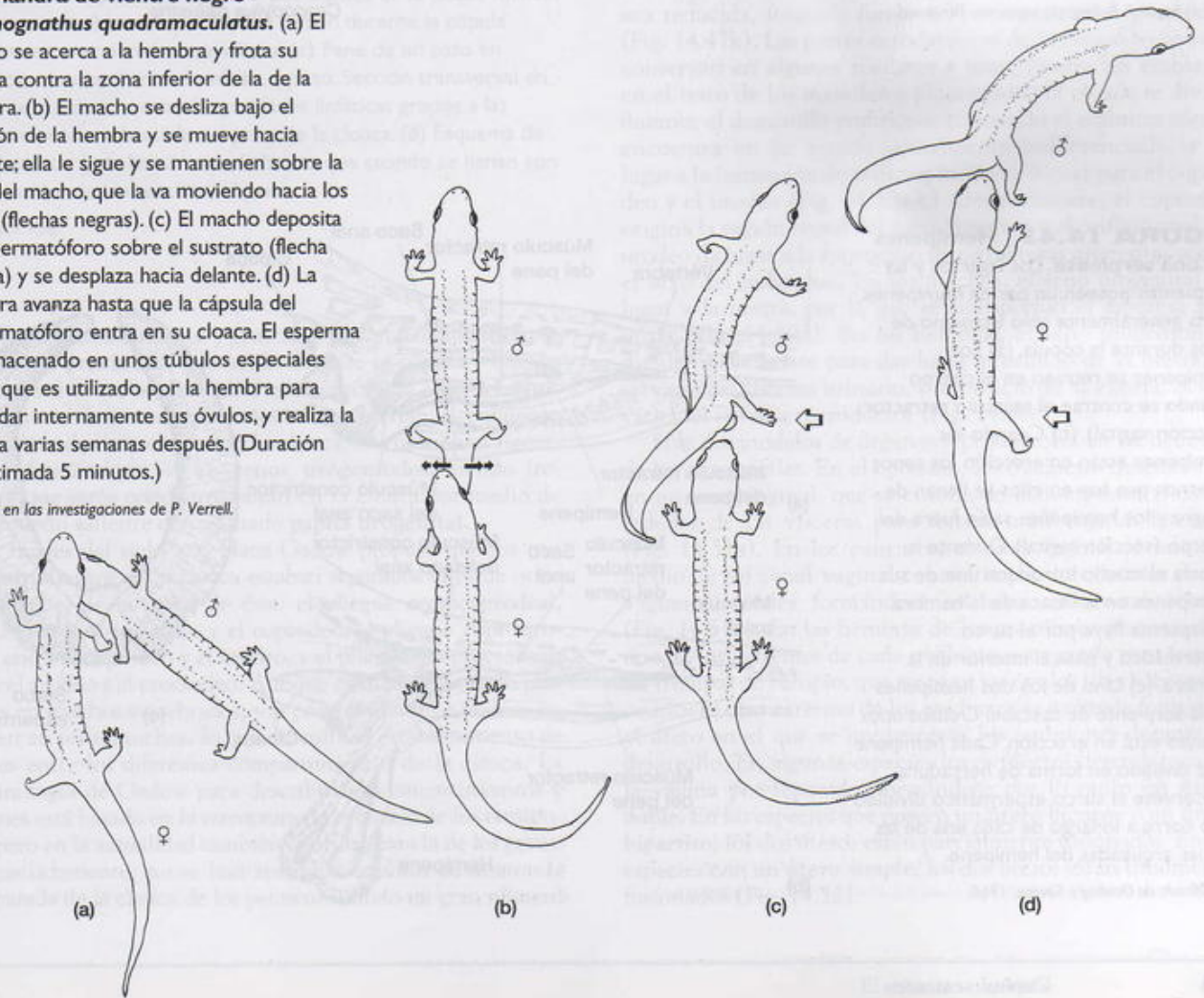
**FIGURA 14.40 Espermátóforos de los anfibios.** (a) Espermátóforo puesto por un macho de *Ambystoma macrodactylum*. (b) Sección longitudinal de un espermátóforo de *Ambystoma texanum*. Generalmente, las cabezas de los espermatozoides se sitúan mirando hacia fuera y las colas hacia dentro. (c) Detalle de un espermatozoide.

(a) Por amabilidad de E. Zolisko.

**FIGURA 14.41 Cortejo de la salamandra de vientre negro**

*Desmognathus quadramaculatus*. (a) El macho se acerca a la hembra y frota su cabeza contra la zona inferior de la de la hembra. (b) El macho se desliza bajo el mentón de la hembra y se mueve hacia delante; ella le sigue y se mantiene sobre la cola del macho, que la va moviendo hacia los lados (flechas negras). (c) El macho deposita el espermátóforo sobre el sustrato (flecha blanca) y se desplaza hacia delante. (d) La hembra avanza hasta que la cápsula del espermátóforo entra en su cloaca. El esperma es almacenado en unos túbulos especiales hasta que es utilizado por la hembra para fecundar internamente sus óvulos, y realiza la puesta varias semanas después. (Duración aproximada 5 minutos.)

Basado en las investigaciones de P. Verrell.



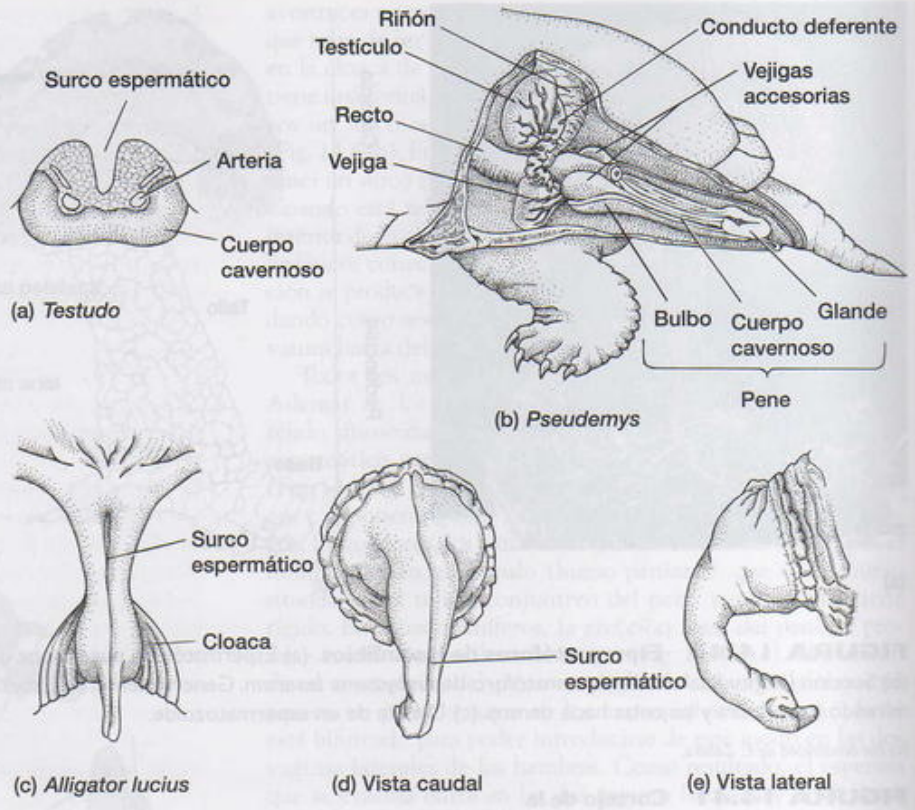
(a)

(b)

(c)

(d)



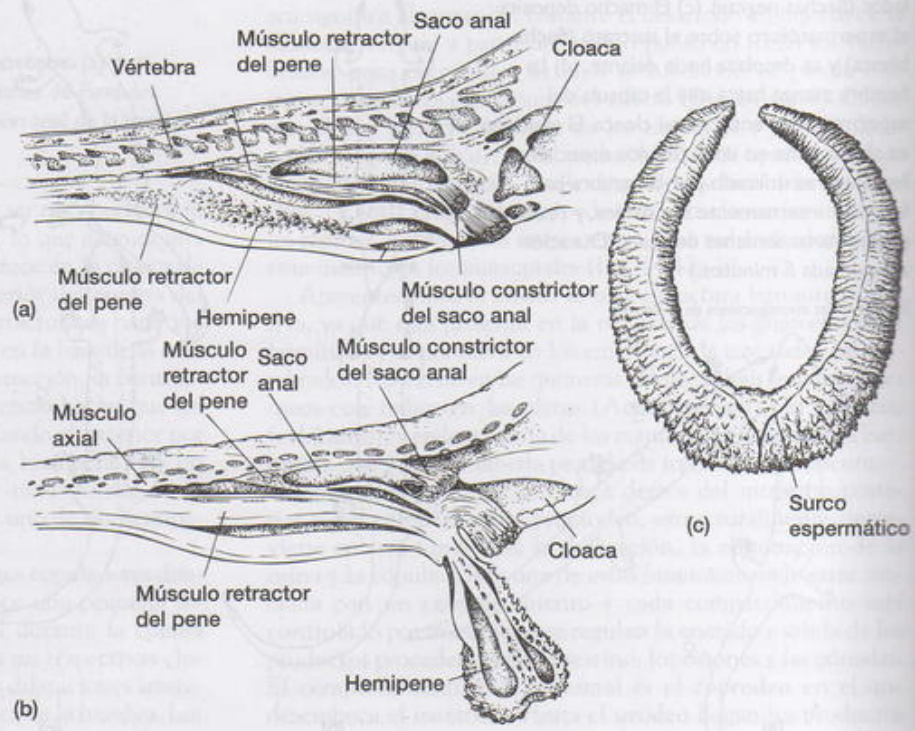


**FIGURA 14.42** Pene de varios reptiles. (a) Tortuga (*Testudo*): sección transversal del pene en el interior de la cloaca. (b) Galápago (*Pseudemys*): sección sagital del pene. (c) Pene de aligátor (*Alligator lucius*). Vista caudal (d) y lateral (e) del pene de un cocodrilo (*Crocodylus palustris*).

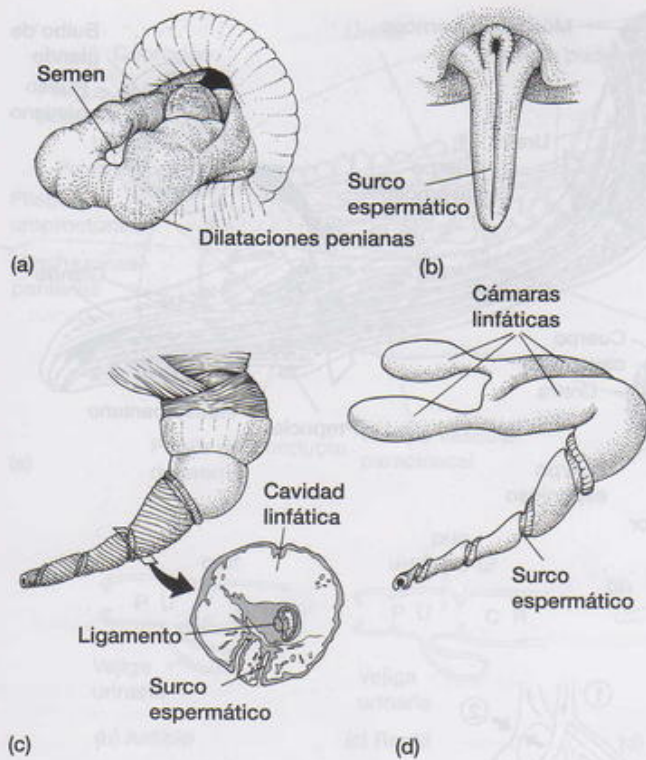
(a,c-e) Según A. S. King; (b) según van Tienhoven.

**FIGURA 14.43** Hemipenes de una serpiente. Los lagartos y las serpientes poseen un par de hemipenes, pero generalmente sólo usan uno de ellos durante la cópula. (a) Los hemipenes se retraen en el cuerpo cuando se contrae el músculo retractor (sección sagital). (b) Cuando los hemipenes están en erección los senos internos que hay en ellos se llenan de sangre y los hemipenes salen fuera del cuerpo (sección sagital). Durante la cópula el macho introduce uno de sus hemipenes en la cloaca de la hembra. El esperma fluye por el surco espermático y pasa al interior de la hembra. (c) Uno de los dos hemipenes de la serpiente de cascabel *Crotalus atrox* cuando está en erección. Cada hemipene está dividido en forma de herradura. Obsérvese el surco espermático dividido que corre a lo largo de cada una de las ramas arqueadas del hemipene.

Modificado de Dowling y Savage, 1960.







**FIGURA 14.44** Órganos copuladores de las aves.

(a) Dilataciones penianas del pavo. Los bordes de la cloaca forman un surco central por el que fluye el semen durante la cópula. (b) Pene en erección de un avestruz. (c) Pene de un pato en erección cuando el animal está en reposo. Sección transversal en la que se pueden apreciar las cavidades linfáticas gracias a las cuales se produce la salida del pene de la cloaca. (d) Esquema de una vista lateral de las cámaras linfáticas que cuando se llenan son responsables de la erección del pene.

Según A. S. King.

de los conductos urinarios y genitales. El compartimiento más distal es el **proctodeo**, que actúa durante la cópula y que en muchos amniotas se desarrolla como un pene (Fig. 14.47a). Muchos conductos urogenitales se ensanchan ligeramente poco antes de desembocar en la cloaca, se ensanchan ligeramente formándose así los **senos urogenitales**, siendo frecuente que estos conductos abran en la cloaca por medio de un pequeño saliente denominado **papila urogenital**.

A finales del siglo XIX, Hans Gadow propuso que los tres compartimientos de la cloaca estaban separados unos de otros por pliegues de la pared de ésta: el **pliegue rectocoprodeal**, situado entre el intestino y el coprodeo, el **pliegue coprourodeal**, entre el coprodeo y el urodeo, y el **pliegue uroproctodeal**, entre el urodeo y el proctodeo. Aunque estos pliegues están presentes en muchos vertebrados, son poco evidentes e incluso no existen en otros muchos, lo que dificulta el establecimiento de límites entre los diferentes compartimientos de la cloaca. La terminología de Gadow para describir los compartimientos y pliegues está basada en la estructura de la cloaca de los tetrápodos, pero en la actualidad también se utiliza para la de los peces. Desgraciadamente, no se han realizado estudios de anatomía comparada de la cloaca de los peces utilizando un gran número

de especies, lo que hace que sea difícil hacer generalizaciones acerca de la presencia o ausencia de los diferentes compartimientos en los distintos grupos de peces.

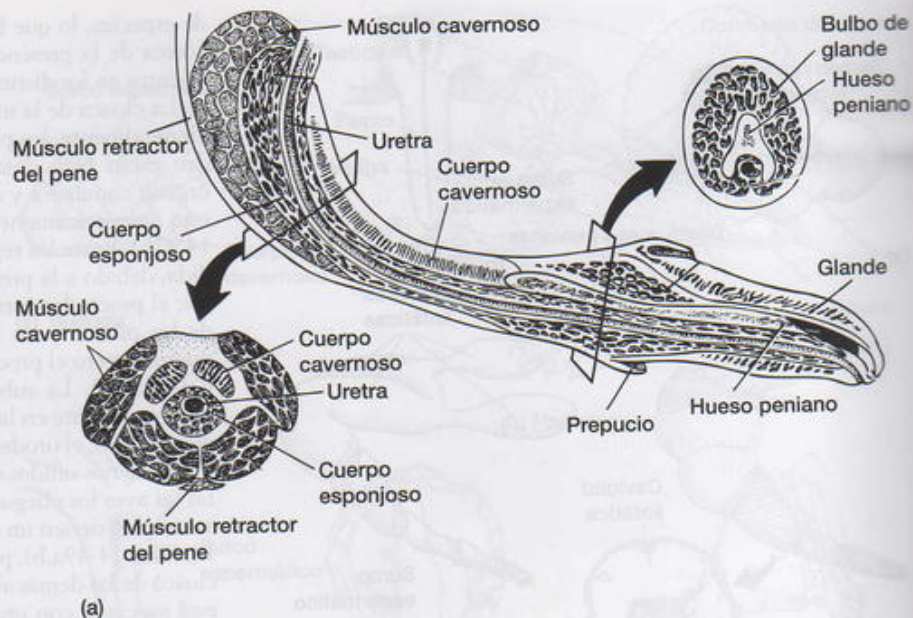
La cloaca de la mayoría de los anfibios es bastante sencilla. Generalmente, los pliegues que delimitan el coprodeo y el urodeo están bien desarrollados, pero debido a la ausencia de órgano copulador y de pliegue uroproctodeal, el proctodeo no está anatómicamente diferenciado del resto de la cloaca (Fig. 14.47b). Entre los reptiles, la cloaca de *Sphenodon* está subdividida, debido a la presencia de pliegues, en tres compartimientos; el proctodeo está simplificado y carece de pene. La cloaca de los ofidios y los lagartos también presenta tres compartimientos, pero el proctodeo suele estar reducido (Figs. 14.47c-e y 14.48a,b). La subdivisión interna de la cloaca es mucho menos evidente en las tortugas (Fig. 14.47f) y en los cocodrilos el coprodeo, el urodeo y, hasta cierto punto, el proctodeo están más o menos unidos en una única y gran cámara (Fig. 14.47g). En las aves los pliegues de la cloaca son bastante variables. Los avestruces tienen un pliegue rectocoprodeal en su cloaca (Figs. 14.47h y 14.49a,b), pero aparentemente este pliegue falta en la cloaca de las demás aves (Fig. 14.47i). En las aves el proctodeo está asociado con una **bursa cloacal** (bursa de Fabricio) cuya función está relacionada con el sistema inmunitario.

La cloaca aún está presente en los monotremas, y en ella se pueden diferenciar los pliegues coprourodeal y uroproctodeal que marcan los límites entre el urodeo y los demás compartimientos (Fig. 14.47j). El uréter y el conducto deferente desembocan en un seno urogenital, pero la orina fluye directamente hacia el urodeo y el semen lo hace hacia el conducto eyaculador del pene. Los marsupiales poseen una cloaca reducida, formada fundamentalmente por el proctodeo (Fig. 14.47k). Las partes ectodérmicas de la cloaca todavía se conservan en algunos roedores e insectívoros; sin embargo, en el resto de los mamíferos placentarios la cloaca se divide durante el desarrollo embrionario, cuando el embrión aún se encuentra en un estado sexualmente indiferenciado, y da lugar a la formación de orificios independientes para el coprodeo y el urodeo (Fig. 14.50a-c). Generalmente, el coprodeo origina la región rectal del tubo digestivo y el orificio anal. El urodeo da lugar a la formación de estructuras diferentes según el sexo del individuo. En los machos, el seno urogenital da lugar a la uretra, por la que se transportan el esperma y la orina (Fig. 14.50d). En las hembras, el seno urogenital se divide nuevamente para dar lugar al orificio de la uretra, al servicio del sistema urinario, y al orificio de la vagina, al servicio del sistema reproductor (Fig. 14.50c).

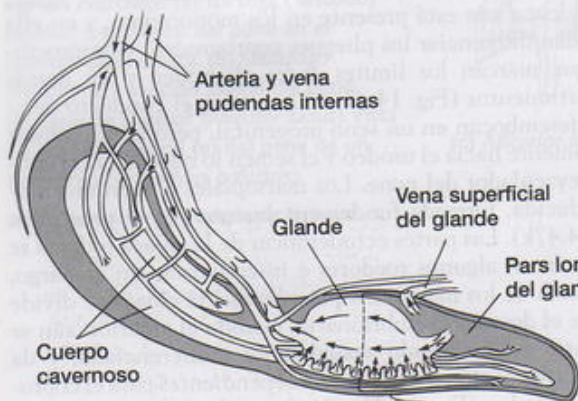
Hay dos modelos de órganos reproductores en las hembras de los marsupiales. En el oposum, los oviductos desembocan en un seno vaginal, que se enrolla de manera asimétrica alrededor de las vísceras para formar unas vaginas laterales (Fig. 14.51a). En los canguros, el seno vaginal se une por medio de un canal vaginal central impar con las asas de las vaginas laterales formándose un seno urogenital común (Fig. 14.51b). En las hembras de los mamíferos placentarios, uno de los extremos de cada oviducto se expande para formar las trompas de Falopio, que recogen los óvulos liberados por el ovario. El otro extremo de los oviductos se expande formando el útero en el que se implantarán los embriones durante su desarrollo. En algunas especies los oviductos desembocan en la vagina por separado, formándose por lo tanto un **útero doble**. En las especies que poseen un **útero bicorne** o un **útero bipartito**, los dos úteros están parcialmente fusionados. En las especies con un **útero simple**, los dos úteros están totalmente fusionados (Fig. 14.52).



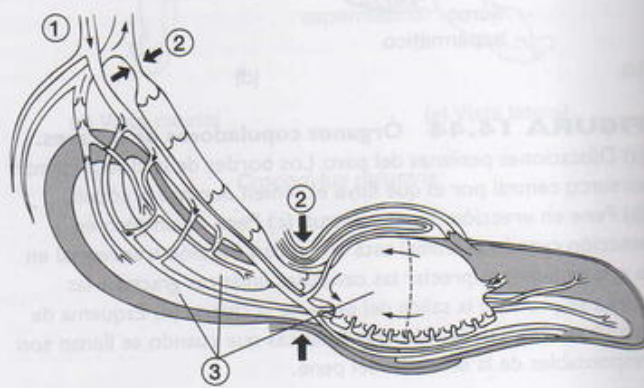
**FIGURA 14.45 Erección del pene en el perro.** (a) Secciones sagital y transversal del pene. (b) Pene flácido. La sangre arterial entra en la arteria pudenda interna, circula por los capilares del pene y sale del pene por la vena pudenda. (c) Pene en erección. La estimulación de los nervios de la erección hace que aumente el flujo sanguíneo hacia el interior del pene (1). Además, la inhibición parcial del flujo venoso (flechas negras) (2), hace que la sangre se desvíe hacia los cuerpos cavernosos (3) (cuerpos cavernosos y bulbo del glande), que se hinchan, el pene se endurece y se produce la erección. El hueso peniano (báculo) también contribuye a mantener la rigidez del pene.



Según Miller, Christensen, y Evans.



(b)

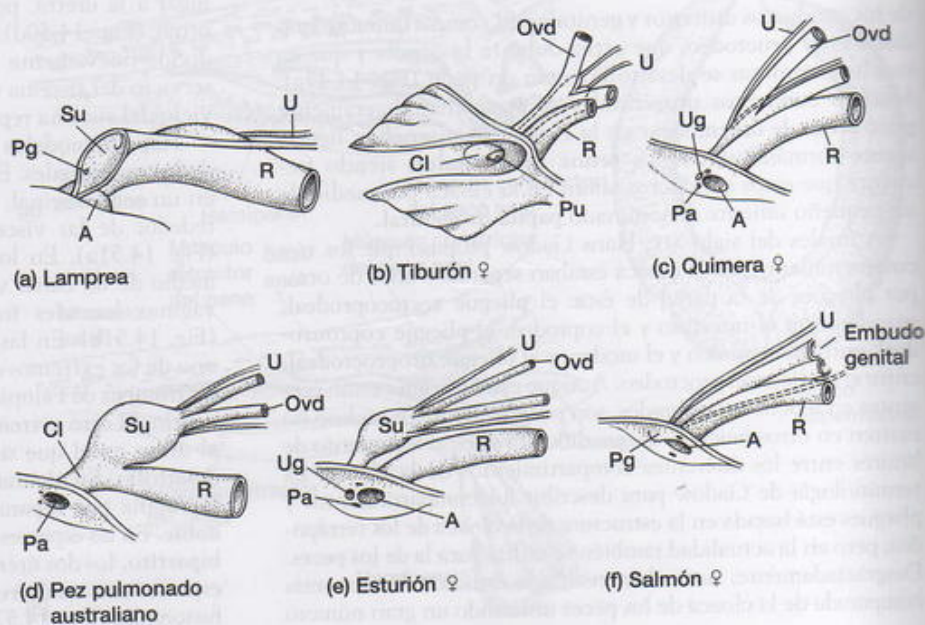


(c)

**FIGURA 14.46 Regiones cloacal y anal de varios peces.**

(a) Lamprea. (b) Hembra de tiburón. (c) Hembra de quimera. (d) Pez pulmonado australiano. (e) Hembra de esturión. (f) Hembra de salmón. Las estructuras del sistema urogenital que se han representado son: ano (A), poro abdominal (Pa), cloaca (Cl), poro genital (Pg), oviducto (Ovd), recto (R), conductos urinarios (U), orificio urogenital (Ug), seno urogenital (Su), y papila urinaria (Pu).

Según Romer y Parsons.



(a) Lamprea

(b) Tiburón ♀

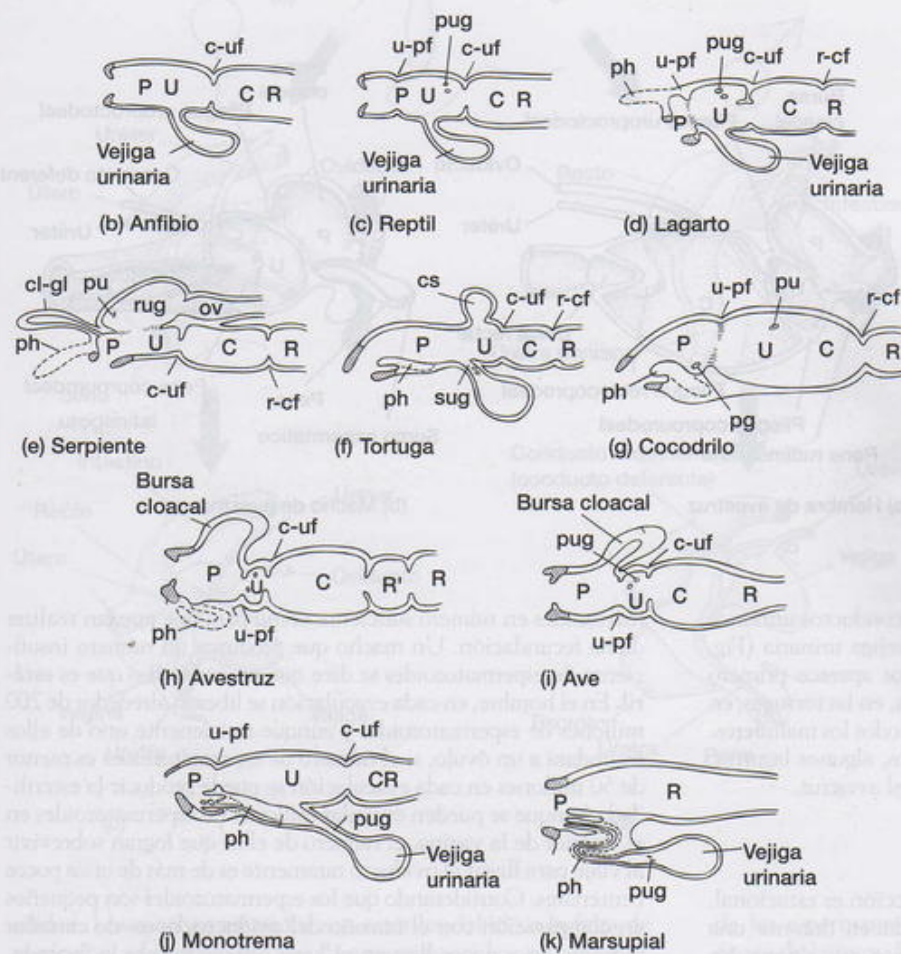
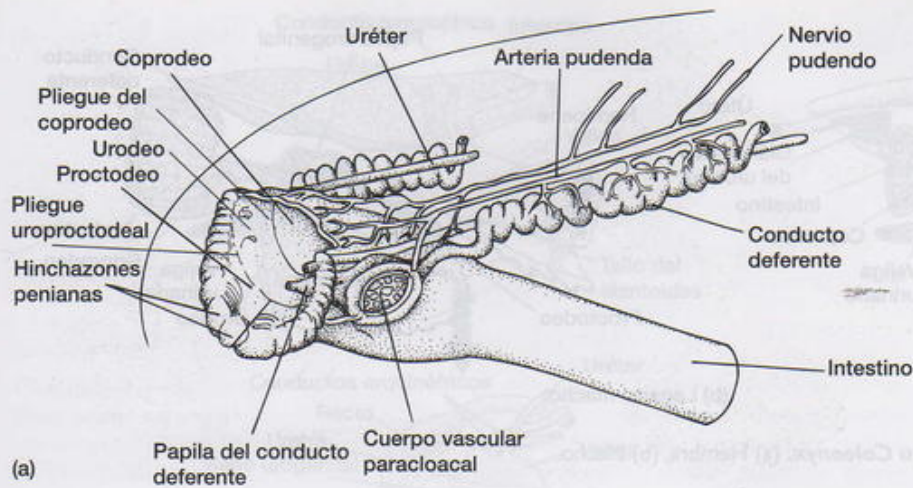
(c) Quimera ♀

(d) Pez pulmonado australiano

(e) Esturión ♀

(f) Salmón ♀





**FIGURA 14.47** Esquemas de secciones sagitales de las cloacas de los tetrápodos. (a) Cloaca de un ave con los conductos y órganos que desembocan en cada una de las tres cámaras. (b) Anfibio. (c) Reptil (*Sphenodon*). (d) Lagarto (*Lacerta*). (e) Serpiente (*Tropidonotus*). (f) Tortuga (*Pseudemys*). (g) Cocodrilo. (h) Avestruz. (i) Ave. (j) Monotrema. (k) Marsupial. Partes de la cloaca: coprodeo (C), proctodeo (P), recto (R), urodeo (U). Otras abreviaturas: pliegue coprourodeal (c-uf), glándula cloacal (cl-gl), saco cloacal (cs), poro genital (pg), oviducto (ov), pene (ph), pliegue rectocoprodeal (r-cf), poro urinario (pu), poros urogenitales (pug), pliegue uroproctodeal (u-pf), seno urogenital (sug), reservorio urogenital (rug).

(a) Según Lake; (d-k) según A. S. King.

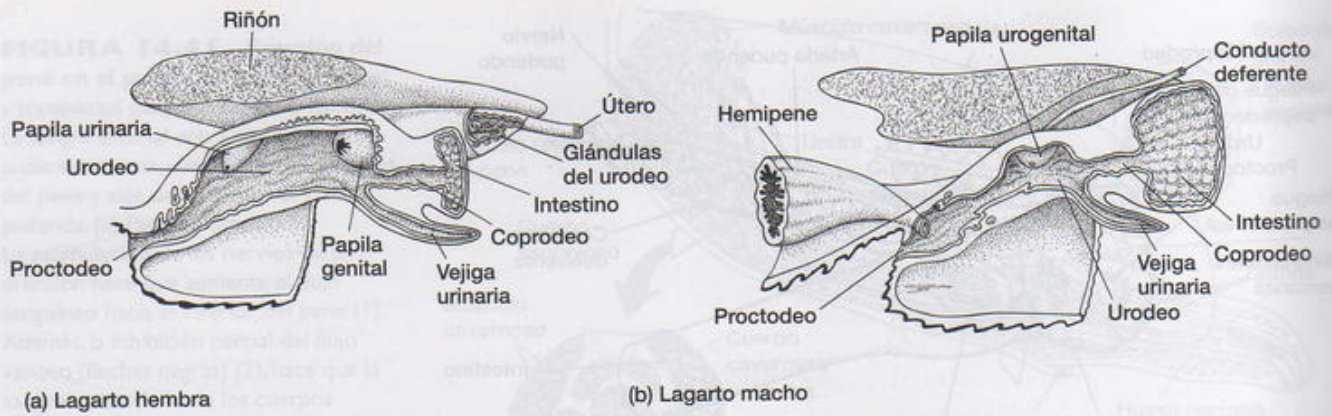
## Vejiga urinaria

Antes de ser eliminada, la orina generalmente se almacena en zonas especializadas del sistema urogenital, por ello los vertebrados pueden orinar en ciertos momentos y no de forma continuada según se va produciendo la orina. Cuando la conservación del agua es importante, la orina se retiene en la vejiga urinaria, de manera que no se crea un gradiente osmótico que fuerce la salida de agua desde los tejidos del animal.

Normalmente, en los peces, la orina se almacena en los extremos de los conductos urinarios, cerca del punto en que éstos se unen a la cloaca o abren al exterior. Una vejiga urinaria de este tipo tiene un origen mesodérmico y no cloacal. Se encuentra en los elasmobranquios, en los holocéfalos y en la mayoría de los peces teleosteos (Fig. 14.53a).

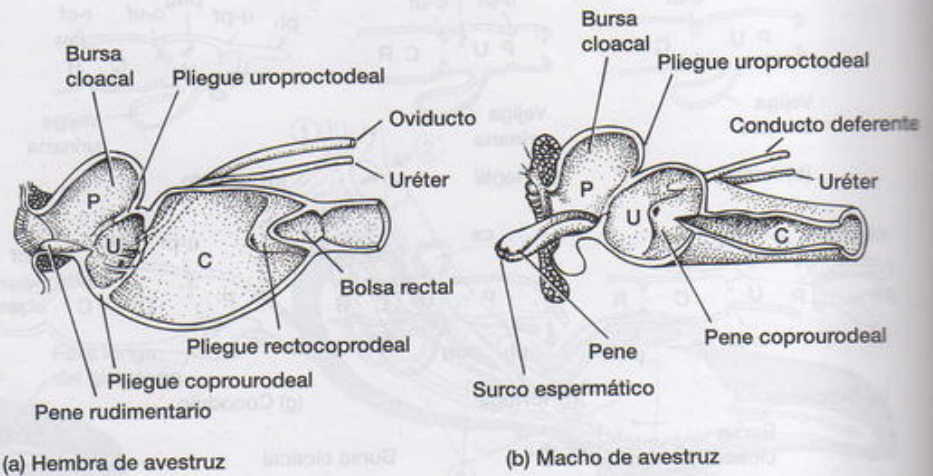
En los tetrápodos, la vejiga urinaria se origina como un divertículo de la cloaca. La orina que fluye desde los conductos urinarios generalmente llega hasta la cloaca, y entonces llena la vejiga





**FIGURA 14.48** Cloaca del lagarto *Coleonyx*. (a) Hembra. (b) Macho.

Según Gabe y Saint-Girans.



**FIGURA 14.49** Cloaca de las aves. (a) Cloaca de una hembra de avestruz. (b) Cloaca de un macho de avestruz. Secciones longitudinales.

Según A. S. King.

urinaria (Fig. 14.53b). En los mamíferos, los conductos urinarios (uréteres) desembocan directamente en la vejiga urinaria (Fig. 14.53c). La vejiga urinaria de los tetrápodos aparece primero entre los anfibios y está presente en *Sphenodon*, en las tortugas, en la mayoría de los lagartos, en el avestruz y en todos los mamíferos. La vejiga urinaria se ha perdido en los ofidios, algunos lagartos, los cocodrilos y en todas las aves excepto en el avestruz.

### Función y evolución

En la mayoría de los vertebrados la reproducción es estacional. El cortejo y la cópula únicamente se producen durante una breve época de reproducción anual. Durante esta época, los óvulos y espermatozoides llegan hasta los conductos genitales, que han sido preparados mediante hormonas. El conjunto de procesos de preparación de la reproducción se conoce con el nombre de **recrudecimiento**. Únicamente en la especie humana la época de reproducción se extiende a lo largo de todo el año.

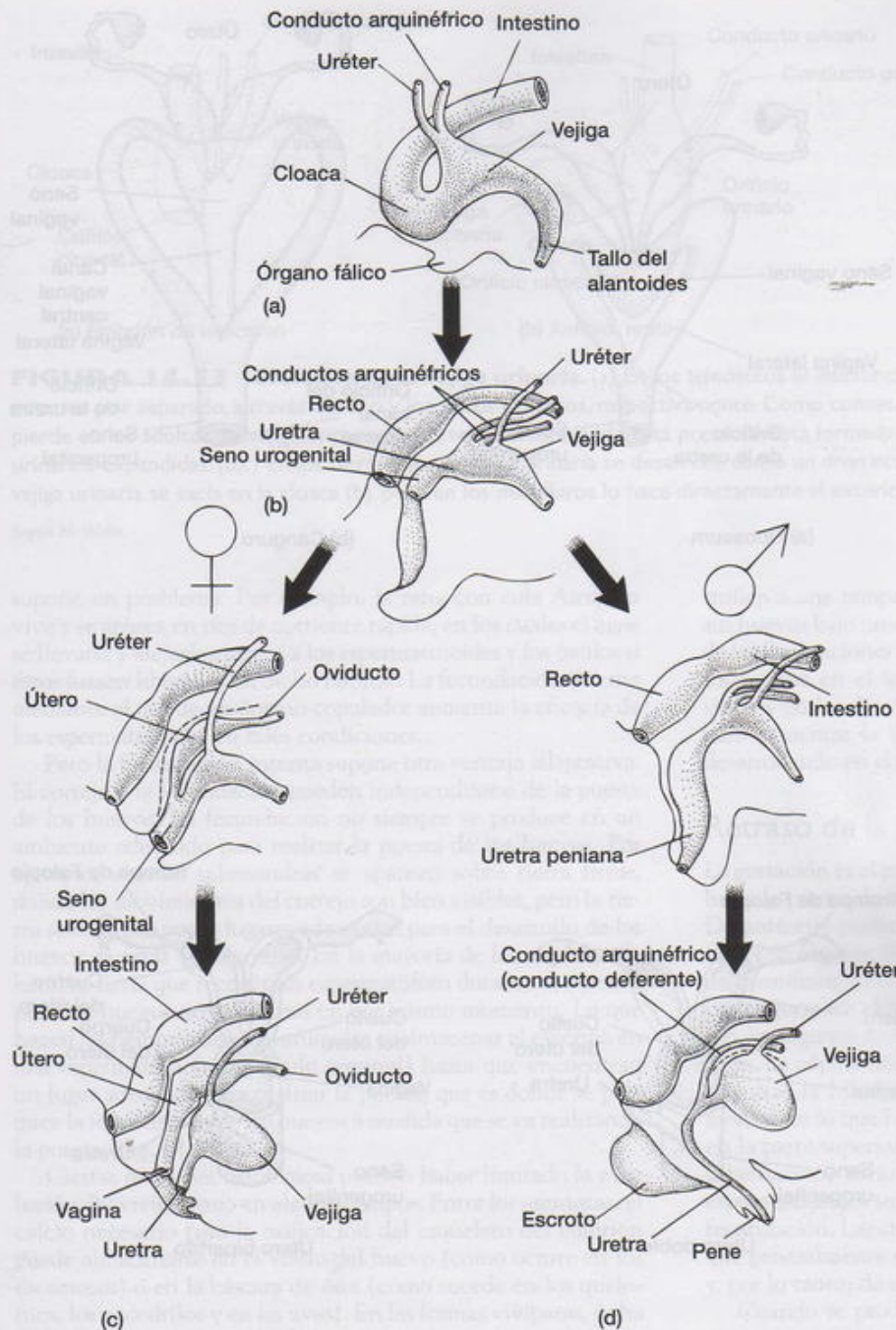
### Potencia sexual y fertilidad

La **fertilidad** es la capacidad de una hembra para producir óvulos que puedan ser fecundados, o la de un macho para producir esper-

matozoides en número suficiente como para que puedan realizar dicha fecundación. Un macho que produzca un número insuficiente de espermatozoides se dice que **no es fértil** o que es **estéril**. En el hombre, en cada eyaculación se liberan alrededor de 200 millones de espermatozoides y aunque únicamente uno de ellos fecundará a un óvulo, si el número de espermatozoides es menor de 50 millones en cada eyaculación se puede producir la esterilidad. Aunque se pueden eyacular millones de espermatozoides en el interior de la vagina, el número de ellos que logran sobrevivir al viaje para llegar al oviducto raramente es de más de unos pocos centenares. Considerando que los espermatozoides son pequeños en comparación con el tamaño del oviducto, no es de extrañar que sólo unos pocos lleguen al lugar adecuado para la fecundación. Además, aunque sean muchos los espermatozoides que colaboran en la ruptura de la cubierta de células foliculares o de la capa de moco que hay alrededor del óvulo, únicamente uno de ellos atravesará la membrana celular del óvulo. Por tanto, la fecundación se realiza cuando se unen un único espermatozoide y un solo óvulo, pero únicamente se puede conseguir después de la intervención y la cooperación de un gran número de espermatozoides durante la penetración de las cubiertas del óvulo.

La **potencia sexual** es la capacidad de un macho para poder realizar la cópula, y se denomina **impotencia** a la incapacidad para tener una erección. La impotencia es diferente de la este-





**FIGURA 14.50** Derivados embrionarios del seno urogenital en los mamíferos placentarios. (a) En el estado indiferenciado la cloaca no está dividida. (b) El primer paso de la diferenciación es la separación del seno urogenital del recto. (c) En las hembras el seno urogenital se divide formándose la uretra y la vagina, que abren al exterior por separado. (d) En los machos, el seno urogenital da lugar a la formación de la uretra peniana, por la que salen al exterior tanto el espermatozoides como la orina.

ilidad. Los machos castrados son estériles debido a la falta de testículo y a la no producción de espermatozoides; no obstante, si los testículos son extirpados después de la pubertad, generalmente, ya ha transcurrido suficiente tiempo como para que los andrógenos hayan masculinizado al individuo, de manera que ya se habrán desarrollado las características sexuales secundarias, el impulso sexual y se conservará la capacidad para realizar el acto sexual (potencia).

La espermatogénesis está controlada hormonalmente, de forma que en los animales que pasan épocas de reproducción, únicamente se producen espermatozoides durante ciertos períodos del año. La **hormona foliculoestimulante (FSH)**, una hormona gonadotrófica de la hipófisis, estimula la multiplicación

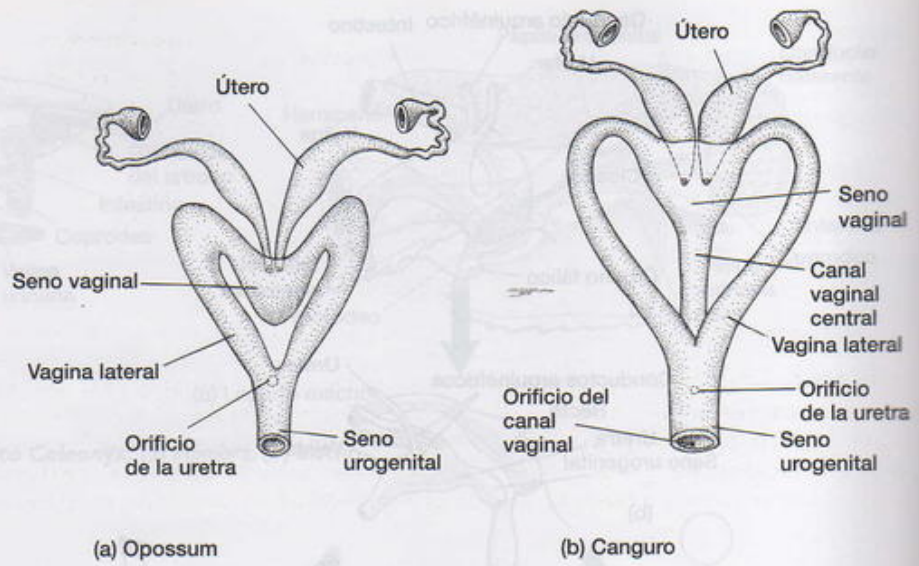
de las espermatogonias de los túbulos seminíferos cuando la época de la reproducción se va acercando en el tiempo. Con la edad, puede producirse una lenta disminución de la capacidad de los túbulos seminíferos para producir espermatozoides maduros, pero no se produce una interrupción brusca comparable a la **menopausia** femenina propia de algunas especies de mamíferos.

### Fecundación externa e interna

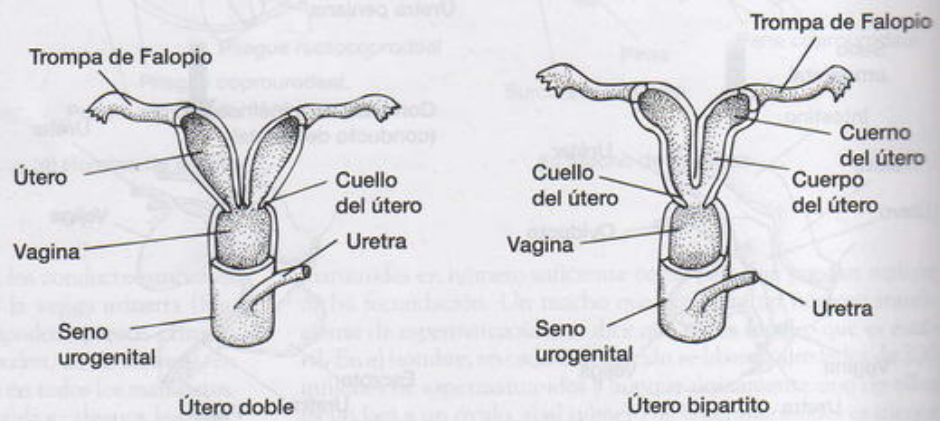
La fecundación externa es común entre los invertebrados y en los vertebrados primitivos. Los óvulos y los espermatozoides tienen que salir fuera del cuerpo. Sin embargo, muchos vertebrados viven en ambientes en los que la fecundación externa



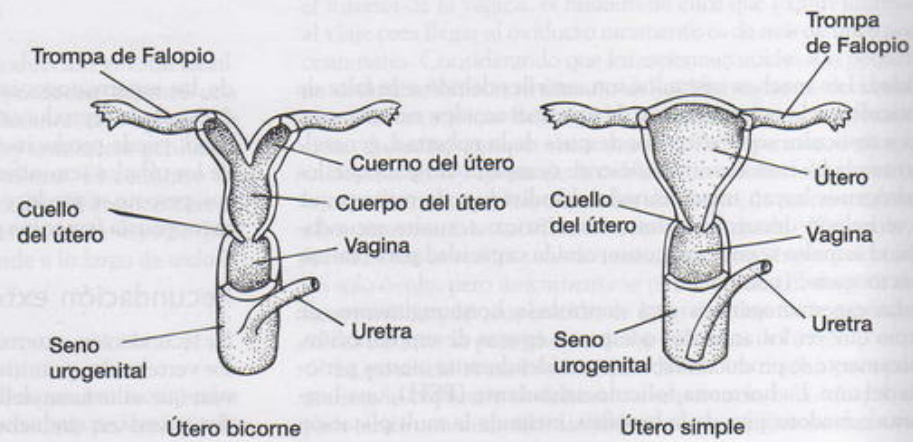
**FIGURA 14.51** Órganos reproductores de las hembras de los marsupiales. (a) Opossum. (b) Canguro.



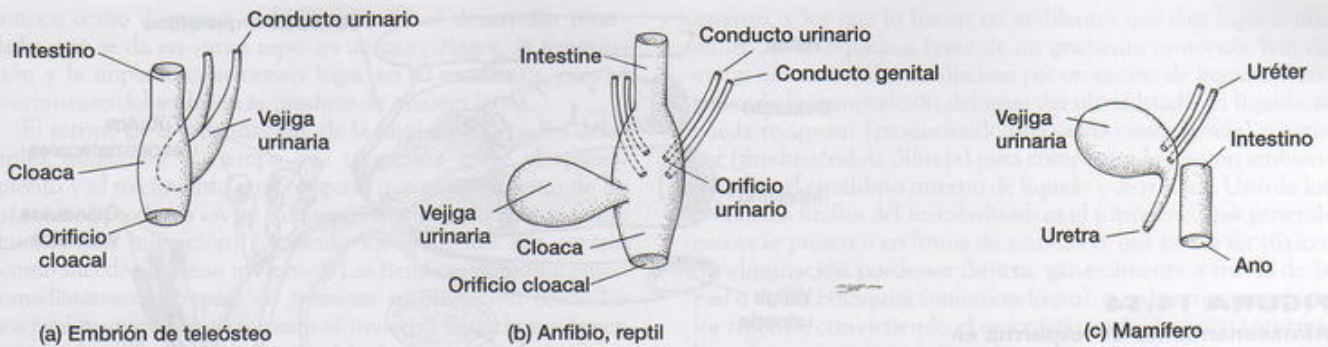
**FIGURA 14.49** Clases de los mamíferos placentarios basadas en la estructura del útero. (a) Útero doble. (b) Útero bipartito. (c) Útero bicorne. (d) Útero simple.



**FIGURA 14.52** Órganos reproductores de las hembras de los mamíferos placentarios. La estructura uterina depende del grado de fusión de los dos úteros.







**FIGURA 14.53 Evolución de la vejiga urinaria.** (a) En los teleosteos el intestino y los conductos urinarios desembocan al exterior por separado, a través del ano y los poros urinarios, respectivamente. Como consecuencia de ello, la cloaca de los embriones se pierde en los adultos. La vejiga urinaria de los teleosteos, cuando está presente, está formada por las terminaciones de los conductos urinarios expandidas. (b,c) En los tetrápodos, la vejiga urinaria se desarrolla como un divertículo de la cloaca. En los anfibios y reptiles la vejiga urinaria se vacía en la cloaca (b), pero en los mamíferos lo hace directamente al exterior, a través de la uretra (c).

Según M. Wake.

supone un problema. Por ejemplo, la rana con cola *Ascaphus* vive y se aparea en ríos de corriente rápida, en los cuales el agua se llevaría y alejaría entre sí a los espermatozoides y los óvulos si éstos fuesen liberados en dicho hábitat. La fecundación interna mediante el uso de un órgano copulador aumenta la eficacia de los espermatozoides en tales condiciones.

Pero la fecundación interna supone otra ventaja adaptativa. El cortejo y la fecundación pueden independizarse de la puesta de los huevos. La fecundación no siempre se produce en un ambiente adecuado para realizar la puesta de los huevos. Por ejemplo, algunas salamandras se aparean sobre tierra firme, donde los movimientos del cortejo son bien visibles, pero la tierra seca ofrece pocos lugares adecuados para el desarrollo de los huevos de estas salamandras. En la mayoría de los urodelos, la hembra tiene que recoger un espermátforo durante el cortejo, pero los huevos no se liberan en ese mismo momento. Lo que hacen las hembras de estos animales es almacenar el esperma en una espermateca (receptáculo seminal) hasta que encuentran un lugar adecuado para realizar la puesta, que es donde se produce la fecundación de los huevos a medida que se va realizando la puesta (Fig. 14.54a-c).

Ciertas presiones fisiológicas pueden haber limitado la evolución del viviparismo en algunos grupos. Entre los amniotas, el calcio necesario para la osificación del esqueleto del embrión puede almacenarse en el vitelo del huevo (como ocurre en los escamosos) o en la cáscara de éste (como sucede en los quelonios, los cocodrilos y en las aves). En las formas vivíparas, se ha perdido la cáscara calcárea de los huevos, lo que aumenta la eficacia del intercambio entre los tejidos del feto y los de la madre. No obstante, también se ha perdido la reserva de calcio almacenada en la cáscara, lo que puede ayudar a explicar por qué no son vivíparas las tortugas, los cocodrilos ni las aves, ya que en estos grupos la cáscara del huevo actúa como reserva de calcio. El viviparismo es común entre los lagartos y ofidios, animales que no usan la cáscara de los huevos como reservorio de calcio.

Tanto en los animales ovíparas como en los vivíparas las crías son transportadas en el interior del cuerpo de la madre, lo que alarga el período de tiempo que transcurre entre el cortejo y el nacimiento o la puesta de los huevos, y esto da a la madre más oportunidades para encontrar un lugar seguro para el nacimiento de sus crías. En los vertebrados que regulan la temperatura del cuerpo, ya sea internamente o mediante el comportamiento, las hembras retienen a sus embriones, lo que permite que se desa-

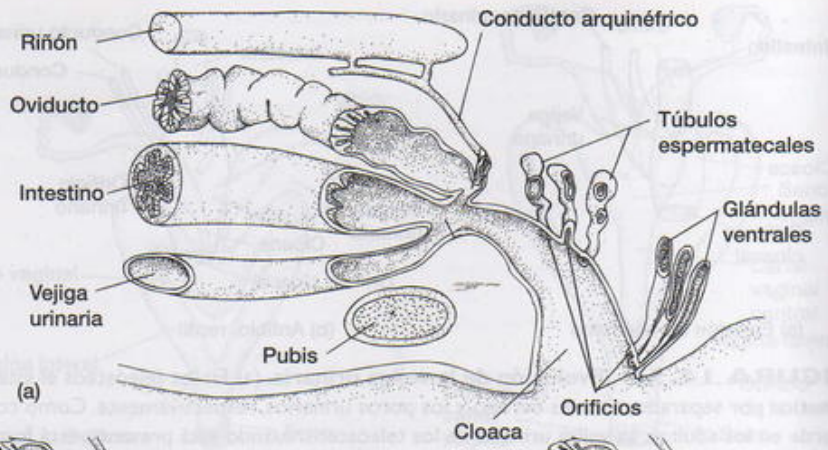
rollen a una temperatura estable. Si un reptil ectotermo pone sus huevos bajo una roca, éstos estarán sometidos a la influencia de las fluctuaciones ambientales de temperatura, pero si la madre los retiene en el interior de su cuerpo, podrá «cambiarlos de sitio» y en los días fríos tomará el sol todo lo que le sea posible para aumentar la temperatura de los embriones que se están desarrollando en el interior de su cuerpo.

### Retraso de la gestación

La **gestación** es el período de tiempo que va desde la concepción hasta la puesta de los huevos o hasta el nacimiento de las crías. Durante este período se producen la fecundación, la implantación (en algunas especies) y el desarrollo. En algunas especies de mamíferos, el comienzo de cada uno de estos sucesos puede prolongarse en el tiempo, es decir, puede retrasarse. Por ejemplo, en algunos murciélagos se produce una **fecundación retardada**. La cópula tiene lugar durante el otoño, justo antes de que se inicie la hibernación, pero las hembras no ovulan en ese momento; lo que hacen es almacenar el esperma en su útero o en la parte superior de la vagina. Cuando salen del período de hibernación, varios meses después, se liberan los óvulos, los espermatozoides se vuelven activos y finalmente se produce la fecundación. Las crías nacen a principios del verano, una época que generalmente se caracteriza por la abundancia de insectos y, por lo tanto, de alimentos.

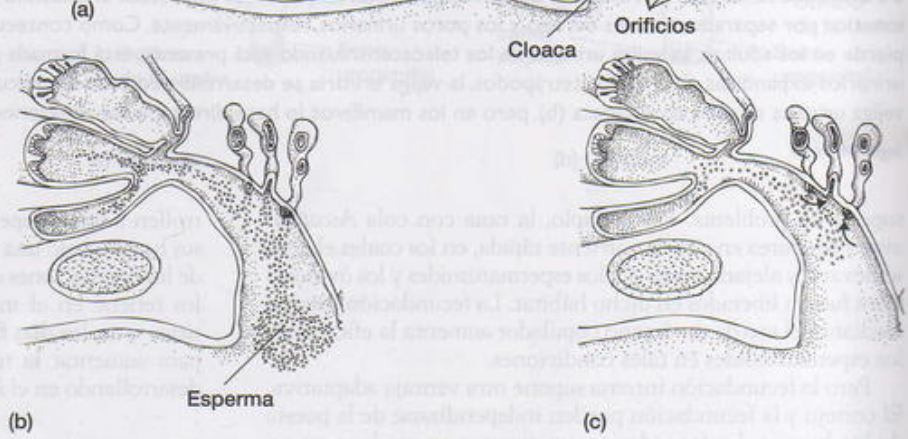
Cuando se produce una **implantación retardada**, un fenómeno que únicamente se conoce en unas pocas especies de mamíferos, la fecundación y las primeras etapas del desarrollo se producen después del apareamiento, pero el embrión no se implanta inmediatamente en el útero. El desarrollo se detiene durante un período de tiempo más o menos prolongado, hasta que finalmente se produce la implantación y se reanuda la gestación. La implantación retardada se produce en varios miembros de la familia de las comadrejas (*Mustelidae*), en los osos (*Ursidae*) y en unos pocos grupos más (Fig. 14.55). En la mayoría de los casos la implantación retardada está relacionada con el ciclo estacional del año. En algunos marsupiales, como por ejemplo en los canguros y en el ualabí, la implantación retardada del **blastocisto**, está relacionada con la presencia de una cría joven en el marsupio de la madre. La acción de mamar que realiza esta cría en el interior de la bolsa de su madre inhibe la implantación del siguiente blastocisto; este tipo de retraso se





**FIGURA 14.54**  
Almacenamiento del esperma en la espermateca (receptáculo seminal) de la salamandra *Notophthalmus*.

(a) Esquema del sistema urogenital. Unas pocas horas después de que el esperma haya entrado en la cloaca (b), se mueve hacia el interior de los túbulos espermatecales (c), en los cuales se almacena. En esta especie los óvulos no se liberan hasta pasados algunos meses. Cuando se produce su liberación, el esperma almacenado se descarga en la cloaca para que vaya fecundando los óvulos a medida que éstos pasan por ella.



Según Hardy y Dent.

Familia	Especie	Nombre vulgar	Meses
Mustélidos	<i>Martes americana</i>	Marta	E F M A M J J A S O N D E F M A M J J
	<i>Lutra canadensis</i>	Nutria	-----
	<i>Mustela erminea</i>	Armiño	-----
	<i>Taxidea taxus</i>	Tejón americano	-----
	<i>Meles meles</i>	Tejón común	-----
Úrsidos	<i>Ursus americanus</i>	Oso negro	-----
	<i>Ursus maritimus</i>	Oso polar	-----
Pinnípedos	<i>Phoca vitulina</i>	Foca común	-----
	<i>Callorhinus ursinus</i>	Otario	-----
Artiodáctilos	<i>Mirounga leonina</i> *	Elefante marino	-----
	<i>Capreolus capreolus</i>	Corzo	-----
Desdentados	<i>Dasypus novemcinctus</i>	Armadillo	-----
Quirópteros	<i>Eidolon helvum</i>	Murciélago frugívoro	-----

■ Época de la reproducción    ---- Preimplantación    — Postimplantación    □ Época de nacimiento

**FIGURA 14.55** Implantación retardada. Se indican las épocas de reproducción, los períodos de preimplantación y postimplantación y la época de nacimiento de varias especies de mamíferos. Para asegurar que el nacimiento de las crías se produzca cuando hay más recursos alimentarios, muchos mamíferos han desarrollado métodos para alargar el período de gestación, evitando los períodos desfavorables o los de migración, de manera que los nacimientos se produzcan cuando las condiciones son favorables. La implantación retardada se produce cuando el embrión no se implanta en la pared uterina inmediatamente después de la fecundación. En lugar de implantarse, el embrión entra en un estado en el que su desarrollo se hace más lento e incluso llega a detenerse. Después, cuando se produce la implantación, el desarrollo embrionario continúa normalmente. Obsérvese que hay unas pocas especies en las que los nacimientos se producen durante el invierno.

Según Sadleir.



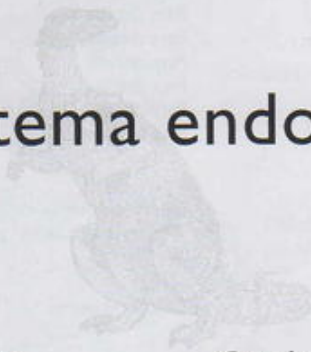








## El sistema endocrino



### ESTUDIO DE LOS ÓRGANOS ENDOCRINOS

#### Glándula tiroides

*Estructura y filogenia*

*Función*

#### Cuerpos ultimobranquiales y glándulas paratiroides

*Cuerpos ultimobranquiales*

*Glándulas paratiroides*

*Forma y función*

#### Glándula adrenal

*Estructura y filogenia*

*Función*

#### Islotes del páncreas

*Estructura y filogenia*

*Función*

#### Hipófisis

*Estructura*

*Filogenia*

*Función*

#### Gónadas

*Epífisis*

*Órganos endocrinos secundarios*

*Tubo digestivo*

*Riñones*

### COORDINACIÓN ENDOCRINA

*Reproducción de los mamíferos*

*Macho*

*Hembra*

*Metamorfosis de los anuros*

*Fundamentos del control hormonal*

*Conexión funcional y estructural*

*Respuesta de los tejidos diana*

*El sistema endocrino y el ambiente*

### EVOLUCIÓN

### RESUMEN

### Estudio de los órganos endocrinos

Todas las actividades del cuerpo están gobernadas por dos grandes sistemas de control: el sistema nervioso, que se tratará en el Capítulo 16 y el sistema endocrino. Estos dos sistemas que a menudo actúan juntos, son los responsables de coordinar las actividades de diferentes órganos, incrementando la actividad de alguno de ellos como respuesta a una necesidad fisiológica, y manteniendo esta situación en un nivel óptimo.

El sistema endocrino está formado por las **glándulas endocrinas**, los mensajeros químicos u **hormonas** que producen y los **tejidos diana** a los que afectan dichos mensajeros. Las glándulas endocrinas están repartidas por todo el cuerpo. Las hormonas no se transportan por conductos específicos, sino que son llevadas por el torrente circulatorio, y aunque circulan por todo el cuerpo, normalmente cada una de ellas sólo afecta a determinados tejidos diana, de manera que su influencia es local.

Las glándulas endocrinas son tan variadas como los tejidos diana que controlan: la reproducción, el metabolismo, la osmoregulación, el desarrollo embrionario, el crecimiento, la metamorfosis y la digestión. Comenzaremos viendo la distribución

de los órganos endocrinos y las hormonas que producen en los diferentes grupos de vertebrados.

### Glándula tiroides

#### *Estructura y filogenia*

La glándula tiroides produce, almacena y libera dos **hormonas tiroideas**, que regulan el ritmo metabólico, el crecimiento y la reproducción. Se dice que son **permissivas**, ya que «permiten» que los tejidos diana sean más susceptibles de ser estimulados por otras hormonas, por el sistema nervioso y posiblemente también por algunos estímulos ambientales (como la luz o la temperatura). El tiroides secreta hormonas que contienen yodo. En 1915 se aisló e identificó la primera hormona tiroidea, la **tiroxina**, que también recibe el nombre de **tetrayodotironina**, o abreviadamente hormona T<sub>4</sub>, cuyo nombre viene de que su molécula contiene cuatro átomos de yodo. La segunda hormona tiroidea, que se identificó en



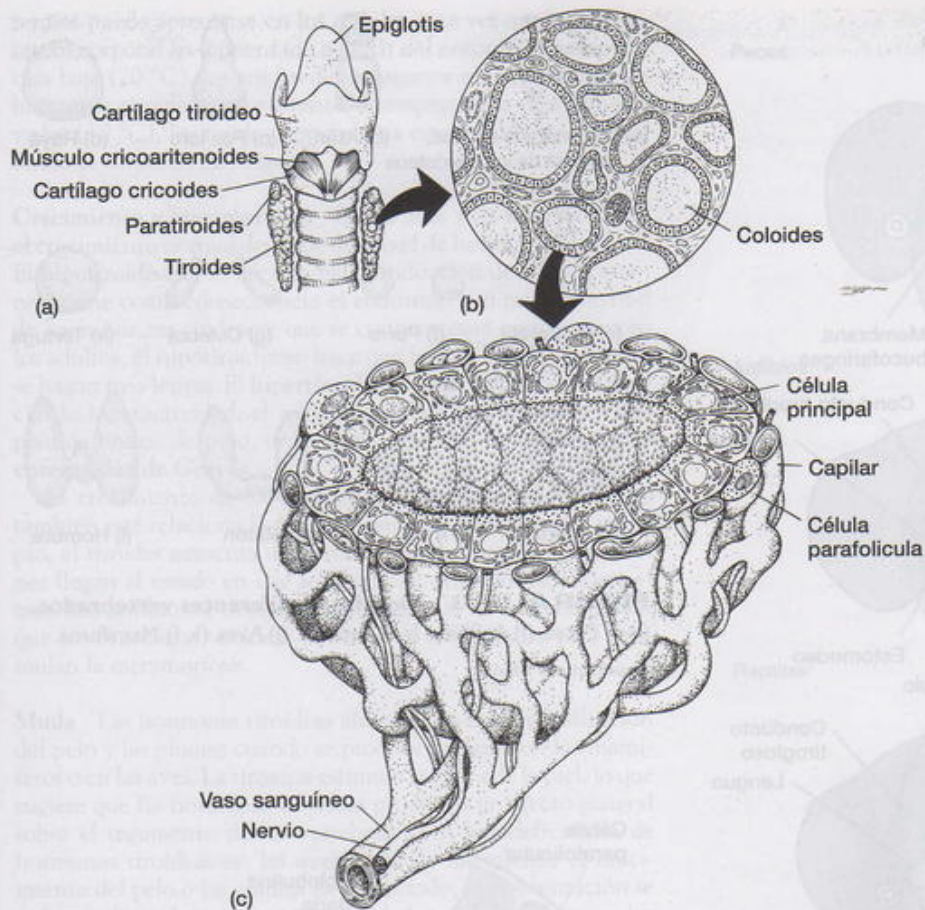
**TABLA 15.1** Tejidos endocrinos de los mamíferos y sus secreciones

Hormona	Fuente de la hormona
<b>Adenohipófisis</b>	
Hormona del crecimiento (GH)	Pars distalis
Prolactina (PRL)	Pars distalis
Tirotropina (TSH)	Pars distalis
Hormona foliculosestimulante (FSH)	Pars distalis
Hormona luteinizante (LH)	Pars distalis
Corticotropina (ACTH)	Pars distalis
Melanotropina (MSH)	Pars intermedia
<b>Neurohipófisis</b>	
Vasopresina (VADH)	{ Neuronas que se dirigen hacia la neurohipófisis desde los núcleos paraventriculares y supraópticos del hipotálamo
Oxitocina (OXY)	
<b>Paratiroides</b>	
Hormona paratiroidea (PTH)	Células mayores
<b>Tiroides</b>	
Tiroxina (tetrayodotironina) ( $T_4$ )	Células principales
Triyodotironina ( $T_3$ )	Células principales
Calcitonina	Células parafoliculares
<b>Glándula adrenal</b>	
Corteza	
Aldosterona	Zona glomerulosa
Glucocorticoides	Zona fasciculada, zona reticular
Andrógenos	Zona reticular
Médula	
Norepinefrina	Células cromafines
Epinefrina	Células cromafines
<b>Islotes del páncreas</b>	
Insulina	Células B
Glucagón	Células A
Somatostatina	Células D
Polipéptidos pancreáticos	Células PP
<b>Duodeno</b>	
Colecistoquinina (CCK)	Mucosa intestinal
Secretina	Mucosa intestinal
<b>Testículos</b>	
Testosterona	Células intersticiales
<b>Ovarios</b>	
Estradiol	Teca interna, células intersticiales, células granulosa (?)
Progesterona	Cuerpo lúteo, teca interna
Otros esteroides esterógenos foliculares en poca cantidad	
<b>Placenta</b>	
Gonadotropina coriónica	Trofoblastos
Estradiol	Trofoblastos
Estriol	Trofoblastos
Corticoides adrenales	Trofoblastos
Lactógeno placentario (PL)	Trofoblastos
Prolactina	Trofoblastos
Sustancias similares a la ACTH	Trofoblastos

1952, es la **triyodotironina** u hormona  $T_3$  (con tres átomos de yodo, Tabla 15.1). Aunque en un principio sólo se pudieron aislar en los mamíferos, en la actualidad, sabemos que todos los vertebrados son capaces de sintetizar tanto la hormona  $T_3$  como la  $T_4$ . En los ciclóstomos, estas hormonas se almacenan *intracelularmente*, mientras que en los mandibulados, en el tiroides se almacenan grandes cantidades de hormonas *extracelularmente*, en el interior de cientos de pequeñas esferas

irregulares, o **folículos**. Este fenómeno es exclusivo y no se da en las demás glándulas endocrinas de los vertebrados. Las paredes de estos folículos están formadas por una única capa de células epiteliales denominadas **células principales** (células foliculares) (Fig. 15.1a-c). Las células principales producen un **coloide** gelatinoso que actúa como matriz en la que se almacenan las hormonas en el interior de los folículos. Las células principales también movilizan las hormonas tiroideas





**FIGURA 15.1** Glándula tiroidea de los mamíferos. Está formada por una gran cantidad de folículos esféricos. Las células principales de la pared de cada folículo son las que producen las hormonas tiroideas y las secretan, cuando hace falta, a los capilares. (a) Vista ventral de la laringe de un perro, mostrando el tiroideo y las glándulas paratiroides. (b) Detalle de una sección histológica del tiroideo, en la que se representan los folículos y el coloides que hay en su interior. (c) Esquema de un folículo, en el que se representan la disposición de las células principales y las células parafoliculares (células C), que forman las paredes de los folículos. Obsérvese la gran cantidad de nervios y capilares que rodean la región basal de estos folículos.

Según Krstić.

cuando es necesario (Fig. 15.1b). En todos los vertebrados, el tiroideo deriva de un saliente de la parte inferior de la faringe. Este saliente inicialmente puede ser macizo o hueco, pero en cualquier caso pronto se separa de la faringe (Fig. 15.2a-d). En los teleosteos se fragmenta y queda como una serie de masas dispersas de folículos. En la mayoría de los demás vertebrados, el tiroideo es un órgano formado por uno o dos lóbulos, situado en la garganta y envuelto por una cápsula de tejido conjuntivo (Fig. 15.3a-1).

Se ha descrito una ruta de biosíntesis de hormonas tiroideas en los urocordados y en los cefalocordados. En el anfibio y en las lampreas, el endostilo tiene una función similar a la de la glándula tiroidea, ya que secreta productos ricos en yodo. Durante la metamorfosis de la larva ammocete, el endostilo se transforma en las células foliculares de la glándula tiroidea que secretan sus hormonas en el sistema circulatorio. El endostilo de los procordados, como la glándula tiroidea de los vertebrados, acumula yodo, lo que contribuye a considerar que el endostilo es el precursor filogenético del tiroideo, pero aún no está claro el papel que realizan estos compuestos iodados en el metabolismo de los procordados.

### Función

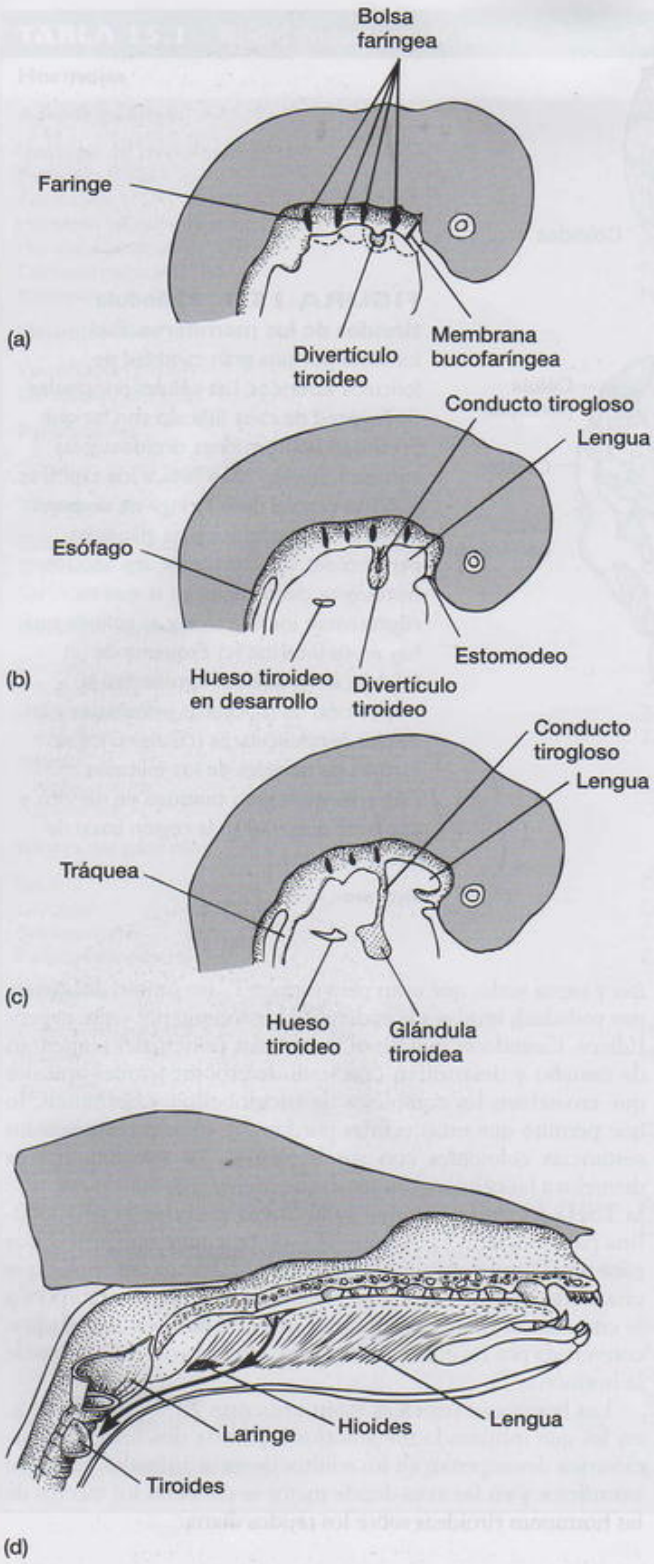
Cuando se va almacenando, la proteína tiroglobulina es secretada por las células principales bajo la influencia de una hormona hipofisaria, la **tirotropina** u **hormona estimulante del tiroideo** (TSH) y se almacenan en el coloides (Fig. 15.4a). Específicamente, la tirosina, un aminoácido, se incorpora a la prote-

ína y capta yodo, que usan para formar  $T_4$  (se juntan dos tirosinas yodadas), unidas a la cadena de la proteína por enlaces peptídicos. Cuando se movilizan, las células principales aumentan de tamaño y desarrollan una serie de prolongaciones apicales que envuelven los complejos de tiroglobulina y hormonas, lo que permite que estas células puedan fagocitar e hidrolizar las sustancias coloidales con sus lisosomas. La tiroglobulina es devuelta a las células principales (de nuevo bajo la influencia de la TSH) donde las enzimas hidrolíticas escinden la tiroglobulina para producir  $T_4$ . Algunas  $T_4$  son parcialmente desyodadas para dar  $T_3$  antes de ser liberadas de la glándula, de modo que una cierta cantidad de  $T_3$ , pero sobre todo de  $T_4$ , se incorpora a la circulación (Fig. 15.4b). Gran parte de la  $T_4$  es degradada o convertida por las enzimas del hígado en la forma más activa de la hormona,  $T_3$ .

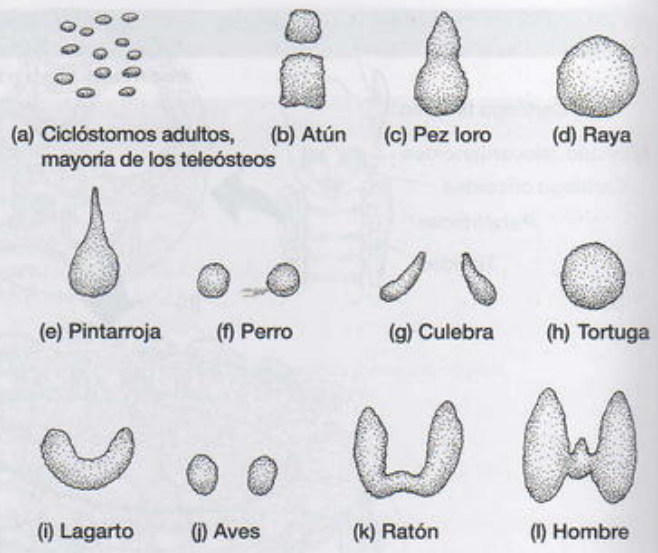
Las hormonas tiroideas están presentes en los ciclóstomos, en los que inhiben la metamorfosis, pero se desconoce la función que desempeñan en los adultos de estos animales. Es en los mamíferos y en las aves donde mejor se conocen los efectos de las hormonas tiroideas sobre los tejidos diana.

**Metabolismo** En los endotermos, las hormonas tiroideas hacen que aumente el consumo de oxígeno y la producción de calor por parte de los tejidos; estas hormonas pueden incrementar varias veces el ritmo del metabolismo basal. Hay pocas evidencias de que las hormonas tiroideas realicen lo mismo en los ectotermos que, por supuesto, carecen de metabolismo «basal» y no están «diseñados» para producir calor. El único efecto evidente del tiroideo sobre el metabolismo de los ecto-

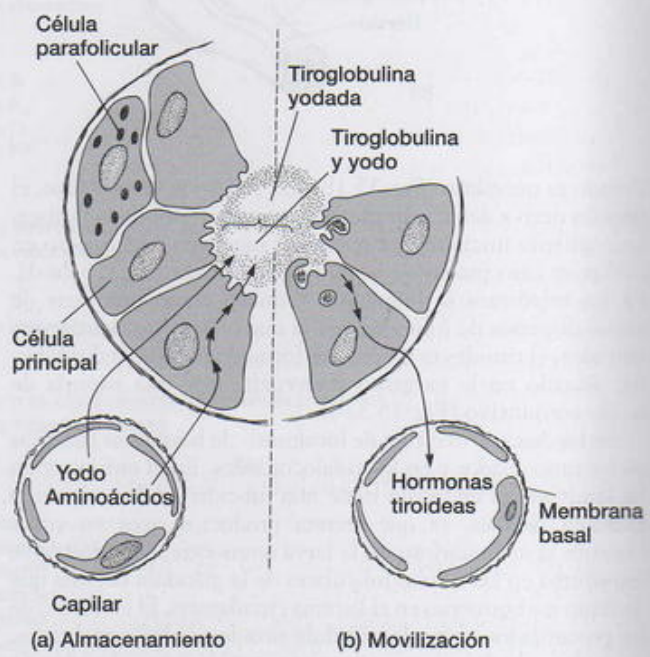




**FIGURA 15.2 Desarrollo embrionario del tiroides en los mamíferos.** (a) Sección sagital de la faringe de un embrión. (b,c) Estados sucesivos del desarrollo del divertículo tiroideo. (d) Localización del tiroides en un mamífero adulto; la flecha indica el desplazamiento que se produce durante el desarrollo embrionario.



**FIGURA 15.3 Tiroides de diferentes vertebrados.** (a-e) Peces. (f) Anfibios. (g-i) Reptiles. (j) Aves. (k, l) Mamíferos. Según Gorbman y Bern.



**FIGURA 15.4 Secreción y movilización tiroidea.** (a) La tirotrópina (TSH) estimula a las células principales que captan yodo y aminoácidos, los combinan con la tiroglobulina, y secretan el coloide resultante en la luz de los folículos. (b) Una vez que reciben el estímulo debido a la estimulación producida por la TSH del tiroides, que se produce en la hipófisis, las células principales movilizan las hormonas almacenadas en el coloide y las liberan hacia el interior de los capilares adyacentes. Aunque las paredes de estos capilares están fenestradas, la lámina basal es continua.



termos puede apreciarse en los reptiles, una vez que su temperatura corporal ha aumentado a partir del entorno. A temperatura baja (20 °C), los tejidos de los lagartos no responden a las hormonas tiroideas; no obstante, a temperaturas algo más elevadas (30 °C), los tejidos responden a estas hormonas aumentando el consumo de oxígeno.

**Crecimiento y metamorfosis** En las aves y en los mamíferos, el crecimiento normal depende del nivel de hormonas tiroideas. El **hipotiroidismo**, es decir la baja producción de estas hormonas, tiene como consecuencia el enanismo y el retraso mental de los niños, un síndrome que se conoce como **cretinismo**; en los adultos, el hipotiroidismo hace que las actividades mentales se hagan más lentas. El **hipertiroidismo** tiene como consecuencias la hiperactividad, el nerviosismo, los ojos saltones y una pérdida brusca de peso, una enfermedad que se conoce como **enfermedad de Graves**.

El crecimiento de los reptiles y los peces, probablemente también esté relacionado con las hormonas tiroideas. Por ejemplo, el tiroides aumenta de tamaño cuando los salmones jóvenes llegan al estado en que se desplazan desde los ríos hasta el mar. Los anfibios se diferencian del resto de los vertebrados en que sus hormonas tiroideas detienen el crecimiento pero estimulan la metamorfosis.

**Muda** Las hormonas tiroideas afectan a la caída y sustitución del pelo y las plumas cuando se produce la muda en los mamíferos o en las aves. La tiroxina estimula la muda de la piel, lo que sugiere que las hormonas tiroideas producen un efecto general sobre el tegumento de los vertebrados. Si hay deficiencia de hormonas tiroideas en las aves o en los mamíferos, el crecimiento del pelo o las plumas se ve afectado, la pigmentación se reduce y la piel tiende a adelgazarse. La piel de los peces, los anfibios y los reptiles, también se ve afectada de manera adversa por las deficiencias de hormonas tiroideas.

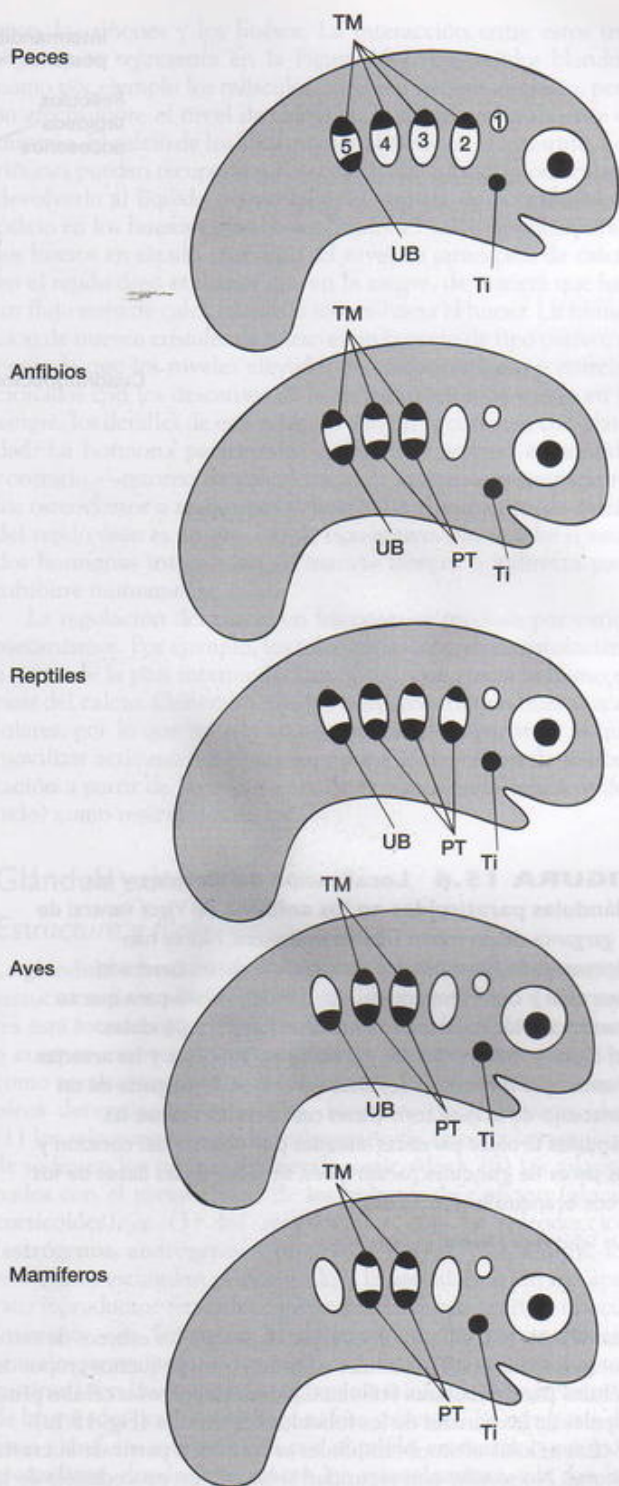
**Reproducción** En la mayoría de los vertebrados, los niveles altos de hormonas tiroideas están relacionados con la maduración de las gónadas y con la ovogénesis y la espermatogénesis. De nuevo, los anfibios parecen ser una excepción ya que aparentemente sus hormonas tiroideas impiden los procesos fisiológicos relacionados con la reproducción. La extirpación del tiroides de los anfibios se ve seguida por un desarrollo acelerado de las gónadas.

### Cuerpos ultimobranquiales y glándulas paratiroides

Los cuerpos ultimobranquiales y las glándulas paratiroides liberan hormonas con efectos opuestos o antagónicos; los primeros secretan **calcitonina** (tirocalcitonina), que hace que bajen los niveles de calcio en la sangre; sin embargo las glándulas paratiroides secretan **hormona paratiroidea**, que hace que aumenten estos niveles. Debido a que sus papeles se centran en el metabolismo del calcio, ambas glándulas se estudian aquí juntas.

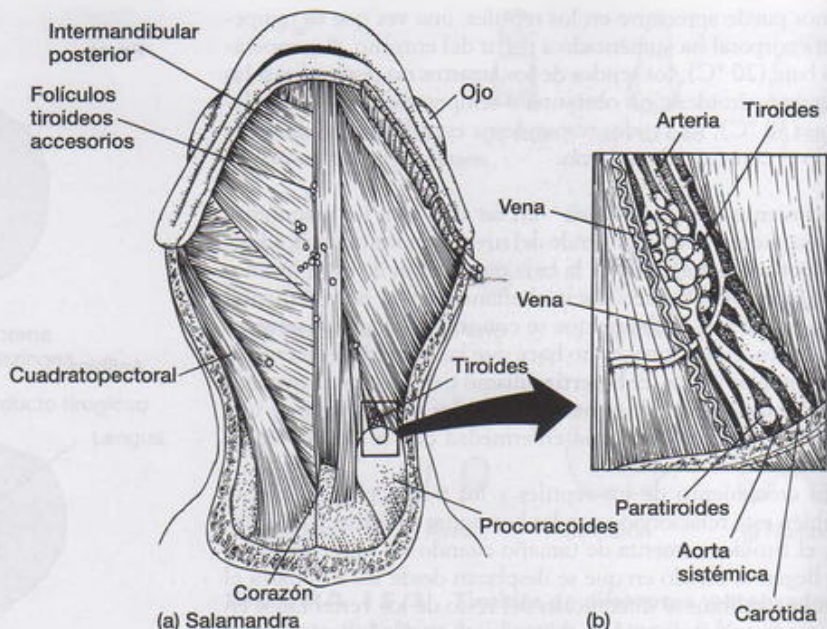
#### Cuerpos ultimobranquiales

Los **cuerpos ultimobranquiales** (Fig. 15.5) se desarrollan a partir de esbozos embrionarios que derivan del quinto par de bolsas faríngeas. Estos cuerpos están separados, y, generalmente, se disponen como masas celulares localizadas en la región de la garganta de los peces, los anfibios, los reptiles y las aves. Parece que los ciclóstomos carecen de cuerpos ultimobranquiales. En los



**FIGURA 15.5** Origen embrionario a partir de las bolsas branquiales del tiroides (Ti), las glándulas paratiroides (PT), el timo (TM) y los cuerpos ultimobranquiales (UB) en los vertebrados. En los reptiles el timo se desarrolla a partir de las bolsas 2 y 3 en los lagartos, de las bolsas 3 y 4 en las tortugas, y de las bolsas 4 y 5 en los ofidios. En los mamíferos los cuerpos ultimobranquiales se sitúan en el interior del tiroides y quedan como células parafoliculares (células C). Los números indican el orden de las bolsas faríngeas, de las cuales la primera, generalmente, se reduce durante el desarrollo embrionario.





**FIGURA 15.6** Localización del tiroides y las glándulas paratiroides en los anfibios. (a) Vista ventral de la garganta de un tritón *Triturus viridescens*. No se han representado los músculos intermandibulares, cuadrado interosial y cuadratopectoral del lado izquierdo, para que se puedan ver los músculos más profundos y las glándulas. (b) Detalle del tiroides, las glándulas paratiroides y las arterias y venas que las rodean. (c) Vista ventral de la garganta de un renacuajo de la rana toro (*Rana catesbeiana*). Véanse las glándulas tiroides pareadas situadas por delante del corazón y los pares de glándulas paratiroides, situadas en las bases de los arcos branquiales (aórticos).

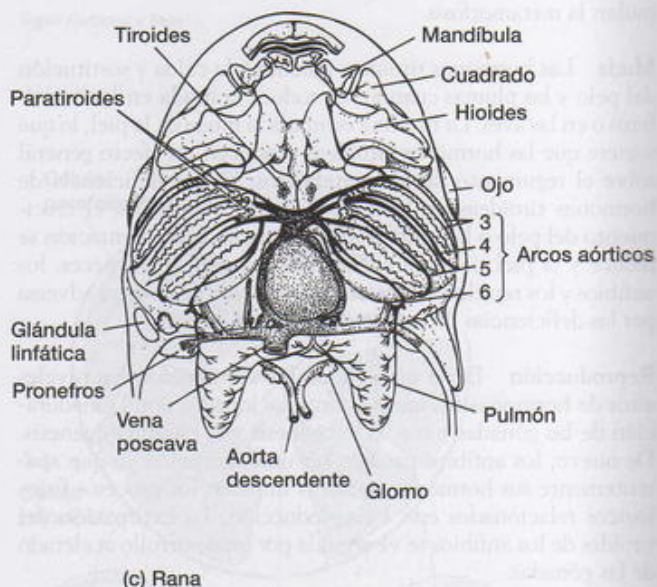
(a,b) Según Stone y Steinitz; (c) según Witschl.

mamíferos, su localización es especial, ya que los esbozos de estos cuerpos se fusionan al tiroides y forman unos pequeños grupos de células **parafoliculares** (células C) situadas entre las células principales de las paredes de los folículos del tiroides (Fig. 15.1c).

Las células ultimobranquiales se forman a partir de la cresta neural. No se sabe con seguridad si las células procedentes de la cresta neural entran en el esbozo de la faringe antes de producirse su diferenciación, o si lo hacen más tarde durante dicha diferenciación.

### Glándulas paratiroides

Estas glándulas se desarrollan a partir de los bordes ventrales de las bolsas faríngeas del embrión, que son diferentes según las especies (Fig. 15.5). La palabra *paratiroides* hace referencia a la gran relación de estas glándulas con el tiroides en los mamíferos, ya que están incluidas en el interior de esta glándula (p.ej.,

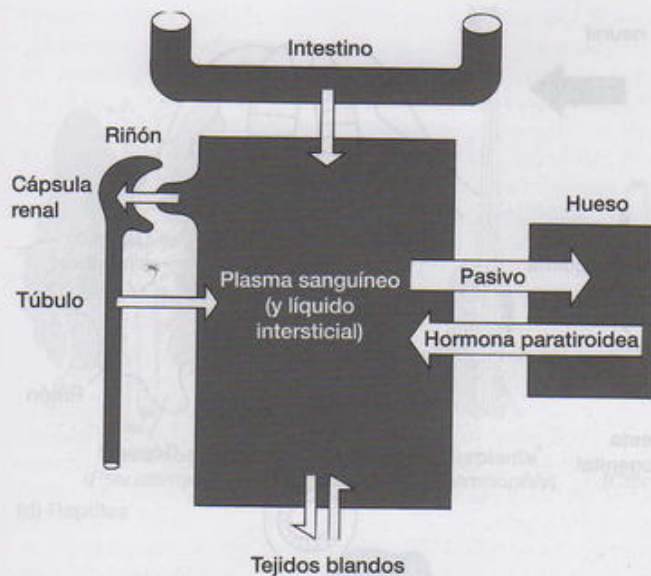


(c) Rana

en los ratones y en el hombre) o cerca de ella (p.ej., en las cabras y en los conejos). Algunos animales presentan un par de glándulas paratiroides y otros poseen dos pares. No obstante, en los anfibios, los reptiles y en las aves las glándulas paratiroides pueden estar situadas sobre el tiroides o dispersas a lo largo de las venas principales del cuello (Fig. 15.6a-c). Los peces carecen de glándulas paratiroides, lo mismo que algunas salamandras neoténicas obligadas (p.ej., *Necturus*), por lo que se ha sugerido que el papel del paratiroides, en estos animales, lo realizarían ciertas células de las branquias.

En el interior de las glándulas paratiroides, las células se disponen formando un cordón y una pequeña masa celular. Las **células principales**, que son el tipo celular más abundante en estas glándulas, probablemente son las que producen la hormona paratiroides. En la especie humana y en otros pocos mamíferos también hay unas **células oxifilas** de función desconocida.





**FIGURA 15.7 Homeostasis del calcio.** Las flechas indican las rutas principales por las que el calcio es eliminado o añadido al plasma sanguíneo y al líquido extracelular. El calcio de la sangre se absorbe en el intestino. En los riñones el calcio pasa al ultrafiltrado que se forma en las cápsulas renales, pero todos los iones de calcio son recuperados y devueltos a la sangre. El calcio sale pasivamente de la sangre, que está sobresaturada, y cristaliza para formar hueso. La reabsorción del hueso es activa y depende de la estimulación debida a la hormona paratiroidea y tiene como consecuencia el retorno a la sangre de una cierta cantidad de calcio.

### Forma y función

En la mayoría de los vertebrados, es importante la accesibilidad inmediata al calcio. Cuando las aves producen la cáscara de sus huevos o cuando a los cérvidos les crece una cuerna nueva, deben movilizarse rápidamente grandes cantidades de calcio desde un lugar a otro. El mantenimiento de la resistencia normal de los huesos depende del nivel de calcio, pues en sangre descendiendo demasiado, los músculos esqueléticos pueden sufrir espasmos incontrolados. Si el nivel de calcio en la sangre es muy elevado, las células osteogénicas no pueden depositarlo en la matriz ósea para mantener la densidad y la resistencia de los huesos.

La hormona paratiroidea producida por el paratiroides actúa aumentando el nivel de calcio en sangre, incrementando la retención de éste a nivel de los riñones, estimulando la absorción de este elemento a través de las paredes del tubo digestivo y afectando al depósito del mismo en los huesos. Los procesos de formación y destrucción del tejido óseo se producen de manera simultánea y constante, aunque normalmente hay un equilibrio dinámico entre ellos. La hormona paratiroidea hace que este equilibrio se pierda y se produzca más destrucción que formación. Como consecuencia la matriz ósea se debilita al movilizarse calcio desde ella hacia la sangre, con lo que el nivel de este elemento en sangre aumenta. La calcitonina que producen las células parafoliculares tiene un efecto contrario. Hace que el equilibrio se desplace en sentido opuesto, y se produzca más formación de tejido óseo que destrucción del mismo. La calcitonina estimula la extracción del calcio de la sangre y su depósito en la matriz ósea, con lo que disminuye el nivel de calcio en la sangre.

Ciertos detalles del mecanismo de control de los niveles de calcio en los tetrápodos aún están en discusión, pero, generalmente, se acepta que son tres los órganos implicados: el intes-

tino, los riñones y los huesos. La interacción entre estos tres órganos se representa en la Figura 15.7. Los tejidos blandos, como por ejemplo los músculos, también necesitan calcio, pero su efecto sobre el nivel de calcio en la sangre generalmente es mínimo. El calcio de los alimentos se absorbe en el intestino. Los riñones pueden recuperar todo el calcio del filtrado glomerular y devolverlo al líquido extracelular. El control de la cantidad de calcio en los huesos es más complicado. El calcio se incorpora a los huesos en estado cristalino. El nivel de saturación de calcio en el tejido óseo es menor que en la sangre, de manera que hay un flujo neto de calcio desde la sangre hacia el hueso. La formación de nuevos cristales de hueso es un proceso de tipo pasivo. A pesar de que los niveles elevados de calcitonina estén correlacionados con los descensos de la concentración de calcio en la sangre, los detalles de esta relación aún no se conocen con claridad. La hormona paratiroidea estimula el proceso en sentido contrario —retorno de calcio hacia la sangre— estimulando a los osteoclastos a reabsorber el hueso. La eliminación de calcio del tejido óseo es un proceso de tipo activo. No se sabe si estas dos hormonas interactúan de manera directa o indirecta para inhibirse mutuamente.

La regulación del calcio en los peces se produce por varios mecanismos. Por ejemplo, los teleosteos secretan somatolactina a partir de la pars intermedia (hipófisis), que afecta la homeostasis del calcio. Generalmente los teleosteos tienen huesos acelulares, por lo que no son una buena fuente a partir de la que movilizar activamente el calcio, y por ello dependen de su liberación a partir de las escamas (y de los sacos endolinfáticos del oído) como reservorios de calcio.

## Glándula adrenal

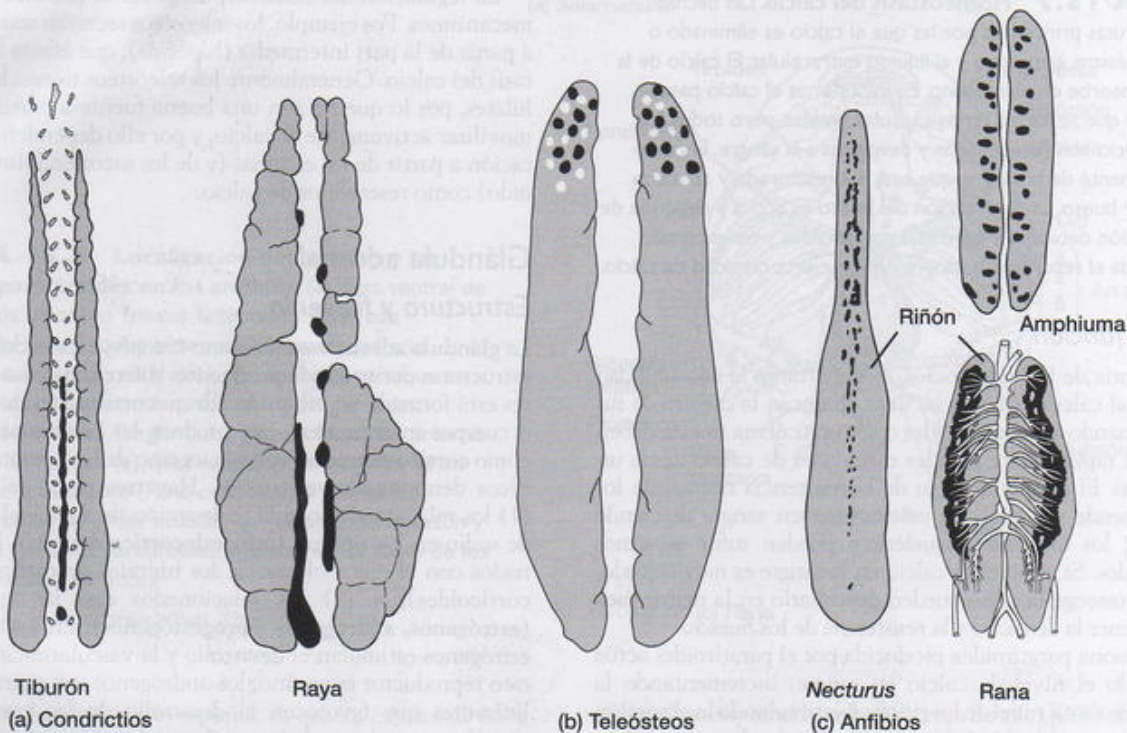
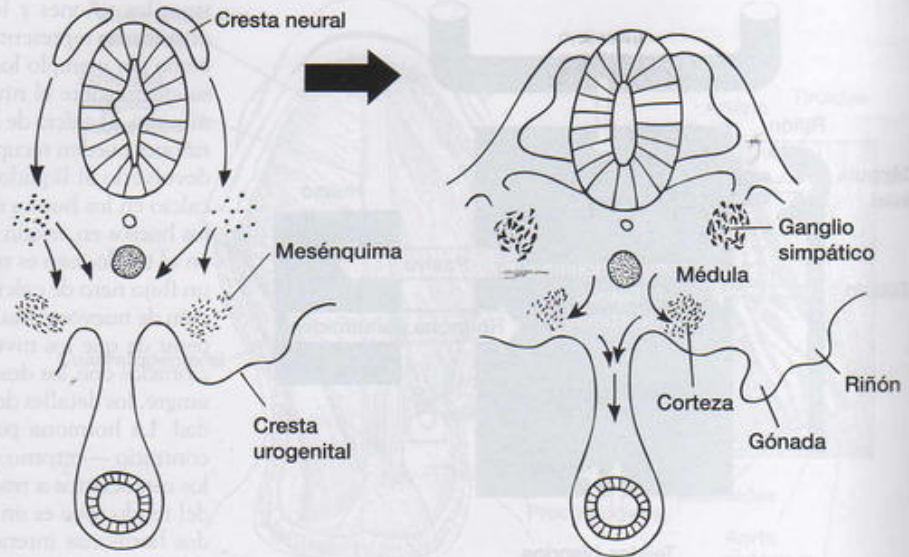
### Estructura y filogenia

La **glándula adrenal** es un órgano complejo formado a partir de estructuras derivadas de dos fuentes diferentes. Una de las partes está formada por el **tejido adrenocortical** (tejido interrenal o cuerpos interrenales), que produce las hormonas conocidas como **corticosteroides**, que son un tipo de los compuestos orgánicos denominados esteroides. Hay tres tipos de esteroides: (1) los relacionados con la reabsorción de agua y el transporte de sodio en los riñones (**mineralocorticoides**), (2) los relacionados con el metabolismo de los hidratos de carbono (**glucocorticoides**), y (3) los relacionados con la reproducción (**estrógenos**, **andrógenos** y **progestógenos**). En los adultos, los estrógenos estimulan el desarrollo y la vascularización del aparato reproductor femenino; los andrógenos son agentes masculinizantes que favorecen el desarrollo de las características sexuales secundarias de los machos; y los progestógenos (o progestinas) son los encargados del mantenimiento del embarazo y de las paredes uterinas durante su fase secretora. La otra parte de estas glándulas está formada por el **tejido cromafín** o **cuerpos cromafines**, donde se producen las **catecolaminas**, que son las **hormonas cromafines**, como la **epinefrina** (adrenalina) y la **norepinefrina**. El origen embrionario de estos tejidos, igual que su origen filogenético, es diferente (Fig. 15.8). El tejido adrenocortical deriva del mesodermo espláncico de la región próxima a la cresta urogenital, mientras que el tejido cromafín deriva de ciertas células de la cresta neural.

En los adultos de los ciclóstomos y los teleosteos, el tejido adrenocortical se mantiene separado de los cuerpos cromafines. En los ciclóstomos, el tejido adrenocortical se encuentra disperso a lo largo de las venas cardinales posteriores, en las proximidades del pronefros. Las células cromafines forman grupos cercanos, pero que no están en contacto con el tejido



**FIGURA 15.8** Desarrollo de las glándulas adrenales en el embrión de los mamíferos (secciones transversales). La corteza adrenal se forma a partir del mesénquima próximo a las crestas genitales. Una serie de células procedentes de la cresta neural terminan por quedar rodeadas por la corteza y forman la médula adrenal.



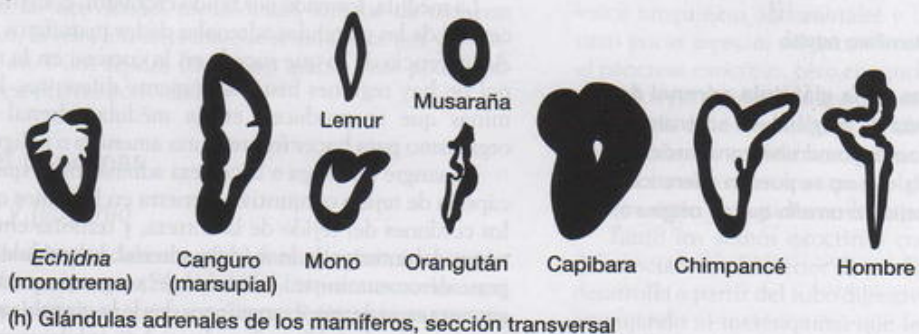
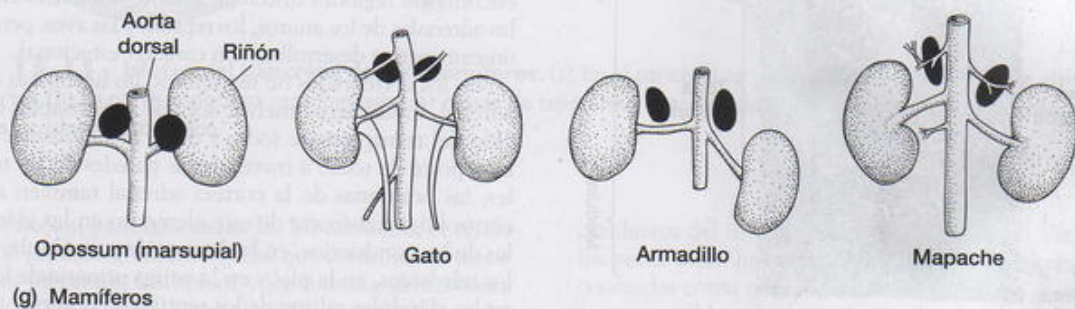
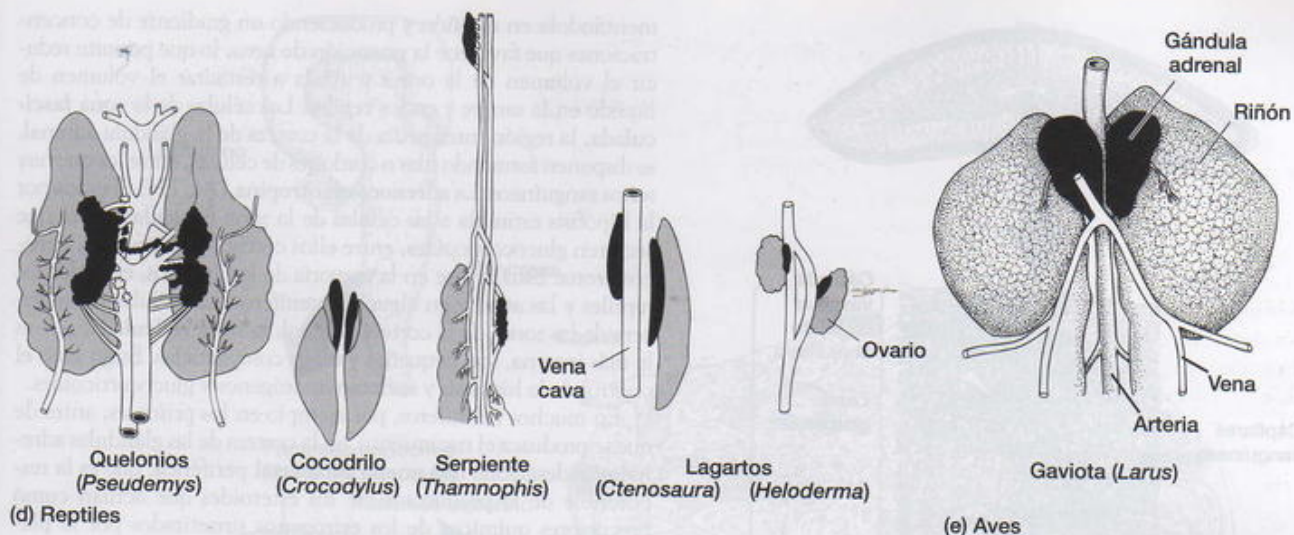
**FIGURA 15.9** Tejidos adrenales de los vertebrados. (a) Condriictios. (b) Teleosteos. (c) Anfibios. Las glándulas adrenales están situadas sobre la superficie ventral de los riñones. (d) Reptiles. (e) Glándulas adrenales en las aves. (f) Sección transversal de las glándulas adrenales de varias aves. (g) Posición de las glándulas adrenales (en negro) en varios mamíferos. (h) Sección transversal de las glándulas adrenales de varios mamíferos. La corteza de las glándulas adrenales está formada por tejido adrenocortical (en negro), mientras que la médula está constituida por las células cromafines (en blanco); también se han representado los riñones (en gris). Las células del tejido cromafín no se han representado en todas las figuras, dado que en algunos casos pueden disponerse de manera dispersa.

Según Bentley

adrenocortical, que en los teleosteos se encuentra en el interior del pronefros, formando grupos dispersos de células o bandas de tejido alrededor de las venas cardinales posteriores. Las glándulas adrenales de los teleosteos presentan una variación considerable en cuanto a la anatomía del tejido cromafín. Generalmente relacionadas con la región anterior de los riñones, las células cromafines pueden estar entremezcladas con el

tejido adrenocortical y también pueden formar grupos totalmente independientes, o disponerse de ambas formas. En los elasmobranquios, el tejido adrenocortical aparece en forma de glándulas bien diferenciadas, situadas a lo largo de los bordes de los riñones, pero el tejido cromafín sigue siendo independiente y se dispone como grupos de células situados entre los riñones y por delante de éstos (Fig. 15.9a,b). En los anfibios,



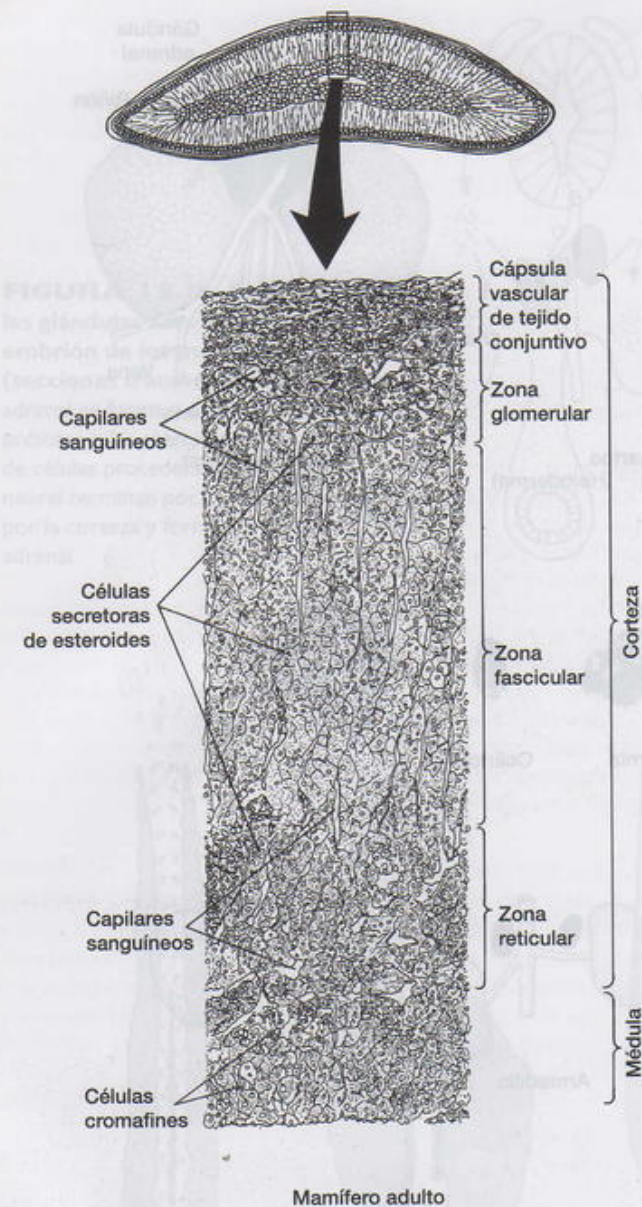


**FIGURA 15.9** Continuación

el tejido adrenocortical y el tejido cromafín se mezclan o se encuentran juntos, formando unas bandas de tejido adrenal situadas sobre los riñones o cerca de éstos (Fig. 15.9c). Ambos tejidos también se mezclan en los reptiles y en las aves, y las glándulas adrenales de los amniotas suelen presentarse sobre o junto a los riñones (Fig. 15.9d-f). En los reptiles, filogenéticamente por primera vez, el tejido adrenocortical recibe su propio

suministro sanguíneo arterial y venoso, y no depende del riñón ni del sistema porta renal para la distribución de sus productos de secreción. En los mamíferos, los tejidos adrenocortical y cromafín se disponen formando una corteza (de tejido adrenocortical) y una médula (de tejido cromafín), formándose así unas glándulas adrenales (**suprarrenales**) compuestas (Fig. 15.9g,h).





**FIGURA 15.10 Zonas de la glándula adrenal de un mamífero adulto.** En la corteza de las glándulas adrenales se pueden diferenciar tres zonas: zona glomerular, zona fasciculada y zona reticulada. La médula, en la que no se pueden diferenciar regiones, está formada por el tejido cromafín que se origina a partir de la cresta neural.

### Función

En los mamíferos la corteza de las glándulas adrenales es la encargada de producir los corticosteroides. Mediante estudios de tipo histológico se ha puesto de manifiesto que en la corteza de las glándulas adrenales de los adultos hay tres zonas diferentes (Fig. 15.10). Las células de la **zona glomerular**, la más externa, son pequeñas y están muy compactadas. El riñón libera la hormona denominada **renina**, lo que hace que se produzcan una serie de fenómenos que finalmente estimulan a las células de esta zona glomerular para que liberen mineralocorticoides (aldosterona). Los mineralocorticoides afectan a la reabsorción de sodio, incre-

mentándola en el riñón y produciendo un gradiente de concentraciones que favorece la retención de agua, lo que permite reducir el volumen de la orina y ayuda a restaurar el volumen de líquido en la sangre y en los tejidos. Las células de la **zona fasciculada**, la región intermedia de la corteza de la glándula adrenal, se disponen formando filas o cordones de células, entre los que hay senos sanguíneos. La **adrenocorticotropina (ACTH)** liberada por la hipófisis estimula a las células de la zona fasciculada para que secreten glucocorticoides, entre ellos cortisol y, sobre todo, corticosterona. Esto ocurre en la mayoría de los anfibios, en todos los reptiles y las aves, y en algunos mamíferos. Las células de la tercera de las zonas de la corteza adrenal, la **zona reticulada**, que es la más interna, son pequeñas y están compactadas. Están bajo el control de la hipófisis y secretan andrógenos y glucocorticoides.

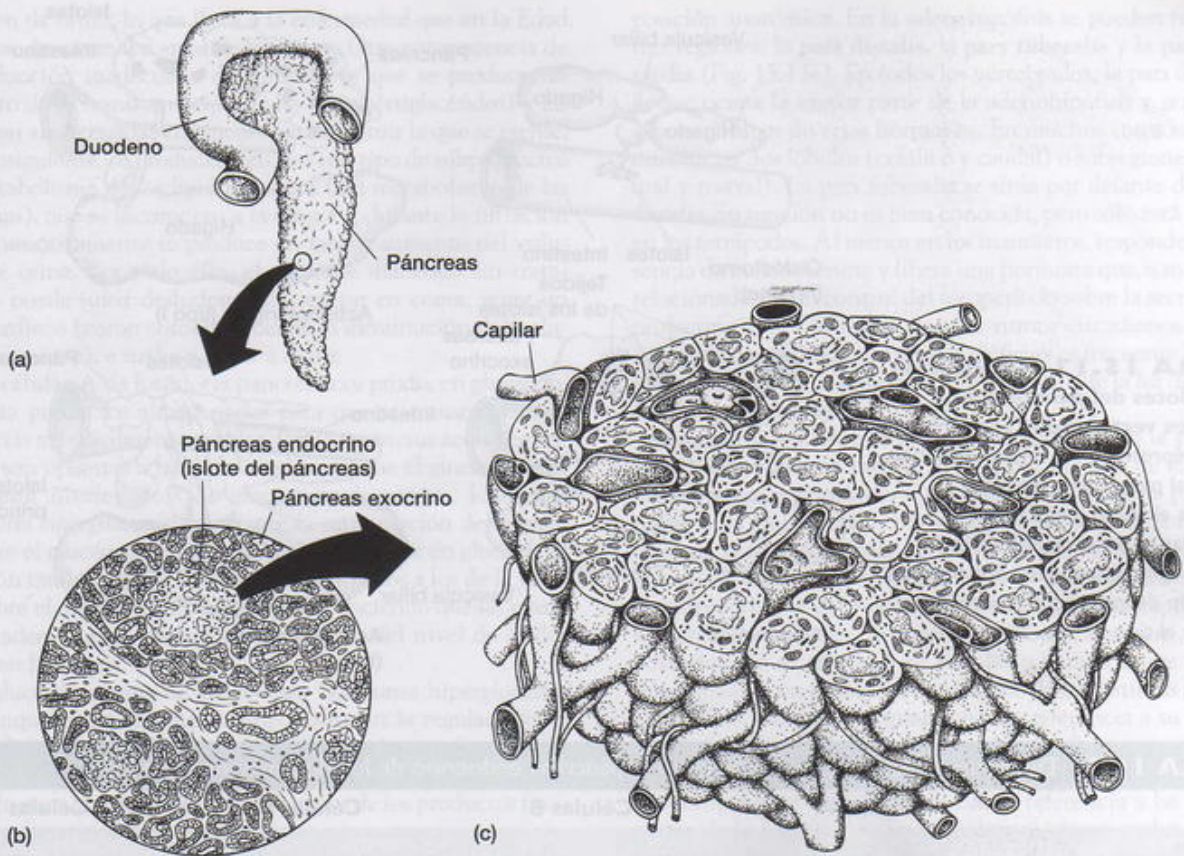
En muchos mamíferos, por ejemplo en los primates, antes de que se produzca el nacimiento, en la corteza de las glándulas adrenales se desarrolla una gruesa **zona fetal** periférica, que es la responsable de la producción de los esteroides que actúan como precursores químicos de los estrógenos sintetizados por la placenta. Si la zona fetal deja de funcionar, se interrumpe la gestación y se produce un parto prematuro. Normalmente, la zona fetal de la corteza de las glándulas adrenales deja de funcionar en el momento del nacimiento y a continuación se adelgaza hasta desaparecer. Se han aislado más de treinta corticosteroides diferentes de la corteza adrenal de los mamíferos, pero muchos de ellos no se secretan. Estos últimos parece que no son más que productos intermedios de la síntesis de las hormonas que sí terminan liberándose en la sangre. En los vertebrados no mamíferos, la división en zonas del tejido interrenal es menos clara. Se han encontrado regiones histológicamente diferentes en las glándulas adrenales de los anuros, los reptiles y las aves, pero parece que únicamente se desarrollan con carácter estacional.

En los vertebrados no mamíferos, las hormonas de la corteza adrenal, fundamentalmente, son las responsables de la regulación del transporte de sodio y de su metabolismo. Además del transporte de sodio a través de las paredes de los túbulos renales, las hormonas de la corteza adrenal también actúan en el control del transporte de este elemento en las glándulas rectales de los condriktios, en las branquias y en el tubo digestivo de los teleosteos, en la piel y en la vejiga urinaria de los anfibios, y en las glándulas salinas de los reptiles y las aves.

La médula, formada por tejido cromafín, constituye el núcleo central de las glándulas adrenales de los mamíferos (Fig. 15.10). A diferencia de lo que sucede en la corteza, en la médula adrenal no hay regiones histológicamente diferentes. Las catecolaminas que se producen en la médula adrenal preparan al organismo para hacer frente a una amenaza o peligro repentino.

La sangre que llega a la corteza adrenal tiene que atravesar la cápsula de tejido conjuntivo, penetra en los senos que hay entre los cordones del tejido de la corteza, y termina entrando en las venas del interior de la médula adrenal. La médula también dispone de un suministro adicional de sangre ya que hasta ella llegan una serie de vasos sanguíneos desde la cápsula, que atraviesan la corteza sin bañarla, y dan una red de capilares que rodean los cordones y grupos de células del tejido cromafín de la médula. Por lo tanto, la médula adrenal de los mamíferos recibe un riego sanguíneo doble: uno que procede directamente de la cápsula y otro que viene de los senos de la corteza. Este segundo riego sanguíneo que se produce por los senos de la corteza, hace que hasta la médula lleguen células sanguíneas que antes han pasado por la corteza; por lo tanto, las hormonas liberadas por la corteza adrenal en los senos sanguíneos son transportadas hasta la médula y actúan sobre ella antes de salir de la glándula adrenal. Las ventajas de este «apoyo químico» de la función de las células del tejido





**FIGURA 15.11 Islotes del páncreas de los mamíferos.** (a) En el páncreas se pueden diferenciar una parte glandular exocrina y otra endocrina. (b) La parte endocrina está formada por masas de tejido muy vascularizadas denominadas islotes del páncreas. (c) Detalle de un islote pancreático.

Según Krstić.

cromafín aún no son bien conocidas. En los amniotas, el tejido adrenocortical produce glucocorticoides que controlan el metabolismo de las proteínas, los lípidos y los hidratos de carbono. Tanto el tejido adrenocortical como el tejido cromafín están relacionados con las actividades metabólicas, aunque de maneras diferentes. Así, la relación estrecha que se establece por vía sanguínea entre estos dos tejidos les sirve a ambos para poder sincronizar sus respectivas actividades.

## Islotes del páncreas

### Estructura y filogenia

El páncreas es una glándula compleja formada por una porción exocrina y otra endocrina (Fig. 15.11a). La parte **exocrina** está formada por **acinos** que secretan enzimas digestivas a unos conductos. La parte **endocrina**, es decir los, **islotes pancreáticos** (también denominados islotes de Langerhans), está formada por masas de células endocrinas embutidas en la parte exocrina del páncreas (Fig. 15.11b,c). En los ciclóstomos y en la mayoría de los teleósteos, las partes endocrina y exocrina del páncreas se encuentran una junto a la otra, aunque en realidad sean dos tejidos glandulares diferentes (Fig. 15.12). En los mixines, los islotes pancreáticos se encuentran en la base del conducto biliar común y en las lampreas se encuentran embebidos en la mucosa intestinal o incluso en el interior del hígado. En los condrictios y en el celacanto (*Latimeria*), los islotes se sitúan alrededor de los

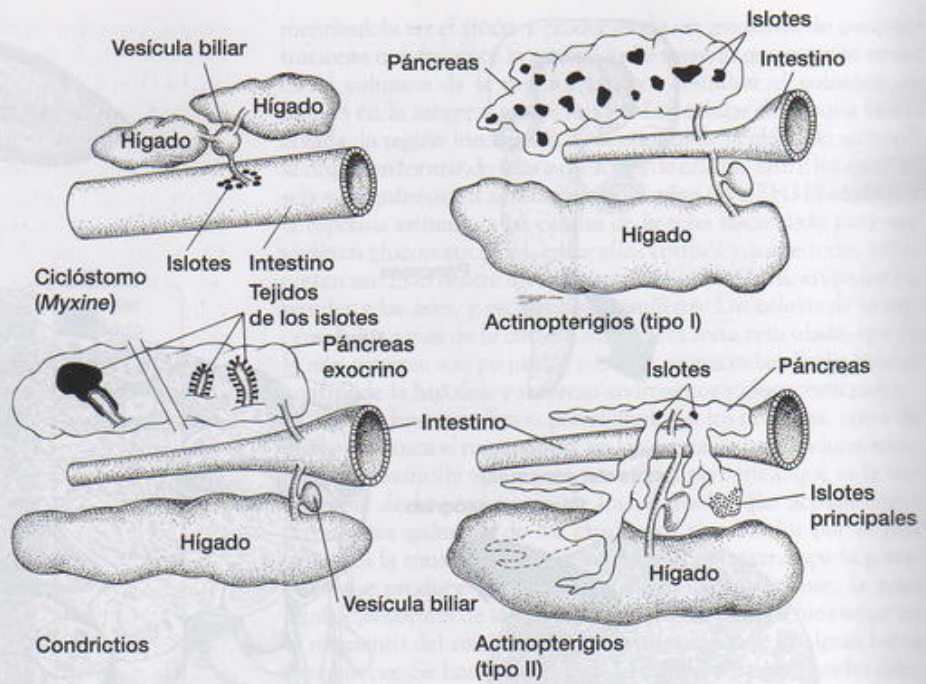
conductos del interior del páncreas exocrino. En la mayoría de los peces óseos hay unas masas aisladas de islotes pancreáticos, conocidas como **cuerpos de Brockman**, que se encuentran dispersos por el hígado, la vesícula biliar, los conductos biliares, los vasos sanguíneos abdominales y la superficie del intestino. En unas pocas especies de peces óseos, los islotes se concentran en el páncreas exocrino, pero en muchos teleósteos los islotes están reunidos para formar una sola masa llamada **islote principal**. En la mayoría de los tetrápodos, los islotes endocrinos se encuentran distribuidos de manera homogénea formando pequeños racimos. En muchas aves y en los sapos del género *Bufo* forman unos lóbulos que están embutidos en la parte exocrina del páncreas.

Tanto los acinos exocrinos como los islotes endocrinos se diferencian en el interior de un **divertículo pancreático** que se desarrolla a partir del tubo digestivo del embrión y va creciendo empujando al mesénquima que lo rodea. Cuando se han trasplantado células marcadas de la cresta neural de una codorniz a embriones tempranos de pollo, se ha podido ver que estas células trasplantadas daban origen a ganglios parasimpáticos en el interior del páncreas de los pollos, pero aparentemente estas células trasplantadas *no* contribuyen a la formación de los islotes del páncreas.

### Función

Usando colorantes especiales en la mayoría de los vertebrados, se pueden diferenciar hasta cuatro tipos celulares en los islotes





**FIGURA 15.12** Distribución de los islotes del páncreas en diferentes vertebrados. Las zonas oscuras representan el tejido endocrino (islotes del páncreas) y las zonas punteadas el tejido endocrino que produce las enzimas digestivas. En los actinoptergios se conocen dos tipos de disposición de los tejidos pancreáticos, el tipo I y el tipo II.

Segun Epple.

**TABLA 15.2** Distribución de los tipos celulares en el páncreas endocrino de los distintos vertebrados

Clase	Células A	Células B	Células D	Células PP
<b>Agnatos</b>				
Mixines	-	++++	+	?
<b>Condriktios</b>				
Elasmobranquios	+++	++++	+	+
<b>Osteíctios</b>				
Teleósteos	+++	++++	+	+
<b>Anfibios</b>				
Anuros y urodelos	+++	++++	+	+
<b>Reptiles</b>				
Lepidosaurios	++++	+	+	+
Cocodrilos	+++	+++	+	?
<b>Aves</b>	+++++	+++	+	+
<b>Mamíferos</b>	++	+++++	+	+

Nota: El número de signos más (+) representa la abundancia relativa de cada tipo de célula en un grupo, y no debe considerarse como un valor preciso. El signo menos (-) indica ausencia

pancreáticos (Tabla 15.2). Las células B de los islotes producen **insulina**, que controla, en colaboración con otras hormonas, el metabolismo general de los hidratos de carbonos, el de las grasas y el de las proteínas. Es especialmente importante cuando estos productos finales de la digestión son abundantes, ya que estimula, a menudo de manera indirecta, su transformación en compuestos que pueden ser almacenados. Una de las acciones de la insulina es inhibir la descomposición de las grasas, estimulando su síntesis y, como consecuencia, haciendo que disminuya el nivel de ácidos grasos en la sangre. La insulina aumenta el metabolismo intracelular de la glucosa e inhibe la degradación del glucógeno en el hígado, pero su función más importante es envolver las membranas celulares y estimular la entrada de la

glucosa en las células, principalmente en las células musculares esqueléticas y cardíacas. Así, la concentración de glucosa en la sangre va disminuyendo, lo que se conoce como **hipoglucemia**, a medida que aumenta el nivel de glucosa en el interior de las células. Si la producción de glucosa es demasiado pequeña, ésta no puede penetrar en las células, su concentración en la sangre aumenta y es excretada con la orina, lo que se conoce como **diabetes mellitus**, que significa enfermedad de la «orina dulce». Antiguamente los médicos probaban la orina del paciente para diagnosticar esta enfermedad. Debido a que los niveles de glucosa en la sangre son altos, la recuperación de la glucosa por el riñón se modifica, el equilibrio osmótico se perturba y el riñón puede recuperar menos agua; por lo tanto, se produce un gran



volumen de orina, lo que lleva a la enfermedad que en la Edad Media se denominaba «mal de la orina». Otra consecuencia de la producción inadecuada de insulina es que se produce un aumento de la transformación de las grasas (triglicéridos) y las proteínas almacenadas en glucosa para sustituir la que se pierde. Por consiguiente, se producen cetonas (un tipo de subproductos del metabolismo de los lípidos) y urea (del metabolismo de las proteínas), que se incorporan a la sangre y, durante la filtración renal, osmóticamente se produce un mayor aumento del volumen de orina. Por todo ello, el paciente diabético sin tratamiento puede sufrir deshidratación, entrar en coma, tener un fallo cardíaco (como consecuencia de la disminución del volumen sanguíneo), e incluso llegar a morir.

Las **células A** de los islotes pancreáticos producen glucagón. Moviliza productos almacenados para que se transformen en sustancias más fácilmente usables. Por lo tanto, sus acciones primarias son opuestas a las de la insulina ya que el glucagón produce unos niveles altos de glucosa en la sangre, lo que se denomina *hiperglucemia*, mediante la estimulación del hígado para que el glucógeno almacenado se transforme en glucosa. El glucagón también tiene unos efectos contrarios a los de la insulina sobre el metabolismo de los lípidos, haciendo que las grasas se degraden, con el consiguiente aumento del nivel de ácidos grasos en la sangre.

El glucagón es una de las diversas hormonas hiperglucémicas, aunque es especialmente importante en la regulación del metabolismo en los herbívoros y los carnívoros durante los periodos de ayuno. En las aves y lagartos, es más importante que la insulina en la regulación de los destinos de los productos finales de la digestión.

La **somatostatina** es producida por las **células D** de los islotes. Inhibe la secreción de insulina y de glucagón, pero el significado fisiológico de esta acción aún no se conoce. Los **polipéptidos pancreáticos (PP)** son producidos por las **células PP** de los islotes y generalmente se liberan en la sangre después de una comida rica en proteínas o en grasas. Aparentemente, esta hormona colabora en el control de las actividades gastrointestinales estimulando la producción de jugos gástricos, en especial de ácido clorhídrico en el estómago.

## Hipófisis.

### Estructura

La **hipófisis** o **glándula pituitaria** está presente en todos los vertebrados. El nombre de *hipófisis* es un término reciente que hace referencia a su posición debajo del encéfalo (*hypo*, bajo + *physis*, crecimiento). El término *pituitaria* tiene varios siglos de años y hace referencia, aunque equivocadamente, a que esta glándula produce una mucosidad denominada *pituita* (flema). Aunque el tamaño de esta glándula es pequeño, sus efectos sobre la mayoría de las actividades del cuerpo son continuos. La hipófisis tiene un origen embrionario doble. Una parte deriva del **infundíbulo**, un saliente ventral del **diencéfalo**. La otra parte es la bolsa de Rathke, un divertículo del estomodeo que crece dorsalmente y termina uniéndose al infundíbulo (Fig. 15.13a,b). El infundíbulo mantiene la conexión con el encéfalo y a partir de él se desarrolla la **neurohipófisis**. La bolsa de Rathke (placa adenohipofisaria) termina perdiendo su conexión con el estomodeo y se convierte en **adenohipófisis** (Fig. 15.13b-d).

A su vez, tanto en la adenohipófisis como en la neurohipófisis se pueden diferenciar distintas regiones por la disposición de los tejidos (en cordones o en racimos), por la manera en que se tiñen los tejidos (acidófilos, basófilos o cromófilos) y por la

posición anatómica. En la adenohipófisis se pueden reconocer tres regiones: la **pars distalis**, la **pars tuberalis** y la **pars intermedia** (Fig. 15.13e). En todos los vertebrados, la pars distalis es la que ocupa la mayor parte de la adenohipófisis y, a partir de ella, se forman diversas hormonas. En muchos casos se pueden diferenciar dos lóbulos (cefálico y caudal) o subregiones (proximal y rostral). La pars tuberalis se sitúa por delante de la pars distalis. Su función no es bien conocida, pero sólo está presente en los tetrápodos. Al menos en los mamíferos, responde a la presencia de melatonina y libera una hormona que, a su vez, está relacionada con el control del fotoperíodo sobre la secreción de prolactina y, por lo tanto, con los ritmos circadianos. La pars intermedia está unida a la neurohipófisis y es frecuente que conserve una hendidura, que representa un resto de la luz de la bolsa de Rathke embrionaria.

La neurohipófisis está formada por dos partes: la **pars nervosa** y la **eminencia media**, situada por delante de ella. Cada una de estas regiones tiene un suministro vascular propio. A partir de la eminencia media se origina un sistema porta al servicio de la adenohipófisis. La pars nervosa recibe un riego sanguíneo abundante, que procede de la circulación general y que es independiente del riego sanguíneo de la adenohipófisis. Los términos, meramente descriptivos, **lóbulo anterior** y **lóbulo posterior**, no se emplean en este libro debido a que no están relacionados con el origen embrionario de las distintas partes de la hipófisis, sino que solamente hacen referencia a su posición anatómica. En el **lóbulo posterior** realmente hay partes que derivan de ambas fuentes embrionarias (Tabla 15.3). Los términos adenohipófisis y neurohipófisis hacen referencia a las distintas partes de la hipófisis de acuerdo con su origen embrionario, a partir de la bolsa de Rathke o del infundíbulo, respectivamente.

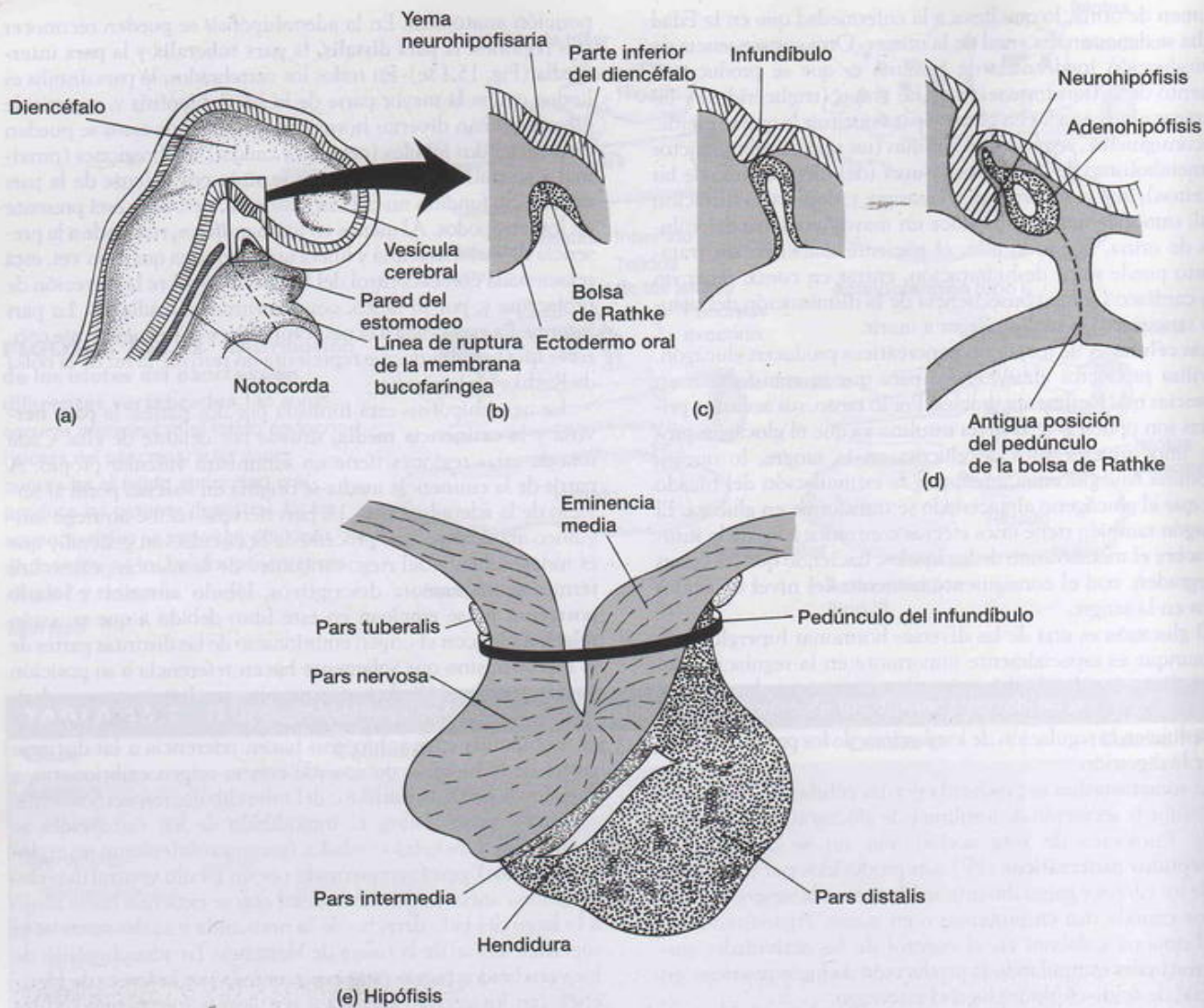
En los procordados, el infundíbulo de los vertebrados se encuentra en los cefalocordados (pero aparentemente no en los urocordados) y está representado por un lóbulo ventral derecho de la zona anterior del tubo neural que se extiende hacia abajo a lo largo del lado derecho de la notocorda y acaba cerca de la superficie dorsal de la foseta de Hatschek. La adenohipófisis de los vertebrados puede estar representada por la foseta de Hatschek (en los cefalocordados) o por la glándula neural (en los urocordados). Estas estructuras están en contacto con las corrientes de agua que atraviesan la faringe. Permiten detectar ciertos cambios ambientales estacionales (térmicos, químicos, etc.) lo que hace que los animales puedan sincronizar sus actividades reproductoras por medio de la liberación de hormonas (gonadotropinas) que afectan al desarrollo de las gónadas.

### Filogenia

**Peces** El tamaño y la organización de la hipófisis son bastante variables incluso entre los miembros de una misma clase. En los mixines, el origen embrionario de la hipófisis no es como en los demás vertebrados. La neurohipófisis de los mixines es un saco alargado y hueco que se desarrolla a partir del diencéfalo como en los demás vertebrados, pero la eminencia media está ausente. La adenohipófisis de los mixines aparentemente se origina a partir del endodermo y no del ectodermo del estomodeo. Consiste en una serie de grupos de células, embutidos en una capa gruesa de tejido conjuntivo, pero sin diferenciación en regiones. Por lo tanto, la adenohipófisis de los mixines puede no ser homóloga a la de los demás vertebrados.

Aunque la eminencia media esté ausente en los mixines y en las lampreas, por lo demás la hipófisis es muy parecida en el resto de los demás peces (Fig. 15.14). La neurohipófisis de las lampreas se extiende desde la zona ventral del encéfalo hasta entrar





**FIGURA 15.13** Desarrollo de la hipófisis en los vertebrados. (a) Sección sagital de un embrión temprano mostrando la formación de la bolsa de Rathke y el esbozo del infundíbulo. (b-d) Los dos divertículos entran en contacto durante el desarrollo embrionario y la bolsa de Rathke se separa del estomodeo, del cual procede. (e) Estructura de la hipófisis de un adulto. Obsérvese la unión de las partes con diferente origen embrionario.

**TABLA 15.3** Partes de la hipófisis

Origen embrionario	Partes embrionarias	Partes anatómicas
Bolsa de Rathke	Adenohipófisis	Lóbulo anterior
	{ Pars tuberalis Pars distalis Pars intermedia }	
Infundibulum	Neurohipófisis	Lóbulo posterior
	{ Pars nervosa Tallo infundibular y eminencia media }	

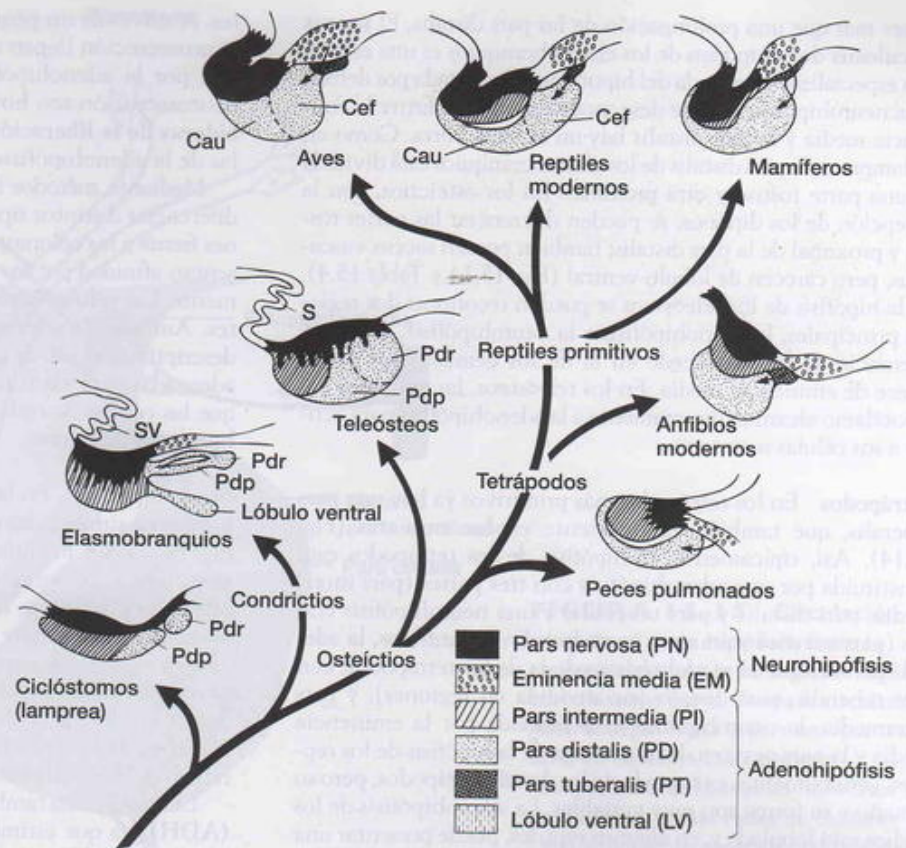
en contacto con la adenohipófisis. Esta última se origina como una bolsa ectodérmica, que normalmente conserva su unión con los órganos olfativos hasta que se produce la metamorfosis. Están presentes tanto la pars intermedia como la pars distalis. La pars distalis está subdividida en una **pars distalis rostral** y en una **pars distalis proximal** (Tabla 15.4).

En la hipófisis de los condricios y en la de los peces pulmonados se pueden diferenciar, al menos, dos regiones en la ade-

nohipófisis (pars intermedia y pars distalis) y otras dos en la neurohipófisis (pars nerviosa y eminencia media) (Fig. 15.14). La hipófisis de los elasmobranquios tiene algunas características especiales. Únicamente en los elasmobranquios, a partir de la pars distalis se desarrolla una prolongación anterior denominada **lóbulo ventral**, que algunos endocrinólogos prefieren llamar **pars ventralis**. La función de este lóbulo ventral es desconocida, aunque ya que produce las mismas hormonas, puede



**FIGURA 15.14** Filogenia de la hipófisis de los vertebrados. Las flechas negras pequeñas representan el sistema porta que hay entre la eminencia media y la pars distalis. Es frecuente que en la pars distalis se puedan diferenciar una región anterior y otra posterior: pars distalis rostral (Pdr) y pars distalis proximal (Pdp) o pars distalis cefálica (Cef) y pars distalis caudal (Cau). En los mamíferos la pars distalis no está subdividida. El lóbulo ventral, un saliente de la adenohipófisis, sólo está presente en los elasmobranquios. En algunos vertebrados inferiores hay un saccus vasculosus (SV) que deriva del hipotálamo.



**TABLA 15.4** Resumen de las características anatómicas de la hipófisis de los vertebrados

Grupo	ADENOHIPÓFISIS				NEUROHIPÓFISIS			
	PT	Pars distalis PDR (= caudal) PDP (= cefálica)		PI	PV	EM	PN	SV
<b>Agnatos</b>								
Mixines		*	*					
Lampreas		+	+	+			+	
<b>Condriktios</b>		+	+	+	+	+	+	+
<b>Osteíctios</b>								
<i>Polypterus</i>		+	+	+		+	+	+
Teleósteos		+	+	+		+	+	+
<i>Latimeria</i>		+	+	+		+	+	+
Dipnoos				+		+	+	+
<b>Anfibios</b>	+	*	*	+		+	+	
<b>Reptiles, mayoría</b>	+	×	×	+		+	+	
Cocodrilos	+	×	×			+	+	
Aves	+	×	×			+	+	
<b>Mamíferos</b>	+	×	×	+		+	+	

Nota: Los signos más (+) indican la presencia de esa parte. (\*) La pars distalis existe pero no hay regionalización en PDR y PDP. (X) Regiones de la pars distalis presentes y homólogas. Abreviaturas: pars tuberalis (PT), pars distalis rostral (PDR), pars distalis proximal (PDP), pars intermedia (PI), eminencia media (EM), pars nervosa (PN), saccus vasculosus (SV).



no ser más que una prolongación de las pars distalis. El **saccus vasculosus** de la hipófisis de los elasmobranquios es una estructura especializada derivada del hipotálamo localizada por debajo de la neurohipófisis; aún se desconoce su función. Entre la eminencia media y la pars distalis hay un sistema porta. Como en las lampreas, la pars distalis de los elasmobranquios está dividida en una parte rostral y otra proximal. En los osteictios, con la excepción de los dipnoos, se pueden diferenciar las partes rostral y proximal de la pars distalis; también poseen **saccus vasculosus**, pero carecen de lóbulo ventral (Fig. 15.14 y Tabla 15.4). En la hipófisis de los teleósteos se pueden reconocer dos regiones principales, la adenohipófisis y la neurohipófisis, aunque a diferencia de lo que sucede en la de los demás peces óseos, carece de eminencia media. En los teleósteos, las neuronas del hipotálamo alcanzan directamente a la adenohipófisis para activar a sus células secretoras.

**Tetrápodos** En los tetrápodos más primitivos ya hay una pars tuberalis, que también está presente en los amniotas (Fig. 15.14). Así, típicamente, la hipófisis de los tetrápodos está constituida por una adenohipófisis con tres partes (pars intermedia, pars distalis y pars tuberalis) y una neurohipófisis con dos (pars nervosa y eminencia media). En los anfibios, la adenohipófisis sigue el modelo básico de la de los tetrápodos, con pars tuberalis, pars distalis (no dividida en regiones), y pars intermedia; la neurohipófisis está formada por la eminencia media y la pars nervosa. La estructura de la hipófisis de los reptiles, generalmente, es como la de los demás tetrápodos, pero su tamaño y su forma son muy variables. La adenohipófisis de los ofidios está lobulada y, en algunos reptiles, puede presentar una hendidura. En la pars distalis de los reptiles se pueden reconocer el **lóbulo cefálico** y el **lóbulo caudal**. La pars tuberalis está bien desarrollada en la mayoría de los reptiles, pero está reducida en los lagartos y falta en los ofidios. La hipófisis de los cocodrilos y la de las aves son similares a la de los otros tetrápodos pero la pars intermedia está ausente en ambos. La pars distalis también está formada por los lóbulos cefálico y caudal. La eminencia media está bien desarrollada y, en algunos casos está dividida en una región anterior y otra posterior. Algunos mamíferos carecen de pars intermedia, y en la mayoría de los monotremas y euterios es evidente el modelo básico: adenohipófisis con pars tuberalis, pars intermedia y pars distalis, y neurohipófisis con pars nervosa y eminencia media (Fig. 15.14 y Tabla 15.4).

### Función

En sentido estricto, las células de la neurohipófisis no producen hormonas hipofisarias, sino que los axones de unas **neuronas neurosecretoras** del hipotálamo se prolongan hacia el interior de la neurohipófisis, y aquí sus secreciones se secretan a los vasos sanguíneos o se almacenan temporalmente. Además de estos axones, en el interior de la neurohipófisis hay **pituiticos**, que se cree que sirven de soporte a las neuronas neurosecretoras, pero que no sintetizan ni secretan hormonas.

Al contrario de lo que sucede con las células de la neurohipófisis, las de la adenohipófisis sí que sintetizan hormonas hipofisarias. En los teleósteos, las neuronas neurosecretoras se proyectan hasta la adenohipófisis, para controlar de manera directa su actividad. En los demás vertebrados con eminencia media, el hipotálamo influye de manera indirecta en la actividad de esta parte de la hipófisis. Unas neuronas neurosecretoras se extienden desde el hipotálamo hacia la eminencia media, donde secretan sus **hormonas de neurosecreción** en los capila-

res. A través de un pequeño sistema porta, estas hormonas de neurosecreción llegan a un plexo capilar y entonces se difunden por la adenohipófisis (Fig. 15.15). Estas hormonas de neurosecreción son **hormonas liberadoras** u **hormonas inhibitoras de la liberación**, según estimulen o inhiban las células de la adenohipófisis.

Mediante métodos de tinción bastante simples, se pueden diferenciar distintos tipos de células en función de sus reacciones frente a los colorantes. Las células **acidófilas** y **basófilas** presentan afinidad por los colorantes ácidos y básicos, respectivamente. Las células **cromóforas** no reaccionan con los colorantes. Aunque estos términos aún son bastante útiles para fines descriptivos, el uso de colorantes más modernos y técnicas más adecuadas para identificar las hormonas, ponen de manifiesto que las células de cada uno de los tipos puede producir varias hormonas diferentes.

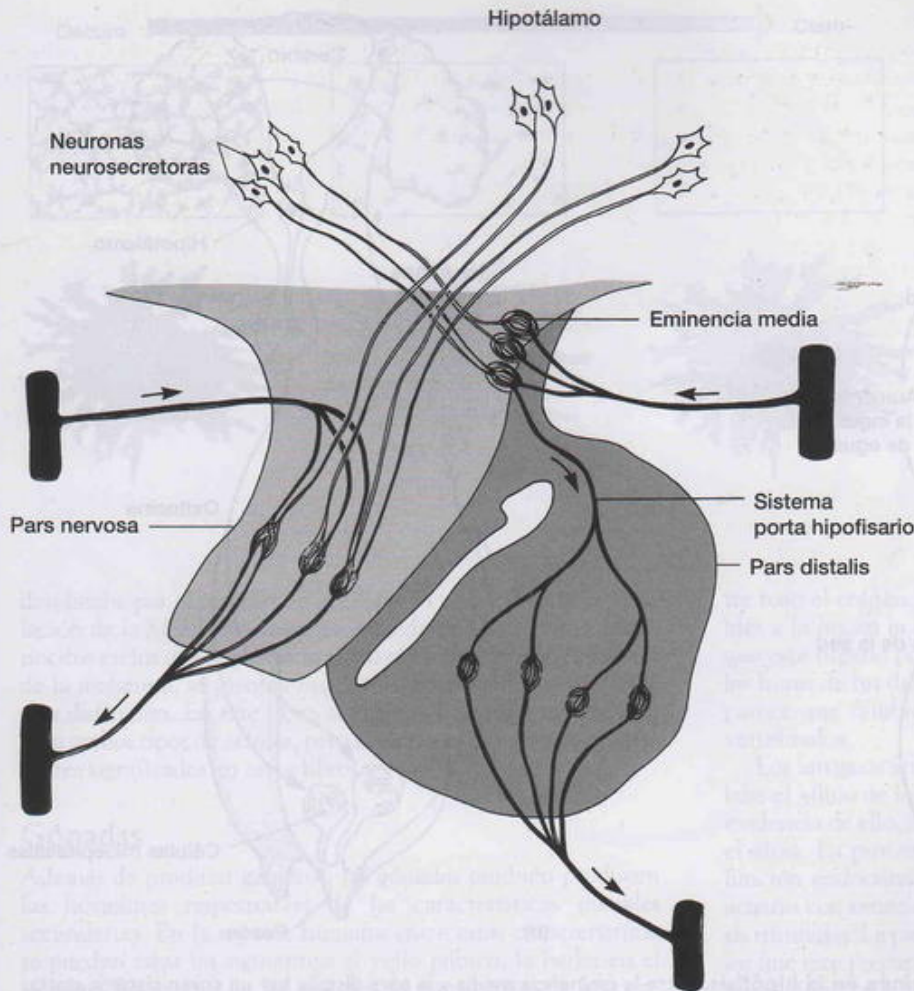
**Neurohipófisis** En la neurohipófisis se han identificado dos hormonas sintetizadas por las células neurosecretoras de la pars nervosa de los mamíferos. La primera de ellas es la **vasopresina**, que actúa sobre los músculos lisos de las paredes de las arteriolas periféricas, haciendo que se contraigan. La resistencia al flujo de la sangre aumenta y esto hace que la presión sanguínea aumente. Cuando un animal pierde una cierta cantidad de sangre, unos sensores de presión situados en las carótidas detectan la bajada de la presión sanguínea y estimulan el aumento de la secreción de vasopresina mediante un control reflejo del hipotálamo.

La vasopresina también se denomina **hormona antidiurética (ADH)**, ya que estimula la retención de agua en los riñones (Fig. 15.16a). Si un animal comienza a deshidratarse, las neuronas neurosecretoras del hipotálamo liberan ADH en la neurohipófisis, desde donde pasa a la sangre y es transportada hasta los riñones. La ADH actúa sobre las paredes de los conductos colectores renales, haciendo que se vuelvan muy permeables para el agua; así, el agua pasa desde los túbulos hacia el líquido intersticial hiperosmótico y se produce una orina concentrada. En ausencia de la ADH, las paredes de los conductos se mantienen impermeables para el agua. Se reabsorbe una cantidad menor de agua y se produce una orina muy diluida y abundante. Cuando hay alguna patología o un tumor que impide que se libere la ADH se producen unos grandes volúmenes de orina, una condición que los médicos denominan **diabetes insípida**. Como consecuencia de esto, el individuo siempre está sediento y tiene que beber grandes cantidades de agua para compensar las pérdidas.

La segunda hormona de la pars nervosa es la **oxitocina**. Los tejidos diana para esta hormona son el **miometrio**, es decir, la capa de musculatura lisa del útero y las **células mioepiteliales** de las glándulas mamarias. Al final del embarazo aumenta el nivel de oxitocina en la sangre, lo que realiza un papel importante en las contracciones uterinas durante el parto. Cuando un recién nacido mama, se inicia un reflejo que empieza en los nervios sensoriales del pezón y estimula a las neuronas neurosecretoras del hipotálamo para que liberen oxitocina en sus terminaciones de la pars nervosa. La sangre transporta la hormona hasta la glándula mamaria, donde estimula las contracciones de las células mioepiteliales de las paredes de las glándulas lácteas. Aproximadamente, un minuto después de empezar la succión, la leche empieza a salir por el pezón (Fig. 15.16b).

El papel de la oxitocina en las contracciones naturales del útero durante el parto, condujo a su uso en la provocación artificial de las contracciones del parto en las mujeres. En todos los vertebrados provoca contracciones rítmicas de los oviductos





**FIGURA 15.15** Circulación sanguínea en la hipófisis. Entre la eminencia media y la pars distalis hay un corto sistema porta. Desde la circulación general, llegan hasta la pars nervosa una serie de capilares. Las neuronas neurosecretoras liberan las hormonas que producen en ambas redes de capilares. Las hormonas de neurosecreción que llegan hasta la eminencia media son transportadas por las células hasta el interior de la pars distalis. Las hormonas de neurosecreción que se liberan en la pars nervosa pasan a la circulación general.

durante la ovoposición o durante el alumbramiento y, en los machos, estimula la contracción de los espermiductos. La oxitocina merece un reconocimiento especial por nuestra parte, debido a las contracciones rítmicas que provoca en los músculos lisos de los órganos genitales, tanto en el hombre como en la mujer, las cuales son las responsables de la sensación del orgasmo.

**Adenohipófisis** En la adenohipófisis se han identificado seis hormonas importantes. La **hormona del crecimiento (GH)** puede afectar al hígado, que responde secretando un factor de crecimiento, parecido a la insulina, que tienen algunos efectos, similares a los de la propia GH, sobre el crecimiento y el metabolismo. Los efectos de la GH se producen en todo el cuerpo; entre ellos se pueden destacar: el incremento de la síntesis de proteínas, el aumento de la movilización de ácidos grasos y la disminución de la utilización de la glucosa. En los animales jóvenes, un nivel bajo de hormona del crecimiento conduce a un **enanismo hipofisario**, y un nivel excesivo lleva a un **gigantismo hipofisario**. La **acromegalia** es una enfermedad que se produce en los adultos como consecuencia de una proliferación exagerada de los cartílagos, debido a una liberación excesiva de hormona del crecimiento después de la pubertad.

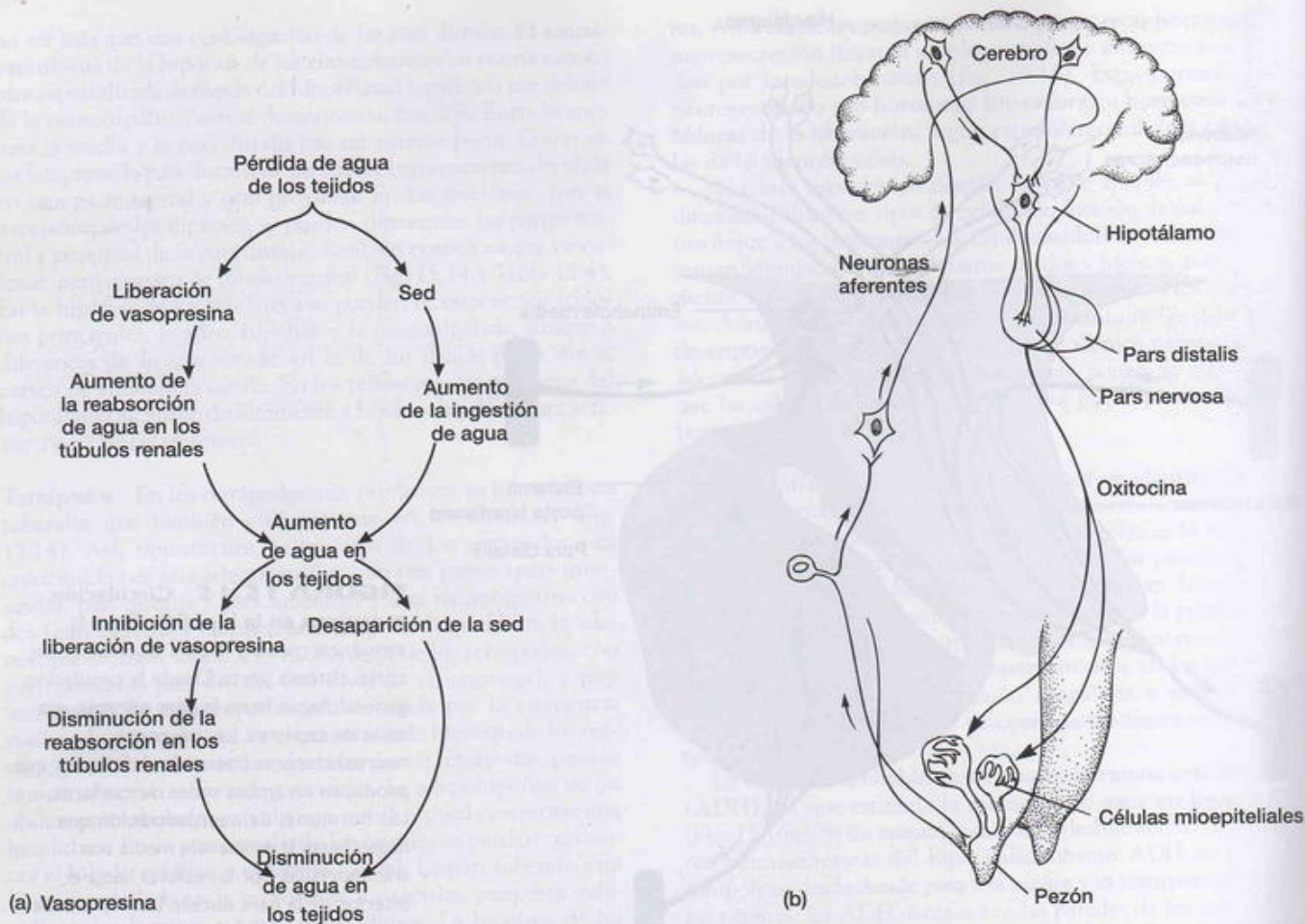
En los mamíferos, la **prolactina (LTH)**, estimula el desarrollo de las glándulas mamarias y la producción de leche durante el embarazo. En las aves la prolactina estimula la sín-

tesis de lípidos durante el engorde previo a la migración e interviene en el comportamiento relacionado con la incubación y la cría. En algunas especies la prolactina estimula la aparición de la **placa incubatriz**, una zona de la piel del pecho muy vascularizada y que pierde parte del plumaje, que ponen en contacto con los huevos durante la incubación para transmitirles calor. En las palomas y en otras aves próximas, la prolactina estimula la secreción de la **leche del buche**, un líquido nutritivo que se produce en el buche y con el que alimentan a los pichones. En los lagartos la prolactina afecta a la regeneración de la cola y en los anfibios al crecimiento. En los teleosteos, la prolactina es importante en la osmorregulación, especialmente en los que realizan migraciones desde el agua salada al agua dulce para la freza.

La **tirotropina u hormona estimulante del tiroides (TSH)** estimula al tiroides para que produzca y libere las hormonas  $T_3$  y  $T_4$  en la sangre.

La adenohipófisis también libera **gonadotropinas**, generalmente de dos tipos, que afectan a las gónadas y a los conductos reproductores. Las gonadotropinas principales que se producen en la adenohipófisis son la hormona foliculoestimulante y la hormona luteinizante. El aumento de la cantidad de **hormona foliculoestimulante (FSH)** estimula el desarrollo de los folículos ováricos. En los machos la FSH inicia y hace que se continúe la espermatogénesis, aunque el nombre de esta hormona parezca poco adecuado en este caso. La **hormona luteinizante**





**FIGURA 15.16** Circulación sanguínea en la hipófisis. Entre la eminencia media y la pars distalis hay un corto sistema porta. Desde la circulación general llegan hasta la pars nervosa una serie de capilares. Las neuronas neurosecretoras liberan las hormonas que producen en ambas redes de capilares. Las hormonas de neurosecreción que llegan hasta la eminencia media son transportadas por las células hasta el interior de la pars distalis. Las hormonas de neurosecreción que se liberan en la pars nervosa pasan a la circulación general.

(LH) actúa en las hembras haciendo que finalice la maduración de los folículos ováricos. Un aumento del nivel de LH estimula la ovulación. Una vez que ésta se ha producido, la LH estimula la reorganización de las células del folículo para que se forme el cuerpo lúteo. En los machos, la hormona luteinizante recibe la denominación, más adecuada, de **hormona estimulante de las células intersticiales (ICSH)**, y actúa, como su nombre indica, estimulando a las células intersticiales de los testículos para que produzcan testosterona. En general, la LH y la FSH estimulan la síntesis de andrógenos y estrógenos tanto en los machos como en las hembras. En ocasiones, las hembras de ciertas especies producen una mayor cantidad de andrógenos que los machos; y los machos de algunas especies, como los sementales equinos, producen estrógenos. Aunque hay pruebas de que esto ocurre, aún no está claro el papel de los andrógenos en las hembras y de los estrógenos en los machos.

La **corticotropina u hormona adrenocorticotrópica (ACTH)** estimula la corteza de las glándulas adrenales para que libere glucocorticoides.

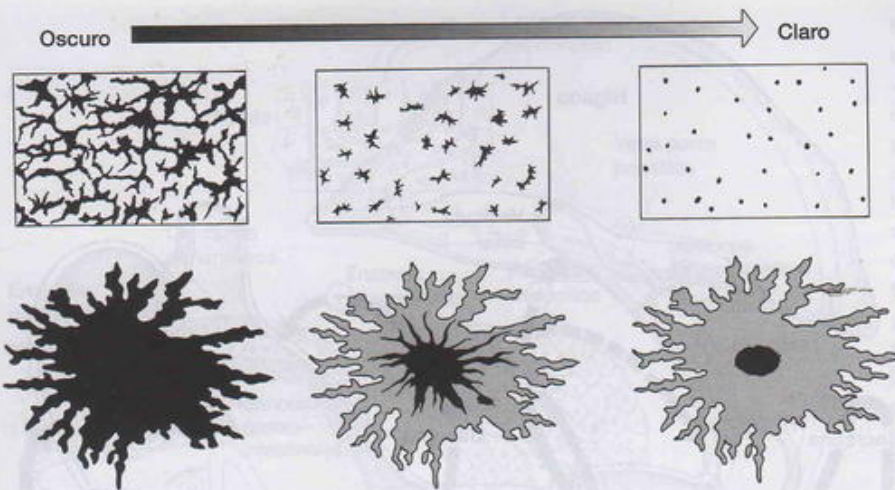
La **hormona estimulante de los melanóforos (MSH)** se produce en la pars intermedia. Sus dianas son los melanóforos, es

decir, las células pigmentarias de la piel. En unos pocos minutos, la MSH afecta a la distribución de la melanina en el interior de los melanóforos, haciendo que el color de la piel se oscurezca en los vertebrados inferiores. La estimulación hace que la **melanina** se disperse hacia los **pseudópodos** de los melanóforos, oscureciéndose la piel. En ausencia de la MSH, o mediante la inhibición debida a la melatonina producida por la epífisis, los gránulos de pigmento se concentran en el centro de la célula, lo que hace que el color de la piel se aclare (Fig. 15.17). En las aves y en los mamíferos el color de la piel se debe a la liberación de melanina de la piel, las plumas y el pelo. La MSH puede actuar haciendo que aumente la producción de pigmento a largo plazo o con carácter estacional.

#### Cromatóforos (p. 228)

Antiguamente, el término melanocito se usaba para designar las células a las que la MSH estimulaba para que aumentasen la síntesis de melanina, pero en cuyo interior no se producían movimientos de este pigmento. El término **melanóforo** se empleaba para designar a las células en las que la melanina se





**FIGURA 15.17** Melanóforos de la piel de una rana. Los melanóforos, que se encuentran en el tegumento, responden a la hormona estimulante de los melanóforos dispersando los gránulos de pigmento para que la piel se oscurezca (izquierda) o, en ausencia de la hormona, haciendo que se concentren para que la piel se aclare (derecha).

desplazaba por el interior de la célula en respuesta a la estimulación de la MSH. No obstante, cuando se descubrieron melanocitos en los que se producía tanto síntesis como movimientos de la melanina, se plantearon ciertas dudas sobre la validez de esta distinción. En este libro, se utiliza el término **melanóforo** para ambos tipos de células, pero el lector puede encontrar diferentes significados en otros libros.

## Gónadas

Además de producir gametos, las gónadas también producen las hormonas responsables de las características sexuales secundarias. En la especie humana entre estas características se pueden citar las siguientes: el vello púbico, la barba en el hombre, las mamas en las mujeres, la preparación de los conductos sexuales para la reproducción y el mantenimiento de la potencia sexual. En los machos, las **células intersticiales** (células de Leydig) que hay entre los túbulos seminíferos producen andrógenos, de los cuales, el principal es la **testosterona**. En las hembras, los tejidos endocrinos del ovario son los folículos, el cuerpo lúteo y el tejido intersticial. Las principales hormonas que producen son los estrógenos (estradiol) y la **progesterona**. La coordinación endocrina de la reproducción se estudiará con más detalle posteriormente en este mismo capítulo.

Sistema reproductor (Capítulo 14)

## Epífisis

La **epífisis** o **glándula pineal** es una evaginación dorsal del cerebro medio. Forma parte de los salientes que se originan en la parte superior del cerebro medio que se verán con más detalle en el Capítulo 17 cuando se estudien los órganos fotorreceptores. En algunos vertebrados, la epífisis también interviene en la percepción de la fotorradiación. Por ejemplo, en algunos vertebrados fósiles, la epífisis se encontraba en un orificio del cráneo conocido como **foramen pineal**, y estaba recubierta únicamente por una capa delgada de tegumento. Esto podría haber permitido que esta glándula pudiese responder a los cambios del fotoperíodo. En algunos vertebrados actuales, esta glándula aún se encuentra inmediatamente debajo de la piel, pero es mucho más frecuente que se encuen-

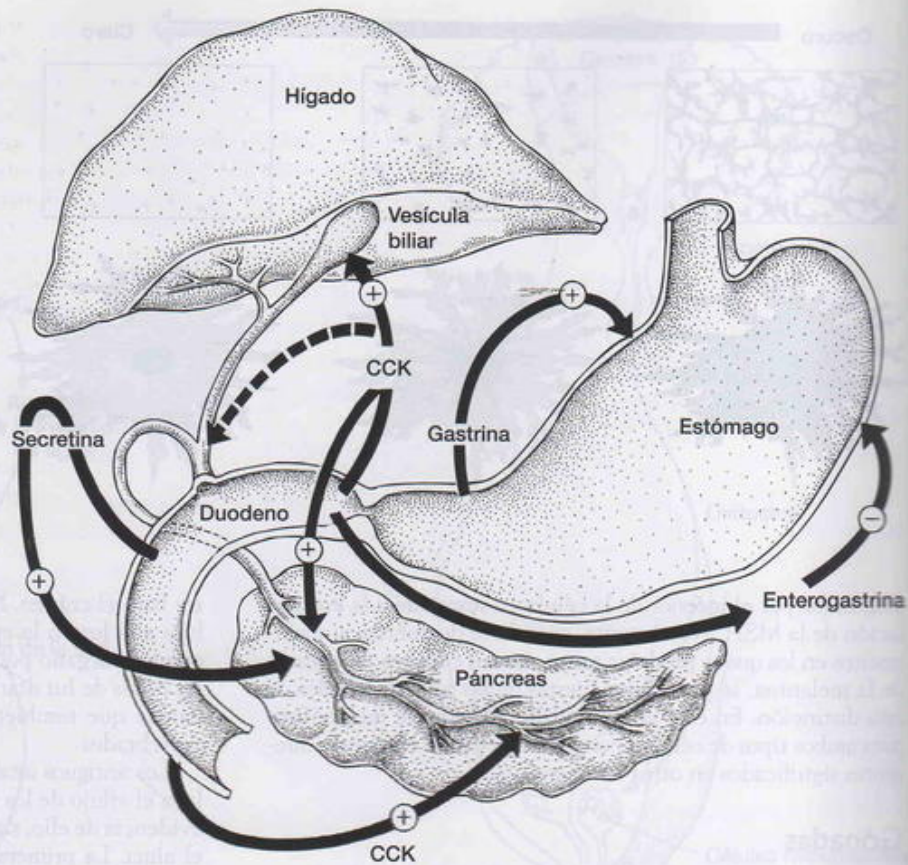
tre bajo el cráneo. No obstante, la presencia de células sensibles a la luz en la epífisis de los vertebrados inferiores indica que este órgano podría estar relacionado con la detección de las horas de luz diarias en las diferentes estaciones. La epífisis parece que también regula el ciclo reproductor en muchos vertebrados.

Los antiguos anatomistas griegos creían que la epífisis regulaba el «flujo de los pensamientos». Aunque no había ninguna evidencia de ello, siguió pensándose que en la epífisis se alojaba el alma. La primera evidencia experimental indirecta de una función endocrina se produjo en 1927 cuando se añadió a un acuario con renacuajos un extracto preparado a partir de epífisis trituradas. La piel de los renacuajos se aclaró, lo que hizo pensar que este preparado afectaba a los melanóforos. Más tarde se pudo aislar la hormona responsable de esta reacción y se la denominó **melatonina**. No obstante, los experimentos que se realizaron a partir de entonces resultaron bastante frustrantes. Parece que la epífisis regula ciertas actividades pero no las inicia. En los vertebrados inferiores, es evidente que actúa sobre los melanóforos de la piel, pero en las aves y en los mamíferos su papel es menos importante. Como ya se ha indicado, las investigaciones realizadas sugieren que la epífisis regula los patrones reproductores de tipo estacional. En los reptiles y en las aves, la epífisis puede ayudar en la organización de los ritmos diarios o **circadianos**. Cuando la temperatura ambiental aumenta, la epífisis estimula la realización del comportamiento de cortejo en algunas serpientes. En los mamíferos se han realizado experimentos extirpando la epífisis o inyectando extractos de ella, y al parecer, en estos últimos, puede pensarse que la epífisis esté tal vez relacionada con la liberación de ACTH por la adenohipófisis, con el incremento de la secreción de vasopresina, con la inhibición de la actividad del tiroides e incluso con la estimulación de algunos componentes del sistema inmunitario.

## Órganos endocrinos secundarios

Algunos órganos que desempeñan otras funciones importantes diferentes de la regulación endocrina también liberan productos químicos que son transportados por el sistema vascular hasta los tejidos diana adecuados. Se puede considerar que estos órganos tienen una función endocrina secundaria. Normalmente, las hormonas que liberan estos **órganos endocrinos secundarios** intervienen en la regulación de sus propias actividades prima-





**FIGURA 15.18** Algunas hormonas gastrointestinales de los mamíferos. Se indican los sitios desde donde se liberan y los efectos que producen en los tejidos diana. La estimulación o la inhibición de la actividad secretora en cuestión se indican con los signos más (+) o menos (-), respectivamente. Colecistoquinina (CCK).

rias. Dos ejemplos de estos órganos son el tubo digestivo y los riñones.

### Tubo digestivo

La principal función del tubo digestivo es, por supuesto, la digestión. Sus paredes producen una serie de compuestos que estimulan o inhiben a determinados tejidos diana del tubo digestivo o de ciertos órganos anejos a él (p.ej., el hígado o el páncreas). Estos compuestos se secretan de manera directa y no a través de conductos. Así, el tubo digestivo también funciona, secundariamente, como un órgano endocrino.

En los amniotas, cuando los alimentos entran en el estómago, la mucosa gástrica libera la hormona **gastrina** (Fig. 15.18). La gastrina entra en la sangre y es transportada hasta el estómago, en el que estimula la secreción de jugos gástricos. Cuando los alimentos, ya agitados y acidificados, pasan del estómago al duodeno, la mucosa intestinal libera **secretina** que estimula al páncreas para que libere su jugo pancreático, muy alcalino, que neutraliza la acidez del quimo que llega desde el estómago. La mucosa intestinal también libera **enterogastrina**, que inhibe la producción de más secreciones gástricas y la movilidad del estómago. Las grasas, las proteínas y los ácidos estimulan la secreción de **colecistoquinina (CCK)**, también denominada **colecistoquinina-pancreozimina (CCK-PZ)**, por la mucosa intestinal. Originalmente, se creía que la colecistoquinina era un complejo de dos hormonas (de aquí su viene su segunda denominación, escrita con guión), debido a que realiza dos funciones. Esta hormona estimula la relajación del esfínter que hay en la base del conducto biliar, la contracción de la vesícula biliar y la expulsión de la bilis al duodeno, donde actúa sobre las

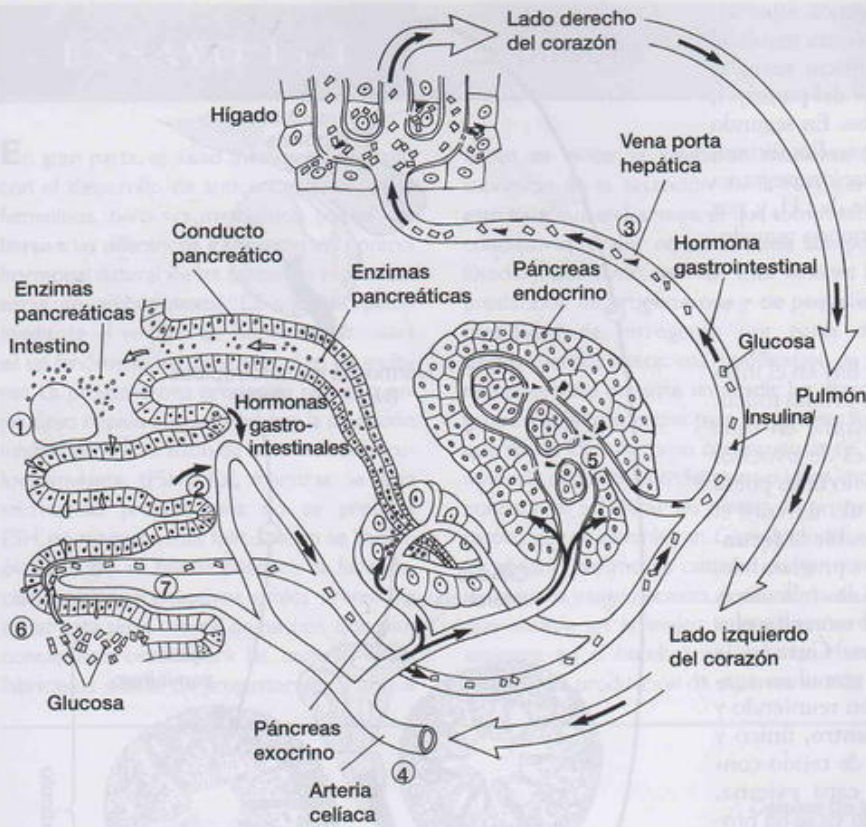
grasas. La colecistoquinina también estimula al páncreas para que secrete el jugo pancreático, que contiene enzimas digestivas (Fig. 15.19).

Se han descubierto otras hormonas gastrointestinales con acciones más restringidas. Por ejemplo, la **enterocristina** que se libera desde la mucosa intestinal incrementa la producción de jugos intestinales. Las funciones endocrinas de los órganos digestivos se verán con más detalle posteriormente, en este mismo capítulo, cuando se estudie la evolución de la regulación endocrina.

### Riñones

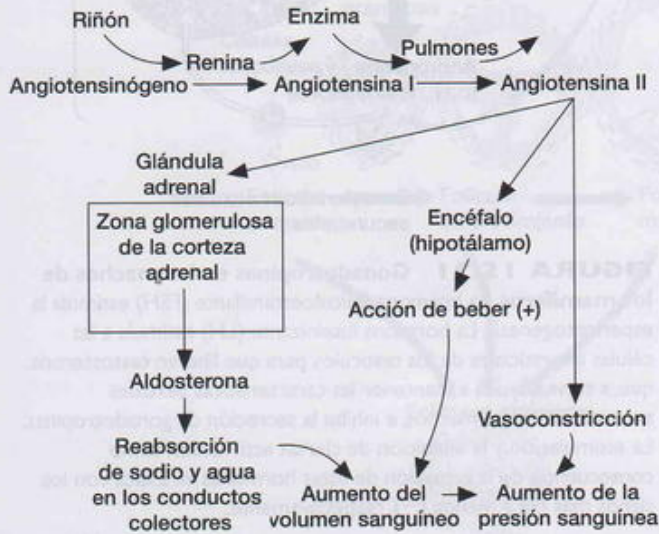
La función primaria de los riñones es la excreción de los desechos nitrogenados y la osmorregulación, pero también actúan como órganos endocrinos (Fig. 15.20). Cuando la presión sanguínea desciende, las **células yuxtglomulares** que hay alrededor de las arteriolas renales liberan la hormona **renina**, que desencadena una serie de cambios en cascada, que finalmente conducen a un incremento de la presión sanguínea. Esta hormona cataliza la transformación en la sangre del **angiotensinógeno** en **angiotensina I**, que en los pulmones y en otros órganos, a su vez, se convierte en **angiotensina II**. Esta última es un vasoconstrictor que también hace que el volumen de la sangre aumente mediante la estimulación de la liberación de aldosterona desde las glándulas adrenales. La aldosterona hace que aumente la reabsorción de sodio en los túbulos distales de los riñones, lo que tiene como consecuencia un aumento de la reabsorción de agua y, por tanto, del volumen sanguíneo. La vasoconstricción y el incremento del volumen de la sangre hacen que la presión sanguínea aumente.





**FIGURA 15.19 Control endocrino de la digestión.** A medida que los alimentos van entrando en el tubo digestivo (1), se va estimulando la liberación de las hormonas gastrointestinales (2). Estas hormonas entran en el sistema circulatorio, y viajan por la vena porta hepática hasta el hígado (3), desde el cual pasan al corazón, desde donde regresan al tubo digestivo a través de la arteria celiaca (4). Cuando llegan al páncreas, las hormonas gastrointestinales estimulan la liberación de las enzimas pancreáticas. Además, una de estas hormonas gastrointestinales, la colecistoquinina, permite que se liberen las enzimas digestivas desde la región exocrina del páncreas y la bilis desde la vesícula biliar. Otra de las hormonas gastrointestinales, la secretina, hace que desde el páncreas se libere bicarbonato, lo que ayuda a neutralizar la acidez del quimo que entra en el duodeno desde el estómago. Otra hormona gastrointestinal, el péptido inhibidor gástrico (PIG) o péptido insulínico dependiente de glucosa, estimula la región endocrina del páncreas para que libere insulina, lo que está representado mediante puntas de flecha oscuras (5). Uno de los productos finales de la digestión es la glucosa (6), que se absorbe a nivel de las paredes intestinales (7) y es transportada hasta el hígado a través de la vena porta hepática (3).

Según Elias y Pauly.



**FIGURA 15.20 El riñón como órgano endocrino.** Una disminución de la presión de la sangre en los vasos que llegan a los riñones hace que se libere renina, la hormona que cataliza la transformación del angiotensinógeno en angiotensina I. En los pulmones y en otros lugares la angiotensina I se convierte en angiotensina II, que indirectamente hace que los riñones retengan una mayor cantidad de agua y, al estimular al hipotálamo, hace que aumenten los comportamientos encaminados a beber. Ambos mecanismos hacen que se incremente el volumen sanguíneo y, como consecuencia, la presión sanguínea. La angiotensina II también actúa como un vasoconstrictor, por lo que también contribuye a aumentar la presión sanguínea.

Los niveles bajos de oxígeno en la sangre que pasa por los riñones estimulan a las células para que produzcan eritropoyetina (EPO), que es una hormona estimuladora de la producción de eritrocitos en los tejidos hematopoyéticos de los mamíferos. En ocasiones, los atletas, sobre todo los especialistas en pruebas de resistencia, clandestina e ilegalmente, se dopan artificialmente con EPO para aumentar la cantidad de células sanguíneas transportadoras de oxígeno y así poder obtener mejores resultados. Estos tramposos pueden ser detectados cuando muestran unos niveles anormalmente elevados de EPO, pero ya que esta sustancia es una hormona que se produce de forma natural, las pruebas que se utilizan pueden ser controvertidas.

## Coordinación endocrina

Hasta aquí hemos estudiado los órganos endocrinos, sus hormonas y los tejidos diana. Ahora veremos dos de las formas en que los órganos endocrinos interactúan para coordinar ciertas actividades. Empezaremos estudiando la reproducción en los mamíferos.

### Reproducción de los mamíferos

#### Macho

En los machos, a partir de la adenohipófisis se liberan FSH y LH que tienen efectos importantes sobre los testículos (Fig. 15.21). La FSH tiene un papel fundamental en el control de la espermatogénesis. La LH actúa sobre las células intersticiales de los

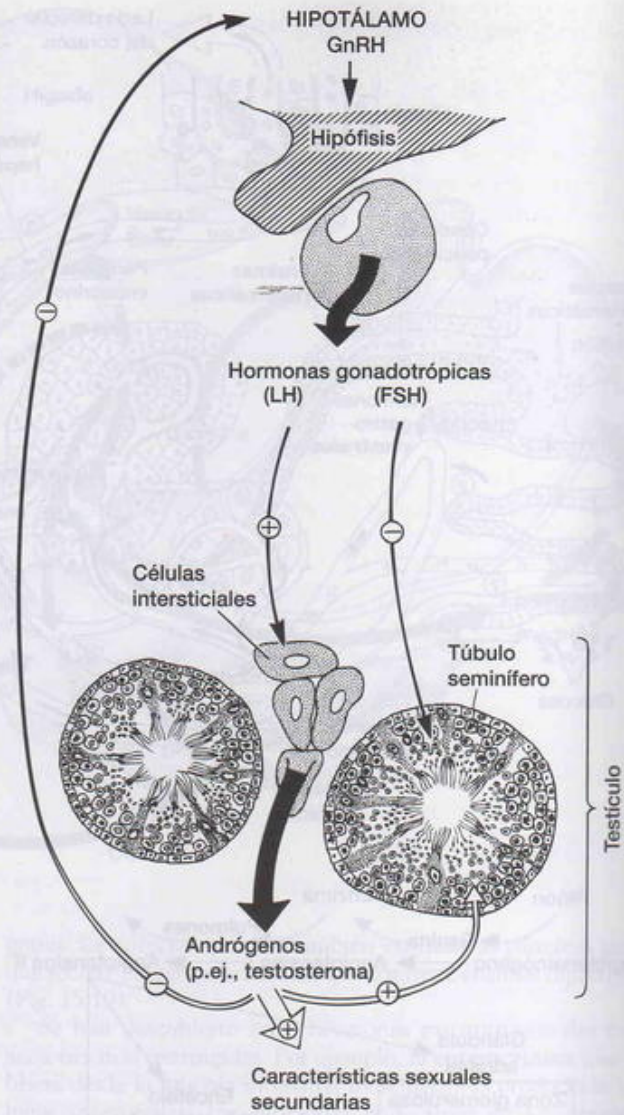


testículos, induciéndolas a que produzcan andrógenos, especialmente testosterona. En primer lugar, la testosterona regula el desarrollo y el mantenimiento de las características sexuales secundarias (entre ellas, la cornamenta y el color del plumaje), el deseo sexual y las glándulas sexuales accesorias. En segundo lugar, la testosterona estimula la espermatogénesis. Por último, la testosterona tiene un efecto de retroalimentación negativa sobre la adenohipófisis para limitar la producción de LH, y, por lo tanto, impide la sobreproducción de esta hormona gonadotrópica (Fig. 15.21).

### Hembra

En las hembras de los cordados, los ovocitos que hay en el interior de los ovarios se encuentran recubiertos por células foliculares derivadas del epitelio ovárico. En la mayoría, en cada ovario hay almacenados cientos e incluso miles de ovocitos envueltos por células foliculares; no obstante, sólo unos pocos folículos sufren la **maduración** y liberan su óvulo durante el proceso conocido como **ovulación**, que hace posible la **fecundación**. A medida que la maduración del óvulo va progresando, la envuelta formada por una única capa de células foliculares va proliferando, se hace más gruesa y forma la envuelta pluriestratificada conocida como **capa granulosa**. Cuando la maduración ha progresado aún más, en la capa granulosa aparecen unos espacios llenos de líquido, que se van reuniendo y terminan por formar un espacio denominado **antro**, único y lleno de líquido. Además, una serie de células de tejido conjuntivo, procedentes del ovario, forman una capa externa, denominada **teca**, alrededor del folículo. Cuando ya se ha producido la ovulación, el folículo se transforma en un **cuerpo lúteo**. La capa externa queda como una cápsula de tejido conjuntivo, pero la capa interna se transforma en endocrina y actúa como fuente de los andrógenos que necesitan las células de la capa granulosa para sintetizar estrógenos. Las células luteínicas de la capa granulosa se transforman en las **células de la capa granulosa**, que constituye la mayor parte del cuerpo lúteo, y las células de la teca se mantienen como **células luteínicas de la teca**, que forman la cápsula externa del cuerpo lúteo. Finalmente el cuerpo lúteo va degenerando progresivamente, y forma lo que se conoce como **corpus albicans** o cuerpo blanco. Si los folículos degeneran antes de madurar forman los denominados **folículos atrésicos** (Fig. 15.22, Capítulo 14). En los mamíferos es donde mejor se conoce el proceso de maduración de los folículos, en especial en la especie humana. Las hormonas estimulan la maduración de los folículos y, simultáneamente, preparan al útero para recibir un óvulo fecundado (Fig. 15.23a). Este proceso se produce en cuatro pasos principales. En primer lugar, el descenso en el nivel de progesterona va acompañado por el aumento del nivel de FSH. A medida que el nivel de FSH va aumentando, algunos folículos concretos empiezan a madurar. Por qué son unos folículos y no otros, es algo que aún se desconoce. En los que responden a la estimulación, las células foliculares empiezan a dividirse y, por lo tanto, la capa que forman se va engrosando. Simultáneamente comienzan a aparecer una serie de espacios llenos de líquido, que son los precursores del antro.

En segundo lugar, a medida que los folículos continúan creciendo debido a la estimulación de la FSH, las células de la capa granulosa van secretando cada vez más estrógenos, en cuyo momento éstos tienen dos funciones. Estimulan el crecimiento del endometrio uterino y promueven la secreción de hormona luteinizante (LH) de manera indirecta ya que afectan al hipotálamo, que produce **hormona liberadora de gonadotropina**



**FIGURA 15.21** Gonadotropinas en los machos de los mamíferos. La hormona foliculoestimulante (FSH) estimula la espermatogénesis. La hormona luteinizante (LH) estimula a las células intersticiales de los testículos para que liberen testosterona, que, a su vez, ayuda a mantener las características sexuales secundarias en los machos, e inhibe la secreción de gonadotropinas. La estimulación y la inhibición de ciertas actividades, como consecuencia de la actuación de estas hormonas se indica con los signos más (+) y menos (-), respectivamente.

(GnRH), que es la que en definitiva estimula la liberación de la LH.

En tercer lugar, la liberación de LH hace que se produzca la ovulación. Un folículo maduro se rompe y se libera su óvulo. Después, la LH estimula la consolidación del folículo roto y su transformación en un cuerpo lúteo.

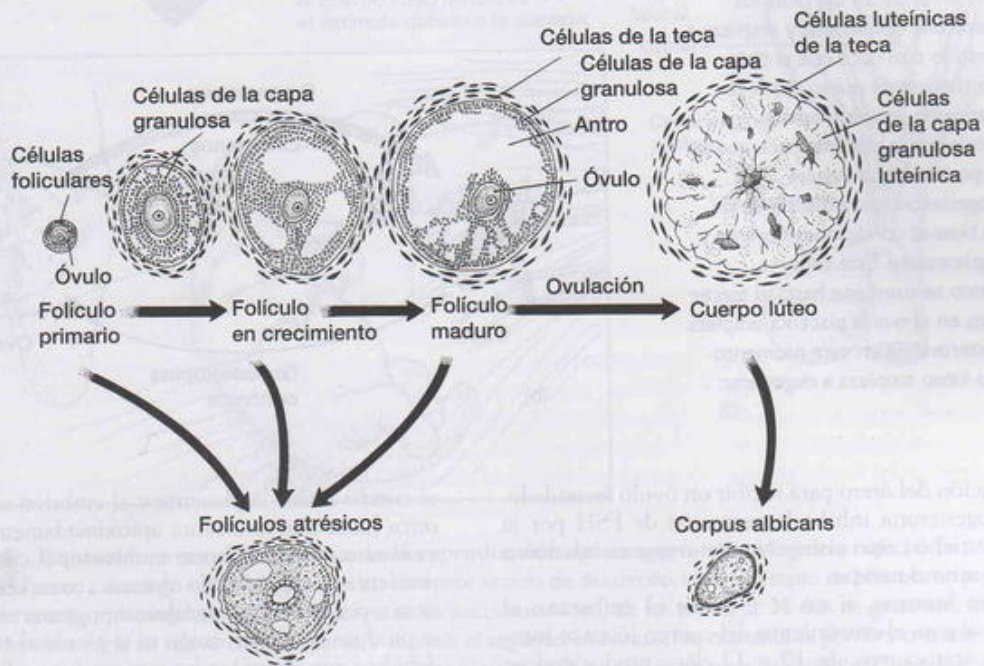
En cuarto lugar, el cuerpo lúteo adquiere la función de fabricar los estrógenos que en un principio eran producidos por los folículos, aunque ahora el nivel de secreción de estrógenos es menor. Además, el cuerpo lúteo también produce progesterona, que es una hormona «optimista», ya que estimula las últimas



En gran parte, el éxito médico relacionado con el desarrollo de anticonceptivos orales femeninos, pero no masculinos, puede deberse a las diferencias intrínsecas del control hormonal natural de las funciones reproductoras en ambos sexos. La anticoncepción mediante el empleo de hormonas sexuales es un fenómeno mensual *natural* en las mujeres. La progesterona producida por el cuerpo lúteo impide que se produzca la ovulación inhibiendo la liberación de la hormona foliculoestimulante (FSH). Así, mientras se está secretando progesterona no se produce FSH, no maduran más folículos, no se liberan óvulos y no se puede producir la fecundación. Los anticonceptivos orales pretenden imitar esta serie natural de hechos. Los anticonceptivos orales para las mujeres están fabricados a base de progesterona, y lo que

hacen es evitar la ovulación mediante la supresión de la secreción de la FSH, pero esto hace que en las mujeres que toman anticonceptivos orales no se formen cuerpos lúteos, y, por tanto, también está ausente la producción de progesterona y de pequeñas cantidades de estrógenos por parte de dichos cuerpos lúteos: una modificación de la receta original consiste en añadir los estrógenos a la progesterona para compensar los que no se forman como consecuencia de la ausencia de formación del cuerpo lúteo, otra consiste en modificar los niveles de progesterona que se administran. Generalmente, en las píldoras hay menos cantidad de hormona de la que la mujer necesita. A diferencia de lo que sucede en la mujer, la producción de esperma en el hombre no sigue un ritmo mensual. La producción de esperma es más o

menos constante, de manera que la anticoncepción mediante hormonas no puede utilizarse en el hombre igual que en la mujer. Esto imposibilita cualquier intento de imitar en el hombre los procesos naturales de anticoncepción. No obstante, se han ensayado algunos procedimientos para producir un anticonceptivo oral masculino (píldora masculina) mediante la inhibición directa de la secreción de FSH. Por supuesto no puede utilizarse la progesterona con este propósito ya que, como efecto secundario, podría llevar a la esterilidad permanente y a la afeminación. Otros procedimientos hormonales de alteración de la función de los testículos, lo suficientemente fuertes como para impedir la formación del esperma, generalmente, han producido unos efectos secundarios similares.

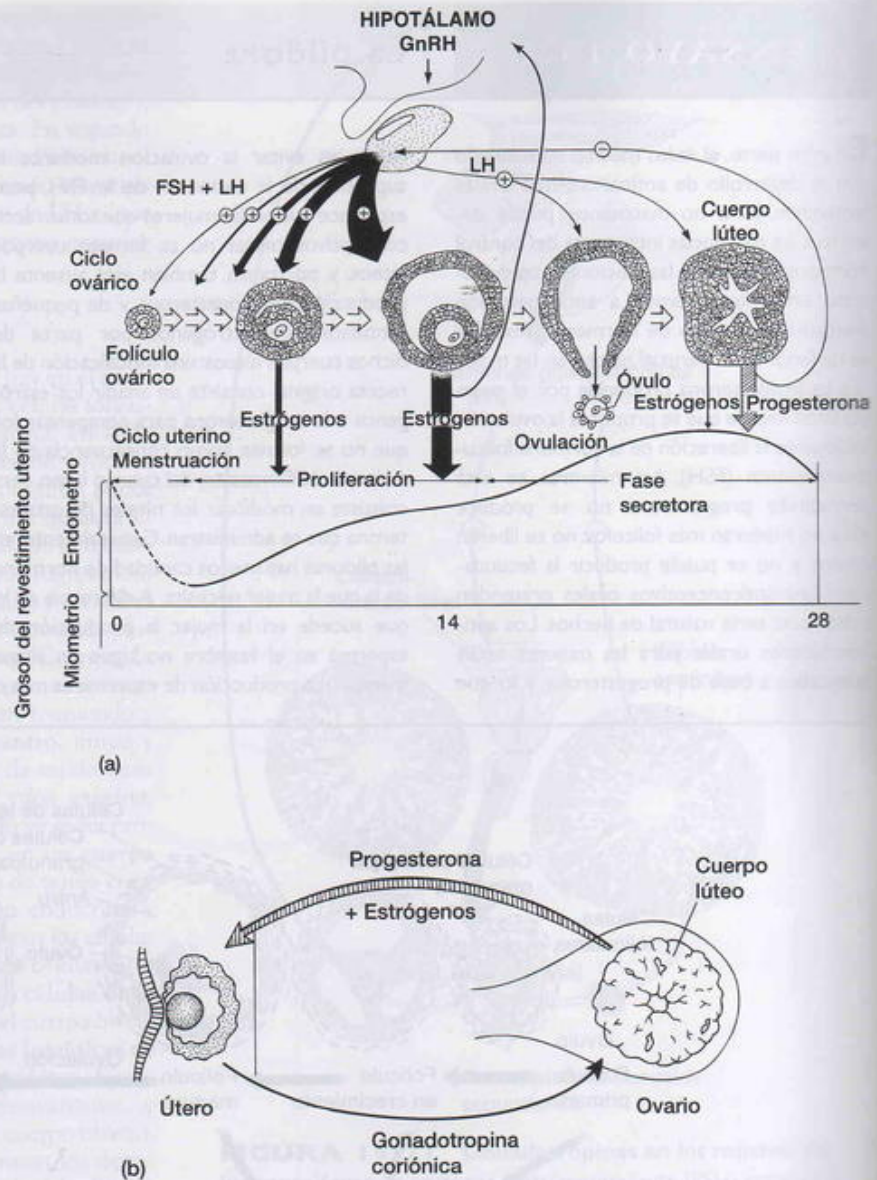


**FIGURA 15.22 Maduración de un folículo ovárico en los mamíferos.** Cuando una hembra empieza su primera estación reproductora, el ovario está ocupado por ovocitos cubiertos por células foliculares que se mantienen inactivas hasta que las células germinales empiezan a colonizar el ovario durante el desarrollo embrionario. Al iniciarse la estación reproductora, las hormonas estimulan la maduración de algunos de los folículos. Las células foliculares proliferan, maduran y rodean al antro, un espacio lleno de líquido que se desarrolla en el folículo. Cuando se produce la ovulación, el folículo, ya maduro, se rompe y se libera el óvulo junto con algunas células foliculares pegadas a él. Una vez que ha sucedido esto, las paredes del folículo forman el cuerpo lúteo, que continúa realizando una función endocrina durante algún tiempo. Si no se produce el embarazo, el ovario rápidamente reinicia el ciclo, para que el animal vuelva a un estado reproductor. El cuerpo lúteo comienza a degenerar y se transforma en una pequeña mancha de tejido conjuntivo, el cuerpo blanco, o corpus albicans. Si los folículos degeneran antes de que se produzca la ovulación se transforman en lo que se conoce como folículos atrésicos, que antiguamente se consideraba que no realizaban función alguna, pero en la actualidad se cree que podrían seguir teniendo una función endocrina, como parte de la glándula intersticial ovárica implicada en la síntesis de esteroides.



**FIGURA 15.23 Ciclos ovárico y uterino en la mujer.**

(a) Maduración de un folículo y engrosamiento del endometrio, que es cuando éste entra en una fase secretora y se prepara para recibir el óvulo fecundado. El folículo es un órgano endocrino que va liberando cantidades progresivamente mayores de estrógenos en respuesta al aumento de los niveles de FSH y LH procedentes de la adenohipófisis. El aumento de los niveles de estrógenos actúa sobre el hipotálamo que produce una gran cantidad de GnRH, lo que estimula la producción de una oleada de LH, que causa la ovulación. Cuando se produce la ovulación, el folículo roto se conserva y forma lo que se conoce como cuerpo lúteo. Los tejidos endocrinos de éste, ahora modificados, continúan produciendo una cierta cantidad de estrógenos; no obstante, fundamentalmente producen progesterona, que inhibe la producción de FSH y evita, temporalmente, la maduración de otros folículos. La progesterona también estimula al útero para que éste se mantenga en las condiciones óptimas para que se produzca la implantación del embrión. Si no hay implantación, el cuerpo lúteo se desintegra aproximadamente en el día 28 del ciclo, los niveles de progesterona descienden y empieza a liberarse FSH, todo lo cual hace que el ciclo folicular pueda comenzar de nuevo. (b) Si se produce el embarazo, la gonadotropina coriónica producida por la placenta hace que se conserve el cuerpo lúteo, que seguirá produciendo progesterona para mantener la pared uterina en buenas condiciones durante y después de la implantación. Este soporte hormonal recíproco se mantiene hasta el tercer mes del embarazo, en el que la placenta empieza a secretar progesterona. Es en este momento cuando el cuerpo lúteo empieza a degenerar.



fases de preparación del útero para recibir un óvulo fecundado. Además, la progesterona inhibe la secreción de FSH por la hipófisis, lo que tiene como consecuencia el que no maduren más folículos al mismo tiempo.

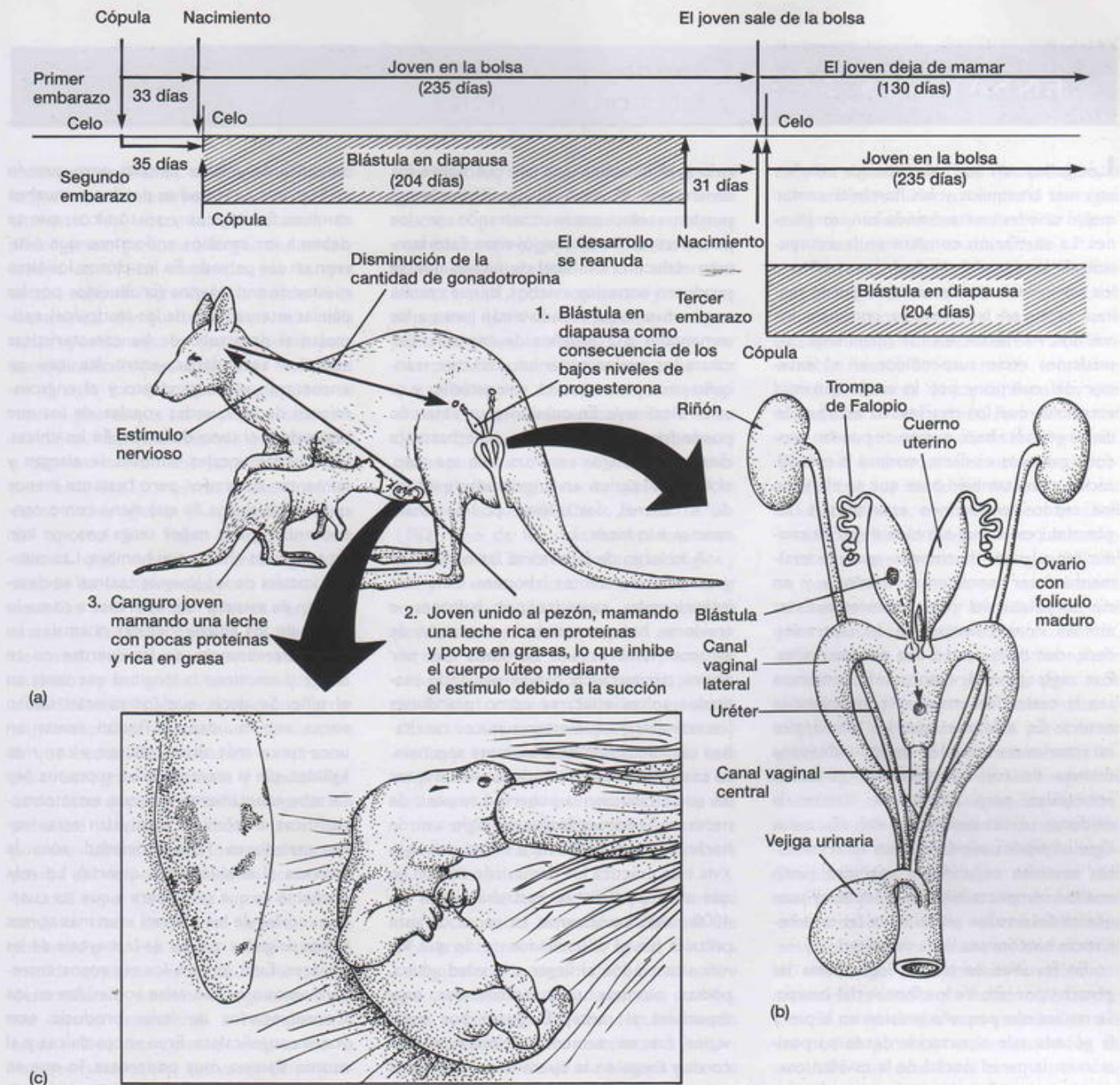
En la especie humana, si no se produce el embarazo, el soporte hormonal para el crecimiento del cuerpo lúteo se interrumpe cuando transcurren de 10 a 12 días, produciéndose entonces su degeneración, y queda como una pequeña porción de tejido cicatrizado, el cuerpo blanco (*corpus albicans*). Cuando se produce la degeneración del cuerpo lúteo, los niveles de estrógenos y de progesterona descienden bruscamente, la secreción de FSH y de LH aumenta y el ciclo se inicia de nuevo.

Si se produce el embarazo, la **gonadotropina coriónica (GC)** estimula el crecimiento del cuerpo lúteo. La GC es producida por la placenta rudimentaria formada a partir del embrión recién implantado en la pared uterina (Fig. 15.23b). La GC placentaria actúa en el mantenimiento del cuerpo lúteo, que a su vez produce progesterona que permite la conservación del embrión implantado en el útero y de la incipiente placenta. En la mujer,

el cuerpo lúteo, la placenta y el embrión se mantienen unos a otros hasta que se alcanza aproximadamente el tercer mes del embarazo. A partir de ese momento, el cuerpo lúteo comienza una lenta involución. No obstante, cuando el cuerpo lúteo degenera y, por tanto, deja de fabricar progesterona (y estrógenos), no se produce la menstruación ni se pierde el embrión implantado, debido a que ahora la placenta produce suficiente progesterona (y estrógenos) como para mantenerse por sí misma.

El ciclo de reproducción del canguro rojo (*Megaleia rufa*) sirve muy bien para ilustrar la manera en que los sistemas endocrino y nervioso actúan en la coordinación de la reproducción (Fig. 15.24a-c). Igual que en todos los marsupiales, el período de gestación del canguro rojo es bastante corto. Las hembras pueden tener a su cargo y simultáneamente hasta tres jóvenes en distinto estado de desarrollo. Sus órganos genitales están capacitados para poder acomodar a varios embriones en diferente estado de maduración. La ovulación se va alternando en los dos ovarios. La blástula entra en el canal vaginal central, donde se desarrolla durante el breve período de gestación. Los espermatozoides procedentes de





**FIGURA 15.24** Control hormonal y nervioso de la reproducción del canguro rojo, *Megaleia rufa*. (a) En un momento dado, una hembra puede tener a su cargo hasta tres jóvenes en diferente estado de desarrollo. Uno en estado de blástula, un pequeño en el marsupio y un joven. En esta figura se representan tres embarazos consecutivos. Al final de los primeros 33 días de gestación, se produce el primer nacimiento. La hembra inicia un nuevo celo, se aparea, y se inicia el segundo embarazo. No obstante, la primera cría entra en el marsupio y fija su boca a uno de los pezones. El estímulo de la succión (que llega hasta la epífisis a través de nervios aferentes) hace que aumente el nivel de prolactina y disminuya el nivel de gonadotropinas. Como consecuencia, la secreción de progesterona por parte del cuerpo lúteo disminuye, de manera que el útero no se mantiene en las condiciones necesarias para que continúe el desarrollo del segundo embrión, por lo que éste inicia una diapausa embrionaria. Cuando la primera cría empieza a independizarse y a salir de la bolsa de la madre, el estímulo debido a la succión disminuye y el nivel de prolactina también disminuye y el de gonadotropinas aumenta. Estas últimas estimulan de nuevo al cuerpo lúteo. Vuelve a producirse un elevado nivel de progesterona y el segundo embrión se reactiva, se completa la gestación y la segunda cría se desplaza hasta el marsupio. En este momento la hembra entra en celo, se aparea y vuelve a quedar preñada. El desarrollo de la tercera cría está controlado por el estímulo que produce la segunda mientras mama en el interior del marsupio. Si se saca prematuramente a una cría de la bolsa de la madre o si alguna muere, la blástula en diapausa reanuda su desarrollo y la hembra vuelve a estar en celo. En caso de resultar preñada, todo el proceso se repite. La primera cría no es totalmente destetada hasta aproximadamente cuatro meses después de que empieza a salir de la bolsa de su madre. (b) Órganos genitales de una hembra de canguro rojo. Después de la cópula los espermatozoides se mueven hacia arriba por los canales vaginales laterales. Generalmente, en el canal vaginal central suele haber una blástula. (c) Cría unida a un pezón. A medida que la cría va creciendo, las glándulas mamarias van aumentando de tamaño para poder producir volúmenes cada vez más grandes de leche. El joven continúa mamando en el pezón más grande. Obsérvese el tamaño relativamente grande de las extremidades anteriores de la cría, que son las que utiliza para desplazarse desde el útero hasta el marsupio.

(a) Modificado de Short, 1972. (b) Modificado de G. G. Sharman, 1967.



Los gallos son más sabrosos, los caballos son más tranquilos y los hombres cantan mejor si se les castra cuando aún son jóvenes. La castración consiste en la extirpación de las gónadas, es decir los ovarios o los testículos, y por lo tanto se puede realizar tanto en las hembras como en los machos. Al menos en los mamíferos, los testículos están suspendidos en el exterior del cuerpo y por lo tanto son más accesibles que los ovarios. La extirpación de las gónadas hace que no se puedan producir gametos, es decir, produce la esterilización, pero también hace que se eliminen los tejidos endocrinos asociados a las gónadas, por lo que también dejan de producirse algunas hormonas que, generalmente, intervienen en la fisiología y en ciertas pautas del comportamiento. Estas últimas consecuencias de la castración dependen de la edad a que ésta se realiza. Por regla general, cuanto más temprana sea la castración mayores consecuencias tendrá. Es evidente que las principales características sexuales de los individuos derivan de sus características genéticas principales, pero cuando se alcanza la madurez sexual también se ven afectados algunos tejidos somáticos. Las características sexuales secundarias aparecen junto con los comportamientos apropiados para que se desarrollen plenamente las características anatómicas de la pubertad.

En las aves, se puede llegar hasta las gónadas por uno de los flancos del cuerpo. Se realiza una pequeña incisión en la piel y la gónada sale al exterior desde su posición en la pared dorsal de la cavidad corporal. Los gallos jóvenes castrados se conocen como capones. Esta operación, además de producir un animal con una carne más sabrosa, también hace que pierda su agresividad, su comportamiento engreído y que moleste menos a sus compañeros de corral.

Un caballo bien desarrollado puede ser bastante agresivo, especialmente cuando está cerca de una yegua en celo, lo que para los criadores puede representar un problema, ya que a veces se producen cruces no buscados que pueden tener como consecuencia el nacimiento de potrillos con unas características que no son las deseadas por los criadores. Además, en ocasiones, las yeguas pueden empezar a producir progesterona y llegar a perder el

celo y el atractivo que ejercen sobre los sementales. Muchos de estos problemas pueden solucionarse castrando a los potros cuando aún son jóvenes. Esto también reduce la cantidad de luchas que se producen entre los machos, lo que resulta muy conveniente cuando están junto a los sementales o a caballos de carreras. Los castrados suelen tener un carácter tranquilo pero, por supuesto, son estériles y su valor disminuye. En ocasiones, un castrado puede hacer que su dueño gane bastante dinero o prestigiar una raza y en ese caso, el dueño, al pensar en la «pérdida de valor» de su animal, únicamente podrá pensar «por qué lo hice».

A lo largo de la historia, las heridas de guerra, los accidentes laborales, o heridas intencionadas causadas por ladrones o traidores, han provocado la castración de algunos hombres. Los hombres que por alguna circunstancia habían resultado castrados solían utilizarse como guardianes los serrallos, ya que estos eunucos resultaban ser «unos hombres bastante seguros». La castración deliberada de los niños antes de que alcanzasen la pubertad se puso de moda en Europa a finales del siglo XVII; de hecho, durante la primera mitad del siglo XVIII, esta práctica fue demasiado común, ya que sólo en Italia se castraba a más de 4000 niños anualmente. La causa de esta práctica fue el descubrimiento de que los niños castrados, al llegar a la edad adulta, podían alcanzar unas tonalidades muy especiales al cantar. El gusto por estas voces fue en aumento, primero en los coros y luego en la ópera. Estos cantantes eunucos, conocidos como «castrati» (L, pl. de *castrato*, castrado), poseían unas voces peculiares, ni de tenor (hombre) ni de soprano (mujer). Muchos de ellos fueron considerados como los «mejores cantantes de la historia». Algunos de los que desarrollaron estas voces especiales cantaron delante de muchedumbres entusiastas y de la realeza, alcanzando grandes éxitos y adquiriendo fama de «estrellas» en toda Europa.

¿Por qué tenían esas voces los castrati? Las cuerdas vocales están formadas por dos partes: una porción cartilaginosa firme y otra membranosa más flexible. El tono de la voz depende del tamaño, grosor y flexibilidad de estas partes. Las cuerdas vocales de los niños y niñas son aproxima-

damente del mismo tamaño, pero cuando se llega a la pubertad se producen muchos cambios fisiológicos y anatómicos, que se deben a los cambios endocrinos que ocurren en ese período. En los chicos, los altos niveles de andrógenos (producidos por las células intersticiales de los testículos), estimulan el desarrollo de las características sexuales secundarias, entre las que se encuentran el alargamiento y el engrosamiento de las cuerdas vocales, de los que dependerá el tono de la voz. En las chicas, las cuerdas vocales también se alargan y aumentan de grosor, pero bastante menos que en los chicos, lo que tiene como consecuencia que la mujer tenga una voz con un tono más alto que el hombre. Las cuerdas vocales de los jóvenes castrati se desarrollan de manera muy diferente a como lo hacen en los chicos y chicas normales. La parte membranosa de las cuerdas no se alarga, y mantiene la longitud que tenía en el niño. Se decía que los castrati tenían voces «no mundanas». Podían cantar en unos tonos más altos y dulces, y con más agilidad que la mayoría de las sopranos. No se sabe exactamente por qué estas características anatómicas producían estas voces peculiares (a la sociedad sólo le interesa el sonido, no la ciencia). Lo más probable es que se debiera a que las cuerdas vocales de los castrati eran más cortas y más delgadas que las de la mayoría de las mujeres. Esto, junto a los rigurosos entrenamientos a que se veían sometidos en los Conservatorios de Italia, producía esas voces «angelicales». Eran voces dulces y, al mismo tiempo, muy poderosas, lo que se debía, en parte, al mayor tamaño de la caja torácica, a la mayor capacidad pulmonar, y a la resistencia física a la vibración de las cuerdas vocales, que en la mayoría de los castrati era menor que en las mujeres.

No obstante, la castración también producía una serie de efectos secundarios. Los castrados tienden a acumular grasa subcutánea en zonas en las que generalmente lo hacen las mujeres (las caderas, las nalgas, y los pechos). El vello púbico suele adoptar una disposición similar a la que presenta en las mujeres (formando un parche) y no la propia de los hombres (más disperso). No les sale la barba. Los brazos y las piernas generalmente son bastante alargados. Normalmente, cuando se alcanza la pubertad, los



cartilagos epifisarios osifican, los huesos largos dejan de desarrollarse y cesa el crecimiento. No obstante, en ausencia de andrógenos, los huesos largos de los castrados continúan creciendo, por lo que estos sujetos terminan teniendo una «apariencia de eunucos» con una talla desproporcionada, lo que les sirvió para ser ridiculizados en caricaturas realizadas en el siglo XVII (Fig. 1). No se conoce el motivo por el que se empezó a castrar a los niños. Hay quien supone que se debió a que en los estados pontificios estaba prohibido que las mujeres cantasen en los coros de las iglesias, ya que en una carta del apóstol San Pablo se puede leer: «haced que vuestras mujeres guarden silencio en los Templos», pero las mujeres cantaban en algunas iglesias, especialmente en las zonas rurales. La «demanda de castrati» parece más relacionada con el encanto de sus voces. Aproximadamente, a mediados del siglo XV, surgió una forma muy complicada de cantar *a capella*, para la que hacían falta voces de «soprano», pero con gran resistencia y flexibilidad. Los chicos que aún no habían llegado a la pubertad eran entrenados para que pudiesen cantar de esta forma, pero según pasaba el tiempo hasta que se convertían en unos expertos en esta forma de cantar, también iban creciendo, llegaban a la pubertad y la voz se les volvía ronca. A medida que este estilo de canto se fue desarrollando durante el siguiente siglo, los castrati empezaron a reemplazar a estos niños cantores y empezaron a hacerse famosos por sus voces «espirituales», con las que «glorificaban a Dios» en las iglesias de Italia.

Los castrati gozaron de un gran prestigio y estaban mejor pagados. A finales del siglo XVI, la ópera surgió como un nuevo entretenimiento que se expandió y se hizo muy popular. Cuando los castrati empezaron a cantar en la ópera, los músicos escribieron partituras y libretos especiales para sus voces. Se desarrolló un nuevo tipo de ópera, la *ópera seria*, para que los castrati pudiesen lucir el poderío, la flexibilidad y la belleza de sus voces. Monteverdi, Scarlatti y Handel escribieron óperas para ser cantadas por castrati. Mozart compuso partes de *Indomeneo* (1781) y de *La Clemenza di Tito* (1791, el año en que murió) para que también fuesen cantadas por castrati. En la

actualidad hay una gran carencia de castrati (gracias a Dios). No obstante, éstas y otras muchas óperas barrocas aún se siguen representando y, generalmente, las partes compuestas para los castrati suelen ser interpretadas por sopranos y mezzosopranos, que hacen «papeles de hombres», si bien, la música no puede ser interpretada con los instrumentos para los que se compuso. Actualmente, sin castrati, el público no puede escuchar las mismas óperas que los compositores escribieron y que sí pudieron oír los públicos barrocos.

Hay que imaginarse lo que fue poder escuchar a Farinelli (Carlo Broschi, 1705-1782), uno de los más famosos castrati, todo un mito. Tenía una belleza andrógina y una gran estatura, lo que le permitía tener una presencia dominante, pero además poseía una voz que le permitió ser considerado como el mejor interprete de todos los tiempos, por su belleza, pureza, flexibilidad y fuerza. Se sabe que podía alcanzar unos registros de tres octavas y media y entonar 250 notas en una sola respiración. Los públicos de la época se entusiasmaron con las maravillas de su voz y tras una representación solían sacarlo a hombros y gritaban «*eviva il coltello*» («viva el cuchillo»).

A pesar de la abundancia y popularidad de los castrati, la castración deliberada fue oficialmente prohibida. La Iglesia Católica castigaba con la excomunión a cualquiera que castrase intencionadamente a un niño. Pero la fama y la riqueza seguían siendo muy tentadoras. Para complacer a la Iglesia, cada castrati tenía una historia sobre la forma en que «había perdido» los testículos. Unos habían sido castrados tras una caída del caballo, otros decían que habían sido atacados por un jabalí. Se utilizaban como excusa las historias más simples y fantásticas. Un castrati llegó a afirmar que había sido atacado por un grupo de gansos que le habían picoteado repetidamente los testículos. Los musicólogos estiman que durante el período de máximo esplendor del Barroco, el 70% de los cantantes de ópera eran castrados. Debido a la prohibición realizada por la Iglesia, los instrumentos y métodos que se empleaban para realizar la castración no están bien documentados. Aparentemente, se extirpaban ambos testículos o se suprimía el riego sanguíneo hacia ellos. Tras la administra-

ción de alguna droga, por ejemplo opio, el niño era introducido en un baño con agua caliente y entonces se realizaba la operación cuando el niño estaba sedado.

No todos los niños emasculados fueron grandes cantantes de ópera. Muchos de ellos nunca llegaron a desarrollar una voz que les permitiese hacerse ricos. Terminaban cantando en coros locales o como profesores de canto. Pero los que alcanzaban el éxito, como Farinelli, fueron muy ricos y tuvieron fama internacional. Igual que ocurre con los actuales deportista o con los cantantes de moda, tenían «clubes de fans», cuyos miembros llevaban medallones con la imagen de su ídolo castrati. Las mujeres los adoraban, tanto por su maravillosa voz como por su romántica apariencia andrógina, y además tenían una gran reputación no sólo en los escenarios, sino también en los dormitorios. ¿Pero estaban los castrati preparados para esos momentos? ¿Podían tener erecciones y orgasmos? Probablemente sí, pero no se puede asegurar. La potencia sexual depende de la mente y de las exigencias sociales, así como de las gónadas. Los castrati estaban socialmente considerados como muy deseables, pero siempre estaban sometidos a la presión de tener que actuar de manera satisfactoria. Es evidente que no todos tenían las mismas habilidades sexuales, igual que sucede en los hombres no mutilados, y dependían fundamentalmente de la edad a que habían sido castrados. Es evidente que eran estériles, ya que no podían producir espermatozoides. Es probable que éste fuese precisamente su atractivo; las mujeres podían coquetear con ellos sin el miedo a un embarazo no deseado.

Los castrati continuaron cantando en las iglesias italianas hasta algo después de finalizar el siglo XIX. En 1922 a la edad de 64 años murió Alexandro Moreschi, director del coro de la Capilla Sixtina, el último castrati. No se conserva ninguna grabación de su voz en buenas condiciones, ya que únicamente nos ha llegado un disco rayado, que se grabó casi al final de su vida. Es posible que mediante voces sintetizadas por ordenador se pueda recrear electrónicamente lo que el público de la ópera pudo escuchar en directo durante más de dos siglos. Mientras tanto, los chicos «deben tener cuidado con las manadas de gansos».



En muchas comedias se utilizaba, y ocasionalmente se sigue empleando, la frase «el conejo murió», para referirse a una prueba de embarazo con un resultado positivo. Estas pruebas no son muy antiguas y es evidente que ningún conejo muere cuando una de ellas es positiva. La mayoría de las pruebas del embarazo se basan en la detección de la gonadotropina coriónica (GC), una hormona que empieza a producirse a partir del trofoblasto casi inmediatamente después de que el embrión se haya implantado en la pared del útero, cuando tiene una edad de unos seis días. Como todas las hormonas, la GC circula por la sangre y parte de ella se elimina en la orina. La orina debe analizarse para saber si hay GC en ella (lo que implica que el embarazo se ha producido) o no (el embarazo no se ha producido). En las primeras pruebas del

embarazo se utilizaba un conejo, y de ahí viene la frase antes mencionada. Cuando se realizaba esta prueba se hacía aprovechando el que la ovulación en el conejo no se produce hasta que se secreta hormona luteinizante (LH). Resulta que la GC imita a la LH y provoca la ovulación en el conejo. Así, se tomaba cierta cantidad de orina de la mujer y se inyectaba en la sangre de un conejo. Si la mujer estaba embarazada, entonces la GC presente en su orina estimulaba la ovulación cuando era inyectada en el conejo. Se inspeccionaban los ovarios del conejo después de la inyección. Si se encontraban evidencias de que la ovulación se había producido, en ese caso la mujer estaba embarazada. Técnicamente el conejo tenía que morir para que le pudiesen examinar los ovarios, pero su muerte no era por sí misma una señal de

embarazo. En otras pruebas del embarazo se utilizaban ranas. La GC imitaba a las hormonas que estimulan a la rana a poner sus huevos. Las pruebas que se utilizan actualmente son bastante más simples. Se mezclan anticuerpos anti-GC con la orina de la mujer. Si se produce aglutinación, es señal de que en la orina hay GC y, por tanto, la prueba resulta positiva e indica que la mujer está embarazada. Esta prueba no es muy sensible y sólo puede detectar la GC cuando ésta presente con una concentración alta, como la que se alcanza a los dos o tres meses del embarazo. En la actualidad hay pruebas que pueden detectar el posible embarazo durante el primer mes. Estas pruebas pueden comprarse en las farmacias e incluso en algunos supermercados, y «ya no se necesitan ni los conejos ni las ranas».

la siguiente cópula viajan por los canales laterales de la vagina, por lo que no se encuentran con el embrión. Después del nacimiento, el pequeño emigra hasta el marsupio y empieza a mamar en uno de los pezones. A través de unos nervios aferentes que llegan hasta la hipófisis, el estímulo de la succión hace que se libere prolactina y que disminuya la producción de gonadotropina. Como consecuencia de estos cambios hormonales, se inhibe el cuerpo lúteo del ovario y disminuye la producción de progesterona. En ausencia de progesterona, el útero no continúa favoreciendo el desarrollo de la próxima blástula. El desarrollo se detiene y la blástula comienza una **diapausa embrionaria** (Capítulo 14). Cuando el joven que hay creciendo en el interior del marsupio empieza a intentar salir de la bolsa de la madre, la intensidad del estímulo de la succión va decreciendo, el nivel de hormona gonadotrópica aumenta, estimulando al cuerpo lúteo, y aumentando el nivel de progesterona. La hembra inicia un período de estro y se aparea. La blástula en diapausa reanuda su desarrollo y se completa la gestación. El recién nacido se dirige hacia el marsupio y se sujeta al pezón que en ese momento esté libre. De nuevo, el estímulo de la succión para el desarrollo de la blástula siguiente, que inicia su fase de diapausa embrionaria. Durante el período de lactancia la composición de la leche va cambiando. El contenido en grasas va aumentando a medida que el joven va creciendo. Si uno de los pequeños muere o se saca del marsupio, el nivel de prolactina desciende y aumenta la secreción de gonadotropinas por parte de la hipófisis; como consecuencia de ello, el cuerpo lúteo se reactiva, la secreción de progesterona aumenta y el desarrollo de la blástula se reanuda. La hembra inicia un nuevo estro y se vuelve a aparear. No obstante, algunos factores ambientales, como un fotoperíodo corto, pueden tener un efecto similar al de un joven mamando. Si el joven del marsupio se saca durante el otoño, la blástula puede no reiniciar su desarrollo hasta la siguiente primavera.

### Metamorfosis de los anuros

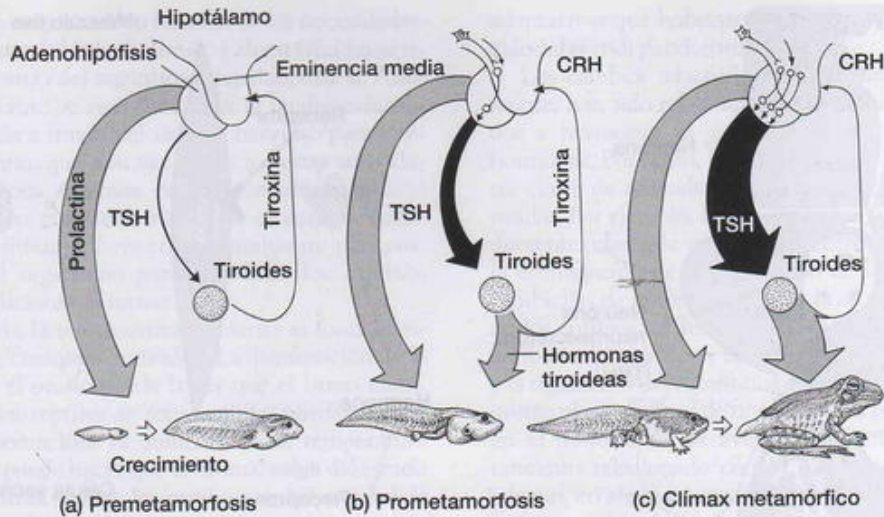
La metamorfosis de los anuros es un excelente ejemplo de coordinación de un proceso fisiológico complejo, en el que están

implicados el sistema nervioso, una serie de secreciones y ciertas respuestas vasculares controladas por el sistema endocrino. Los renacuajos pasan por tres estados de desarrollo (Fig. 15.25a-c). El primer estado, de **premetamorfosis**, se caracteriza por el crecimiento del tamaño del cuerpo. En el segundo estado, de **prometamorfosis**, el cambio más llamativo es el desarrollo de las extremidades posteriores, aunque el cuerpo aún continúa creciendo algo más. En el tercer estado, de **clímax metamórfico**, el renacuajo se transforma en una rana joven. Le aparecen las patas anteriores, pierde el pico y se reabsorbe la cola. En cada estado intervienen una serie de hormonas, fenómenos del desarrollo y partes del sistema nervioso.

Durante la premetamorfosis, la adenohipófisis produce grandes cantidades de prolactina, que estimula el crecimiento e inhibe la metamorfosis. La adenohipófisis también produce pequeñas cantidades de hormona estimulante del tiroides (TSH), sin intervención del hipotálamo. La TSH estimula al tiroides para que secrete tiroxina pero no en una cantidad suficiente como para que se inicie la metamorfosis. Durante este estado temprano del desarrollo la eminencia media no responde a la tiroxina y permanece sin desarrollarse. Así, durante la premetamorfosis, el renacuajo aumenta su tamaño pero sufre pocos cambios (Fig. 15.25a). Durante la prometamorfosis, la eminencia media comienza a responder a la tiroxina y empieza a desarrollarse, apareciendo en ella un pequeño pero bien formado sistema porta, que permite que las neurohormonas puedan llegar desde el hipotálamo a la adenohipófisis. Una neurohormona, la **hormona liberadora de corticotropina (CRH)** favorece la secreción de cantidades cada vez mayores de TSH. Al aumentar el nivel de TSH el tiroides se ve estimulado para producir más tiroxina. En este momento la metamorfosis progresa mediante otra serie de cambios. La transformación acelerada de la tiroxina ( $T_4$ ) en  $T_3$ , junto con la aparición de receptores sobre las células diana, sensibles a la hormona tiroidea, provocan el desarrollo de las extremidades posteriores (Fig. 15.25b).

Todos estos fenómenos generan un sistema de retroalimentación positiva en el que el aumento del nivel de tiroxina hace





**FIGURA 15.25 Metamorfosis de los anuros.** (a) El estado de premetamorfosis se caracteriza por tener un nivel elevado de prolactina, que actúa estimulando el crecimiento del renacuajo, y unos niveles bajos de hormona estimulante del tiroides (TSH) y de hormonas tiroideas. (b) En el estado de prometamorfosis entran en juego la eminencia media y el sistema porta asociado, lo que permite que el hipotálamo ejerza una influencia sobre la adenohipófisis. Como consecuencia de ello aumenta el nivel de hormona liberadora de corticotropina (CRH), lo que a su vez estimula el aumento de los niveles de hormonas tiroideas. Por su parte, las hormonas tiroideas estimulan el desarrollo de las extremidades posteriores. (c) En el clímax metamórfico entran en acción más rutas vasculares a nivel de la eminencia media, ahora de mayor tamaño, lo que hace que aumente la secreción de TSH. El resultado es un aumento del nivel de tiroxina que estimula la metamorfosis del renacuajo hasta convertirse en un joven. No se representan las vías de estimulación de las glándulas adrenales y, por tanto, los efectos de aceleración de los corticoides adrenales sobre la metamorfosis de los renacuajos de mayor edad. Tampoco se representa el aumento del nivel de la hormona liberadora de la tirotrópina (TRH), desde el hipotálamo, que inhiben progresivamente a la prolactina.

que la eminencia media responda desarrollando más vasos en su sistema porta, de manera que se libera más CRH hacia la adenohipófisis. La llegada de una mayor cantidad de CRH estimula la secreción de TSH y ésta, a su vez, hace que se produzca más tiroxina. Como si se tratase de una bola de nieve, el nivel de tiroxina va aumentando hasta que se alcanza el clímax metamórfico. Los corticoides adrenales (esteroides) inhiben el inicio de la metamorfosis, pero a medida que aumentan los niveles de hormonas tiroideas y se desarrollan los receptores de las células diana, los corticoides adrenales también estimulan la aceleración de la metamorfosis en los renacuajos de mayor edad. En los primeros modelos que se propusieron sobre el control endocrino de la metamorfosis de los anuros, se creía que los niveles de prolactina disminuían a medida que aumentaban los de tiroxina, pero parece que esto no es cierto ya que el nivel de prolactina permanece alto durante el clímax metamórfico, al menos en las ranas, pero su efecto inhibitorio sobre la metamorfosis se anula por el elevado nivel de tiroxina.

### Fundamentos del control hormonal

El crecimiento y la metamorfosis de los anuros ilustran algunas de las características fundamentales del control hormonal. En primer lugar, las hormonas no sólo actúan ejerciendo una influencia positiva sobre los correspondientes tejidos diana, ya que también pueden controlar algunos procesos mediante la inhibición de los tejidos diana. En segundo lugar, un tejido diana, como por ejemplo la eminencia media, responde a las hormonas solamente después de que los primeros estados del desarrollo se han completado. En tercer lugar, el control endocrino se debe no sólo a la presencia o ausencia de una hormona, sino también a los cambios en su concentración. Por último, el

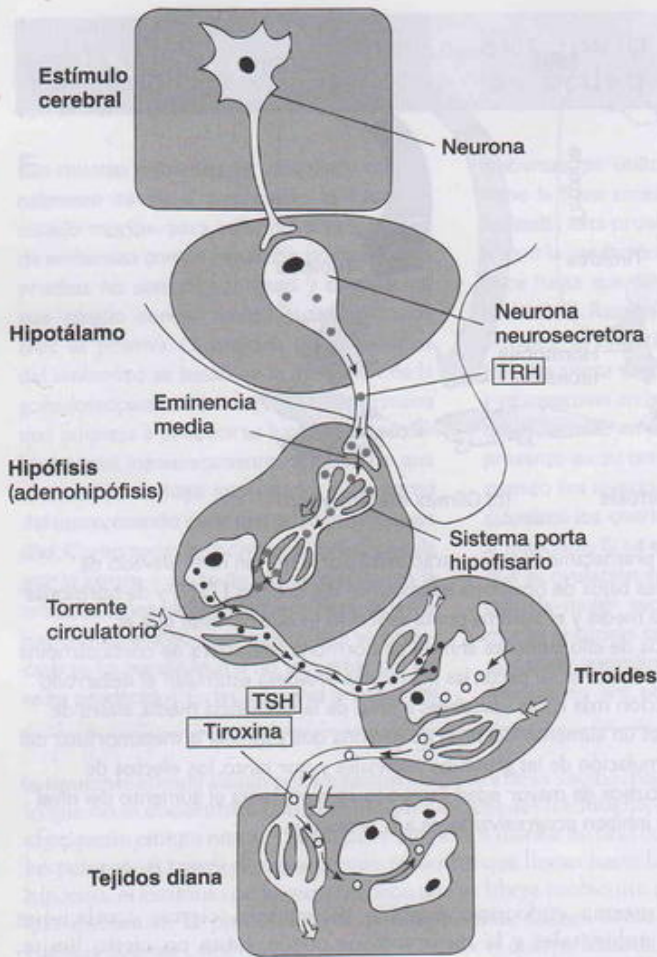
sistema endocrino también responde a ciertas condiciones ambientales y la metamorfosis puede, hasta un cierto límite, alargarse o acortarse. Si un renacuajo se coloca en un medio inusualmente frío o sin los suficientes nutrientes, el crecimiento y la metamorfosis se retardan.

### Conexión funcional y estructural

Los sistemas endocrino y nervioso están funcionalmente conectados a través del hipotálamo, que se encuentra en el cerebro medio. Este punto del sistema endocrino se encuentra bajo la influencia del sistema nervioso central; así, por medio del sistema endocrino el sistema nervioso ejerce, indirectamente, su control sobre los tejidos diana.

La conexión fisiológica entre los sistemas nervioso y endocrino se realiza por medio de neuronas neurosecretoras, así denominadas debido a que tienen propiedades tanto de las células nerviosas (transportan impulsos nerviosos) como de las células endocrinas (secretan compuestos químicos en la sangre). Bajo la influencia de los centros superiores del cerebro, las células neurosecretoras del hipotálamo secretan sus hormonas en el pequeño sistema porta que se inicia en la eminencia media. Cuando llegan a la pars distalis, estas hormonas de neurosecreción estimulan o impiden la secreción de otras hormonas de la hipófisis. Las hormonas secretadas por la hipófisis pueden, a su vez, afectar directamente a los tejidos diana o también pueden estimular otros órganos endocrinos para que produzcan una tercera hormona, que será transportada hasta los correspondientes tejidos diana. Por ejemplo, la CRH, una neurohormona, provoca la liberación de TSH, que a su vez estimula al tiroides para que libere tiroxina, la hormona que afecta finalmente a los tejidos diana (Fig. 15.26).

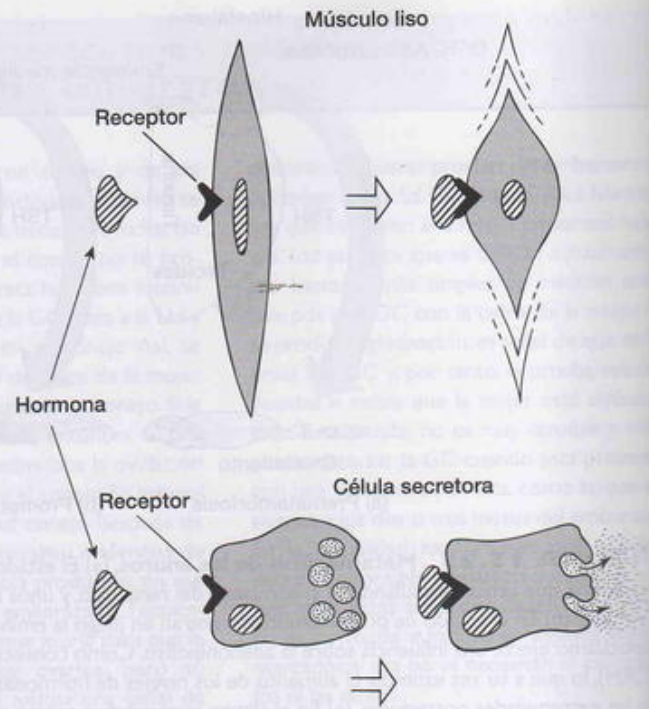




**FIGURA 15.26** Esquema de la forma en que las neuronas del cerebro influyen sobre los tejidos diana a través de glándulas endocrinas intermedias.

### Respuesta de los tejidos diana

Las acciones de una hormona sobre los tejidos, generalmente, son bastante específicas y la capacidad de un tejido para responder a una hormona depende de unos **receptores** que la reconocen (Fig. 15.27). Estos receptores pueden estar localizados en la membrana celular o en el citoplasma. Los tejidos que carecen de estos receptores no responden a las hormonas. Para que produzca un efecto, una hormona debe unirse al receptor adecuado en el interior o sobre células específicas para cada hormona. El complejo hormona-receptor ejerce una influencia estimulando ciertas reacciones de síntesis o de degradación. Por ejemplo, el nivel de andrógenos aumenta cuando los chicos alcanzan la pubertad, pero la respuesta concreta al aumento de dichos niveles depende de la presencia de los receptores en los tejidos diana que se estimularán para que se produzca una diferenciación celular y se desarrollen las características sexuales secundarias. Los folículos pilosos de las axilas, del pubis, de la cara y del pecho responden aumentando el ritmo de crecimiento del pelo. En las chicas, las células de las glándulas mamarias y los conductos galactóforos tienen los receptores que les permiten responder al aumento del nivel en sangre de estradiol, pero el resto de las glándulas del cuerpo no responden a ello.



**FIGURA 15.27** Localización de los receptores para las hormonas. Tanto las células musculares como las secretoras poseen puntos receptores, que para algunas hormonas se encuentran situados en la membrana plasmática, mientras que los receptores para otras, como los esteroides, están situados en el citoplasma. La hormona apropiada se une a su receptor en la célula diana y a través de una cadena de reacciones metabólicas, se produce la respuesta celular adecuada. La evolución ha afectado más a los receptores que a las hormonas propiamente dichas. El desarrollo de un punto receptor apropiado hace que la célula diana pueda responder a la influencia del sistema endocrino. La pérdida de los receptores suprime el posible control endocrino.

Por último, las hormonas influyen en los tejidos diana alterando el ritmo de la división celular o estimulando o inhibiendo la síntesis de nuevos compuestos. Distintos tipos celulares responden de diferente manera a una misma hormona; por ejemplo, los músculos lisos pueden responder a una hormona mediante contracciones, mientras que una glándula puede responder ante la misma hormona liberando su producto de secreción (Fig. 15.27). Aunque la naturaleza de las hormonas es importante en el control endocrino del metabolismo, también lo es la naturaleza de los correspondientes tejidos diana. La LH es químicamente idéntica en los machos y en las hembras, aunque interviene en diferentes procesos. La LH estimula la ovulación en las hembras, mientras que la misma hormona, estimula el crecimiento de las células intersticiales de los testículos. Estas diferencias funcionales se deben fundamentalmente a las que existen entre los tejidos diana, no a que se trate de distintas hormonas.

### El sistema endocrino y el ambiente

El sistema endocrino regula los procesos fisiológicos, coordina el desarrollo embrionario, interviene en la regulación de los



niveles de minerales y nutrientes en función de las necesidades, estimula el crecimiento y el metabolismo, y sincroniza las actividades que realizan partes del organismo alejadas entre sí. Además, el sistema endocrino se ve influido por el medio externo, pues el ambiente actúa a través del sistema nervioso para alterar al sistema endocrino, que a su vez afecta a ciertas actividades fisiológicas, provoca cambios en el comportamiento, o ambas cosas. Junto con el sistema nervioso, el sistema endocrino actúa como un intermediario entre el ambiente y los procesos fisiológicos del organismo para coordinar los cambios internos con las condiciones externas.

Para los ectotermos, la temperatura ambiente es fundamental para poder realizar cualquier actividad. La disminución de la temperatura durante el otoño puede hacer que el ritmo metabólico disminuya, y los reptiles de zonas cálidas pueden entrar en un estado de hibernación. El aumento de la temperatura durante la primavera puede hacer que el animal salga del estado de hibernación. De forma similar, los cambios en la cantidad de horas de luz pueden afectar al sistema endocrino, aparentemente, a través de los ojos o del órgano pineal (epífisis). En muchos tetrápodos, el aumento de la duración de las horas de luz puede estimular la reproducción. La disminución de las horas de luz puede hacer que se produzcan cambios fisiológicos que conducen a que aumente la acumulación de grasa, a que se produzca la hibernación o que se inicie la emigración hacia otros lugares de un clima más cálido. El ambiente social también puede afectar al sistema endocrino. Por ejemplo, las hembras de los lagartos muestran síntomas de aceleración de la actividad de los ovarios, lo que se conoce como **recrudescimiento**, si se ven expuestas a los cortejos de los machos, pero el recrudescimiento se retrasa si las hembras ven las exhibiciones territoriales de los machos. Por lo tanto, el sistema endocrino sirve de conexión entre los cambios fisiológicos, especialmente los relacionados con los ciclos estacionales, y los cambios del ambiente. En este sentido, tanto la fisiología como el comportamiento responden de la mejor manera posible a las condiciones ambientales.

## Evolución

La evolución del sistema endocrino incluye una serie de cambios filogenéticos en las hormonas, los órganos endocrinos y los tejidos diana. Como ya se ha indicado en la primera parte de este capítulo, la estructura de los órganos endocrinos es bastante variable. En los anamniotas algunos órganos endocrinos tienden a estar distribuidos en «manchas» y dispersos, en comparación a la disposición «más compacta» que presentan en los amniotas, en los que los componentes de las glándulas adrenales se disponen como glándulas independientes, cada una de ellas con tejido adrenal y tejido cromafín. En los amniotas estos componentes forman la corteza y la médula de unas glándulas adrenales compuestas. La incorporación de células parafoliculares en el tiroides es otro ejemplo de una mezcla evolutiva de componentes que en los vertebrados inferiores se disponen como glándulas separadas. La localización de los islotes pancreáticos en el interior del páncreas es otro ejemplo más de un órgano compuesto en el que se han combinado tejidos endocrinos y exocrinos. Poco es lo que se sabe sobre el significado funcional de estas combinaciones, y aunque sí sabemos que la combinación de diferentes glándulas permite que unas influyan directamente sobre otras, y que esto posibilita el que la coordinación de sus respectivas actividades sea más eficaz. No obstante, aún no están claras las ventajas

adaptativas que habrían favorecido el desarrollo evolutivo de glándulas independientes.

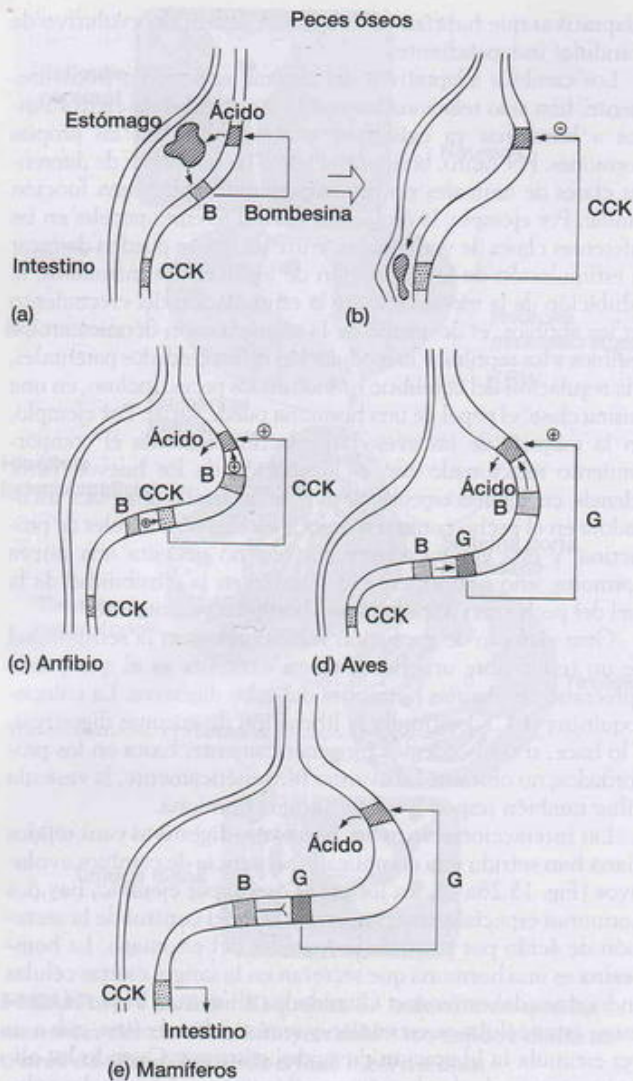
Los cambios adaptativos del sistema endocrino, frecuentemente, han sido relacionados con la sensibilidad de ciertos tejidos a hormonas ya existentes y no cambios en las propias hormonas. Por tanto, la similitud entre las hormonas de diferentes clases de animales no necesariamente implica una función similar. Por ejemplo, la prolactina tiene diferentes papeles en las diferentes clases de vertebrados, entre los que se pueden destacar la estimulación de la producción de leche en los mamíferos, la inhibición de la metamorfosis y la estimulación del crecimiento en los anfibios, el desarrollo de la pigmentación dérmica en los anfibios y los reptiles, y la modulación de los cuidados parentales, y la regulación del equilibrio hídrico en los peces. Incluso, en una misma clase, el papel de una hormona puede variar. Por ejemplo, en la mayoría de las aves, la prolactina estimula el comportamiento relacionado con la incubación de los huevos, pero, además, en algunas especies de aves se desarrolla una placa incubadora en el pecho como respuesta a los elevados niveles de prolactina, y ésta es una adaptación que no necesita una nueva hormona, sino simplemente un cambio en la sensibilidad de la piel del pecho con respecto a una hormona ya existente.

Otro ejemplo de evolución relacionado con la sensibilidad de un tejido ante una hormona ya existente es el que puede apreciarse en algunas hormonas del tubo digestivo. La colecistoquinina (CCK) estimula la liberación de enzimas digestivas, y lo hace, si retrocedemos filogenéticamente, hasta en los procordados; no obstante, al avanzar filogenéticamente, la vesícula biliar también responde a esta antigua hormona.

Las interacciones entre las hormonas digestivas y sus tejidos diana han sufrido una complicada secuencia de cambios evolutivos (Fig. 15.28a-e). En los peces óseos, por ejemplo, hay dos hormonas especialmente importantes en el control de la secreción de ácido por parte de las paredes del estómago. La **bombesina** es una hormona que secretan en la sangre ciertas células endocrinas del estómago. Cuando los alimentos llegan al estómago estas células se estimulan y secretan bombesina, que a su vez estimula la liberación de ácidos gástricos. Cuando los alimentos pasan desde el estómago al intestino delgado, las células productoras de CCK del intestino se estimulan y secretan CCK, que transportada por la sangre hasta el estómago actúa inhibiendo la liberación de más ácidos gástricos hacia el interior del estómago, ahora vacío (Fig. 15.28a,b).

En los anfibios las células productoras de CCK se localizan tanto en el estómago como en el intestino. Las células productoras de bombesina se encuentran en el estómago pero, en lugar de entrar en el torrente circulatorio, como sucede en los peces, la bombesina estimula directamente a las células productoras de CCK adyacentes, e incluso a las células gástricas de las paredes del estómago, que responden a la estimulación de la CCK, pero también a la estimulación directa de la bombesina, y secretan ácido en el interior del estómago (Fig. 15.28c). En los mamíferos, en las aves y probablemente también en los reptiles, las células productoras de CCK se encuentran únicamente en el intestino. En lugar de estas células, en el estómago hay células productoras de gastrina (Fig. 15.28d,e). En la mayoría de los amniotas es la gastrina y no la CCK la hormona que estimula la producción de ácido a partir de las paredes del estómago y las células del estómago que secretan bombesina estimulan a las células vecinas productoras de gastrina. En los mamíferos las células secretoras de bombesina son células neurosecretoras que poseen axones cortos, que se extienden hasta las células secretoras de gastrina y las estimulan para que produzcan dicha hormona.





**FIGURA 15.28 Evolución del control gastrointestinal por el sistema endocrino.** (a) Peces óseos. Al llegar los alimentos al estómago de un pez óseo, las células productoras de bombesina se estimulan y secretan su hormona en la sangre (B), lo que hace que aumente la secreción de ácidos gástricos. (b) Cuando los alimentos llegan al intestino de un teleosteo, las células productoras de CCK se estimulan y liberan CCK, que inhibe la secreción de más ácidos gástricos. (c) Anfibios. Obsérvese que hay células productoras de CCK tanto en el intestino, como en los peces óseos, como en el estómago. Las células productoras de bombesina liberan una secreción que se difunde hacia las células adyacentes y estimula directamente a las células productoras de CCK para promover así la secreción de ácido gástrico. (d) Aves (y probablemente también reptiles). Sólo hay células productoras de CCK en el intestino. En el estómago han sido reemplazadas por células secretoras de gastrina (G). (e) Mamíferos. Las células secretoras de bombesina, o las derivadas de ellas, estimulan a las células productoras de gastrina mediante un contacto químico directo.

En esta secuencia, hay varios cambios filogenéticos evidentes. En primer lugar, en los peces la CCK inhibe la secreción de ácidos gástricos, mientras que en los anfibios la estimula. En contraste con estas dos situaciones, en los amniotas la gastrina

sustituye a la CCK como hormona que estimula la liberación de ácidos gástricos. En segundo lugar, las células productoras de bombesina, que en los peces secretan su hormona en la sangre, en los mamíferos se transforman en células neurosecretoras, que activan a los tejidos gástricos adyacentes. La bombesina además de su acción en el estómago tiene otros muchos efectos, entre los cuales se pueden citar los siguientes: interviene en la termorregulación, en la actividad de la hipófisis y en los movimientos del tubo digestivo. Las ventajas de este cambio filogenético (la transformación de las células productoras de bombesina desde tener un papel endocrino a otro neurosecretor), probablemente, estén relacionadas con su localización y estimulación más directa, de manera que no se produzcan interferencias con los demás efectos endocrinos de la bombesina.

La sustitución de la CCK por la gastrina como hormona controladora de las secreciones gástricas probablemente hizo que la digestión ganase eficacia. La CCK se originó como una hormona intestinal importante para el procesamiento de los alimentos. Cuando se desarrolló un estómago diferenciado, las células productoras de CCK se localizaban tanto en el intestino, como en el estómago y, en ambos sitios, podían ser estimuladas por la llegada de los alimentos. Pero los papeles del estómago y el intestino en el procesado de los alimentos son diferentes, sobre todo en los vertebrados superiores (Capítulo 13). Al quedar sólo las células productoras de CCK del intestino y al haberse desarrollado las células productoras de gastrina en el estómago, las fases gástrica e intestinal de la digestión ya podían controlarse independientemente.

Químicamente la CCK de los mamíferos es similar a la de los peces, de manera que la hormona como tal ha evolucionado muy poco, no obstante, se han producido unos cambios significativos en el control endocrino de la digestión en el estómago y en el intestino. Se ha desarrollado la gastrina y las células secretoras de bombesina han cambiado sus rutas de actuación, ya que ésta ha pasado de ser por vía sanguínea a ser una estimulación neural directa.

En algunos casos, la evolución ha hecho que se produzcan cambios estructurales importantes en ciertas hormonas o que moléculas «viejas» se hayan adaptado para cumplir funciones hormonales. Por ejemplo, la epinefrina procede de la modificación de un solo aminoácido (tirosina), actúa como neurotransmisor que los axones liberan localmente en los espacios sinápticos, pero las glándulas adrenales también liberan epinefrina en la sangre, que en este caso actúa como hormona y tiene efectos sobre tejidos diana distantes. En el sistema endocrino, los mensajeros químicos coordinan ciertas actividades internas recorriendo grandes distancias a través del sistema circulatorio; en el sistema nervioso, los mensajeros químicos sólo recorren distancias cortas, los espacios que hay entre las neuronas y las células efectoras. Así, el sistema nervioso, igual que el endocrino, regula las actividades corporales y la base funcional es la misma: la liberación de mensajeros químicos que afectan a los efectores. Por lo tanto, a continuación se tratará el sistema nervioso (Capítulo 16).

## Resumen

El sistema endocrino inicia y coordina las actividades internas del organismo, está formado por glándulas endocrinas sin conductos, que liberan hormonas en los vasos sanguíneos, que transportan estos mensajeros químicos hasta los tejidos diana que afectan. En general, cada glándula endocrina importante puede regular varias actividades del cuerpo, en diversas épocas



del desarrollo del individuo y de distintas maneras en los diferentes grupos filogenéticos. La glándula tiroides regula el ritmo metabólico, la metamorfosis, el crecimiento y la reproducción. La glándula ultimobranquial y la paratiroides actúan antagonicamente para construir o para deshacer la matriz del hueso, ya que afectan a la deposición y a la reabsorción del calcio, respectivamente. La glándula adrenal está formada por dos tipos de tejidos: el adrenocortical produce las hormonas corticoesteroides que afectan a la retención de agua, al metabolismo y a la reproducción; el tejido cromafín produce las catecolaminas que preparan el organismo para una actividad vigorosa. Los islotes pancreáticos producen sobre todo insulina, que está implicada con el metabolismo de la glucosa y con el de las grasas. La glándula pituitaria se desarrolla a partir de la unión de partes embrionarias de la cresta neural (infundíbulo) y ectodérmicas (bolsa de Rathke), que en el adulto dan lugar, respectivamente, a la neurohipófisis, que ejerce una influencia a través de sus neuronas neurosecretoras, y a la adenohipófisis. Las hormonas hipofisarias afectan a las contracciones de los músculos lisos y a la conservación de agua (neurohipófisis), así como al crecimiento, la reproducción y a los melanóforos (adenohipófisis). La actividad propia del tubo digestivo es regulada por las hormonas que se liberan desde sus paredes, para coordi-

nar el paso de los alimentos y el vertido de los productos químicos digestivos. Las hormonas liberadas desde el riñón participan en la regulación de la presión arterial y la producción de eritrocitos.

Generalmente, el sistema endocrino regula la actividad de los órganos internos como el sistema digestivo; ayuda a iniciar y a establecer la secuencia de acontecimientos del desarrollo tales como la metamorfosis o el inicio de la aparición de las características sexuales secundarias; también ajusta el organismo a su ambiente. Los desafíos inmediatos se resuelven con ajustes internos del ritmo metabólico, el equilibrio hídrico y del estado de alerta. Los cambios estacionales van parejos a la preparación para la migración o la hibernación, o a la preparación para las actividades reproductoras.

La evolución del sistema endocrino de los vertebrados incluye la aparición de moléculas nuevas que adquieren funciones hormonales. Ciertas moléculas que son subproductos de las actividades fisiológicas normales a menudo se comportan como mensajeros químicos. Las glándulas endocrinas se han desarrollado, sobre todo por cambios anatómicos, a veces en varios órganos. Desarrollando sensibilidad a las señales hormonales de la circulación, los tejidos diana son la parte evolutiva más activa del sistema endocrino.

---

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Barbier, P. 1996 (trans.). *The world of the castrati: The history of an extraordinary operatic phenomenon*. Londres: Souvenir Press.
- Bentley, P. J. 1998. *Comparative vertebrate endocrinology*. 3.<sup>a</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Binkley, S. 1988. *The Pineal: Endocrine and non-endocrine function*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Cripps, A. P. 1990. A new stem craniate from the Ordovician of Morocco and the search for the sister group of the Craniata. *Zool. J. Linn. Soc.* 100:27-71.
- Gorbman, A. 1999. Brain-Hatschek's pit relationships in amphioxus species. *Acta Zool.* 80:301-5.
- Johnsen, A. H. 1998. Phylogeny of the cholecystokinin/gastrin family. *Front. Neuroendocrin.* 19:73-99.
- Norris, D. O. 1997. *Vertebrate endocrinology*. 3.<sup>a</sup> ed. San Diego: Academic Press.
- Nozaki, M., y A Gorbman. 1992. The question of functional homology of Hatschek's pit of amphioxus (*Branchiostoma belcheri*) and the vertebrate adenohypophysis. *Zool. Sci.* 9:387-95.
- Sheridan, M. A., y S. A Sower. 2000. A tribute to Erika M. Plisetskaya: New insights on the function and evolution of gastroenteropancreatic hormones. Introduction to the Symposium. *Amer. Zool.* 40:161-64.
- Sower, S. A 1998. Brain and pituitary hormones of lampreys, recent findings and their evolutionary significance. *Amer. Zool.* 38:15-38.

---

## ENLACES EN INTERNET

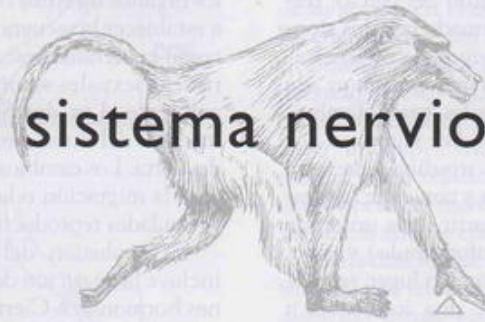
Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

The Endocrine System  
Vertebrates: Macroscopic Anatomy of the Endocrine System



# CAPÍTULO 16

## El sistema nervioso



### INTRODUCCIÓN

Tipos de células del sistema nervioso

*Neuroglía*

*Neuronas*

Transmisión de la información

Células neurosecretoras

### SISTEMA NERVIOSO PERIFÉRICO

Nervios espinales

Nervios craneales

Evolución

Funciones del sistema nervioso periférico

*Reflejos espinales*

*El sistema nervioso autónomo*

### SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

Embriología

Médula espinal

*Reflejos espinales*

*Tractos espinales*

Encéfalo

*Filogenia*

*Forma y función*

*Asociaciones funcionales de las partes del sistema nervioso central*

### RESUMEN

## Introducción

El sistema nervioso está dividido en un **sistema nervioso central (SNC)**, formado por el encéfalo y la médula espinal, y un **sistema nervioso periférico (SNP)**, formado por todo el tejido nervioso, no incluido en el SNC. El sistema nervioso recibe los estímulos captados por uno o más **receptores** y transmite información hasta uno o más **efectores** que responden al estímulo. Hay **efectores mecánicos**, como los músculos, y **efectores químicos**, como las glándulas. Así, las respuestas del sistema nervioso pueden ser contracciones musculares o glandulares. El sistema nervioso regula las actividades de los animales mediante la integración de la información sensorial inmediata con la información almacenada procedente de experiencias anteriores, y mediante la transformación de las informaciones pasadas y presentes en acciones de los efectores.

El sistema nervioso está formado por varios millones de células, cada una de las cuales puede estar conectada con miles de otras células nerviosas, de manera que el número total de interconexiones es astronómico. Por este motivo, el estudio de la función del sistema nervioso se debe basar, tanto en los aspectos fisiológicos, como en los puramente científicos.

La tarea es formidable, pero no imposible. Comenzaremos estudiando los principales componentes celulares del sistema nervioso.

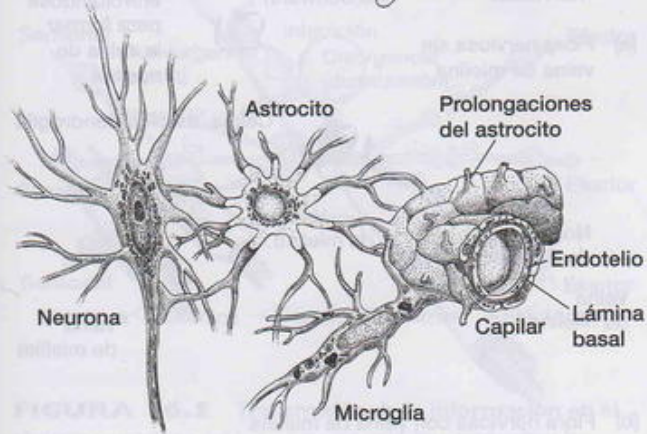
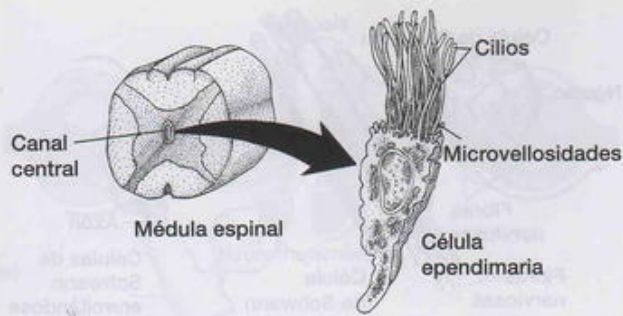
## Tipos de células del sistema nervioso

En el sistema nervioso hay dos tipos de células: **neuronas** y **células de neuroglía**, o simplemente **células glía**.

### Neuroglía

Las células de neuroglía (*G. neuron*, nervio + *glia*, pegamento) no transmiten impulsos; sirven como soporte, para alimentar y para aislar a las neuronas. Las células de neuroglía mantienen la estructura del sistema nervioso, y hay varios tipos de ellas (Fig. 16.1). Los **astrocitos** pasan los nutrientes desde los capilares sanguíneos hasta las neuronas; las células de **microglía** fagocitan materiales extraños y bacterias; las células de **oligodendroglía** y las **células de Schwann** aíslan a las neuronas; y las **células endoteliales** tapizan el canal central del encéfalo y la médula espinal.



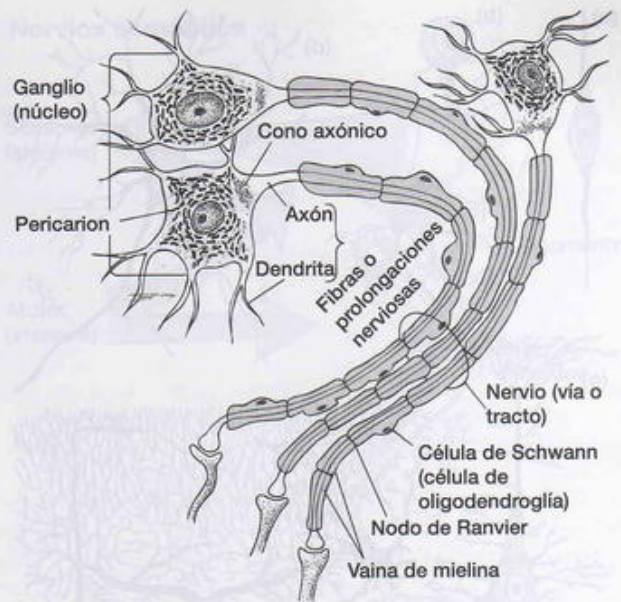


**FIGURA 16.1** Cuatro tipos de células de neuroglía. Los astrocitos forman unas conexiones citoplasmáticas a través de las cuales los nutrientes pasan desde los capilares sanguíneos hasta las neuronas. Las células de microglía fagocitan las partículas extrañas. Las células ependimarias tapizan el canal central del sistema nervioso central. Las células de oligodendroglía (no representadas) actúan como aislantes de los nervios del sistema nervioso central.

## Neuronas

Las neuronas están especializadas en la transmisión a larga distancia de estímulos eléctricos, son la unidad estructural y funcional del sistema nervioso, y están formadas por un **pericarion**, el **cuerpo** o **soma** de la neurona, y unas prolongaciones delgadas, que se denominan **fibras nerviosas** (o **neuritas**) cuando son largas (Fig. 16.2). Hay dos tipos de prolongaciones. Generalmente, cada neurona tiene un único **axón** y una o muchas **dendritas**. Por las dendritas llegan hasta el pericarion los impulsos eléctricos. Por los axones los impulsos eléctricos salen del pericarion. Las neuronas conectan unas con otras a través de sus prolongaciones. Las **neuronas unipolares** tienen una única prolongación que se divide en una dendrita y un axón. Las **neuronas bipolares**, generalmente, tienen dos prolongaciones, normalmente situadas en extremos opuestos. Las **neuronas multipolares** tienen muchas prolongaciones que salen desde el cuerpo celular (Fig. 16.3a-h).

Las neuronas y sus prolongaciones normalmente se designan con diferentes términos según formen parte del SNC o del SNP. Por ejemplo, una serie de axones que se dirigen juntos hacia algún punto forman una **vía** o **tracto nervioso** en el caso del SNC y un **nervio** en el del SNP. Varios cuerpos celulares reunidos constituyen un **núcleo**, si forman parte del SNC, y un **ganglio**, si pertenecen al SNP. Las células de neuroglía envuelven a algunos axones formando una gruesa vaina de **mielina**. Dichas fibras se denominan **nervios mielínicos**, y los que carecen de dicha vaina



**FIGURA 16.2** Estructura de una neurona. El núcleo y el citoplasma que lo rodea forman el cuerpo celular de la neurona (pericarion). Las fibras o prolongaciones nerviosas son extensiones citoplasmáticas que salen desde el pericarion. Los impulsos nerviosos salen desde el pericarion por los axones, y por las dendritas llegan hasta él. Las mismas estructuras reciben diferente denominación según se trate de una neurona del sistema nervioso periférico o del sistema nervioso central. Los términos que se emplean cuando se trata del sistema nervioso central son los que se indican entre paréntesis.

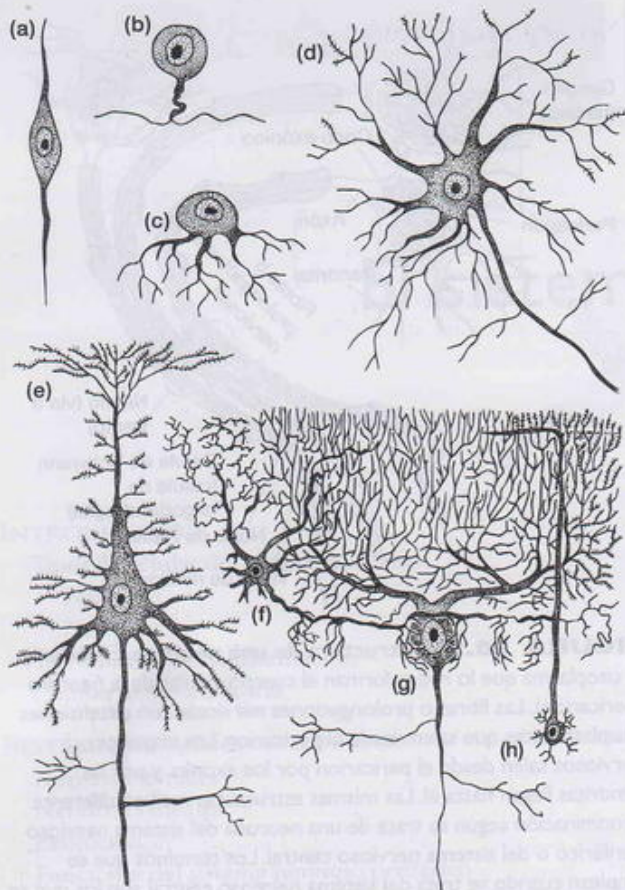
se dice que son **nervios amielínicos** (Fig. 16.4a,b). Las células de neuroglía que forman las vainas de mielina se denominan células de oligodendroglía en el SNC y células de Schwann en el SNP. Los **nodos de Ranvier** son escotaduras entre dos células de neuroglía de las que forman la vaina de mielina.

Algunos nervios periféricos, cuando no están demasiado dañados, pueden ser regenerados, el nuevo axón puede crecer a partir de varios fragmentos del antiguo, o hacerlo lentamente a partir del pericarion, por el interior del tubo formado por la célula de Schwann correspondiente, para restablecer la inervación del órgano efector afectado. Se creía que una vez formados, los nervios del sistema nervioso central, carecen de capacidad de regeneración, pero los datos recientes disponibles sugieren lo contrario. En efecto, entre los vertebrados que hasta ahora se han estudiado, las neuronas del SNC se van sustituyendo regularmente. Incluso en el encéfalo de los mamíferos adultos, se van añadiendo miles de nuevas neuronas a diario. Aunque estas nuevas neuronas representan sólo una pequeña cantidad respecto al número total de neuronas, con el transcurso del tiempo su importancia puede llegar a ser muy grande. Las neuronas adicionales en los adultos son especialmente evidentes en ciertas partes del encéfalo importantes para el aprendizaje y la memoria. En las aves, las nuevas neuronas se añaden estacionalmente en áreas del encéfalo relacionadas con el cortejo reproductor.

## Transmisión de la información

La información que viaja por el sistema nervioso lo hace en forma de señales eléctricas y químicas; las primeras son los **impulsos nerviosos** que se desplazan por la membrana plasmá-



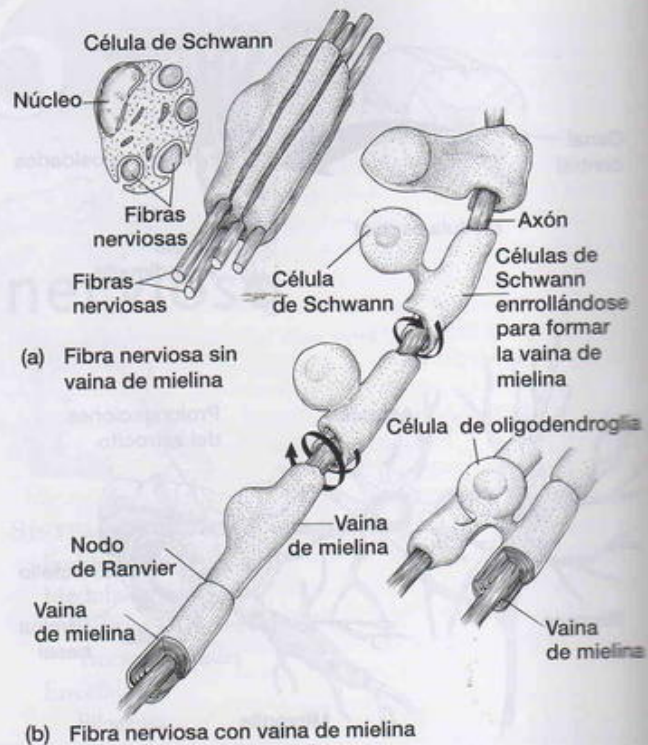


**FIGURA 16.3** Tipos de neuronas. (a) Neurona bipolar. (b) Neurona unipolar. (c-h) Neuronas multipolares.

Según R. V. Krsić. *General Histology of the Mammal*. © 1984 Springer-Verlag. Reproducido con autorización.

tica de las neuronas, y pueden ser de dos tipos: potenciales graduales y potenciales de acción. Un **potencial gradual** es una onda de excitación eléctrica proporcional a la magnitud del estímulo que lo provoca. Este tipo de potencial va perdiendo intensidad a medida que se desplaza por las fibras nerviosas. Un **potencial de acción** es un fenómeno de todo o nada. Una vez que se inicia, se propaga por las fibras nerviosas sin pérdida de intensidad. Generalmente, los potenciales de acción se emplean como mensajes de largo recorrido. Los impulsos nerviosos que recorren las dendritas y el pericarión normalmente son potenciales graduales, en tanto que los que recorren el axón suelen ser potenciales de acción.

Las señales químicas se generan en las sinapsis, es decir, en los espacios de comunicación entre dos neuronas (Fig. 16.5a). Estos espacios de comunicación se encuentran entre las prolongaciones de dos neuronas consecutivas o entre el axón de una de ellas y el pericarión de la siguiente. Cuando un impulso nervioso llega al final de un axón, se estimula la liberación de unos **neurotransmisores** almacenados hacia el pequeño espacio que queda entre las prolongaciones de las neuronas. Estos neurotransmisores se difunden por el hueco sináptico y llegan hasta la membrana de las prolongaciones de la siguiente neurona. Cuando alcanzan una concentración suficiente, estos neurotransmisores hacen que se inicie un impulso nervioso en la siguiente neurona. Las moléculas de neurotransmisor en exceso

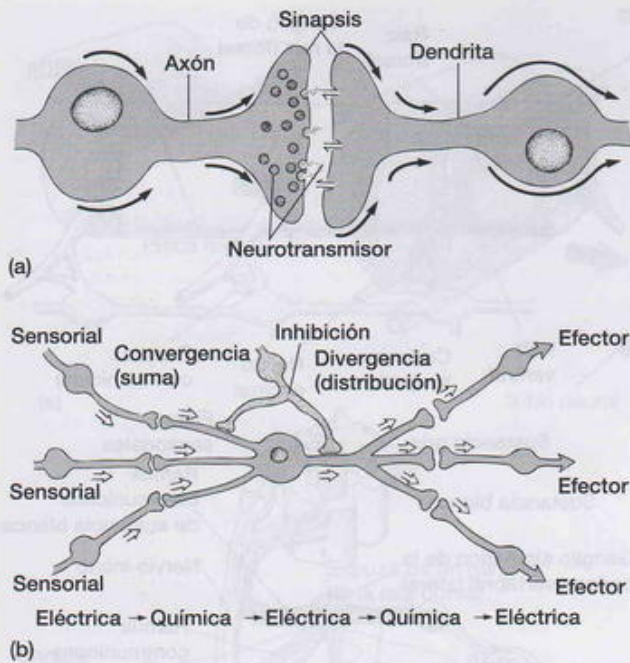


**FIGURA 16.4** Fibras nerviosas sin vaina de mielina y con ella. (a) A pesar de su denominación, las fibras nerviosas sin vaina de mielina generalmente tienen asociadas células de neuroglía. Normalmente hay varias fibras nerviosas por cada célula de neuroglía, pero éstas no se enrollan repetidamente alrededor de las fibras, como sucede en los nervios con vaina de mielina. (b) La vaina de mielina en los nervios con vaina de mielina se forma cuando las células de neuroglía se enrollan dando varias vueltas alrededor de una porción de una fibra nerviosa. En el sistema nervioso periférico las células de neuroglía se denominan células de Schwann, mientras que en el sistema nervioso central se llaman células de oligodendroglía. Varias células de neuroglía consecutivas forman, en conjunto, una vaina de mielina. Los espacios que quedan entre ellas se denominan nodos de Ranvier.

o ya utilizadas, se desactivan rápidamente para evitar que produzcan un efecto demasiado prolongado. Los neurotransmisores tienen que alcanzar rápidamente un nivel umbral para poder iniciar un impulso nervioso en la siguiente neurona. Así, el paso de la información a través de las cadenas de neuronas implica una alternancia de fenómenos de transmisión eléctricos y químicos, es decir, impulsos nerviosos y neurotransmisores, respectivamente (Fig. 16.5b).

La existencia de las sinapsis hace que la transmisión de la información sea un proceso controlado. Si no hubiese sinapsis y las neuronas estuviesen directamente conectadas unas con otras, la excitación de una neurona se transmitiría inevitablemente por toda la red de neuronas interconectadas, igual que se transmiten las ondas en una charca sin ningún tipo de control. Las sinapsis hacen que la red de neuronas esté dividida en unidades de información y proceso. El que un impulso se transmita hasta la siguiente neurona depende de si hay o no suficiente concentración del neurotransmisor en la sinapsis. Donde convergen varias neuronas, la transmisión de un único impulso desde una de ellas puede no ser insuficiente. Es fácil que se necesite la lle-





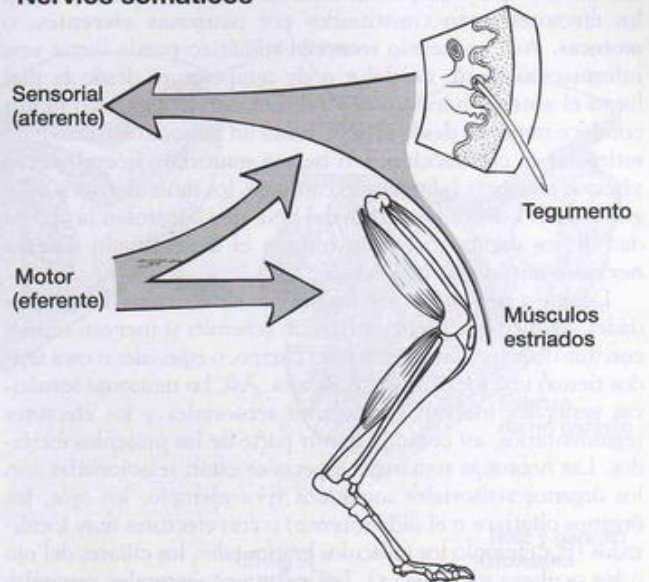
**FIGURA 16.5** Transmisión de la información en el sistema nervioso. (a) Las neuronas reciben y transmiten los estímulos en forma de impulsos nerviosos que se desplazan por las fibras nerviosas. Las sinapsis son los puntos de comunicación entre las neuronas. Los axones liberan unos mensajeros químicos (neurotransmisores) que se difunden a través de la sinapsis. Cuando llegan con una concentración suficiente hasta una dendrita, las moléculas del neurotransmisor hacen que se inicie un impulso eléctrico en la neurona postsináptica. (b) Las sinapsis colaboran en el procesamiento de la información. Los impulsos eléctricos pueden ser convergentes o divergentes. Los impulsos transmitidos por algunas neuronas pueden inhibir o reducir la sensibilidad de otras.

gada de varios impulsos al mismo tiempo para que se liberen suficientes moléculas de neurotransmisor, para poder iniciar el impulso eléctrico en la neurona siguiente. La convergencia fomenta la suma; por el contrario, si una neurona se ramifica hacia varios circuitos, la información diverge y se distribuye hacia las áreas adecuadas. Las ramificaciones de un axón se denominan **ramas colaterales**. La inhibición también afecta al flujo de información, haciendo que la capacidad de las neuronas para responder ante los estímulos que les llegan disminuya. La convergencia, la divergencia y la inhibición son diferentes modos de procesar la información que aprovechan la naturaleza de las sinapsis (Fig. 16.5). Además, la estructura de las neuronas en las sinapsis asegura que la transmisión a través del hueco sináptico únicamente pueda producirse en una dirección.

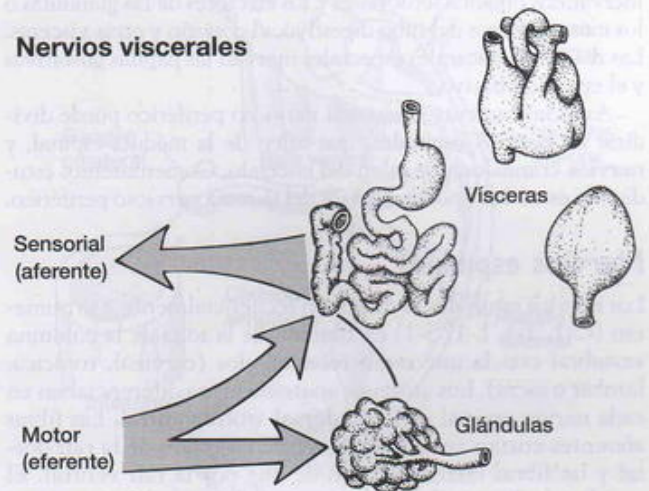
### Células neurosecretoras

Las **células neurosecretoras** son neuronas especializadas. La mayoría de las neuronas liberan neurotransmisores en las terminaciones de sus axones. Las células neurosecretoras también lo hacen, pero dichas secreciones son conducidas hasta el interior de los capilares sanguíneos y transportadas por la sangre hasta los tejidos diana. Por lo tanto, estas células neurosecretoras tienen una función endocrina.

### Nervios somáticos



### Nervios viscerales



**FIGURA 16.6** Tipos funcionales de las neuronas del sistema nervioso periférico. Algunas neuronas inervan los tejidos somáticos y otras los viscerales. Pueden ser sensoriales y responder a los estímulos de dichos tejidos, o motoras y llevar estímulos hasta ellos.

## Sistema nervioso periférico

Los términos que se emplean para designar las distintas partes del sistema nervioso periférico hacen referencia a la posición anatómica o a la función de cada nervio (Fig. 16.6). Los nervios periféricos inervan tanto tejidos somáticos como viscerales y transportan informaciones sensoriales y motoras. Los **nervios somáticos** van hasta, y vienen desde, los tejidos somáticos: los músculos esqueléticos, la piel y sus derivados. Los **nervios viscerales** van hasta, y vienen desde, los órganos internos: los músculos involuntarios y las glándulas. Los nervios que llevan la información desde los tejidos hasta el sistema nervioso central están formados por **neuronas aferentes**, o **sensoriales**.



Los nervios que transportan información desde el SNC hasta los efectores están constituidos por **neuronas eferentes**, o **motoras**. Así, un nervio sensorial somático puede llevar una información táctil, de dolor o de temperatura desde la piel hasta el sistema nervioso central. Un nervio somático motor conduce impulsos desde el SNC hasta un músculo estriado para estimular su contracción. Un nervio sensorial visceral inerva vísceras efectoras (el músculo cardíaco, los músculos lisos o las glándulas). Los componentes del SNP que controlan la actividad de los órganos internos forman el denominado **sistema nervioso autónomo (SNA)**.

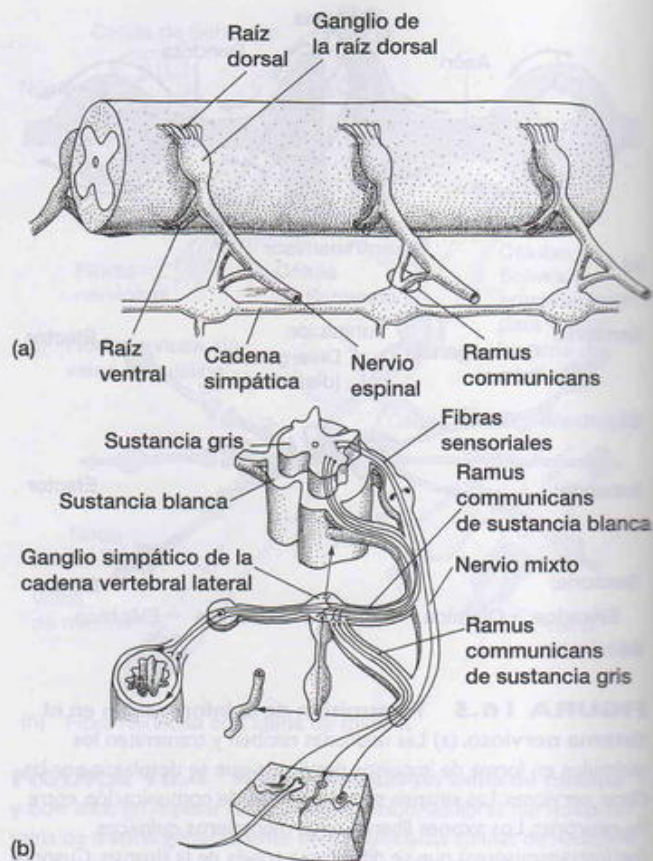
Debido a su distribución los nervios tienen otras dos propiedades. Se dice que las neuronas son *generales* si inervan tejidos con una distribución amplia en el cuerpo, o *especiales* si esos tejidos tienen una localización concreta. Así, las neuronas somáticas generales inervan los órganos sensoriales y los efectores tegumentarios, así como la mayor parte de los músculos estriados. Las neuronas somáticas especiales están relacionadas con los órganos sensoriales somáticos (por ejemplo, los ojos, los órganos olfativos o el oído interno) o con efectores muy localizados (por ejemplo los músculos branquiales, los ciliares del ojo o los oculares extrínsecos). Las neuronas viscerales generales inervan los órganos sensoriales y los efectores de las glándulas o los músculos lisos del tubo digestivo, el corazón y otras vísceras. Las neuronas viscerales especiales inervan las papilas gustativas y el epitelio olfativo.

Anatómicamente el sistema nervioso periférico puede dividirse en **nervios espinales**, que salen de la médula espinal, y **nervios craneales**, que salen del encéfalo. Comenzaremos estudiando estos dos tipos de nervios del sistema nervioso periférico.

## Nervios espinales

Los nervios espinales se disponen secuencialmente y se numeran (C-1, T-1, L-1, S-1) en función de la zona de la columna vertebral con la que están relacionados (cervical, torácica, lumbar o sacra). Los antiguos anatomistas ya diferenciaban en cada nervio espinal una **raíz dorsal** y otra **ventral**. Las fibras aferentes entran en la médula espinal a través de la raíz dorsal y las fibras eferentes salen de ella por la raíz ventral. El ganglio de la raíz dorsal, un engrosamiento de ésta, es un grupo de cuerpos neuronales cuyos axones forman parte del nervio espinal. Paralela a la médula espinal y unida a cada nervio espinal a través de los **ramos comunicans**, hay una **cadena simpática** de ganglios (ganglios paravertebrales), que es una doble cadena de ganglios situada junto a la columna vertebral o a la notocorda (Fig. 16.7a,b). Otros ganglios periféricos son los **ganglios colaterales** (ganglios prevertebrales), de los que son ejemplos los **ganglios cervicales**, **celíacos** y **mesentéricos**. Los **ganglios viscerales** se encuentran en el interior de las paredes de los órganos internos efectores (Fig. 16.7b). Así, hay tres tipos de ganglios: simpáticos, colaterales y viscerales.

Durante el desarrollo embrionario, los nervios periféricos tienen un origen doble (Fig. 16.8a-c). Por una parte se forman a partir de neuronas que se diferencian en el interior de la médula espinal. Estas neuronas van desarrollando sus axones, que crecen hacia fuera de la médula espinal y se dirigen hacia los ganglios o hacia los efectores a los que inervarán (Fig. 16.8b). Por otra parte, también se forman a partir de la cresta neural. Algunas células emigran desde la cresta neural hasta posiciones concretas y desarrollan prolongaciones que crecen hacia el sistema nervioso central y que se van alejando de los tejidos a los que inervan (Fig. 16.8a). Las raíces ventrales se for-



**FIGURA 16.7 Estructura de los nervios espinales.** (a) Las raíces dorsal y ventral conectan los nervios espinales con la médula espinal. La raíz dorsal presenta una dilatación llamada ganglio de la raíz dorsal. Los nervios espinales se unen a la cadena simpática mediante unos rami comunicans. (b) Configuración de las vías sensoriales y motoras en un mamífero adulto.

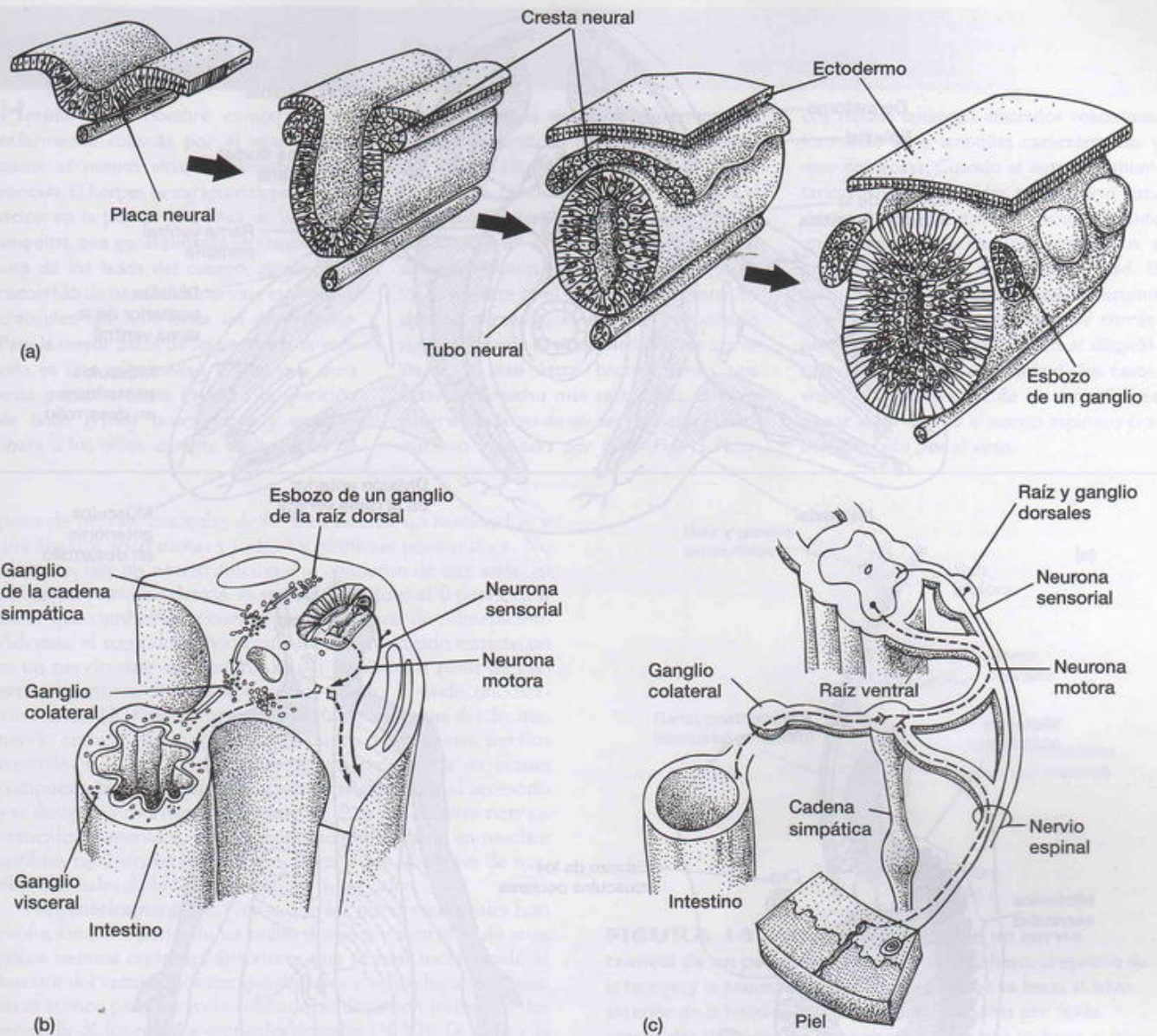
(b) Según Tuchmann-Duplessis et al.

man a partir de neuronas de la médula espinal que envían fibras hacia fuera de ésta. Las raíces dorsales se forman a partir de células que se originan en la cresta neural y envían fibras hacia la médula espinal. En los gnatostomados las dos raíces suelen unirse para formar nervios espinales compuestos y unidos a la cadena simpática.

Las fibras de cada nervio espinal inervan estructuras situadas a un nivel concreto de la médula espinal, lo que es particularmente cierto cuando los nervios espinales inervan tejidos somáticos. Así, cuando un nervio espinal crece lo hace acompañando al correspondiente **miotomo** embrionario, a partir del cual se formarán unos músculos somáticos concretos, y al correspondiente **dermatomo**, que dará lugar al tejido conjuntivo dérmico y otros músculos, y a medida que el nervio va creciendo durante el desarrollo embrionario, también se va diferenciando (Fig. 16.9a-c).

Cuando ya se ha producido la diferenciación, un nervio espinal inerva los músculos esqueléticos derivados del miotomo adyacente, y recibe los estímulos sensoriales somáticos procedentes de la zona de la superficie corporal derivada del dermatomo correspondiente. En sentido estricto, el término





**FIGURA 16.8** Desarrollo embrionario de los nervios espinales aferentes y eferentes. (a) La cresta neural se forma a partir del ectodermo durante la neurulación, y se organiza en forma de grupos segmentarios de células que se disponen dorsalmente a lo largo del tubo neural. (b) Desde esta posición dorsal, algunas células emigran (flechas blancas) hacia posiciones concretas en el interior del cuerpo y forman agrupaciones definidas de células nerviosas. Las neuronas que se diferencian en el esbozo de la raíz dorsal desarrollan prolongaciones que se dirigen hacia el tubo neural y hacia los tejidos somáticos. Los cuerpos neuronales que se mantienen en ese punto formarán el ganglio de la raíz dorsal. Las neuronas que se diferencian en otros lugares desarrollan prolongaciones que van hasta los efectores, y sus cuerpos formarán los ganglios periféricos. Las neuronas motoras que se diferencian en el interior del tubo neural también desarrollan prolongaciones que van hasta los ganglios periféricos o directamente hasta los efectores. (c) Esquema de la disposición de las neuronas aferentes y eferentes en los nervios espinales.

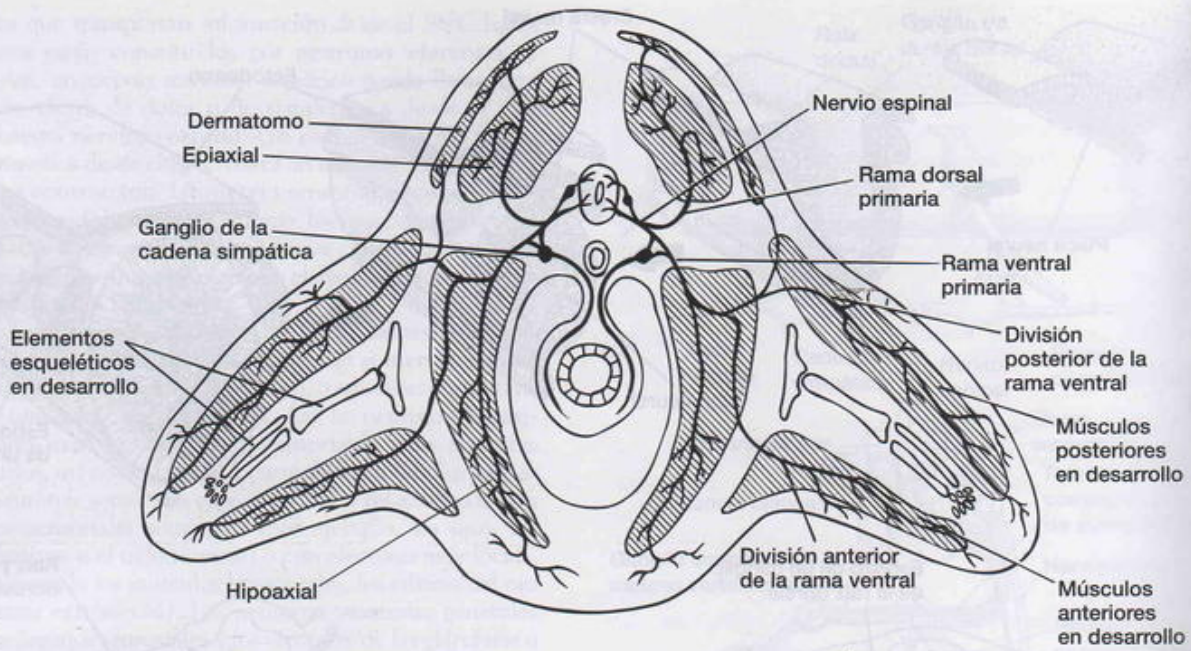
(a) Según Krstić; (b,c) según Tuchmann-Duplessis et al.

dermatomo hace referencia a una estructura embrionaria, pero es frecuente su uso para designar la región del cuerpo del adulto derivada de él. La correspondencia entre cada dermatomo y su nervio espinal permite designar las diferentes zonas de la superficie del cuerpo, utilizando el nombre de los nervios espinales que inervan cada una de ellas. La falta de sensibilidad en un dermatomo puede usarse para diagnosticar un fallo en su nervio espinal.

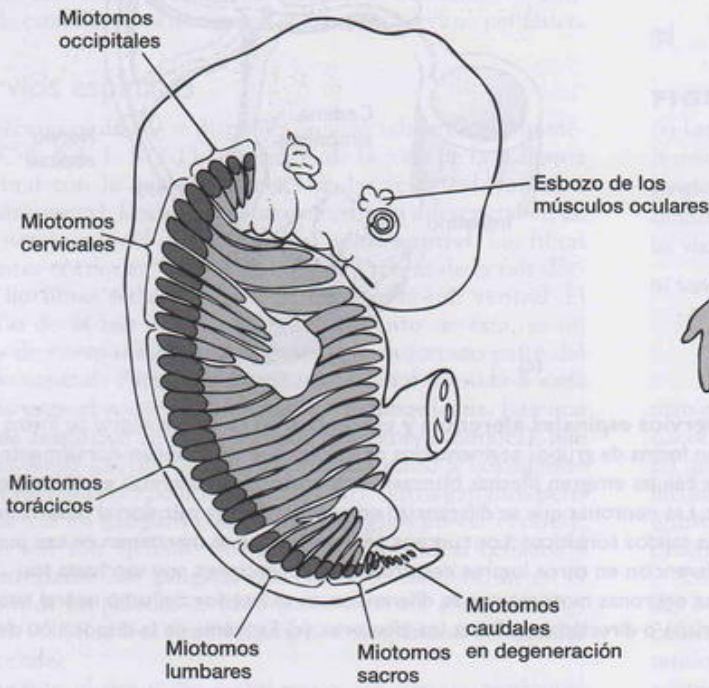
## Nervios craneales

Los nervios craneales poseen raíces que se encuentran en el interior del cráneo. Se nombran y numeran con números romanos, desde el más anterior al más posterior. Este sistema convencional de numerar estos nervios en algunos casos no está justificado. Por ejemplo, se dice que la mayoría de los anamniotas tienen diez nervios craneales numerados además de seis

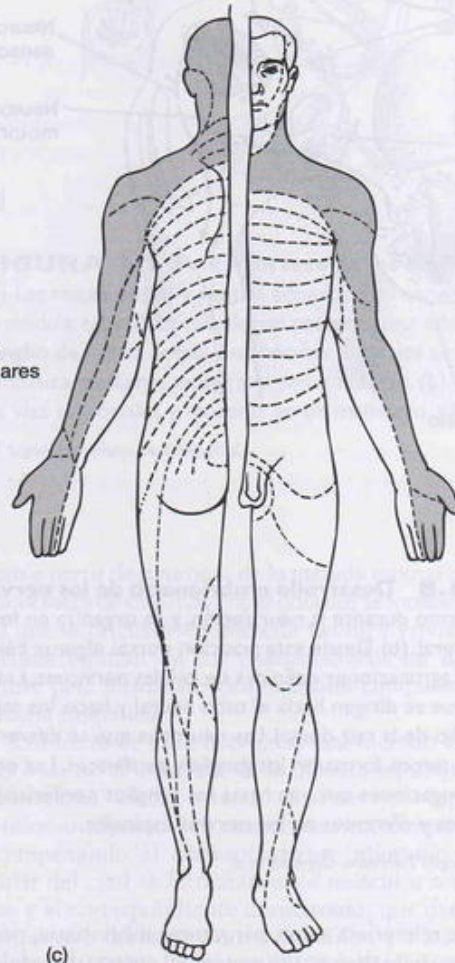




(a)



(b)



(c)

**FIGURA 16.9 Nervios espinales de las extremidades y la pared del cuerpo en los vertebrados.** (a) Sección transversal de un vertebrado generalizado. Obsérvese la distribución de los nervios espinales hacia los músculos axiales y apendiculares. (b) Sección sagital de un embrión humano en el que se pueden apreciar los miotomos inervados por nervios espinales, ambos con una disposición segmentaria. (c) Vistas dorsal y ventral de los dermatomos del cuerpo humano.

Según Patten y Carlson.



**H**erpes es el nombre común de una enfermedad causada por el virus *Herpes zoster*, el mismo virus responsable de la varicela. El herpes se caracteriza por la aparición en la piel de una línea de pequeñas ampollas, que generalmente se disponen en uno de los lados del cuerpo, siguiendo el recorrido de uno de los nervios espinales o craneales que van hasta un dermatomo. Para la mayor parte de las personas, la varicela es una enfermedad infantil que dura unas pocas semanas. Produce la aparición de unos granos pruriginosos y también libera a los niños durante algunos días de

sus obligaciones escolares. Finalmente el sistema inmunitario hace que la enfermedad remita. Lo que sucede a continuación no es bien conocido, pero se cree que el virus queda latente en el pericarión de las neuronas y allí es mantenido a raya por el sistema inmunitario. En la mayor parte de los casos éste es el fin del *Herpes zoster*. En algunas personas, el sistema inmunitario sufre altibajos y el virus puede volver a proliferar, si bien estos brotes tienen una extensión mucho más restringida. El virus emigra a lo largo de un nervio hasta el dermatomo inervado por éste (Fig. 16.9b,c).

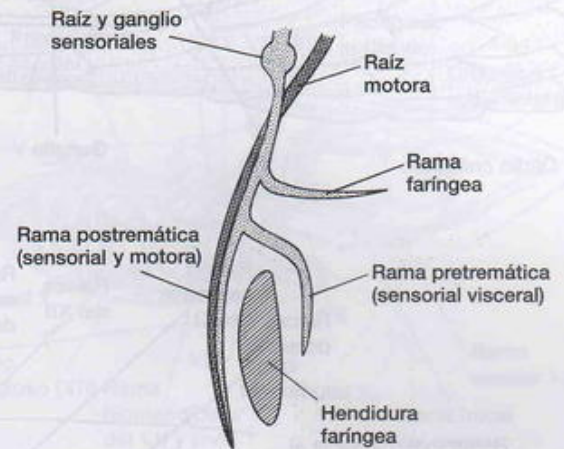
Los tejidos cutáneos afectados reaccionan formando unas ampollas características y muy dolorosas. Cuando el sistema inmunitario vuelve a responder ante el virus, éste vuelve a «desaparecer» al menos durante un cierto tiempo reduciéndose poco a poco los síntomas de la enfermedad. El conocimiento de la anatomía del sistema nervioso y su asociación con los correspondientes dermatomos ayuda al diagnóstico del herpes. En la mayoría de los casos, viendo la distribución de las ampollas, se puede saber cuál es el nervio espinal o craneal afectado por el virus.

pares de nervios craneales de la línea lateral, no numerados, y que algunos anamniotas y todos los amniotas poseen doce. No obstante, hay un nervio adicional al comienzo de esta serie. Si se cuenta como los demás, es necesario utilizar el 0 para evitar tener que cambiar la secuencia convencional de numeración. Además, el segundo nervio craneal (II), en sentido estricto no es un nervio sino una extensión del encéfalo, a pesar de ello generalmente se denomina «nervio» óptico. El undécimo nervio craneal (XI) representa una mezcla de una rama del décimo nervio craneal (X) con elementos de los dos primeros nervios espinales (C-1 y C-2). A pesar de tratarse de una estructura compuesta recibe la denominación de nervio espinal accesorio y se designa con el número romano XI. Además de estos nervios craneales numerados, en los peces mandibulados y en muchos anfibios también están presentes hasta otros seis pares de nervios craneales de la línea lateral, no numerados.

Filogenéticamente, se piensa que los nervios craneales han evolucionado a partir de las raíces dorsales y ventrales de unos pocos nervios espinales anteriores que se han incorporado al interior del cráneo. Los nervios dorsales y ventrales se fusionan en el tronco pero no en la cabeza, y se disponen formando dos series: la de los nervios craneales dorsales (V, VII, IX y X) y la de los nervios craneales ventrales (III, IV, VI y XII). Igual que los nervios espinales, los craneales inervan tejidos somáticos y viscerales y transportan información general sensorial y motora. Algunos nervios craneales están formados sólo por fibras sensoriales o motoras; otros nervios son **mixtos**, y contienen fibras de ambos tipos. Los nervios craneales que están relacionados con sentidos concretos (por ejemplo, la vista, el oído, la línea lateral, el olfato o el gusto) se denominan **nervios craneales especiales**, para poder diferenciarlos de los **nervios craneales generales**, que están relacionados con inervaciones sensoriales o motoras de tejidos viscerales más ampliamente distribuidos.

Primitivamente, todos los nervios craneales al servicio de las bolsas branquiales formaban tres ramas por cada bolsa: **pretrématica**, **posttrématica** y **faríngea** (Fig. 16.10). En los amniotas suelen perderse o bien las homologías permanecen confusas.

La mayoría de los anamniotas poseen diez nervios craneales. En los grupos derivados de ellos los primeros nervios espinales no llegan a salir del cráneo. Pero en los anamniotas, estos nervios espinales anteriores aún sobresalen parcialmente del cráneo. En los ciclóstomos, estos nervios espinales que salen del cráneo se denominan **nervios occipitospinales**. En los demás

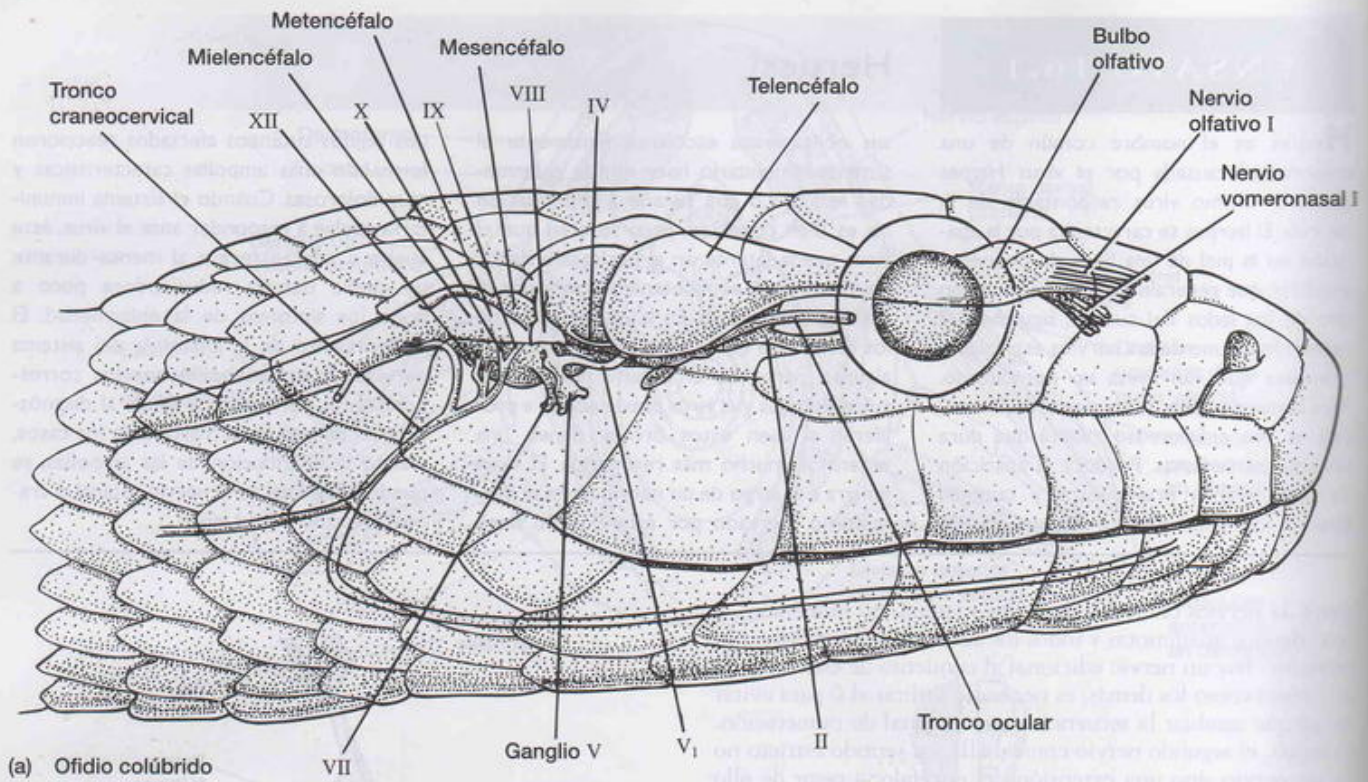


**FIGURA 16.10** Componentes de un nervio craneal de un pez. La rama faríngea, que va hasta el epitelio de la faringe, y la pequeña rama pretrématica, que va hasta el labio anterior de la hendidura faríngea, están formadas por fibras sensoriales viscerales. La rama posttrématica, que va hasta el labio posterior de la hendidura faríngea, contiene fibras sensoriales y motoras. En la figura se representa la región rostral a la derecha.

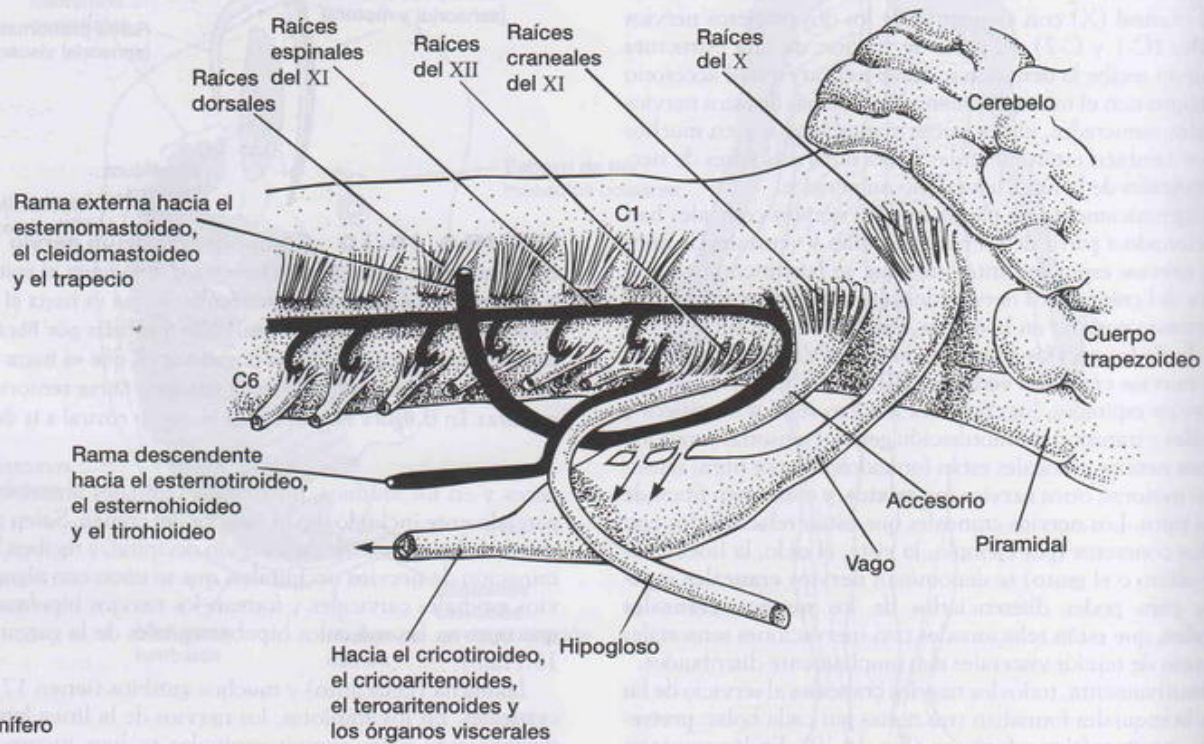
peces y en los anfibios, los nervios espinales anteriores están parcialmente incluidos en el interior del cráneo. Salen de éste a través de los forámenes de la región occipital, y reciben la denominación de **nervios occipitales**, que se unen con algunos nervios espinales cervicales y forman los nervios hipobranquiales que inervan los músculos hipobranquiales de la garganta (Fig. 16.11a,b).

*Latimeria* (celacanto) y muchos anfibios tienen 17 nervios craneales. En los amniotas, los nervios de la línea lateral han desaparecido y los occipitospinales se han incorporado al interior del cráneo y se han modificado; sus raíces, en lugar de salir de la médula espinal, lo hacen desde el bulbo raquídeo. Éste es el origen de los nervios craneales undécimo y duodécimo de los amniotas. Los doce nervios craneales numerados se representan desde la Figura 16.12 a la 16.15. A continuación se describen detalladamente y sus funciones están resumidas en la Tabla 16.1.





(a) Ofidio colúbrido

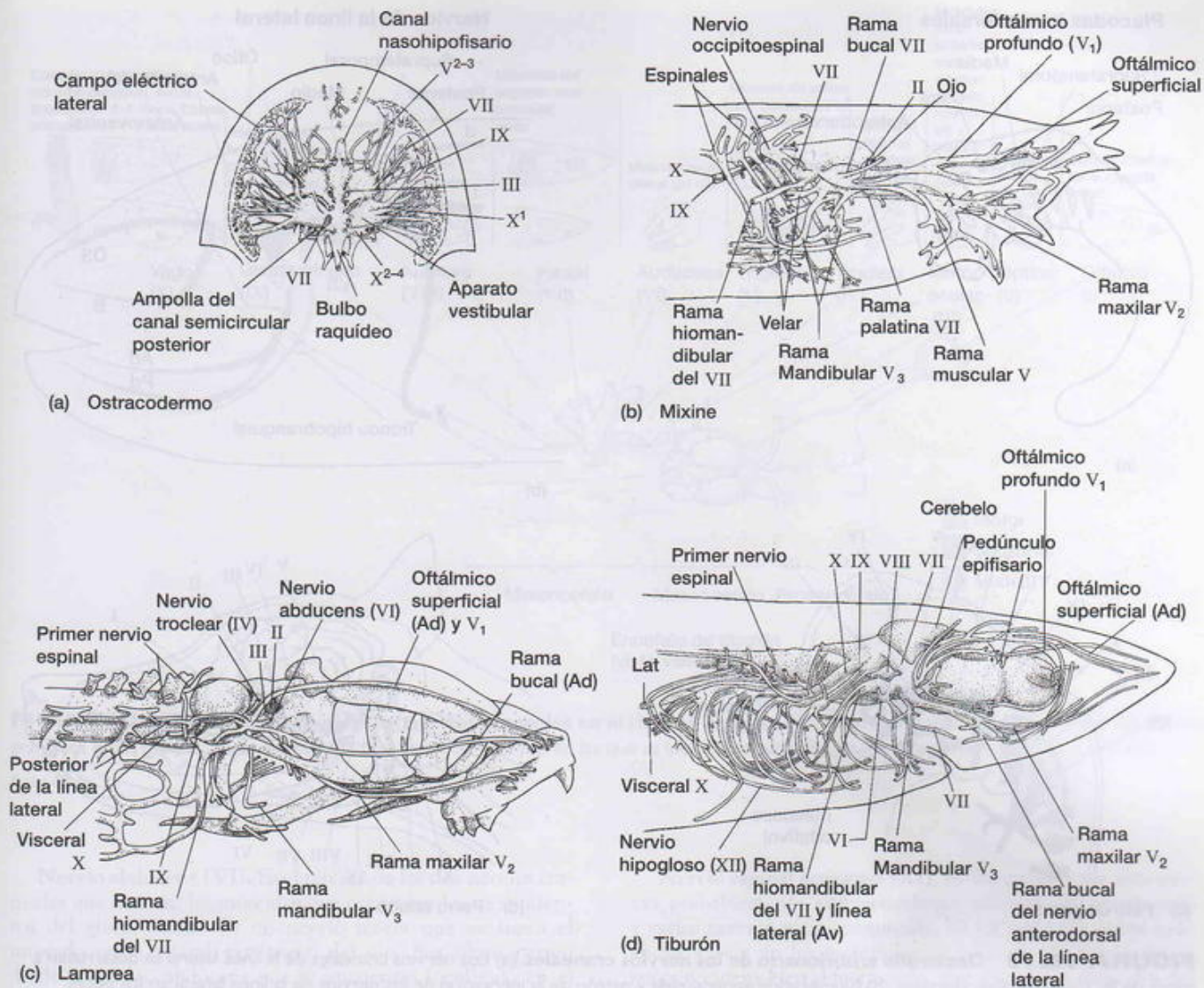


(b) Mamífero

**FIGURA 16.11 Nervios craneales posteriores.** (a) Ofidio colúbrido. Los nervios glossofaríngeo (IX), vago (X), hipogloso (XII) y uno de los nervios espinales se unen para formar el tronco craneocervical. A diferencia de lo que sucede en los demás amniotas, parece que los ofidios carecen de nervio espinal accesorio (XI). (b) Mamífero. Las raíces del nervio hipogloso se disponen en serie con respecto a las raíces ventrales de los nervios espinales. Las contribuciones de nervios espinales a los nervios accesorio (XI) e hipogloso (XII) se han representado en negro. El nervio vago también recibe contribuciones del nervio accesorio (flechas).

(b) Según Kent.





**FIGURA 16.12 Nervios craneales de los vertebrados.** (a) *Kiaeraspis*, un ostracodermo. (b) *Myxine*. (c) Lamprea. (d) Vista lateral de los nervios craneales de *Squalus*, un tiburón. Abreviaturas: (Ad) Nervio anterodorsal de la línea lateral, (Av) Nervio anteroventral de la línea lateral.

(a) Según Stensiö; (b-d) según Jollie.

**Nervio terminal (0).** Puede ser un testimonio de un antiguo segmento cefálico que se ha perdido. El nervio terminal es un nervio, o quizás un complejo de nervios, que posiblemente deriven del bulbo olfativo. Está presente en todas las clases de mandibulados excepto en las aves. Va hasta los vasos sanguíneos del epitelio olfativo de los sacos olfativos y está formado por fibras sensoriales viscerales y algunas fibras motoras. Se cree que tiene un cierto papel en la reproducción.

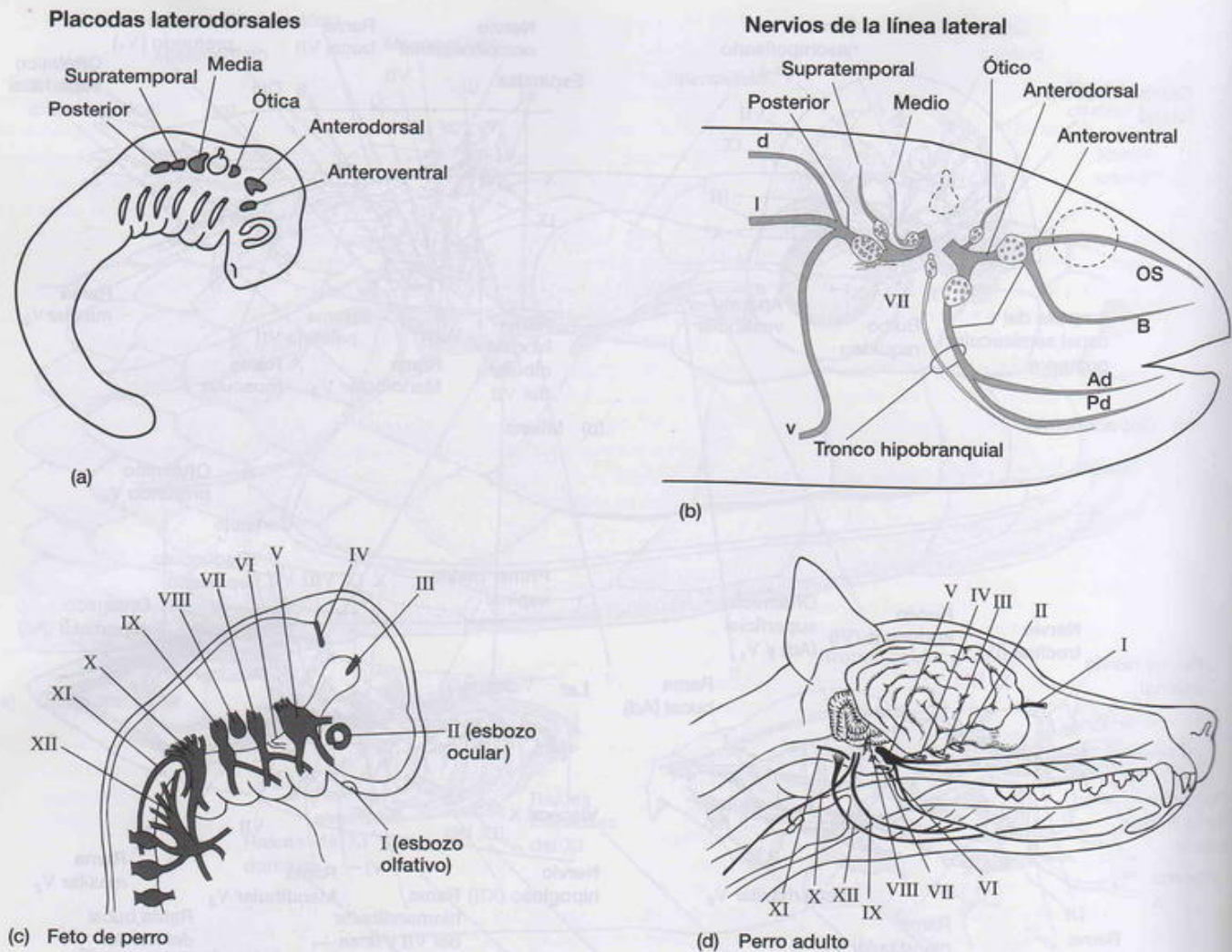
**Nervio olfativo (I).** Llamado también **olfatorio** es un nervio sensorial relacionado con el sentido del olfato. Las células olfativas se encuentran en la membrana mucosa del saco olfativo. Desde cada una de estas células sale un corto axón que va hasta el bulbo olfativo. Cada axón forma una fibra olfativa y en conjunto, todas las fibras olfativas constituyen un corto nervio olfativo, que es el único nervio craneal formado por axones que salen de las células receptoras.

**Nervio óptico (II).** En sentido estricto, este nervio no es un nervio sino una vía o tracto sensorial; es decir, no se trata de un grupo de axones periféricos sino de un grupo de fibras del SNC. Embriológicamente, se desarrolla como un saliente del encéfalo, no obstante, una vez que se ha diferenciado, queda fuera de éste. Sus fibras conectan con el tálamo y con el cerebro medio.

**Nervio motor ocular común (III).** Inerva fundamentalmente los músculos extrínsecos del ojo (músculos recto superior, recto mediano, recto inferior y oblicuo inferior) que derivan de los miotomos preóticos. Se trata de un nervio motor que también lleva algunas fibras viscerales motoras hasta el iris y el cuerpo ciliar del ojo. Las fibras derivan del núcleo motor ocular situado en la zona inferior del cerebro medio.

**Nervio troclear (IV).** Es un nervio motor que inerva el músculo oblicuo superior extrínseco del ojo; sus fibras salen del núcleo troclear del cerebro medio.





**FIGURA 16.13** Desarrollo embrionario de los nervios craneales. (a) Los nervios craneales de la línea lateral se desarrollan a partir de las placodas laterodorsales. (b) Numeración generalizada y patrón de la innervación de los nervios de la línea lateral en los peces mandibulados. Los ganglios se representan mediante áreas aumentadas con pequeños círculos en ellas. Se indican la posición relativa del ojo (círculo de trazo discontinuo) y de la vesícula ótica (trazo en forma de pera con líneas discontinuas). El tronco hipobranquial está formado por el nervio de la línea lateral y por el nervio posterior craneal facial VII. (c) Feto de perro. (d) Perro adulto. El nervio de la línea lateral tienen tres ramas: dorsal (d), lateral (l) y ventral (v). El nervio lateral anterodorsal de la línea lateral tiene ramas principales: oftálmico superficial (OS) y bucal (B). El nervio anteroventral de la línea lateral produce dos ramas principales: las divisiones anterior (Ad) y posterior (Pd).

(b) Según Northcutt.

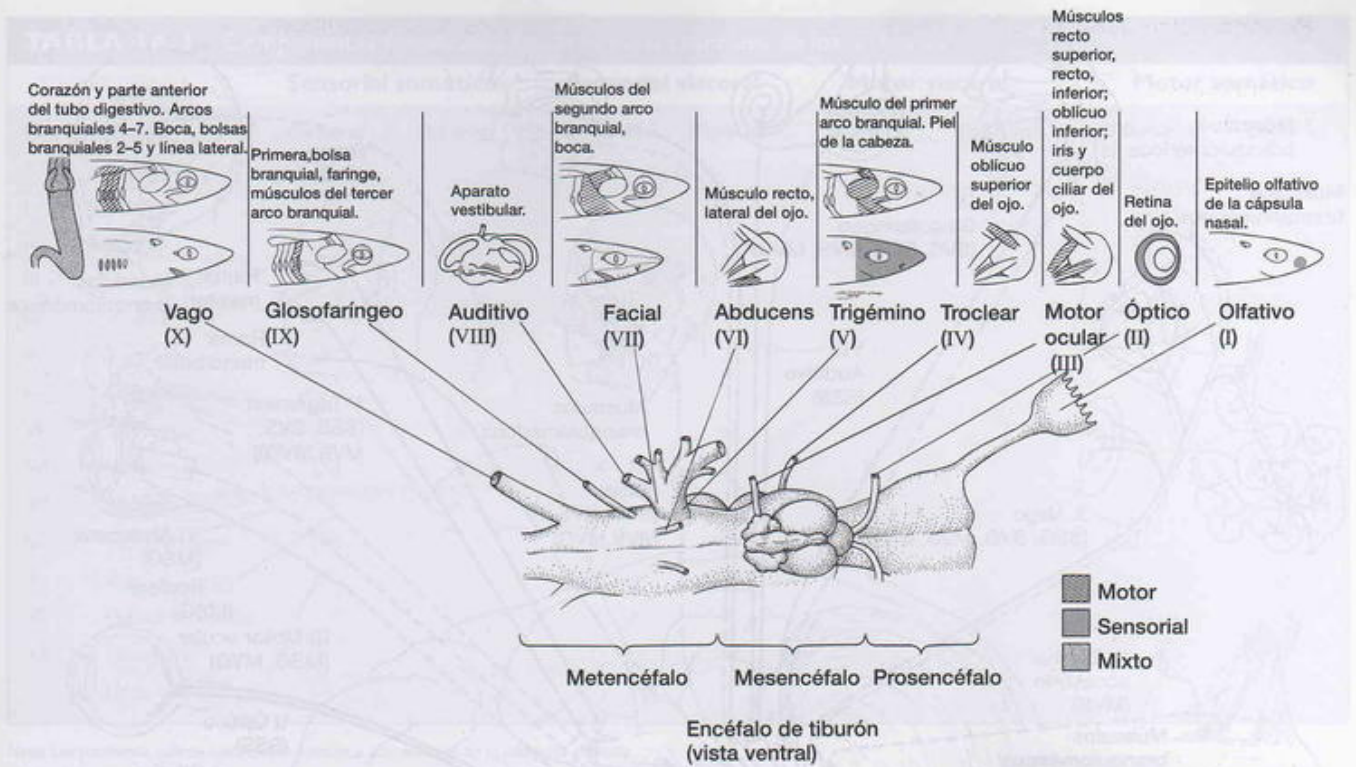
**Nervio trigémino (V).** Se denomina así debido a que en los amniotas está formado por tres ramas: **oftálmica (V<sub>1</sub>)**, **maxilar (V<sub>2</sub>)** y **mandibular (V<sub>3</sub>)** (Figs. 16.12c y 16.15). El nervio oftálmico, que en ocasiones se denomina nervio oftálmico profundo para poder distinguirlo del otro nervio oftálmico, más superficial, generalmente se mezcla con las otras dos ramas. No obstante, en los anamniotas, es frecuente que el nervio oftálmico salga del encéfalo por separado. Esta salida independiente fue considerada como una prueba de que antiguamente innervaba un arco branquial anterior que terminó desapareciendo.

No obstante, el nervio oftálmico (V<sub>1</sub>) embriológicamente deriva de una placoda, a diferencia de lo que ocurre en el caso de los nervios maxilar (V<sub>2</sub>) y mandibular (V<sub>3</sub>), que derivan de la cresta neural, lo que sugiere un origen independiente del

nervio oftálmico sin que sea necesario postular asociación alguna con un arco branquial desaparecido. Las otras dos ramas, la rama maxilar (V<sub>2</sub>) que va hacia la mandíbula superior, y la rama mandibular (V<sub>3</sub>) que va hasta la mandíbula inferior, es posible que se correspondan con las ramas pretremática y postremática de un nervio branquial típico, que va hasta el arco mandibular.

El trigémino contiene fibras sensoriales que vienen desde la piel de la cabeza y desde algunas áreas de la boca y fibras motoras que van hasta las estructuras derivadas del primer arco branquial. Las fibras sensoriales del nervio trigémino vuelven hasta el encéfalo desde la piel, los dientes y otras áreas a través de cada una de las tres ramas. La rama mandibular también contiene fibras somáticas motoras que van hasta los músculos del arco mandibular.





**FIGURA 16.14** Distribución de los nervios craneales en el tiburón *Squalus*. Detalle de las estructuras inervadas por los nervios craneales II, III, IV, VI y X. Vistas laterales de la cabeza con y sin piel en las que se indica la localización de los diez primeros nervios craneales.

Según Gilbert.

**Nervio abducens (VI).** Es el tercero de los tres nervios craneales que inervan los músculos que controlan los movimientos del globo ocular. Es un nervio motor que va hasta el músculo recto lateral extrínseco del ojo. Sus fibras parten desde el núcleo abducens que se encuentra localizado en el bulbo raquídeo.

**Nervio facial (VII).** Está formado por fibras procedentes de las papilas gustativas, así como por fibras motoras que se originan en el segundo arco branquial (hioideo). Este nervio también contiene una gran cantidad de fibras sensoriales somáticas que van hasta la piel. En los peces, la piel de todo el complejo opercular está inervada por el nervio facial.

**Nervio auditivo (VIII).** También llamado octavo, acústico, vestibulococlear, estatoacústico, está formado por fibras sensoriales que proceden del oído interno y está relacionado con el equilibrio y con el oído. Este nervio va hasta varias regiones del bulbo raquídeo.

**Nervio glossofaríngeo (IX).** Es el relacionado con el tercer arco branquial. Es un nervio mixto que está formado por fibras sensoriales, que vienen desde las papilas gustativas, la primera bolsa branquial y el epitelio de la faringe. Las fibras motoras inervan los músculos del tercer arco branquial.

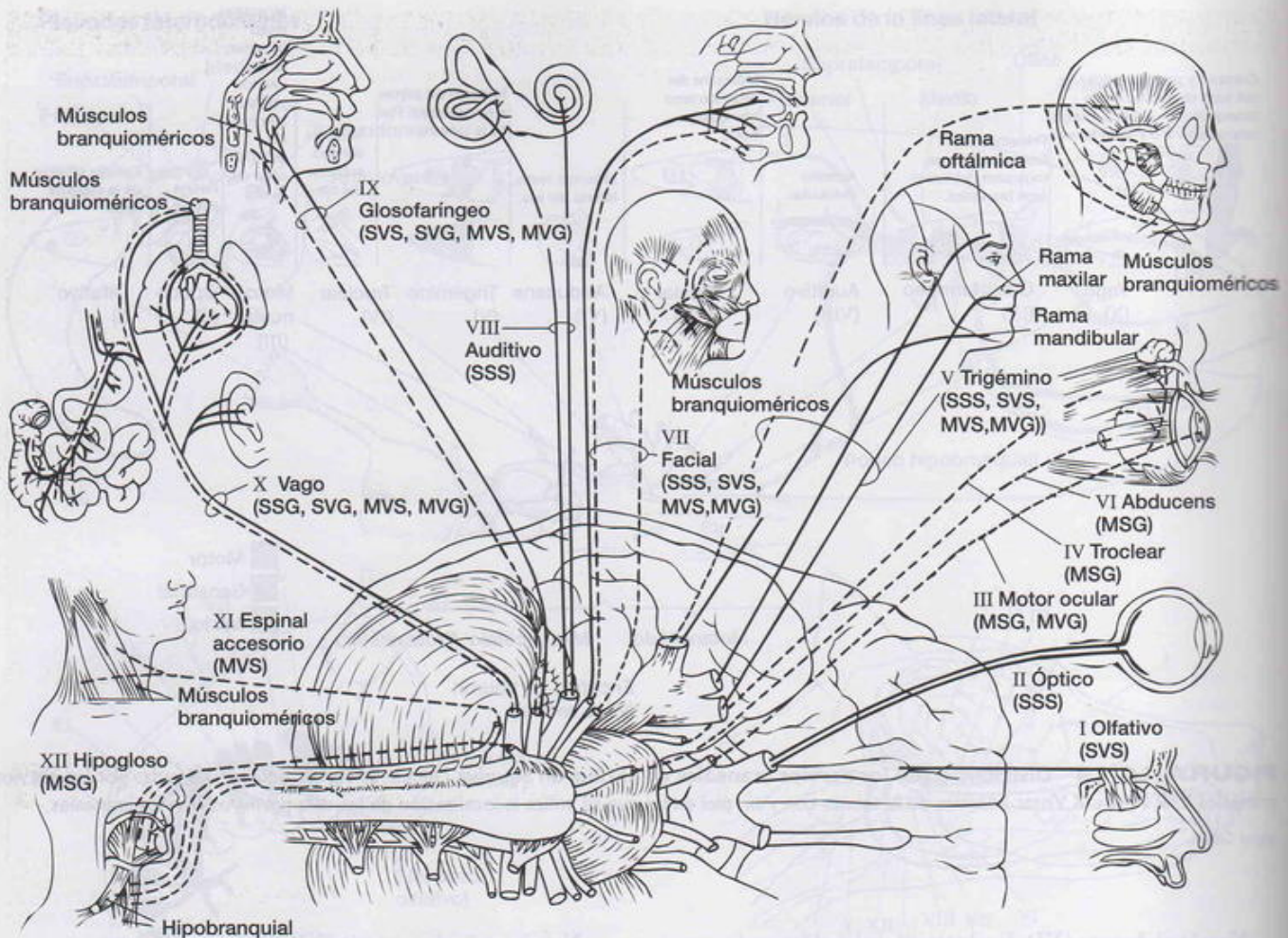
**Nervio vago (X).** El término *vago* viene del latín y significa errante y es muy adecuado para designar a este nervio, ya que es un nervio muy «serpenteante», relacionado con áreas de la boca, la faringe y la mayor parte de los órganos internos. Está formado por la unión de varias raíces que atraviesan varios segmentos cefálicos. En algunos casos, varios nervios adicionales de la línea lateral se mezclan con el vago.

**Nervio espinal accesorio (XI).** En los anamniotas, este nervio, probablemente, está formado por una rama del nervio vago y varios nervios occipitospinales. En los amniotas, sobre todo en las aves y en los mamíferos, se trata de un nervio motor pequeño, pero bien diferenciado, que inerva los músculos del cuello (cleidomastoideo, esternomastoideo y trapecio). Unas pocas fibras de este nervio acompañan al nervio vago para ir a inervar parte de la faringe y la laringe y posiblemente también el corazón. Las fibras proceden de varios núcleos de la médula.

**Nervio hipogloso (XII).** Es un nervio motor que inerva los músculos del hioides y de la lengua. Sus fibras se originan en el núcleo hipogloso dentro de la médula.

**Nervios de la línea lateral.** Además de los nervios craneales que se numeran formalmente, los peces poseen unos **nervios craneales de la línea lateral**, preóticos y postóticos, unidos al bulbo raquídeo, y que son los que inervan el sistema de la línea lateral. Están formados por componentes de los nervios facial, glossofaríngeo y vago, pero en la actualidad se reconocen como unos nervios craneales independientes, derivados de las placodas laterodorsales (placodas octavolaterales) (Fig. 16.13a). Desgraciadamente, el reconocimiento reciente de estos «nuevos» nervios craneales se ha realizado sin asignarles un número romano. En la mayoría de los peces mandibulados y anfibios, hay hasta seis pares de nervios de la línea lateral. Tres de ellos son preóticos (rostrales respecto a la vesícula ótica, el futuro oído interno): nervios anterodorsal, anteroventral y ótico de la línea lateral. Los otros tres son postóticos: nervios medio, supratemporal y posterior de la línea lateral. Inicialmente, cada placoda laterodorsal da ori-





**FIGURA 16.15** Distribución de los nervios craneales en un mamífero, *Homo sapiens*. Se han representado las fibras nerviosas sensoriales (líneas continuas) y motoras (líneas discontinuas). También se han representado detalles de las estructuras inervadas por los diferentes nervios craneales alrededor de una vista ventral del encéfalo. Abreviaturas: motor somático especial (MSS), motor somático general (MSG), motor visceral especial (MVS), motor visceral general (MVG), sensorial somático especial (SSS), sensorial somático general (SSG), sensorial visceral especial (SVS), sensorial visceral general (SVG).

Según H. M. Smith.

gen a diferentes ganglios sensoriales, cuyas fibras distales inervan los receptores de la línea lateral (neuromastos y ampollas), que también derivan de la misma placoda. Únicamente en algunos casos excepcionales alguno de los ganglios de los nervios de la línea lateral se fusiona con los nervios craneales V, VII, IX y X, pero todos los nervios preóticos y postóticos de la línea lateral convergen y entran en la vesícula óptica rostral o caudal, respectivamente. Es frecuente que cada uno de estos nervios se divida en una raíz dorsal y otra ventral. Cuando existe, la raíz dorsal sólo posee que inervan las ampollas de la línea lateral y la raíz ventral sólo está formada por fibras que inervan los neuromastos. Ya que los nervios de la línea lateral y los auditivos tienen estructuras similares, es frecuente que se les cite como partes del **sistema auditivo-lateral** (o acústico-lateral).

Mecanorreceptores, neuromastos (p. 684);  
 electrorreceptores, ampollas de la línea lateral (p. 698);  
 sistema de la línea lateral (p. 685)

## Evolución

En los ancestros de los vertebrados, cada segmento cefálico podía haber estado inervado por unas raíces dorsal y ventral propias, de la misma manera que cada nervio espinal dorsal y ventral inerva cada segmento del tronco en las lampreas. Es posible que cada segmento estuviese inervado por una mezcla del nervio dorsal sensorial y del nervio ventral motor. Se ha propuesto que los nervios craneales podrían haber evolucionado por pérdidas o por fusiones de estos nervios dorsales y ventrales independientes. Pero la complejidad de estas fusiones y pérdidas hace que sea difícil la determinación de la distribución de los antiguos nervios en relación con los segmentos cefálicos. El arco mandibular incorpora el nervio oftálmico profundo en sus propias ramas de la raíz dorsal (ramas maxilar y mandibular), que en conjunto forman el nervio trigémino. Otras raíces dorsales persistentes son las de los nervios facial, glossofaríngeo, vago y espinal accesorio. Las raíces ventrales derivadas son las de los nervios motor ocular, troclear, abducens y occipitales.



**TABLA 16.1** Componentes funcionales de los nervios craneales de los amniotas

Nervio craneal	Sensorial somático		Sensorial visceral		Motor visceral		Motor somático	
	General	Especial	General	Especial	General	Especial	General	Especial
0 Terminal	X		X					
I Olfativo				X				
II Óptico		X						
III Motor ocular					(X)		X	
IV Troclear							X	
V <sub>1</sub> Trigémينو	X							
V <sub>2,3</sub> Trigémينو propio	X							X
VI Abducens								
VII Facial	(X)		X	X	X			X
VIII Auditivo		X						
IX Glossofaríngeo	(X)		X	X	X			X
X Vago	X		X		X			X
XI Espinal accesorio								X
XII Hipogloso							X	
Línea lateral		X						

Nota: Los paréntesis indican una función variable o insignificante en la categoría indicada.

**TABLA 16.2** Nervios craneales y los arcos branquiales asociados

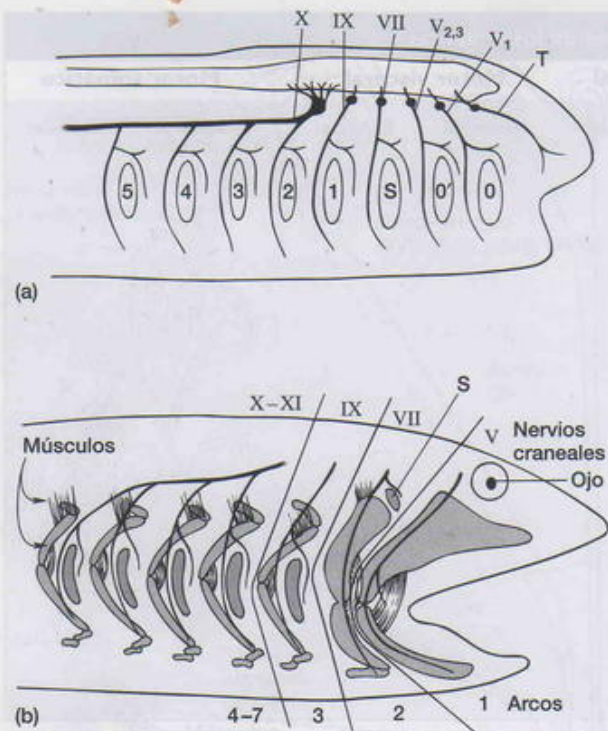
Segmento primitivo	Arco branquial actual	Raíz dorsal	Raíz ventral
?		Terminal (0)	
0	Mandibular	Oftálmico profundo (V)	Motor ocular
1		Oftálmico superficial (piel; V) maxilar (pretremático; V) mandibular (postremático; V)	Troclear
2	Hioideo	Facial (VII)	Abducens
3	Branquial 3	Glossofaríngeo (IX)	
4	Branquial 4	Vago (X)	
5	Branquial 5	Vago (X)	Hipogloso
6	Branquial 6	Vago (X)	Hipogloso
7	Branquial 7	Espinal accesorio (XI)	Hipogloso

Cuando cada nervio se asoció a un arco branquial, se mantuvo relacionado con él y con sus músculos. En consecuencia, en los vertebrados el primer arco branquial, el mandibular, está inervado por el nervio trigémينو (V); el segundo, el hioideo, por el nervio facial (VII); el tercero, por el nervio glossofaríngeo (IX); y los demás arcos por el nervio vago (X) y por el nervio espinal accesorio (XI) (Tabla 16.2 y Fig. 16.16a,b).

Se piensa que los nervios olfativo (I), óptico (II) y auditivo (VIII) y los nervios de la línea lateral se originaron independientemente, y al mismo tiempo que lo hicieron sus correspondientes órganos sensoriales y no en relación con alguno de los primitivos segmentos cefálicos. El tránsito de vivir en el agua a la vida en tierra firme también ha quedado

reflejado en los nervios craneales. El sistema de la línea lateral, dedicado a detectar corrientes de agua, se ha perdido totalmente en los vertebrados terrestres, al igual que los nervios craneales a su servicio. Las ramas pre y postremática asociadas a las branquias también se han modificado. Los nervios espinal accesorio e hipogloso se han ensanchado o surgen como nervios craneales independientes. El nervio espinal accesorio se ha separado del vago. Está relacionado con los músculos branquiométricos, que han incrementado su desarrollo para poder sujetar y girar la cabeza. El nervio hipogloso, que va hasta la lengua y el aparato hioideo, también ha aumentado de tamaño en correspondencia con la función de estas estructuras en la alimentación y manipulación de los alimentos.





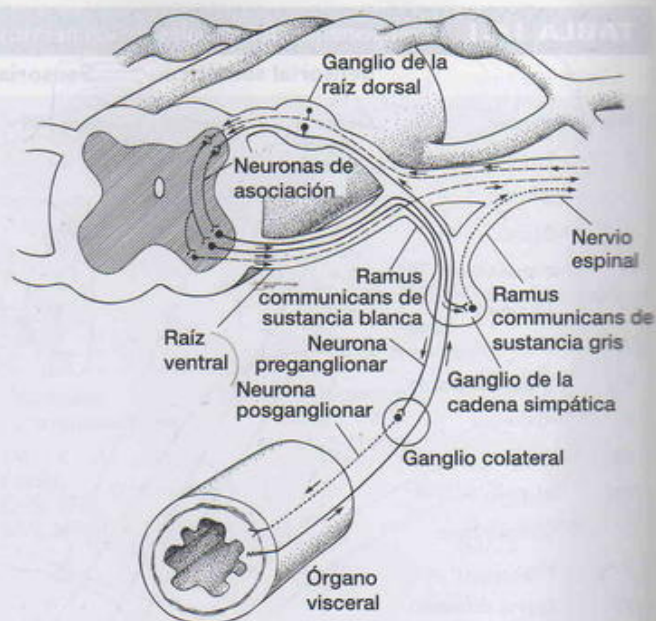
**FIGURA 16.16 Origen filogenético de los nervios craneales.** (a) Disposición primitiva hipotética. Cada hendidura faríngea está inervada por un nervio. El primero de ellos, el nervio terminal (T), va hasta un arco anterior que se habría perdido muy pronto en la evolución de los vertebrados. (b) Inervación nerviosa de los arcos branquiales. Los nervios craneales V, VII, IX y X-XI, son los que inervan los arcos mandibular (1), hioideo (2), tercero (3) y cuarto a séptimo (4-7), respectivamente. Esta correspondencia se conserva estable en los teleosteos y en los tetrápodos. Abreviaturas: hendiduras branquiales ausentes en los mandibulados (0, 0'), hendiduras branquiales que generalmente están presentes en los mandibulados (1-5), hendidura espiracular (S).

## Funciones del sistema nervioso periférico

### Reflejos espinales

Los reflejos espinales representan el nivel de control más simple del sistema nervioso. Aunque los reflejos pueden hacer llegar la información hasta los centros superiores, todos los componentes necesarios para que se produzca un reflejo se encuentran o están conectados con la médula espinal. Un **reflejo espinal** es un circuito de neuronas que va desde un receptor a la médula espinal y desde ésta hasta un efector. Tanto la información sensorial como la motora se transmiten por neuronas que se encuentran en los nervios espinales. En el interior de la médula espinal, unas **neuronas de asociación** (también denominadas **interneuronas**) sirven de puente de comunicación entre las neuronas sensoriales y las motoras, completándose así el circuito. Hay dos tipos de arcos reflejos espinales: somáticos y viscerales (Fig. 16.17). El circuito de neuronas es diferente en ambos casos, al menos en los mamíferos, el caso más estudiado (Tabla 16.3). La actuación del sistema nervioso central en la modificación de los reflejos espinales se tratará más tarde en este mismo capítulo.

La mayor parte de los **arcos reflejos somáticos** están constituidos por tres neuronas: una neurona sensorial somática, otra motora somática y otra neurona de asociación entre ambas. El



**FIGURA 16.17 Arcos reflejos somáticos y viscerales en los mamíferos.** La información sensorial viaja por fibras de la raíz dorsal hasta la médula espinal. La información motora sale de la médula espinal por fibras de la raíz ventral. Normalmente, hay una neurona de asociación de la médula espinal, a través de la cual se produce la conexión entre la información sensorial y la motora. Las fibras sensoriales somáticas llegan hasta la raíz dorsal a través del correspondiente nervio espinal. Las fibras sensoriales viscerales procedentes de un órgano visceral recorren uno o más ganglios, y por medio del ramus comunicans alcanzan la raíz dorsal y finalmente conectan, mediante una sinapsis, con la médula espinal. La información motora somática viaja por una única neurona cuyo axón recorre el nervio espinal hasta llegar al efector. La información motora visceral recorre dos neuronas situadas una a continuación de la otra: una neurona preganglionar (línea continua) y una neurona posganglionar (línea punteada). La sinapsis entre estas neuronas puede producirse en un ganglio de la cadena simpática, en un ganglio colateral o en la pared del órgano inervado. Si la sinapsis se produce en el interior de un ganglio de la cadena simpática, las fibras de la neurona posganglionar suelen llegar hasta el efector a través de un nervio espinal.

cuerpo de la neurona sensorial somática se encuentra situado en la raíz dorsal del nervio correspondiente. Sus fibras se encuentran en el interior del nervio espinal y conectan, mediante la correspondiente sinapsis, con una neurona de asociación situada en la médula espinal. La neurona de asociación puede transmitir los impulsos en varias direcciones diferentes. Puede tener una sinapsis con una neurona motora somática del mismo lado o del lado contrario de la médula espinal, o puede enviar el impulso hacia arriba o hacia abajo hasta neuronas motoras de un nivel diferente. A continuación, el impulso se transmite por la neurona motora, a través de la raíz ventral hasta un efector somático. Los arcos reflejos somáticos pueden ser bastante más simples. Los reflejos espinales que controlan la postura están formados sólo por dos neuronas. La neurona sensorial establece la sinapsis directamente con la neurona motora. Cuando un animal empieza a desviarse inadvertidamente de su postura normal, sus músculos se extienden, y



**TABLA 16.3** Arcos reflejos en los mamíferos

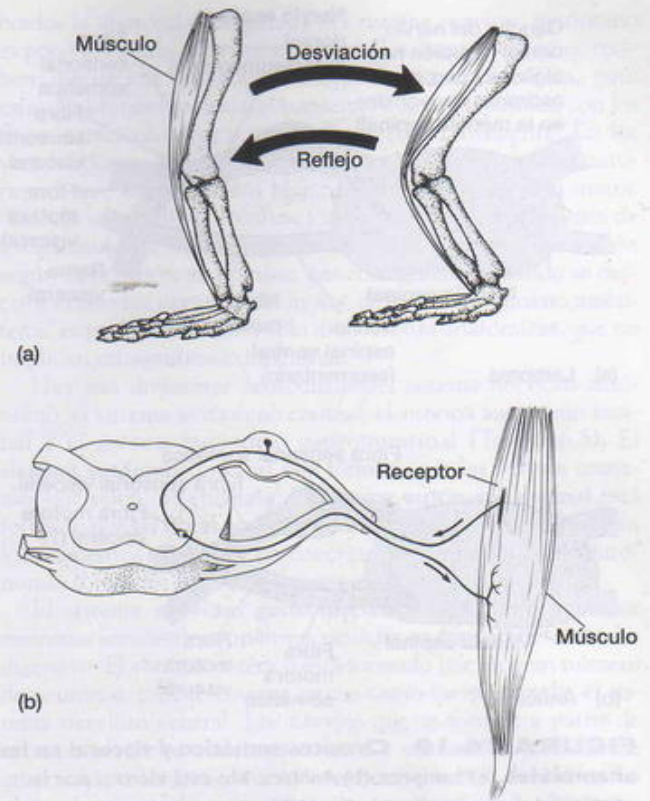
Partes de un circuito reflejo	Arco somático	Arco visceral
Efectores	Músculo esquelético	Músculo cardíaco, liso, glándulas
Número de neuronas del circuito	Tres (o dos) neuronas: sensorial (de asociación) motora	Cuatro neuronas: sensorial (de asociación), motora preganglionar, motora postganglionar
Neurotransmisor	Acetilcolina	Acetilcolina, norepinefrina

desencadenan unos reflejos somáticos que hacen que se contraigan los músculos adecuados y el animal recupera la postura original (Fig. 16.18a,b).

Estructuralmente, los **arcos reflejos viscerales** son más complejos. El cuerpo de la neurona sensorial visceral implicada también se encuentra en la raíz dorsal, pero sus fibras nerviosas pueden atravesar uno o más ganglios de la cadena simpática y después pasar por la rama de comunicación. Finalmente, su axón realiza una sinapsis, ya en el interior de la médula espinal, con una neurona de asociación (Fig. 16.17). A diferencia de lo que ocurre en los arcos somáticos, el impulso motor en los arcos reflejos viscerales ha de recorrer dos neuronas consecutivas. La primera es una **neurona preganglionar** que se extiende hacia fuera de la raíz ventral y conecta, por medio de una sinapsis, en un ganglio simpático, en un ganglio colateral o en la pared de un órgano interno con la segunda neurona, la **neurona posganglionar**, que es la que inerva el órgano interno efector. Por lo tanto, en el caso más simple, un arco reflejo visceral está formado por cuatro neuronas, una neurona sensorial visceral, una neurona de asociación y dos neuronas motoras viscerales situadas una a continuación de la otra.

En resumen, en los arcos reflejos somáticos intervienen neuronas aferentes somáticas, que llevan los impulsos sensoriales desde la piel, los músculos voluntarios o los tendones hasta el SNC, y neuronas eferentes somáticas, que llevan los impulsos motores hasta los efectores somáticos. En los arcos reflejos viscerales intervienen neuronas aferentes viscerales, que llevan los impulsos sensoriales desde el tubo digestivo y desde otras estructuras internas hasta el SNC, y neuronas eferentes viscerales, que transportan los impulsos motores hasta los órganos internos; esta parte del circuito está formada por dos neuronas, una preganglionar y otra posganglionar.

En los amniotas, por la raíz dorsal viaja predominantemente la información sensorial, que puede ser somática o visceral, mientras que por la raíz ventral se transmite, casi exclusivamente, información motora, que también puede ser somática o visceral. En los anamniotas hay una variabilidad considerable con respecto a las rutas de los nervios espinales y a la información que se transmite por ellas. En las lampreas, las raíces dorsal y ventral no llegan a unirse. Por la raíz ventral se transmite exclusivamente información motora visceral hasta los músculos estriados del mismo nivel de la médula espinal. Como en los amniotas, por la raíz dorsal se transmite información sensorial, tanto somática como visceral, pero en ella también se encuentran las fibras motoras viscerales (Fig. 16.19a). En los peces y en los anfibios, las raíces dorsal y ventral sí se unen, pero las fibras motoras viscerales recorren la raíz dorsal, igual que en las lampreas, mientras que la raíz ventral es igual a la de los amniotas (Fig. 16.19b).

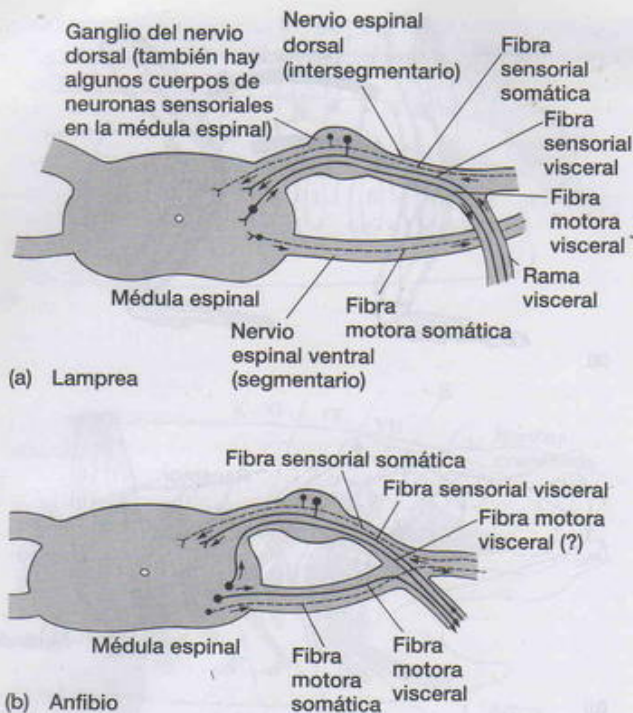


**FIGURA 16.18** Arco reflejo somático. (a) La postura puede mantenerse gracias a un reflejo espinal en que sólo intervienen una neurona sensorial y otra motora que conectan, por medio de una sinapsis, en el interior de la médula espinal. Cuando un tetrápodo empieza a desviarse con respecto a su posición normal, unos receptores sensoriales situados en las articulaciones y en los músculos detectan la desviación. (b) Las fibras sensoriales que llevan los impulsos hasta la médula espinal conectan, mediante una sinapsis, con la correspondiente neurona motora que, a su vez, estimula al músculo esquelético adecuado para que se contraiga, la extremidad se alargue y se recupere la posición normal.

### El sistema nervioso autónomo

Los primeros anatomistas ya se dieron cuenta de que las actividades de los órganos internos parecían no estar bajo un control voluntario. Los nervios periféricos y los ganglios relacionados con la actividad visceral parecían ser autónomos, o independientes del resto del sistema nervioso. Se puede considerar que el sistema nervioso autónomo es una unidad funcional del sistema nervioso periférico que controla las actividades de los órganos internos. Está formado por fibras tanto sensoriales como motoras. Por las fibras sensoriales autónomas se transmiten informaciones acerca del medio interno del organismo, es decir, sobre la presión sanguínea, la tensión de oxígeno y de dióxido de carbono, la temperatura interna y de la piel, y sobre la actividad de los órganos internos. Las fibras motoras proceden de neuronas motoras viscerales generales, y son las que inervan el músculo cardíaco, los músculos lisos y las glándulas; por lo tanto son las encargadas de controlar el tubo digestivo, los vasos sanguíneos, el árbol respiratorio, la vejiga urinaria, los órganos sexuales y otros órganos internos. Ya que parte del sistema nervioso autónomo está formado por circuitos motores viscerales generales, la inervación de cada órgano se caracteriza





**FIGURA 16.19** Circuitos somático y visceral en los anamniotas. (a) Lamprea. (b) Anfibios. No está claro si por la raíz dorsal de los nervios de los anfibios se transporta información motora visceral.

Según Hildebrand.

por la presencia de neuronas pre y posganglionares dispuestas en serie.

Los centros conscientes también pueden afectar a la actividad de los órganos internos que normalmente está controlada por el sistema nervioso autónomo. Por ejemplo, pensando intencionada y repetidamente en que tiene un resfriado, una persona puede llegar a variar su ritmo cardíaco y empezar a sudar como si tuviese fiebre. Pero casi siempre el sistema nervioso autónomo trabaja de manera inconsciente y no se encuentra bajo un control voluntario. Las actividades de mantenimiento del medio interno están controladas por medio de reflejos. En estos casos simples, cada circuito de neuronas del sistema nervioso autónomo está formado por cuatro neuronas que forman un arco reflejo: una neurona sensorial, otra de asociación, una neurona motora preganglionar y otra motora posganglionar, que se conectan mediante las correspondientes sinapsis.

**Divisiones funcionales del sistema nervioso autónomo** En los mamíferos el sistema nervioso autónomo está dividido en dos sistemas antagónicos que intervienen en el control de las actividades de los órganos internos: los sistemas simpático y parasimpático.

El sistema nervioso simpático prepara el cuerpo para que pueda enfrentarse a alguna acción enérgica, y lo hace mediante el aumento de la actividad de los órganos internos, aunque disminuye la velocidad del proceso digestivo. La estimulación del sistema simpático inhibe la actividad del tubo digestivo pero incita la contracción del bazo (lo que causa la liberación de mayor número de glóbulos rojos en el sistema circulatorio), hace que aumenten el ritmo cardíaco y la presión sanguínea,

**TABLA 16.4** Divisiones funcionales del sistema nervioso autónomo

Órgano/ Actividad	Estimulación simpática	Estimulación parasimpática
<b>Ojo</b>		
Músculo ciliar	Relajación	Contracción
Pupila	Dilatación	Contracción
<b>Glándulas</b>		
Salivales	Vasconstricción Secreción no importante	Vasodilatación Secreción abundante
Gástricas	Inhibición de la secreción	Estimulación de la secreción
Páncreas	Inhibición de la secreción	Estimulación de la secreción
Lacrimales	Ninguna	Secreción
Sudoríparas	Sudor	Ninguna
<b>Tubo digestivo</b>		
Esfínter	Aumento del tono	Disminución del tono
Paredes	Disminución movilidad	Aumento movilidad
<b>Hígado</b>	Liberación de glucosa	Ninguna
<b>Vesícula biliar</b>	Relajación	Contracción
<b>Vejiga urinaria</b>		
Músculos lisos	Relajación	Contracción
Esfínter	Contracción	Relajación
<b>Glándula adrenal</b>	Secreción <sup>a</sup>	Ninguna
<b>Corazón</b>		
Músculo	Aumento del ritmo y de la fuerza	Disminución del ritmo
Arterias coronarias	Dilatación	Constricción
<b>Pulmones (bronquios)</b>	Dilatación	Constricción
<b>Bazo</b>	Contracción	Relajación
<b>Vasos sanguíneos</b>		
Abdominales	Constricción	Ninguna
De la piel	Constricción	Ninguna
<b>Órganos sexuales</b>		
Pene	Eyaculación	Erección
Clítoris	?	Erección
<b>Metabolismo</b>	Aumento	Ninguna

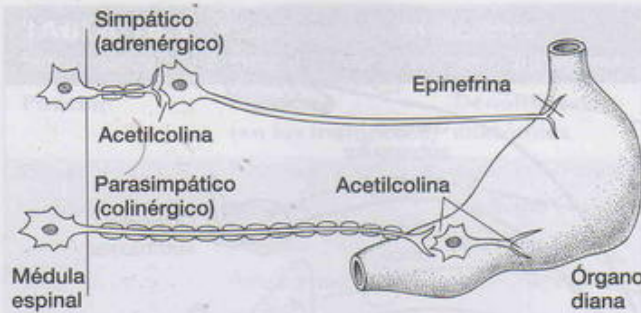
<sup>a</sup>Inervada por una neurona preganglionar.

provoca la dilatación de las arterias coronarias y que se movilice glucosa a partir del glucógeno almacenado en el hígado. A veces, se dice que el sistema nervioso simpático prepara al individuo para luchar o huir (Tabla 16.4).

En los mamíferos, los nervios motores viscerales generales que participan en la actividad del sistema simpático salen de las regiones torácica y lumbar de la médula espinal. Su actividad se conoce como **flujo toracolumbar**. Las neuronas simpáticas preganglionares suelen ser cortas y conectan, mediante las correspondientes sinapsis, con los ganglios de la cadena simpática o con ganglios situados fuera de la columna vertebral. Las fibras posganglionares suelen ser más largas (Fig. 16.20).

El sistema nervioso parasimpático hace que el cuerpo vuelva a un estado de reposo, o estado vegetativo, disminuyendo el nivel de actividad de los órganos internos, aunque estimula la digestión. Los efectos del sistema parasimpático son antagónicos con respecto a los del sistema simpático. Acelera la digestión, disminuye el ritmo cardíaco, hace que baje la presión





**FIGURA 16.20** Neurotransmisores del sistema nervioso autónomo. Los neurotransmisores adrenérgicos y colinérgicos se liberan en las terminaciones de los circuitos simpáticos y parasimpáticos, respectivamente. En esto se fundamentan las distintas respuestas de los órganos.

sanguínea, provoca la constricción de los vasos coronarios y estimula la formación de glucógeno.

Las neuronas motoras viscerales que forman parte de este sistema pertenecen a los nervios craneales VII, IX y X, o a nervios espinales que salen de la región sacra de la columna vertebral, conociéndose su actividad como **flujo craneosacro**. Las fibras parasimpáticas preganglionares son bastante largas, y llegan hasta las paredes de los órganos que inervan, donde conectan con las fibras posganglionares, que son muy cortas (Fig. 16.20).

**Control adrenérgico y colinérgico** Se dice que el sistema simpático es de tipo **adrenérgico**, ya que los neurotransmisores que se liberan durante la estimulación son la **adrenalina** y la **norepinefrina** (también denominadas **epinefrina** y **norepinefrina**). Por el contrario, se dice que el sistema parasimpático es de tipo **colinérgico** debido a que el neurotransmisor que se libera en él es la **acetilcolina**. En ambos sistemas se libera acetilcolina en las sinapsis entre las fibras pre y posganglionares y entre los nervios y los músculos esqueléticos (Fig. 16.20).

En los mamíferos, casi todos los órganos internos están inervados tanto por el sistema simpático como por el parasimpático (Fig. 16.21 y Tabla 16.4). Las glándulas adrenales, los vasos sanguíneos periféricos y las glándulas sudoríparas son excepciones en las que no se produce esta doble inervación y únicamente reciben inervación simpática. Cuando cesa la estimulación simpática sobre ellos, estos órganos vuelven al estado de reposo.

Las glándulas adrenales también son excepcionales por el hecho de estar inervadas directamente por fibras preganglionares; faltan totalmente las fibras posganglionares. Debido a que la epinefrina y la norepinefrina actúan como mensajeros químicos adrenérgicos en los circuitos simpáticos y como hormonas producidas por las glándulas adrenales (Cap. 15), cabría la posibilidad de que se produjese una cierta confusión química. Pero las neuronas preganglionares liberan acetilcolina en lugar de adrenalina u otras sustancias similares, de manera que la inervación directa de las glándulas adrenales por fibras preganglionares elimina la posible ambigüedad química entre la inervación parasimpática y la estimulación hormonal por la glándula.

**Divisiones anatómicas del sistema nervioso autónomo** La división del sistema nervioso autónomo en componentes funcionales simpáticos y parasimpáticos está razonablemente bien establecida en los mamíferos; no obstante, en los demás verte-

brados la anatomía comparada del sistema nervioso autónomo es poco conocida. La mayor parte de los órganos internos reciben inervación antagonista simpática y parasimpática, pero estas divisiones funcionales no siempre se corresponden con los flujos toracolumbar y craneosacro, respectivamente. En los vertebrados no mamíferos, en muchos casos, los nervios autónomos que salen de estas regiones tienen una función mixta. Cuando se estudia la localización de los nervios autónomos de los anamniotas, no se puede deducir con seguridad su función según su posición anatómica; por consiguiente, cuando se describe el sistema nervioso autónomo de los vertebrados no mamíferos, es preferible realizar sólo distinciones anatómicas, que no implican un significado funcional.

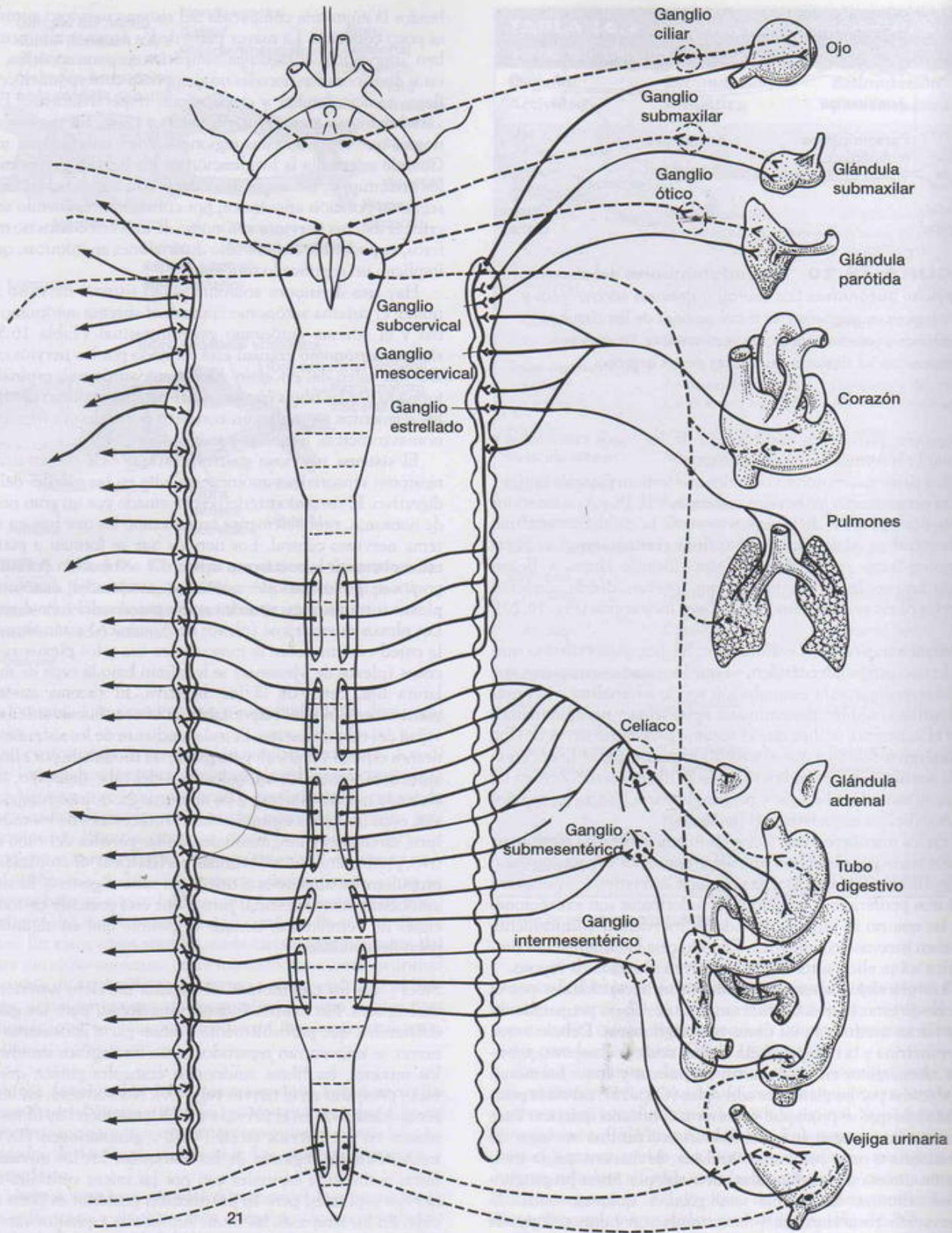
Hay tres divisiones anatómicas del sistema nervioso autónomo: el sistema autónomo craneal, el sistema autónomo espinal y el sistema autónomo gastrointestinal (Tabla 16.5). El **sistema autónomo craneal** está formado por los nervios craneales que salen del encéfalo. El **sistema autónomo espinal** está formado por las fibras que salen del sistema nervioso central en los segmentos espinales, en concreto por todas las fibras autónomas torácicas, lumbares y sacras.

El **sistema nervioso gastrointestinal** está constituido por neuronas sensoriales y motoras situadas en las paredes del tubo digestivo. El sistema entérico está formado por un gran número de neuronas, probablemente tantas como las que hay en el sistema nervioso central. Los nervios que se forman a partir de estas neuronas las conectan entre sí y se mezclan para formar grupos de prolongaciones nerviosas entrelazadas, denominadas **plexos intramurales**, situados en las paredes del tubo digestivo. Los **plexos mientéricos** (plexos de Auerbach) están situados en la pared externa sobre la musculatura lisa y los **plexos submucosos** (plexos de Meissner) se localizan bajo la capa de musculatura lisa, cerca de la luz digestiva. El sistema autónomo gastrointestinal es el responsable de la coordinación de la actividad del tubo digestivo. Es independiente de los sistemas autónomos espinal y craneal, pero puede ser modulado por ellos. Los alimentos tensan los músculos lisos del tubo digestivo, lo que estimula mecánicamente a las neuronas gastrointestinales. A su vez, estas neuronas estimulan las contracciones de los músculos lisos, circulares y longitudinales, de las paredes del tubo digestivo, produciéndose así las **ondas peristálticas** sincronizadas que propulsan los alimentos a través del tubo digestivo. El sistema autónomo gastrointestinal parece que está presente en todas las clases de vertebrados, aunque es posible que en algunos esté poco desarrollado.

**Peces** En los ciclóstomos, el sistema nervioso autónomo es incompleto. No existen cadenas simpáticas, pero los ganglios colaterales, que probablemente forman parte del sistema autónomo, se encuentran repartidos entre los órganos internos. En los mixines, las fibras autónomas craneales parece que sólo están presentes en el nervio vago (X). No obstante, en las lampreas, además de en el nervio vago (X), también hay fibras autónomas en los nervios facial (VII) y glossofaríngeo (IX), que inervan ciertas regiones de las branquias. En los mixines, las fibras autónomas espinales van por las raíces ventrales de los nervios espinales, pero su distribución posterior es poco conocida. En las lampreas, las fibras autónomas espinales van tanto por las raíces dorsales como por las raíces ventrales de los nervios espinales e inervan los riñones, las gónadas, los vasos sanguíneos, la porción posterior del tubo digestivo, la cloaca y otros órganos internos.

En los conductivos y en los osteictios, el sistema nervioso autónomo está bien desarrollado. Las cadenas de ganglios





**FIGURA 16.21** Sistemas simpático (líneas continuas) y parasimpático (líneas discontinuas) de un mamífero. Obsérvese la doble inervación de la mayoría de los órganos. Se han representado las fibras preganglionares y posganglionares.

Modificado de H. Tuchmann-Duplessis et al., 1974. *Illustrated Human Embryology, Vol. III, Nervous System and Endocrine Glands*, Springer-Verlag, NY. Reproducido con autorización.



**TABLA 16.5** Relaciones entre las divisiones funcionales y anatómicas del sistema nervioso autónomo

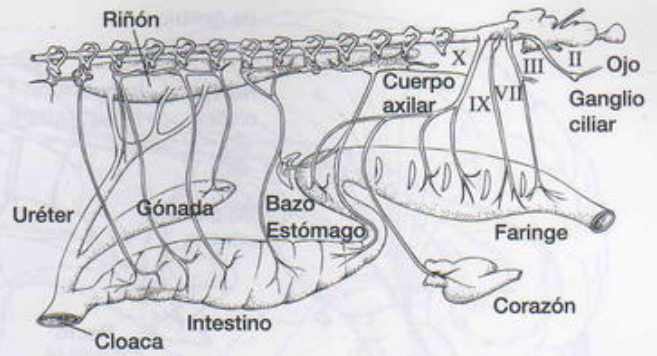
Posición	Función (en los mamíferos)	Denominación anatómica
Craneal	Parasimpática	Autónomo craneal
Torácica	Simpática	Autónomo espinal
Lumbar	Simpática	Autónomo espinal
Sacra	Parasimpática	Autónomo espinal
Tubo digestivo intrínseco	Gastrointestinal	Autónomo gastrointestinal

simpáticos están presentes, y los nervios craneales autónomos van hasta los órganos internos. No obstante, en los elasmobranquios, no existen ganglios colaterales y las cadenas simpáticas parece que no envían fibras hacia los nervios craneales. El nervio vago está bien desarrollado y emite ramas que van hasta el estómago y el corazón, pero parece que este último carece de inervación antagónica a la inhibidora del nervio vago (Fig. 16.22a). Además, los ganglios simpáticos de los elasmobranquios están asociados con grupos de células de tejido cromafín derivadas de la cresta neural, las cuales en los teleosteos y en la mayoría de los tetrápodos (los urodelos son una excepción) tienden a ser independientes de los ganglios. En la mayoría de los teleosteos, también están presentes los ganglios colaterales y algunas fibras nerviosas espinales se unen a los nervios craneales (Fig. 16.22b).

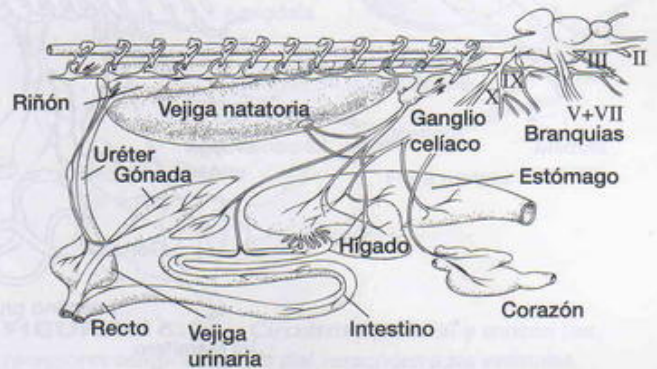
**Tetrápodos** El sistema nervioso autónomo está bien desarrollado en los tetrápodos. Las dos cadenas simpáticas están presentes, los ganglios colaterales están dispersos entre los órganos internos y los nervios craneales y espinales están bien definidos. Los impulsos autónomos de los nervios espinales de los anfibios pasan a través de las raíces ventrales, pero aún no está del todo claro si también hay fibras motoras en las raíces dorsales (Fig. 16.23a). En los reptiles, las aves y los mamíferos la estructura y disposición del sistema nervioso autónomo es bastante similar. Las fibras autónomas motoras espinales van por las raíces ventrales de los nervios espinales (Fig. 16.23b,c).

**Resumen** Con la excepción de los ciclóstomos, la organización anatómica del sistema nervioso autónomo es bastante parecida en todas las clases de vertebrados. Las señales autónomas espinales se transmiten a través de un par de cadenas simpáticas (excepto en los ciclóstomos y los elasmobranquios), con algunas fibras que se unen a las de los nervios craneales. Las señales autónomas craneales se transmiten a través de los nervios craneales facial (VII), glossofaríngeo (IX) y vago (X), aunque los nervios facial y glossofaríngeo pueden estar reducidos en los peces. En los vertebrados que poseen ojos hay un nervio motor ocular (III) que envía fibras hasta el iris y los músculos ciliares de los ojos.

Los mamíferos, y sobre todo el hombre, son los animales en que mejor se conoce el sistema nervioso autónomo y donde se pueden definir los circuitos motores con bastante seguridad. El sistema nervioso autónomo humano incluye un flujo de información simpática toracicolumbar y un flujo de información parasimpática craneosacro. Aún es dudosa la existencia de un sistema parasimpático sacro en los demás vertebrados. En los



(a) Elasmobranquio



(b) Teleosteo

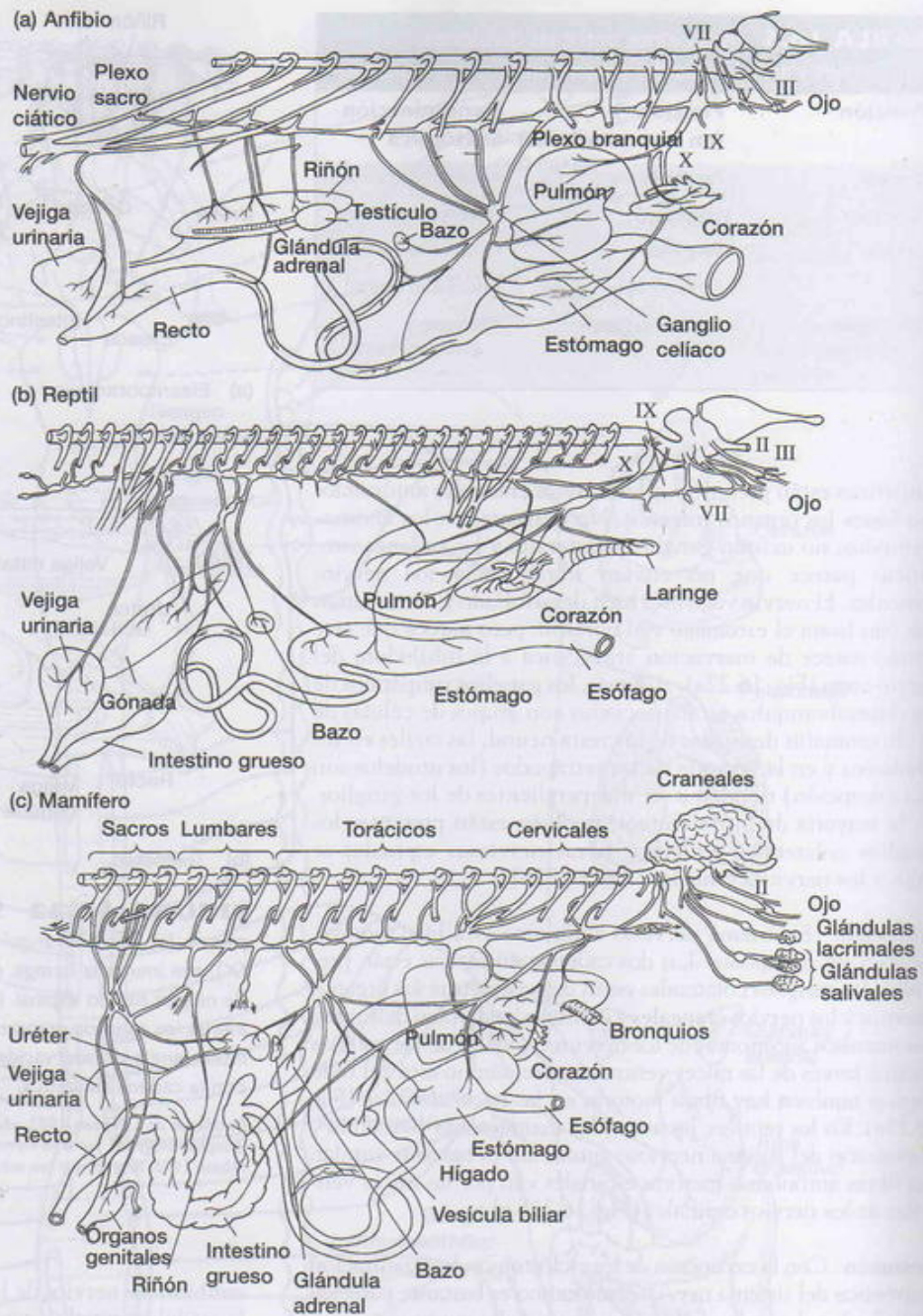
**FIGURA 16.22** Sistema nervioso autónomo de los peces. (a) Elasmobranquio (tiburón). Véase que el nervio vago (X), que inerva la faringe, el estómago y el corazón, no tiene fibras de ningún nervio espinal. (b) Teleosteo. El nervio vago (X), que inerva los mismos órganos que en los tiburones, también interviene en la inervación de la vejiga natatoria y está conectado con la cadena simpática.

Modificado de S. Nilsson, 1983. «Autonomic nerve function in the vertebrates», en Zoophysiology, ed. por D. S. Farmer, Springer-Verlag, NY, basado en Young 1933, y Nilsson 1976. Reproducido con autorización.

anfibios, los nervios de la pelvis salen del extremo posterior de la médula espinal, y van a inervar la vejiga urinaria y el recto, estructuras que tradicionalmente se consideraban inervadas mediante impulsos parasimpáticos sacros. No obstante, incluso en los mamíferos, las fibras parasimpáticas sacras se mezclan con las fibras simpáticas toracicolumbares formando un plexo pelviano, por lo que es bastante difícil seguir las continuaciones de estos dos sistemas en su camino hacia los órganos internos efectores. Hasta que no se conozcan mejor las características del sistema nervioso autónomo de los vertebrados, el papel funcional de los nervios autónomos en los vertebrados no mamíferos únicamente puede ser objeto de conjetura.

En resumen, los efectores viscerales y somáticos reciben impulsos de tipo motor. Los efectores y los receptores están conectados por medio del sistema nervioso central. El control de la mayor parte de las actividades del cuerpo se realiza mediante arcos reflejos. Los arcos reflejos somáticos están relacionados, fundamentalmente, con el control de los músculos





**FIGURA 16.23** Sistema nervioso autónomo de diversos tetrápodos. (a) Anfibio (anuro). (b) Reptil (lagarto). (c) Mamífero (placentario).

Modificado de S. Nilsson, 1983. «Autonomic nerve function in the vertebrates», en *Zoophysiology*, ed. por D. S. Farmer, Springer-Verlag, NY, basado en Young 1933, y Nilsson 1976. Reproducido con autorización.

esqueléticos. Los arcos reflejos viscerales son la base del sistema nervioso autónomo, que es el responsable del control de las actividades de los órganos internos. Se estudiará ahora el papel del sistema nervioso central en el procesado de la información.

## Sistema nervioso central

El sistema nervioso central se encarga de coordinar las actividades que permiten que un organismo pueda sobrevivir y reproducirse en su ambiente. Para ello el sistema nervioso central debe recibir informaciones de varias fuentes. Los receptores conocidos como **interoceptores** captan información y respon-

den a las sensaciones de los órganos en su medio interno. Los **propioceptores** son un tipo de interoceptores que informan al sistema nervioso central de la posición de las extremidades, del grado de flexión de las articulaciones y del estado de estiramiento de los músculos. Este componente de información y procesado del sistema nervioso se conoce como **sistema somatosensorial**, en el cual están incluidos los propioceptores y los receptores superficiales de la piel. Las sensaciones recogidas por el sistema somatosensorial son especialmente importantes durante la locomoción para poder coordinar la posición de las extremidades y el cuerpo. Los **exteroceptores** aportan información sobre el medio externo. Las sensaciones táctiles, de presión, de temperatura, visuales, acústicas, del gusto y otros estímulos procedentes del medio externo, son captadas por los



exteroceptores y transmitidas hasta el encéfalo y la médula espinal. La tercera fuente de información es la memoria, que permite que un organismo pueda ajustar sus actividades en función de las experiencias previas.

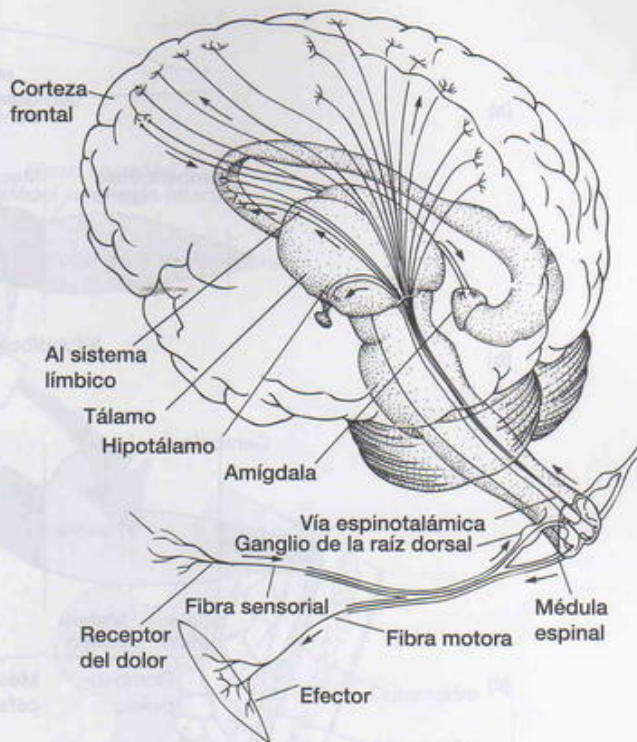
El sistema nervioso central procesa la información sensorial y envía órdenes a los efectores (Fig. 16.24). Estas órdenes son las que originan las respuestas del organismo. La información entrante **diverge** para comunicar a varias zonas del encéfalo y de la médula espinal el suceso que se ha producido en el punto del que procede el estímulo. Cuando se elabora la respuesta, las órdenes **convergen** hacia el efector adecuado. En la médula espinal y en el encéfalo se encuentran las rutas por las que viajan las informaciones y las áreas de asociación en las que se procesan.

## Embriología

El sistema nervioso central de los vertebrados es hueco debido a la unión de dos pliegues neurales ectodérmicos. En el encéfalo, el canal central se ensancha para formar unos **ventrículos** llenos de líquido que no son otra cosa que espacios interconectados situados en la región central del encéfalo. En el tubo neural se pueden diferenciar tres regiones embrionarias: **pro-encéfalo**, **mesencéfalo** y **rombencéfalo** (Fig. 16.25a-c). Cada una de ellas da origen a una región diferente en el encéfalo del adulto: cerebro anterior, cerebro medio y cerebro posterior (Fig. 16.25f).

El encéfalo y la médula espinal están envueltos por las **meninges** (G., *meninx*, membrana) que en parte derivan de la cresta neural. En los mamíferos hay tres meninges: una externa y resistente, la **duramadre**; otra mediana y parecida a una telaraña, la **aracnoides**; y otra más interna, la **piamadre** (Fig. 16.26a). Esta última contiene vasos sanguíneos que están al servicio de los tejidos nerviosos que hay inmediatamente por debajo de ella. El **líquido cefalorraquídeo (LCR)** es un fluido ligeramente viscoso que se mueve lentamente por los ventrículos del cerebro y por el canal central de la médula espinal. El **plexo coroideo**, un grupo de vasos sanguíneos en forma de pincel asociados a células endimarias, sobresale hacia el interior de los ventrículos en unos puntos concretos y constituye la fuente principal en la que se origina el líquido cefalorraquídeo, que se reabsorbe a nivel de unos senos venosos. Aunque el líquido cefalorraquídeo se forma a partir de la sangre y finalmente vuelve a ella, carece de glóbulos rojos y de los demás elementos formes de tamaño grande. Cuando una persona ha sufrido una herida o un traumatismo que se sospecha puede haber afectado al sistema nervioso central, se le realiza una **punción raquídea** y se le extrae una muestra de líquido cefalorraquídeo. Si hay glóbulos rojos en él, es que el encéfalo o la médula espinal están dañados. El líquido cefalorraquídeo constituye un colchón de fluido alrededor del encéfalo y la médula espinal, que sirve como protección para los delicados tejidos nerviosos y absorbe las sacudidas procedentes de las conmociones. Bañando el sistema nervioso central, en los humanos hay, por término medio, 150 ml de líquido cefalorraquídeo, menos de una copa de vino, que se reemplaza varias veces al día. Algunas hipótesis recientes sugieren que también podría transportar mensajeros químicos importantes para la regulación de los ritmos circadianos del organismo.

En los peces, las meninges están formadas por una única membrana, la **meninge primitiva**, que envuelve el encéfalo y la médula espinal (Fig. 16.26b). Con la adopción de la vida terrestre, las meninges se hicieron dobles. En los anfibios, los reptiles y las aves, las meninges están constituidas por una gruesa duramadre, más externa y derivada del mesodermo, y una delgada



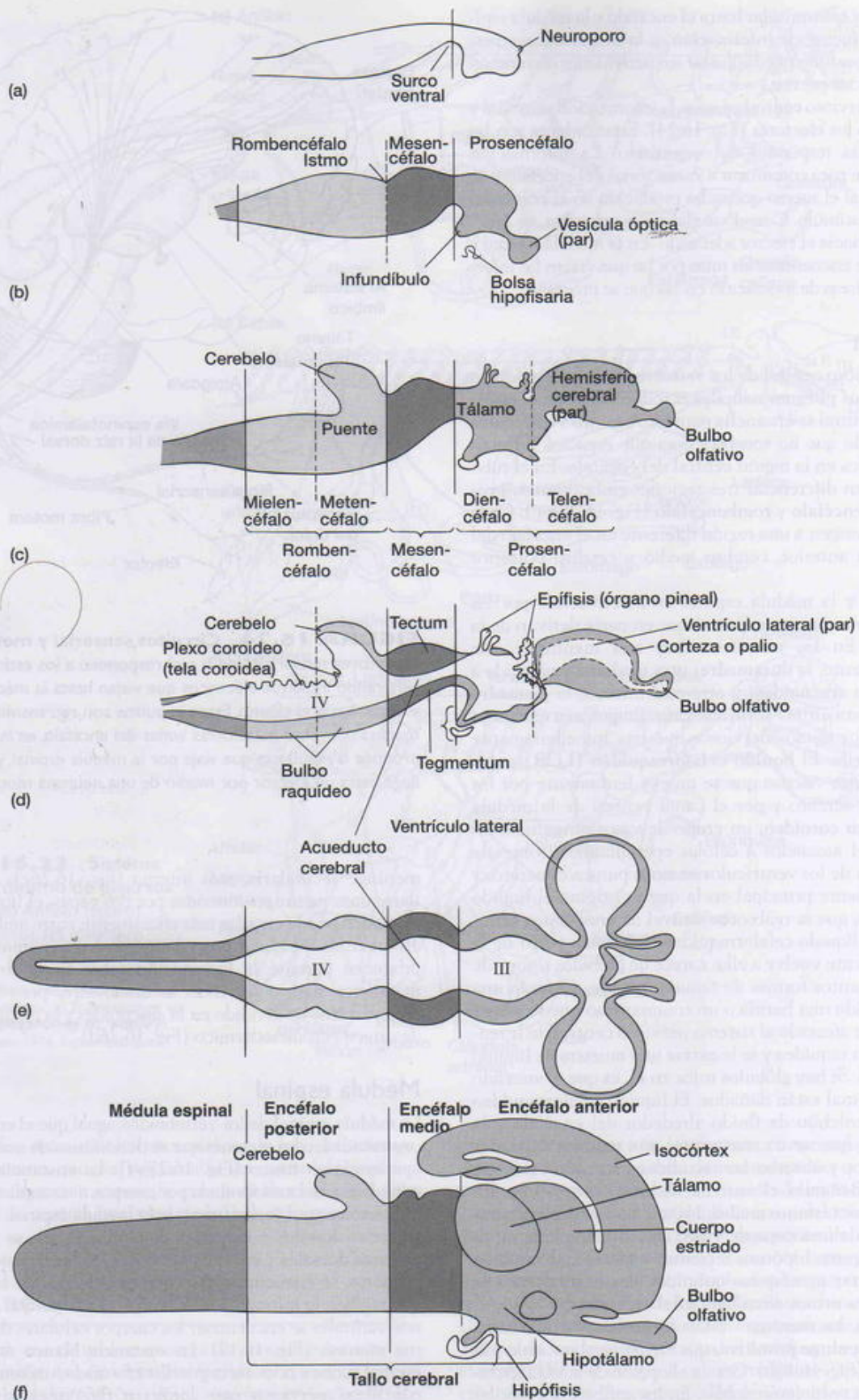
**FIGURA 16.24 Circuitos sensorial y motor.** Los receptores sensoriales de la piel responden a los estímulos generando impulsos eléctricos que viajan hasta la médula espinal y llegan hasta el tálamo. Estos impulsos son retransmitidos por muchas neuronas hasta otras zonas del encéfalo, en las cuales se produce la respuesta que viaja por la médula espinal, y finalmente llega hasta un efector por medio de una neurona motora.

**meninge secundaria**, más interna (Fig. 16.26c). Al desarrollarse unas meninges formadas por dos capas, el líquido cefalorraquídeo puede circular más eficazmente entre ambas, y puede absorber las sacudidas procedentes de los movimientos que se producen durante la locomoción sobre tierra firme. En los mamíferos sigue existiendo la duramadre, pero la meninge secundaria se ha dividido en la aracnoides y la piamadre, ambas de origen ectomesodérmico (Fig. 16.26d).

## Médula espinal

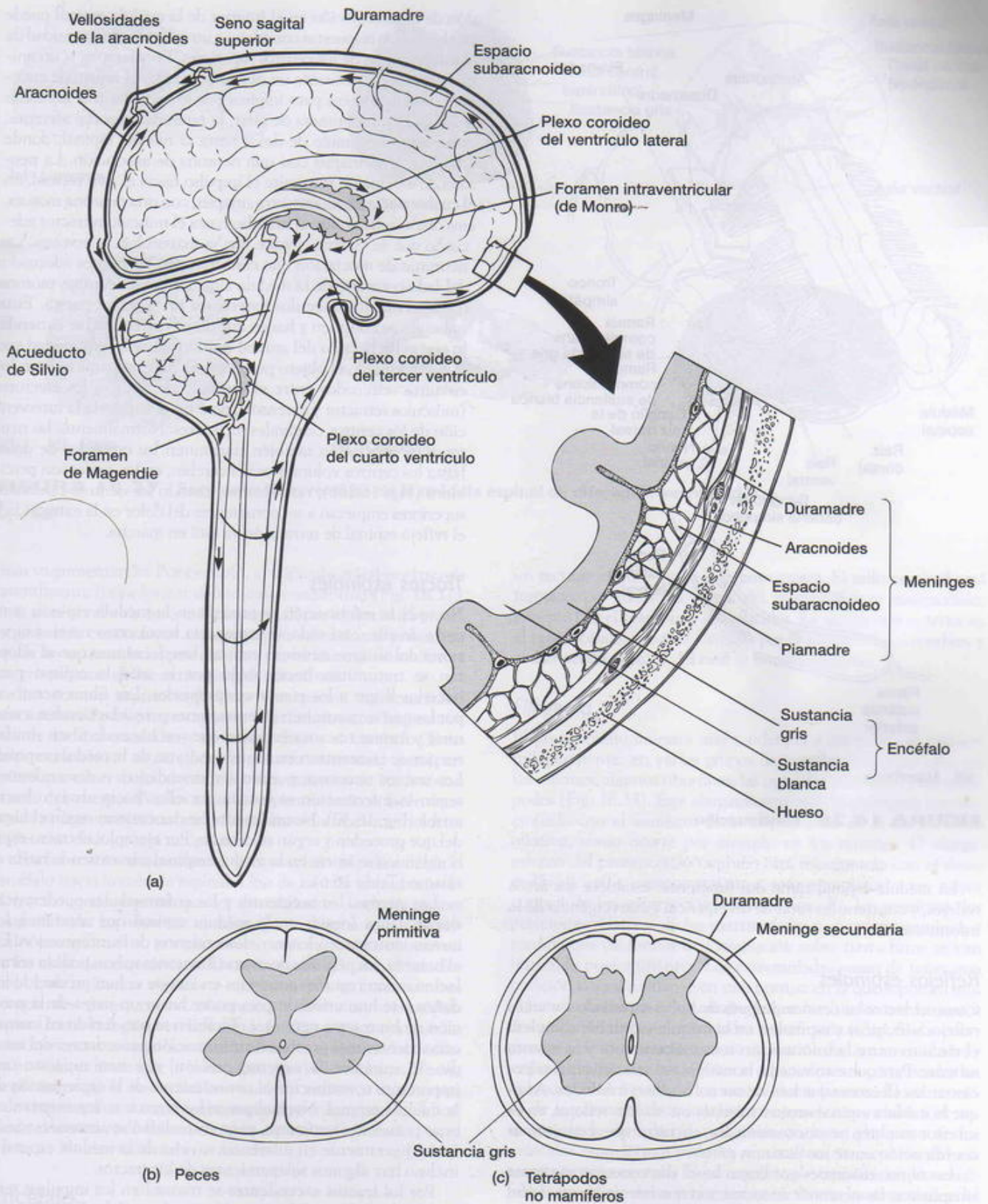
La médula espinal de los vertebrados, igual que el encéfalo, está organizada en dos regiones que se denominan de acuerdo con su apariencia en fresco (Fig. 16.27a-f). La **sustancia gris** de la médula espinal está formada por cuerpos neuronales que rodean el hueco central (epéndimo) de la médula espinal. Las prolongaciones dorsales y ventrales de sustancia gris se denominan **cuernos dorsales** y **cuernos ventrales**, respectivamente. En los primeros, se encuentran los cuerpos celulares de las neuronas que reciben la información sensorial, mientras que en los cuernos ventrales se encuentran los cuerpos celulares de las neuronas motoras (Fig. 16.17). La **sustancia blanca** de la médula espinal rodea a la materia gris. Está formada fundamentalmente por fibras nerviosas que conectan diferentes niveles de la médula espinal entre sí y con el encéfalo. Muchas de estas fibras poseen vaina de mielina que da el color blanco.





**FIGURA 16.25** Desarrollo embrionario del sistema nervioso central. (a-d) Desarrollo embrionario. (e) Ventriculos del sistema nervioso central, llenos de líquido. (f) Regiones anatómicas del encéfalo de un adulto.

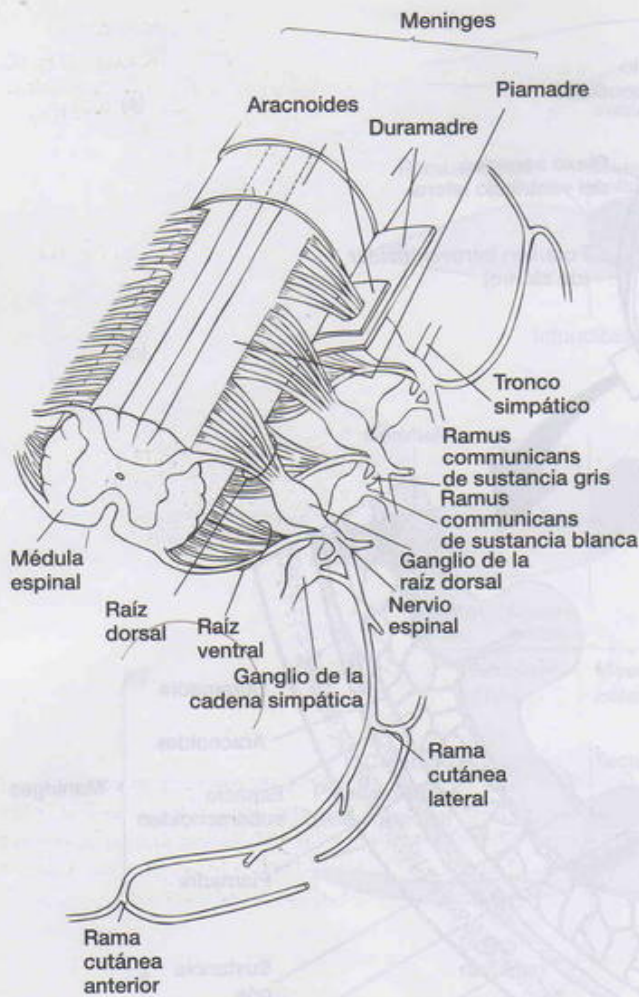




**FIGURA 16.26 Líquido cefalorraquídeo y meninges.** (a) Las flechas indican el sentido de la circulación del líquido cefalorraquídeo a través del encéfalo y la médula espinal en un mamífero. A la derecha se representa un detalle de las tres capas meníngicas. (b) Las meninges de los peces están formadas por una única y delgada capa, la meninge primitiva. (c) En todos los tetrápodos, excepto en los mamíferos, las meninges están formadas por una doble capa: una externa, la duramadre, y otra interna, la meninge secundaria. (d) Sección transversal de la médula espinal de un mamífero, en la que se pueden apreciar las tres capas meníngicas: la duramadre, la aracnoides y la piamadre. También se representan las ramas de los nervios espinales con sus conexiones con las cadenas simpáticas. (Continúa en la página siguiente.)

(a-c) Según H. M. Smith; (d) según R. T. Woodburne.





(d) Mamíferos

**FIGURA 16.26** continuación

La médula espinal tiene dos funciones: establece los arcos reflejos, y contiene las rutas de divergencia y convergencia de la información.

### Reflejos espinales

Como el lector ya conoce después de haber estudiado los arcos reflejos somáticos y espinales, en la médula espinal se completa el circuito entre la información sensorial entrante y la motora saliente. Para que esto suceda, la médula espinal tiene que seleccionar los efectores que han de ser activados o inhibidos. Aunque la médula espinal actúa a nivel de estos actos reflejos, en su interior también se encuentran los circuitos que permiten la coordinación entre sus distintas partes.

Las fibras sensoriales que llegan hasta ella conectan mediante sinapsis con las neuronas de asociación que hay en el asta dorsal de la sustancia gris (Fig. 16.28a). Dichas neuronas de asociación transmiten los impulsos hasta el asta ventral del mismo lado, al lado opuesto o hasta un nivel diferente de la médula espinal e incluso hasta el encéfalo. En el asta ventral, la neurona de asociación establece una sinapsis con una neurona motora, cuyo axón sale por la raíz ventral y se dirige hasta el efector. La disper-

sión de la información en el interior de la médula espinal puede producir unas respuestas complejas a un estímulo sin necesidad de la intervención de los centros superiores. Por ejemplo, si un animal pisa sin darse cuenta un objeto punzante, el reflejo de encoger bruscamente esa pata implica por lo menos a tres neuronas (Fig. 16.29). La primera de ellas, la neurona sensorial aferente, transporta el estímulo de dolor hasta la médula espinal, donde establece una sinapsis con una neurona de asociación. La neurona de asociación transmite el impulso hacia el asta ventral, en el cual conecta, mediante otra sinapsis, con una neurona motora, cuyo axón retransmite el impulso hasta el músculo retractor adecuado que se contrae y hace que la extremidad se retraiga. Las neuronas de asociación que conectan con los puntos adecuados del lado contrario de la médula alcanzan a las neuronas motoras que inervan los músculos extensores de la pata opuesta. Estos músculos se contraen y hacen que dicha extremidad se extienda, lo que evita la caída del animal cuando retrae la extremidad con la que ha pisado el objeto punzante. Es necesario que existan los circuitos adecuados entre el estímulo de dolor y los efectores (músculos retractor y extensor), pero no es necesaria la intervención de los centros cerebrales superiores. Normalmente, las neuronas de asociación también transmiten los estímulos de dolor hasta los centros voluntarios del cerebro, en los cuales son percibidos (Fig. 16.28b); no obstante, cuando los centros cerebrales superiores empiezan a ser conscientes del dolor en la extremidad, el reflejo espinal de retracción ya está en marcha.

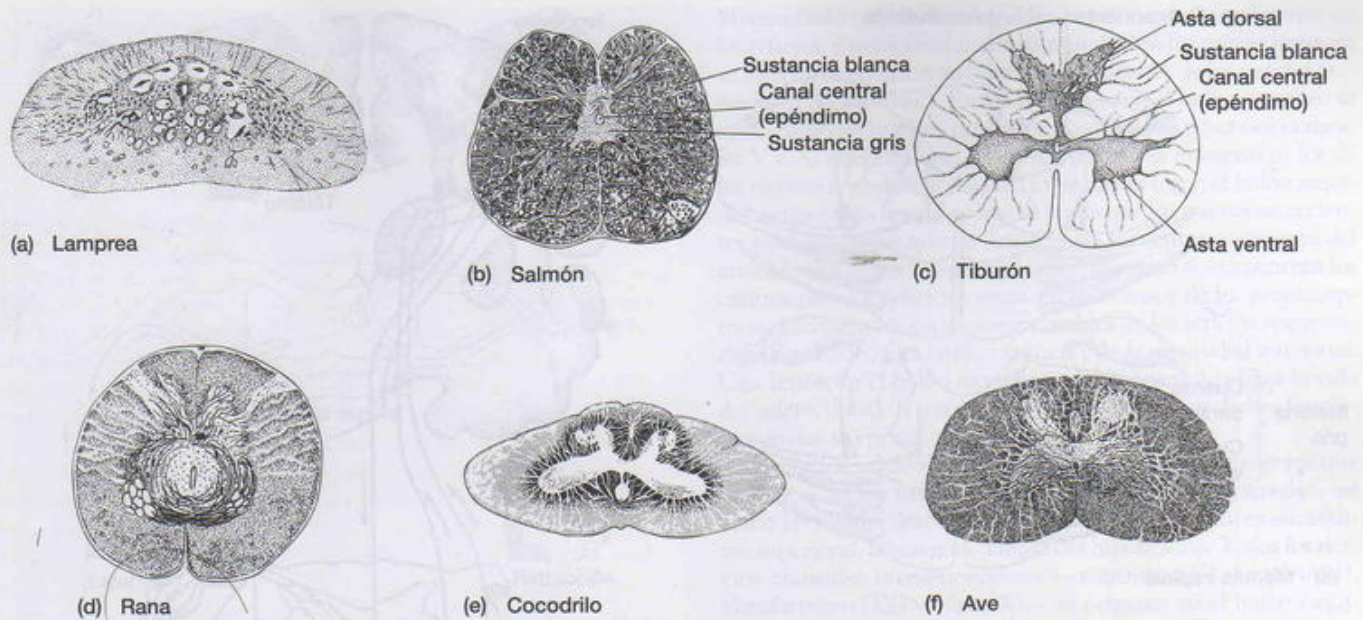
### Tractos espinales

No toda la información se procesa en la médula espinal; gran parte de ella, casi toda, se transporta hasta otros niveles superiores del sistema nervioso central. Las decisiones que se adoptan se transmiten hacia abajo por la médula espinal para hacerlas llegar a los efectores apropiados. Las fibras nerviosas por las que se transmiten informaciones parecidas tienden a reunirse y formar tractos nerviosos, que son haces de fibras similares que se encuentran en zonas concretas de la médula espinal. Los tractos nerviosos pueden ser ascendentes o descendentes, según la información se mueva por ellos hacia abajo o hacia arriba (Fig. 16.30). Normalmente, se denominan según el lugar del que proceden y según su destino. Por ejemplo, el tracto espinotalámico se inicia en la médula espinal y se extiende hasta el tálamo (Tabla 16.6).

Las guerras, los accidentes y las enfermedades pueden ocasionar daños locales en la médula espinal que afecten a los movimientos ascendentes o descendentes de la información. En el hombre, las pérdidas de ciertas funciones se han podido correlacionar con regiones concretas en las que se han producido los daños y se han utilizado para poder hacer un mapa de la posición de los tractos nerviosos. También se han tenido en cuenta otras fuentes más precisas de información procedentes del estudio de animales de experimentación, que han supuesto una importante contribución al conocimiento de la organización de la médula espinal. Normalmente los tractos se representan en unas posiciones concretas, pero en realidad su situación puede variar ligeramente en diferentes niveles de la médula espinal e incluso hay algunos solapamientos de los tractos.

Por los **tractos ascendentes** se transmiten los impulsos sensoriales desde la médula espinal hasta el encéfalo. Entre los más grandes se encuentran el **fascículo grácil** y el **fascículo cuneiforme**, que están localizados en la zona dorsal de la médula espinal. Ambos transmiten hasta el bulbo raquídeo estímulos procedentes de propioceptores relacionados con la postura. A medida que se sube de nivel, el número de axones que los for-





**FIGURA 16.27** Secciones transversales de la médula espinal de diferentes vertebrados.

Según Bolk.

man va aumentando. Por ejemplo, el fascículo grácil se extiende lateralmente hasta formar el fascículo cuneiforme (Fig. 16.31). Así, a un nivel alto de la médula espinal, por el fascículo grácil, situado más centrado, se transmiten las sensaciones procedentes de las extremidades posteriores y por el fascículo cuneiforme las procedentes de las extremidades anteriores.

Los **tractos espinocerebelares** transportan informaciones procedentes de los propioceptores relacionados con las posiciones de las extremidades y el cuerpo hasta el cerebelo. Estas informaciones no se perciben de manera consciente pero permiten que el cerebelo coordine los movimientos de las distintas partes del cuerpo. Por los **tractos espinotalámicos lateroventrales** se transmiten hasta el tálamo las informaciones relacionadas con el dolor y la temperatura.

Por los **tractos descendentes** se transmiten impulsos desde el encéfalo hacia la médula espinal. Uno de los más importantes es el **tracto corticoespinal** que va directamente desde la corteza cerebral hasta las neuronas motoras que se dirigen a las extremidades posteriores; así, por esta vía se produce el control cerebral de los músculos esqueléticos. El **tracto tectoespinal** está relacionado con estímulos visuales y auditivos. No va hasta centros conscientes, si no que se recorre una corta distancia por la médula espinal hacia la región cervical donde finaliza conectando con las neuronas motoras somáticas que inervan los músculos del cuello. Su función es hacer que la cabeza gire rápidamente hacia la zona de procedencia de los estímulos visuales o auditivos de amenaza o de sorpresa. Por el **tracto rubroespinal** se transmiten impulsos, desde el mesencéfalo hasta la médula espinal, relacionados con el inicio de los movimientos coordinados.

## Encéfalo

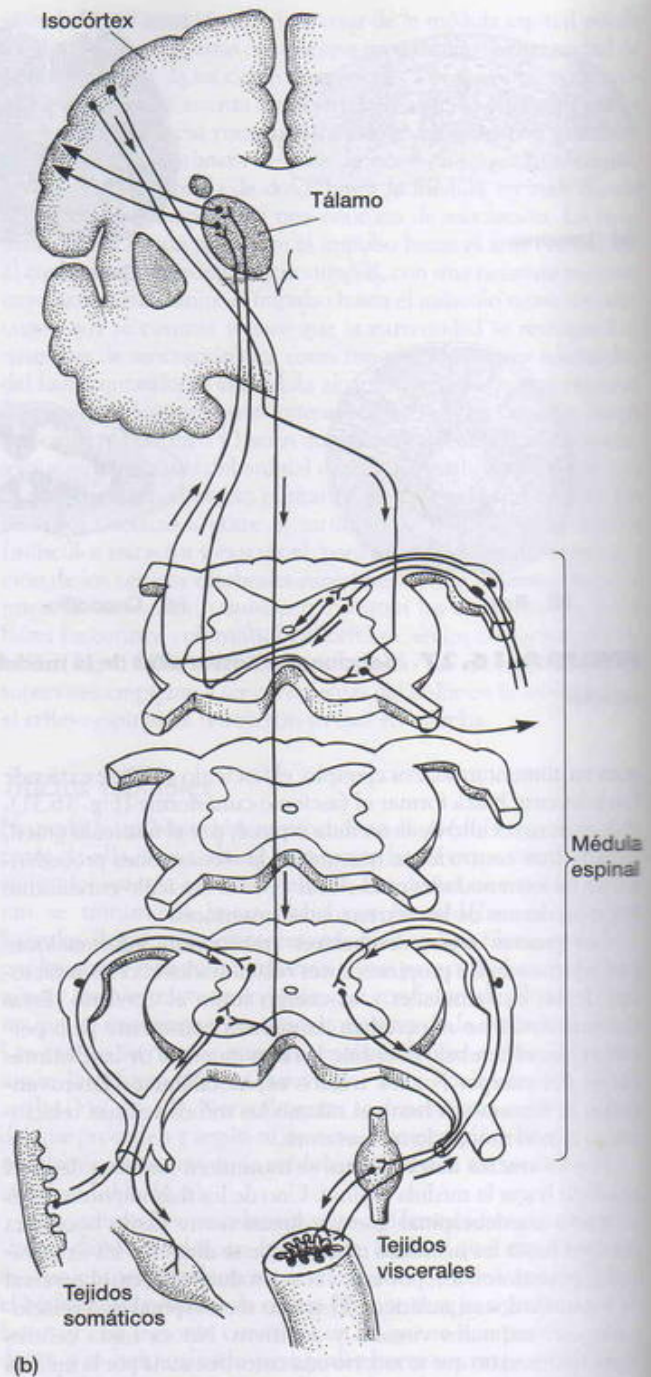
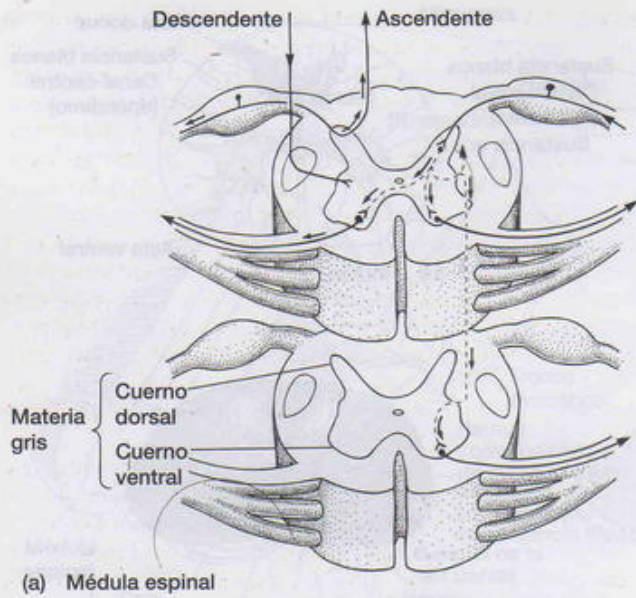
Embriológicamente el encéfalo se forma a partir del tubo neural por delante de la médula espinal. Está formado por tres regiones anatómicas (Figs. 16.25a-f y 16.32). La región más posterior es el metencéfalo, que está formado por el **bulbo raquídeo**, el **punte** y el **cerebelo**. A continuación está el mesencéfalo, constituido por

un **tectum** sensorial y un **tegmento** motor. El **tallo cerebral** está formado por todas las partes del metencéfalo y mesencéfalo, excepto por el cerebelo y los colículos. La región más anterior es el prosencéfalo, que está formada por el telencéfalo, o **cerebro**, y el **diencéfalo**, a partir del cual se forma el **tálamo**.

## Filogenia

El prosencéfalo muestra una tendencia a alargarse, de manera independiente, en varios grupos de vertebrados, entre ellos en los mixines, algunos tiburones, las rayas, los teleosteos y los tetrápodos (Fig. 16.33). Este alargamiento está parcialmente correlacionado con el aumento de la importancia de la información olfativa, como ocurre por ejemplo en los mixines. El alargamiento del prosencéfalo también está relacionado con el desarrollo de unos comportamientos más complejos y un mejor control de las contracciones musculares. En los amniotas, las posiciones relativas de las extremidades y el cuerpo cambian a medida que las formas de locomoción sobre tierra firme se van haciendo predominantes. Las extremidades pasan de tener una posición lateral a situarse en una postura en la que soportan más directamente el peso del cuerpo, lo que facilita los movimientos de oscilación de las extremidades y su eficacia (Cap. 8). La coordinación de los movimientos de oscilación de las extremidades y su posición durante la carrera son especialmente complicados en la locomoción bípeda de los arcosaurios y las aves. El incremento de la cantidad de informaciones somatosensoriales y el aumento de la cantidad de respuestas motoras por parte de los músculos esqueléticos necesita una mayor intervención del sistema nervioso central. El incremento de tamaño del prosencéfalo es un reflejo de su mayor intervención en las actividades del sistema locomotor. En los teleosteos más evolucionados, se puede apreciar una tendencia hacia el aumento de tamaño del mesencéfalo en lugar del prosencéfalo. Parece que esto puede estar correlacionado con el procesamiento de la información visual, así como con aumento de la cantidad de información sensorial entrante desde el sistema de la línea lateral y con la mayor





**FIGURA 16.28 Reflejos espinales.** (a) Las neuronas de asociación que hay en la sustancia gris reciben los estímulos aferentes y los retransmiten por la médula, normalmente, hacia el mismo lado de la médula o hacia un nivel diferente de ella. (b) Los reflejos espinales hacen que los efectores somáticos y viscerales respondan directamente a la información sensorial. No obstante, las neuronas motoras que transmiten los impulsos hasta los efectores también se encuentran bajo la influencia de circuitos descendentes que proceden de los centros voluntarios del cerebro.

capacidad de movimientos de los teleósteos en el espacio tridimensional que representa su medio acuático.

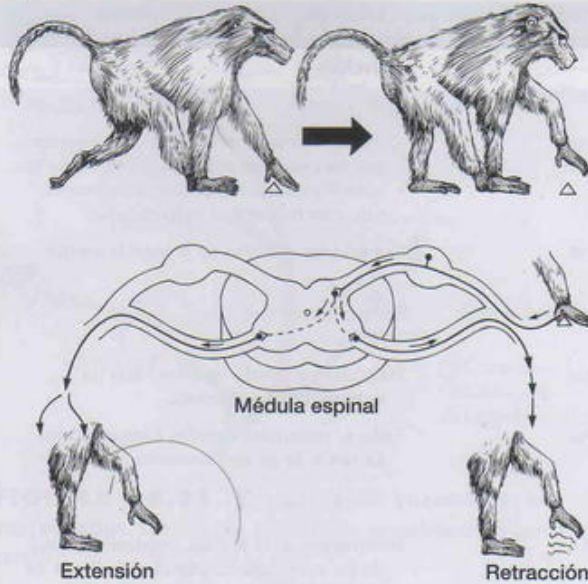
Además, el encéfalo de cada especie refleja las necesidades de procesamiento de la información que ese animal requiere en su hábitat y su modo de vida (Fig. 16.34). Por ejemplo, los peces que viven en las aguas subterráneas de las cuevas y que por tanto siempre se encuentran en un medio con una oscuridad permanente, suelen tener los ojos reducidos y, en correspondencia, el tectum del mesencéfalo, que generalmente recibe la información visual entrante, también está reducido. Por el contrario, cuando la información visual constituye una parte importante de la entrada sensorial, como sucede en el salmón, el tectum

aumenta de tamaño. Así, la reducción o la pérdida de entrada sensorial desde algún exteroceptor o interoceptor suele ir acompañada de la correspondiente reducción o pérdida de los núcleos encefálicos que recibían y procesaban la información procedente de ellos, mientras que el aumento de la cantidad de información conduce al aumento de tamaño de la zona encefálica correspondiente.

### Forma y función

En las Figuras 16.35 a 16.37 se representan los encéfalos de distintos vertebrados.



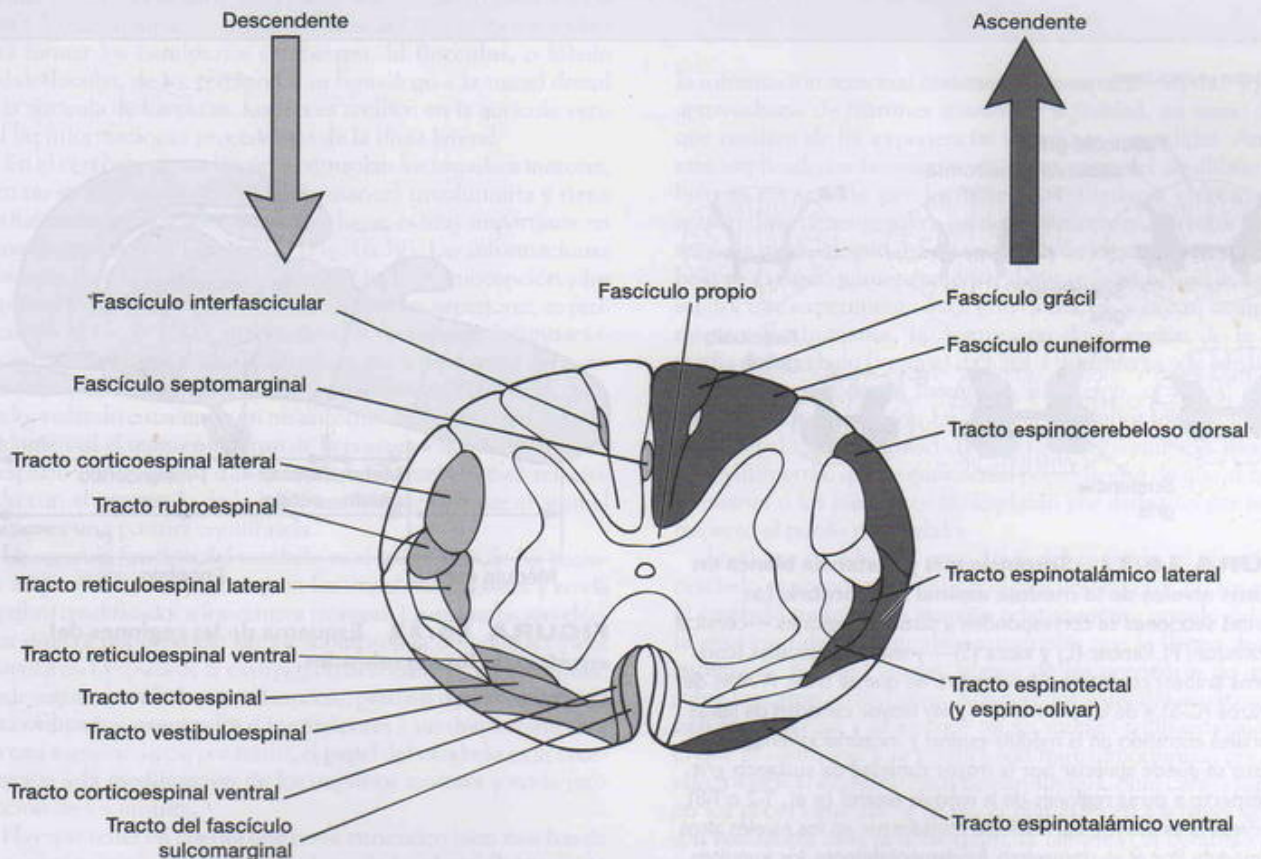


**FIGURA 16.29 Reflejo espinal.** Las neuronas de asociación que hay en la médula espinal transmiten estímulos hasta las neuronas motoras, las cuales estimulan a los músculos retractores que hacen que el animal retire su pata del objeto que le está molestando. El estímulo también se propaga hasta otras neuronas motoras situadas en áreas diferentes de la médula espinal, que inervan los músculos extensores de la pata opuesta, que se contrae y soporta el peso del cuerpo.

**Metencéfalo** El bulbo raquídeo actúa fundamentalmente en los reflejos, y tiene tres funciones principales. En primer lugar, en su interior se encuentran los núcleos primarios de los nervios craneales (Fig. 16.36a-c). En los tiburones, en el bulbo raquídeo se encuentran los núcleos primarios, o raíces, de los nervios craneales V a X, mientras que en los mamíferos, se encuentran los de los nervios craneales VII a XII. En segundo lugar, el bulbo raquídeo actúa como la ruta principal por la que los tractos ascendentes y descendentes salen o llegan hasta los centros superiores del encéfalo. En tercer lugar, en el bulbo raquídeo se encuentran los centros para los reflejos viscerales, auditivos y de los propioceptores, incluidos los centros responsables de los reflejos respiratorios (Fig. 16.38), del latido cardíaco y de la movilidad intestinal. Una lesión en el bulbo raquídeo puede poner en peligro la vida del sujeto, debido a que los centros que controlan dichas funciones vitales se encuentran en ella.

Hasta los núcleos bulbares llegan las señales aferentes que proceden de los nervios sensoriales espinales y craneales, así como las señales descendentes procedentes de centros encefálicos superiores, como por ejemplo del hipotálamo. Todos los nervios craneales branquioméricos —trigémino (V), facial (VII), glossofaríngeo (IX) y vago (X)— se originan en el bulbo raquídeo. En estos centros bulbares se procesa la información entrante, y se inician las señales eferentes destinadas a ajustar las actividades viscerales, así como los patrones rítmicos de alimentación y respiración.

La parte inferior del mesencéfalo de los amniotas se convierte en una zona muy importante en el flujo de la información. En los mamíferos forma un engrosamiento bien definido,



**FIGURA 16.30** Sección transversal de la médula espinal del hombre en la que se representan las posiciones aproximadas de los tractos nerviosos ascendentes (a la derecha) y descendentes (a la izquierda).

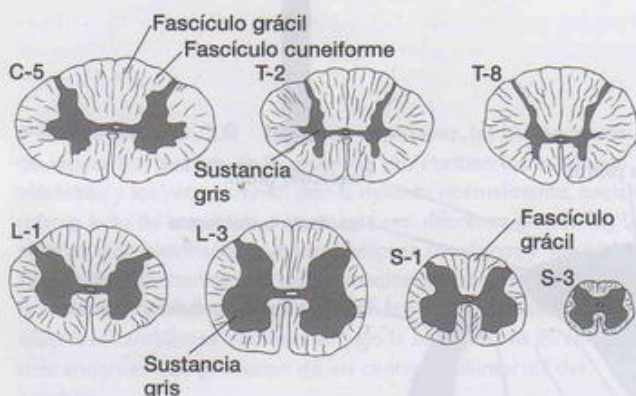
Según Netter.



**TABLA 16.6** Posiciones y funciones de los tractos nerviosos descendentes y ascendentes de la médula espinal

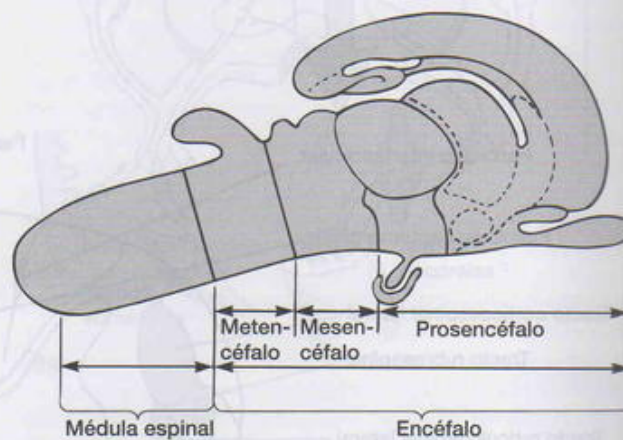
Tracto	Procedencia	Destino	Función
<b>Descendentes</b>			
Tractos corticoespirales lateral y ventral	Corteza cerebral	Médula espinal	Conexiones motoras directas de la corteza con las neuronas motoras primarias de los brazos y las piernas (neuronas motoras bajo control cortical voluntario)
Tracto rubroespinal	Mesencéfalo (núcleo rojo del tegmento)	Médula espinal	Conexiones motoras en la médula espinal
Tractos reticuloespirales lateral y ventral	Médula reticular del bulbo raquídeo	Médula espinal (asta dorsal)	Reflejos posturales
Tracto tectoespinal	Mesencéfalo (colículo, techo)	Médula espinal	Estimulación visual y auditiva hacia las extremidades y el tronco
Tracto vestibuloespinal	Bulbo raquídeo (núcleo vestibular)	Médula espinal	Reflejos posturales debidos a los músculos axiales y de las extremidades
<b>Ascendentes</b>			
Fascículo grácil y fascículo cuneiforme	Médula espinal	Bulbo raquídeo	Información táctil precisa, órganos de Golgi de los tendones, corpúsculos de Pacini de las articulaciones
Tractos cerebelosos dorsal y ventral <sup>a</sup>	Médula espinal	Cerebelo	Información desde los propioceptores hasta el cerebelo, fibras musculares intrafusales
Tracto espinotalámico lateral	Médula espinal	Tálamo	Sensaciones de dolor y temperatura hasta el tálamo
Tracto espinotectal	Médula espinal	Mesencéfalo (tectum)	Información de los propioceptores del cuello y los hombros
Tracto espinorreticular	Médula espinal	Formación reticular del bulbo raquídeo	Dolor y otras sensaciones procedentes de los órganos internos

<sup>a</sup>Puede haber un único tracto.



**FIGURA 16.31** Sustancia gris y sustancia blanca en distintos niveles de la médula espinal del hombre. Las diferentes secciones se corresponden a distintas regiones —cervical (C), torácica (T), lumbar (L) y sacra (S)— y están numeradas (con números árabes) conforme a la vértebra de que se trata. A nivel de los brazos (C-5) y de las piernas (L-3) hay mayor cantidad de fibras sensoriales entrando en la médula espinal y motoras saliendo de ella. Esto se puede apreciar por la mayor cantidad de sustancia gris con respecto a otras regiones de la médula espinal (p. ej., T-2 o T-8). Obsérvese la existencia del fascículo cuneiforme en los niveles altos de la médula. Por él se transmiten, fundamentalmente, los impulsos sensoriales procedentes de los brazos.

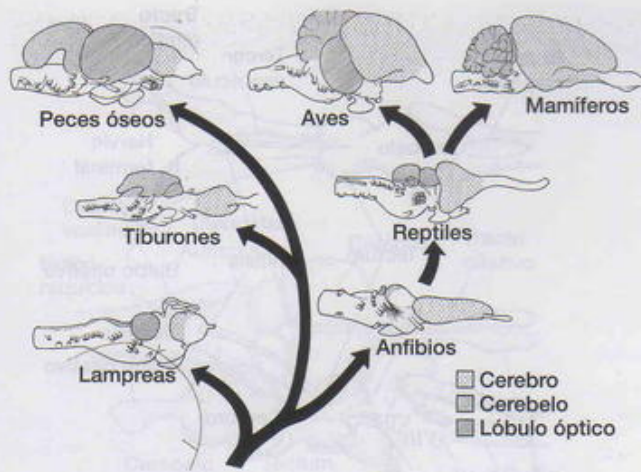
Según Netter.



**FIGURA 16.32** Esquema de las regiones del encéfalo de los vertebrados.

Según Nauta y Feirtag.





**FIGURA 16.33** Evolución del encéfalo de los vertebrados. Obsérvese el aumento progresivo del tamaño del cerebro.

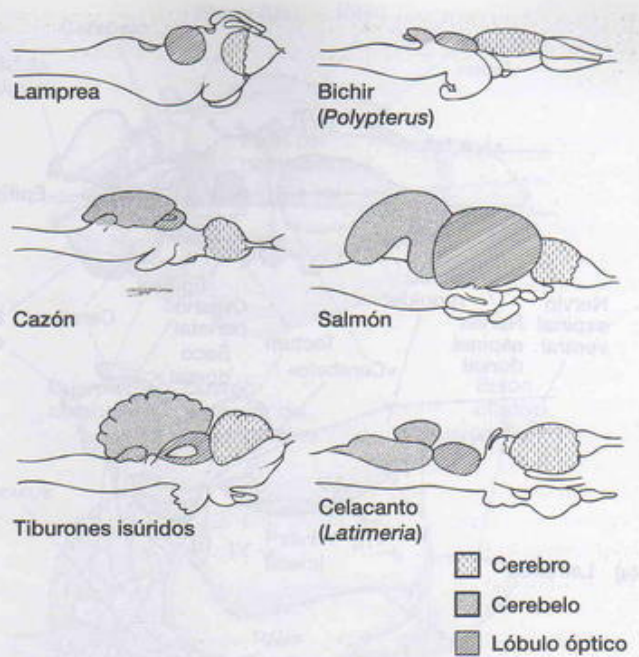
el puente (Fig. 16.37e), que está constituido fundamentalmente por los núcleos del puente, que transmiten información desde la corteza cerebral hasta la del cerebelo.

El **cerebelo** es una prolongación del mesencéfalo en forma de cúpula. Es muy frecuente que su superficie presente una gran cantidad de circunvoluciones y pliegues. Puede dividirse en un **corpus** (cuerpo) mediano y un par de **aurículas** laterales. En las aves y los mamíferos las zonas laterales del corpus se expanden para formar los hemisferios cerebelares. El **flocculus**, o lóbulo noduloflocular, de los tetrápodos es homólogo a la mitad dorsal de la aurícula de los peces. Los peces reciben en la aurícula ventral las informaciones procedentes de la línea lateral.

En el cerebelo se modifican y controlan los impulsos motores, pero no se inician en él. Actúa de manera involuntaria y tiene dos funciones principales. En primer lugar, es muy importante en el mantenimiento del equilibrio (Fig. 16.39). Las informaciones relacionadas con el tacto, la vista, el oído, la propiocepción y los impulsos motores que proceden de los centros superiores, se procesan en el cerebelo. La integración de todas estas informaciones sensoriales tiene como resultado el mantenimiento del tono muscular y del equilibrio. Para un animal que está corriendo, saltando, volando o nadando en un entorno tridimensional, resulta fundamental el mantenimiento de la postura y la orientación en el espacio con respecto a la gravedad. El cerebelo está relacionado con el procesamiento de la información que permite al animal mantener una postura equilibrada.

La segunda función del cerebelo es el ajuste fino de las acciones motoras. El cerebelo compara los impulsos entrantes y envía impulsos modificados a los centros motores. La estimulación eléctrica directa del cerebelo no va acompañada de contracciones musculares. Después de la extirpación del cerebelo, un organismo puede seguir moviéndose en el espacio, pero sus movimientos son descoordinados, exagerados o insuficientes y sus desplazamientos son casi espasmódicos; por tanto, el papel del cerebelo es la coordinación y la modificación de los impulsos motores y no la producción de los mismos.

Hay que tener en cuenta que no se entienden bien muchas de las acciones que se realizan en el cerebelo. Actualmente está claro que el cerebelo también está muy implicado en la memoria relacionada con los acontecimientos motores. En él se adquiere



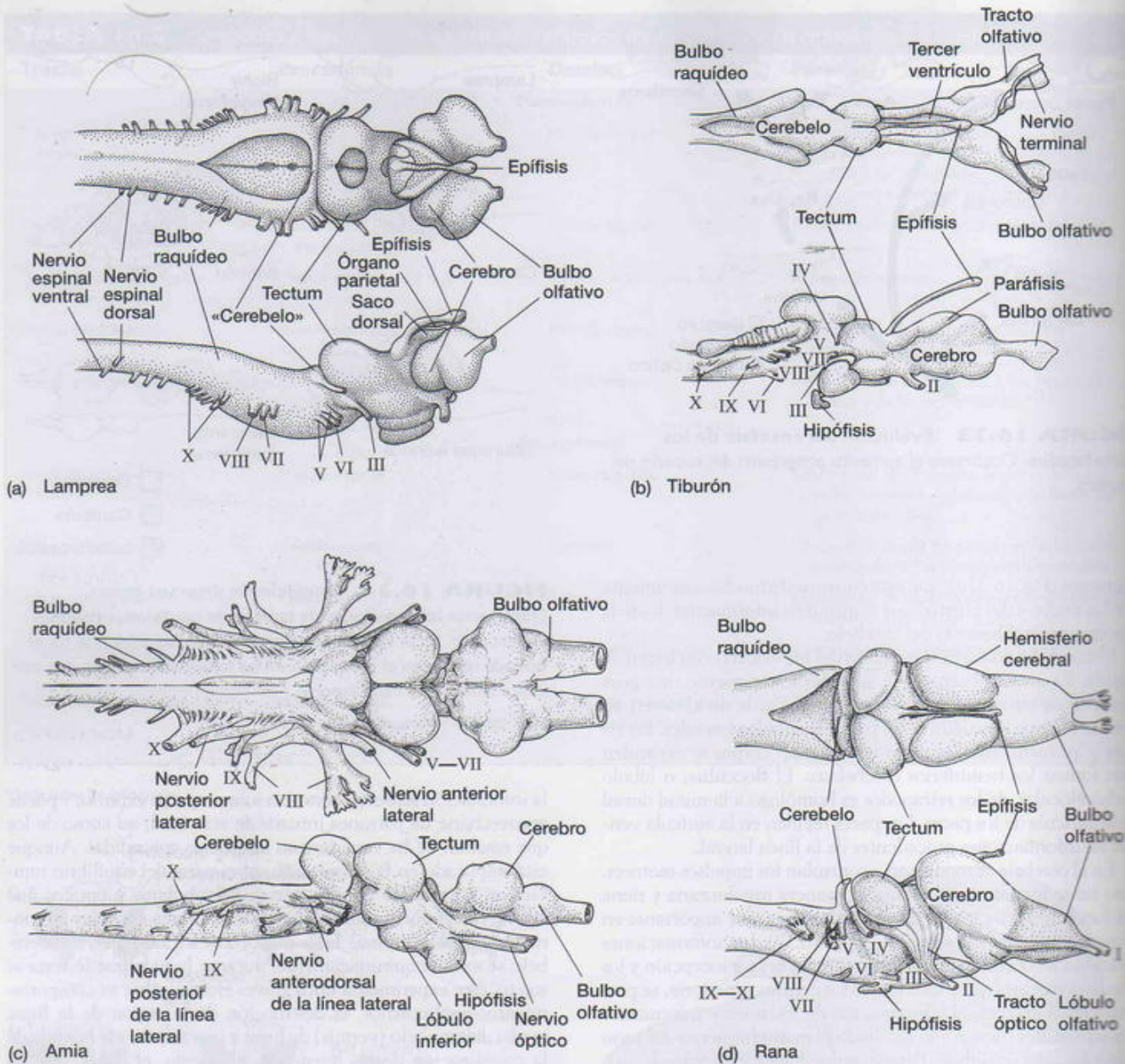
**FIGURA 16.34** Encéfalo de diversos peces. Obsérvese las variaciones de tamaño de las distintas regiones del encéfalo. Estas variaciones son un reflejo del diferente papel de cada región en el procesamiento de las informaciones que son más importantes para cada especie.

Según Ebbesson y Northcutt; Roberts y Kremers.

la información sensorial concreta sobre espacio externo, y puede aprovecharse de patrones innatos de actividad, así como de los que resultan de las experiencias anteriores aprendidas. Aunque está implicado en la orientación, gran parte del equilibrio también es controlado por los nervios vestibulares y ópticos que actúan directamente sobre los nervios motores a niveles inferiores de la médula espinal. En la mayoría de los animales, si el cerebelo se extirpa quirúrgicamente, durante la vida que le resta al sujeto, éste experimenta unos graves efectos sobre su comportamiento. En humanos, la destrucción de la región de la línea media del cerebelo (vermis) da lugar a una ataxia, a la pérdida de la coordinación de los miembros, el cuerpo, el habla, o a los movimientos de los ojos. La destrucción de los lóbulos laterales del cerebelo (hemisferios) da lugar a una condición conocida como dismetría, que se caracteriza por el hecho de que al mover las manos o los pies, éstos se desplazan por defecto o por exceso respecto al punto pretendido.

Igual que sucede con otras áreas del encéfalo, el tamaño del cerebelo es proporcional al papel que desempeña. En los peces, el cerebelo suele ser de tamaño relativamente grande debido a la gran cantidad de impulsos sensoriales que le llegan desde el sistema de la línea lateral, acerca de las corrientes de agua y sobre los campos eléctricos. Además, los animales acuáticos tienen que navegar y orientarse en un mundo tridimensional, en el que el equilibrio y la postura son muy importantes; por todo ello, tienen el cerebelo bien desarrollado. Como cabría esperar, en los peces bentónicos (p.ej., la platija) y en los peces que no son nadadores muy activos (p.ej., la lamprea) el cerebelo tiene un papel menos importante y un tamaño relativamente pequeño (Fig. 16.35a). Es necesario tener en cuenta que en los peces, la región denominada «cerebelo» realmente es parte del





**FIGURA 16.35 Encéfalos de varios vertebrados.** En la parte superior se representan vistas dorsales, y en la inferior vistas laterales. (a) Lamprea (*Lampetra*). (b) Tiburón (*Scymnus*). (c) Pez de barro (*Amia*). (d) Rana (*Rana*). (e) Caimán (*Alligator*). (f) Insectívoro (*Gymnura*). (g) Ganso (*Anser*). (h) Caballo (*Equus*).

(a,b) (d-g) Según Romer y Parsons; (c) según Davis y Northcutt; (h) según Getty.

núcleo octavolateral, hasta donde llegan las fibras electroreceptoras de la línea lateral

Con la adopción de los hábitos de vida terrestres, se perdió el sistema de la línea lateral y la cantidad de información sensorial que recibía el cerebelo disminuyó; no obstante, se desarrollaron unas extremidades lo bastante robustas como para hacer posible la locomoción sobre tierra firme. Esto aumentó la cantidad de información procedente de los propioceptores y también la importancia de la coordinación de las acciones musculares, por lo que el papel del cerebelo siguió siendo muy importante. Por ello el cerebelo de los vertebrados terrestres sigue siendo grande y voluminoso.

**Mesencéfalo** La parte superior del mesencéfalo es el tectum, hasta el cual llegan impulsos sensoriales. De forma específica, esta parte superior del mesencéfalo se divide en un tectum óptico, en el que se reciben la información de la vista, y un torus semicircular, hasta el que llegan las informaciones procedentes del oído y la línea lateral. En los mamíferos el tectum óptico está dividido en unos colículos superior e inferior. La parte inferior del mesencéfalo es el tegmento, en el cual se inician los impulsos motores, generalmente a través de nervios troclear (IV) y motor ocular (III), que se originan en el mesencéfalo.

En los peces y los anfibios, el mesencéfalo suele ser la región más desarrollada del encéfalo (Fig. 16.35a-e). El tectum recibe



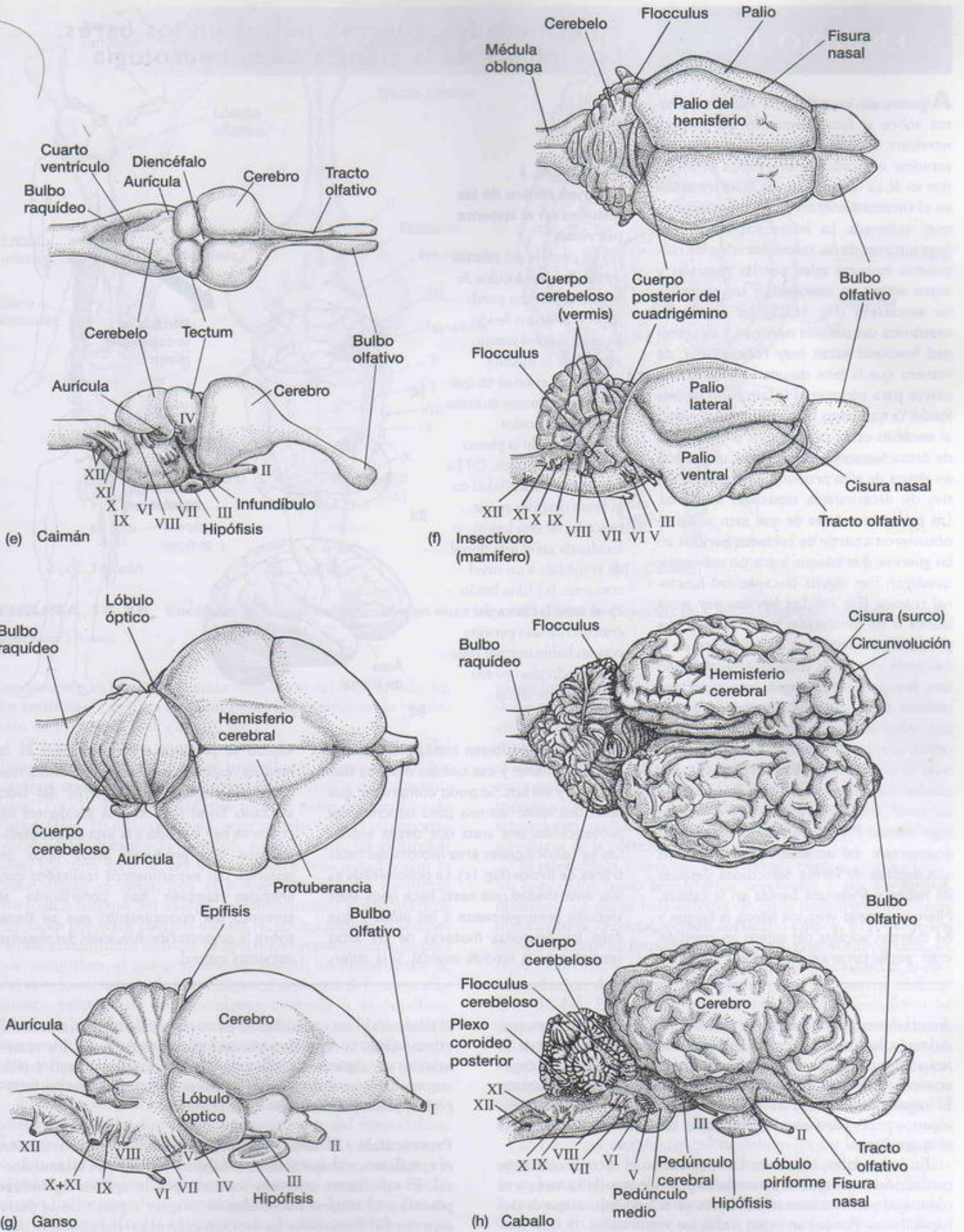


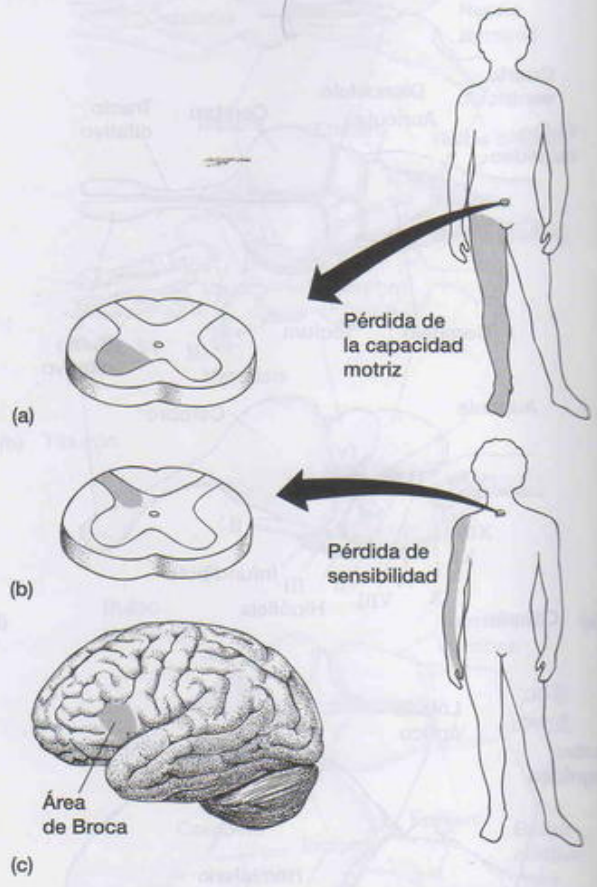
FIGURA 16.35 continuación.



Algunos de los primeros descubrimientos sobre el funcionamiento del sistema nervioso se obtuvieron a partir de los estudios realizados sobre daños producidos en él. La distribución de la información en el sistema nervioso de los mamíferos es muy ordenada. La información sensorial llega a través de las raíces dorsales, las respuestas motoras salen por las ventrales y entre ambas se encuentran las neuronas de asociación (Fig. 16.29). La estructura anatómica del sistema nervioso y su actividad funcional están muy relacionadas, de manera que la falta de una función puede usarse para conocer la localización de una lesión. Ya que tanto la médula espinal como el encéfalo están organizados en una serie de áreas funcionales concretas, una lesión en alguna de ellas produce la pérdida selectiva de determinada capacidad funcional. Las primeras señales de que esto es así se obtuvieron a partir de soldados heridos en las guerras, que aunque lograron sobrevivir quedaron con alguna discapacidad funcional crónica (Fig. 1a). Las heridas por arma blanca o las producidas por una bala que producen una lesión en el asta dorsal de la sustancia gris de la médula espinal, hacen que los pacientes tengan una capacidad motora más o menos normal, pero con una pérdida de la capacidad sensorial desde el nivel del cuerpo en que se produjo la herida (Fig. 1b). Otras patologías pueden afectar, en lugar de a la capacidad sensorial, a la motora. En 1861 el neurólogo alemán P. P. Broca realizó un examen postmortem del encéfalo de una persona que hablaba de forma defectuosa después de haber sufrido una herida en la cabeza. Mientras estaba vivo, los labios, la lengua y las cuerdas vocales del sujeto en cuestión eran perfectamente funcionales pero no

**FIGURA 1**  
Examen clínico de las lesiones en el sistema nervioso.

(a) La pérdida del control motor de los músculos de la pierna derecha puede deberse a alguna lesión localizada en el cuerno ventral de la médula espinal, en el nivel en que salen las neuronas motoras hacia los músculos esqueléticos de la pierna que estén afectados. (b) La pérdida de sensibilidad en el brazo derecho puede proceder de una lesión localizada en el asta dorsal de la médula a un nivel concreto. (c) Una lesión en el área de Broca del encéfalo de una persona con un habla normal hace que el individuo pierda parcialmente dicha capacidad.



podía hablar de forma inteligible. Hablaba muy lentamente y «se comía» muchos sustantivos y verbos. Se pudo comprobar que tenía una lesión en una zona concreta del prosencéfalo, una zona que desde entonces se conoce como área motora del habla o área de Broca (Fig. 1c). La poliomielitis es una enfermedad que hasta hace unos años afectaba principalmente a los niños y que daña las neuronas motoras de las astas ventrales de la médula espinal. Si la enfer-

medad se produce a un nivel bajo de la médula espinal, las lesiones resultantes causan la parálisis de la pierna del lado afectado. En el siglo XX, los accidentes de coche se han sumado a la lista de acontecimientos que producen estos tipos de lesiones. Los experimentos realizados con animales también han contribuido al aumento del conocimiento que se tiene sobre la organización funcional del sistema nervioso central.

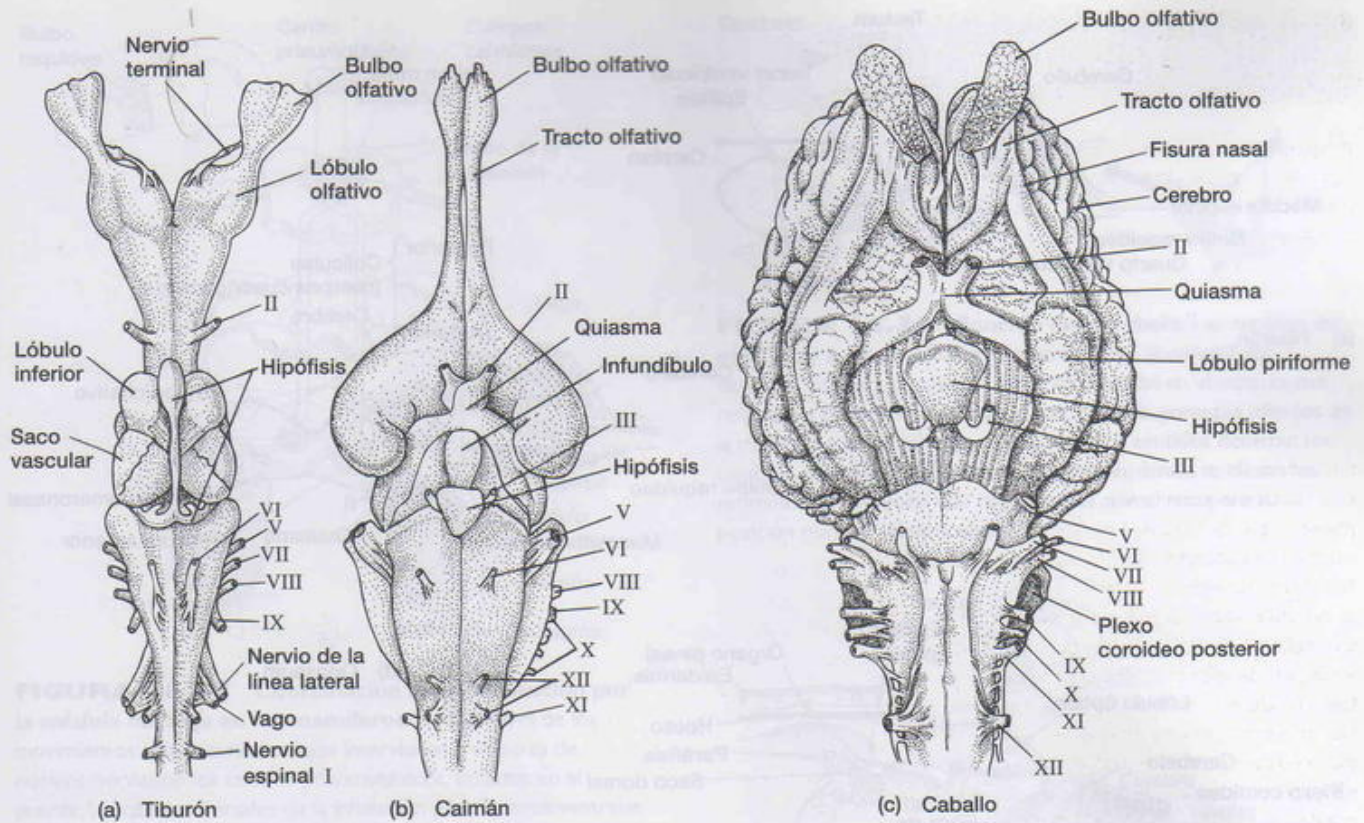
directamente la información sensorial procedente de los ojos. Además, los impulsos procedentes del sistema auditivo y de la línea lateral, del cerebelo, del epitelio olfativo y desde los órganos sensoriales cutáneos, se transmiten directamente al tectum. El tectum también es voluminoso en los anamniotas. En algunos peces parece que actúa como un centro importante en el aprendizaje.

En los reptiles, las aves y los mamíferos, el tectum continúa recibiendo los impulsos sensoriales procedentes de la vista y el oído, que son retransmitidos hasta el telencéfalo a través del hipotálamo. Por lo tanto, en todos los vertebrados, la información sensorial visual termina llegando al telencéfalo a través del tectum. Una segunda vía por la que dicha información alcanza

el telencéfalo sin necesidad de pasar por el tectum es a través del tálamo (Fig. 16.40). Esta vía está presente en todos los vertebrados, en algunos de ellos de manera modesta, pero puede aumentar de tamaño y ser de bastante importancia en los tetrápodos, principalmente en los mamíferos.

**Prosencéfalo** El diencéfalo está formado por cuatro regiones: el epitálamo, el hipotálamo, el tálamo ventral y el tálamo dorsal. El epitálamo, que está formado por la epífisis (glándula pineal) y el núcleo habenular, se origina a partir de la parte superior del diencéfalo. La función del núcleo habenular es desconocida. En los anamniotas la epífisis afecta a la pigmentación de la piel debido a su actuación sobre los melanocitos, y parece





**FIGURA 16.36** Encéfalos de varios vertebrados en vista ventral. (a) Tiburón (*Scymnus*). (b) Caimán (*Alligator*). (c) Caballo (*Equus*).

Según Romer y Parsons.

que también es importante en la regulación del fotoperíodo. En los amniotas la epífisis tiene un papel importante en la regulación de los ritmos biológicos (Cap. 15).

El hipotálamo se origina a partir de la parte inferior del diencefalo. En el interior del hipotálamo se encuentran los **cuerpos mamilares**, que están muy desarrollados en los mamíferos (Fig. 16.41). Estos cuerpos forman parte del circuito de Papez (Fig. 16.44), que está relacionado con el comportamiento reproductor y la memoria a corto plazo. En el hipotálamo hay una serie de núcleos nerviosos relacionados con la homeostasis, es decir, con el mantenimiento del equilibrio fisiológico interno del cuerpo. Los mecanismos homeostáticos regulados por estos cuerpos son los relacionados con la temperatura, el equilibrio hídrico, el apetito, el metabolismo, la presión sanguínea, el comportamiento sexual, los mecanismos de alerta y los relacionados con algunos aspectos del comportamiento emocional. El hipotálamo estimula a la hipófisis, situada debajo de él, para que ésta intervenga en la regulación homeostática. El **sistema límbico** y el **sistema reticular** también influyen sobre el hipotálamo. Estos sistemas se tratarán posteriormente en este mismo capítulo.

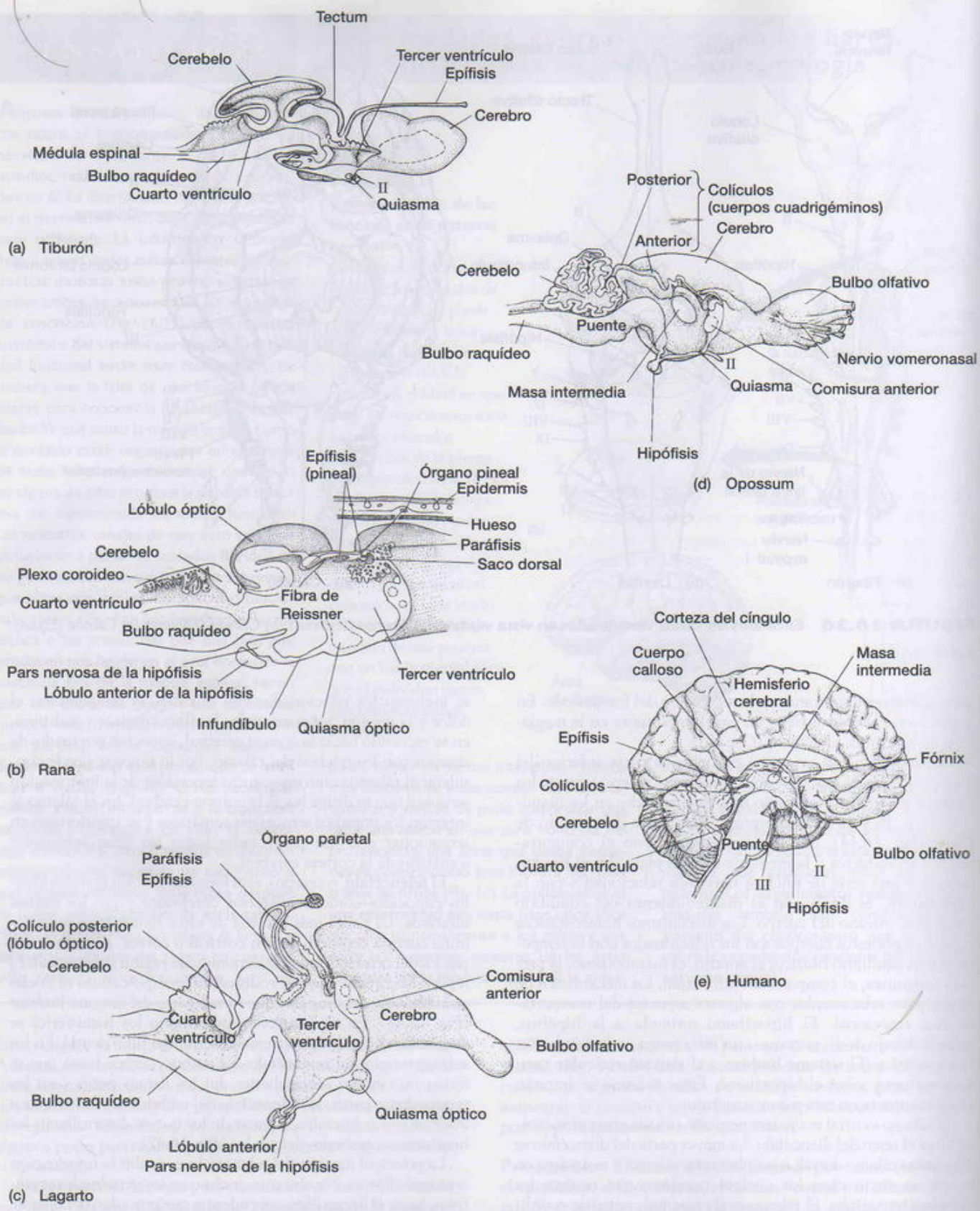
El tálamo ventral es un área pequeña situada entre el mesencéfalo y el resto del diencefalo. La mayor parte del diencefalo se denomina tálamo dorsal, o simplemente tálamo, y es un área en la que se encuentran los núcleos nerviosos que reciben los impulsos sensoriales. El tálamo es el principal centro de coordinación de los impulsos sensoriales aferentes que proceden de todo el cuerpo. Con la excepción de los tractos olfativos, que transmiten sus impulsos directamente a la corteza cerebral, todos los tractos sensoriales somáticos y viscerales, entre los que

se incluyen los relacionados con el tacto, la temperatura, el dolor y la presión, así como todas las fibras ópticas y auditivas, en su recorrido hacia la corteza cerebral, conectan por medio de sinapsis con los núcleos del tálamo. Por lo tanto se puede considerar al tálamo como un «centro repetidor» de la información sensorial que se dirige hacia la corteza cerebral. En el tálamo se integran los impulsos sensoriales somáticos y se transforman en sensaciones que son proyectadas hacia las áreas sensoriales somáticas de la corteza cerebral.

El **telencéfalo**, o cerebro, está formado por dos grandes lóbulos conocidos como **hemisferios cerebrales** y por los **bulbos olfativos**. La pared más externa de estos hemisferios se denomina **corteza cerebral**, **región cortical** o **córtex**. El resto de los tejidos del cerebro forman la denominada **región subcortical**. El tejido subcortical que hay rodeando al cuerpo calloso es la **circunvolución del cíngulo**, que forma parte del sistema límbico (Fig. 16.44). En el desarrollo embrionario los hemisferios se desarrollan a partir del extremo anterior del tubo neural. En los actinopterigios, el telencéfalo del embrión crece hasta que se forma un cerebro sobresaliente. En los demás peces y en los tetrápodos, a partir del telencéfalo del embrión, se forman unos abultamientos laterales, a partir de los que se desarrollarán los hemisferios cerebrales del adulto (Fig. 16.42).

La principal función del telencéfalo es recibir la información sensorial olfativa. No obstante, incluso en los vertebrados primitivos, hasta él llegan fibras ascendentes que proceden del tálamo, lo que sugiere que en los ancestros de los vertebrados el telencéfalo también podía tener un cierto papel en la integración de la información procedente de otros órganos sensoriales. En los reptiles, y sobre todo en las aves y los mamíferos, el cerebro es de

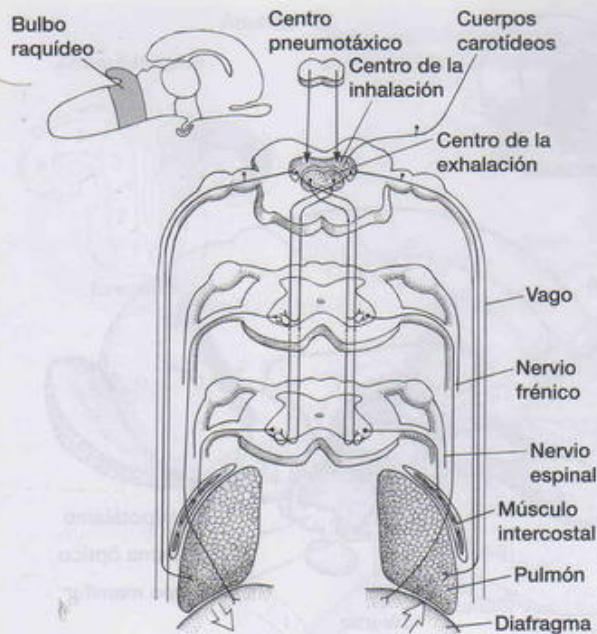




**FIGURA 16.37** Encéfalos de varios vertebrados en sección sagital. (a) Tiburón (*Scyllium*). (b) Rana (*Rana*). (c) Lagarto (*Lacerta*). (d) Opossum (*Didelphis*). (e) Hombre (*Homo*).

(a,d,e) Según Romer y Parsons; (b,c) según Jollie.

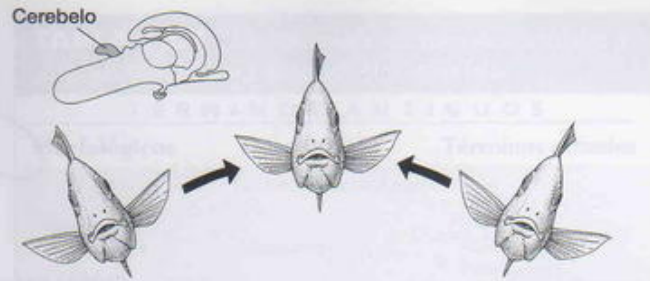




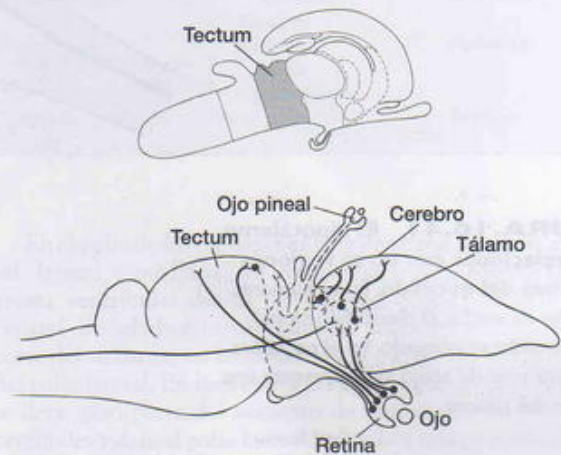
**FIGURA 16.38** Coordinación de la respiración por la médula oblonga en los mamíferos. En el control de los movimientos respiratorios reflejos intervienen tres pares de núcleos nerviosos: los centros pneumotáxicos, situados en el puente, los centros dorsales de la inhalación y los centros ventrales de la exhalación, ambos situados en el bulbo raquídeo. Los centros de la inhalación reciben información sobre la composición de gases y el pH de la sangre, desde los cuerpos carotídeos, y sobre el grado de expansión de los pulmones, a través del nervio vago. A partir de los centros de la inhalación se transmiten impulsos a través de neuronas descendentes que conectan con las neuronas motoras del nervio frénico que van hasta el diafragma. Las neuronas descendentes también conectan con las neuronas motoras de los nervios espinales que van hasta los músculos intercostales. Cuando los impulsos llegan hasta dichas neuronas motoras se produce una inhalación y la correspondiente expansión de los pulmones. Los centros ventrales de la exhalación parece que no intervienen durante la respiración normal. Estos centros están conectados con neuronas motoras (no representadas) que inervan los músculos intercostales y accesorios al servicio de la exhalación.

cinco a veinte veces mayor que en los anamniotas con un tamaño corporal similar. Este incremento de tamaño se debe, al menos parcialmente, a que el cerebro debe procesar una mayor cantidad de información sensorial procedente del tálamo, lo que va acompañado de un aumento de la cantidad de centros de asociación del cerebro. Sin embargo, en todas las clases de vertebrados, el tamaño del telencéfalo puede variar mucho según las especies. Por ejemplo, entre los condriactios, los tiburones y rayas más primitivos poseen unos cerebros de tamaño semejante al de los anfibios, pero en los más evolucionados el tamaño relativo de los hemisferios cerebrales es similar al de las aves y los mamíferos.

En muchos mamíferos, la corteza cerebral presenta una gran cantidad de complicados pliegues que facilitan el aumento de volumen. Los pliegues son las **circunvoluciones** y entre ellas aparecen los **surcos**. Normalmente se emplea el término **fisura** (o **cisura**) para designar a un surco profundo que separa dos de las regiones superficiales principales del cerebro. No todos los mamí-



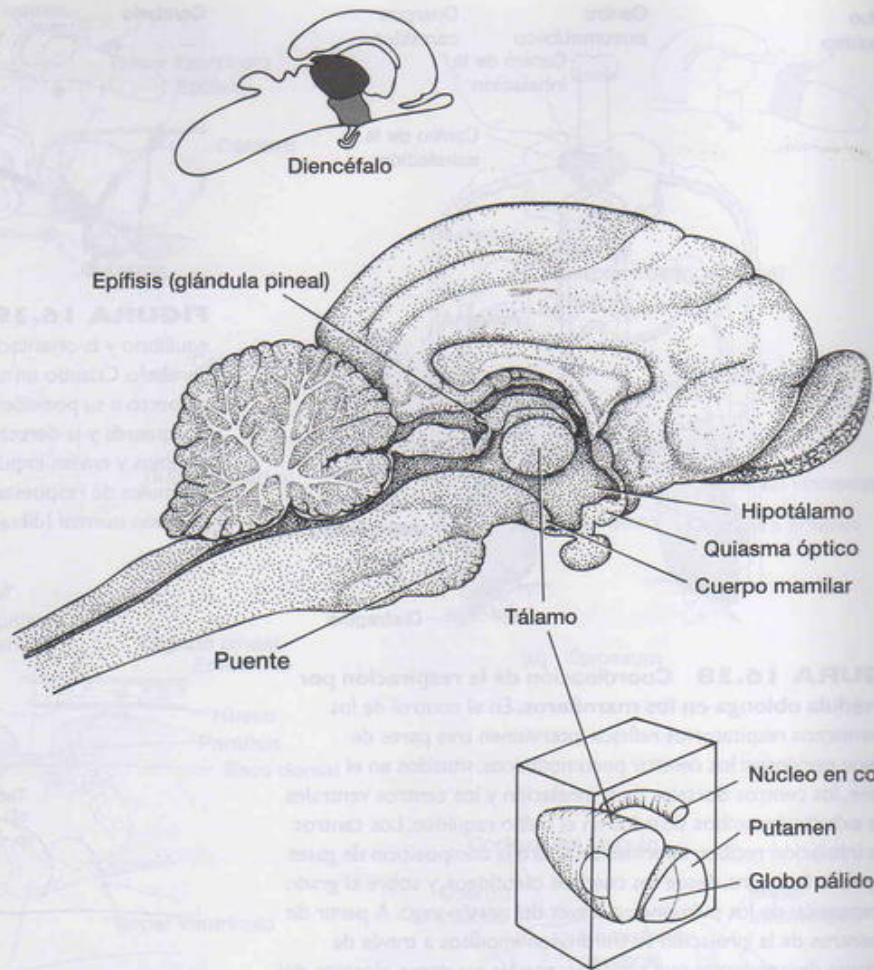
**FIGURA 16.39** Función del cerebelo. Los sentidos del equilibrio y la orientación se encuentran bajo el control del cerebelo. Cuando un animal cambia de posición en el espacio con respecto a su posición normal en función de la gravedad (dibujos de la izquierda y la derecha), los órganos de los sentidos detectan los cambios y envían impulsos hasta el cerebelo, donde se inician los estímulos de respuesta que hacen que el animal recupere su posición normal (dibujo central).



**FIGURA 16.40** Función del tectum en los amniotas. Hasta el tectum llegan los impulsos sensoriales visuales procedentes de la retina de los ojos; dichos impulsos son retransmitidos primero hasta el tálamo y después hasta el cerebro. En la mayoría de los vertebrados, la información visual procedente de la retina también puede llegar hasta el cerebro sin necesidad de pasar por el tectum. Desde la retina, dicha información puede llegar directamente al tálamo y desde éste ser retransmitida hasta el cerebro.

feros presentan circunvoluciones. En la zarigüeya y en muchos roedores la corteza cerebral es lisa. En los equidnas, los canguros y en la mayoría de los primates, el grado de plegamiento es bastante variable. En todos los grupos de mamíferos, el grado de plegamiento parece mayor en las especies de tamaño grande. Las mitades derecha e izquierda del prosencéfalo están interconectadas por medio de **comisuras**, unas bandas de neuronas que atraviesan transversalmente la línea que separa ambos lados del cerebro. La más desarrollada de dichas comisuras es el **cuerpo calloso**, que sólo está presente en los mamíferos euterios. El cuerpo calloso comunica los hemisferios cerebrales izquierdo y derecho. En los monotremas y los marsupiales, todas las fibras que forman las comisuras entre ambos lados del isocórtex se reúnen en una comisura anterior. En los mamíferos euterios, la comisura anterior contiene fibras que comunican las cortezas olfativa y piriforme. Entre las regiones y núcleos pares del cerebro hay otra serie de comisuras de conexión.





**FIGURA 16.41** El hipotálamo y sus relaciones con otras regiones próximas del encéfalo. En el esquema pequeño de arriba, el diencéfalo se ha representado sombreado. En el esquema tridimensional de abajo se representa una sección del tálamo.

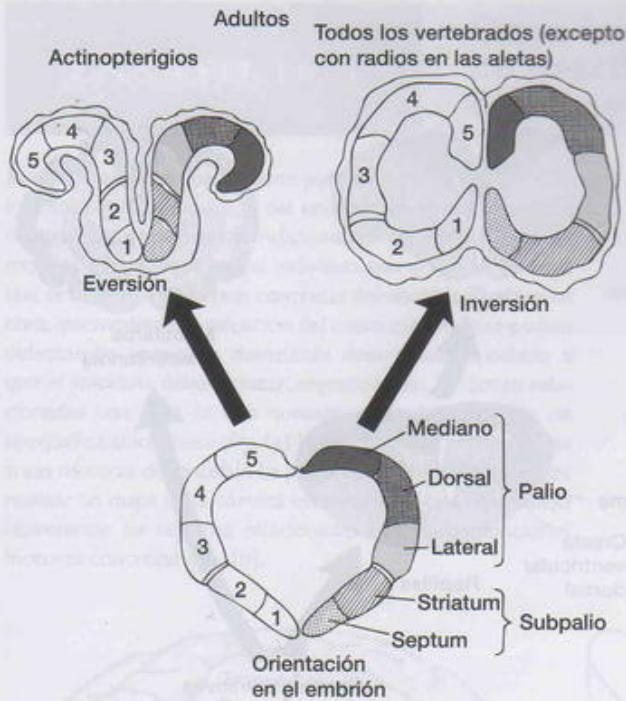
Las teorías antiguas sobre la evolución del cerebro proponían que progresivamente se habrían ido desarrollando nuevas regiones en él, a partir de regiones preexistentes. Una «neoestructura» actual se habría originado a partir de una «arquitectura» que habría evolucionado a su vez de una «paleoestructura» inicial. Los términos morfológicos se idearon para intentar expresar estas posibles relaciones filogenéticas. Además, muchos de los primeros estudios del cerebro se realizaron en mamíferos, sobre todo en el hombre, y se prefirió utilizar términos meramente descriptivos. En lugar de expresar homologías, estos términos llegan a expresar unas relaciones «curiosas» y erróneas. Por ejemplo, *hipocampo* significa cola de caballo, *amígdala* significa almendra y el término *putamen* se refiere al «hueso» de una fruta. Algunos de estos términos antiguos siguen utilizándose, por ejemplo *hipocampo* y *amígdala*. No obstante, en los últimos años, el empleo de nuevas técnicas va haciendo que aumente nuestro conocimiento sobre la estructura comparada del cerebro, lo que supone que constantemente se hagan nuevas interpretaciones de las antiguas ideas y que sea necesario introducir nuevos y mejores términos. Las diferentes terminologías se comparan en la Tabla 16.7. La proliferación de términos ha sido particularmente grande respecto a la neuroanatomía de los mamíferos y en medicina.

Las nuevas ideas acerca de la evolución del cerebro no sólo afectan a la terminología sino también a las suposiciones en que se basaban los antiguos términos. Actualmente se piensa que las principales regiones del telencéfalo no fueron surgiendo

paso a paso. El modelo de disposición de dichas regiones es bastante antiguo y ya estaba presente en los antecesores de todos los vertebrados. Partiendo de este modelo básico, podemos decir que el cerebro está constituido por dos regiones, un **palio dorsal** y un **subpalio ventral**. A su vez, en el palio se pueden diferenciar tres partes: **mediana, dorsal y lateral**. En el subpalio se pueden diferenciar un **striatum** y un **septum** (Fig. 16.42). Todos los vertebrados poseen un cerebro que fundamentalmente se corresponde con este modelo. Los principales cambios filogenéticos del cerebro no son más que pérdidas, fusiones o crecimientos de una o más de estas regiones.

**Palio** El *palio mediano* recibe una pequeña cantidad de la información olfativa primaria, pero una parte sustancial de las informaciones auditiva, de la línea lateral, somática y óptica. Hasta el *palio dorsal* y *lateral* llegan los impulsos ascendentes, incluidos los visuales retransmitidos por el tálamo. Los agnatos poseen un palio típico (mediano, dorsal y lateral) y un subpalio también típico (striatum y septum). No obstante, en las lampreas, los hemisferios cerebrales sólo están constituidos por el palio lateral y el septum; las demás partes del palio (mediano y dorsal) y del subpalio (striatum) se encuentran inmediatamente por detrás, en el telencéfalo caudal. Los bulbos olfativos de las lampreas son grandes, aproximadamente del mismo tamaño que los hemisferios cerebrales (Fig. 16.35a). El proceso de la información olfativa es una misión importante de los bulbos olfativos,





**FIGURA 16.42** Desarrollo embrionario del telencéfalo. En los actinopterigios el telencéfalo se everta durante el desarrollo, y el palio se dobla hacia la parte externa. En los demás vertebrados se evagina e invierte; las paredes de los hemisferios aumentan de tamaño hacia el exterior (evaginación) y el palio medio y el septum se doblan hacia el interior (inversión).

pero aún es dudoso qué otros impulsos sensoriales llegan al telencéfalo desde los tractos ascendentes.

En el palio de los elasmobranquios también se encuentran las divisiones lateral, dorsal y mediana, aunque a su vez éstas pueden estar subdivididas. El palio lateral recibe los impulsos olfativos principales a través de los tractos olfativos laterales. Los impulsos visuales, de la línea lateral, los procedentes del tálamo y probablemente los impulsos auditivos, se reciben en diferentes partes del palio dorsal. Es poco lo que se sabe sobre el palio mediano, pero el intercambio de información entre los hemisferios es posible debido a que sus respectivos palios medianos se fusionan en la línea media del cerebro. En los peces con aletas de radios, por ejemplo *Polypterus*, se pueden reconocer las regiones características del palio y del subpalio (Fig. 16.43), incluso en el telencéfalo evertido (Fig. 16.42). Pero en los teleosteos más evolucionados, las células embrionarias del palio se dispersan y mezclan, en lugar de diferenciarse para formar las regiones típicas. Por tanto, el palio de los teleosteos generalmente es homólogo al de *Polypterus* y los demás vertebrados, aunque muchas de sus subdivisiones pueden ser específicas.

El palio de los peces pulmonados y los anfibios es parecido al de los tiburones primitivos, pero menos complejo que el de los reptiles. En ambos, el palio está formado por tres regiones (divisiones dorsal, lateral y mediana) y hasta él llegan los impulsos olfativos y los procedentes del tálamo. En los anfibios actuales, pero no en los peces pulmonados, la amígdala es otra región del palio, que está relacionada con la recepción de los impulsos procedentes de los órganos vomeronasales.

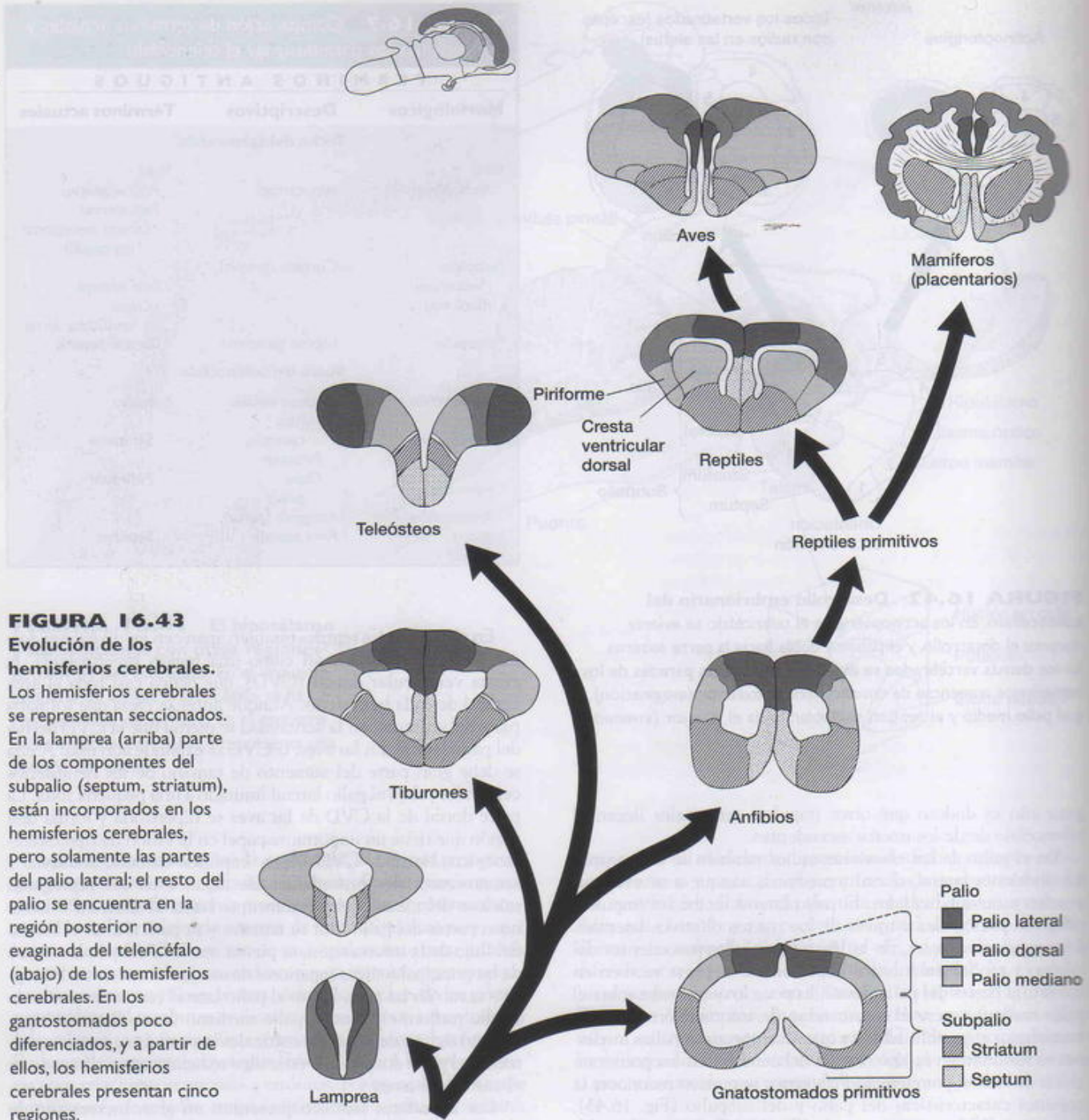
**TABLA 16.7** Comparación de términos actuales y antiguos usados para designar el telencéfalo

TÉRMINOS ANTIGUOS		
Morfológicos	Descriptivos	Términos actuales
<b>Techo del telencéfalo</b>		
Palio Archipallium	Hipocampo	Palio Palio mediano Palio dorsal Corteza mediodorsal (en cíngulo)
Neopalio (Neocórtex) (Isocórtex)	Corteza cerebral	Palio lateral Cresta ventricular dorsal Corteza lateral
Paleopalio	Lóbulo piriforme	
<b>Suelo del telencéfalo</b>		
Corpus striatum	Núcleos basales	Subpalio
Neostriatum	Núcleo caudado, Putamen	Striatum
Paleostriatum	Globo pálido	Pallidum
Archistriatum	Amígdala (parte)	
Septum	Área septal	Septum

En el palio de los reptiles también aparecen las divisiones dorsal, lateral y mediana, así como una región hipertrofiada, la **cresta ventricular dorsal (CVD)**, que ocupa casi toda el área central de cada hemisferio. Aunque antes se creía que formaba parte del striatum, en la actualidad se piensa que la CVD deriva del palio lateral. En las aves, la CVD se expande aún más. A ella se debe gran parte del aumento de tamaño de los hemisferios cerebrales y deja al palio lateral limitado a una pequeña zona. La parte dorsal de la CVD de las aves se hipertrofia y forma una región que tiene un importante papel en la visión de tipo estereoscópico. Hasta la CVD llegan impulsos visuales, auditivos y somatosensoriales procedentes de algunos de los principales núcleos del tálamo y los retransmite hacia el striatum o hacia otras partes del palio. Por su tamaño y su posición en el centro del flujo de la información, se piensa que la CVD pueda ser una de las principales áreas superiores de asociación tanto en los reptiles como en las aves. Tanto el palio lateral (antes denominado lóbulo piriforme) como el palio mediano (antes llamado hipocampo) siguen siendo áreas corticales importantes, pero normalmente el palio dorsal suele estar algo reducido, especialmente en el caso de las aves.

Los mamíferos también presentan un gran incremento de tamaño de los hemisferios cerebrales, pero que no se debe al aumento de tamaño de la CVD como sucede en los reptiles y las aves. En los mamíferos el aumento de tamaño se debe al mayor desarrollo del palio dorsal, durante el cual éste se hace más grueso y se diferencia en dos capas. La corteza cerebral que resulta de este proceso es un área de gran tamaño que se denomina **isocórtex**. En los primates, aproximadamente el 70% de las neuronas del sistema nervioso central se encuentran en la corteza cerebral. El isocórtex se dedica a descifrar las informaciones auditivas, visuales y somatosensoriales, así como a controlar las actividades del tallo cerebral y la médula espinal. Todas las áreas sensoriales están conectadas de una manera u otra con la corteza cerebral, y en ella se unen las informaciones sensoriales y las procedentes de la memoria.





**FIGURA 16.43**  
Evolución de los hemisferios cerebrales. Los hemisferios cerebrales se representan seccionados. En la lamprea (arriba) parte de los componentes del subpalió (septum, striatum), están incorporados en los hemisferios cerebrales, pero solamente las partes del palió lateral; el resto del palió se encuentra en la región posterior no evaginada del telencéfalo (abajo) de los hemisferios cerebrales. En los gantostomados poco diferenciados, y a partir de ellos, los hemisferios cerebrales presentan cinco regiones.

En el palió mediano de los mamíferos (hipocampo) se reciben informaciones sensoriales, y parece que en él se inician los comportamientos inquisitivos y de investigación. También está relacionado con la memoria. En los mamíferos la información olfativa es desviada hacia el palió lateral (lóbulo piriforme).

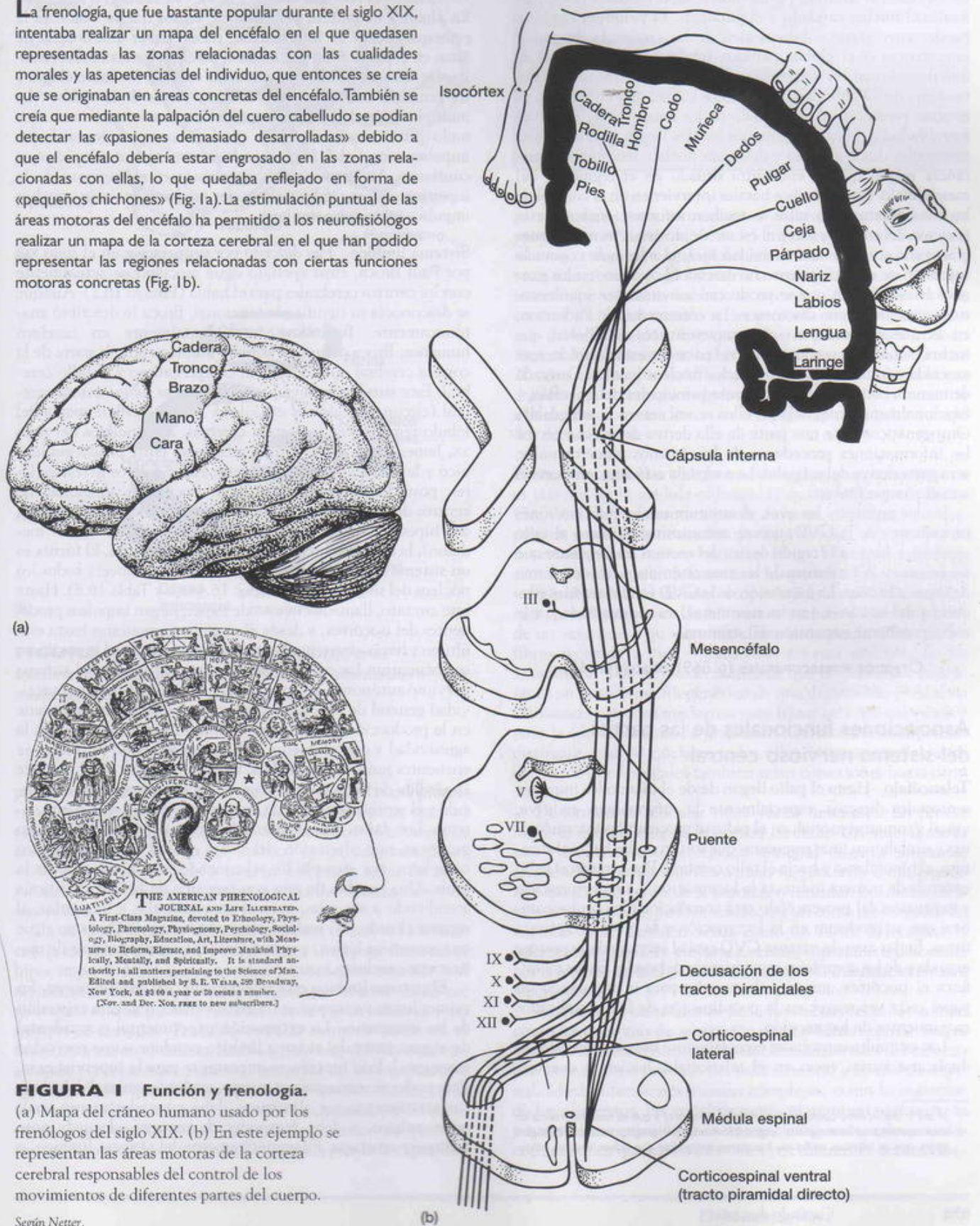
**Subpalió** Como ya se ha indicado, el subpalió está dividido en dos regiones: un septum mediano y un striatum lateroventral de mayor tamaño. Ambas regiones están bien diferenciadas incluso en los peces más primitivos. En las lampreas, el subpa-

lio se extiende entre la región posterior del telencéfalo (striatum) y los hemisferios cerebrales (septum). En los demás peces, incluidos los teleósteos, el subpalió se diferencia para dar las regiones septal y estriatal, contenidas en los hemisferios cerebrales. Los peces pulmonados y todos los tetrápodos conservan este tipo de organización (Fig. 16.43)

Hasta el septum llega información sensorial procedente del palió mediano y además está conectado con el hipotálamo del prosencéfalo, así como con el tegumentum del mesencéfalo. Forma parte del sistema límbico. El striatum tiene un origen filogenético bastante más complejo.



La frenología, que fue bastante popular durante el siglo XIX, intentaba realizar un mapa del encéfalo en el que quedasen representadas las zonas relacionadas con las cualidades morales y las apetencias del individuo, que entonces se creía que se originaban en áreas concretas del encéfalo. También se creía que mediante la palpación del cuero cabelludo se podían detectar las «pasiones demasiado desarrolladas» debido a que el encéfalo debería estar engrosado en las zonas relacionadas con ellas, lo que quedaba reflejado en forma de «pequeños chichones» (Fig. 1a). La estimulación puntual de las áreas motoras del encéfalo ha permitido a los neurofisiólogos realizar un mapa de la corteza cerebral en el que han podido representar las regiones relacionadas con ciertas funciones motoras concretas (Fig. 1b).



**FIGURA 1** Función y frenología. (a) Mapa del cráneo humano usado por los frenólogos del siglo XIX. (b) En este ejemplo se representan las áreas motoras de la corteza cerebral responsables del control de los movimientos de diferentes partes del cuerpo.

Según Netter.



El **striatum**, junto con una región llamada **pallidum**, forma parte de un surtido de grupos de núcleos, situados en la base de los hemisferios cerebrales, que en conjunto reciben la denominación de **ganglios basales**, que se han descrito mejor en los amniotas, especialmente en los mamíferos (Tabla 16.7). Según las especies, el striatum puede formar subdivisiones, principalmente el **núcleo caudado** y el **putamen**. El **pallidum** también puede tener varias subdivisiones, de las cuales, la de mayor importancia es el **globus pallidus** (globo pálido). Aunque es difícil confirmar las homologías de algunas de estas subdivisiones fuera de los amniotas, los ganglios basales aparentemente ya estaban presentes en el encéfalo de los ancestros de los peces mandibulados. Hasta los ganglios basales llegan informaciones sensoriales desde el palio y desde un núcleo denominado **sustancia negra**, que se encuentra situado en el tegmento del mesencéfalo. Estos ganglios basales intervienen en el control de los movimientos. En ellos se reciben informaciones sobre la posición del cuerpo y sobre el estado de motivación, que se integran para producir una actividad motora adecuada o para la supresión de un movimiento no deseado. Los daños en los ganglios basales hacen que se produzcan movimientos involuntarios conocidos como discinesias. La enfermedad de Parkinson, en la que se producen unos característicos temblores, que incluso son más acusados cuando el paciente está dormido, está asociada con la degeneración de los núcleos basales. Derivada de manera compleja de las regiones principales del encéfalo, y funcionalmente integrada en ellos se encuentra la **amígdala\***. Ontogenéticamente una parte de ella deriva del palio y recibe las informaciones procedente de los órganos vomeronasales; otra parte deriva del subpalio. La amígdala está muy relacionada con el sistema límbico.

En los reptiles y las aves, el striatum recibe informaciones procedentes de la CVD, que se retransmiten primero al tallo cerebral, y luego a la región óptica del tectum. Es frecuente que las neuronas del striatum de las aves estén dispuestas en forma de capas o bandas. La expansión de la CVD (en los reptiles y las aves) y del isocórtex (en los mamíferos) va acompañada por la correspondiente expansión del striatum.

Órganos vomeronasales (p. 669), olfato (p. 667)

## Asociaciones funcionales de las partes del sistema nervioso central

**Telencéfalo** Hasta el palio llegan desde el tálamo los impulsos sensoriales directos, especialmente la información auditiva, visual y somatosensorial; en el palio se procesan las informaciones y se elaboran unas respuestas que son enviadas hacia el striatum, el hipotálamo y hacia el tallo cerebral. Por lo tanto el palio controla de manera indirecta la locomoción. La reorganización y expansión del prosencéfalo está correlacionada con los cambios que se producen en la locomoción y la postura en tierra firme. En las aves, la extensa CVD está al servicio de la postura erguida y de los complejos movimientos del vuelo. En los mamíferos el isocórtex aumenta de tamaño para ir asumiendo un papel cada vez mayor en la coordinación de los complicados movimientos de locomoción.

Los estímulos sensoriales especialmente importantes pueden duplicarse varias veces en el telencéfalo, haciendo que una

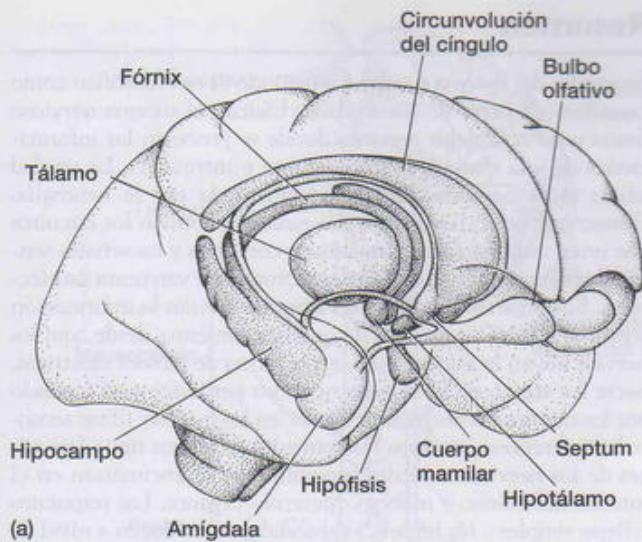
misma información se multiplique. Por ejemplo, los impulsos visuales, que son importantes para casi todos los vertebrados, llegan por dos rutas paralelas hasta el telencéfalo. Una de estas rutas es a través de la retina hacia el tectum y desde éste hasta el telencéfalo mediante su retransmisión en el tálamo. La otra vía va desde la retina al tálamo y desde éste hasta el telencéfalo. En algunos mamíferos placentarios, en los que la visión es la principal fuente de información, puede haber una docena de áreas en el telencéfalo destinadas a descifrar los estímulos visuales. De manera similar, los gatos, las ardillas, los murciélagos y los primates también poseen muchas «áreas de la visión». La multiplicación de las áreas capaces de procesar un mismo estímulo permite que se puedan producir comparaciones de los impulsos sensoriales, lo que ayuda a extraer la información que contienen. La consecuencia anatómica es el aumento de la superficie del encéfalo, para poder recibir y procesar muchos impulsos sensoriales similares.

**Sistema límbico** Fue descrito por primera vez en el siglo XIX por Paul Broca, cuyo apellido sigue asociándose actualmente con los centros cerebrales para el habla (Ensayo 16.2). Aunque se desconocía su significado funcional, Broca lo describió anatómicamente. Basándose fundamentalmente en cerebros humanos, Broca definió el sistema límbico como la parte de la corteza cerebral que rodeada al cuerpo calloso y al tallo cerebral. Este sistema incluye partes profundas de la corteza cerebral (circunvolución del cíngulo) y de la superficie media del lóbulo temporal de la corteza cerebral. A principios del siglo XX, James Papez reconoció las relaciones entre el sistema límbico y las emociones. En concreto, Papez y otros investigadores posteriores describieron una asociación funcional de centros del encéfalo en la que se incluyen núcleos del tálamo, del hipotálamo, de la amígdala, del hipocampo (palio mediano), la **circunvolución del cíngulo** y el septum. El **fórnix** es un sistema de fibras de doble dirección que conecta todos los núcleos del sistema límbico (Fig. 16.44a,b y Tabla 16.8). Hasta este circuito, llamado circuito de Papez, llegan impulsos procedentes del isocórtex, y desde él se emiten respuestas hasta este último y hacia el sistema nervioso autónomo. En el hipotálamo se encuentran los núcleos que afectan, por medio del sistema nervioso autónomo, al ritmo cardíaco, la respiración y a la actividad general de los órganos internos. La amígdala interviene en la producción de los comportamientos relacionados con la agresividad y con el miedo. El hipocampo (palio mediano) se encuentra junto a la amígdala. Cualquier lesión en él produce la pérdida de la memoria reciente. La circunvolución del cíngulo y el septum son otras de las rutas que pertenecen a este sistema. Los daños que afectan a la circunvolución del cíngulo provocan una alteración del orden de los comportamientos complejos, por ejemplo los relacionados con el cuidado de la prole. Una hembra de rata con este tipo de lesiones continúa atendiendo a sus crías, pero al amamantarlas y limpiarlas, al reparar el nido y al realizar otras conductas similares no sigue una secuencia lógica, y es frecuente que cambie al azar de realizar una conducta a otra.

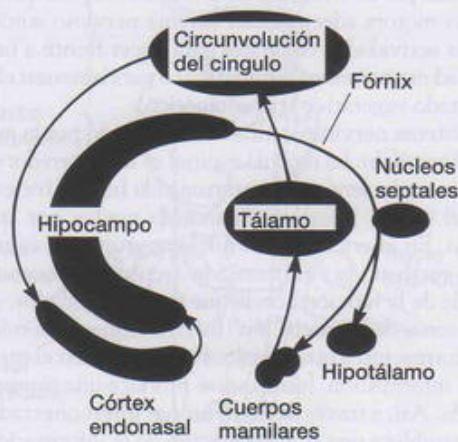
El sistema límbico está relacionado con dos funciones. En primer lugar, y como ya se ha mencionado, regula la expresión de las emociones. La extirpación experimental o accidental de alguna parte del sistema límbico conduce a una pasividad emocional. Esta función es importante para la supervivencia. Para poder mantenerse a sí mismo, cualquier animal debe buscar activamente sus alimentos, debe estar alerta ante cualquier peligro, y debe responder de manera adecuada ante cualquier amenaza. Filogenéticamente, el sistema límbico, o

\* N. del T. No se debe confundir la amígdala (almendra) a que se hace referencia en este capítulo, con las amígdalas (anginas) formadas por ganglios linfáticos de la garganta, que se inflaman en las tan frecuentes amigdalitis que sufren muchos niños.





(a)



(b)

**FIGURA 16.44** Sistema límbico. (a) Partes anatómicas del sistema límbico. (b) Flujo de la información a través del sistema límbico, circuito de Papez.

por lo menos muchos de sus centros, se originaron muy pronto en el curso de la evolución, incluso antes de que se estableciesen muchas de las conexiones directas entre el tálamo y la corteza cerebral. El sistema límbico se ha denominado el «cerebro visceral» debido a su gran influencia sobre las actividades de los órganos internos, por vía del sistema nervioso autónomo.

La segunda función del sistema límbico está relacionada con la memoria espacial y a corto plazo. Cualquier daño en el hipocampo no hace que se pierdan los recuerdos anteriores al momento de la lesión, pero los sucesos que ocurran desde ese momento sólo se pueden recordar con un gran esfuerzo y no siempre se consigue. Probablemente la memoria reside en el isocórtex y no en el sistema límbico, pero este último está relacionado con el almacenamiento temporal de las experiencias recientes hasta que dichas experiencias quedan fijadas en la memoria a largo plazo, en el isocórtex. La destrucción del hipocampo, cuyo tamaño es bastante grande en las aves y mamíferos que esconden los alimentos, hace que se pierda la capacidad

**TABLA 16.8** Centros del cerebro relacionados con el sistema límbico

Centros de la corteza	Centros subcorticales
Telencéfalo	Telencéfalo
Palio	Subpalio
Hipocampo	Septum
Circunvolución dentada	Amígdala (parte)
Parahipocampo	
	Diencefalo
Circunvolución del cíngulo	Núcleo habenuar
Amígdala (parte)	Tálamo
Corteza piriforme	Hipotálamo
Corteza endonasal	Cuerpos mamilares

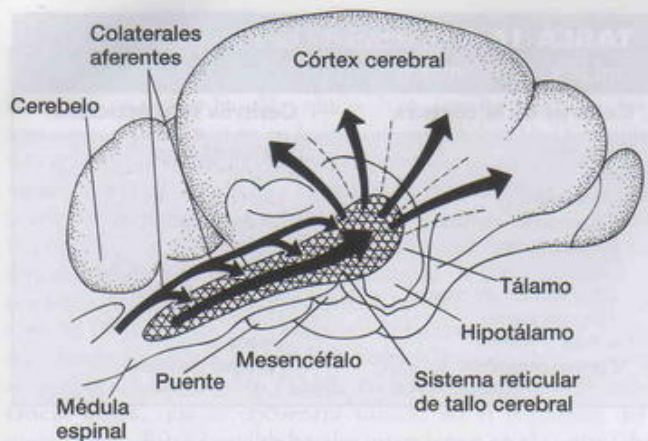
para localizar posteriormente los alimentos escondidos. Las personas con algún daño en el hipocampo conservan una memoria temporal a largo plazo (memoria anterior a la lesión), pero tienen muy poca memoria a corto plazo: cuando se les interrumpe mientras hablan, es necesario recordarles lo que estaban diciendo; cuando se les presenta una persona, y ésta sale de la habitación, hay que volver a presentársela cuando regresa. Un paciente que había vivido en la misma casa durante 20 años era incapaz de dibujar un sencillo plano de su hogar debido a que tenía afectada la memoria espacial y la memoria a corto plazo por una lesión en el hipocampo que había sufrido dos décadas antes.

**Formación reticular** La formación reticular se encuentra en el interior de la médula oblonga, el mesencéfalo y el tálamo (Fig. 16.45). Su estructura puede definirse de varias maneras, pero en general puede decirse que está formado por una red de neuronas con sus correspondientes fibras. Los términos *formación* y *reticular* hacen referencia a la apariencia de esta región utilizando métodos de microscopía lumínica sencilla, con los que parece que carece de los tractos y núcleos característicos de un «centro» o un «sistema». Esta disposición difusa de las fibras recuerda a ciertas partes del sistema nervioso de los anamniotas y ha inspirado la idea de que la formación reticular es un remanente filogenético de una disposición primitiva. Utilizando métodos modernos para trazar las rutas nerviosas y para la identificación de grupos de neuronas, se han podido distinguir casi 30 núcleos, todos ellos interconectados unos con otros y de los cuales también salen conexiones hacia otras áreas.

La formación reticular tiene varias funciones. En primer lugar, es estimulante de la corteza cerebral. Un animal alerta está más atento a su percepción sensorial. Algunas sustancias anestésicas o tranquilizantes actúan suprimiendo o inhibiendo transmisiones a través de la formación reticular. Los daños en la formación reticular pueden conducir a un coma prolongado. En segundo lugar, también actúa como un filtro. Selecciona la información que debe elevarse a centros superiores o descender por la médula espinal y tiende a transmitir la información nueva o persistente.

Finalmente, las neuronas de la formación reticular actúan como las neuronas de asociación de la médula espinal, aunque aquí las neuronas conectan los núcleos sensoriales del cerebro con las neuronas motoras del tallo cerebral y la médula espinal. Muchas funciones innatas complejas, como la ingestión de los alimentos, las vocalizaciones, el mantenimiento de la postura, la respiración y la locomoción, están relacionados con músculos que están inervados por diferentes centros cra-





**FIGURA 16.45 Formación reticular.** La formación reticular se encuentra en la médula oblonga y el mesencéfalo, y se prolonga hacia los centros superiores del encéfalo. Cuando se activa, parece que está relacionada con los mecanismos generales de alerta. Las vías sensoriales aferentes que se dirigen hacia los centros superiores envían ramas, denominadas colaterales aferentes, hacia el sistema reticular. A través del tálamo, el sistema reticular envía impulsos hacia los hemisferios cerebrales, produciéndose así una estimulación generalizada.

Según T. E. Stize et al., 1951.

neales. Las neuronas de la formación reticular intercomunican dichos centros y coordinan sus correspondientes controles independientes para que se produzca una respuesta motora cooperativa.

**Asociaciones espinocorticales** Hasta aquí hemos visto las regiones del sistema nervioso central relacionadas con funciones locales: reflejos de la médula espinal, centros de asociación encefálicos y sistemas de asociación. Pero el sistema nervioso central muestra un grado elevado de integración. Incluso de los reflejos que se completan a nivel de la médula espinal también llega información hasta los centros superiores y los sucesos que ocurren en dichos centros influyen en los niveles inferiores de la médula espinal. Este flujo de información se produce a través de tractos concretos.

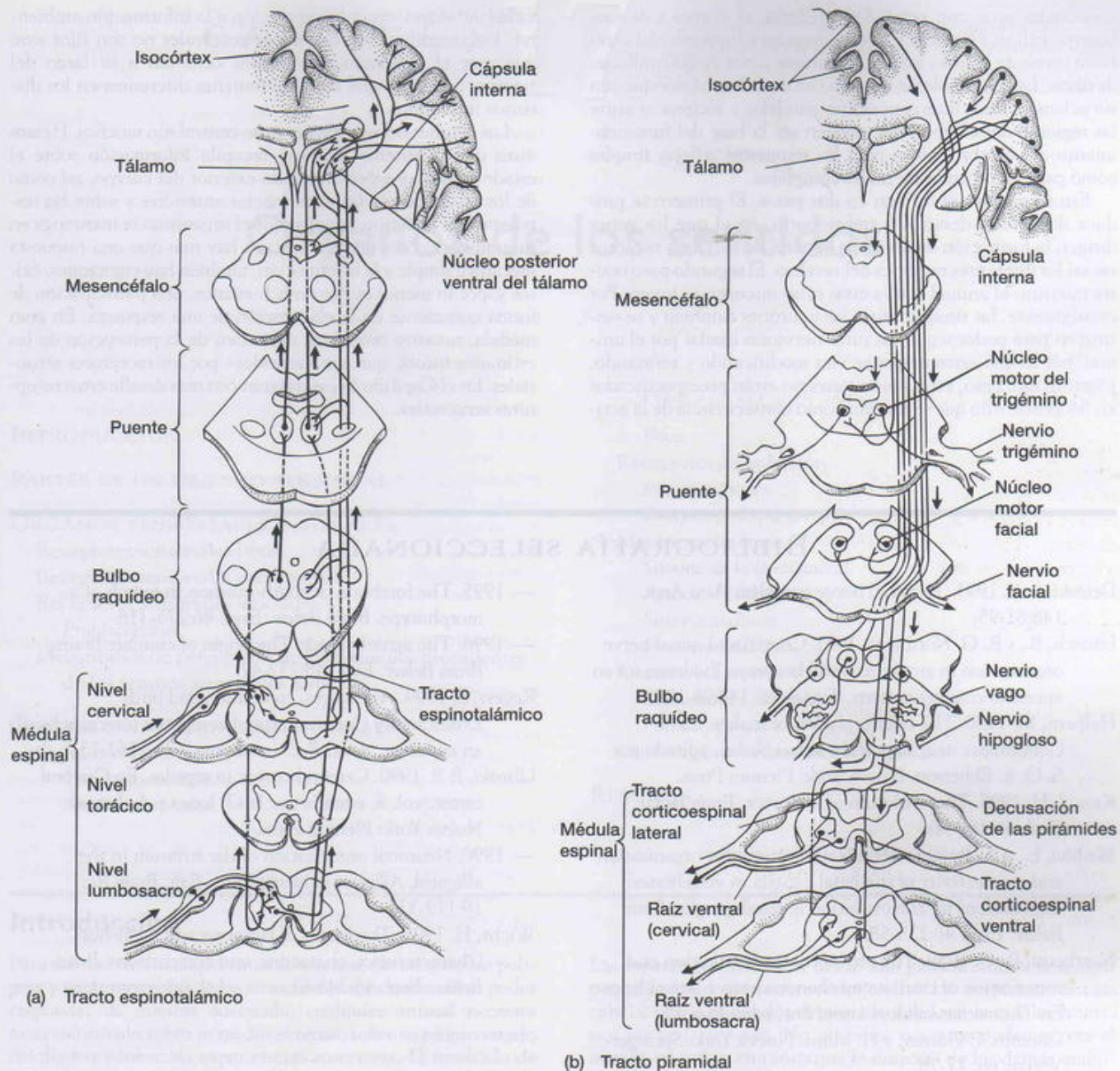
Los impulsos sensoriales viajan hacia arriba por la médula espinal, pero antes de llegar a los centros conscientes de la corteza cerebral conectan, mediante sinapsis, con la materia gris en el tálamo e incluso llegan a hacerlo con otros centros. Así, la información que llega hasta los centros conscientes ha sido previamente seleccionada y filtrada (Fig. 16.46a). Como ya se ha señalado, todas las fibras sensoriales, excepto las de los tractos olfativos, conectan mediante sinapsis con el tálamo antes de llegar a la corteza cerebral. En el tálamo, los impulsos sensoriales se coordinan y se transforman en patrones integrados de sensaciones que son proyectados hacia las áreas sensoriales especializadas de la corteza. En otras palabras, la información que llega hasta la corteza cerebral ya ha sido interpretada y traducida por los centros subcorticales. La información que viaja hacia abajo por la médula espinal, incluida la que se origina en la corteza cerebral, se modifica previamente en el cerebelo, lo que también es realizado por centros subcorticales, o mediante reflejos a nivel de la médula espinal (Fig. 16.46b).

## Resumen

El estudio del sistema nervioso a menudo es tan filosófico como científico. A partir de sus unidades básicas, el sistema nervioso forma unas complejas regiones donde se procesan las informaciones de una manera desconcertante e intrincada. La unidad básica es la neurona, aislada y alimentada por la neuroglia. Conectándose en las sinapsis, las neuronas forman los circuitos que unen unas partes del organismo con otras y las señales sensoriales se transforman en señales motoras que van hasta los efectores. Los órganos somáticos y viscerales envían la información sensorial al SNC, y después de su procesamiento, desde aquí los nervios llevan la información, en la forma de señales eléctricas, hacia los efectores. El sistema nervioso periférico está formado por los nervios craneales y espinales, en los que hay fibras sensoriales (aferentes), motoras (eferentes) o de ambos tipos. Las raíces de los nervios craneales generalmente se encuentran en el interior del cráneo e inervan diferentes órganos. Las respuestas reflejas simples a los impulsos sensoriales se producen a nivel de la médula espinal, donde la información entrante es distribuida por las neuronas de la asociación para que se produzca la salida motora adecuada. El sistema nervioso autónomo controla las actividades viscerales para hacer frente a un estado de actividad momentánea (simpático) o para restaurar el organismo a un estado vegetativo (parasimpático).

El sistema nervioso central está formado por la médula espinal y el encéfalo. La médula espinal es un «corredor» por el que la información sensorial es transmitida hasta niveles superiores y por el que la información motora vuelve por las neuronas motoras. En el encéfalo, los núcleos, grupos de cuerpos neuronales, reciben la información sensorial ascendente, que depende de la función con la que estén implicados. A través de las neuronas de la asociación (interneuronas), los núcleos pasan esta información a otros núcleos implicados en el proceso de ese tipo de información, hasta que se produce una respuesta motora de salida. Así, a través de las neuronas interconectadas del cerebro se establece una transformación de la información sensorial de entrada y la motora de salida, similar a la de la médula espinal, pero más compleja. Las distintas regiones del cerebro poseen grupos propios de núcleos. A medida que las diferentes funciones aumentan su importancia filogenética para poder hacer frente a las demandas adaptativas de los distintos ambientes, los núcleos responsables de procesar el correspondiente aumento de la información, y las respectivas regiones del cerebro también aumentan de tamaño. El telencéfalo, que incluye el bulbo raquídeo, en la que están los núcleos primarios de los nervios craneales, es «corredor» principal para los tractos ascendentes y descendentes, y actúa por suprarreflejos mediante los cuales controla la actividad visceral. Aunque no se generan en él, en el cerebelo se supervisan y modifican las señales motoras, lo que permite que la acción de los efectores sea más suave. En el techo del mesencéfalo se encuentra el tectum, en el que se reciben las señales sensoriales, sobre todo las visuales, las auditivas y las de la línea lateral. Su parte inferior es el tegmentum, donde se generan las señales motoras. El prosencéfalo contiene diferentes regiones importantes, de las cuales el tálamo es una de las principales. A excepción de los tractos olfativos, todas las neuronas sensoriales ascendentes, somáticas y viscerales, en primer lugar establecen sinapsis en el tálamo, donde se organizan estas entradas como un patrón de sensaciones que se retransmiten a la corteza cerebral. El cerebro se ensancha para formar los hemisferios cerebrales, compuestos por una pared externa, la corteza cerebral, y unas regiones subcorticales. En todos los vertebrados el cerebro sigue un modelo común con





**FIGURA 16.46** Procesado de la información sensorial y motora. (a) Los tractos espinotalámicos están formados por neuronas sensoriales por las que se transmiten impulsos relacionados con el dolor. Estos tractos se dirigen hacia el tálamo desde donde dichas sensaciones son retransmitidas hacia los centros superiores del cerebro. (b) Tractos piramidales. Las respuestas que se elaboran en la corteza cerebral se transmiten a través de neuronas motoras descendentes, que forman los denominados tractos piramidales, que van hasta el nivel adecuado de la médula espinal. Desde la médula espinal, la respuesta llega hasta un efector concreto por medio de una neurona motora.

Según Barr y Kiemm.

una región dorsal, el pallium (palio), y una región ventral, el subpallium (subpalio). Estas regiones, muy interconectadas, gobiernan la integración de la información que llega desde otros centros inferiores. A su vez, estas regiones se organizan como los sistemas responsables de la coordinación de las actividades somática y visceral, e incluso de los estados emocionales.

Una forma a pensar en la función del cerebro es considerar al cuerpo de un vertebrado cualquiera como capas receptoras de dos dimensiones en las que se encuentran los receptores senso-

riales. Por ejemplo, la superficie tegumentaria de la piel que recibe los estímulos ambientales o la capa retiniana del ojo que responde a los estímulos lumínicos. Las neuronas de las diferentes capas de éstos y de otros receptores se prolongan hacia las correspondientes regiones del cerebro donde las informaciones sobre el medio ambiental son reconocidas y puede hacerse una representación de ellas como si se tratase de un mapa con la correspondiente capa para cada receptor (Ensayo 16.3, Fig. 1b). A su vez, las distintas zonas de los mapas del cerebro están



conectadas unas con otras. Por ejemplo, el corpus callosum (cuerpo calloso) conecta los lados derecho e izquierdo del cerebro a través de la línea media, y contiene cerca de 200 millones de fibras. La neurobiología moderna ha descubierto, aunque aún no aclarado, estas interconexiones paralelas y recíprocas entre las regiones del cerebro, que pueden ser la base del funcionamiento del cerebro, tanto para las respuestas reflejas simples como para los procesos mentales complejos.

Estos «mapas» se forman en dos pasos. El primero se produce durante el desarrollo embrionario, en el que los genes dirigen la formación de un mapa general de las capas receptoras en las diferentes regiones del cerebro. El segundo paso ocurre mientras el animal activa estas rutas mientras es joven. Por consiguiente, las sinapsis entre las neuronas cambian y se sustituyen para poder seguir las rutas nerviosas usadas por el animal, por lo que estos mapas se van modificando y refinando. Durante este paso, estas conexiones no están preespecificadas en los genes, sino que se forman como consecuencia de la acti-

vidad del organismo y la exposición a la información ambiental. Esto significa que los mapas cerebrales no son fijos sino que, por el contrario, sus límites cambian a lo largo del tiempo, haciendo que sean ligeramente diferentes en los distintos individuos.

Los detalles del sistema nervioso central son muchos. Hemos visto que el sistema nervioso recopila información sobre el estado interno y sobre el mundo exterior del cuerpo, así como de los resultados de las experiencias anteriores y sobre las respuestas que pudieron permitir que el organismo se mantenga en su ambiente. Pero en este proceso hay más que una respuesta mecánica simple a la información, también hay emociones, éxitos y, por lo menos en los seres humanos, una participación de forma consciente en la elaboración de una respuesta. En gran medida, nuestras respuestas dependen de la percepción de los estímulos físicos, que son «sentidos» por los receptores sensoriales. En el Capítulo 17, se tratarán con más detalle estos receptores sensoriales.

---

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Demski, L. S. 1993. Terminal nerve complex. *Acta Anat.* 148:81-95.
- Fritsch, B., y R. G. Northcutt. 1993. Cranial and spinal nerve organization in amphioxus and lampreys: Evidence for an ancestral craniate pattern. *Acta Anat.* 148:96-109.
- Halpern, M. 1980. The telencephalon of snakes. En *Comparative neurology of the telencephalon*, editado por S. O. E. Ebberson. Nueva York: Plenum Press.
- Kaas, J. H. 1995. The evolution of isocortex. *Brain Behav. Evol.* 46:187-96.
- Medina, L., y A. Reiner. 1995. Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: Implications for the evolution of basal ganglia. *Brain Behav. Evol.* 46:235-58.
- Northcutt, R. G. 1989. The phylogenetic distribution and innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines. En *The mechanosensory lateral line*, editado por S. Coombs, P. Görner, y H. Münz. Nueva York: Springer-Verlag, pp. 17-78.
- . 1995. The forebrain of gnathostomes: In search of a morphotype. *Brain Behav. Evol.* 46:275-318.
- . 1996. The agnathan ark: The origin of craniate brains. *Brain Behav. Evol.* 48:237-47.
- Rogers, S. 1999. Allosaurus, crocodiles, and birds: Evolutionary clues from spiral computed tomography of an endocast. *Anat. Rec. (new anat.)* 257:162-73.
- Ulinski, P. S. 1990. Cerebral cortex in reptiles. En *Cerebral cortex*, vol. 8, editado por E. G. Jones y A. Peters. Nueva York: Plenum Press.
- . 1990. Neuronal organization of the striatum in the alligator, *Alligator mississippiensis*. *Exp. Brain Res.* 19:119-33.
- Wicht, H. 1996. The brains of lampreys and hagfishes: Characteristics, characters, and comparisons. *Brain Behav. Evol.* 48:248-61.

---

## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zoology](http://www.mhhe.com/zoology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Nervous Systems and Sense Organs  
Neurons

The Brain and Spinal Cord  
Cranial Nerves  
Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 17

## Órganos de los sentidos

### INTRODUCCIÓN

### PARTES DE UN ÓRGANO SENSORIAL

#### ÓRGANOS SENSORIALES GENERALES

- Receptores sensoriales libres
- Receptores sensoriales encapsulados
- Receptores sensoriales asociados
  - Propiocepción*
- Mecanismos de percepción de los estímulos procedentes de los órganos sensoriales generales

#### ÓRGANOS SENSORIALES ESPECIALES

- Quimiorreceptores
  - Conductos nasales*
  - Área vomeronasal*

#### Boca

- Receptores de radiación
  - Fotorreceptores*
  - Receptores de infrarrojos*
- Mecanorreceptores
  - Sistema de la línea lateral*
  - Aparato vestibular*
  - Sistema auditivo*
  - Funciones del oído*
- Electrorreceptores
  - Estructura y filogenia*
  - Forma y función*
- Otros órganos sensoriales especiales

### RESUMEN

### Introducción

Para sobrevivir, los organismos deben reaccionar ante los peligros y sacar provecho de las situaciones ventajosas. Para poder responder de manera adecuada, cualquier animal necesita estar informado sobre su medio externo, sobre su propio estado fisiológico y sobre las experiencias anteriores. El resultado de estas últimas está guardado en el sistema nervioso en forma de recuerdos (memoria), pero la información sobre el medio externo e interno debe ser captada mediante **receptores sensoriales** (Fig. 17.1), que son órganos especializados que responden ante estímulos concretos. Los receptores sensoriales codifican la energía de los estímulos ambientales y la transforman en impulsos nerviosos que son transmitidos hasta el sistema nervioso central (SNC) a través de fibras aferentes. Estos impulsos pueden o no ser recibidos en centros conscientes encefálicos.

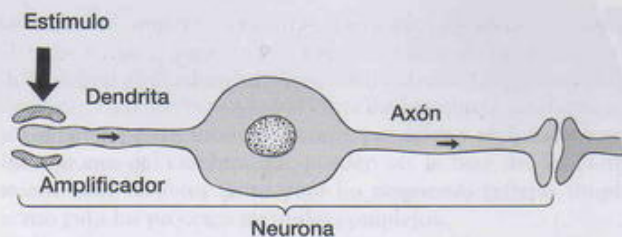
Las sensaciones que nosotros, como humanos, recibimos de manera consciente se denominan **percepción**. Nuestra visión del mundo está parcialmente determinada por los tipos de información que nuestros receptores sensoriales son capaces de detectar y por la forma en que procesamos dichas informaciones. La capacidad para percibir los estímulos es diferente entre los vertebrados. Los murciélagos e incluso los perros pueden oír sonidos que nosotros no podemos detectar.

Las rapaces pueden cazar desde una gran altura, al descubrir pequeños roedores corriendo bajo ellos. Las serpientes de cascabel cazan con una luz demasiado débil, en la que los humanos no podemos ver. No obstante nosotros podemos ver el mundo en color, en tanto que la mayoría de los demás mamíferos sólo ven en blanco y negro. Nuestra percepción del mundo está limitada o realzada por la capacidad y eficacia de nuestros receptores sensoriales.

También hay que destacar que las sensaciones conscientes son interpretaciones subjetivas que tiene cada organismo del entorno. En el medio hay sustancias químicas y fotones de luz, pero el sentido del gusto y la percepción de los colores son más bien interpretaciones de ellos. Igualmente, el dolor no existe en el entorno. No se puede medir el dolor de la misma forma que la temperatura, una fuerza o la radiación solar. El gusto, la percepción del color y el dolor son percepciones encefálicas derivadas de fenómenos externos de diferente naturaleza.

Los impulsos nerviosos que se mueven por los nervios sensoriales son impulsos eléctricos. Por el nervio óptico se mueven impulsos eléctricos del mismo tipo que los que lo hacen por los nervios auditivos, los nervios olfativos, los nervios del gusto, etc. Las diferentes sensaciones se deben a las distintas maneras en que el sistema nervioso interpreta las señales que proceden





**FIGURA 17.1 Receptor sensorial.** Normalmente un receptor sensorial está formado por las dendritas de una neurona que pueden estar asociadas a tejidos que actúen como amplificadores del estímulo. El receptor es un transductor que transforma el estímulo en un impulso eléctrico o en una serie de impulsos eléctricos que se transmiten hasta el cuerpo celular de una neurona y a lo largo del axón de ésta hasta otras neuronas, que generalmente forman parte del sistema nervioso central.

de diferentes receptores sensoriales. Debido a que todos los impulsos son iguales, el sistema nervioso puede ser engañado. La estimulación artificial del nervio auditivo se percibe como un sonido. La estimulación artificial del nervio óptico se percibe como una luz. Cuando se presiona el globo ocular se estimula el nervio óptico, que envía impulsos al encéfalo. Estos impulsos se interpretan como cabría esperar, es decir como luces y no como estímulos mecánicos. Por eso cuando nos golpeamos un ojo decimos que «vemos las estrellas».

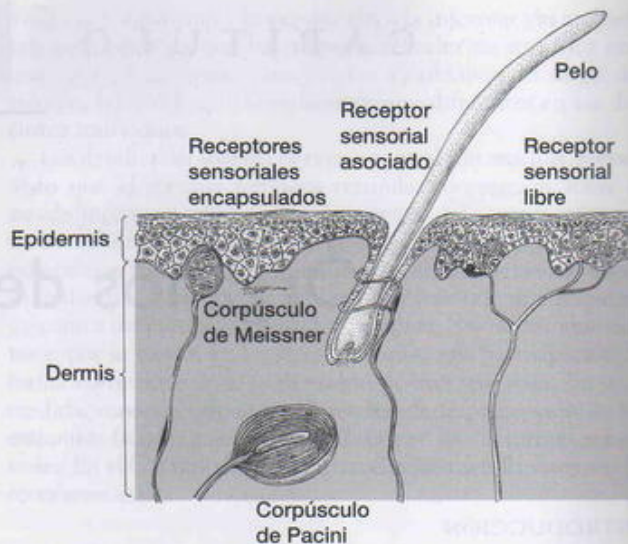
Para poder discutir de manera clara los fenómenos de la percepción, es necesario distinguir entre el estímulo ambiental y la forma en que es interpretado, pero esto es algo que raramente se hace. Es común, incluso entre los investigadores, usar una serie de términos convencionales. Hablamos de los sentidos de la vista, el oído, el gusto, el olfato, etc., como si los estímulos y la percepción de los mismos fuesen iguales. El tratamiento de los receptores sensoriales en el presente capítulo intenta diferenciar el tipo de energía ambiental o estímulo captado de la interpretación que el sistema nervioso hace de dicho estímulo.

## Partes de un órgano sensorial

Las neuronas sensoriales son células nerviosas especializadas en la detección y transmisión de información procedente tanto del medio externo como del interno. De cada neurona sensorial salen las correspondientes prolongaciones o **fibras nerviosas**. Generalmente, los receptores sensoriales contienen **dendritas**, es decir prolongaciones que responden ante los estímulos y que transportan impulsos nerviosos hacia el cuerpo de esa célula nerviosa. Normalmente cada neurona sensorial también posee un **axón**, es decir, una prolongación por la que los impulsos se transmiten desde el cuerpo celular de esa neurona hacia otras.

### Neuronas (p. 619)

Los receptores sensoriales actúan como **transductores**, es decir, transforman la energía de un tipo en otro. Un micrófono, que transforma las ondas de sonido en energía eléctrica, es un buen ejemplo de transductor. Los receptores sensoriales transforman la energía luminosa, la mecánica o los estímulos químicos en impulsos eléctricos. Es frecuente que las terminaciones de las fibras nerviosas sensoriales estén asociadas con tejidos accesorios que amplifican el estímulo y aumentan la sensibili-



**FIGURA 17.2 Receptores sensoriales generales.** Se han representado una terminación nerviosa libre, dos receptores sensoriales encapsulados (un corpúsculo de Meissner y un corpúsculo de Pacini), y un receptor sensorial asociado a un folículo piloso.

dad del receptor. Una fibra nerviosa sensorial junto a los tejidos con los que está asociada forma un **órgano sensorial** u **órgano de los sentidos**.

Los órganos sensoriales pueden clasificarse según diferentes criterios. Los **órganos sensoriales somáticos** se encuentran situados en la piel, la superficie corporal y en los músculos esqueléticos. Los **órganos sensoriales viscerales** son los situados en los órganos internos. Los **exteroceptores** captan sensaciones desde el ambiente, y los **interoceptores** responden a las sensaciones que proceden de los órganos. Los **propioceptores**, unos órganos sensoriales que están localizados en los músculos estriados, las articulaciones y los tendones, son un tipo especial de interoceptores. Una tercera manera de clasificar, y que es precisamente la que se utiliza en este capítulo, se fundamenta en la distribución de los receptores. Los **órganos sensoriales generales** están ampliamente distribuidos por el cuerpo y están relacionados con sensaciones táctiles, de temperatura y con la propiocepción. Los **órganos sensoriales especiales** tienen una localización precisa, y suelen estar bastante especializados.

## Órganos sensoriales generales

Pueden dividirse en tres categorías anatómicas diferentes: libres, encapsulados o con terminaciones nerviosas asociadas. La estructura de las terminaciones nerviosas está diseñada para poder incrementar el efecto del estímulo (Fig. 17.2).

### Receptores sensoriales libres

Cuando el extremo de una prolongación sensorial carece de especializaciones asociadas a él se dice que es una **terminación nerviosa libre** o un **receptor sensorial libre**. En su extremo, una terminación nerviosa libre puede **arborizarse**, o ramificarse, para aumentar así el área de recepción. Los receptores sensoriales libres están relacionados, fundamentalmente, con sensaciones que se interpretan como dolor, pero también pueden ser



estimulados por objetos muy calientes o muy fríos. Una lesión tisular puede conducir a una inflamación y a la estimulación directa de estos receptores. Los dolores de muelas son un buen ejemplo de esto. Las sensaciones táctiles, es decir, las sensaciones debidas a la presión o al tacto, también suelen ser detectadas por terminaciones nerviosas libres. Los receptores sensoriales libres son abundantes en zonas en las que la sensibilidad está muy desarrollada, como en la piel, la córnea, la cavidad bucal, la pulpa de los dientes y el intestino.

## Receptores sensoriales encapsulados

Cuando el extremo de una prolongación sensorial se encuentra encerrado en una estructura especializada, se dice que es una **terminación nerviosa encapsulada** o **receptor sensorial encapsulado**. Por ejemplo, un **corpúsculo de Meissner** es una terminación sensorial rodeada por células mesodérmicas, que se encuentra situado en la dermis de la piel, inmediatamente por debajo de la epidermis (Fig. 17.2). Estos corpúsculos son sensibles al tacto. Los **corpúsculos de Ruffini**, que son sensibles al calor y los **bulbos terminales** o **corpúsculos de Krause**, que son sensibles al frío, también son receptores encapsulados de la dermis. Los **corpúsculos de Pacini** (corpúsculos de Vater-Pacini) se encuentran situados en la piel, las articulaciones y en los tejidos profundos del cuerpo. Por ejemplo, no resulta extraño encontrarlos asociados al páncreas. Estos corpúsculos son sensibles a la presión. En los receptores encapsulados, las cápsulas aumentan la deformación de las terminaciones nerviosas, ayudando así a que se inicien los impulsos nerviosos. Por ejemplo, en los corpúsculos de Pacini, la terminación nerviosa está envuelta por una serie de capas concéntricas que forman una cápsula en «piel de cebolla», que actúa como un pequeño transductor que transforma la presión en una despolarización eléctrica de la terminación nerviosa.

## Receptores sensoriales asociados

Cuando el extremo de una prolongación sensorial se encuentra rodeando a otro órgano, forma lo que se conoce como una **terminación nerviosa asociada** o **receptor sensorial asociado**. Un ejemplo son las terminaciones nerviosas asociadas a la base de los folículos pilosos (Fig. 17.2). Cuando se mueve un pelo, se estimulan las terminaciones nerviosas que rodean su base.

## Propiocepción

La propiocepción se fundamenta, principalmente, en informaciones captadas por receptores sensoriales asociados situados en los músculos, los tendones y las articulaciones. Estos receptores detectan el estado de flexión de las extremidades y el grado de contracción de los músculos. El resultado es que el sistema nervioso central se mantiene informado sobre la posición de las extremidades y el cuerpo. Si se mueve alguna parte del cuerpo, los músculos relacionados con ese movimiento y el grado de contracción de los mismos es diferente según fuese la posición inicial de dicha parte. La información de los propioceptores es indispensable para poder determinar la posición de esa parte antes, durante y después de su movimiento. Si el lector tiene una visión normal, probablemente no aproveche la información procedente de los propioceptores que llega hasta los centros conscientes. Pero si se venda los ojos y alguien le mueve suavemente uno de los brazos hasta una posición diferente de la inicial, sabrá cuál es la posición hasta la que le han movido el brazo. No obstante, la mayor parte de la información proce-

dente de los propioceptores se procesa de manera inconsciente en el sistema nervioso, realizándose de forma automática los ajustes posturales o de sincronización de los movimientos del cuerpo y las extremidades.

Algunas fibras propioceptoras proceden de corpúsculos de Pacini encapsulados, que están situados en las cápsulas articulares, pero la mayoría de ellas proceden de dos tipos de receptores asociados: los husos musculares y los órganos tendinosos de Golgi.

**Husos musculares** En los músculos esqueléticos, la fibra muscular que produce la fuerza principal del movimiento es la **célula muscular extrafusil** (fibras musculares extrafusales). Dichas fibras están inervadas por **neuronas motoras alfa**, cuyos cuerpos celulares están localizados en la materia gris de la médula espinal. Entremezcladas con las fibras musculares extrafusales hay paquetes fusiformes de **husos musculares** formados por **células musculares intrafusales** (fibras musculares intrafusales) que son células musculares estriadas modificadas. A diferencia de las fibras extrafusales, cuya función es realizar el trabajo del sistema de palanca del que forman parte, las fibras intrafusales son órganos sensoriales especializados.

Hay dos tipos de fibras musculares intrafusales. Las **fibras intrafusales de saco nuclear** tienen los núcleos apiñados en una región dilatada situada cerca del centro de la fibra y están asociadas a un **nervio sensorial aferente primario** (nervio anuloespiral). Las **fibras intrafusales de cadena nuclear** tienen los núcleos situados unos a continuación de otros a lo largo de la fibra y no apiñados. Están asociadas a un **nervio sensorial aferente secundario** (nervio en pulverizador). Ambos tipos de fibras intrafusales están inervadas por **neuronas motoras gamma** (Fig. 17.3).

Los husos musculares intervienen en el mantenimiento del tono muscular. Los músculos normales mantienen una pequeña tensión incluso cuando están relajados, es decir, se encuentran en un estado de **tono**. Cuando un músculo se relaja más de lo normal, el huso muscular se afloja. Los nervios aferentes primarios y secundarios que rodean las fibras intrafusales detectan esta flojera. A través de conexiones reflejas de la médula espinal, estas neuronas aferentes conectan con las neuronas motoras alfa que estimulan la contracción de las fibras extrafusales, con lo que el músculo recupera su tensión y se restaura el tono muscular.

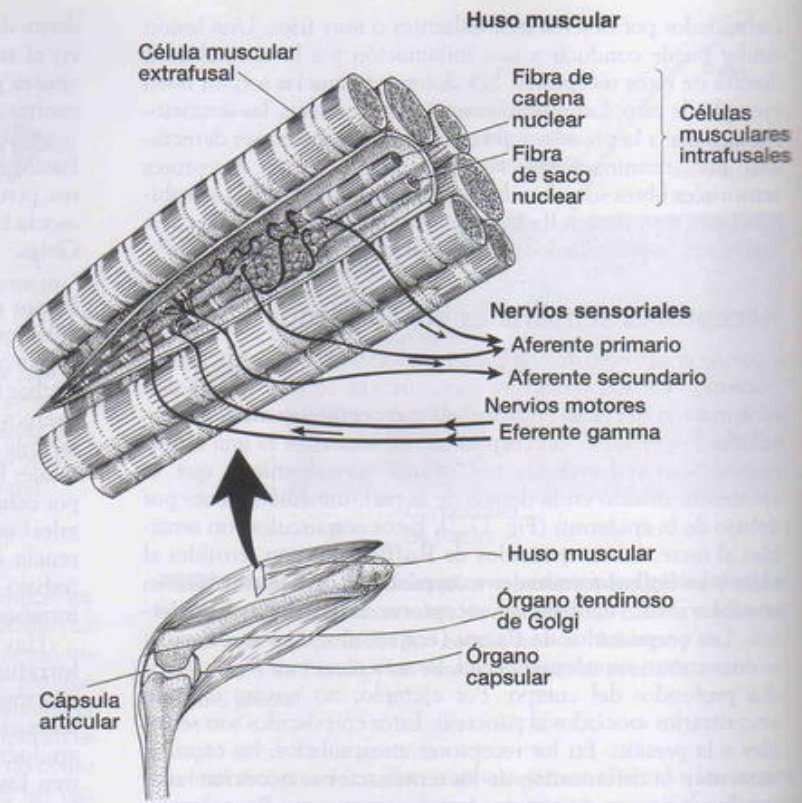
El estiramiento de un músculo hace que se produzca de modo reflejo su contracción. Cuando los músculos posturales están estirados o cuando soportan una carga, los husos musculares se alargan y se inicia el **reflejo de elongación** (Fig. 17.4a). Debido a que las neuronas motoras gamma hacen que las fibras intrafusales se contraigan, se cree que estas neuronas aumentan o disminuyen la sensibilidad de este reflejo (Fig. 17.4b,c).

La función sensorial de las fibras musculares intrafusales es informar al sistema nervioso sobre los cambios de longitud de las fibras musculares extrafusales a las que están asociadas. Esta información puede hacer que se genere el reflejo de elongación para ajustar el tono muscular. La información también llega al cerebelo, que modula la actividad de los músculos.

## Reflejos posturales (p. 645)

**Órganos tendinosos de Golgi** Son receptores sensoriales situados en los tendones que unen los músculos a los huesos; por lo tanto se encuentran situados en la línea de la acción de los músculos y actúan como receptores de la tensión, informando al sistema nervioso central de las fuerzas que producen los músculos (Fig. 17.3).





**FIGURA 17.3 Huso muscular.** Las células musculares extrafusales producen la fuerza contráctil de un músculo. Las células musculares intrafusales, que están formadas por fibras intrafusales de cadena nuclear y de saco nuclear, son células musculares modificadas. Las células musculares intrafusales están innervadas por neuronas eferentes motoras gamma y por neuronas sensoriales aferentes primarias y secundarias. El órgano tendinoso de Golgi es un receptor sensorial asociado con el tendón.

## Mecanismos de percepción de los estímulos procedentes de los órganos sensoriales generales

Hay dos teorías que intentan explicar las relaciones entre los estímulos captados por los receptores sensoriales generales y la forma en que se perciben en el sistema nervioso central. La teoría de las energías nerviosas específicas propone que las terminaciones nerviosas de cada receptor sensorial están asociadas exclusivamente con un sentido concreto. Por ejemplo, la estimulación de un corpúsculo de Meissner hace que se produzcan impulsos que viajan hacia el sistema nervioso central y, ya que proceden de ese tipo de receptor, son interpretados como estímulos táctiles. Los impulsos que proceden de bulbos terminales de Krause son interpretados como frío, los que proceden de los corpúsculos de Ruffini como calor y así sucesivamente.

La otra es la teoría de los modelos de sensación, que propone que hay pequeños complejos de terminaciones nerviosas asociados con una localización concreta. La estimulación de los receptores situados en un lugar concreto puede producirse con diferentes combinaciones o modelos de sensaciones, que son enviadas simultáneamente hacia el sistema nervioso central y éste las interpretará en función de sus diferencias cualitativas. Por ejemplo, sabemos que el dolor puede variar mucho, tanto por el tipo como por la intensidad. Algunos receptores del dolor son «agudos», mientras que otros son «flojos», e incluso podemos sentir dolores que «queman». Ambas teorías ayudan a explicar la forma en que el sistema nervioso central interpreta los estímulos sensoriales generales.

## Órganos sensoriales especiales

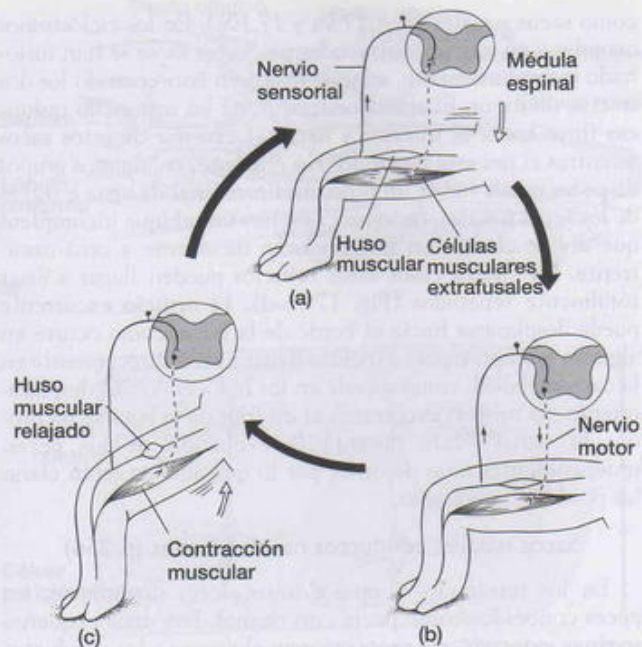
Los órganos sensoriales especiales suelen tener una posición concreta y sólo responden ante cierto estímulo. Este tipo de órganos de los sentidos puede captar estímulos de tipo químico, electromagnético, mecánico o eléctrico.

### Quimiorreceptores

Los receptores sensoriales capaces de captar estímulos químicos se denominan quimiorreceptores. Cuando una sustancia química llega hasta el receptor adecuado, se produce un impulso eléctrico en la neurona sensorial correspondiente, aunque aún se desconoce la forma en que se inicia el impulso. El gusto y el olfato son los sentidos de este tipo más conocidos en el hombre, aunque la distinción entre ellos no es sencilla. El sentido del gusto únicamente es capaz de detectar los cuatro sabores básicos: salado, dulce, ácido y amargo. La manera en que diferenciamos los «sabores» de los alimentos se debe fundamentalmente a la textura de los mismos y a los aromas que estimulan nuestro sentido del olfato. Cuando estamos acatarrados y tenemos una congestión nasal, no nos llegan los estímulos olfativos y los alimentos «no saben a nada».

En los vertebrados acuáticos la distinción entre el gusto y el olfato es aún más difícil. Por ejemplo, algunos peces tienen quimiorreceptores dispersos por la superficie del cuerpo (Fig. 17.5). ¿Se podría decir que los usan para «oler» o para «saborear» el agua? En lugar de diferenciar, de manera arbitraria el gusto y el





**FIGURA 17.4 Reflejo de elongación.** (a) Cuando se produce un cambio de la postura o cuando se coloca una carga sobre el cuerpo de un animal, los husos musculares se estiran, estimulándose los nervios asociados para que produzcan impulsos continuos que se dirigen hacia la médula espinal (líneas negras). (b) Estos impulsos se mueven por las fibras aferentes hasta la médula, donde realizan sinapsis con neuronas motoras que llevan los impulsos hasta los músculos extrínsecos adecuados (líneas discontinuas), causando su contracción. (c) Al producirse la contracción de los músculos, las extremidades tienden a enderezarse (flecha blanca abierta) y disminuyendo así el estiramiento del huso muscular. Cuando el huso muscular se relaja, los nervios sensoriales asociados dejan de transmitir impulsos y se recupera la postura habitual.

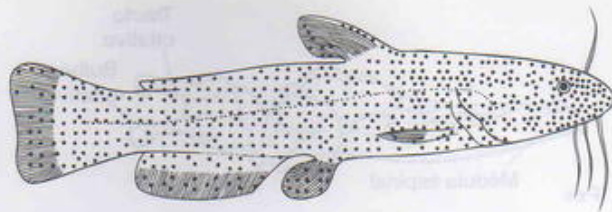
olfato, es preferible clasificar los quimiorreceptores en función de su localización.

Los mensajeros químicos que se conocen como feromonas son liberados en el ambiente por un individuo e influyen en el comportamiento o en la fisiología de otros individuos de la misma especie. Muchas feromonas, que se producen en glándulas exocrinas, afectan a la actividad sexual y al comportamiento territorial. Las feromonas representan una vía de comunicación entre individuos y suelen detectarse mediante receptores especializados.

### Conductos nasales

El sentido del olfato está relacionado con la existencia de quimiorreceptores que suelen estar situados en los conductos nasales. Anatómicamente, el circuito sensorial olfativo está formado por tres componentes: el epitelio olfativo, los bulbos olfativos y los tractos olfativos (Fig. 17.6).

El **epitelio olfativo** es una porción de tejido epitelial especializado situado en la cavidad nasal, formado por **células basales**, que probablemente son células de reemplazo, y **células de soporte**, productoras de moco y que actúan de sostén de las **células sensoriales olfativas** (Fig. 17.7a). Estas últimas son las auténticas células quimiorreceptoras y cada una de



**FIGURA 17.5 Distribución de los quimiorreceptores en un pez gato.** En muchos peces hay papilas gustativas repartidas por la superficie del cuerpo y en las aletas. Cada punto representa aproximadamente 100 papilas gustativas.

Modificado de Atema, 1971.

ellas posee en su extremo apical un penacho de cilios sensoriales. Del extremo basal de cada una de estas células sale un axón, que atraviesa la **placa cribiforme** y llega al **bulbo olfativo** (Fig. 17.7b). El término **nervio olfativo** debería aplicarse exclusivamente para designar a estos cortos axones de las células sensoriales olfativas.

En el bulbo olfativo hay varios tipos de células, de los cuales las más importantes son las **células mitrales**. Los axones de las células sensoriales olfativas establecen sinapsis con las células mitrales, de las que a su vez salen unos largos axones que, en conjunto, forman los **tractos olfativos** hacia el encéfalo (Fig. 17.7b). Los axones que forman los tractos olfativos conectan mediante sinapsis con el **lóbulo piriforme** y con el **septum** del cerebro, y los impulsos son retransmitidos posteriormente hacia otras regiones encefálicas (Fig. 17.7a), entre las que se pueden destacar el **striatum** y el **sistema límbico**.

Centros olfativos (p. 651); sistema límbico (p. 658)

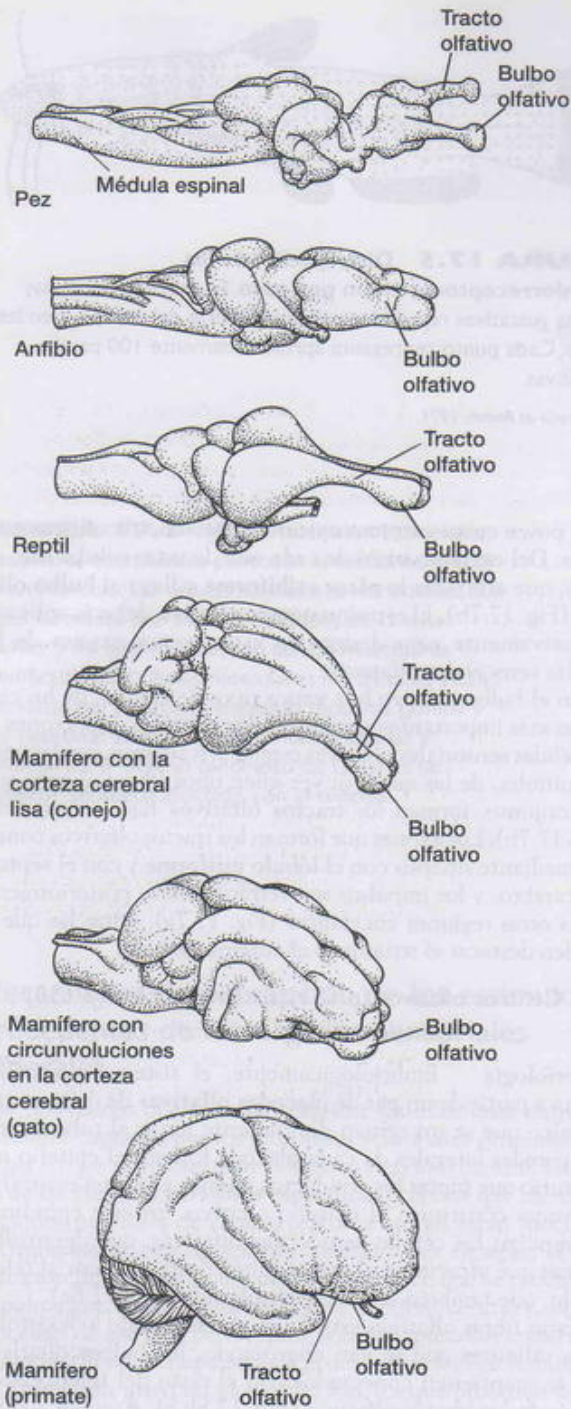
**Embriología** Embriológicamente, el sistema olfativo se forma a partir de un par de **placodas olfativas** de origen ectodérmico que se invaginan dorsalmente junto al tubo neural. Las paredes laterales de cada placoda forman el epitelio respiratorio que tapiza los conductos nasales y la zona central de la misma constituye el epitelio olfativo. En este epitelio se diferencian las células sensoriales olfativas, que desarrollan axones que atraviesan el mesénquima hasta alcanzar al telencéfalo, que también se está desarrollando (Fig. 17.8a).

Estas fibras olfativas estimulan al telencéfalo a desarrollar unos salientes que se van engrosando, los bulbos olfativos, que se mantienen conectados con el resto del telencéfalo a través de los tractos olfativos (Fig. 17.8b,c). Aunque algunas células de la cresta neural pueden emigrar hasta las proximidades del sistema olfativo durante su diferenciación, aparentemente las células sensoriales olfativas no se forman a partir de ellas.

**Filogenia** En los tetrápodos el hocico está relacionado con la respiración, aunque originalmente se desarrolla como una estructura olfativa. En realidad, el crecimiento de los receptores olfativos hacia el palio mediano, una de las regiones más primitivas del cerebro, sugiere que el sistema olfativo es bastante antiguo.

En la mayoría de los peces, los receptores olfativos se encuentran en el fondo de un par de sacos ciegos conocidos





**FIGURA 17.6** Bulbos y tractos olfativos. Los tractos olfativos no son nervios sino prolongaciones del encéfalo. El extremo de cada tracto suele estar engrosado y forma un bulbo olfativo, hasta el cual llega un corto nervio olfativo (no representado) que procede del epitelio olfativo.

Según Tuchmann-Duplessis et al.

como sacos nasales (Figs 17.9a y 17.10a). En los ciclóstomos actuales y en muchos ostracodermos, estos sacos se han fusionado secundariamente, aunque se siguen conservando los dos tractos olfativos. El agua que transporta las sustancias químicas fluye hacia el interior y hacia el exterior de estos sacos mientras el pez está nadando. No obstante, en algunos grupos de peces puede haber un flujo unidireccional de agua a través de los sacos nasales. En estos casos hay un tabique incompleto que divide el saco en un conducto incurrente y otro excurrente. En ciertos casos estos orificios pueden llegar a estar totalmente separados (Fig. 17.9b-d). El orificio excurrente puede desplazarse hacia el borde de la boca, como ocurre en algunos sarcopterigios, o incluso llegar a abrir directamente en la cavidad bucal, como sucede en los holocéfalos. El desplazamiento del orificio excurrente al interior de la boca se ha producido varias veces durante la evolución de los peces, independientes unas de otras, por lo que aún no están claras las posibles homólogías.

#### Sacos nasales, conductos nasolagrimales (p. 256)

En los tetrápodos y en sus antecesores inmediatos, los peces conocidos como peces con coanas, hay unas pequeñas **narinas externas** que proporcionan el acceso a los conductos nasales. Por su extremo posterior, los conductos nasales abren en la cavidad bucal por medio de unas **narinas internas** o **coanas** (Fig. 17.10b-e). En los anfibios los sacos nasales están algo ensanchados entre ambas narinas y, a partir de ellos, se desarrollan unos sacos denominados **órganos vomeronasales** o **de Jacobson** (Fig. 17.10c).

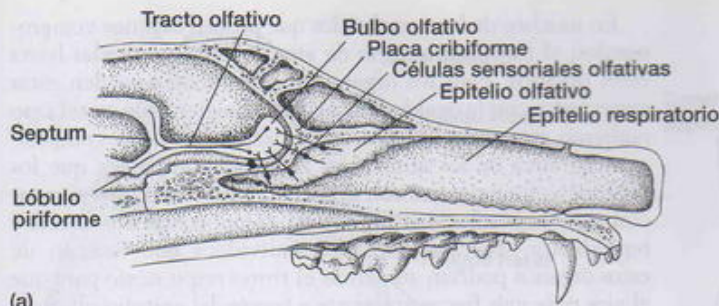
Los urodelos pletodóntidos poseen un par de surcos profundos que conectan el labio superior con las narinas externas. Estos **surcos nasolabiales** transportan materiales acuosos, de manera preferente hacia los **órganos vomeronasales** de la cavidad nasal (Fig. 17.11). Estos surcos carecen de cilios y los líquidos se mueven en ellos por capilaridad. Los productos químicos transportados en estos líquidos pueden ser feromonas o proceder de los alimentos. Cuando va tocando el sustrato con el hocico, es decir, cuando va «husmeando», el animal recoge y hace pasar por los surcos nasolabiales las sustancias químicas relacionadas con el reconocimiento del territorio.

Los anfibios ápodos, es decir las cecilias, poseen un par de pequeños tentáculos retráctiles por delante de los ojos. Estos tentáculos son quimiosensoriales y parece que intervienen en la transferencia de sustancias químicas hacia los **órganos vomeronasales** situados en el techo de la cavidad bucal.

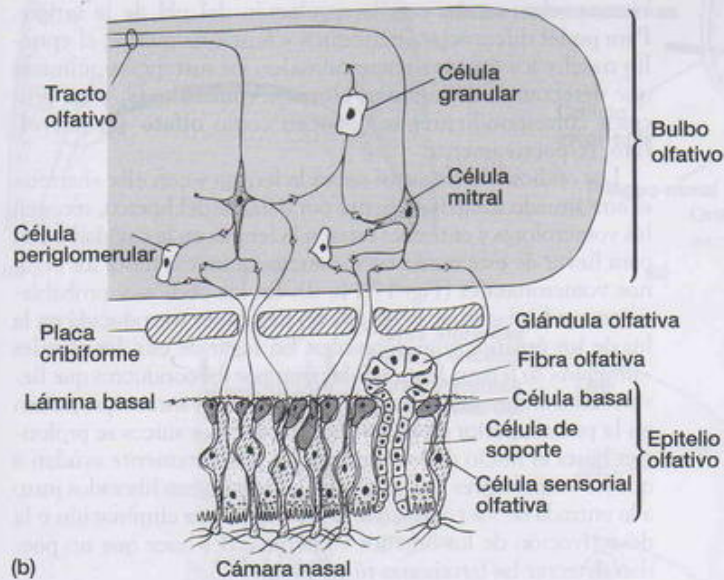
En los sacos nasales de los reptiles comienzan a diferenciarse dos regiones, un **vestíbulo** anterior que recibe el aire que entra por las narinas externas, y una **cámara nasal** posterior. En algunos reptiles, la pared lateral se prolonga hacia el interior de la cámara para formar el **cornete** o **turbinal**, que está plegado para aumentar así la superficie del epitelio respiratorio. El aire sale de la cámara nasal a través de un estrecho **conducto nasofaríngeo** que conduce hasta la narina interna (Fig. 17.10d). Los conductos nasales de las aves son similares y en el cornete pueden desarrollarse unas complejas volutas.

La cámara nasal de los mamíferos es grande y, generalmente, posee unos turbinales muy desarrollados para permitir que el aire pueda calentarse y humedecerse antes de seguir su camino hacia los pulmones. El epitelio olfativo se encuentra en la pared posterior de la cámara nasal. El resto del tapiz de la cámara nasal está formado por epitelio respiratorio (Fig. 17.10e).





(a)



(b)

**FIGURA 17.7 Epitelio olfativo.** (a) En los mamíferos los conductos nasales están tapizados por epitelio respiratorio. El epitelio olfativo es una pequeña región de este revestimiento, en el que hay neuronas especializadas que conectan con las neuronas de los tractos olfativos. Por los axones de éstas, los impulsos son retransmitidos hacia el lóbulo piriforme y hacia el septum del cerebro. (b) Histología del epitelio olfativo. El epitelio olfativo está formado por células de soporte, células basales y células sensoriales olfativas. La superficie apical de cada célula olfativa desarrolla cilios que sobresalen en la luz de los conductos nasales. Del extremo basal de cada una de estas células sale una fibra nerviosa que atraviesa la placa cribiforme y va hasta el bulbo olfativo, donde establece sinapsis con una célula periglomerular, con una célula mitral o con una célula granular. Las fibras que salen de las células mitrales son las que constituyen los tractos olfativos hacia el encéfalo.

**Forma y función** El sentido del olfato suele estar bien desarrollado en los peces, pero es uno de los sentidos secundarios en las aves, los murciélagos y en los primates, incluidos nosotros mismos. La información olfativa es importante para los peces que cazan siguiendo gradientes químicos. En los vertebrados acuáticos, las sustancias químicas transportadas por el agua pasan por el epitelio olfativo que tapiza los sacos nasales. El desarrollo de un flujo unidireccional mejora el olfato, ya que asegura un flujo casi continuo de agua nueva que va eliminando las sustancias químicas ya detectadas y trae otras nuevas. Las corrientes respiratoria y olfativa están asociadas en los peces en los que los orificios excurrentes se abren en la boca. Los movimientos de irrigación de las branquias también hacen que el agua pase por el epitelio olfativo. Mediante la asociación de las funciones respiratoria y olfativa, los conductos nasales ya estaban preadaptados para la posterior función de respirar aire en los tetrápodos.

En los tetrápodos, el aire sustituye al agua como medio de transporte de las sustancias químicas, aunque antes de llegar a los receptores sensoriales, las partículas transportadas aún siguen siendo absorbidas en la fina capa de mucosidad que recubre el epitelio olfativo. El aire que entra a través de los orificios nasales debe pasar por el epitelio olfativo en su camino hacia los pulmones; por lo tanto el epitelio olfativo puede «analizar» las sustancias químicas presentes en el flujo de aire. Los vertebrados terrestres pueden empezar a «oler» el aire cuando detectan alguna «sustancia interesante». Esta acción de husmear es independiente de la respiración y mediante ella los animales toman

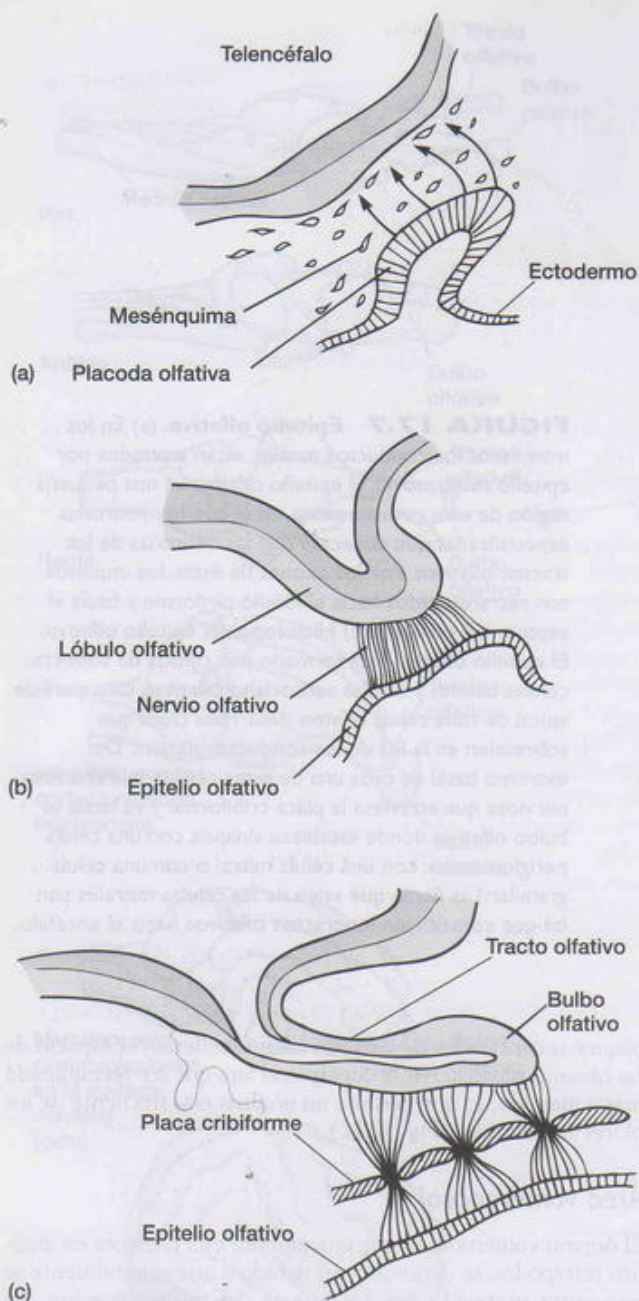
pequeñas cantidades de aire con las que rellenan el espacio de las cámaras nasales. Así se consigue el aire que sea reemplazado más a menudo, lo que permite un análisis más frecuente de los olores ambientales (Fig. 17.12).

### Área vomeronasal

El órgano vomeronasal, que únicamente está presente en algunos tetrápodos, se denomina así debido a que generalmente se encuentra protegido por los huesos del mismo nombre. La mayoría de las tortugas, los cocodrilos, las aves, algunos murciélagos, los primates y los mamíferos acuáticos carecen de órganos vomeronasales. En los anfibios, estos órganos se encuentran en una zona apartada de la cavidad nasal principal. En los reptiles están situados en unos huecos independientes hasta los que llegan las sustancias químicas recogidas por la lengua y por las membranas orales. En los mamíferos que los poseen, estos órganos se encuentran en un área aislada de la membrana olfativa, en el interior de la cavidad nasal, y generalmente están conectados con la boca por medio de un **conducto nasopalatino** (Fig. 17.13).

Los órganos vomeronasales son órganos olfativos accesorios. En ellos hay células basales, de soporte y células sensoriales bipolares, similares a las del epitelio olfativo. Las células sensoriales receptoras de los órganos vomeronasales hacen saliente en la luz de éstos por medio de microvellosidades, mientras que las células sensoriales olfativas lo hacen por medio de cilios. El





**FIGURA 17.8** Desarrollo embrionario del sistema olfativo. (a) La placoda olfativa se desarrolla a partir de un engrosamiento ectodérmico. Las células de esta placoda desarrollan fibras nerviosas que crecen hacia el telencéfalo. (b) Estas fibras forman, en conjunto, el nervio olfativo. (c) El saliente del telencéfalo al que llega uno de los nervios olfativos es un bulbo olfativo. Los tractos olfativos conectan el bulbo olfativo con el encéfalo.

circuito nervioso del sistema vomeronasal corre paralelo, pero totalmente independiente, con respecto al del sistema olfativo principal. Al igual que el sistema olfativo principal, el sistema vomeronasal conecta con el hipotálamo y con el tálamo a través del sistema límbico.

Tálamo e hipotálamo (p. 650)

En muchos de los vertebrados que poseen órganos vomeronasales, el flujo respiratorio de aire lleva las partículas hasta estos órganos. Pero los órganos vomeronasales pueden estar conectados con la cavidad bucal, lo que sugiere que en tal caso pudieran estar relacionados con el «análisis» de la composición química de los alimentos. No obstante, parece que los órganos vomeronasales son especialmente sensibles a sustancias químicas relacionadas con el comportamiento social y reproductor. Teóricamente, los individuos que carecen de estos órganos podrían aumentar el ritmo respiratorio para que el aire pase más frecuentemente a través del epitelio olfativo, pero esto sería energéticamente costoso, y podría llevar a problemas relacionados con la regulación del pH de la sangre. Para poder diferenciar, anatómica y funcionalmente, el epitelio nasal y los órganos vomeronasales, las sustancias químicas que detectan se denominan **olores** y **vomerolores**, y los procesos correspondientes se conocen como **olfato** y **vomerolfato**, respectivamente.

Los ofidios y los lagartos sacan la lengua y con ella «barren» el aire situado inmediatamente por delante del hocico, recogen los vomerolores y entonces retraen la lengua en la cavidad bucal para llevar de este modo las sustancias químicas hasta los órganos vomeronasales (Fig. 17.14a-d). En los ofidios, y probablemente en los lagartos, la lengua no llega a ser introducida en la luz de los órganos vomeronasales. En lugar de eso, los reptiles «limpian» su lengua haciéndola pasar por los conductos que llevan hasta dichos órganos y por unos pequeños surcos que tienen en la parte superior de la cavidad bucal. Estos surcos se prolongan hasta el inicio de los conductos y aparentemente ayudan a que los vomerolores recogidos con la lengua sean liberados justo a la entrada de los conductos. En los ofidios, la eliminación o la desactivación de los órganos vomeronasales hace que no puedan detectar las feromonas ni sus presas.

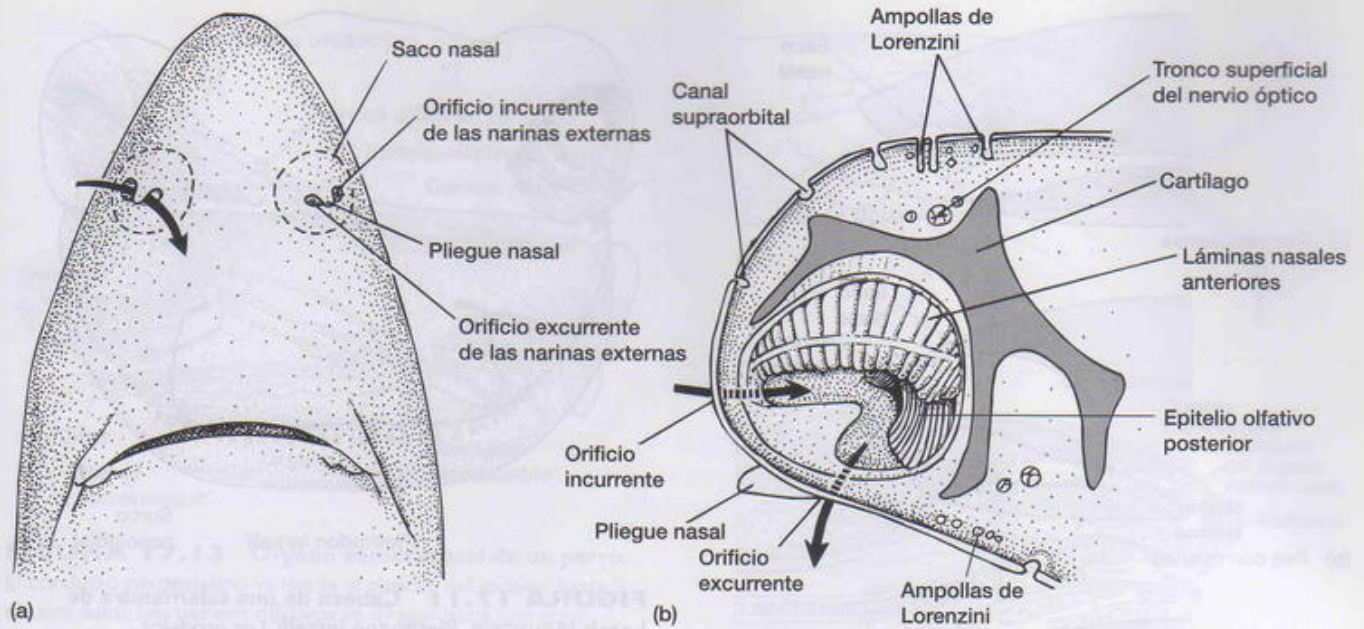
## Boca

El gusto, igual que el olfato, está basado en la detección de estímulos químicos por medio de quimiorreceptores, pero los del gusto son las **papilas gustativas** situadas en la boca. Los anfibios, los reptiles y las aves poseen papilas gustativas en la boca y en la faringe, mientras que en los mamíferos suelen estar situadas en la lengua.

Los mamíferos tienen tres nervios craneales por los que llega hasta el sistema nervioso central la información procedente de las papilas gustativas: el **nervio facial**, el **vago** y el **glossofaríngeo** (Fig. 17.15a). Cada papila gustativa, que asoma a través del epitelio por un **poro gustativo**, tiene forma de barril y está formada por 20 o más células de tres tipos. En la base y en la periferia hay células basales totipotentes, es decir, células capaces de sustituir a los otros tipos de células. La esperanza de vida de las células de las papilas gustativas es de aproximadamente una semana, por lo que su sustitución es un proceso continuo. Las células de soporte (células oscuras) actúan como sostén y como células secretoras. Las **células gustativas** (células claras) son las células quimiorreceptoras principales de estas papilas. Las células de las papilas gustativas carecen de axones, pero las fibras sensoriales de tres de los nervios craneales se entrelazan alrededor de estos tres tipos de células y establecen unas conexiones especiales, similares a sinapsis, con las células gustativas (Fig. 17.15b,c).

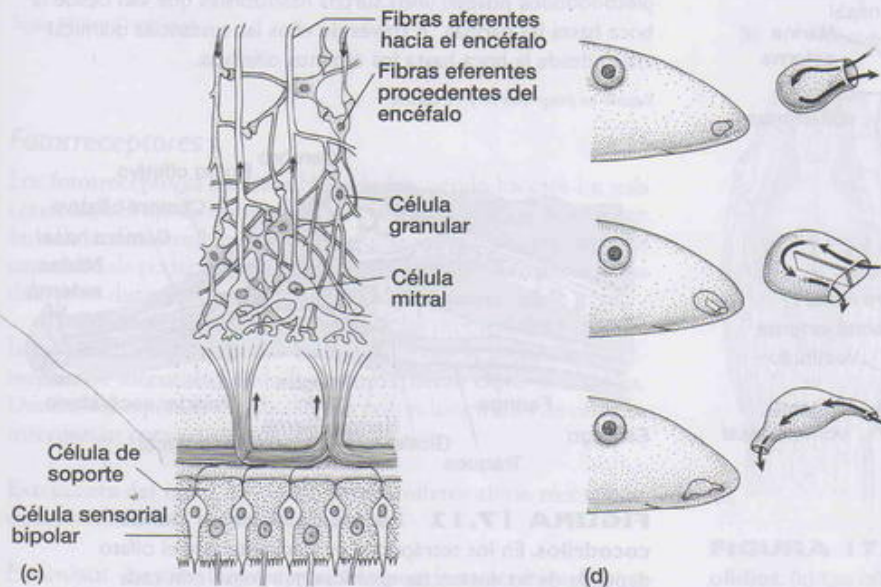
Las papilas gustativas detectan estímulos químicos y actúan como transductores en los que se inician impulsos eléctricos que viajan a través de los nervios craneales hasta el sistema nervioso





(a)

(b)



(c)

(d)

**FIGURA 17.9** Sacos nasales de un tiburón. (a) Vista ventral de la cabeza de un tiburón en la que se indica la dirección en que se mueve el agua (flecha negra) por los sacos nasales atravesando el epitelio olfativo. (b) Sección transversal de la cavidad nasal. (c) Células sensoriales bipolares del epitelio olfativo y neuronas asociadas a ellas. (d) Las flechas indican el flujo del agua a través de los sacos nasales. Estados progresivos del desarrollo de un flujo unidireccional a través del epitelio nasal en varios peces.

(a,b) Según Lawson; (c) según Kleerekoper.

central. Las sustancias dulces, ácidas, saladas y amargas hacen que hasta el sistema nervioso central lleguen impulsos eléctricos diferentes.

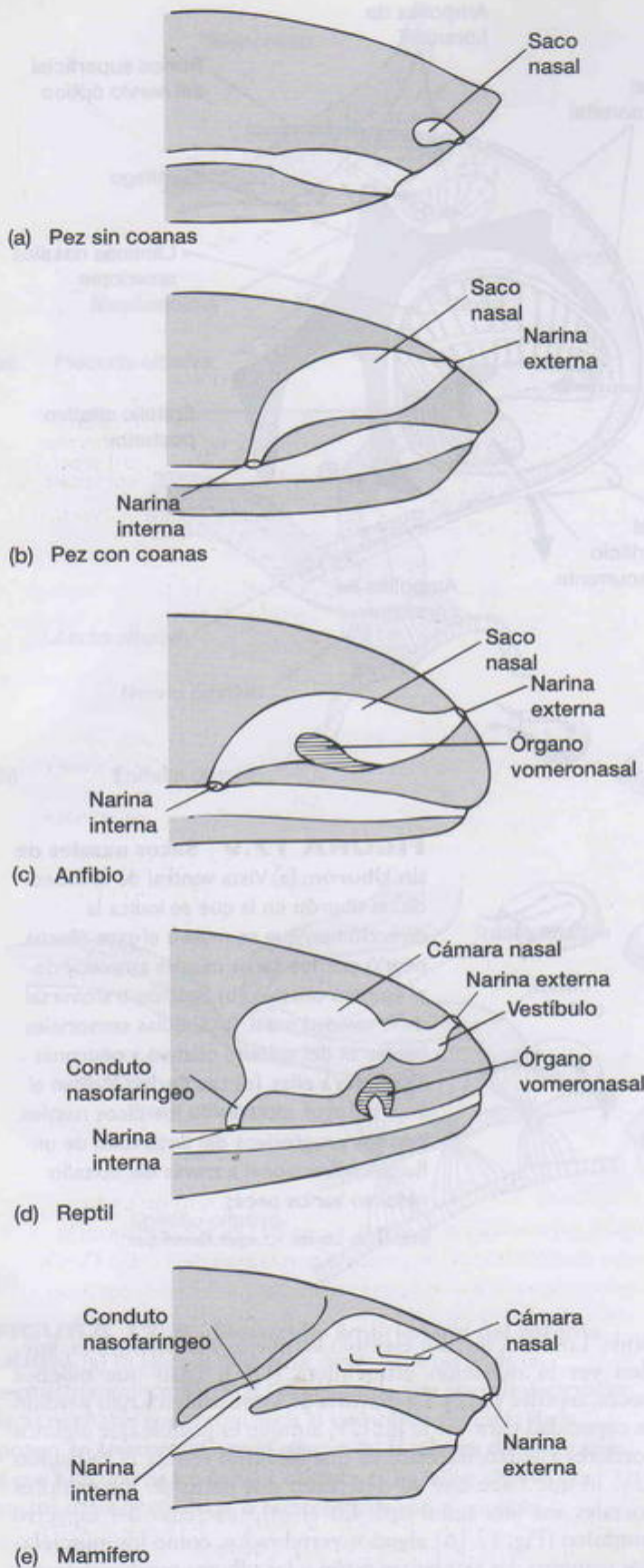
## Receptores de radiación

Las radiaciones viajan en forma de ondas. La radiación cósmica es de onda corta y las ondas de radio son largas. Éstas, junto con las radiaciones de onda intermedias constituyen el espectro electromagnético. Desde el punto de vista de un organismo, las radiaciones aportan información acerca de su intensidad, la longitud de onda y la dirección.

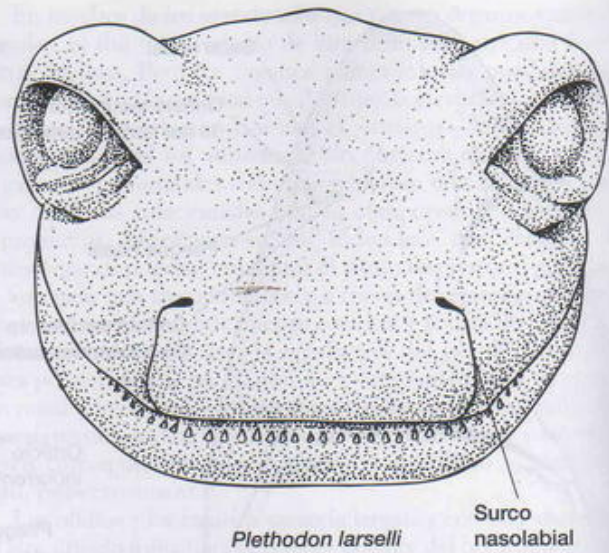
Ningún organismo utiliza la totalidad de la información disponible en el espectro electromagnético. Los organismos únicamente pueden percibir un rango limitado de longitudes de

onda. Los insectos, por ejemplo las abejas y las mariposas, pueden ver la radiación ultravioleta (UV), igual que muchos peces, reptiles y aves. La mayoría de los mamíferos han perdido la capacidad para ver la luz UV, aunque es posible que algunos roedores puedan hacerlo, ya que su orina refleja la radiación UV, lo que hace que su detección por parte de los roedores sociales sea una señal útil. En el otro extremo del espectro lumínico (Fig. 17.16) algunos vertebrados, como los murciélagos vampiro, las serpientes pitón y las víboras pueden detectar la radiación infrarroja (IR), mediante el empleo de receptores superficiales de radiación especiales. No obstante, la mayoría de los vertebrados sólo pueden percibir la estrecha banda de radiación electromagnética comprendida entre 380 y 760 nm. Esta banda se conoce como luz «visible», debido a que nosotros la podemos ver (Fig. 17.16). Cuando hablamos de «luz», en realidad simplificamos mucho las cosas, debido a que única-



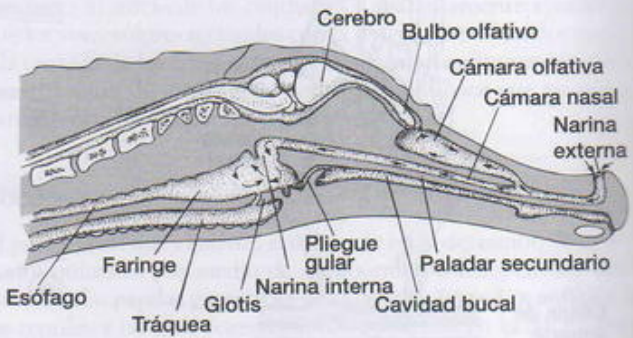


**FIGURA 17.10 Filogenia de los órganos olfativos.** Obsérvese que los órganos vomeronasales están ausentes en los peces y presentes en la mayoría de los tetrápodos. (a) Pez sin coanas. (b) Pez con coanas. (c) Anfibio. (d) Reptil. (e) Mamífero.



**FIGURA 17.11 Cabeza de una salamandra de Larch Mountain, *Plethodon larselli*.** Los urodelos pletodóntidos poseen unos surcos nasolabiales que van desde la boca hasta las narinas. A través de ellos las sustancias químicas viajan desde la boca hasta los órganos olfativos.

Basado en fotografías de J. H. Larsen.



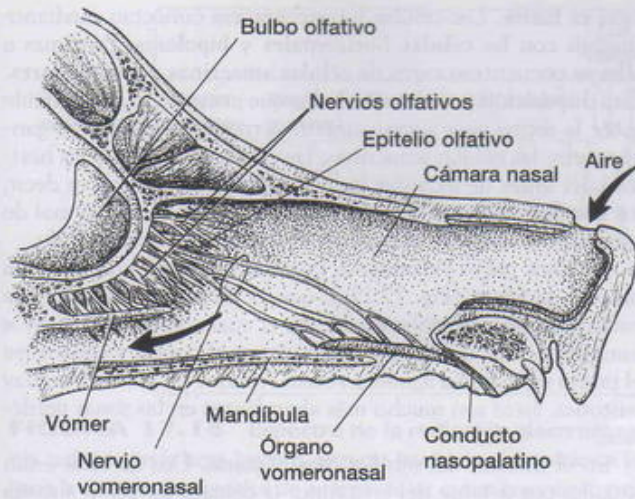
**FIGURA 17.12 Forma de husmear de los cocodrilos.** En los tetrápodos es frecuente que el olfato dependa de las sustancias químicas que llegan con cada movimiento respiratorio del aire. Husmear permite «analizar» el aire con mayor frecuencia sin que aumente el ritmo respiratorio. Los cocodrilos pueden cerrar la glotis y el pliegue gular, lo que les permite aislar momentáneamente las narinas de la cavidad bucal. Entonces deprimen el suelo de la faringe y entra aire fresco en la cámara olfativa, llegando así nuevas sustancias químicas sin que se produzca un nuevo movimiento respiratorio.

Según Pooley y Gans.

mente nos estamos refiriendo a un estrecho rango de la radiación electromagnética, cuyo espectro es mucho mayor. Igualmente, cuando hablamos del sentido de la «vista», sólo nos estamos refiriendo a la capacidad de percibir la luz de una longitud de onda comprendida en ese estrecho rango.

Los vertebrados han desarrollado diferentes órganos sensoriales para detectar la radiación electromagnética. Las distintas regiones del espectro representan diferentes energías (Fig. 17.16), y estimulan de distinta forma a los receptores sensoriales.





**FIGURA 17.13** Órgano vomeronasal de un perro. El conducto nasopalatino va desde el alvéolo del incisivo hasta la cámara nasal. Los nervios olfativos se dirigen hacia una zona concreta del epitelio olfativo.

Según Miller y Christensen.

### Fotorreceptores

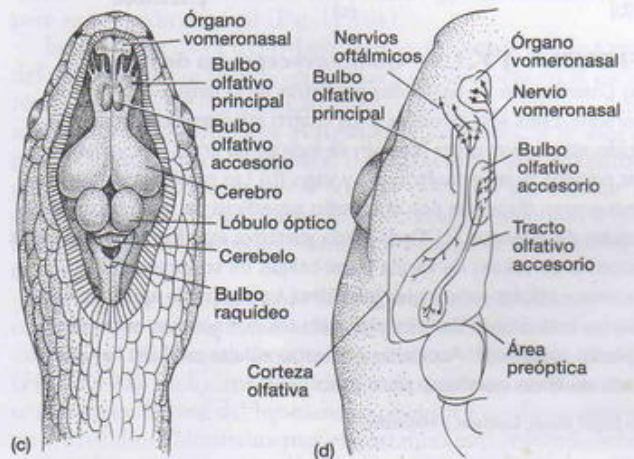
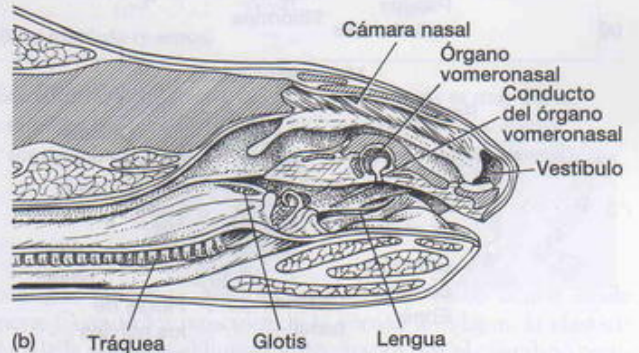
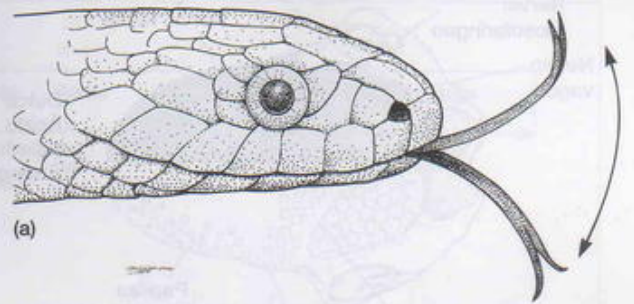
Los **fotorreceptores** son sensibles a la luz, siendo los ojos los más conocidos. El ojo de los vertebrados es capaz de enfocar la luz sobre las células fotosensibles para formar una imagen del entorno. La capacidad de poder enfocar la luz procedente de objetos situados a diferentes distancias se conoce como acomodación visual.

El sistema nervioso se aprovecha de las propiedades físicas de la luz para poder interpretar las imágenes que le llegan. Las diferencias de intensidad de la luz se interpretan como contrastes. Dentro del espectro visible, las diferentes longitudes de onda se interpretan como distintos colores.

**Estructura del ojo** El ojo de los mamíferos tiene tres capas: esclerótica, úvea y retina (Fig. 17.17a).

**Esclerótica** La capa más externa del ojo es la esclerótica. Forma lo «blanco del ojo» y está formada por una cápsula resistente de tejido conjuntivo en la cual se insertan los músculos oculares extrínsecos. La esclerótica ayuda a definir la forma del globo ocular. Las aves, los reptiles y los peces suelen poseer unas pequeñas placas óseas, denominadas **osículos de la esclerótica**, que ayudan a mantener la forma de la esclerótica. En la zona frontal del ojo, la esclerótica se aclara y da origen a la **córnea**, que es transparente.

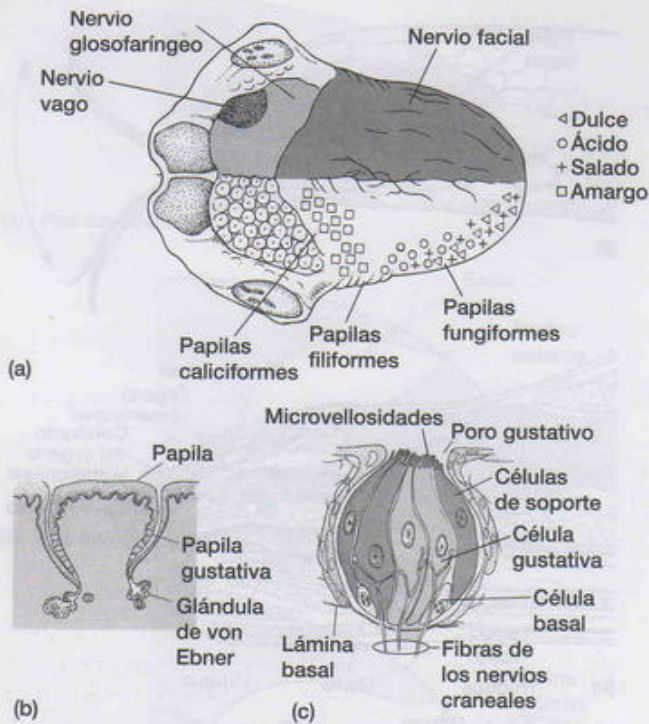
**Úvea** La capa media del ojo, la **úvea**, posee tres regiones. La **coroides**, situada junto a la retina, es la de mayor extensión. Debido a que está muy vascularizada, la coroides proporciona nutrientes a los tejidos oculares. La coroides no está pigmentada. En algunos vertebrados nocturnos, posee un material reflectante especial, el **tapetum lucidum**. Cuando hay poca luz, esta estructura refleja los escasos rayos luminosos para que estimulen a las células fotosensibles de la retina. El tapetum lucidum produce los «ojos brillantes» de los mamíferos que se ven durante la noche con los faros de los automóviles o con los fogonazos de los flashes.



**FIGURA 17.14** Movimientos de la lengua en los ofidios. (a) Los ofidios, igual que hacen los lagartos, extienden la lengua para «barrer» el aire situado por delante del hocico. Con la lengua recogen las partículas transportadas por el aire y entonces las llevan al interior de la boca. Probablemente, con la ayuda de otras membranas bucales, la lengua deposita dichas partículas en los órganos vomeronasales situados en el techo de la boca. (b) Sección sagital de la cabeza de una boa constríctor. El órgano vomeronasal es una bolsa ciega cuya luz se abre en la boca a través de un conducto. El extremo de la lengua se extiende desde su vaina, que está situada cerca del inicio de la tráquea. (c) Esquema en el que se han eliminado el cráneo y los tejidos adyacentes para que se pueda ver una vista dorsal del encéfalo de una serpiente. (d) Neuroanatomía de los órganos olfativos de una serpiente. El bulbo olfativo principal recibe los impulsos procedentes del epitelio olfativo. El bulbo olfativo accesorio recibe, a través de tractos independientes, la información procedente de los órganos vomeronasales, que junto con el sistema olfativo son órganos quimiorreceptores independientes cuyas fibras nerviosas corren separadas por el interior de los tractos olfativos. Después, la información sensorial se reúne en la corteza olfativa del telencéfalo.

Según Kubie et al; Halpern y Kubie.





**FIGURA 17.15** Quimiorreceptores de la boca.

(a) Distribución de las papilas gustativas en la lengua de una persona. Éstas son sensibles a los cuatro sabores básicos: dulce, ácido, salado y amargo. También se indican las áreas inervadas por los nervios facial, glosofaríngeo y vago. (b) Las papilas gustativas se encuentran dispersas por el epitelio superficial de los surcos de las papilas de la lengua. (c) Cada papila gustativa está formada por varias docenas de células de varios tipos: células de soporte, células basales y células sensoriales gustativas. La superficie apical de estas células está dotada de microvellosidades que asoman entre el epitelio superficial. Asociadas con estas células también hay una serie de fibras nerviosas aferentes.

(a) Según Bloom, Lazerson, y Hofstadler.

La segunda región de la úvea, el **corpo ciliar**, es un pequeño anillo de musculatura lisa que rodea el interior del globo ocular. Los **músculos ciliares** controlan la acomodación de la vista. Se insertan en el flexible **crystalino** por medio de un **ligamento suspensor circular**. Cualquier contracción de estos músculos causa una deformación del **crystalino**, mientras que cuando estos músculos se relajan, el **crystalino** recupera su forma debido a su elasticidad.

La tercera región de la úvea, el **iris**, es la continuación de ésta por la parte frontal del globo ocular. La **pupila** no es una estructura, sino el orificio definido por los bordes libres del iris. Unos pequeños músculos lisos que hay en el iris hacen que éste funcione como un diafragma, aumentando o reduciendo el tamaño de la pupila y regulando así la cantidad de luz que entra en el ojo.

**Retina** La capa más interna del ojo, la **retina**, la capa fotosensible, está formada por tres capas de células. La más profunda de la retina contiene las **células fotorreceptoras**. Los bastones son sensibles a la luz de poca intensidad pero no a los colores, mientras que los conos son sensibles a los colores cuando la ilumina-

ción es fuerte. Las células fotorreceptoras conectan mediante sinapsis con las **células horizontales** y **bipolares**. Próximas a ellas se encuentran capas de **células amacrinas** y **ganglionares**. Esta disposición permite que la luz que entra en el ojo e incide sobre la retina pase sucesivamente a través de las células ganglionares, las células amacrinas, las células bipolares y las horizontales antes de alcanzar las células fotorreceptoras, es decir, los bastones y conos (Fig. 17.17b). El significado funcional de esta disposición, si es que existe, es totalmente desconocido.

En unos pocos vertebrados la retina presenta una pequeña muesca, la **fóvea** (Fig. 17.17a), que es un punto situado en la parte posterior del globo ocular, en el cual convergen los rayos luminosos. Está compuesta totalmente por conos, y constituye el punto de máxima agudeza visual. Aunque en la fóvea no hay bastones, éstos son mucho más abundantes en las zonas periféricas.

En el interior del ojo hay tres cámaras. Dos de ellas están situadas por delante del **crystalino**: la **cámara anterior**, situada entre el iris y la **córnea**, y una pequeña **cámara posterior**, situada entre el iris y el **crystalino**. La tercera de ellas, que es la de mayor tamaño, es la **cámara vítrea**, situada por detrás del **crystalino**. Estas cámaras están llenas de un fluido transparente que ayuda a mantener la forma del globo ocular. Las cámaras anterior y posterior están llenas de **humor acuoso**, mientras que la cámara vítrea contiene un espeso **humor vítreo**, que en ocasiones recibe la denominación de **corpo vítreo** debido a que, disecando el ojo, puede extraerse de éste, como una pelotita de apariencia viscosa.

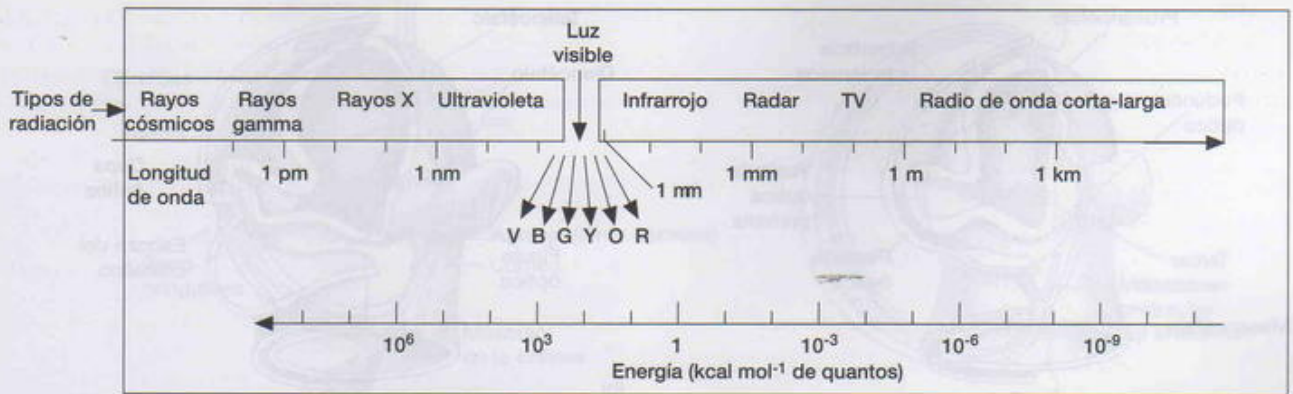
**Embriología** Embriológicamente, el ojo es una estructura compuesta, que se origina a partir del mesénquima circundante y de la placoda óptica, un engrosamiento de tejido neuroectodérmico que da lugar a la formación de la vesícula óptica. El desarrollo del ojo comienza con la aparición de un par de salientes, las **vesículas ópticas**, a partir de los laterales del futuro telencéfalo (Fig. 17.18a). A medida que las vesículas ópticas se van acercando al ectodermo que las recubre, éste se empieza a engrosar, para dar lugar al desarrollo de la placoda óptica, y se invagina, para formar el **esbozo del crystalino** (Fig. 17.18b). La placoda óptica se lobula para formar un entrante, la **copa óptica**. El mesénquima que rodea al ojo en formación se va condensando para formar las capas externas de éste (Fig. 17.18c,d).

A partir del ectodermo se forman los párpados, la **córnea** y el **crystalino**; a partir del mesénquima, la **coroides** y la **esclerótica**; y a partir de la copa óptica se desarrollan el iris y la retina. La vesícula óptica mantiene su conexión con el encéfalo a través del **pedúnculo óptico**, a partir del cual se origina inicialmente. Por el interior del pedúnculo óptico van los axones que salen desde las células ganglionares y se dirigen hasta las áreas ópticas del diencéfalo. Aunque este pedúnculo en realidad es una prolongación del encéfalo, y por tanto puede decirse que es un tracto, en la práctica suele recibir la denominación de «nervio» óptico y suele ser considerado como el segundo de los nervios craneales.

### Nervios craneales (p. 623)

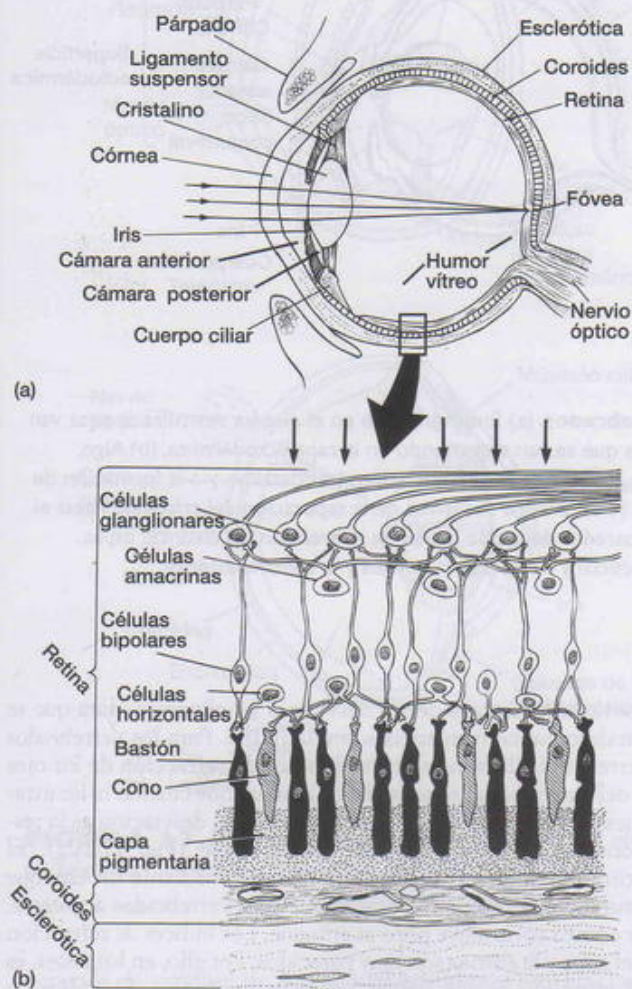
**Filogenia** Las lampreas tienen unos músculos de la **córnea**, de tipo estriado y de origen miotómico, que se insertan en la lente dérmica, una zona de piel transparente que recubre a la **córnea**. La contracción de estos músculos hace que la lente dérmica se tense y que la **córnea** se aplane. A su vez esto hace que el **crystalino** se acerque a la retina. Por lo tanto, la acomodación se





**FIGURA 17.16** Espectro de la radiación electromagnética. Entre los rayos cósmicos, cuya longitud de onda es muy corta, y la radio de onda larga, hay una estrecha banda de «luz visible», a la que son sensibles los ojos del hombre. La longitud de onda aumenta hacia la derecha. La cantidad de energía de las radiaciones electromagnéticas aumenta hacia la izquierda. Abreviaturas: Violeta (V), azul (B), verde (G), amarillo (Y), naranja (O), rojo (R).

Según Schmidt-Nielsen.



**FIGURA 17.17** Estructura del ojo de los primates superiores. (a) Sección sagital. (b) Detalle de las capas de la pared posterior del globo ocular. Unas neuronas conectan, de manera indirecta, los bastones y los conos fotosensibles con las células ganglionares cuyos axones forman el nervio óptico. Las flechas negras indican la dirección de los rayos luminosos.

consigue mediante una deformación del globo ocular desde fuera. Cuando los músculos de la córnea se relajan, la elasticidad de la córnea y el humor vítreo hacen que el cristalino recupere su posición original (Fig. 17.19a).

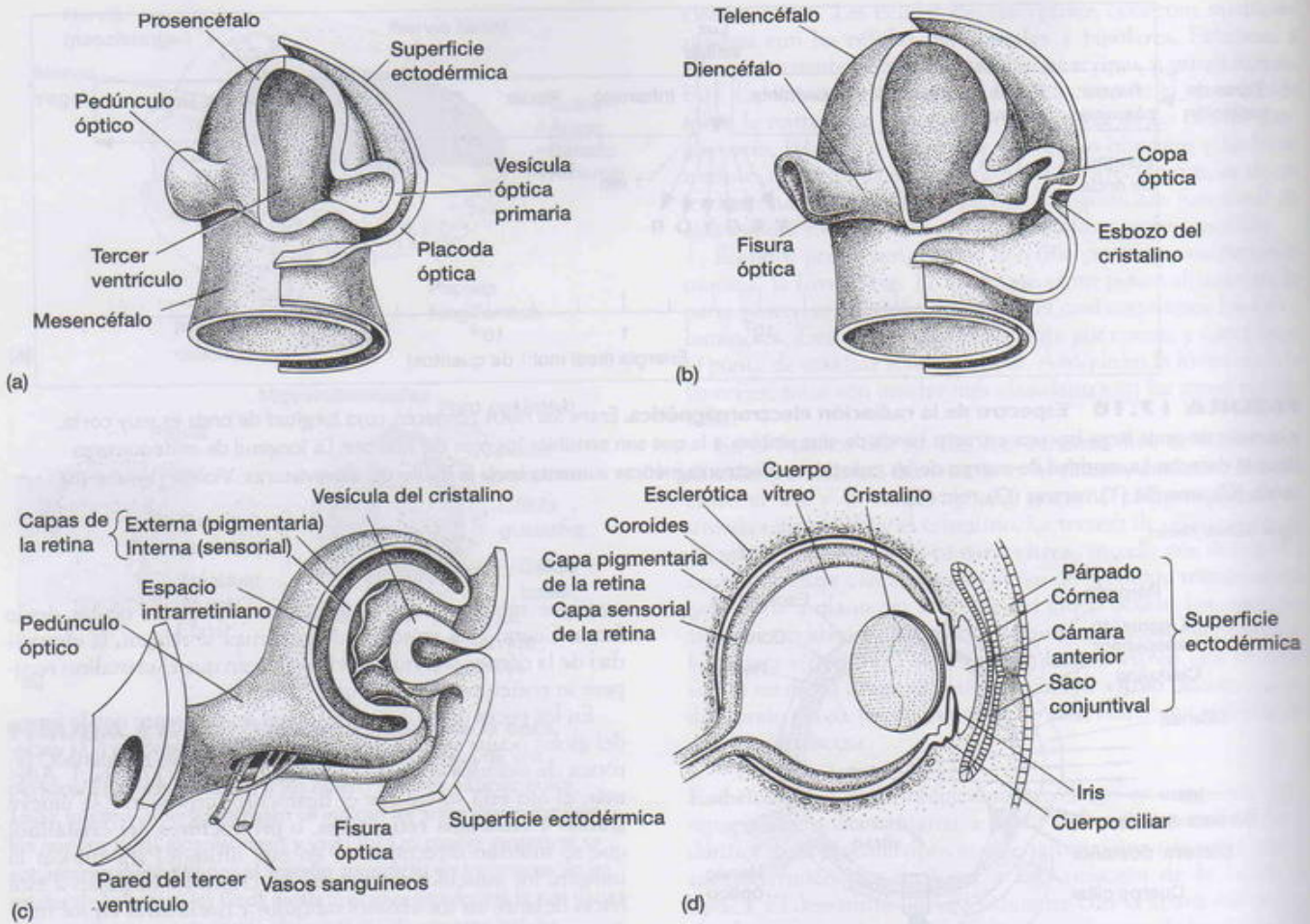
En los peces óseos y cartilaginosos, es frecuente que la forma del globo ocular se mantenga gracias a la presencia en la esclerótica de osículos o piezas cartilaginosas (Fig. 17.19b,c). Además, el ojo está sujeto por el ligamento suspensor, y se mueve gracias a **músculos retractores**, o **protractores del cristalino**, que se insertan directamente en este último. Para enfocar la imagen, los músculos retractores del cristalino empujan a éste hacia delante en los elasmobranchios y hacia atrás en los teleosteos.

En algunos casos, el ojo de los anfibios está reforzado por una copa o anillo cartilaginoso de la esclerótica. El cristalino es casi esférico y está sujeto por un ligamento suspensor circular (Fig. 17.19d). En los anfibios, el músculo retractor del cristalino se inserta en la base del ligamento suspensor y no directamente en el cristalino. Normalmente, el cristalino está enfocado sobre objetos lejanos, y para poder ver los que están más cerca los músculos retractores del cristalino lo empujan hacia delante.

En los amniotas, excepto en los ofidios, la capacidad de acomodación se consigue mediante cambios de forma del cristalino. Generalmente, esto implica la contracción del músculo ciliar, que puede presionar al cristalino y hacer que cambie de forma, o actuar a través del ligamento suspensor, haciendo que aumente el diámetro del cristalino y que se aplane. La relajación de este músculo permite que el cristalino recupere su forma original por elasticidad. Algunos reptiles y algunas aves, poseen osículos en la esclerótica, cosa que no ocurre en los mamíferos. Dichos osículos están especialmente bien desarrollados en las rapaces que vuelan a gran velocidad. Los reptiles poseen un **cono papilar** y las aves un **peine**, que sobresale en la cámara vítreo desde la pared posterior del ojo. Estas estructuras actúan en el suministro de nutrientes a los tejidos más profundos del ojo (Fig. 17.19e,f).

**Forma y función** La visión es diferente en el medio aéreo y en el acuático. El agua afecta a la luz de varias maneras. Lleva partículas disueltas y en suspensión que pueden impedir la transmisión de la luz. En el agua del mar, la visión suele estar limitada a unos 30 m, pero en las aguas dulces turbias de los





**FIGURA 17.18 Desarrollo embrionario del ojo de los vertebrados.** (a) Embrión joven en el que las vesículas ópticas van creciendo hacia fuera para ir a reunirse finalmente con las placodas ópticas que se van engrosando en la capa ectodérmica. (b) Algo después, la interacción entre la vesícula óptica y la placoda óptica conduce al inicio de la diferenciación del cristalino, y a la formación de una vesícula óptica secundaria, o copa óptica, formada por una doble capa. (c,d) Estados sucesivos de la separación del cristalino hacia el interior de la vesícula óptica. Se forman los párpados y la córnea, y en las paredes del globo ocular se diferencian las distintas capas. Cuando el cristalino ya se ha soltado, aparecen orificios en el epitelio superficial y se forman la córnea y la cámara anterior.

Según Tuchmann-Duplessis, Auroux, y Haegel.

ríos y lagos, el límite puede descender hasta llegar a ser de sólo 1 ó 2 m. Según aumenta la profundidad a que un animal está buceando, la cantidad de luz que penetra en el agua es cada vez menor y el agua va oscureciéndose. La intensidad de la luz disminuye selectivamente con la profundidad. La primera longitud de onda que se absorbe es la del ultravioleta, y luego lo hacen las correspondientes al infrarrojo, al rojo, al naranja, al amarillo, al verde y finalmente la del azul. Finalmente, la luz no penetra más allá de los 1100 m, incluso en las aguas más claras. No obstante, la mayoría de los peces que viven por debajo de los 1100 m de profundidad tienen unos ojos grandes y complejos, pero no detectan la luz solar, ya que ésta nunca llega hasta esas profundidades. En lugar de eso, estos ojos son muy sensibles a los destellos de bioluminiscencia que dichos peces producen.

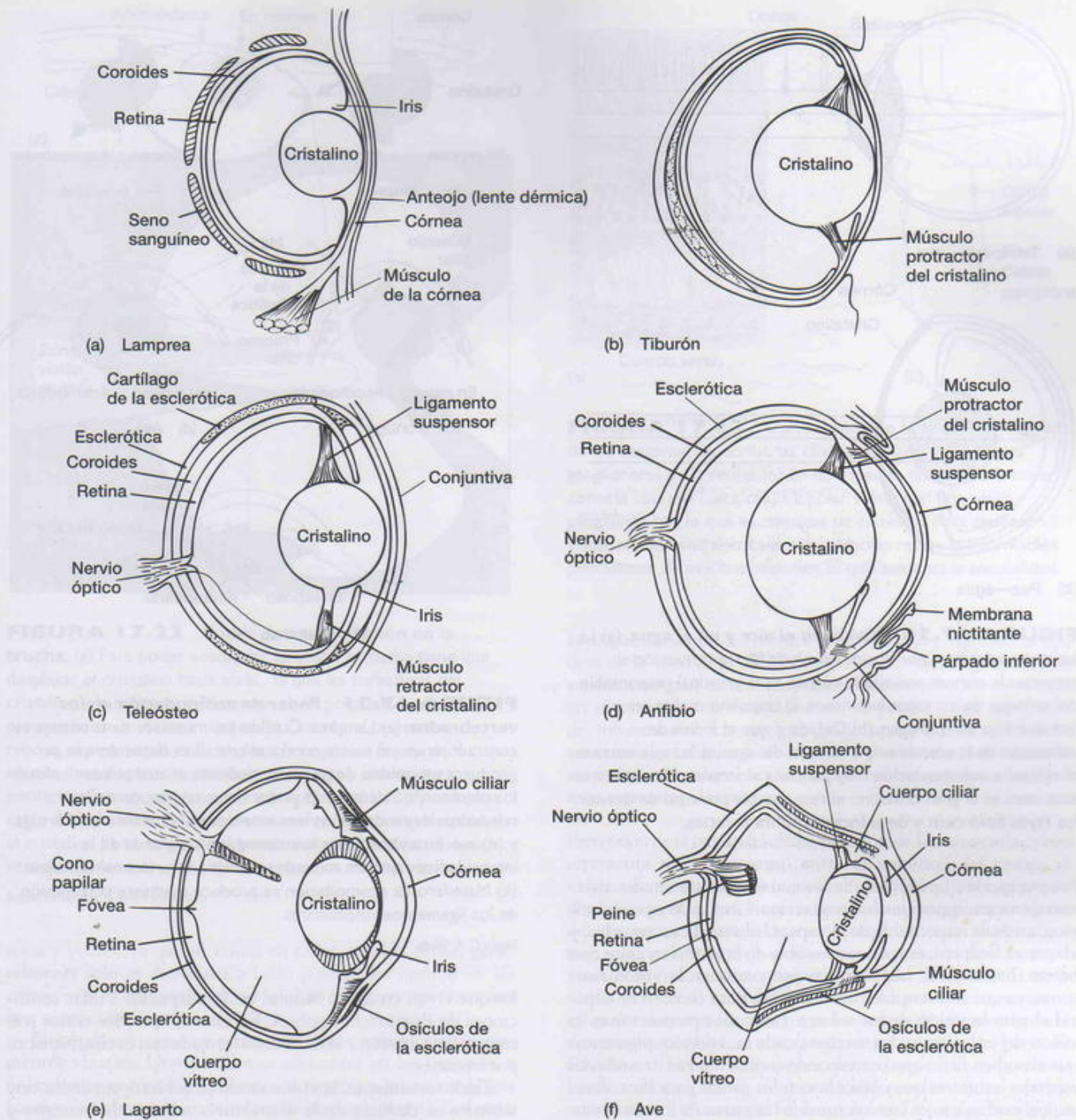
**Poder de acomodación** El agua y el aire también afectan de diferente modo al poder de acomodación. Para enfocar una imagen,

los rayos luminosos deben desviarse o «inclinarse», para que se produzca su convergencia sobre la retina. Para los vertebrados terrestres la diferencia entre el índice de refracción de los ojos y del aire es bastante acusada, de manera que cuando la luz atraviesa la córnea se desvía bruscamente. Esta desviación es la responsable de una gran parte del enfoque (Fig. 17.20a). El cristalino únicamente depura la imagen mediante un enfoque fino sobre la retina. No obstante, en los vertebrados acuáticos, la córnea contribuye poco al enfoque. Los índices de refracción del agua y la córnea son muy parecidos. Por ello, en los peces, es el cristalino el que desvía los rayos luminosos. El índice de refracción del cristalino es mucho mayor que el del agua debido a su estructura y grosor (Fig. 17.20b).

#### Óptica (p. 154)

En los vertebrados terrestres, con la excepción de los ofidios, el enfoque se consigue gracias a cambios de forma del cristalino (Fig. 17.21c-e). Por el contrario, en los peces, el enfoque





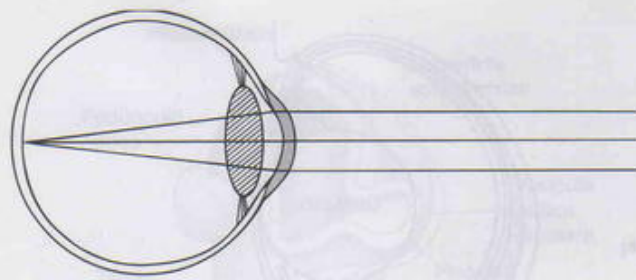
**FIGURA 17.19** Secciones transversales de los ojos de diversos vertebrados. (a) Lamprea. (b) Tiburón (*Squalus*). (c) Teleósteo. (d) Anfibio. (e) Lagarto. (f) Ave.

Según G. A. Walls.

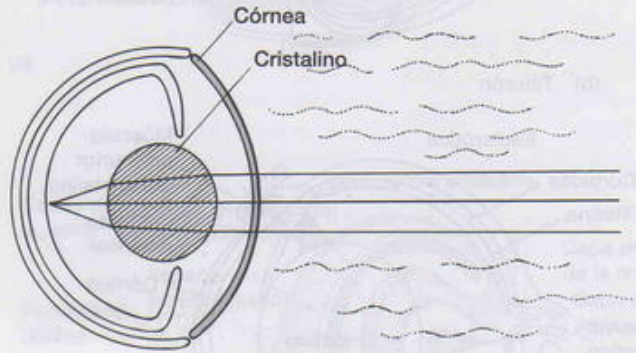
depende de cambios de *posición* del cristalino (Fig. 17.21a,b). No está claro si un ojo en estado de reposo enfoca los objetos cercanos o lejanos. Los diferentes grupos de peces utilizan distintos mecanismos de acomodación. En algunos peces, cuando se estimulan eléctricamente los músculos retractores del cristalino, su contracción hace que éste se desplace hacia atrás, en otros hacia abajo y en otros oblicuamente. En la trucha, el cristalino es esférico y la retina elíptica, de manera que no son con-

céntricas (Fig. 17.22a). Con esto pueden conseguir que, en estado de reposo, tanto los objetos cercanos situados más o menos en el centro del campo de visión, como los objetos lejanos situados en la periferia de éste estén enfocados. Durante la acomodación, el cristalino se desplace hacia atrás. Esto hace que el enfoque de los objetos periféricos no varíe mucho, pero se mejora el enfoque de los objetos lejanos situados en el centro del campo visual (Fig. 17.22b).





(a) Tetrápodo—aire

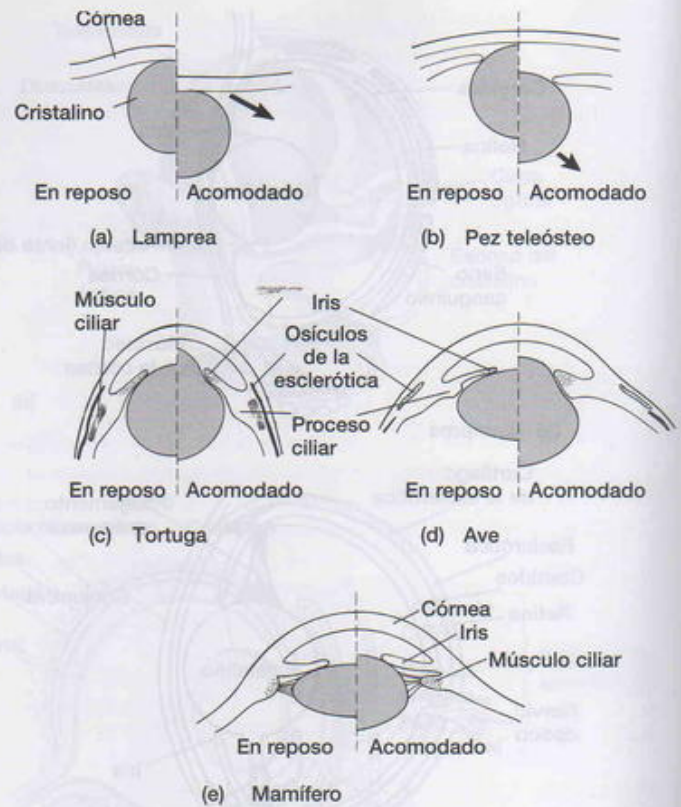


(b) Pez—agua

**FIGURA 17.20** Visión en el aire y en el agua. (a) La luz que se desplaza por el aire sufre una fuerte refracción al atravesar la córnea; por ello la córnea es la principal responsable del enfoque de los rayos luminosos. El cristalino realiza un enfoque fino de la imagen. (b) Debido a que el índice de refracción de la córnea es parecido al del agua, la luz que entra en el ojo sufre una desviación muy pequeña al atravesar la córnea; en este caso, es el gran cristalino el responsable principal de desviar los rayos luminosos y de enfocarlos sobre la retina.

**Fotorrecepción** La mayoría de los vertebrados tienen dos sistemas de visión superpuestos en su retina. Uno es de tipo escotópico, es decir responsable de la capacidad visual con poca luz, y el otro es fotópico, esto es, responsable de la visión en color con buena iluminación. Los bastones proporcionan la visión nocturna, ya que son sensibles a la luz débil, pero carecen de capacidad para la visión de los colores. Los conos proporcionan la visión del color y son de tres tipos, cada uno con los pigmentos que absorben la luz que corresponde a una longitud de onda del espectro luminoso que coincide con las gamas para los colores azules, verdes, y rojas (realmente con las gamas de los tonos violetas, azulado-verdosos y verdoso-amarillentos). Actualmente, y de una manera alternativa más lógica, se dice que se trata de conos sensibles a las gamas de onda corta (S, del inglés, *short*), media (M, del inglés, *medium*) y larga (L, del inglés, *long*), respectivamente. Los pigmentos de los bastones y los conos pertenecen a una clase de pigmentos visuales llamados opsinas, que son proteínas unidas con un derivado de la vitamina A, que es el que realmente absorbe la luz.

La proporción de bastones y conos varía considerablemente en los distintos animales. Los que están activos durante el día, como los tetrápodos diurnos y los peces diurnos de aguas poco profundas, poseen tanto bastones como conos. La mayor parte de los conos están concentrados cerca de la fovea y los bastones son más abundantes en la periferia. Los animales nocturnos, o



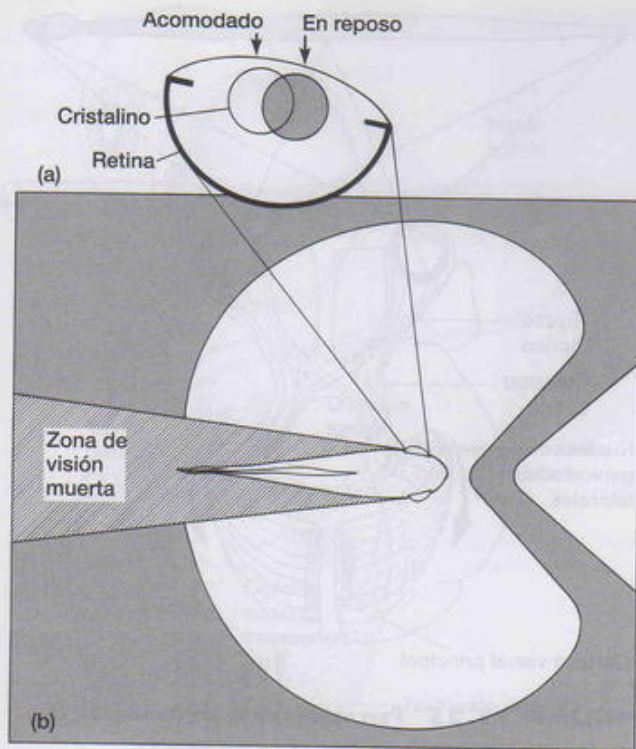
**FIGURA 17.21** Poder de acomodación en los vertebrados. (a) Lamprea. Cuando los músculos de la córnea se contraen, empujan a ésta contra el cristalino, haciendo que se produzca un cambio de posición mediante el cual pueden enfocar los objetos. (b) Teleosteo. El poder de acomodación de los teleosteos depende de los movimientos del cristalino. (c) Tortuga y (d) ave. En ambos casos la acomodación depende de la intensidad con que los músculos del iris comprimen al cristalino. (e) Mamífero. La acomodación se produce mediante la relajación de los ligamentos suspensorios.

Según G. A. Walls.

los que viven en aguas oscuras, están adaptados a unas condiciones de iluminación pobres. En estos grupos, los conos son escasos o no existen y la retina está formada casi exclusivamente por bastones.

Tradicionalmente, la visión escotópica y fotópica de los vertebrados se deducía de la abundancia relativa de bastones y conos en la retina. Todos los vertebrados tienen bastones en sus retinas y, por lo tanto, todos los vertebrados poseen un cierto grado de visión escotópica. Sin embargo, muchos vertebrados carecen de conos en sus retinas, lo que sugiere que carecen de visión en color. Más recientemente, se ha utilizado la distribución de las opsinas S, M, y L entre los diferentes grupos de vertebrados para deducir la existencia o el grado de visión fotópica. De acuerdo con la distribución de las opsinas, muchos, si no la mayoría, de los vertebrados poseen visión fotópica, aunque con una sensibilidad restringida a una gama de color. La visión en color bien desarrollada está presente en muchos peces y reptiles, y sobre todo en la mayoría de las aves. En los mamíferos, la visión de los colores está limitada. Por ejemplo, los perros, gatos y otros muchos mamíferos no pueden distinguir entre los tonos





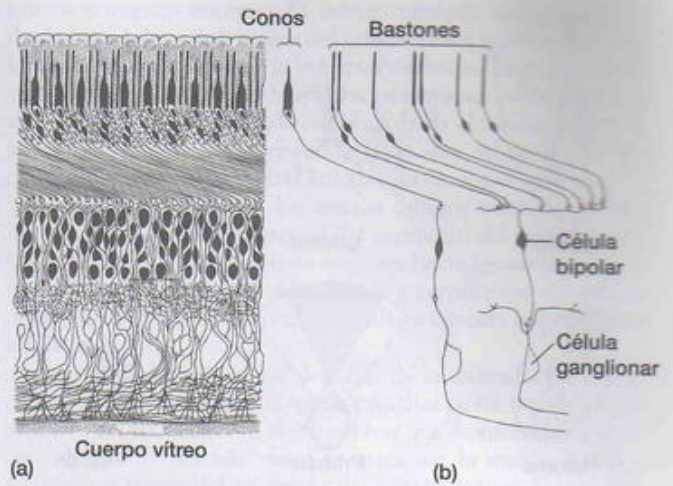
**FIGURA 17.22 Poder de acomodación en la trucha.** (a) Para poder acomodar su visión la trucha tiene que desplazar el cristalino hacia atrás. Ya que las curvaturas del cristalino y la retina son diferentes, se ha propuesto que proporcionan un doble enfoque. (b) Cuando el ojo está en reposo, el área sombreada, es decir la región en forma de V situada inmediatamente por delante del pez y las regiones periféricas lejanas, son las que están enfocadas; las zonas blancas están desenfocadas. Cuando los músculos retractores desplazan el cristalino hacia atrás, el pez puede enfocar los objetos lejanos situados frente a él y los situados próximos a ambos lados.

Según Pumphrey, Samiya y Tamura.

rojos y verdes, ya que su visión en color, cuando existe, generalmente sólo es dicromática (sólo poseen dos opsinas en los conos, para el azul y para el verde). Los primates superiores son una excepción.

El hombre y otros primates superiores poseen cuatro pigmentos visuales. Uno de ellos se encuentra en los bastones, y únicamente es sensible al blanco, al negro y a los tonos de gris (como si se tratase de un televisor de blanco y negro). Los otros tres se encuentran en los conos y producen un sistema tricromático completo, con percepción de los colores azul (S), verde (M) y rojo (L). Este sistema hace que los humanos tengamos una notable capacidad para percibir los colores, que se estima en aproximadamente 2 millones de colores. El porqué de la evolución de tal agudeza visual y tal capacidad para la percepción de los colores en los primates es una cuestión bastante debatida. Se ha sugerido que sirvió como un modo para conocer el estado de madurez de las frutas en las selvas densas (cambios de color) o para reconocer el grado de receptividad sexual de las hembras (inflamación de los órganos sexuales externos).

En las especies diurnas, cada cono contacta mediante sinapsis con una única célula ganglionar, cuyo axón se dirige hacia el sistema nervioso central. Esta transferencia directa de impulsos



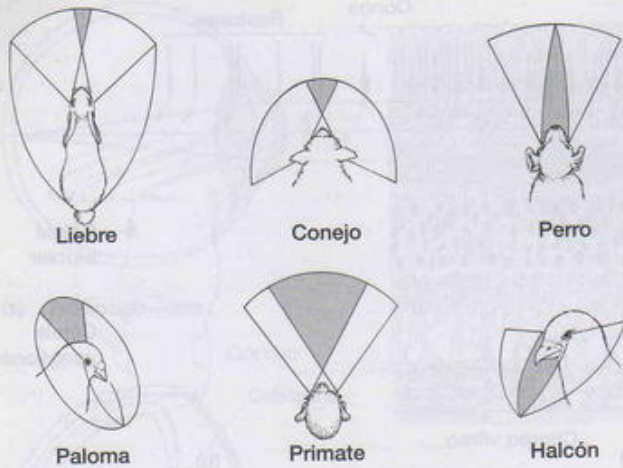
**FIGURA 17.23 Conexiones de la retina.** (a) Esquema de los bastones, los conos, las células bipolares y las células ganglionares de la retina. (b) En las especies diurnas, cada cono conecta con una única célula bipolar, y ésta con una célula ganglionar, con lo que se consigue un aumento de la agudeza visual; por el contrario, cada célula bipolar recibe la información procedente de muchos bastones, lo que aumenta la sensibilidad.

consigue aumentar la resolución de la retina y aumenta la agudeza de la vista (Fig. 17.23a,b). En las especies de hábitos nocturnos, una gran cantidad de células fotorreceptoras convergen en unas pocas interneuronas; así, se produce una agregación de información. La agudeza disminuye, pero la sensibilidad aumenta. Las células horizontales y posiblemente también las amacrinas difunden la información hacia los lados, ayudando así a aumentar el contraste.

**Percepción de la profundidad** La posición de los ojos en la cabeza representa un compromiso entre la amplitud del campo de visión y la percepción de la profundidad. Si los ojos están situados lateralmente, entonces cada uno de ellos explora una parte del entorno y el campo de visión total, en todo momento, es muy grande. Este tipo de visión sin superposición de los campos visuales se conoce como **visión monocular**. Ya que este tipo de visión permite al individuo ver una gran parte de su entorno y así poder detectar los peligros procedentes de la mayoría de las direcciones posibles, es muy frecuente en los animales presa. En sentido estricto, la visión monocular en la que los campos visuales de ambos ojos sean totalmente independientes, es relativamente rara. Únicamente se da en los ciclóstomos, en algunos tiburones, en los urodelos, en los pingüinos y en las ballenas.

Los campos visuales se superponen en los animales con **visión binocular** (Fig. 17.24). La vista del hombre se caracteriza por una gran superposición de los campos visuales. Los hombres tenemos el 140° de visión binocular y el 30° de visión monocular a cada lado. La visión binocular es bastante importante en la mayoría de las clases de vertebrados. Las aves tienen hasta el 70° de superposición, los reptiles hasta el 45° y algunos peces tienen hasta el 40°. En el área donde se superponen, los dos campos de visión se mezclan y forman una única imagen, originándose así la **visión estereoscópica**. La gran ventaja de este tipo de visión es que permite percibir la profundidad de los objetos. Si una persona con los dos ojos normales cierra uno de ellos, pierde una gran parte del «sentido de la profundidad».





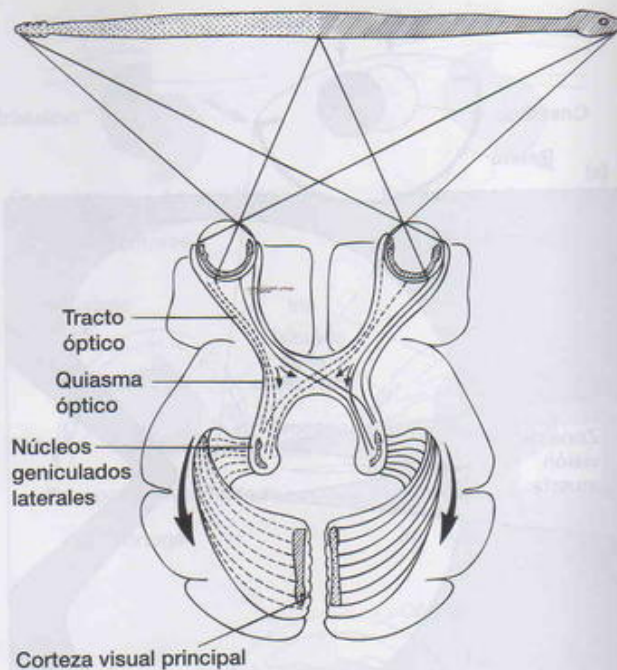
**FIGURA 17.24** Visión monocular y binocular en las aves y los mamíferos. El grado de superposición de los campos visuales (áreas sombreadas) es muy variable. Los grandes campos panorámicos son característicos de los animales que pueden ser atacados por otros.

La percepción de la profundidad depende de la forma en que se procesa la información visual. En la visión binocular, el campo visual de cada ojo se divide. La mitad de los impulsos van hasta el mismo lado del cerebro y la otra mitad se cruza por el **quiasma óptico**, hacia el lado opuesto del cerebro. El resultado es que se reúne en el mismo lado del cerebro la información recogida por ambos ojos. El cerebro compara la paralaje de las dos imágenes. La **paralaje** es la ligera diferencia de imagen que se tiene de un objeto distante desde dos puntos de vista diferentes. Si miramos una farola distante desde una posición y luego nos desplazamos ligeramente hacia un lado y la volvemos a mirar, podremos ver más o menos superficie de un lado u otro de dicho objeto. Su posición en relación con el fondo también será algo diferente. Esto es la paralaje. El sistema nervioso se aprovecha de la paralaje procedente de la posición de los dos ojos. Cada ojo recoge una imagen ligeramente diferente debido a la separación que hay entre ambos. Aunque la diferencia es muy pequeña, le es suficiente al sistema nervioso para juzgar la profundidad en función de la paralaje (Fig. 17.25).

La acomodación visual también interviene en la percepción de la profundidad. Incluso con un único ojo, el grado de acomodación necesario para enfocar correctamente un objeto puede utilizarse para juzgar las distancias.

**Integración de la información visual** En los vertebrados inferiores, el nervio óptico suele ir directamente al mesencéfalo. En los amniotas, los axones del tracto óptico van hacia una de las tres regiones siguientes: los **núcleos geniculados laterales** del tálamo, el tectum del mesencéfalo o el área pretectal del tectum del mesencéfalo.

La mayor parte de las fibras del tracto óptico van hacia los núcleos geniculados del tálamo. Desde éstos, la información se retransmite a través de fibras que se dirigen hacia la corteza cerebral (Fig. 17.26). Las células del tálamo y las células fotorreceptoras, así como algunas células de la corteza visual responden a la intensidad de la luz, pero otras células de la corteza están más especializadas. Algunas de ellas responden a las imágenes en forma de hendidura, de barras o de bordes. Otras responden sólo al movimiento o a los bordes visuales estáticos.

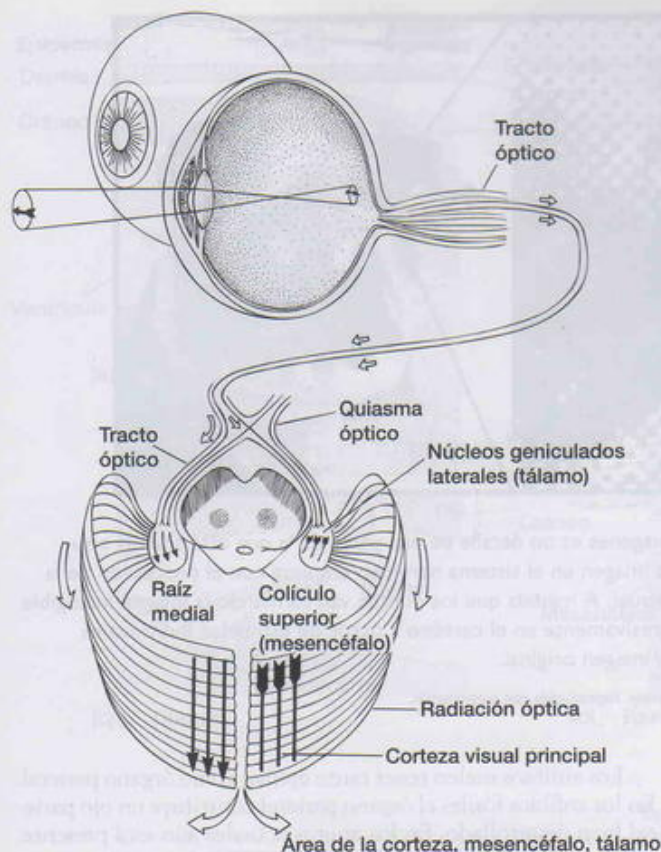


**FIGURA 17.25** Percepción de la profundidad. Los ojos recogen información sobre un objeto (serpiente) superponiendo distintos campos visuales, pero parte de dicha información se dirige hacia el mismo lado del cerebro al pasar por el quiasma óptico, mientras que otra parte de la información viaja hasta las áreas visuales del lado contrario del cerebro. Esto permite la llegada de información similar procedente de ambos ojos, cuya posición es ligeramente diferente, lo que posibilita su comparación. Hay que destacar la forma en que se organiza la información visual. La información que procede del campo visual izquierdo (cola de la serpiente) se recibe en el lateral derecho de los dos ojos, mientras que la procedente del campo visual derecho (cabeza de la serpiente) se recoge en el lado izquierdo de los ojos. Las fibras nerviosas que se originan en la región media de la retina se cruzan en el quiasma óptico, mientras que las que se originan en los laterales no se cruzan. Una vez reunida, la información procedente del campo visual izquierdo (cola) se procesa en la corteza visual del hemisferio cerebral derecho y la información sobre el campo visual derecho (cabeza) se procesa en el hemisferio izquierdo del cerebro.

Estas células especializadas aportan información sobre el tamaño, la forma o el movimiento de los objetos que se están viendo. En otras palabras, la retina responde sólo a la intensidad de la luz y la longitud de onda, pero en la corteza cerebral la imagen mejora su contorno, su orientación y se perciben los movimientos. Una imagen puede formarse a partir de una información a base de pequeños puntos. A medida que se van añadiendo los bordes, las sombras y las formas, la imagen va surgiendo progresivamente (Fig. 17.27a-c). Además se piensa que la información visual alcanza un nivel consciente en la corteza cerebral. Sólo cuando llega a la corteza cerebral se percibe conscientemente el mundo visual.

Antes de llegar al tálamo, algunas células ganglionares del tracto óptico envían ramas hacia el mesencéfalo hasta que llegan al tectum. Además de la información visual, las neuronas del colículo superior también reciben información sobre el sonido, la posición de la cabeza y de retroalimentación desde la





**FIGURA 17.26** Proyección de la información visual hacia la corteza cerebral en los primates. El objeto a enfocar es una flecha negra. Los impulsos procedentes de la retina se dirigen por los tractos ópticos hacia los núcleos geniculados laterales del tálamo. Ciertas fibras concretas se cruzan en el quiasma óptico de manera que cada núcleo geniculado lateral recibe la imagen (la flecha) desde la mitad contraria del campo visual. La imagen se ha representado en los núcleos geniculados como un grupo de neuronas estimuladas adyacentes y muy ordenadas. Desde los núcleos geniculados laterales los axones se dirigen, por la radiación óptica, hacia los hemisferios cerebrales, donde las partes de la imagen se representan ahora como grupos de imágenes superpuestas en la corteza cerebral. Esta sucesión de representaciones múltiples de una imagen, tanto en el tálamo (núcleos geniculados laterales), como en los hemisferios cerebrales (corteza visual), a pesar de que no se conoce totalmente, se piensa que contribuye al neuroanálisis de la visión binocular. Hay que hacer notar que las rutas visuales no finalizan en la corteza cerebral sino que continúan hacia el mesencéfalo e incluso retroceden hacia el tálamo. Una pequeña rama del tracto óptico, la raíz mediana, no llega a entrar en el tálamo, sino que se dirige hacia el colículo superior (tectum óptico). La raíz mediana conecta con las neuronas motoras que controlan el reflejo de orientación de la vista que implica movimientos del globo ocular, giros de la cabeza y rotaciones del tronco.

corteza visual. A su vez, el tectum produce impulsos motores hacia los músculos que giran los ojos, la cabeza e incluso el tronco hacia el lugar de procedencia de los estímulos visuales. Los hombres tenemos dos ojos y dos campos visuales. Mentalmente ambos producen un único campo de visión, en parte por los complejos movimientos sincrónicos de los ojos cuando

miramos nuestro entorno. El tectum también envía impulsos desde los **núcleos pulvinares** del tálamo hasta la corteza visual. La función de esta ruta de la información visual hacia la corteza cerebral aún es desconocida. Si la corteza visual sufre un daño o si se interrumpe la llegada de impulsos desde el tálamo, esta ruta alternativa desde el mesencéfalo hace que se conserve una cierta respuesta rudimentaria ante los estímulos visuales.

Unas pocas fibras de los tractos ópticos también envían impulsos hacia el área **pretectal** del tegmento del mesencéfalo. Un reflejo del tegmento, envía impulsos hacia los nervios motores que controlan los músculos del iris y permite que el tamaño de la pupila se ajuste de forma inmediata cuando se recibe una luz intensa.

Así, la percepción visual depende de la estimulación de las células fotorreceptoras de la retina y finaliza en las regiones integradoras del encéfalo. No obstante, hay que destacar que el proceso de la información visual se inicia en la misma retina y continúa a través del recorrido del nervio óptico. Se ha propuesto que en la retina se procesa hasta el 90% de la información visual antes de que los impulsos sean enviados hacia el tálamo.

**Complejo pineal** En la mayoría de los vertebrados la parte superior del diencefalo, es decir el **epitálamo**, origina un fotorreceptor impar mediano, el **órgano parietal**. Este órgano varía mucho de un grupo a otro y es frecuente que esté asociado a otras especializaciones del epitálamo. Para complicar aún más las cosas, el órgano parietal ha sufrido un cambio de función en el transcurso de la evolución. Entre los anamniotas participa en la fotorrecepción, pero en los amniotas suele actuar como un órgano endocrino.

#### Epifisis, glándula pineal (p. 603)

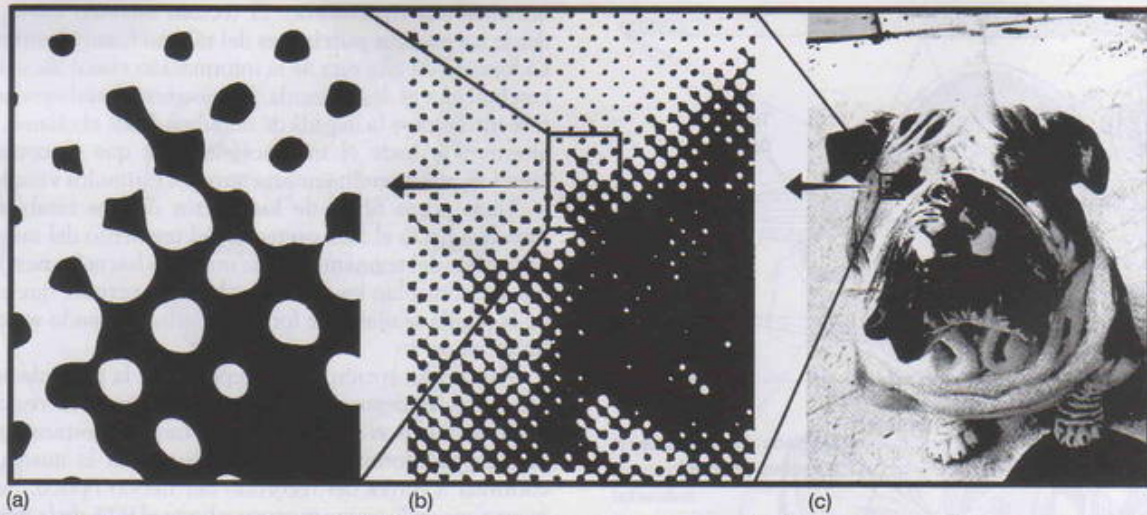
Por lo tanto no es extraña la confusión terminológica relacionada con el órgano parietal y los órganos adyacentes del epitálamo. Por ello comenzaremos aclarando dicha terminología.

**Estructura** Según las especies, por evaginación, el epitálamo puede evaginarse para dar origen a cuatro estructuras, cada una de las cuales es un órgano concreto (Fig. 17.28a). El más anterior de ellos es la **paráfisis**, a continuación se encuentran el **saco dorsal**, el **órgano parietal** y la **epifisis**. Cuando dos o más de estas estructuras se presentan juntas, se debe aplicar el término **complejo pineal**.

Las funciones de la paráfisis y el saco dorsal no son bien conocidas, pero su estructura sugiere que son órganos glandulares. La **epifisis** recibe en algunos casos el nombre de **órgano pineal** o **glándula pineal** debido a su función endocrina. Por su proximidad con la epifisis, el órgano parietal a veces recibe la denominación de **órgano parapineal**, o también **ojo parietal**, debido a que se trata de un órgano sensorial fotorreceptor. El ojo parietal puede estar dotado de una pequeña córnea, un cristalino y un área formada por células fotorreceptoras que conectan mediante sinapsis con las células ganglionares próximas que, a su vez, originan un nervio que va hasta el sistema nervioso central (Fig. 17.28b,c).

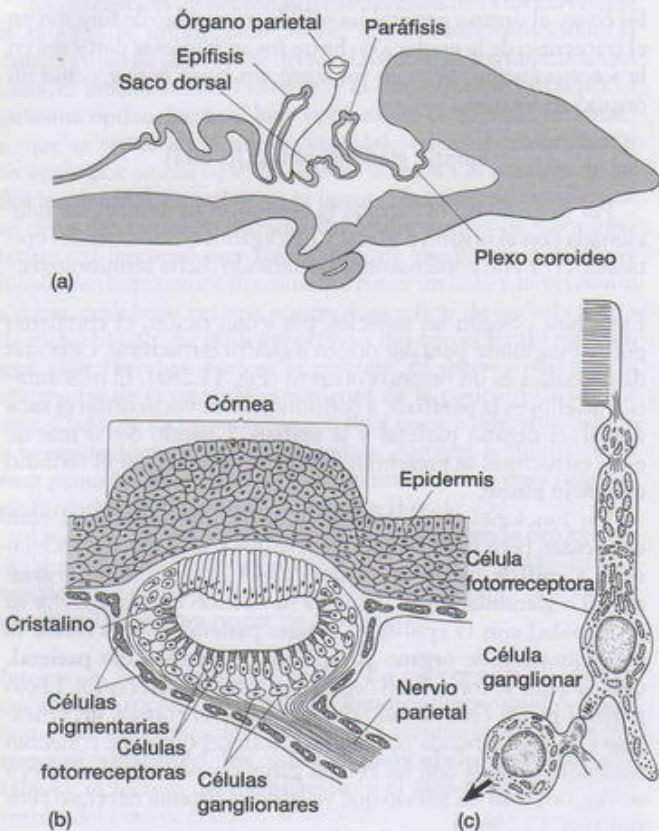
**Filogenia** La presencia de un foramen parietal dorsal en el cráneo de muchos ostracodermos es un testimonio de la existencia del órgano parietal. Las lampreas actuales poseen epifisis y órgano parietal. Ambos órganos presentan una cierta capacidad fotorreceptora (Fig. 17.29a). En los elasmobranquios y en los peces óseos la epifisis está bien desarrollada, pero el órgano parietal, cuando existe, es sólo un rudimento (Fig. 17.29b,c).





**FIGURA 17.27** Percepción visual. (a,b) Cada una de estas imágenes es un detalle de una parte de la que está situada a su derecha. (c) Imagen de la que proceden los detalles. La formación de una imagen en el sistema nervioso empieza con el procesado de la misma en la retina, se continúa en el tálamo y se sintetiza en la corteza visual. A medida que los puntos van formando la imagen inteligible del perro de la derecha, la información visual se ha ido procesando progresivamente en el cerebro a partir de estímulos individuales captados por células, también individuales, que en conjunto componen la imagen original.

Según Bloom, Lazerson, y Hofstadter, Brain, Mind, y Behavior, © 1985 by W. H. Freeman y Company. Reproducido con autorización.



**FIGURA 17.28** Complejo pineal. (a) Sección sagital del sistema nervioso central de un vertebrado generalizado. A partir del techo del diencéfalo pueden formarse hasta cuatro evaginaciones. (b) Ojo parietal generalizado. (c) Célula fotorreceptora del órgano parietal.

(b) Según Northcutt.

Los anfibios suelen tener tanto epífisis como órgano parietal. En los anfibios fósiles el órgano parietal constituye un ojo parietal bien desarrollado. En los anuros actuales aún está presente, pero los urodelos carecen de él (Fig. 17.29d,e).

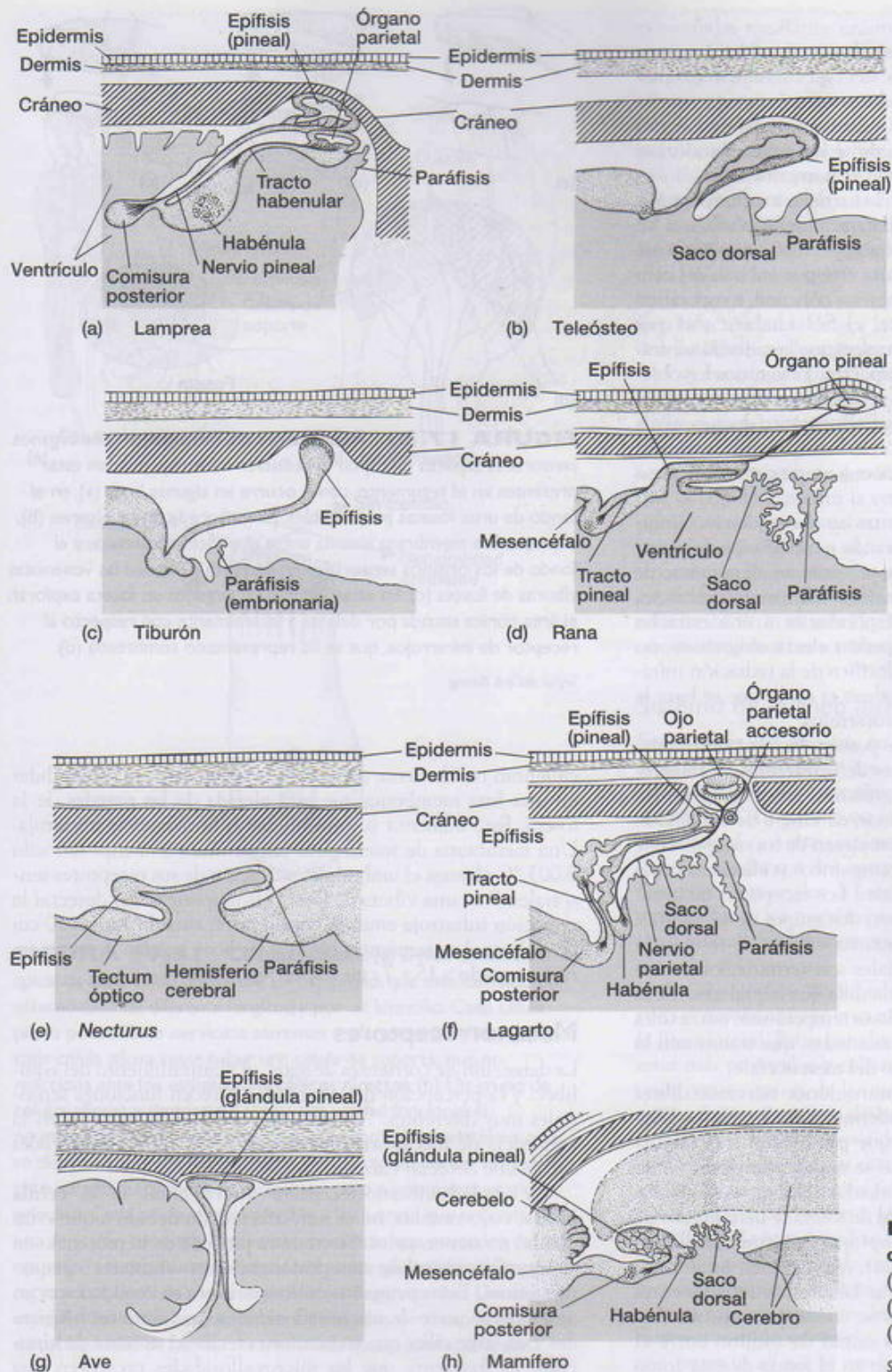
El órgano parietal también está presente en muchos reptiles. Los lagartos y *Sphenodon* tienen un ojo parietal bien desarrollado que en ocasiones forma lo que se conoce como tercer ojo. La epífisis también está bien desarrollada (Fig. 17.29f).

Las aves y los mamíferos carecen de órgano parietal. La epífisis está bien desarrollada en ambos, pero se trata de un órgano cuya única función es la endocrina y que, generalmente, se denomina glándula pineal (Fig. 17.29g,h).

Incluso en una misma clase de vertebrados, el complejo pineal puede variar considerablemente. Por ejemplo, la epífisis es pequeña en las estrigiformes (búhos y lechuzas), las pardelas, las zarigüeyas, las musarañas, las ballenas y los murciélagos, pero de gran tamaño en los pingüinos, los emús, los leones marinos y las focas. Los mixines, los cocodrilos, los armadillos, los manatíes, los perezosos y los osos hormigueros no tienen epífisis. El órgano parietal puede ser totalmente independiente de la epífisis, ambos a veces están asociados o, como ocurre en algunos peces y anuros, pueden estar fusionados.

**Forma y función** El primitivo complejo pineal era un órgano fotorreceptor. En la mayoría de los ciclóstomos, los peces, los anfibios y los reptiles se ha podido demostrar experimentalmente la naturaleza fotorreceptora del complejo pineal. Esto apoya la idea de que este complejo es una estructura bastante primitiva en los vertebrados, que se originó como un sistema sensorial accesorio dedicado a captar la fotorradiación. Las células fotorreceptoras del complejo pineal son alargadas, tienen aspecto columnar y poseen una prolongación apical especializada (Fig. 17.28c). Estas células conectan por su región basal y mediante sinapsis con las células ganglionares próximas. A partir de estas últimas, se origina el nervio pineal por el que los impulsos viajan hasta la **habénula** y hacia otras regiones del encéfalo.





**FIGURA 17.29** Filogenia del complejo pineal. (a) Lamprea. (b) Teleosteo. (c) Tiburón. (d) Rana. (e) *Necturus*. (f) Lagarto. (g) Ave. (h) Mamífero.

Según H. M. Smith.

En las aves y los mamíferos, el papel fotorreceptor se pierde y pasa a tener una función secretora endocrina. En algunas aves se han encontrado fibras del tracto pineal, lo que sugiere que aún se conserva un cierto papel fotorreceptor.

Pero en la mayoría de los casos, la epífisis de las aves es de naturaleza glandular y se cree que está relacionada con secre-

ciones de tipo endocrino. En los mamíferos no se conocen prolongaciones de fibras pineales que se dirijan hacia el encéfalo. La epífisis de los mamíferos únicamente tiene función endocrina y está formada por células secretoras denominadas pinealocitos, que pueden ser células fotorreceptoras modificadas.



## Receptores de infrarrojos

La radiación infrarroja es la que se encuentra inmediatamente a la derecha de la banda de luz visible del espectro electromagnético (Fig. 17.16). Algunos vertebrados poseen órganos sensoriales especiales capaces de captar la radiación infrarroja. Dichos órganos son especialmente útiles durante la noche, cuando, por lo general no hay suficiente luz para ver normalmente.

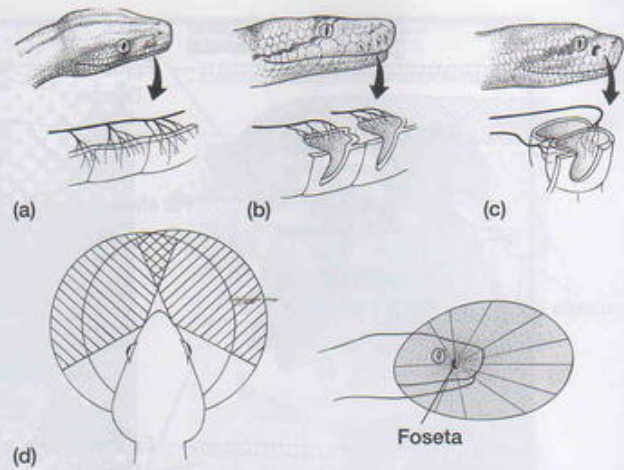
Para que podamos ver un objeto la luz debe incidir sobre él y reflejarse hacia nosotros. La fuente natural de luz visible es luz solar. No obstante, la radiación infrarroja emana directamente de cualquier objeto cuya temperatura esté por encima del cero absoluto, es decir, de cualquier objeto con una temperatura superior a  $-273\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Obviamente, el Sol también está por encima de dicha temperatura, de manera que la radiación infrarroja también está incluida en su espectro. Pero todos los objetos naturales también tienen una temperatura superior a este valor tan bajo, y emiten radiación infrarroja tanto durante el día como durante la noche. La radiación infrarroja puede ser detectada por algunas especies de serpientes y usarla para seguir a sus presas en la oscuridad.

Debido a que los objetos calientes emiten radiación infrarroja y a que también se van calentando a medida que la absorben, este tipo de radiación algunas veces se denomina, de manera incorrecta, «radiación calorífica». En sentido estricto, la radiación infrarroja es la correspondiente a una estrecha banda de longitud de onda del espectro electromagnético, no un calor. No obstante, el efecto calorífico de la radiación infrarroja sobre los cuerpos que la absorben es en lo que se basa la estimulación de los receptores de infrarrojos.

Diversos grupos de vertebrados poseen órganos sensoriales especiales que contienen **receptores de infrarrojos (termorreceptores)**. Estos receptores están presentes en el rostro de los murciélagos vampiro que se alimentan de sangre de ungulados. Aparentemente, estos murciélagos se sirven de los receptores de infrarrojos para detectar los vasos sanguíneos (calientes) situados bajo la gruesa piel de sus víctimas. Los receptores de infrarrojos mejor desarrollados los poseen dos grupos de serpientes: las boas primitivas y las muy avanzadas víboras de foseta. En ambos casos los receptores sensoriales son terminaciones nerviosas libres situadas en la piel. A medida que la piel absorbe la radiación infrarroja, va aumentando su temperatura; esto excita las terminaciones nerviosas libres asociadas, que transmiten la información hacia el tectum óptico del mesencéfalo.

En la boa constrictor, las terminaciones nerviosas libres se encuentran en las escamas epidérmicas de los labios (Fig. 17.30a). En las serpientes pitón, que pertenecen a la familia Boidae, las terminaciones nerviosas se encuentran en el fondo de unas pequeñas **fosetas labiales** situadas a lo largo de los labios (Fig. 17.30b). Las venenosas víboras de foseta se denominan así debido a que poseen un par de receptores de infrarrojos llamados **fosetas faciales** (fosetas loreales), que también están hundidas, pero no son como las fosetas labiales de las serpientes pitón. Las terminaciones nerviosas se encuentran en una **membrana de la foseta**, situada a mitad de camino entre el fondo y la entrada de la foseta, y no en el fondo de ésta como ocurre en las serpientes pitón (Fig. 17.30c,d).

Cuando las terminaciones nerviosas libres se encuentran en una escama epidérmica, como sucede en la boa constrictor, o asociadas a los tejidos del fondo de una foseta, como ocurre en las serpientes pitón, los tejidos circundantes pueden disipar parte del calor y, por lo tanto, hacer que la estimulación de las terminaciones nerviosas libres sea algo lenta. Por el contrario, en las víboras de foseta las terminaciones nerviosas libres se



**FIGURA 17.30** Receptores de infrarrojos. Los órganos sensoriales capaces de captar la radiación infrarroja pueden estar presentes en el tegumento, como ocurre en algunas boas (a), en el fondo de unas fosetas poco visibles, como sucede en las pitones (b), o en una fina membrana situada entre el orificio de entrada y el fondo de los órganos sensoriales en foseta que poseen las venenosas víboras de foseta (c). En estas últimas, los órganos en foseta exploran el área cónica situada por delante y lateralmente con respecto al receptor de infrarrojos, que se ha representado sombreada (d).

Según de Cock Buning.

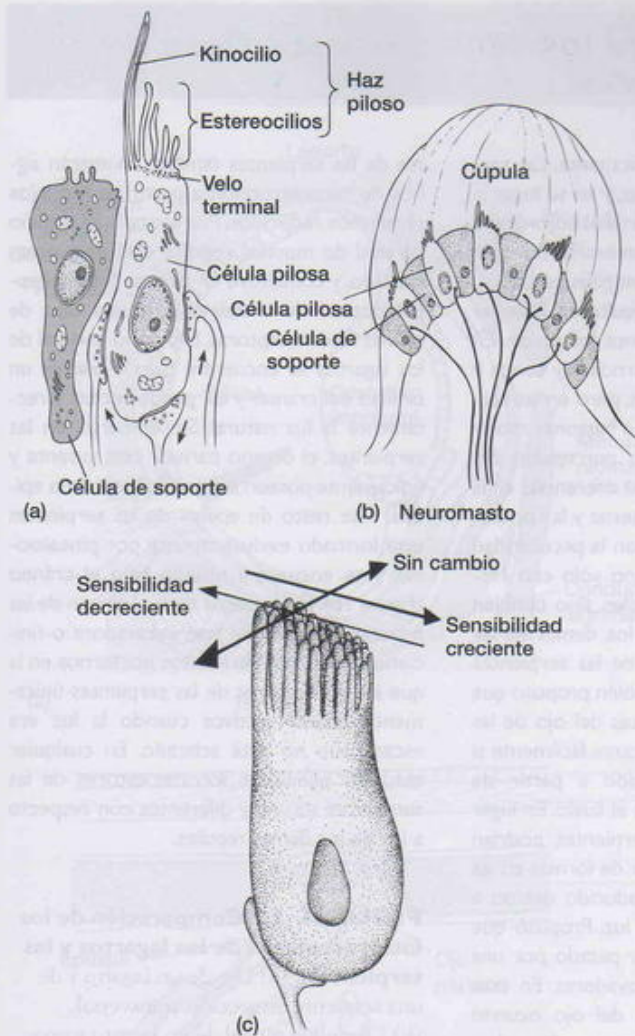
calientan rápidamente debido a que se encuentran suspendidas en una fina membrana que está alejada de las paredes de la foseta. Esto aumenta su sensibilidad a la radiación infrarroja. Una membrana de foseta cuya temperatura aumenta tan sólo  $0.003\text{ }^{\circ}\text{C}$  alcanza el umbral de excitación de sus receptores sensoriales. Para una víbora de foseta esto supone poder detectar la radiación infrarroja emitida por un ratón situado a unos 30 cm de su boca. Las serpientes pitón y las boas pueden detectar un ratón situado a 15 y 7 cm, respectivamente.

## Mecanorreceptores

La detección de corrientes de agua, el mantenimiento del equilibrio y la percepción de los sonidos parecen funciones sensoriales muy diferentes. No obstante, todas ellas se basan en la existencia de **mecanorreceptores**, es decir, células sensoriales capaces de detectar cambios mecánicos.

La unidad mecanorreceptora fundamental es la **célula pilosa**, cuyo nombre no es muy afortunado debido a que estas células no tienen pelos. Su nombre procede de la presencia en su superficie apical de unas prolongaciones «similares a pequeños pelos». Estas pequeñas prolongaciones en realidad son un apretado paquete de **microvellosidades** de diferentes longitudes y un largo **cilio**, que en ocasiones recibe el nombre de **kinocilio**. Es frecuente que las microvellosidades presenten una constricción basal y que descansen sobre una densa **red terminal** o **placa cuticular**. Cada microvellosidad posee un eje central de microfilamentos dotados de puentes moleculares que, en conjunto, forman una especie de varilla rígida central. Debido a que estas microvellosidades no son móviles, se deben denominar, más apropiadamente, **estereocilios**. Un penacho de estereocilios asociados a un kinocilio forman un **haz piloso** (Fig. 17.31a).





**FIGURA 17.31 Células pilosas.** (a) Desde el extremo apical de cada célula pilosa sale un haz piloso, que está formado por estereocilios de diferente longitud y por un kinocilio. Cada célula pilosa posee fibras nerviosas aferentes y eferentes asociadas. Junto a cada célula pilosa suele haber una célula de soporte, que no reacciona ante los estímulos mecánicos directos. (b) Un grupo de células pilosas y de soporte forma una unidad funcional, el neuromasto. La cúpula es una cápsula de naturaleza gelatinosa que se dispone sobre los haces pilosos. (c) Las células pilosas responden ante los estímulos mecánicos directos, pero su respuesta es muy selectiva. Cada célula es más sensible a las fuerzas que proceden de una dirección concreta. Las fuerzas mecánicas que proceden del lado opuesto reducen su sensibilidad. Las fuerzas que inciden en ángulo recto sobre la célula pilosa no producen ningún cambio. Debido a la especificidad de las respuestas, las células pilosas indican la dirección de procedencia de las fuerzas mecánicas que inciden sobre ella.

Las células pilosas son transductores que transforman los estímulos mecánicos en impulsos eléctricos. Cuando un haz piloso recibe un estímulo mecánico, se produce un cambio iónico en la célula pilosa. Las células pilosas son células epiteliales de origen ectodérmico. Carecen de axón, pero cada una de ellas está rodeada por fibras sensoriales de neuronas capaces de detectar los cambios iónicos de las células pilosas. Están

conectadas mediante uniones de tipo sinapsis o similares, de manera que los impulsos eléctricos se pueden transmitir desde las células pilosas a las neuronas circundantes y desde éstas hasta el sistema nervioso central. Hasta las células pilosas también llegan nervios eferentes desde el sistema nervioso central. Estos nervios eferentes pueden hacer que varíe la sensibilidad de las células pilosas o pueden hacer que únicamente sean sensibles ante estímulos mecánicos de una intensidad determinada.

Las células pilosas responden de manera selectiva a los estímulos mecánicos. Por ejemplo, los estímulos aplicados en una dirección pueden hacer que la célula pilosa se excite, mientras que los aplicados en dirección contraria pueden no hacerlo (Fig. 17.31c). Esta selectividad se debe a la asimetría del haz piloso relacionada con las diferentes longitudes de sus estereocilios.

Un **neuromasto** está formado por un pequeño grupo de células pilosas, unas células de soporte y unas fibras nerviosas sensoriales, que en conjunto forman el modelo más común de órgano mecanorreceptor. Los haces pilosos suelen estar embutidos en una cápsula gelatinosa denominada **cúpula** (Fig. 17.31b). Parece que la cúpula aumenta la estimulación mecánica de las células pilosas, aumentando así su sensibilidad. El neuromasto, o una modificación de él, es el componente fundamental de los tres tipos de sistema mecanorreceptor: el sistema de la línea lateral, capaz de detectar las corrientes de agua, el aparato vestibular, relacionado con el sentido del equilibrio, y el sistema auditivo, que es sensible a los sonidos.

### Sistema de la línea lateral

Este **sistema** está presente en la piel de la mayoría de los ciclóstomos, en otros peces y en los anfibios acuáticos, pero no se conoce en los vertebrados terrestres, incluidas las aves y los mamíferos acuáticos. Consiste en una larga serie de surcos, o **canales de la línea lateral**, que están concentrados en la cabeza, y que se extienden por los flancos del cuerpo y por la cola (Fig. 17.32a,b). Los receptores sensoriales del sistema de la línea lateral son neuromastos. Tanto los neuromastos como los nervios sensoriales de la línea lateral que los inervan, embriológicamente derivan de las placodas epidérmicas.

En la superficie de la piel puede haber neuromastos aislados, pero generalmente se encuentran en el fondo de los canales de la línea lateral. Estos canales pueden ser pequeñas hendiduras o estar más profundos y cubiertos por la piel, en la que aparecen unos poros a través de los cuales pueden pasar las corrientes de agua y fluir por encima de los neuromastos.

Los neuromastos responden directamente a las corrientes de agua. Las células pilosas están orientadas de manera que su eje más sensible se dispone en paralelo con respecto al eje mayor del canal. Aproximadamente, la mitad de ellas se orientan en una dirección y la otra mitad en dirección contraria. En ausencia de estímulo mecánico, cada neuromasto produce una serie continua de impulsos eléctricos. Cuando el agua fluye en una dirección provoca el aumento del ritmo de dichos impulsos. Cuando fluye en sentido contrario, el ritmo de los impulsos disminuye con respecto al que se produce en estado de reposo. Si el agua pasa en ángulo recto con respecto a los neuromastos, el ritmo de los impulsos eléctricos no se ve afectado. Todo esto proporciona al animal información sobre la dirección en que se mueve y sobre las perturbaciones que se producen en el agua. Incluso los peces cavernícolas ciegos pueden nadar alrededor de los obstáculos de su entorno, gracias a su sistema de la línea lateral.

Algunos peces usan sus canales de la línea lateral como si se tratase de un «tacto a distancia», es decir, les permite detectar la compresión del agua situada frente a ellos a medida que



Los lagartos son los parientes actuales más próximos a las serpientes, que pueden haber evolucionado a partir de los lagartos o bien ambos grupos proceden de unos antecesores comunes. En relación con el posible origen de las serpientes, resulta especialmente interesante el hecho de que si proceden de lagartos o de formas similares a ellos, podría haber existido una fase excavadora en la que los fotorreceptores habrían reducido su importancia. Tras esta fase excavadora, las serpientes modernas podrían haber sufrido una radiación en la que habrían vuelto a adaptarse a vivir sobre el suelo. Los fotorreceptores que se habían reducido durante la fase excavadora, se habrían vuelto a desarrollar para poder hacer frente a las necesidades adaptativas de las especies de hábitos diurnos. La idea de que las serpientes debieron pasar por un período excavador fue propuesta por Gordon Walls a principios de los años cuarenta. Se inspiró en un extenso estudio sobre los ojos de los vertebrados. Walls apreció que el ojo de las serpientes presenta muchas diferencias con respecto al ojo de los demás reptiles, incluido el de los lagartos (Figura 1a). Por ejemplo, la acomodación del ojo de los lagartos se consigue gracias a un cambio de forma del cristalino, mientras que en el de las serpientes se consigue mediante movimientos del cristalino hacia delante y hacia atrás. Normalmente los lagartos poseen tres párpados móviles: el superior, el

inferior y una membrana nictitante. Las serpientes carecen de párpados, y en su lugar la córnea está cubierta por un **anteojo** (lente dérmica), que es una membrana transparente fija derivada de los antiguos párpados. Algunos lagartos tienen osículos en la esclerótica, pero ninguna serpiente los posee. En la retina de los lagartos diurnos hay conos y bastones bien diferenciados, pero en las serpientes los «conos» parecen bastones modificados que sirven para la percepción del color. Walls también apreció diferencias en la circulación, la estructura interna y la composición química que confirman la peculiaridad del ojo de las serpientes, no sólo con respecto al de los demás reptiles, sino también con respecto al de todos los demás vertebrados. Para Walls el ojo de las serpientes era único y exclusivo, y también propuso que las características anatómicas del ojo de las serpientes no podían explicarse fácilmente si éstas hubiesen evolucionado a partir de lagartos que viviesen sobre el suelo. En lugar de eso, sugirió que las serpientes podrían haber evolucionado a partir de formas en las que los ojos se habrían reducido debido a unas condiciones de poca luz. Propuso que las serpientes debían haber pasado por una fase en la que fueron excavadoras. En este sentido, la reconstrucción del ojo ocurrió cuando las serpientes volvieron a vivir sobre el suelo, adquirieron hábitos diurnos y se diversificaron. Otros órganos fotorrecepto-

res de las serpientes también muestran signos de reconstrucción a partir de modelos reptilianos reducidos. Por ejemplo, el órgano parietal de muchos reptiles está muy desarrollado, y constituye un órgano fotorreceptor dotado de cristalino y de una capa de células fotorreceptoras. El órgano parietal de los lagartos se encuentra bajo la piel en un orificio del cráneo y allí puede recibir directamente la luz natural. Sin embargo, en las serpientes, el órgano parietal está ausente y únicamente poseen la porción basal de la epifisis. Este resto de epifisis de las serpientes está formado exclusivamente por pinealocitos y se encuentra situado bajo el cráneo (Figura 1b). El problema de si el origen de las especies incluyó una fase excavadora o únicamente una fase de hábitos nocturnos en la que los antecesores de las serpientes únicamente estaban activos cuando la luz era escasa, aún no está aclarado. En cualquier caso, los peculiares fotorreceptores de las serpientes son muy diferentes con respecto a los de los demás reptiles.

**FIGURA 1 Comparación de los fotorreceptores de los lagartos y las serpientes.** (a) Ojo de un lagarto y de una serpiente en sección transversal. (b) Complejo pineal de un lagarto y una serpiente.

(a) Según G. A. Walls.

se van acercando a un objeto inmóvil. En algunos peces que se alimentan en la superficie del agua, el sistema de la línea lateral detecta las vibraciones producidas por los insectos en la superficie del agua. Si se cortan los nervios de la línea lateral o si se tapan sus canales, el pez en cuestión pierde la capacidad de nadar o de realizar los comportamientos colectivos de los bancos.

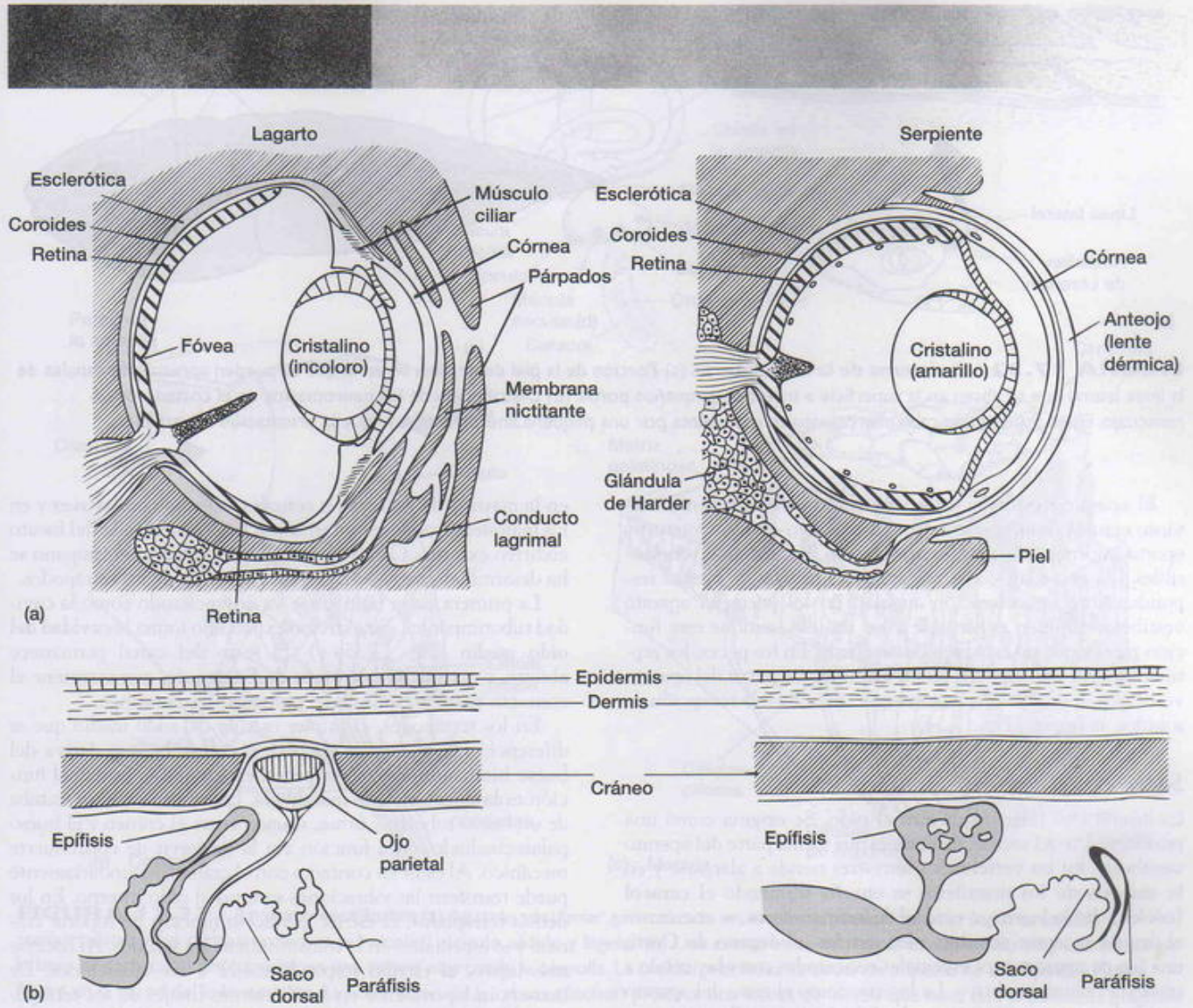
Hay alguna evidencia de que los canales de la línea lateral pueden detectar sonidos de baja frecuencia, al menos cuando proceden de objetos cercanos. Las dudas sobre este papel auditivo se deben, al menos en parte, a la semejanza entre los estímulos. Las oscilaciones rápidas del agua y las vibraciones de baja frecuencia procedentes de sonidos que se transmiten por el agua son mecánicamente similares. También resulta difícil aislar experimentalmente el sistema de la línea lateral del oído interno, que también es sensible a los sonidos. Parece bastante claro que la navegación es la principal función del sistema de la línea lateral. Posiblemente también esté relacionado con la

detección de las perturbaciones del agua producidas por las presas y, como ya se ha mencionado, con una capacidad auditiva secundaria.

### Aparato vestibular

El aparato vestibular (laberinto membranoso) es un órgano del equilibrio que procede filogenéticamente de una parte del sistema de la línea lateral. El aparato vestibular está lleno de **endolinfa** y rodeado de **perilinf**a. Ambos líquidos tienen una consistencia parecida a la de la linfa. Embriológicamente, el aparato vestibular procede de la **placoda ótica**, que se invagina desde la superficie y a partir de ella se van produciendo las células pilosas, las neuronas de los ganglios óticos y el aparato vestibular. En los elasmobranchios, el aparato vestibular se mantiene comunicado con el exterior por medio del conducto endolinfático. En los demás vertebrados es un sistema de canales cerrados llenos de líquido.





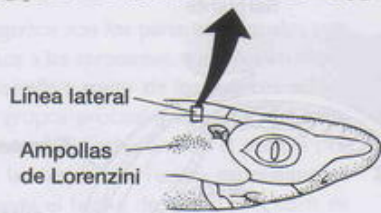
El aparato vestibular está formado por los canales semicirculares y por, al menos, otros dos compartimientos comunicados entre sí: el **sáculo** y el **utrículo** (Fig. 17.33a). Éstos están tapizados por el **epitelio vestibular** en el cual se originan los **neuromastos** que intervienen en el sentido del equilibrio y en el del oído. Los tres **canales semicirculares** están orientados aproximadamente en los tres planos del espacio. Los receptores sensoriales de los canales semicirculares se denominan **crestas** (Fig. 17.33b). Cada cresta es un neuromasto expandido formado por células pilosas y por una cúpula. Las crestas se encuentran en el interior de las **ampollas** expandidas que hay en la base de cada uno de los canales semicirculares.

Los canales semicirculares son sensibles a la rotación, técnicamente, a la aceleración angular que se produce cuando la cabeza gira. Cuando los canales experimentan una aceleración, por inercia la endolinfa queda retrasada con respecto al movimiento del correspondiente canal semicircular. El líquido

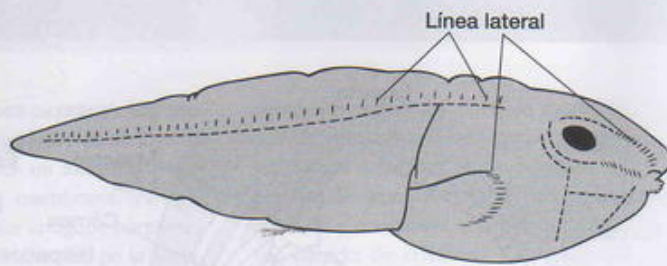
deforma la cúpula, con lo que las células pilosas se estimulan y cambian el ritmo de los impulsos eléctricos que envían hacia el sistema nervioso central.

Los receptores sensoriales que hay en el interior del sáculo y del utrículo se conocen con el nombre de **máculas** o receptores de **otolitos**. También se trata de neuromastos modificados con células pilosas y una cúpula gelatinosa, pero además están dotadas de unas pequeñas concreciones de carbonato cálcico conocidas como **otoconias**, que están embutidas en la superficie de la cúpula (Fig. 17.33c). Las máculas son sensibles a los cambios de orientación en función de la gravedad. Cuando se mueve la cabeza o cuando el cuerpo cambia de posición, las máculas se inclinan y cambian su orientación con respecto a la fuerza de la gravedad. Una aceleración en el cuerpo también hace que la mácula se estimule. Las otoconias son masas inerciales que aumentan los desplazamientos de los haces pilosos cuando se produce una aceleración lineal o cuando cambia la orientación de la cabeza.





(a)



(b)

**FIGURA 17.32 El sistema de la línea lateral.** (a) Porción de la piel de un tiburón en la que se pueden apreciar los canales de la línea lateral que se abren en la superficie a través de pequeños poros. (d) Distribución de los neuromastos en el costado de un renacuajo. El eje principal de cada neuromasto se representa por una pequeña línea. Obsérvese que la orientación es variable.

El aparato vestibular mantiene informado al sistema nervioso central de si se encuentra en reposo o en movimiento y aporta información sobre su orientación. Las máculas son sensibles a la gravedad y a la aceleración lineal, y las crestas responden ante la aceleración angular. En los peces, el aparato vestibular también es sensible a los sonidos, aunque esta función parece que no está bien desarrollada. En los peces, los reptiles, las aves y en especial en los mamíferos, a partir del aparato vestibular se origina una región especializada en la recepción de sonidos, la **lagena** (Fig. 17.34).

### Sistema auditivo

La lagena está relacionada con el oído. Se origina como una prolongación del sáculo, de manera que forma parte del aparato vestibular. En los vertebrados terrestres tiende a alargarse y en la mayoría de los mamíferos se enrolla formando el **caracol (cóclea)**. En la lagena, o caracol de los mamíferos, se encuentra el órgano receptor sensible a los sonidos, el **órgano de Corti**, una fila de neuromastos especiales conectados con el encéfalo a través del nervio auditivo. La lagena, como el resto del aparato vestibular se encuentra entre el tejido óseo o cartilaginoso que forma el cráneo. El «oído» está formado por hasta tres compartimientos consecutivos: el oído externo, el medio y el interno.

**Anatomía del oído** El oído externo falta en los peces y en los anfibios, pero está presente entre algunos lagartos y cocodrilos. Consiste en un canal corto y contorneado, el conducto o **meato auditivo externo**, que abre al exterior mediante un **orificio externo**. En las aves y en los mamíferos el meato auditivo externo se ha alargado. Lo que mucha gente denomina «oreja» debe llamarse, más correctamente, **pabellón auditivo**. Este pliegue cartilaginoso externo rodea al orificio auditivo externo y está presente en la mayoría de los mamíferos. La forma irregular del pabellón auditivo contribuye a diferenciar los sonidos procedentes de diferentes direcciones, y a canalizarlos hacia el meato auditivo externo. Igual que la presencia de dos ojos cuyos campos visuales se superponen permite una visión estereoscópica, la presencia de dos oídos hace que la percepción de los sonidos sea estereofónica.

El **oído medio** consta de tres partes: un tímpano (membrana timpánica), una cavidad o meato del oído medio y de uno a tres pequeños huesecillos u **osículos del oído medio**. El tímpano, o membrana auditiva, es una membrana externa fina y tensa, pero

en la mayoría de los reptiles actuales, así como en las aves y en los mamíferos, suele ser interno y se sitúa en el fondo del meato auditivo externo. Como se verá posteriormente, el tímpano se ha desarrollado varias veces en la evolución de los tetrápodos.

La primera bolsa faríngea se va ensanchando como la cavidad tubotimpánica. Su extremo expandido forma la **cavidad del oído medio** (Fig. 17.35a-e). El resto del canal permanece abierto, y constituye la **trompa de Eustaquio**, que mantiene el contacto entre la cavidad del oído medio y la faringe.

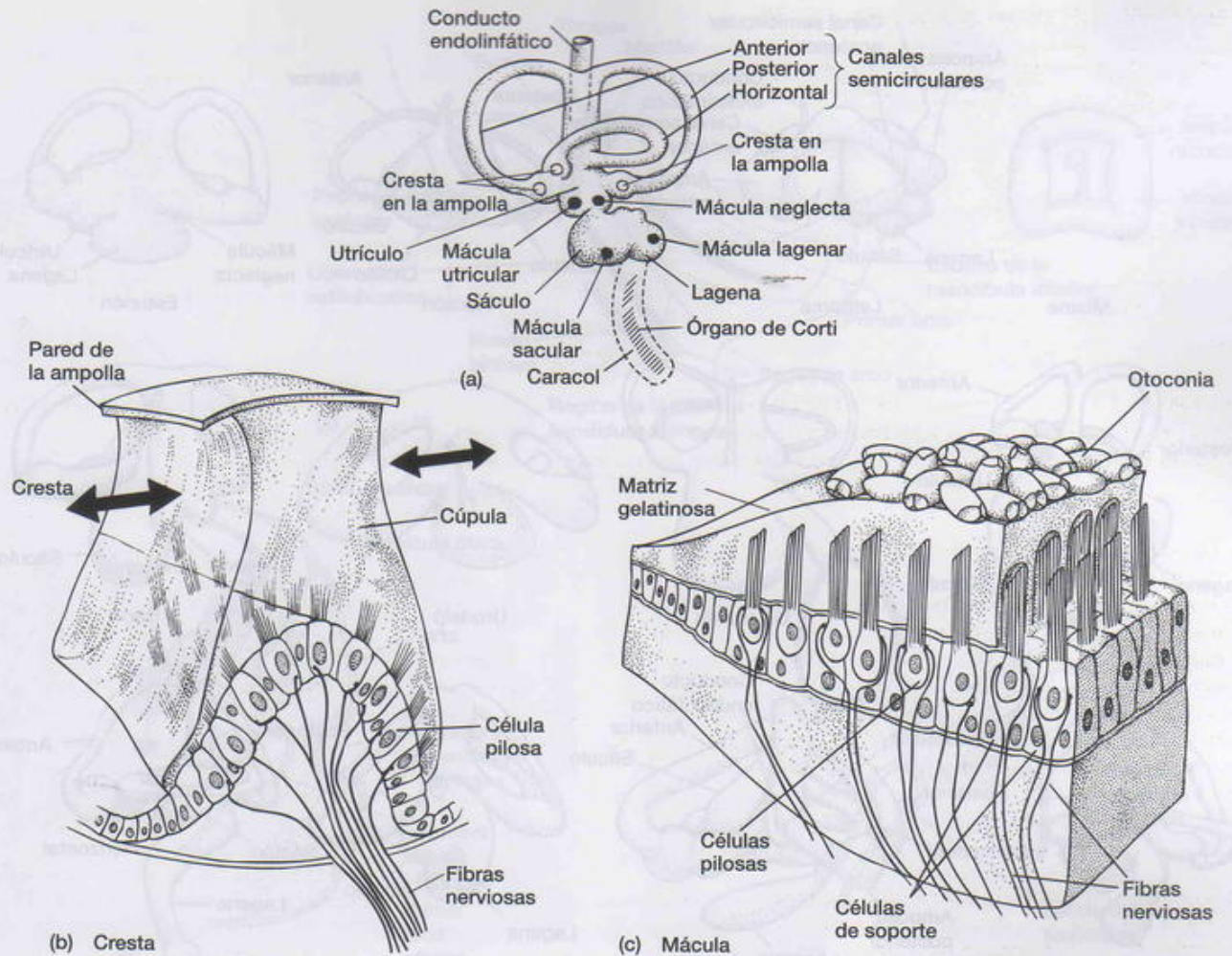
En los tetrápodos, el primer osículo del oído medio que se diferenció fue el **estribo (stapes)**, o columela, que deriva del hueso hiomandibular de los peces, en los que su principal función es la sujeción de la mandíbula. En un principio se trataba de un hueso robusto y firme, situado entre el cráneo y el hueso palatoc cuadrado, cuya función era la de servir de contrafuerte mecánico. Al estar en contacto con el cráneo, secundariamente puede transferir las vibraciones sonoras al oído interno. En los demás tetrápodos, el estribo perdió su función de soporte craneal y se especializó en la transmisión de los sonidos. Al hacerse más ligero, el estribo responde mejor a las vibraciones. De manera independiente en los diferentes linajes de los tetrápodos, el estribo se asoció al tímpano y quedó encerrado en el interior de una cámara propia en el oído medio, donde mejoró la transferencia de los sonidos desde el tímpano al oído interno. En algunos anfibios, así como en los reptiles y en las aves, el estribo termina en una prolongación cartilaginosa, la **extracolumela**. Esta estructura cartilaginosa deriva del arco hioideo y está en contacto con la cara interna del tímpano.

Los mamíferos poseen tres osículos del oído medio. El **estribo** está muy reducido y aligerado con respecto al de los primeros amniotas. El **yunque (incus)** y el **martillo (malleus)** derivan, respectivamente, de los huesos **articular** y **cuadrado**. Martillo, yunque y estribo forman una cadena articulada que recorre la cavidad del oído medio desde el tímpano hasta el oído interno (Fig. 17.36c).

### Evolución de los huesos del oído medio (p. 270)

El **oído interno** está formado por el aparato vestibular y los espacios perilinfáticos circundantes. Como ya se ha indicado, en las aves y los mamíferos, la parte auditiva del aparato vestibular es la lagena, que en los mamíferos se enrolla para formar el caracol o cóclea (Fig. 17.36b,d). El órgano de Corti se encuentra a lo largo de un canal central suspendido en la lagena. A





**FIGURA 17.33 Aparato vestibular.** (a) Aparato vestibular generalizado en el que se pueden apreciar los tres canales semicirculares y los compartimientos principales: utrículo, sáculo y lagena. (b) Una cresta es un neuomasto expandido. Hay una cresta en la base de cada canal semicircular, en una región engrosada, la ampolla. La cúpula gelatinosa se extiende a través de la ampolla y llega a fijarse en la pared del lado opuesto. La aceleración de la cabeza (flechas) produce una fuerza de inercia que hace que la endolinfa presione contra la cúpula, que dobla y deforma las células pilosas que hay en su interior. (c) Las máculas de una placa de neuomastos contienen otoconias. Estas máculas se encuentran en los tres compartimientos del aparato vestibular. Sus nombres proceden de los de dichos compartimientos. En algunas especies hay una cuarta mácula, la mácula neglecta.

(b,c) Según Parker.

ambos lados hay dos canales perilinfáticos paralelos. Por tanto, el caracol está formado por tres canales llenos de líquido. Los canales perilinfáticos son el **canal vestibular** (scala vestibuli) y el **canal timpánico** (scala tympani) y el canal situado entre ambos generalmente se conoce con el nombre de **canal coclear** (scala media). La **membrana basilar** separa el canal timpánico del canal coclear y el órgano de Corti vibra junto con la membrana basilar como respuesta a las ondas sonoras. En muchos vertebrados los haces pilosos del órgano de Corti están embutidos en una placa consistente, la membrana tectoria. La membrana de Reissner se encuentra entre los canales vestibular y coclear (Fig. 17.36a,b).

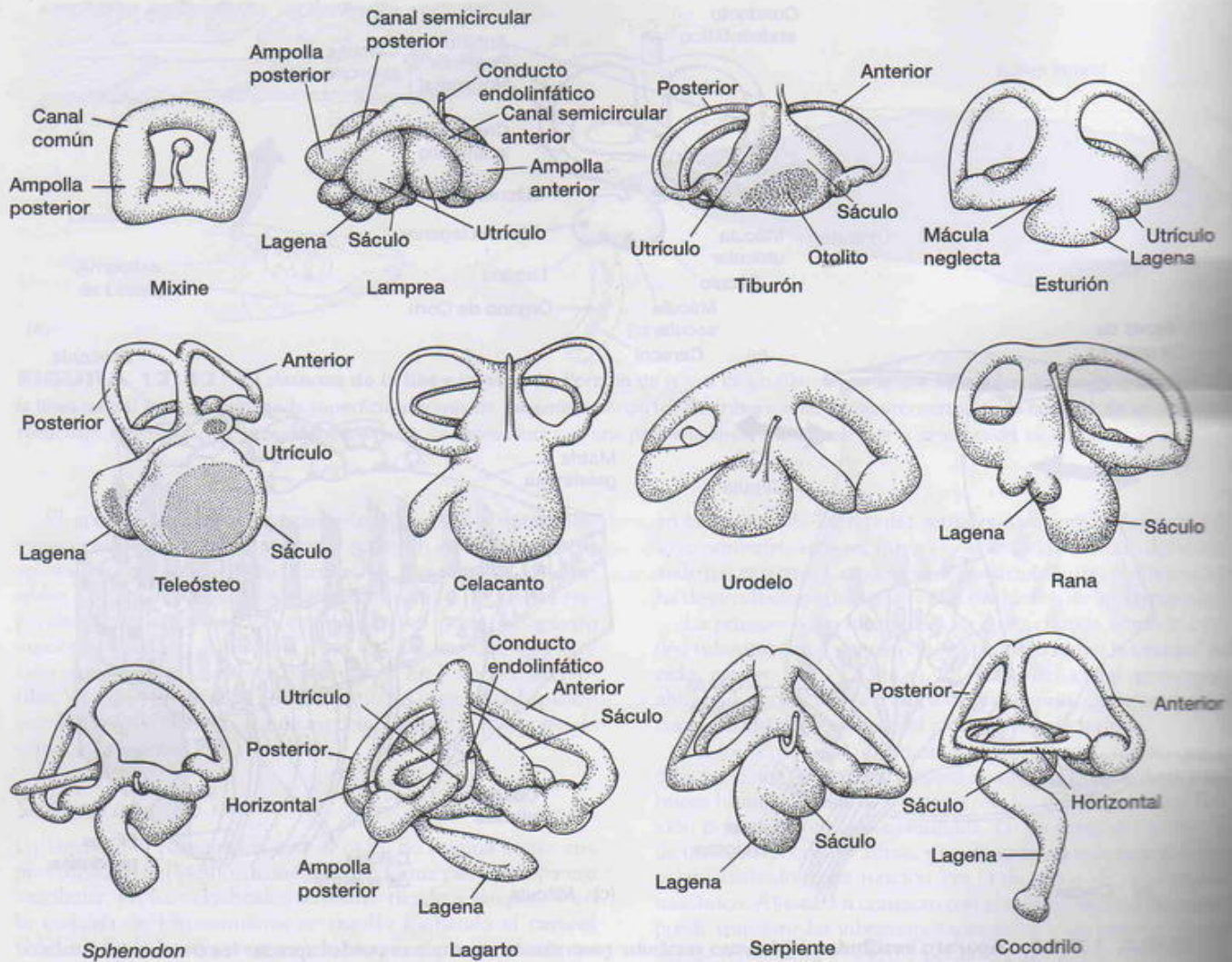
Los sonidos entran en el oído interno por la **ventana oval** (fenestra ovalis o fenestra vestibuli) (Fig. 17.36c). Uno de los extremos del estribo (o de la columela) está expandido y forma una placa basal que tapa la ventana oval, de manera que las ondas sonoras pasan desde este osículo a las cámaras

llenas de líquido del oído interno. La **ventana redonda** (fenestra rotunda) se encuentra en el extremo final de los canales perilinfáticos y está tapada por una membrana flexible (Fig. 17.36a,b). El aparato auditivo, en el que se encuentran las células pilosas receptoras, se encuentra «flotando» en el líquido que hay entre las ventanas oval y redonda. En todos los vertebrados las ondas sonoras hacen que este líquido vibre, lo que estimula mecánicamente los receptores auditivos.

### Funciones del oído

**Peces** El oído interno de los peces es muy parecido al de los tetrápodos. Posee tres canales semicirculares (excepto en los ciclóstomos, en los que únicamente hay dos), y tres regiones con otolitos: el sáculo, el utrículo y la lagena. Además, unos pocos peces y algunos tetrápodos poseen una **mácula neglecta**, un área sensorial complementaria situada cerca del utrículo.





**FIGURA 17.34** Aparato vestibular de diversos vertebrados.

En el oído de los peces suelen intervenir tanto el sáculo como la lagena, aunque en algunos casos uno de ellos predomina sobre el otro. Las máculas del sáculo y la lagena son los receptores de los sonidos. Cuando las células pilosas de las máculas se mueven como consecuencia de la llegada de alguna vibración sonora, se desplazan en contra de la resistencia que ofrecen los otolitos. Las diferencias de tamaño y forma de la otoconias hacen que la forma en que se produce la estimulación de las células pilosas también sea algo diferente, lo que permite que se puedan detectar distintas frecuencias sonoras. Además, las células pilosas del sáculo y las de la lagena se disponen a lo largo de sendos ejes, perpendiculares entre sí (Fig. 17.37). Por lo tanto, el movimiento en una dirección estimula mucho a unas células pilosas pero poco a las otras. Aparentemente, los estímulos procedentes de diferentes direcciones son utilizados por el sistema nervioso central para detectar con precisión la fuente emisora de los mismos.

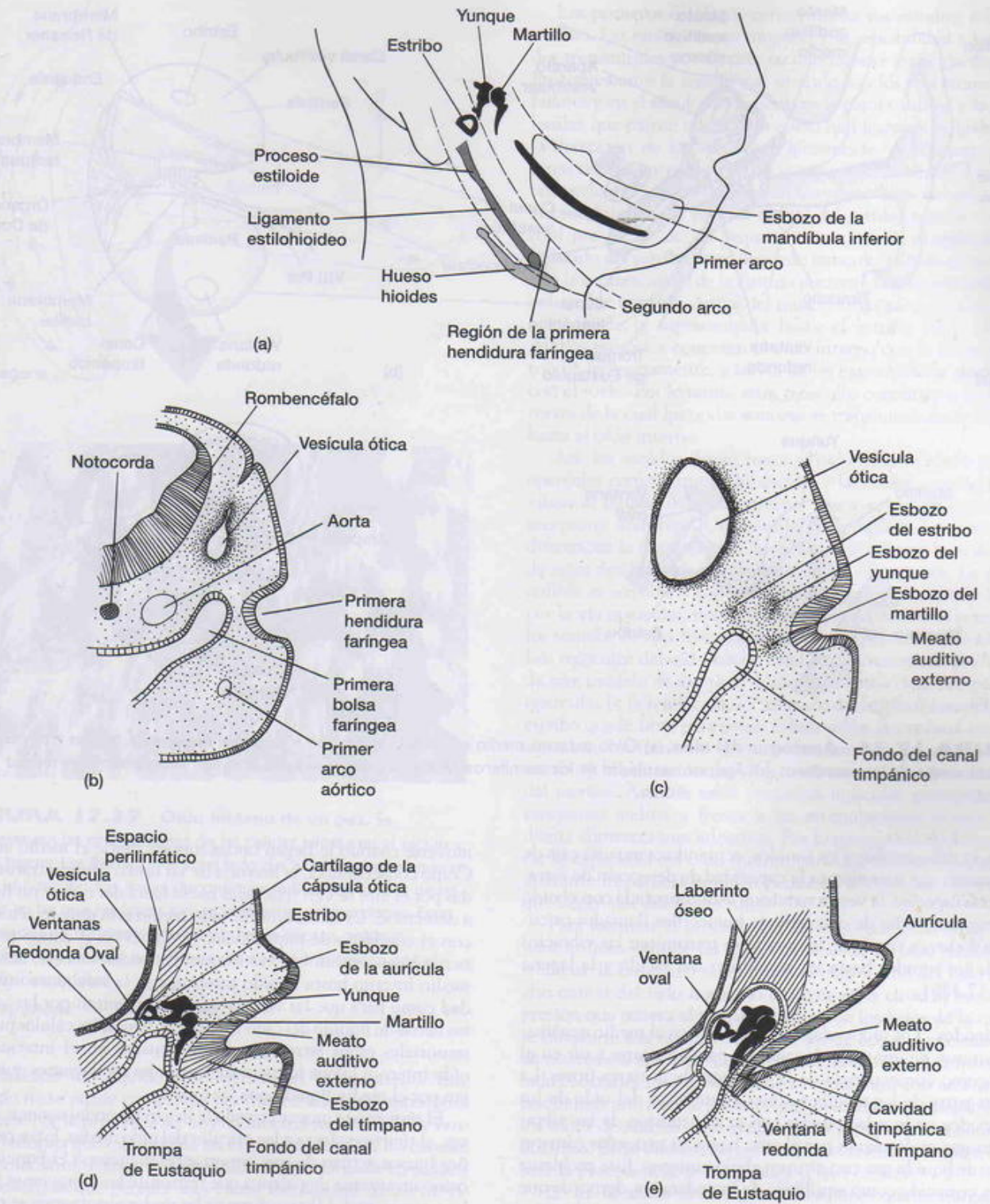
Generalmente, las otoconias de los peces son pequeños granos calcáreos que ellos mismos secretan, pero en algunos elasmobranchios que viven en el fondo, en el conducto endo-

linfático pueden entrar algunos granos de arena y quedar situados sobre las máculas. Como ya se ha indicado, las máculas de los peces son sensores de la gravedad y del movimiento, así como de los sonidos.

Los sonidos pueden llegar y estimular al oído interno por varios caminos diferentes. Los tejidos de los peces y el ambiente en que viven están compuestos fundamentalmente por agua, de manera que los sonidos pueden pasar directamente desde el agua, atravesando los tejidos corporales, hasta el oído interno y allí producir la estimulación de las células pilosas. Las densas otoconias vibran con una frecuencia diferente a como lo hacen las células pilosas asociadas, lo que hace que las células pilosas vibren y estas células resulten estimuladas.

Los sonidos pueden llegar al oído interno de los peces por otras vías. En algunas especies, unas prolongaciones de la vejiga natatoria están en contacto directo con el oído interno, y las vibraciones captadas por la vejiga natatoria se transmiten directamente hasta el aparato auditivo (Fig. 17.38a). Además, ya que la vejiga natatoria de los peces está llena de aire, posee una densidad menor que los tejidos corporales del pez y, por lo

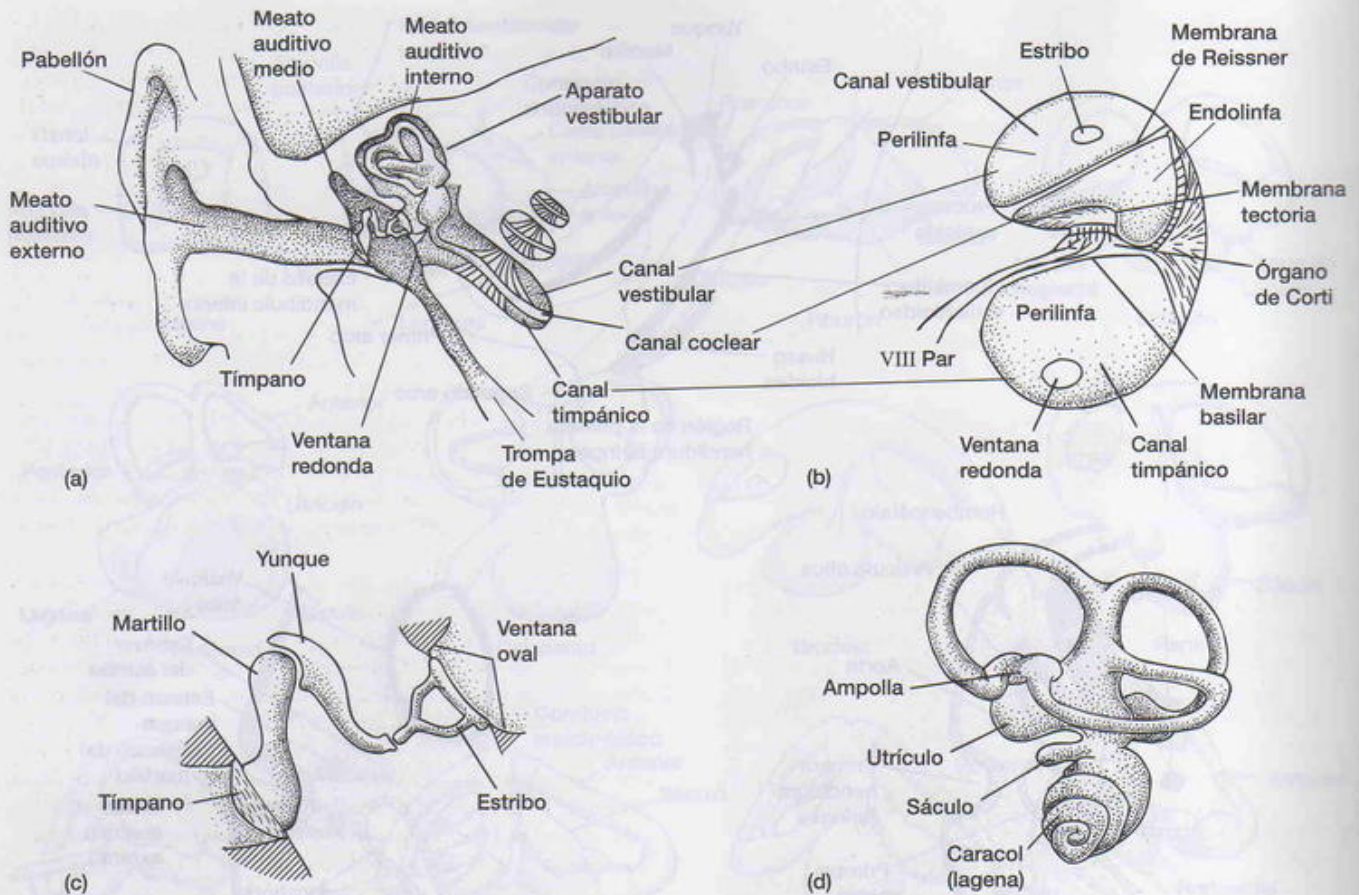




**FIGURA 17.35 Desarrollo embrionario del oído medio.** (a) Situación de los oscículos del oído medio en relación con las estructuras derivadas del esplancocráneo. (b) La superficie ectodérmica se va engrosando, hasta que forma una placa ótica que se hunde bajo la piel y da origen a la vesícula ótica, que se desplaza hacia la primera hendidura faríngea y hacia la primera bolsa faríngea. (c) El mesénquima (representado mediante puntos apretados) empieza a condensarse y a diferenciarse, dando origen a los oscículos del oído: el yunque, el martillo y el estribo (d,e).

Según H. Tuchmann-Duplessis, et al, *Illustrated Human Embryology*, Vol. III, Nervous System and Endocrine Glands. © 1974 Springer-Verlag, New York, NY. Reproducido con autorización.





**FIGURA 17.36 Anatomía del oído.** (a) Oído externo, medio e interno. (b) Sección transversal del caracol. (c) Los tres oscículos del oído medio de los mamíferos. (d) Aparato vestibular de los mamíferos. Véase que la lagena se ha alargado y enrollado para formar el caracol.

tanto, es más sensible a los sonidos, actuando como una caja de resonancia que incrementa la capacidad de detección de éstos. En otras especies, la vejiga natatoria está conectada con el oído interno por medio de una serie de huesecillos llamados oscículos de Weber, a través de los cuales se transmiten las vibraciones de los sonidos hasta los receptores del sáculo y la lagena (Fig. 17.38b).

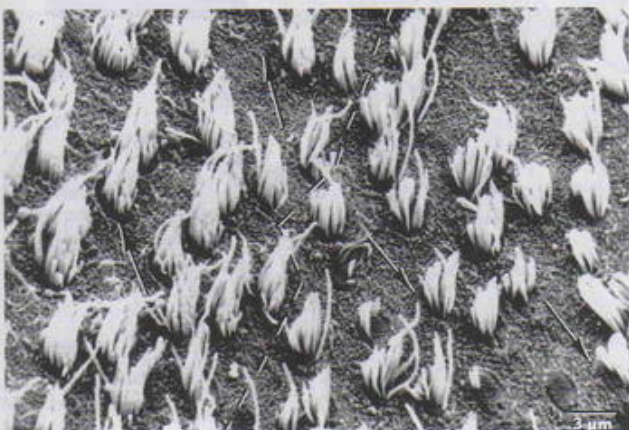
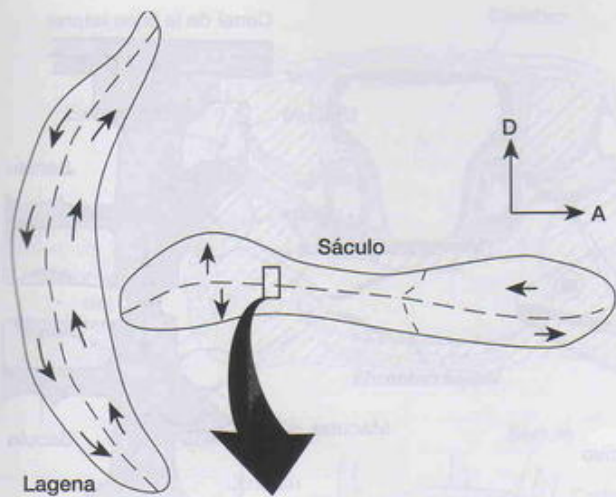
**Tetrápodos** Los oídos adaptados para oír en el medio acuático necesitaron de una serie de cambios para adaptarse a oír en el aire, como consecuencia de la invasión de la tierra firme. La mayor parte de las modificaciones anatómicas del oído de los tetrápodos están relacionadas con la transmisión de las vibraciones que se desplazan por el aire, hasta las pequeñas cámaras llenas de líquido que constituyen el oído interno. Este problema físico, conocido como **equilibrio de impedancias**, deriva de que las vibraciones se transmiten de diferente manera en el agua y en el aire. El agua es más densa que el aire, por lo que la cantidad de energía necesaria para hacer vibrar las moléculas de estos dos medios es diferente. En el caso de los peces, el sonido se transmite fácilmente desde el medio acuático en que viven estos animales al medio líquido de su oído interno. Pero para un animal que vive en un medio aéreo, la respuesta a las ondas sonoras del líquido de su oído interno es diferente de la del aire, generándose así una frontera agua/aire. Debido a su gran viscosidad, el medio líquido ofrece una gran resistencia a empezar a

moverse cuando le llegan ondas sonoras desde el medio aéreo. Como consecuencia, la mayoría de las ondas sonoras transmitidas por el aire se ven reflejadas hacia fuera del oído y no llegan a detectarse. La estructura del oído medio está muy relacionada con el equilibrio de impedancia, ya que es en él donde se reúnen, se concentran y se transmiten las ondas sonoras, desde el medio interno hasta el oído interno, con la suficiente intensidad como para que las vibraciones se transmitan por las cámaras llenas de líquido del oído interno. Además, las células pilosas sensoriales están estratégicamente situadas en el interior del oído interno, lo que les permite captar las oscilaciones que viajan por el medio líquido que las rodea.

El tímpano se mueve cuando le llegan las ondas sonoras. A su vez, el tímpano afecta a los oscículos del oído medio. Estos pequeños huesos actúan de tres importantes maneras: (1) Funcionan como un sistema de palanca que transmite las vibraciones hasta la ventana oval; (2) transforman las ondas sonoras que se transmiten por aire en ondas sonoras que lo hacen por líquido; y (3) amplifican el sonido. El tímpano puede tener una superficie diez veces mayor que la de la ventana oval, hasta la cual los oscículos transmiten el sonido. Reuniendo las ondas que inciden en una superficie relativamente grande y concentrándolas sobre una superficie mucho menor, entre el tímpano y la ventana oval se consigue una amplificación eficaz de los sonidos.

Aparentemente, el estribo no actúa como un émbolo, sino que hace que la ventana oval se balancee, originándose así el





**FIGURA 17.37** Oído interno de un pez. Se representan las orientaciones de las células pilosas en el sáculo y en la lagena. Las flechas indican el lado del haz piloso en el que se sitúa el kinocilio. Las líneas discontinuas indican los límites de las zonas en las que los haces tienen diferentes orientaciones. Estas diferencias en la orientación de los haces pilosos originan distintas respuestas a las vibraciones que se transmiten por el líquido circundante.

Según Fay y Popper.

movimiento del líquido perilinfático del oído interno. Este líquido no se puede comprimir y podría resistir la compresión si no fuese por la presencia de una membrana recubriendo la ventana redonda que está situada en el extremo final de los canales perilinfáticos. Se trata de una ventana especializada en reducir la presión, lo que permite una cierta flexibilidad de los movimientos del líquido a medida que los sonidos se transmiten por el oído interno. Se ha sugerido que la ventana redonda ayuda a amortiguar los sonidos una vez que ha recorrido el caracol, evitando así el rebote de las ondas dentro del oído interno.

**Anfibios** Los anfibios poseen dos receptores auditivos: la **papila anfibia** (papilla amphibiorum) exclusiva de los anfibios, y la **papila basilar** (papilla basilaris), un posible precursor del órgano de Corti de los amniotas. Ambos son neuromastos especializados (Fig. 17.39a).

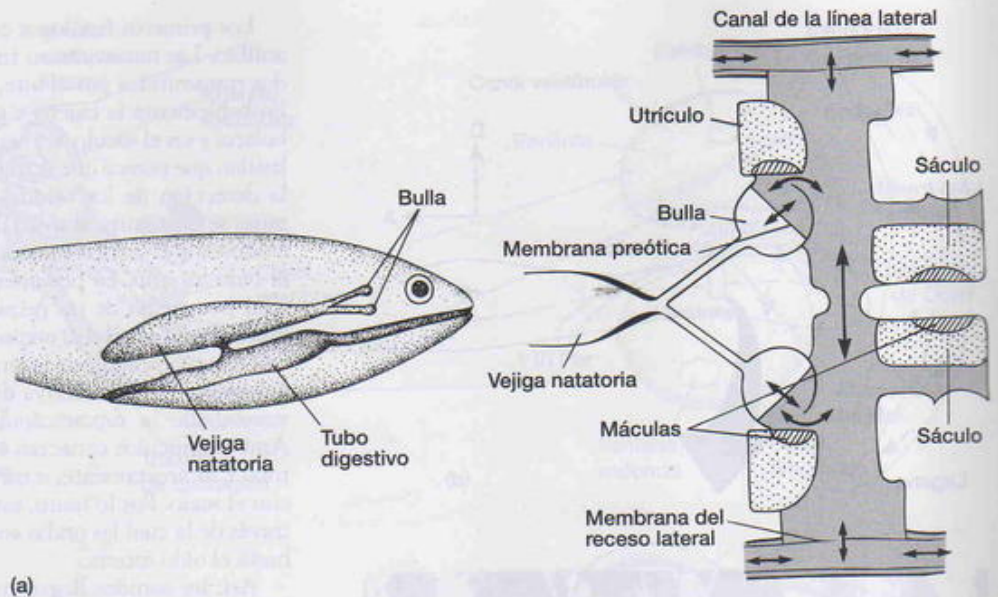
Los primeros fisiólogos concentraron sus estudios sobre los anfibios. Las ranas, con su tímpano y su sensibilidad a los sonidos transmitidos por el aire, recibieron una atención especial. Probablemente la lagena y el utrículo son los receptores vestibulares y en el sáculo se encuentran la papila anfibia y la papila basilar, que parece que actúan como los lugares principales para la detección de los sonidos. Típicamente, el tímpano de las ranas se encuentra al nivel de la superficie de la piel. La extracolumela y el estribo transmiten las vibraciones en series hacia el oído interno. La placa terminal del estribo tapa la ventana oval por medio de un pequeño hueso móvil, el **opérculo**. El **músculo del estribo** es un pequeño músculo que une el opérculo con la supraescápula de la cintura pectoral. El pequeño **músculo columelar** también deriva del músculo elevador de la escápula y va desde la supraescápula hasta el estribo (Fig. 17.39a). Ambos músculos conectan el oído interno con la cintura pectoral e indirectamente, a través de las extremidades anteriores, con el suelo. Por lo tanto, estos músculos constituyen una vía a través de la cual las ondas sonoras se transmiten desde el suelo hasta el oído interno.

Así, los sonidos llegan hasta el oído interno tanto por vía opercular como a través del estribo y las ondas sonoras hacen vibrar al líquido del oído interno, que a su vez estimula a los receptores auditivos. Un método que emplean las ranas para diferenciar la frecuencia de los sonidos se basa en la existencia de estas dos rutas de transmisión de las vibraciones. La papila anfibia es sensible a los sonidos de baja frecuencia que llegan por la vía opercular, mientras que la papila basilar es sensible a los sonidos de alta frecuencia que llegan por la vía del estribo. Los músculos del oído medio también incrementan la eficacia de este modelo de discriminación. La contracción del músculo opercular (y la relajación del músculo del estribo) hacen que el estribo quede libre para poder vibrar sobre la ventana oval. La situación contraria, es decir, la contracción del músculo del estribo y la relajación del opercular, causan la inmovilización del estribo. Además estos pequeños músculos protegen a los receptores auditivos frente a las estimulaciones bruscas mediante contracciones selectivas. Por lo tanto, además de aumentar la capacidad del oído interno para discriminar sonidos con diferente frecuencia también permiten seleccionar los sonidos que llegan por diferentes rutas.

Para localizar la procedencia de los sonidos, las ranas también utilizan otra de las características de su oído medio. Las trompas de Eustaquio comunican el oído medio del lado derecho con el del lado izquierdo a través de la cavidad bucal. La presión que genera el tímpano de uno de los lados de la cabeza se transmite a la cavidad bucal que puede actuar como una caja de resonancia antes de transmitir el sonido hasta el tímpano del lado contrario. Esta conexión de los tímpanos, con una caja de resonancia entre ellos, permite que los sonidos que llegan hasta los oídos de ambos lados tengan unas características acústicas distintas. Estas diferencias permiten a la rana en cuestión localizar la procedencia de los sonidos (Fig. 17.39b).

En los urodels actuales, las vibraciones que se transmiten por el estribo llegan a estimular al oído interno; no obstante, carecen de tímpano. En su lugar, el extremo del estribo está unido al hueso escamoso mediante un corto ligamento escamoso-estribo. Como en los anuros, la placa basal del estribo tapa la ventana oval por medio de un opérculo. Los urodels carecen de músculo columelar, pero sí tienen el opercular. En la mayoría de ellos este músculo deriva del elevador de la escápula, pero en una familia procede del músculo cucular. Por tanto, los urodels también disponen de dos rutas de transmisión de los sonidos hasta el oído interno: una desde el hueso

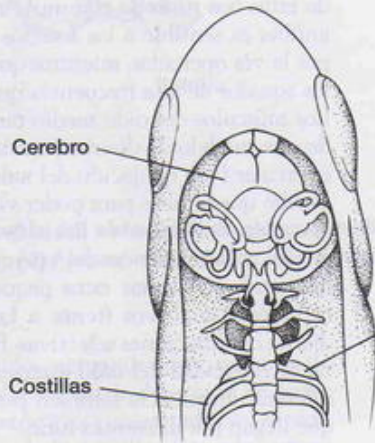




(a)

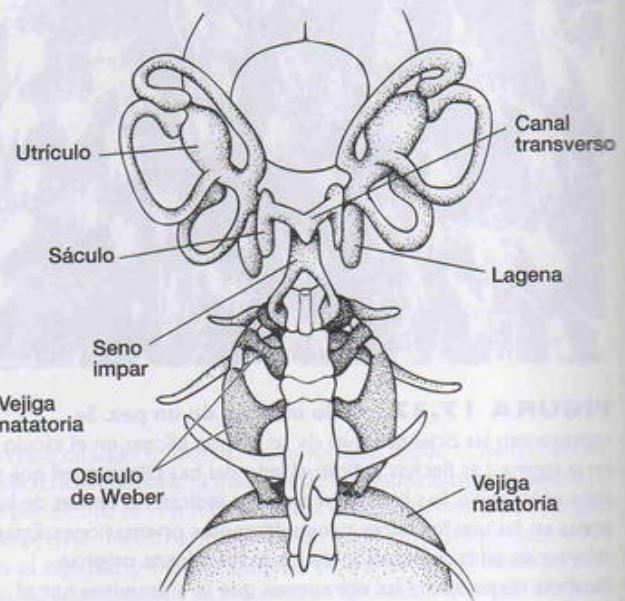
**FIGURA 17.38**  
**Vías de transferencia del sonido hasta el oído interno en los peces.**

(a) En algunos peces, de la vejiga natatoria salen unas prolongaciones anteriores que llegan a contactar con el oído interno. (b) En otros peces, los oscículos de Weber, una cadena de pequeños huesecillos, conectan la vejiga natatoria con el oído interno.



(b)

Según Bone y Marshall; Popper y Coombs.



escamoso hasta el estribo y otra desde la cintura pectoral hacia el opérculo (Fig. 17.40a).

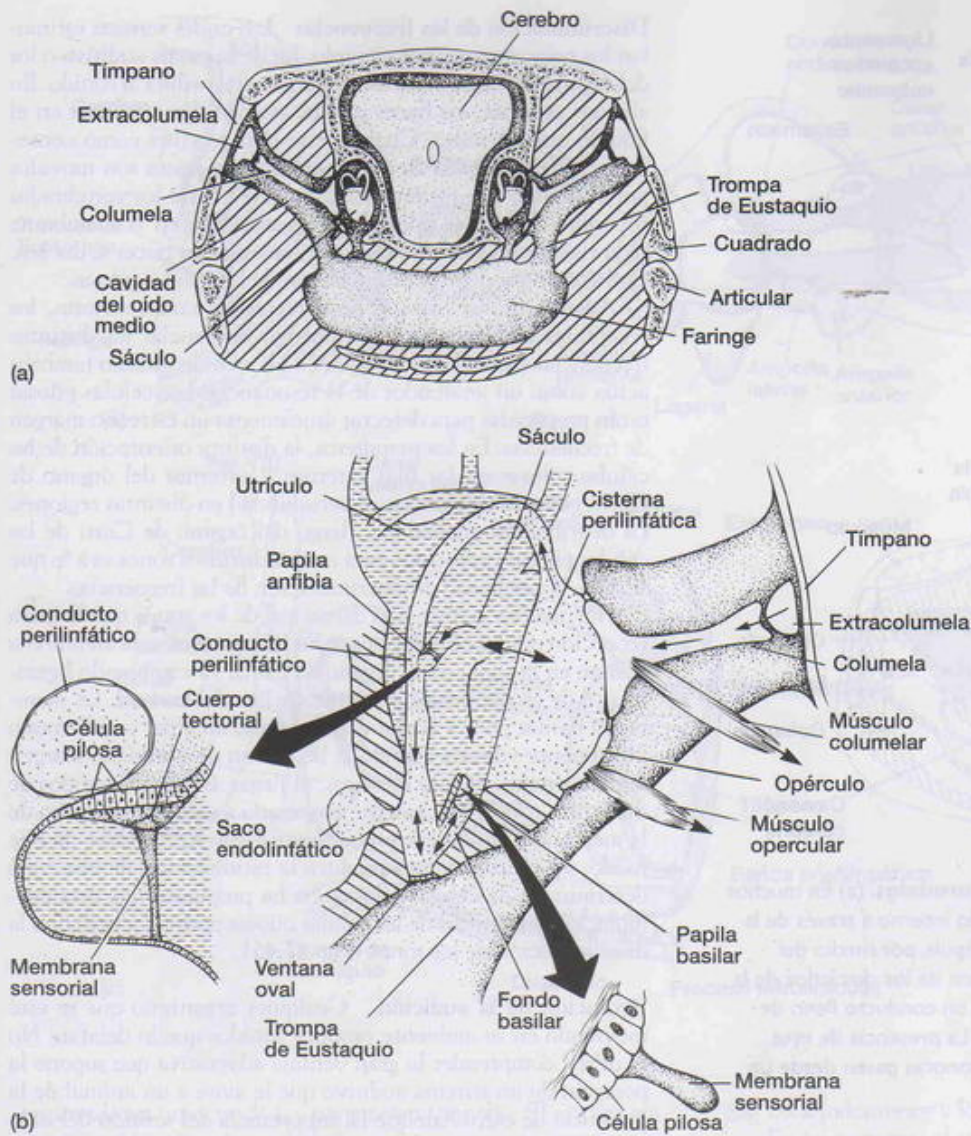
Aunque se conocen las vías por las que los sonidos llegan hasta el oído interno, el mecanismo de recepción y la forma en que los urodelos procesan los sonidos aún son desconocidos. Cuando un urodelo está en el agua, la impedancia es pequeña y los sonidos llegan al oído interno sin sufrir pérdidas por reflexión. Sin embargo, al carecer de tímpano, el oído de los urodelos parece poco apropiado para detectar los sonidos que se transmiten por el aire. Además, tampoco tienen ventana redonda, posiblemente debido a que los líquidos de su oído interno son poco adecuados para transmitir las vibraciones. Todo esto sugiere que los urodelos podrían ser sordos cuando están fuera del agua, pero pruebas experimentales dicen lo contrario. En realidad, cuando los urodelos están sobre tierra firme pueden captar los sonidos que se transmiten tanto por el suelo

como por el aire, aunque su sensibilidad ante dichos sonidos es menor que la de los anuros.

Los sonidos que alcanzan la ventana oval hacen que el líquido del oído interno empiece a moverse. En los urodelos estas vibraciones se transmiten por el cráneo a través de un canal lleno de líquido cefalorraquídeo hasta alcanzar el oído interno del lado contrario (Fig. 17.40b). A lo largo de este conducto interno está la papila anfibia, que se estimula con las ondas que van pasando por ella.

En resumen, en el oído interno de los anfibios actuales hay dos receptores auditivos principales. El más importante de ellos en la papila anfibia, un receptor que solamente está presente en los anfibios actuales. El otro es la papila basilar, que parece que ha evolucionado independientemente en cada orden de anfibios actuales. En los anuros la papila basilar se encuentra en el sáculo. En los urodelos, está en la lagena y en





**FIGURA 17.39** Oído de las ranas. (a) Sección transversal de la cabeza de una rana. Debido a que los dos oídos están conectados por medio de las trompas de Eustaquio y la faringe, cuando un sonido hace vibrar uno de los tímpanos también afecta al del otro lado, ya que se producen vibraciones del aire que hay en dichos conductos. Esto permite que las ranas puedan localizar la procedencia del sonido. (b) Los sonidos pueden llegar al oído interno de las ranas a través de dos vías: una, mediante la conexión tímpano-columela y la otra, mediante la conexión músculo opercular-opérculo. Las vibraciones que se transmiten por cualquiera de estas vías afectan al líquido que hay dentro del oído interno, y estas vibraciones estimulan los receptores auditivos. La manera en que estos receptores discriminan los sonidos no es del todo conocida, pero ya que parece que se trata de neuromastos modificados, se cree que responden selectivamente a las vibraciones del líquido del oído interno.

(a) Según Romer y Parsons; (b) según Wever.

las cecillas en el utrículo. Las células receptoras auditivas de los anfibios se encuentran colgadas de una base inmóvil que está unida al cráneo. Los haces pilosos sobresalen en el líquido, que los mueve. En los reptiles no sucede así. Las células sensoriales se mueven sobre una membrana basilar flexible y los haces pilosos suelen estar sujetos por la membrana tectoria.

**Reptiles** En la mayoría de los reptiles los sonidos que se transmiten por el aire son los que hacen vibrar al tímpano. Éste, a su vez, transmite las vibraciones a la extracolumela y al estribo, que las hacen llegar al oído interno (Fig. 17.41a,b). El área sensorial auditiva principal se encuentra en la lagena, que está ligeramente expandida. El receptor principal es la **papila auditiva**, que se ve estimulada por las vibraciones que se transmiten por el líquido del oído interno (Fig. 17.41c). Además, algunas especies tienen diversos receptores auditivos secundarios.

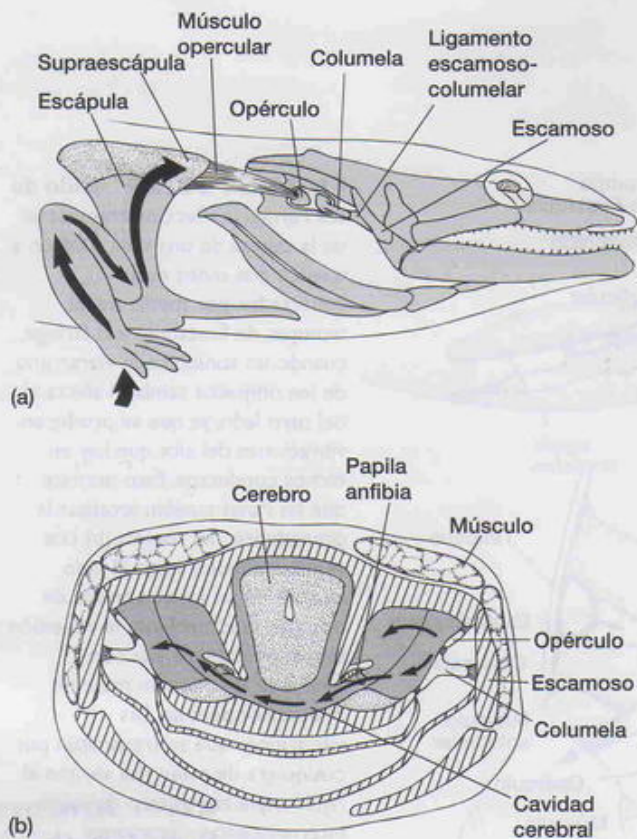
El oído de las serpientes, a diferencia de lo que ocurre en el resto de los reptiles, carece de tímpano. Uno de los extremos del estribo está unido, mediante un corto ligamento, al hueso cuadrado de la mandíbula superior, mientras que el otro extremo

está alojado en la ventana oval. A pesar de la creencia popular de que las serpientes son sordas, las pruebas experimentales demuestran que no es así. Mediante el registro de la actividad eléctrica de las áreas encefálicas hasta las que se dirigen los nervios auditivos, se ha podido confirmar que el oído interno de las serpientes es sensible a los sonidos que se transmiten tanto por el suelo como por el aire, aunque dicha sensibilidad, en algunos casos, esté bastante limitada.

**Aves** Debido a que la lagena del oído interno de las aves está alargada en relación con la de los reptiles, las células pilosas están repartidas a lo largo de una banda de gran longitud (Fig. 17.42a,b). Generalmente, los haces pilosos están embudidos en la membrana tectoria, una lámina continua que actúa aumentando la deformación de los haces cuando las células pilosas reciben las vibraciones sonoras.

En las estrigiformes, las plumas del borde del disco facial, algo levantadas y muy compactas, y que les dan aspecto de «sabios» con gafas, funcionalmente equivalen a un pabellón auditivo. Esta orla facial de plumas canaliza los sonidos hacia los





**FIGURA 17.40** Oído de los urodelos. (a) En muchos urodelos, los sonidos llegan hasta el oído interno a través de la ruta escamoso-columela y desde la escápula, por medio del músculo opercular. (b) Los oídos internos de los dos lados de la cabeza están conectados por medio de un conducto lleno de líquido que atraviesa la cavidad craneal. La presencia de este conducto permite que las vibraciones sonoras pasen desde un oído hasta el otro (flechas).

orificios auditivos (Fig. 17.43a). En cada individuo, los orificios auditivos externos izquierdo y derecho, así como sus respectivos conductos, tienen un tamaño y una posición diferentes (Fig. 17.43b,c), lo que hace que ambos oídos tengan unas características acústicas distintas en función de la dirección de procedencia de los sonidos. El sistema nervioso central se aprovecha de estas diferencias para aumentar la precisión con la que el animal puede situar la fuente de un sonido en su hábitat.

**Mamíferos** En la mayor parte de los mamíferos, el pabellón auditivo desvía los sonidos hacia el meato auditivo externo, en el cual hacen que vibre el tímpano. Todos los mamíferos poseen los tres oscúlos que amplifican estas vibraciones y las hacen llegar a la ventana oval (Fig. 17.44a,b). Desde la ventana oval, las vibraciones se transmiten como ondas que recorren el líquido que hay en el interior del caracol. Como ya se ha señalado, el caracol está formado por tres canales paralelos. En el conducto coclear se encuentra el órgano de Corti, que está formado por una fila externa y otra interna de células pilosas. En total hay de 20 000 a 25 000 de estas células. Los haces pilosos se encuentran embutidos en la membrana tectoria (Fig. 17.44c).

**Discriminación de las frecuencias** Las ondas sonoras estimulan los neuromastos (por ejemplo, los de la papila auditiva o los del órgano de Corti), que son los órganos sensibles al sonido. En algunas especies, los haces pilosos asoman directamente en el líquido que los rodea. Cuando este líquido vibra como consecuencia de la llegada de ondas sonoras, los haces son movidos por el líquido y se estimulan. En la mayoría de los vertebrados superiores los haces pilosos están embutidos en la membrana tectoria, que en este caso es la que hace que los haces se doblen. Esta acción produce la estimulación de las células pilosas.

Además de ser capaces de detectar las ondas sonoras, los receptores auditivos también pueden diferenciar las distintas frecuencias (tonos) de los sonidos. Así, el oído interno también actúa como un analizador de la resonancia. Las células pilosas están preparadas para detectar únicamente un estrecho margen de frecuencias. En los mamíferos, la distinta orientación de las células pilosas en las filas internas y externas del órgano de Corti, generan diferencias de sensibilidad en distintas regiones. La distribución gradual a lo largo del órgano de Corti de las células pilosas preparadas para recibir distintos tonos es a lo que se debe la capacidad de discriminación de las frecuencias.

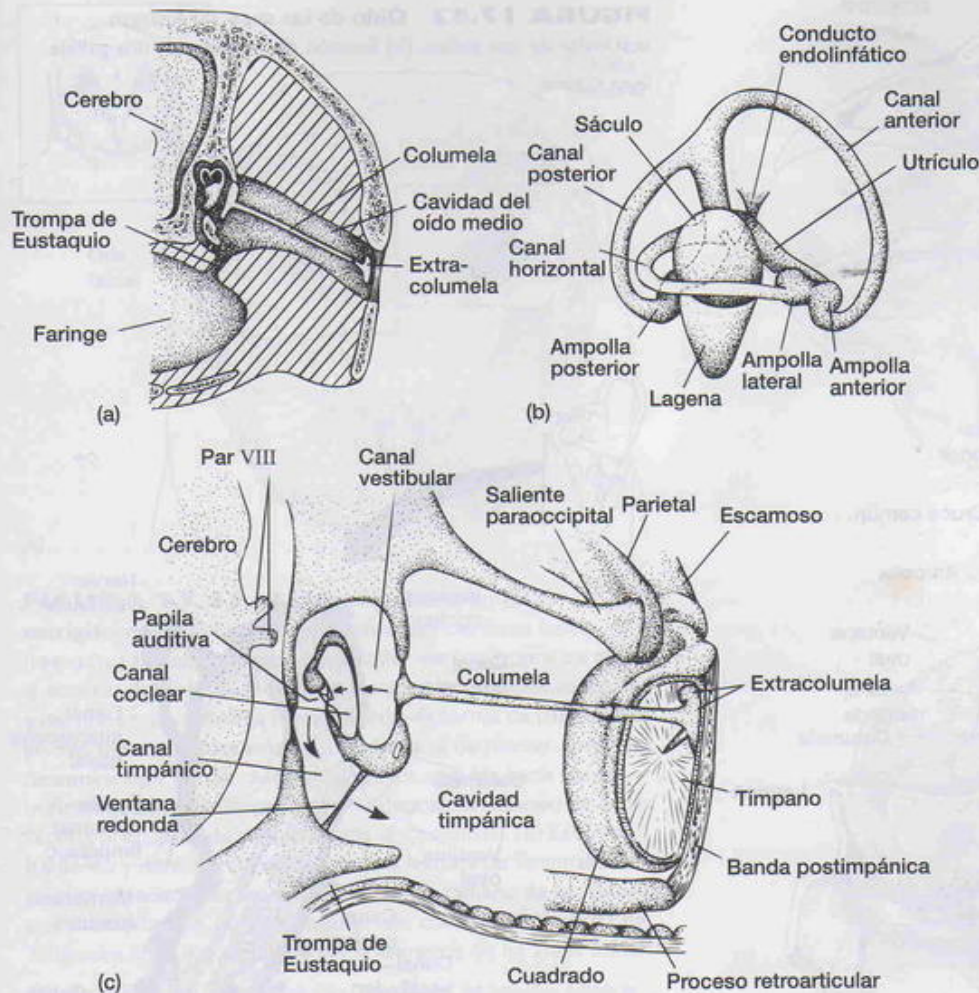
Hay más en cuanto a la detección de los tonos que la mera recepción por las células pilosas. En los mamíferos, la membrana basilar, en la cual está el órgano de Corti, va cambiando ligeramente de grosor en las distintas vueltas del caracol. La membrana basilar podría actuar como si fuese un arpa, y cada tramo únicamente vibraría cuando le llegase un determinado margen de frecuencias. Si esto fuese así, al llegar al caracol sonidos de diferentes tonos, únicamente empezaría a moverse el tramo de la membrana basilar correspondiente a esas frecuencias; de este modo, un tono concreto produce la estimulación de una zona determinada de células pilosas. Se ha propuesto que esta estimulación diferencial de las células pilosas podría contribuir a la discriminación de los tonos (Fig. 17.45).

**Evolución de la audición** Cualquier organismo que se esté moviendo en su ambiente produce sonidos que lo delatan. No es difícil comprender la gran ventaja adaptativa que supone la posesión de un sistema auditivo que le avise a un animal de la presencia de otro. Aunque la importancia del sentido del oído es fácilmente entendible para alguien que puede oír, como nosotros mismos que tenemos una buena capacidad para percibir un rango amplio de sonidos en nuestro entorno, aún quedan muchas cuestiones sin respuesta acerca de la evolución del oído.

Uno de los principales cambios evolutivos del sentido del oído se produjo durante la transición del medio acuático al terrestre. Este paso se vio acompañado de la aparición o mayor desarrollo de los oídos medio y externo, de estructuras para recoger los sonidos transmitidos por el aire y para superar los problemas relacionados con la impedancia de los líquidos del oído interno. Además, los oídos de los primeros tetrápodos también eran capaces de percibir los sonidos que se transmitían por el suelo. La transición del agua a la tierra fue muy importante, pero resulta difícil estudiarla directamente ya que no hay formas actuales próximas a los primitivos tetrápodos.

Las nuevas evidencias fósiles indican que los primeros tetrápodos carecían de un sistema auditivo especializado para la detección de los sonidos transportados por el aire. Esto no resulta sorprendente, ya que la mayoría aún seguían siendo animales predominantemente acuáticos. El oído de los tetrápodos primitivos tenía un oído interno, procedente del de sus antepasados sarcopterigios, y un estribo, modificado a partir del hueso hiomandibular de los peces. Sin embargo, aún no estaban presentes otras especializaciones auditivas, como el oído medio





**FIGURA 17.41** Oído de los reptiles. (a) Sección transversal del oído de un reptil. (b) Aparato vestibular de un lagarto. (c) Sección del oído de una iguana, en la que se pueden ver las relaciones entre el tímpano, la extracolumela, el estribo y el oído interno.

(a) Según Romer y Parsons; (b,c) según Wever.

encerrado en una cavidad, y no poseían tímpano. El estribo era masivo, y servía principalmente como apoyo mecánico a la pared posterior del cráneo.

A medida que el cráneo de los primeros tetrápodos sufría las remodelaciones y los ajustes fundamentales para un tipo de vida anfibia, el estribo masivo cambió de posición, desplazándose hasta una situación más cercana al oído interno. Como el hueso hiomandibular, quedó encerrado en una faceta de la pared del cráneo de los peces. Como consecuencia de esta recolocación, en los primeros tetrápodos quedó situado en un hueco osificado, esto es, en un agujero del cráneo que posteriormente se convertiría en la ventana oval. Aunque en los primeros tetrápodos seguía siendo un punto de apoyo de la parte posterior del cráneo, este cambio llevó al estribo hasta una posición donde cualquier vibración que se transmitiese por él podría afectar al oído interno.

A partir de este primitivo oído de los tetrápodos, posteriormente se desarrolló un oído timpánico (con el oído medio encerrado y con tímpano) por lo menos cinco veces independientemente, quizás más, en los tetrápodos más recientes. Los anfibios, y sus parientes los temnospóndilos, fueron los primeros grupos que desarrollaron un oído timpánico. El tímpano y el oído medio encerrado fueron heredados por los anuros, pero en los urodelos y en las cecilias se perdieron. En los amniotas, el oído timpánico apareció de manera independiente en las tortu-

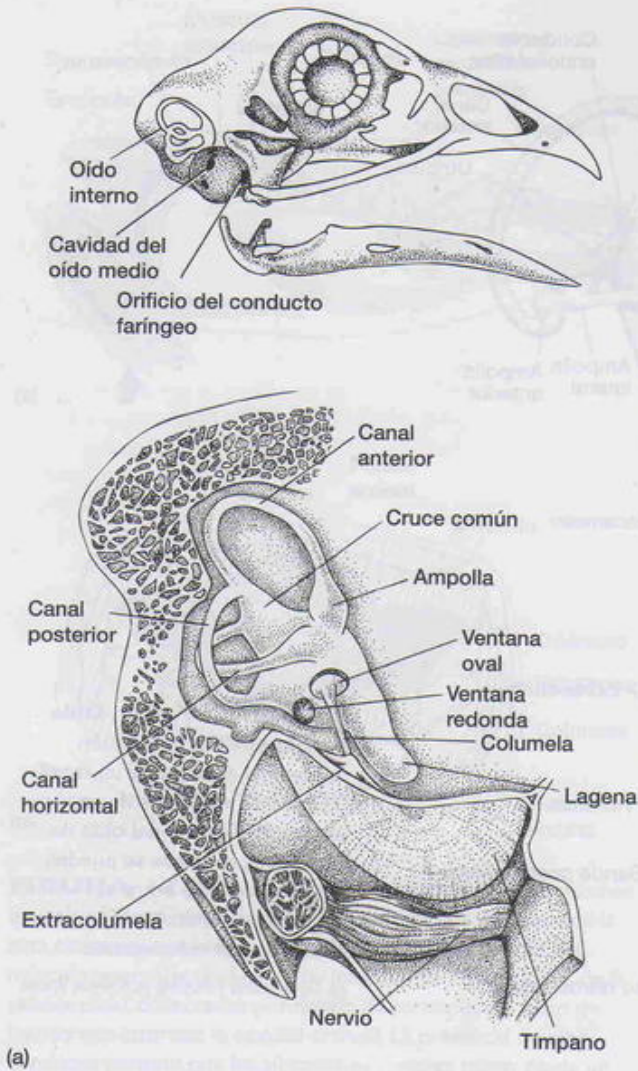
gas, los lepidosaurios y los arcosaurios, así como en los mamíferos. En las tortugas, el tímpano se encuentra en una depresión de forma cónica en el hueso cuadrado. Entre los lepidosaurios actuales, sólo los lagartos presentan el oído timpánico completamente desarrollado, ya que *Sphenodon* y las serpientes han perdido secundariamente el tímpano y la cavidad del oído medio. Los arcosaurios, es decir, los cocodrilos y las aves actuales, también desarrollaron el oído timpánico por separado, así como un aumento de la agudeza auditiva relacionada con las ventajas de aislar la recepción de los sonidos de otras funciones.

En los mamíferos, la evolución del oído timpánico fue más compleja. Comenzamos con los pelicosaurios, esto es, los primeros sinápsidos. El oído de los pelicosaurios era simple, esencialmente como el de los tetrápodos primitivos. No presentaban ninguna evidencia de tener una región auditiva especializada para la recepción de los sonidos transportados por el aire. El estribo era masivo, y seguía siendo una barra de apoyo situada en la parte posterior del cráneo. El oído medio no estaba incluido en una cavidad y el tímpano no existía. En el momento en que los mamíferos aparecieron en la última radiación de los sinápsidos, ya estaba presente en ellos un oído timpánico. En el oído medio el estribo sencillo se había ensamblado al yunque y al martillo, derivados de los huesos cuadrado y articular, respectivamente. Estos tres huesos del oído medio recorren el espacio situado entre el tímpano y el oído interno. Una buena serie de

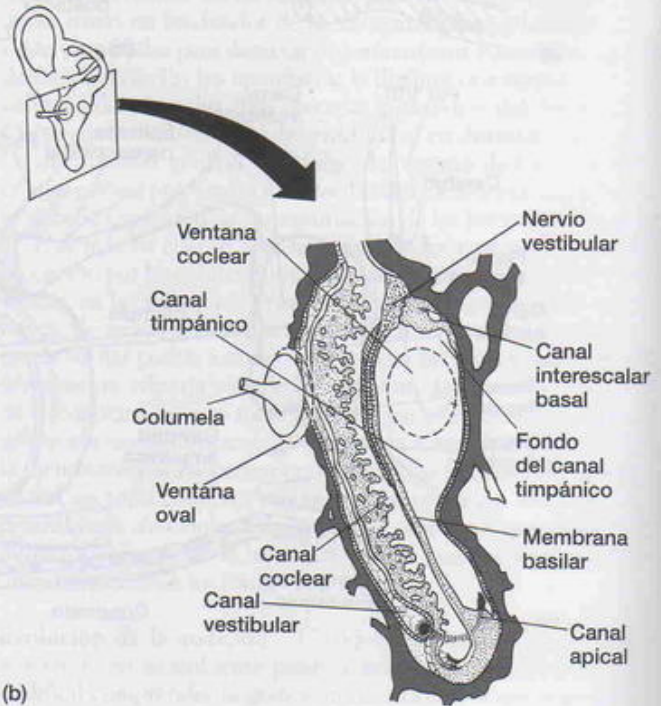


**FIGURA 17.42 Oído de las aves.** (a) Aparato vestibular de una gallina. (b) Sección de la lagena de una gallina.

Según H. Evans.



(a)



(b)

fósiles pone de manifiesto los cambios anatómicos que ocurrieron entre los sinápsidos en la transición desde los pelicosaurios hasta los mamíferos; pero las ventajas adaptativas que favorecieron tales cambios todavía se están discutiendo.

Se ha sugerido que estos cambios podrían haber estado correlacionado con las modificaciones de las necesidades metabólicas que presentaron los últimos sinápsidos al hacerse endotérmicos. Hay que recordar que la mandíbula inferior de los pelicosaurios estaba formada por los huesos dentarios principales y por varios huesos postdentarios, y que estaba articulada en el punto de unión entre los huesos cuadrado y articular. El estribo masivo entró en contacto y se apoyó en el hueso cuadrado, que a su vez estaba articulado con el articular, y éste estaba en contacto con los huesos postdentarios. Pero esto también significó que estos huesos, secundariamente, pasaron a formar parte de una cadena auditiva. Cualquier vibración sonora, a las que eran sensibles los huesos postdentarios, pasaría a través de la cadena articular-cuadrado-estribo hasta el oído interno. En los sinápsidos cinodontos, apareció por primera vez el músculo masetero, quizás como un aumento general de los músculos de la mandíbula, relacionado con el incremento de la utilización de las mandíbulas en la alimentación y la masticación. Esto hizo que aumentasen las tensiones en la articulación

mandibular, lo que a su vez favoreció la consolidación de los huesos postdentarios. Pero la consolidación y la mayor consistencia de los huesos postdentarios serían desventajosas para su papel como oscúlos auditivos vibradores. Se produjo un conflicto de funciones. La solución fue transferir las inserciones de los músculos mandibulares a los huesos dentarios, que aumentaron de tamaño, a expensas de los huesos postdentarios, para poder recibir a dichos músculos. El subsecuente desarrollo de una articulación dentario-escamosa independiente proporcionó la oportunidad para la pérdida final de los huesos postdentarios y para el movimiento de los huesos cuadrado y articular al oído medio, donde se ensamblaron con el estribo, dedicado ahora a la transmisión de los sonidos.

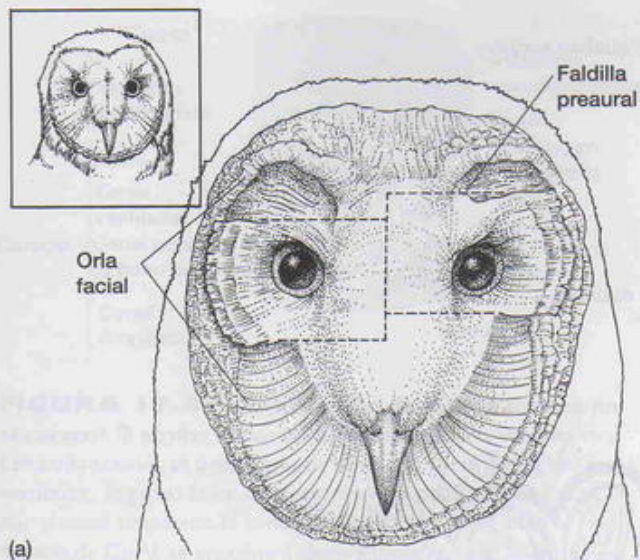
#### Evolución de los huesos del oído medio (p. 270)

### Electrorreceptores

#### Estructura y filogenia

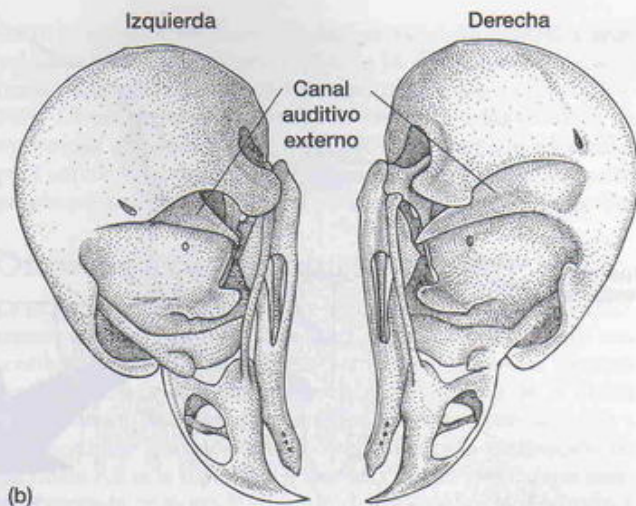
La mayoría de los peces, pero no los tetrápodos, poseen electroreceptores, es decir, receptores sensoriales capaces de detectar campos eléctricos débiles. Los electroreceptores son neuomas-



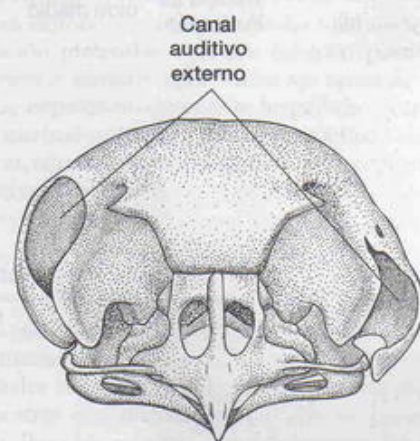


**FIGURA 17.43** Agudeza auditiva en las estrigiformes. (a) Las plumas «normales» del disco facial (recuadro) se han suprimido para poder ver los grupos de plumas al servicio del oído. En la lechuza, la cara y los orificios auditivos externos están rodeados por un borde, en forma de parábola, de plumas muy apretadas entre sí. La orla facial de plumas, como se denomina este borde, recoge y dirige los sonidos hacia los orificios auditivos externos. Véase la disposición asimétrica de las faldillas preaurales de plumas (líneas discontinuas). (b) Lados izquierdo y derecho del cráneo de una lechuza de Tengmalm. Se pueden apreciar unas ligeras diferencias de tamaño de los canales auditivos externos. (c) Vista anterior del cráneo de la lechuza de Tengmalm en la que se puede ver la asimetría de las áreas óticas.

(a) Según Knudson; (b,c) según Norberg. De «The Hearing of the Barn Owl» editado por E. I. Knudson, Dibujo de Tom Prentiss en Scientific American, December 1981. Copyright © 1981 by Scientific American, Inc.



(b)



(c)

tos modificados que suelen estar situados en fosetas de la piel, generalmente, concentradas en la cabeza. Hay dos tipos de electrorreceptores. Los **receptores en ampolla** poseen células de soporte en el fondo de un estrecho canal que está lleno de un mucopolisacárido gelatinoso (Fig. 17.46a). Una serie de neuronas aferentes conectan con las células receptoras.

Los **receptores tuberosos** se encuentran bajo la piel, en el fondo de pequeñas invaginaciones y cubiertos por una capa de células epiteliales bastante sueltas (Fig. 17.46b). A partir de esta capa de células epiteliales sueltas se pueden diferenciar unas **células de cobertura**, que se disponen sobre las células sensoriales, y unas células del tapón superficiales. Este tipo de electrorreceptor es sensible a frecuencias más elevadas que los receptores en ampolla y suele estar adaptado para captar las descargas eléctricas que el propio pez produce con sus órganos eléctricos. Por ello los receptores tuberosos únicamente se conocen en los peces eléctricos.

Los electrorreceptores aparecieron muy pronto en el curso de la evolución de los peces, como atestigua la presencia de fosetas en los huesos dérmicos de los acantodios y de algunos grupos de ostracodermos. Entre los peces actuales, todos los elasmobrancios, los siluros, los esturiones, algunos teleosteos y el pez pulmonado *Protopterus*, poseen electrorreceptores (véase dibujo de los electrorreceptores de una raya en la Fig. 17.46c).

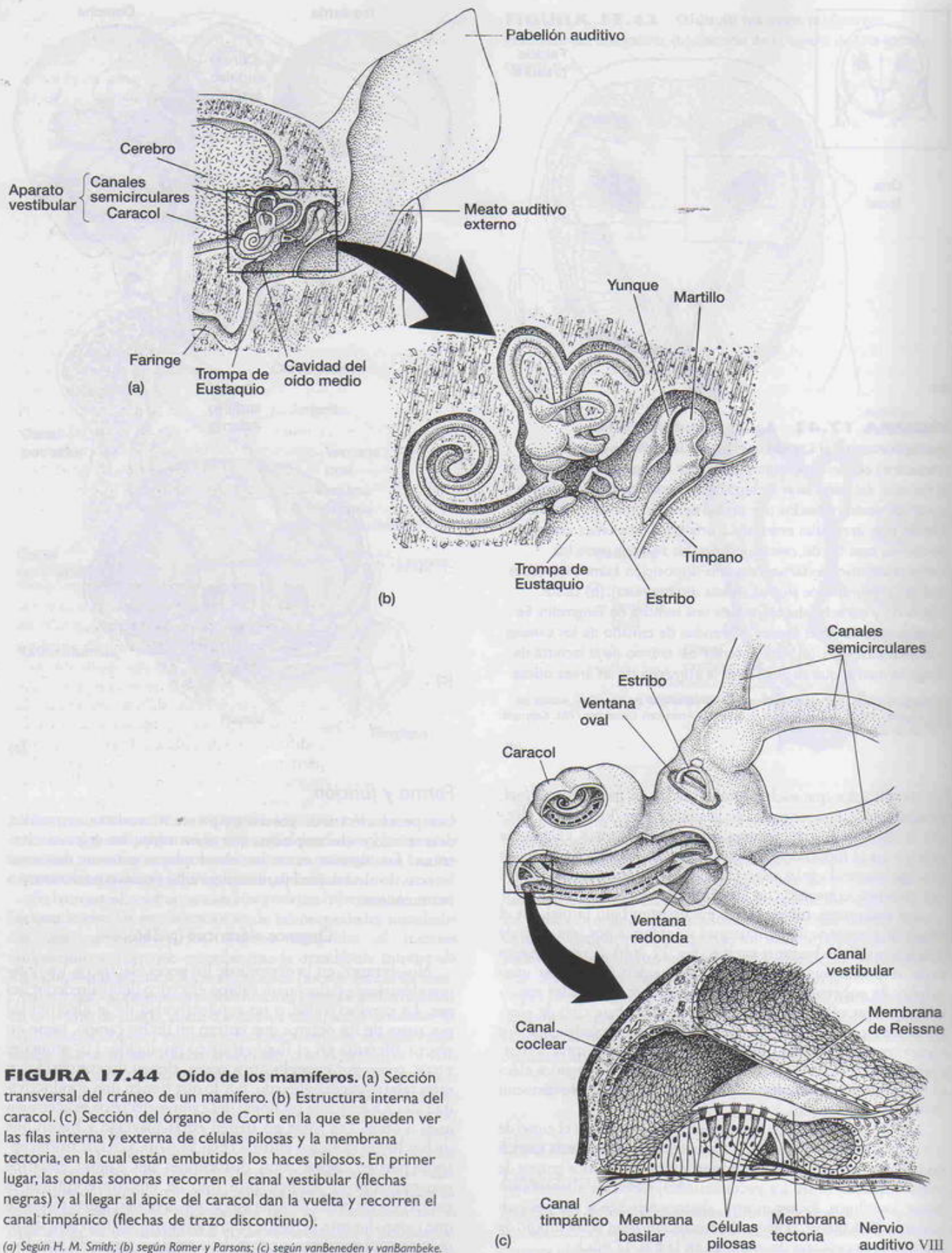
### Forma y función

Los peces eléctricos poseen paquetes musculares especiales, denominados **electroplacas**, que constituyen los órganos eléctricos. En algunos casos las electroplacas generan descargas bruscas de electricidad para atontar a las presas o para asustar a los enemigos.

#### Órganos eléctricos (p. 366)

No obstante, en la mayoría de los peces eléctricos, los órganos eléctricos producen un campo eléctrico débil alrededor del pez. La conductividad o no conductividad de la electricidad por parte de los objetos que entran en dicho campo, tiene un efecto diferente en el flujo eléctrico producido. Los animales vivos, como por ejemplo otros peces, tienen un contenido en sales relativamente elevado, por lo que tienen una conductividad alta y hacen que las líneas del campo eléctrico se acerquen unas a otras. Las rocas no tienen conductividad y hacen que dichas líneas se alejen entre sí (Fig. 17.47a). Los electrorreceptores pueden captar estas distorsiones del campo eléctrico generado por el animal. Este tipo de electrorreceptores es común en los peces de agua dulce que viven en aguas turbias o que cazan durante la noche. Estos animales utilizan esta información para desplazarse y para detectar a sus presas. El pez eléc-

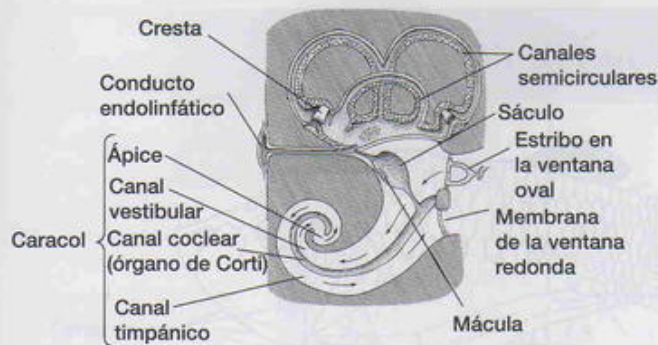




**FIGURA 17.44 Oído de los mamíferos.** (a) Sección transversal del cráneo de un mamífero. (b) Estructura interna del caracol. (c) Sección del órgano de Corti en la que se pueden ver las filas interna y externa de células pilosas y la membrana tectoria, en la cual están embudidos los haces pilosos. En primer lugar, las ondas sonoras recorren el canal vestibular (flechas negras) y al llegar al ápice del caracol dan la vuelta y recorren el canal timpánico (flechas de trazo discontinuo).

(a) Según H. M. Smith; (b) según Romer y Parsons; (c) según vanBeneden y vanBarnbeke.





**FIGURA 17.45** Distribución de las vibraciones en el caracol. El estribo transmite las vibraciones a la ventana oval. Estas vibraciones se propagan por el líquido perilinéfático del canal vestibular, llegan al ápice del caracol y entonces se transmiten por el canal timpánico. El canal coclear, en el cual se sitúa el órgano de Corti, se encuentra entre ambos canales. Mientras se van desplazando, las vibraciones estimulan una parte concreta de este órgano. La membrana flexible que hay en la ventana redonda sirve para amortiguar las ondas sonoras y evitar así que vuelvan de nuevo al caracol.

Según van Beneden y van Bambeke.

trico *Gymnarchus* mantiene rígido el cuerpo para alinear los órganos productores del campo eléctrico y los electroreceptores (Fig. 17.47b).

También usan patrones de descargas de los órganos eléctricos para la comunicación intraespecífica. Estos patrones varían con las circunstancias sociales. Por ejemplo, los peces emplean la comunicación eléctrica para reconocer el sexo y la especie de otros peces. A partir de estas señales eléctricas, pueden detectar los comportamientos agresivos, de sumisión o los relacionados con el cortejo.

Hay muchas especies que, aunque no generan un campo eléctrico propio, sí que poseen electroreceptores. Los elasmobranchios, algunos teleosteos, los esturiones, los siluros y otros peces poseen una gran cantidad de electroreceptores en la cabeza, y sobre todo alrededor de la boca. Estos órganos pueden captar las descargas eléctricas producidas por las contracciones musculares de sus presas. Los tiburones, por ejemplo, pueden detectar un campo eléctrico débil que generan los músculos relacionados con los movimientos respiratorios de sus presas cuando éstas están enterradas bajo la arena o los sedimentos del fondo (Fig. 17.47c).

Los electroreceptores envían impulsos espontáneos al sistema nervioso central a un ritmo regular. Este ritmo disminuye o aumenta cuando se produce algún cambio en el campo eléctrico o cuando reciben el estímulo de las descargas eléctricas generadas por las presas. El mecanismo mediante el cual los campos eléctricos estimulan a las células receptoras aún se desconoce. Los impulsos deben transmitirse mediante sinapsis desde los electroreceptores hasta neuronas aferentes, y desde éstas hasta el sistema nervioso central. La mayor parte de las informaciones captadas por los electroreceptores se transmiten directamente al cerebelo. En los peces que dependen de esta información, el cerebelo suele estar muy desarrollado (Fig. 17.48a,b).

Algunos electroreceptores responden muy rápidamente a los estímulos. Están estructurados de manera que pueden trans-

mitir la información hasta el sistema nervioso central a gran velocidad. La retransmisión rápida de las descargas eléctricas de otros peces parece que tiene un cierto papel en la comunicación. Otros electroreceptores son sensibles a los cambios de intensidad eléctrica. Parece que estos receptores son adecuados para captar los cambios del campo eléctrico producido por el propio pez y, por tanto, estarían relacionados con la navegación.

## Otros órganos sensoriales especiales

La radiación electromagnética y los estímulos mecánicos y eléctricos pueden no ser los únicos tipos de información a la que son sensibles los vertebrados. Por ejemplo, parece que las tortugas marinas utilizan el campo magnético gravitatorio de la Tierra para navegar. Este campo magnético terrestre corre de norte a sur y según se aproxima a los polos aumenta la inclinación de sus líneas hacia la superficie terrestre. Por ello este campo magnético puede proporcionarles información sobre la dirección y sobre la latitud. Las tortugas marinas pueden usar esta información en el monótono océano para poder encontrar sus áreas de alimentación preferidas. Además también pueden usar el campo magnético terrestre para buscar sus zonas de reproducción. Aunque experimentalmente se ha podido comprobar que las tortugas marinas utilizan el campo magnético terrestre para la navegación, aún no se han descubierto los receptores capaces de captar dicha información.

## Resumen

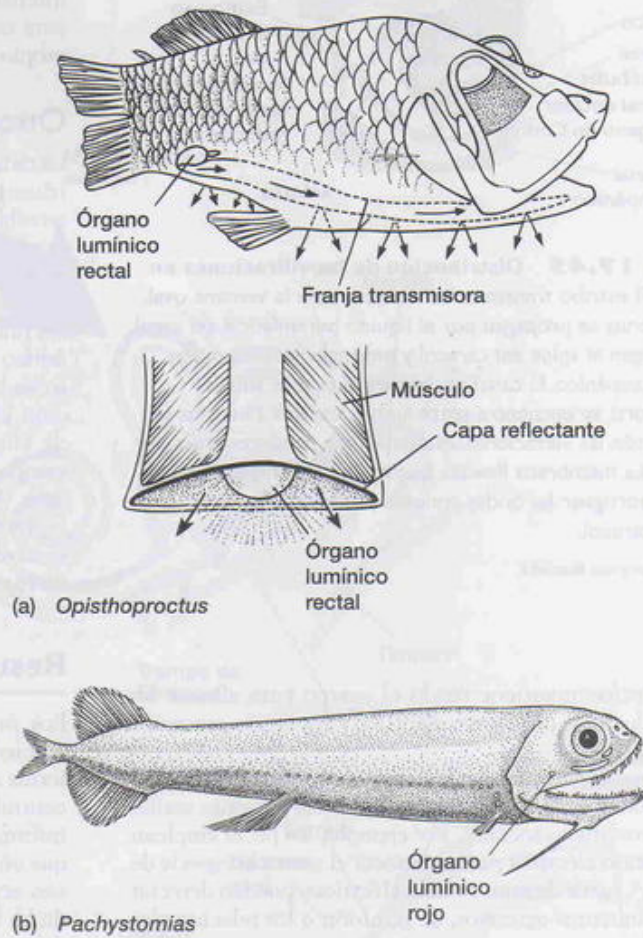
Los órganos de los sentidos recogen información sobre los ambientes interno y externo y codifican dicha información en forma de señales eléctricas que llegan hasta el sistema nervioso central. Nuestras sensaciones conscientes se basan en esta información. Pero los «gustos» que saboreamos, los «sonidos» que oímos, los «colores» que vemos, o el «dolor» que sentimos, son acontecimientos del cerebro, esto es, interpretaciones de dicha información codificada. En sentido estricto, los órganos de los sentidos no sienten «sabores», ni «sonidos», ni «colores», ni «dolores». Éstos no existen de forma independiente en el ambiente como tales, por lo que no se pueden medir directamente. El ambiente solamente proporciona estímulos químicos o físicos, y éstos son recolectados y codificados por los órganos sensoriales.

Los órganos sensoriales generales están extensamente distribuidos por todo el cuerpo. Están relacionados con las sensaciones externas e internas del tacto, la temperatura, la presión y la propiocepción. Es frecuente que las terminaciones nerviosas estén encapsuladas en los tejidos o asociadas a otros órganos que realcen las deformaciones, de tal modo que se incrementa sensibilidad del receptor. Las terminaciones nerviosas libres carecen de tales asociaciones y responden directamente a los estímulos. Los propioceptores detectan la posición de los miembros, los ángulos de las articulaciones y el estado de contracción de los músculos. Esta información, que generalmente se procesa en un nivel subconsciente, ayuda a la coordinación de los movimientos.

Los órganos sensoriales especiales generalmente tienen una distribución concreta y están especializados para responder a determinados estímulos, principalmente a los químicos, a las radiaciones, a los mecánicos y a las energías eléctricas ambientales. Los quimiorreceptores son sensibles a los estímulos químicos, como los olores de las presas o los de los depredadores, así como a las feromonas, los mensajeros químicos entre los indivi-



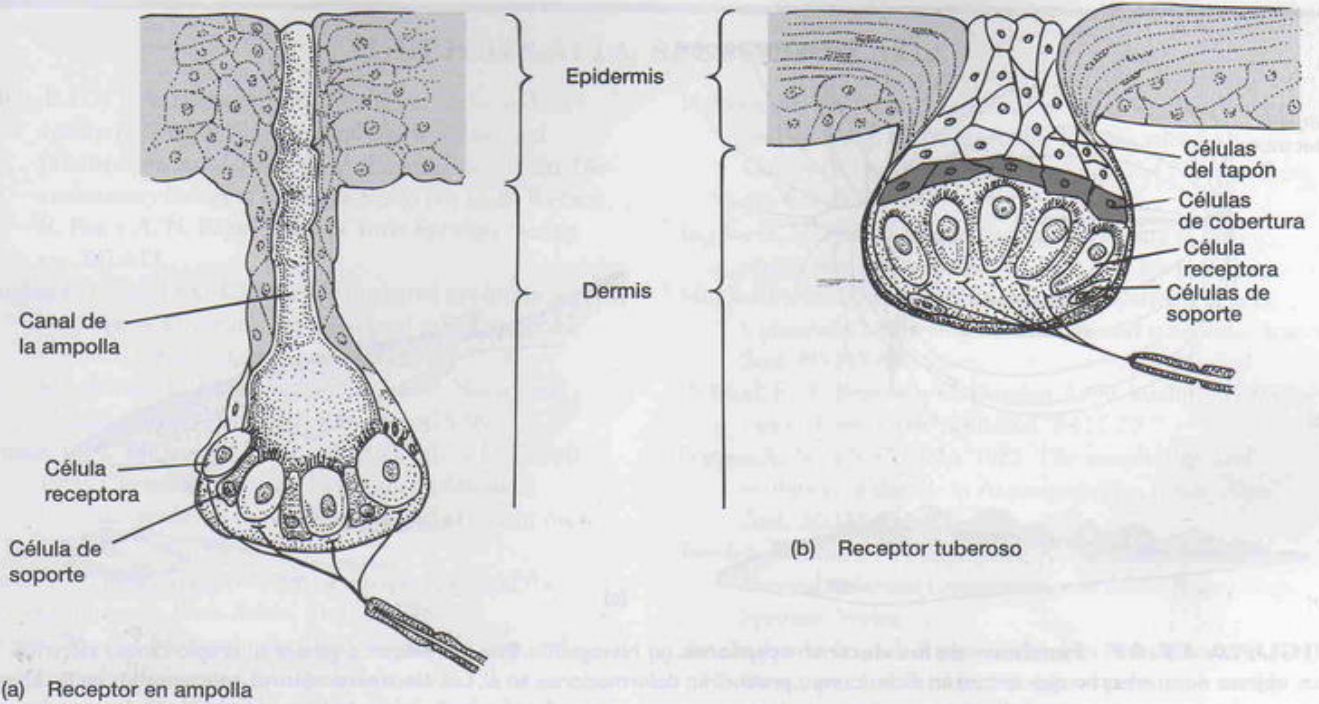
Muchos peces llevan consigo su propia fuente, luz, ya que poseen estructuras especializadas denominadas órganos luminicos o fotóforos. No son los propios peces los que producen la luz, sino que transportan bacterias luminiscentes en unas fosetas especiales de la piel. Desde estas fosetas llenas de bacterias se emite luz de manera constante, de forma que para dejar de emitirla, el pez tiene que retraerlas en el interior de unas bolsas oscuras, y cerrar una especie de obturador sobre ellas, o retraerlas hacia el interior del cuerpo. Los peces de agua dulce carecen de órganos luminiscentes, pero dichos órganos están presentes en muchas especies marinas. La luz natural no llega hasta el fondo del océano, por lo que muchos peces poseen órganos luminiscentes no sólo están presentes en especies de aguas profundas. Muchos peces de aguas someras, que presumiblemente son de hábitos nocturnos, también los poseen. Los órganos luminicos tienen varias funciones. Mediante parpadeos de las cubiertas de estos órganos, algunas especies producen destellos característicos que utilizan para comunicarse con otros individuos de la misma especie, y que forman parte del comportamiento sexual o del aprendizaje. Durante el día los peces que viven por encima de 1000 m de profundidad pueden verse fácilmente desde debajo de ellos, ya que su silueta contrasta contra la luz del cielo. Para pasar desapercibidos a sus presas o a sus depredadores, producen destellos que hacen que su cuerpo se confunda con la luz del cielo que hay por encima. Esto lo consiguen haciendo que se acerquen a la superficie del cuerpo. Los órganos luminicos que poseen en los divertículos digestivos. La luz débil que producen «ilumina» la superficie ventral del pez (Figura 1a). También utilizan estos órganos a la hora de alimentarse, ya que actúan como cebos situados en el extremo de las bárbulas o en la boca. El pez linterna utiliza los órganos luminicos que tiene sobre la cabeza para iluminar a sus presas. Algunos peces llevan sus órganos luminiscentes por delante de ellos mismos. A gran profundidad, los pigmentos visuales de la mayoría de los peces únicamente son sensibles al azul o al verde. No obstante, *Pachystomias* posee un órgano luminico que emite luz roja y posee en su retina pigmentos sensibles a este color, mientras que sus presas no pueden ver con esta luz. Por lo tanto puede iluminar a sus presas sin que éstas se den cuenta (Figura 1b).



**FIGURA 1** Órganos luminiscentes de los peces. (a) *Opisthoproctus*, un pez pelágico, tiene un único órgano luminiscente rectal. La luz que emite se proyecta por una larga franja transmisora. Una capa reflectora, situada en la piel transparente del vientre, hace que se ilumine toda la superficie ventral del pez. Al iluminar su cara ventral, el pez se hace menos visible con respecto a la luz que hay por encima de él, con lo que consigue romper su silueta y ser difícil de detectar por parte de los depredadores que estén por debajo. Esquema de una sección transversal de la franja transmisora tubular por la que se proyecta la luz emitida por el órgano lumínico rectal situado en su extremo. (b) El pez abisal *Pachystomias* posee un órgano lumínico cerca del ojo que emite una luz roja con la que ilumina a sus presas.

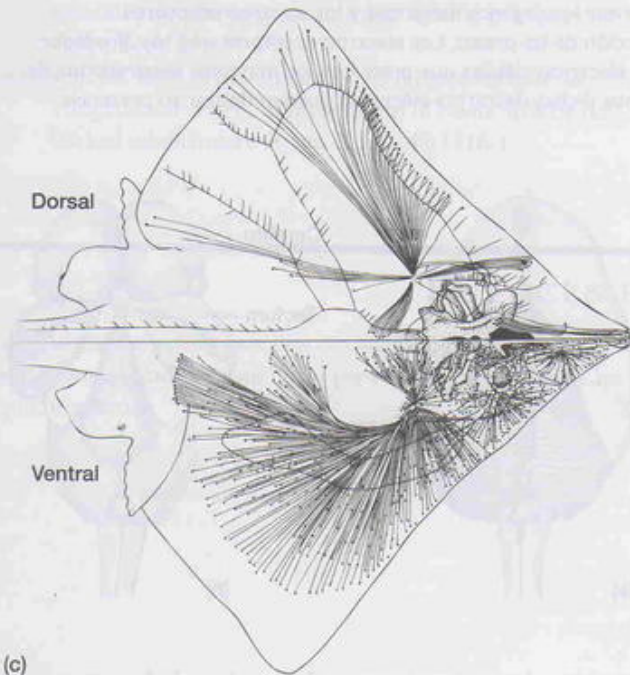
(a) Según Herring; (b) según Guenther.





(a) Receptor en ampolla

(b) Receptor tuberoso



(c)

**FIGURA 17.46 Electroreceptores.** (a) Receptor en ampolla. En este tipo de receptores, las células electroreceptoras se encuentran en el fondo de un profundo canal que está lleno de un mucopolisacárido. Los receptores en ampolla son comunes en los peces sensibles a la energía eléctrica de su entorno. (b) Receptor tuberoso. En estos órganos, las células electroreceptoras forman un manojo situado cerca de la superficie en una pequeña depresión. Están cubiertas por una capa de células de cobertura y por las células del tapón, ambas de tipo epidérmico especializadas. Los receptores tuberosos sólo se encuentran en los peces eléctricos, es decir, en los que son capaces de producir señales eléctricas. (c) Distribución de los electroreceptores (puntos negros) en la raya *Raja laevis*. Obsérvese que la distribución es diferente en la cara dorsal y en la ventral.

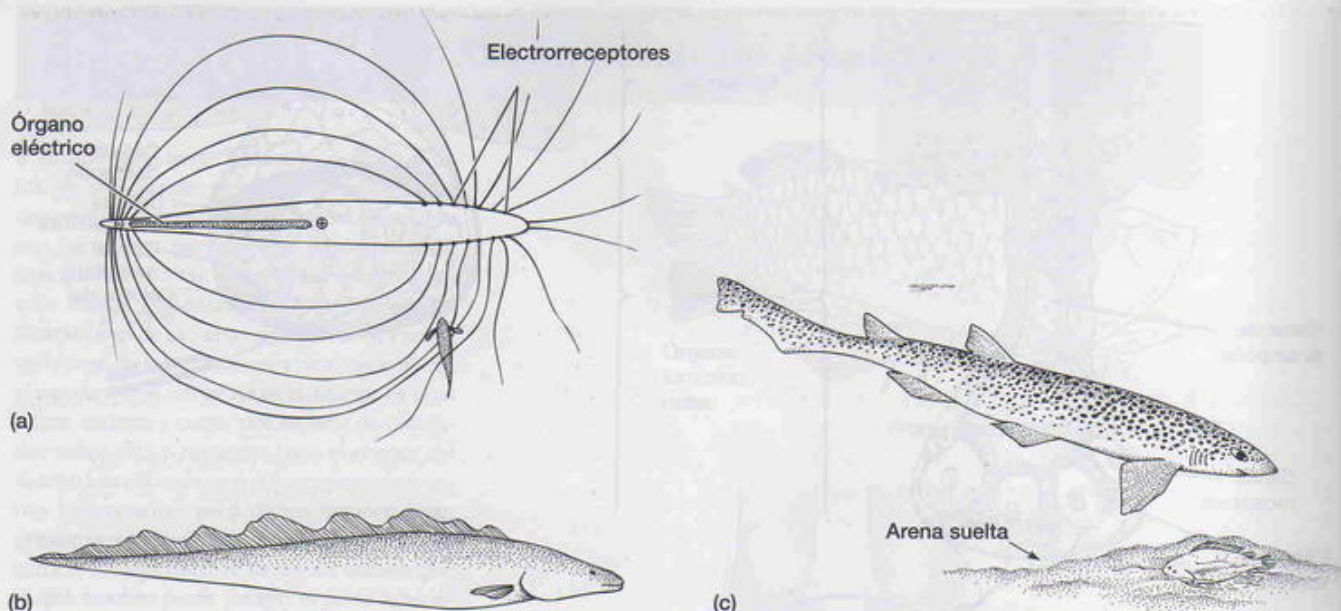
(c) Según Raschi.

duos. En los tetrápodos, las papilas gustativas sólo están presentes en la boca, pero en los peces también pueden estar distribuidas externamente sobre el cuerpo. El olfato está formado por quimiorreceptores situados en el interior de los conductos nasales, tanto en los peces como en los tetrápodos, que detectan los olores. El vomerolfato depende de los quimiorreceptores situados en el órgano vomeronasal, que sólo se conoce en los tetrápodos, y representa un sistema quimiosensorial accesorio para detectar los vomerolores.

Los distintos receptores de radiación están especializados para ser sensibles a diversos niveles de energía del espectro elec-

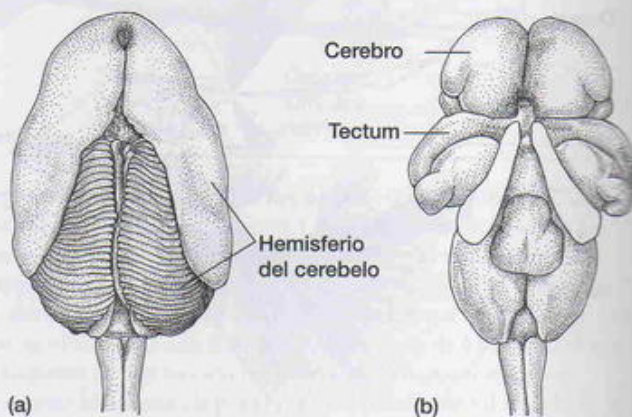
tróico. El ojo de los vertebrados es el más estudiado de todos los receptores de radiación. Es sensible a las longitudes de onda de la luz dentro del espectro «visible». Existen varios métodos de acomodación, con ajustes mediante una lente (cristalina) o debido a la córnea, que enfocan la luz sobre los fotorreceptores de la retina, los bastones y los conos. Los ojos pares pueden dar una visión monocular o binocular, lo que permite que se pueda interpretar la profundidad en el sistema nervioso central. El complejo pineal impar participa en la fotorrecepción de los vertebrados inferiores, pero presenta una tendencia a convertirse en un órgano con función endocrina en los grupos





**FIGURA 17.47 Funciones de los electroreceptores.** (a) Navegación. Este pez eléctrico genera su propio campo eléctrico. Los objetos de su entorno que entren en dicho campo producirán deformaciones en él. Los electroreceptores concentrados en la cabeza detectan las deformaciones y el sistema nervioso central las interpreta para ayudar al animal en sus desplazamientos alrededor de tales objetos. (b) El pez eléctrico *Gymnarchus* mantiene el cuerpo rígido para alinear los órganos eléctricos y los electroreceptores. El movimiento lo consiguen mediante ondulaciones de las aletas. (c) Detección de las presas. Los electroreceptores que hay alrededor de la boca y en la cabeza de esta pintarroja pueden detectar las descargas eléctricas débiles que producen los músculos respiratorios de su presa, incluso cuando ésta está enterrada bajo una fina capa de sedimento, dichas descargas eléctricas pueden delatar su presencia.

Según Lissmann.



**FIGURA 17.48 Cerebelo de un pez eléctrico.**

(a) Vista dorsal del encéfalo de un pez mormirido. Obsérvese el gran tamaño del cerebelo. (b) Vista dorsal del mismo encéfalo en el que se han eliminado los hemisferios del cerebelo.

Según Northcutt y Davis.

derivados. La radiación infrarroja queda fuera del espectro de la luz visible. Su detección, por medio de receptores de infrarrojos especializados (termorreceptores) ocurre en algunos grupos de serpientes, a nivel de unas fosetas faciales, y en los murciélagos vampiro.

Los mecanorreceptores se basan en la actuación de los órganos denominados neuromastos, y pueden presentarse como una gran variedad de órganos sensoriales especiales. El sistema de la línea lateral, que se dispone a lo largo de la superficie de los peces y los anfibios acuáticos, es un sistema de surcos huecos con neuromastos sensibles a las corrientes de agua en su interior. El aparato vestibular es un órgano del equilibrio formado por canales llenos de fluidos que afectan a unos neuromastos modificados, las crestas, que hay en su base. La mácula (receptor del otolito) es

sensible a las aceleraciones y a los cambios de la posición del cuerpo. El oído es un mecanorreceptor especializado, sensible a los sonidos, que está situado en el oído interno dentro de la lagena (cóclea). En los tetrápodos, evolutivamente se ha desarrollado varias veces un oído timpánico, en el que el osículo (o los osículos) del oído, incluido dentro de un compartimiento del oído medio, conecta el tímpano con el oído interno. Los oídos de los tetrápodos tienen una importancia especial para equiparar la impedancia, adecuando la resistencia física del líquido del oído interno para responder a las vibraciones transportadas por el aire.

Los electroreceptores están presentes sobre todo en los peces, en los que forman parte de un sistema de navegación y, en algunos casos, pueden ser utilizados para el reconocimiento social.



## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Allin, E. F., y J. A. Hopson. 1992. Evolution of the auditory system in Synapsida («mammal-like reptiles» and primitive mammals) as seen in the fossil record. En *The evolutionary biology of hearing*, editado por D. B. Webster, R. Fay, y A. N. Popper. Nueva York: Springer-Verlag, pp. 587-613.
- Burghardt, G. M. 1990. Chemically mediated predation in vertebrates: Diversity, ontogeny, and information. En *Chemical signals in vertebrates*, editado por D. W. Macdonald, D. Müller-Schwarze, y S. E. Natynczuk. Oxford: Oxford University Press, pp. 475-99.
- Chiszar, D., T. Meicer, R. Lee, C. W. Radcliffe, y D. Duvall. 1990. Chemical cues used by prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) as they follow the trail of rodent prey. *J. Chem. Ecol.* 16:79-86.
- Clack, J. A. 1997. The evolution of tetrapod ears and the fossil record. *Brain Behav. Evol.* 50:198-212.
- Cooper, W., y G. M. Burghardt. 1990. Vomeroolfaction and vomodor. *J. Chem. Ecol.* 16: 103-5.
- de Cock Buning, T. 1983. Thermal sensitivity as a specialization for prey capture and feeding in snakes. *Amer. Zool.* 23:363-75.
- Graves, B. M. 1994. The role of nasolabial grooves and the vomeronasal system in recognition of home area by red-backed salamanders. *Anim. Behav.* 47:1216-19.
- Halpern, M. 1992. Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En *Biology of the Reptilia*, editado por C. Gans y D. Drews. Chicago: University of Chicago Press, pp. 423-523.
- Jacobs, G. H. 1993. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol. Rev.* 68:413-71.
- Munk, O. 1999. The esca photophore of ceratioids (Pisces: Ceratioidei). A review of structure and functions. *Acta Zool.* 80:265-84.
- Pichaud, F., A. Briscoe, y C. Desplan. 1999. Evolution of color vision. *Curr. Opin. Neurobiol.* 9:622-27.
- Popper, A. N., y S. Coombs. 1982. The morphology and evolution of the ear in Actinopterygian fishes. *Amer. Zool.* 22:311-28.
- Tavolga, W. N., A. N. Popper, y R. R. Fay (eds.). 1981. *Hearing and sound communication in fishes*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Von der Emde, G., y T. Ringer. 1992. Electrolocation of capacitive objects in four species of pulse-type weakly electric fish. *Ethology* 91:326-38.
- Watt, M., C. S. Evans, y J. M. P. Joss. 1999. Use of electroreception during foraging by the Australian lungfish. *Anim. Behav.* 58:1039-45.
- Young, B. A. 1990. Is there a direct link between the ophidian tongue and Jacobson's organ? *Amph. Rept.* 11:263-76.

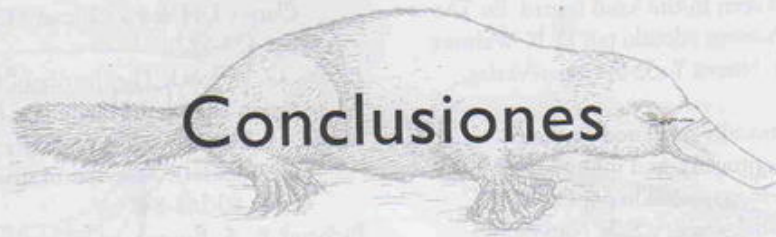
## ENLACES EN INTERNET

Visite la página web de este libro en [www.mhhe.com/zology](http://www.mhhe.com/zology) (seleccione el título de este libro) para buscar enlaces sobre los siguientes temas:

Sense Organs; Vision, Hearing and Other Senses  
Vertebrate Laboratory Exercises



# CAPÍTULO 18



## Conclusiones

### INTRODUCCIÓN

### ANÁLISIS ESTRUCTURAL

### ANÁLISIS FUNCIONAL

¿Cómo funciona?

Acoplamiento funcional, compromiso funcional

Funciones múltiples

Rendimiento

### ANÁLISIS ECOLÓGICO

### ANÁLISIS EVOLUTIVO

Limitaciones históricas

Primitivo y avanzado

Diversidad de tipos/unidad de modelo

Evolución en mosaico

Morfología y módulos

### MODO Y TEMPO DE LA EVOLUCIÓN

Remodelación

Cambios embionarios

Genes *Hox*

Significado evolutivo

### EL FUTURO DE LA MORFOLOGÍA DE LOS VERTEBRADOS

## Introducción

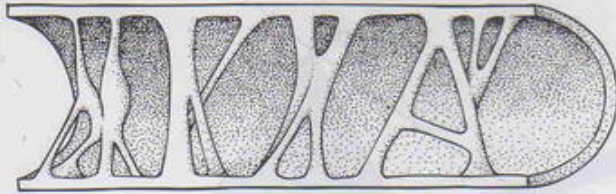
La morfología ocupa un lugar central en el desarrollo intelectual de la biología moderna; sin embargo, la mayoría de las personas no se aperciben de ello, y piensan en la morfología por sus aplicaciones prácticas. Por ejemplo, en Medicina, los médicos necesitan conocer la anatomía normal y sus funciones para reconocer los estados patológicos, y devolver a un individuo enfermo o herido a su condición sana. Las válvulas cardíacas, los aparatos de diálisis renal, las prótesis, la reparación de ligamentos torcidos, la reducción de fracturas, la ortodoncia de las superficies oclusales de los dientes, y muchas otras técnicas, intentan sustituir o reparar partes deficientes para recuperar su forma y función normales.

Con todo lo valioso que esto pueda ser, la morfología es algo más que un valioso auxiliar de la Medicina; es también el análisis de la arquitectura animal (Fig. 18.1a). Además de nombrar las partes, la morfología se ocupa de estudiar por qué los animales están diseñados como lo están. Ciertamente, la arquitectura, como la morfología, tiene su lado práctico. La arquitectura también podría quedar reducida a una disciplina mundana y cotidiana si la vemos solamente como la forma de colocar un techo sobre nuestras cabezas; pero para una mente inquieta, revela mucho más.

Las grandes catedrales góticas son bastante más significativas, y tienen mucho más que ofrecer que un lugar para alojar a una congregación (Fig. 18.1b). Para analizar la arquitectura de una catedral, deberíamos empezar por aprender sus partes: ábside, naves, claustro, cornisamento, jambas, plintos, bóveda, triforio; pero pronto nos damos cuenta, que en el diseño arquitectónico de una catedral hay algo más que las piedras y el mortero de su anatomía: el diseño expresa muchas cosas sobre el pueblo que lo produce, la historia que lo precede y la variedad de funciones que realiza. De forma similar, el diseño arquitectónico de un animal revela algo sobre los procesos que lo han originado, la historia de su procedencia y las funciones de sus partes.

Cuando inquirimos por qué una determinada parte de un organismo está diseñada de una cierta manera, afrontamos el problema formalmente desde tres perspectivas analíticas integrales: estructura, función y ecología (Fig. 18.2). Comenzamos con una descripción de la arquitectura de la parte en cuestión, que ampliamos para incluir su función, y entonces observamos el entorno ecológico al que sirven la estructura y la función. Si esto se prolonga en el tiempo, añadimos una dimensión evolutiva a nuestro análisis.





(a) Hueso de ave



(b) Catedral de Gloucester

**FIGURA 18.1** Arquitectura animal. (a) Sección de un hueso de ave que muestra las trabéculas internas de soporte. (b) Bóveda de la catedral de Gloucester (hacia 1355), con las nervaduras de soporte que transmiten el peso del techo a los pilares laterales.

Estas tres perspectivas, forma, función y ambiente, son líneas paralelas del análisis del diseño. Si buscamos comprender los cambios evolutivos en el diseño, entonces cada una de las tres pasa a constituir una crítica interna de la serie de cambios morfológicos que nos interesan. La función y el entorno no son solamente otro conjunto de caracteres que añadir al saco de rasgos anatómicos, sino que representan líneas analíticas paralelas.

Esto puede ilustrarse con las ideas de Gutmann sobre los orígenes de los cordados, que comenzó con una serie hipotética de pasos anatómicos desde los protocordados a los cordados, pero paralelamente a estos cambios estructurales, también incluyó las correspondientes etapas funcionales. Los desajustes entre las series morfológica y funcional constituyen una comprobación cruzada de una sobre la otra en el curso hipotético de los sucesos evolutivos. Por ejemplo, una serie anatómica que sitúe las hendiduras faríngeas antes de la aparición de la notocorda sería incongruente con las necesidades funcionales. Las hendiduras faríngeas que perforan el tubo digestivo «pincharían» el esqueleto hidrostático y le impedirían realizar su función locomotora; sin embargo, si el orden evolutivo fuera al contrario, la

notocorda primero y las hendiduras después, no habría desajuste funcional entre la anatomía y las limitaciones funcionales; por tanto, el análisis del diseño y de su evolución debe reconciliar los sucesos anatómicos y funcionales. Para que todo esté completo, debe incluirse la tercera parte del análisis, es decir, la ecología.

La oposición a la hipótesis evolutiva de Gutmann puede tomar varias formas. Una puede amenazar sus análisis anatómicos, funcionales o ecológicos, o mostrar la incongruencia de los tres entre sí. Entonces se pueden presentar series alternativas de etapas evolutivas, y someterlas a pruebas semejantes.

Otro ejemplo del uso de series anatómicas, funcionales y ecológicas es el estudio de la evolución de las aves (Fig. 18.3). Las plumas aparecen a través de una serie de modificaciones anatómicas que comienzan en las escamas de los reptiles ancestrales. Paralelamente a estas transformaciones anatómicas, se pueden proponer una serie de cambios funcionales que sufrieron las plumas: protección, termorregulación, salto, paracaidismo, planeo y vuelo. Las condiciones ecológicas en las que se desarrollan formas y funciones deben reflejar transiciones del modo de vida terrestre al arbóreo y de éste al aéreo. Los intentos de comprender la evolución de las aves se centran en hipótesis sobre estos cambios paralelos de forma, función y condiciones ecológicas. Una forma de comprobar la vitalidad de estas hipótesis es examinar la compatibilidad de las tres series entre sí.

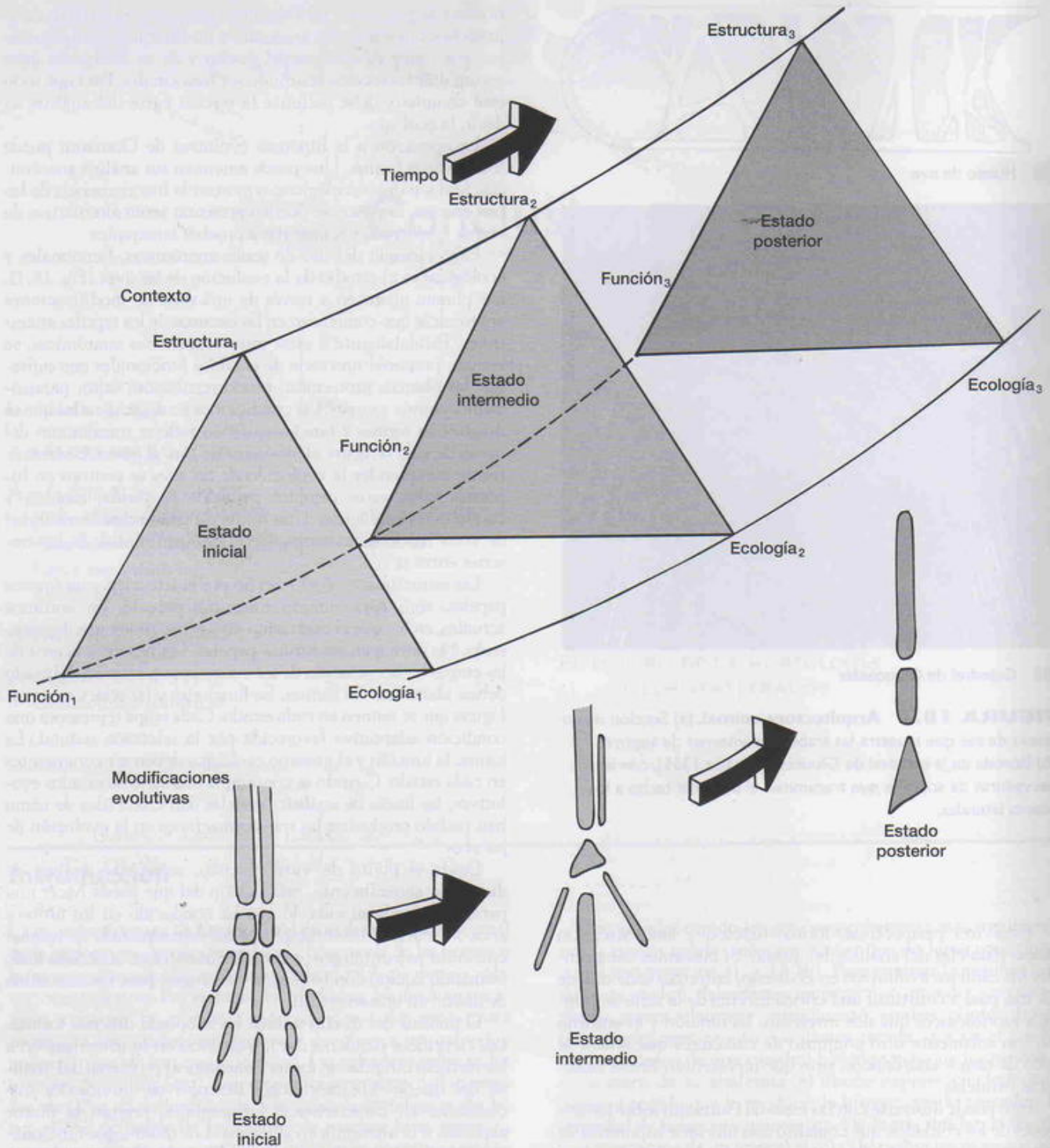
Las estructuras evolucionan no por la selección para futuros papeles, sino para cumplir funciones actuales en entornos actuales, en los que el organismo vive en un momento determinado. No anticipan sus futuros papeles. Las hipótesis acerca de las etapas en la evolución de las aves y la consecución del vuelo deben identificar las formas, las funciones y las relaciones ecológicas que se reúnen en cada estado. Cada etapa representa una condición adaptativa favorecida por la selección natural. La forma, la función y el entorno ecológico deben ser congruentes en cada estado. Cuando se contempla una serie de estados evolutivos, las líneas de análisis paralelas dan cierta idea de cómo han podido producirse las transformaciones en la evolución de las aves.

Desde el punto de vista práctico, semejante análisis de diseño es, generalmente, más trabajo del que puede hacer una persona en toda su vida, lo que ha conducido en los últimos años a esfuerzos interdisciplinarios. Actualmente, es normal encontrar paleontólogos, con conocimientos en anatomía fósil, formando equipo con fisiólogos y ecólogos, para hacer análisis de diseño en una serie fósil.

El análisis del diseño animal ha adoptado diversas formas. Los científicos tienden a dar importancia en su investigación a las técnicas dirigidas de forma inmediata al problema del análisis del diseño. Los morfólogos descriptivos, interesados inicialmente en características estructurales, prestan la mayor atención a la anatomía en sí misma. Los morfólogos funcionales están interesados en cómo funcionan las distintas partes y, por tanto, tienden a concentrarse en la fisiología o la biomecánica de las estructuras. Los morfólogos ecológicos examinan las interrelaciones de un organismo en su entorno natural para descubrir cómo se desenvuelven realmente las estructuras. Los morfólogos evolutivos aprovechan, generalmente, toda esta información para construir hipótesis sobre el desarrollo histórico de las estructuras a través del tiempo.

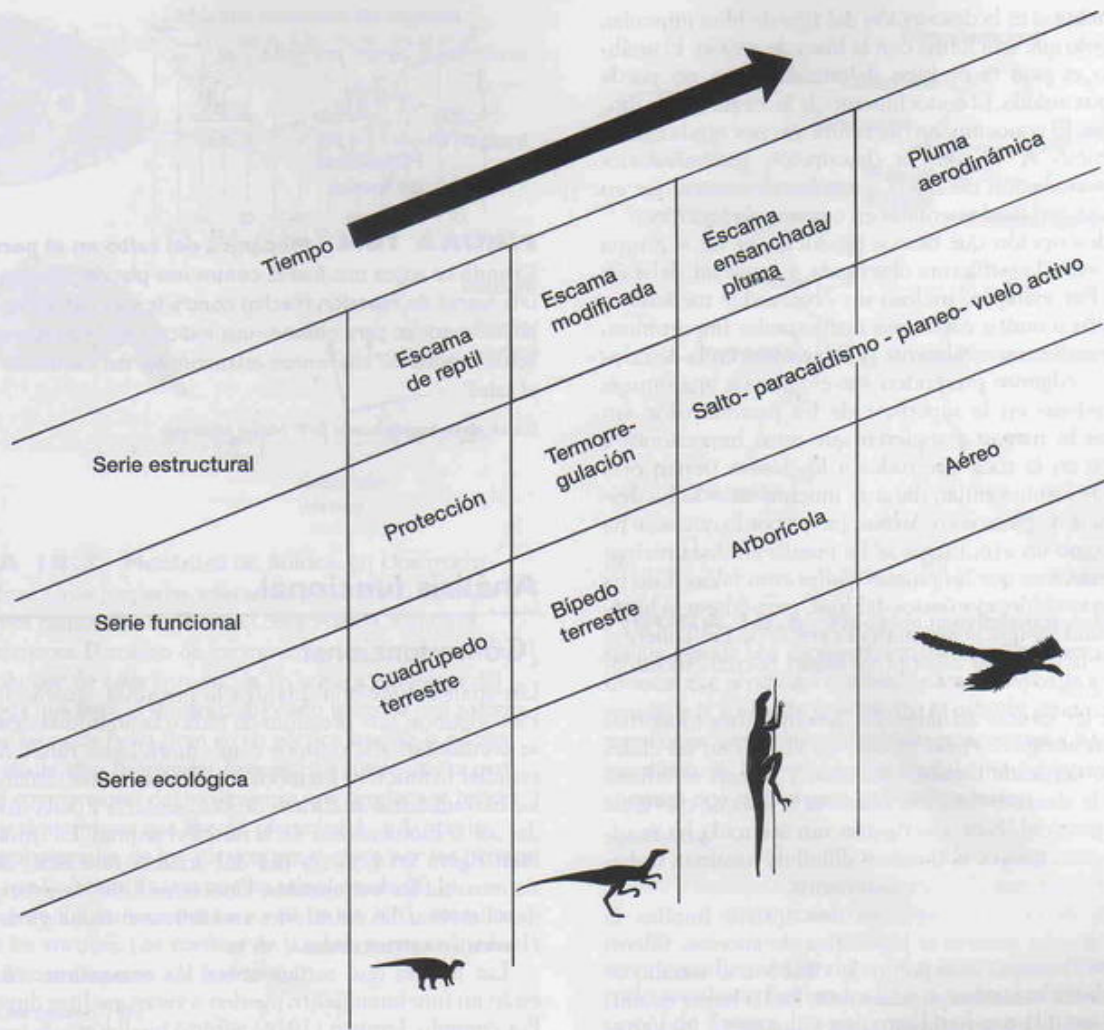
Los científicos de muy diversas disciplinas han desarrollado una amplia gama de técnicas y conceptos filosóficos para estudiar el diseño animal. Actualmente, se están incorporando a





**FIGURA 18.2 Análisis del diseño.** En cualquier punto del tiempo, la estructura particular de una parte tiene una o varias funciones en un entorno ecológico determinado. A través del tiempo, la estructura puede cambiar junto con su función y su entorno ecológico; por tanto, el análisis del diseño incluye la estructura, la función y la ecología. Si se siguen a lo largo del tiempo, los tres aspectos cambian, y nos ayudan a explicar las modificaciones evolutivas del diseño integral.





**FIGURA 18.3** Evolución de las plumas de vuelo en las aves. Se indican series paralelas estructurales, funcionales y ecológicas. La característica escama de los reptiles proporciona protección contra la abrasión y la desecación en el reptil terrestre. El reptil bípedo se beneficiaba de una escama modificada para termorregular su temperatura corporal. Al escalar los árboles y saltar de rama en rama, habría resultado una ventaja tener escamas expandidas, que retardarían el descenso y aumentarían la distancia del salto. El planeo y el vuelo batido caracterizarían a un organismo aéreo derivado, condiciones que favorecerían a las plumas como estructuras aerodinámicas.

este estudio nuevas y diversas herramientas analíticas, que lo están extendiendo con rapidez. Vamos a centrarnos en las cuatro perspectivas que ofrece la morfología (estructura, función, ecología y evolución), para ver cómo cada una de ellas contribuye al análisis del diseño de los vertebrados, y qué punto de vista nos devuelve.

### Análisis estructural

El análisis de la arquitectura animal, generalmente, comienza con una descripción del organismo o de la parte en cuestión. Si nuestro interés se centra en la alimentación, podríamos esperar comenzar con una cuidadosa descripción de las mandíbulas, los dientes, el cráneo y la articulación de las estructuras craneanas.

Por lo general, esto se hace de una forma directa, mediante la disección cuidadosa del organismo o estudiando partes pequeñas con el microscopio; a partir de estas observaciones, se obtiene una descripción anatómica.

En la práctica, la descripción de la estructura comienza haciendo una selección. Escogemos qué nivel de organización vamos a describir (células, tejidos, órganos) y qué vamos a resaltar. La elección del nivel de estudio es muchas veces un problema de interés personal. La elección de qué se va a describir específicamente se determina mejor considerando qué rasgos estructurales son significativos para las propiedades funcionales de la parte en consideración. Nuestra descripción debe servir para el propósito de nuestro estudio. Si estamos interesados en las líneas de acción muscular, debemos incluir en nuestra descripción los puntos de origen e inserción de los músculos. Si nos interesa la fuerza,



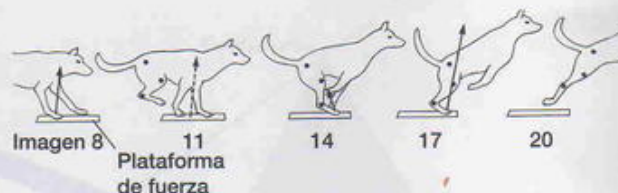
lo que debe incluirse es la descripción del tipo de fibra muscular, y quizás el ángulo que ésta forma con la línea de acción. El análisis descriptivo es una tarea bien delimitada, pero no puede hacerse de forma aislada. El conocimiento de la forma y de la función van unidos. El conocimiento de la función nos ayuda a decidir qué describir. A su vez, la descripción resultante nos proporciona información detallada sobre los elementos que en nuestra hipótesis son fundamentales en cuanto a la función.

Así, esta descripción que hemos producido es en sí misma una hipótesis sobre la estructura observada, y como tal, debe ser comprobada. Por ejemplo, incluso un observador meticuloso puede confundir u omitir caracteres estructurales importantes, lo que puede resultar especialmente problemático en la descripción de fósiles. Algunos pretenden ver evidencias anatómicas de cubiertas pilosas en la superficie de los pterodáctilos; sin embargo, otros lo niegan y sugieren que estas impresiones a modo de pelos en la roca que rodea a los fósiles tienen otra explicación. De forma similar, durante muchos años se ha descrito la presencia de plumas en *Archaeopteryx* por lo que se le ha considerado como un ave, lo que se ha puesto en duda recientemente, afirmándose que las plumas fósiles eran falsas. Ello ha provocado una revisión anatómica del fósil, para falsear la hipótesis comprobándose que la alternativa carecía de fundamento, y se corroboró la hipótesis descriptiva según la cual *Archaeopteryx* tenía plumas.

Incluso en las formas actuales, las descripciones modernas sustituyen a las antiguas. *Amia* ha sido un clásico en las clases de anatomía comparada durante décadas, y le han estudiado generaciones de alumnos. En él se describía la falta de clavícula en la cintura pectoral. Esta descripción tan asentada ha resultado ser falsa, pues aunque el hueso es difícil de localizar, trabajos recientes indican que sí existe realmente.

Otra forma de elaborar hipótesis descriptivas implica la construcción de una secuencia hipotética de sucesos. Glenn Northcutt (1985) adoptó este punto de vista con el estudio de los encéfalos de los vertebrados primitivos. Podía haber examinado los cerebros de los actuales mixines y lampreas, los vertebrados más primitivos de hoy en día, pero temió que pudieran haber sido radicalmente alterados durante su larga historia evolutiva. Si así hubiera sido, ya no representarían una auténtica condición primitiva. También podría haber examinado directamente fósiles de los vertebrados primitivos, pero los detalles internos del encéfalo de los ostracodermos no se han conservado. En vez de todo ello, Northcutt buscó rasgos del cerebro compartidos por los mixines, las lampreas y los gnatostomados, supuso que las características compartidas por todos estos grupos debían haber estado presentes en su antecesor común, y utilizó este conjunto de rasgos para elaborar una descripción hipotética del cerebro de los primitivos vertebrados. Éste fue su punto de referencia cuando analizó los cambios subsecuentes en la «blanda» anatomía interna del encéfalo de los vertebrados.

Aunque la morfología descriptiva no es una espectacular parte de la ciencia, no debe despreciarse la importancia de la descripción en el análisis de la arquitectura animal. Una descripción establece una hipótesis que debe ser analizada más tarde. Si la descripción morfológica es errónea, los consiguientes análisis de la función y el papel ecológico pueden resultar desviados. La morfología descriptiva tiene sus propias implicaciones. El que *Archaeopteryx* tuviese o no plumas no es un asunto trivial. Una descripción de *Archaeopteryx* con plumas implica un tipo de animal bastante diferente al que supone una descripción sin plumas. Las descripciones meticulosas son las piezas fundamentales del análisis del diseño animal.



**FIGURA 18.4** Mecánica del salto en el perro.

Cuando se aplica una fuerza contra una plataforma, se produce una fuerza de reacción (flecha) contra la pata del perro. Esto puede medirse para obtener una indicación de las fuerzas que actúan sobre los elementos estructurales del esqueleto durante el salto.

Basado en las investigaciones de R. McNeil Alexander.

## Análisis funcional

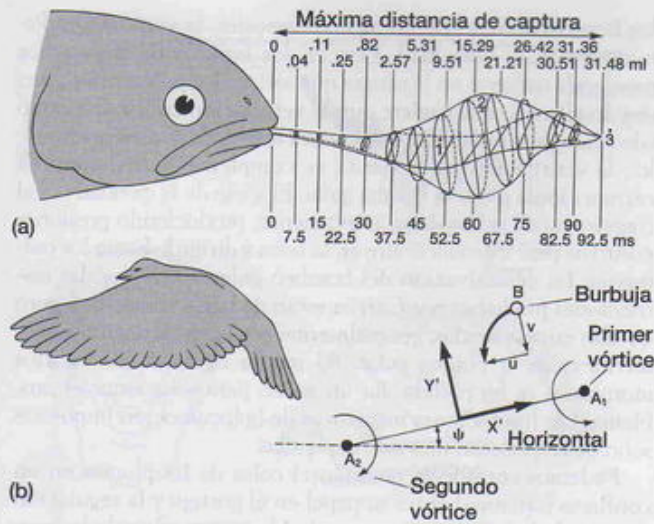
### ¿Cómo funciona?

Un análisis funcional plantea la pregunta «¿cómo funciona?» Para algunos, esta pregunta da vida a la anatomía descriptiva, y se consideran a sí mismos como morfólogos funcionales. Para estudiar la función, los morfólogos funcionales toman prestadas las herramientas analíticas de la ingeniería y de la física y abordar así la biomecánica de la función animal. La fisiología también figura en primera fila del análisis funcional de muchos sistemas de los vertebrados. Con estos útiles analíticos, se pueden descifrar las relaciones mecánicas o fisiológicas entre los elementos estructurales.

Las fuerzas que actúan sobre las estructuras cuando éstas están en funcionamiento pueden a veces medirse directamente. Por ejemplo, Lanyon (1974) adhirió medidores de tensión a los huesos para registrar fluctuaciones en las fuerzas durante el esfuerzo. Alexander (1974) midió las fuerzas que producía un perro al saltar sobre una plataforma (Fig. 18.4). Como las fuerzas de reacción en el perro deben igualar a las de la plataforma, Alexander pudo evaluar el esfuerzo soportado por las extremidades del perro.

La natación en el agua o el vuelo en el aire plantean problemas de mecánica de fluidos. Van Leeuwen (1984) realizó una aproximación al estudio de la mecánica de fluidos en la alimentación de los peces. Colocó pequeñas esferas de poliestireno en el agua en que se alimentaban los peces, y filmó lo que ocurría. Durante la alimentación por succión, las esferas cercanas se aceleraron junto con el alimento capturado. A partir de sus patrones de movimiento, van Leeuwen pudo calcular la velocidad del agua que entra en la boca y cartografiar el área circundante de la que proceden (Fig. 18.5a). Para estudiar el vuelo lento de las aves hacia delante, Spedding, Rayner y Pennycuik (1984) produjeron pompas de jabón llenas de helio, de flotación neutra, y las situaron en la ruta de una paloma en vuelo. Se tomaron fotografías durante el vuelo del ave a través de la nube de burbujas, para registrar el efecto del batido de las alas sobre aquéllas en la estela del ave (Fig. 18.5b). Los torbellinos formados por las burbujas demostraron que la estela está formada por pequeños vórtices anulares, pero sorprendentemente, las fuerzas implicadas en los patrones observados no eran suficientes para producir la elevación que proporcionan las alas. Parecía ser



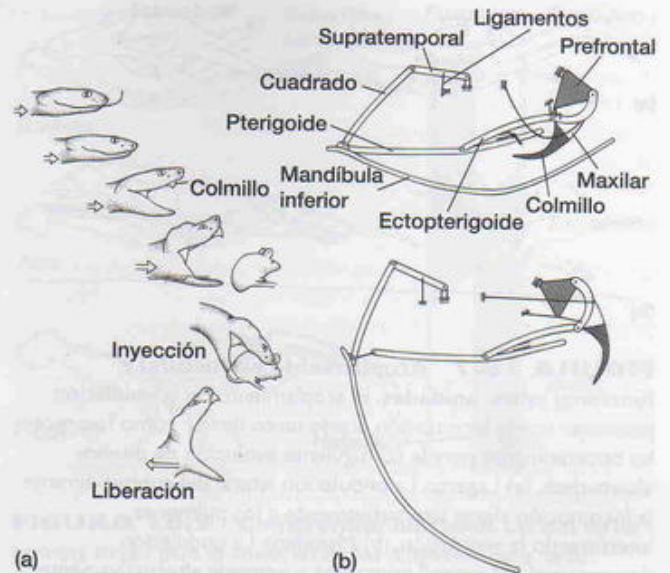


**FIGURA 18.5 Mecánica de fluidos.** (a) Una trucha alimentándose. Unas pequeñas esferas de poliestireno flotando con la comida responden a la succión desarrollada cuando la trucha se alimenta. El análisis de los movimientos de estas esferas revela el volumen de agua introducida en la boca y la forma del pulso de agua que lleva el alimento. (b) Vuelo lento de una paloma. Las pompas llenas de helio giran en un vórtice cuando la paloma vuela a través de ellas (izquierda). Este patrón puede usarse para calcular los componentes del movimiento que produce el batido de las alas y el momento que liberan (derecha).  $A_1$  y  $A_2$  son las secciones transversales de los vórtices producidos por los batidos alares. Los movimientos de una pompa seleccionada (B) se muestran como los componentes  $u$  y  $v$  de un eje  $X'Y'$ , entre los centros de los vórtices. Los vórtices de la estela están inclinados un ángulo,  $\psi$ , con respecto a la horizontal.

Modificado de van Leeuwen, 1984.

aproximadamente la mitad de lo necesario para transportar el peso corporal del ave, pero el animal podía volar, y de hecho lo hacía. Esto refuerza la idea de que el diseño animal a veces es incomprensible, difícil de analizar y lleno de sorpresas que conmueven ideas preconcebidas.

Este tipo de análisis da lugar a un modelo de forma y función que representa los elementos estructurales y funcionales primarios de la parte en estudio. Este modelo de forma y función se compara entonces con observaciones directas de la parte estudiada en funcionamiento. Por ejemplo, el modelo de unión cinemática de la mandíbula de una víbora acuática se comparó con una película de alta velocidad de un ataque real, para ver si el modelo reproducía fielmente la rotación del colmillo durante la picadura (Fig. 18.6a,b). El movimiento y el control de los elementos en el modelo encajaban con los de la serpiente. Lombard y Wake (1976) propusieron un modelo morfofuncional para la protrusión de la lengua de las salamandras, y predijeron que el músculo rector cervicis profundus era responsable de la retracción de la lengua. Cuando se cortó el músculo, el animal no fue capaz de retraer la lengua, lo que corroboró su predicción. Zweers (1982) propuso un modelo morfofuncional para el sistema de bebida de las palomas. Predijo que el esófago del ave introducía el agua por succión, y lo comprobó insertando una fístula en el esófago que le impedía desarrollar la presión nega-



**FIGURA 18.6 Modelos morfofuncionales.** (a) El ataque real de una serpiente venenosa indica la secuencia de sucesos que producen la salida de los colmillos, la inyección del veneno y la suelta de la presa. (b) El modelo cinemático de las mandíbulas simula los elementos estructurales y las funciones mandibulares. La precisión del modelo morfofuncional se compara con la secuencia de sucesos reales.

Según Kardong.

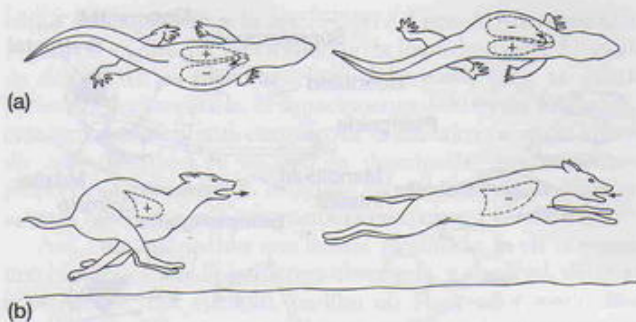
tiva necesaria para producir tal succión. Sin embargo, la paloma pudo continuar bebiendo, lo que rechazó el modelo morfofuncional de Zweers. Las palomas bombean el agua, no la succionan (Zweers, 1992).

Las relaciones entre la forma y la función se pueden esquematizar para ilustrar las influencias mutuas entre las unidades del organismo. Las partes estrechamente ligadas constituyen una *unidad funcional*. Las mandíbulas de un tiburón están unidas estructuralmente para la alimentación; los elementos de las extremidades de un caballo, para el soporte y la locomoción; los huesos de las alas de un ave, para el vuelo; las alas de un pingüino, para nadar. Pero cada una de estas unidades funcionales está también conectada e integrada con otras partes del cuerpo, para proporcionar unidad al funcionamiento general del organismo. Esta malla de relaciones en y entre unidades funcionales de un organismo supone ciertas limitaciones internas para las estructuras. Estas limitaciones son necesarias para mantener la integridad funcional de una parte, y asegurar el funcionamiento general. Pero también restringen los posibles cambios, y por tanto limitan, o al menos disminuyen también el curso de los consiguientes sucesos evolutivos. De esta forma, la unión de la forma y la función parece afectar a la evolución.

### Acoplamiento funcional, compromiso funcional

La boca de la salamandra sirve tanto para la respiración (ventilación de los pulmones) como para la alimentación (captura de presas). Las salamandras pletodóntidas carecen de pulmones





**FIGURA 18.7 Acoplamiento estructural y funcional entre unidades.** El acoplamiento de la ventilación pulmonar con la locomoción puede tanto limitar como favorecer las oportunidades para la consiguiente evolución de diseños alternativos. (a) Lagarto. La ondulación lateral del cuerpo durante la locomoción afecta alternativamente a los pulmones, interfiriendo la ventilación. (b) Mamífero. La ondulación dorsoventral del cuerpo comprime y expande alternativamente los pulmones, contribuyendo a la exhalación y a la inhalación. Los símbolos más y menos indican respectivamente las presiones positivas y negativas sobre los pulmones (líneas de trazos).

Basado en las investigaciones de D. Carrier, 1987.

y dependen por completo de la respiración cutánea. En este grupo, al carecer de pulmones, la boca ya no participa en la respiración. La respiración y la alimentación no están relacionadas en este grupo. Las mandíbulas de los pletodóntidos están casi exclusivamente al servicio de la alimentación y son de diseño bastante diferente del de otras salamandras. Los elementos hioideos, que se necesitaban para la ventilación pulmonar, se han perdido.

Carrier (1987) ha opinado que en algunos tetrápodos existe un acoplamiento funcional entre la locomoción y la respiración. Por ejemplo, cuando un lagarto corre, se dobla lateralmente, comprimiendo de forma alterna los pulmones izquierdo y derecho. El aire se puede bombear adelante y atrás entre los pulmones, pero entra poco aire nuevo para reemplazar al aire gastado (Fig. 18.7a). Por el contrario, un mamífero al galope comprime primero y expande después sus dos pulmones simultáneamente. Esto produce que la inhalación y la exhalación se sincronicen con las flexiones del cuerpo (Fig. 18.7b). Carrier argumentó que en los tetrápodos ancestrales, al igual que en los lagartos modernos, una locomoción rápida y prolongada interfería con la respiración; este acoplamiento funcional constreñía la consiguiente evolución. Los descendientes ectotérmicos de los tetrápodos ancestrales se especializaron en explosiones de actividad basadas en el metabolismo anaerobio, pero tales restricciones impidieron modos de locomoción más activos. Por otra parte, las aves y los mamíferos proceden de antecesores que desarrollaron cambios morfológicos para soslayar estos impedimentos y permitir a los tetrápodos endotermos adoptar una locomoción mantenida y basada, en parte, en el metabolismo aerobio.

El reconocimiento de este impedimento inspiró la reconsideración de trabajos anteriores y nuevas investigaciones sobre

los lagartos corredores. En algunas especies, la ventilación disminuye con la velocidad. Pero en los lagartos monitores, los niveles de oxígeno en la sangre que sale de los pulmones siguen siendo altos, lo que sugiere que la ventilación continúa siendo adecuada para mantener una carrera sostenida. En estos animales, la ventilación pulmonar se ve complementada durante la carrera rápida por una bomba gular. El suelo de la cavidad bucal (región gular) sube y baja activamente, produciendo presiones positivas para introducir aire en la boca y dirigirlo hacia los pulmones. La desactivación del bombeo gular revela que las restricciones predichas por Carrier están de hecho presentes, pero quedan enmascaradas, generalmente, por la eficaz acción suplementaria de la bomba gular. Al menos aquí, en los lagartos monitores, se ha podido dar un rodeo para solucionar el problema. Las limitaciones mecánicas de la locomoción impuestas sobre la respiración han sido superadas.

Podemos considerar también el color de las plumas en un conflicto funcional entre su papel en el cortejo y la regulación térmica de la temperatura corporal. Algunos machos de las aves muestran elaboradas exhibiciones de plumas de colores, brillantemente ornamentadas, durante el cortejo ante las hembras, para obtener de ellas respuestas favorables y ventajas reproductoras. Pero además de su papel en el cortejo, las plumas también absorben una valiosa radiación solar en los días frescos para calentar el cuerpo, o reflejan el exceso de radiación en los días cálidos para evitar el sobrecalentamiento. Los dos papeles biológicos, cortejo y termorregulación, pueden entrar en conflicto. Las plumas brillantemente coloreadas que impresionan a las hembras pueden también reflejar la radiación solar útil, que calienta un cuerpo frío. A veces no hay una forma de conjugar papeles biológicos competidores en conflicto. El diseño biológico es un equilibrio de compromisos entre funciones biológicas.

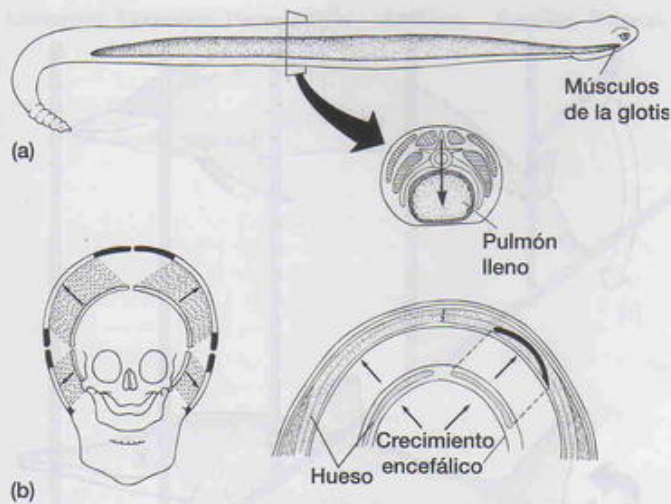
## Funciones múltiples

Es probable que cualquier estructura tenga múltiples funciones, y su diseño es un compromiso entre ellas. Las plumas de las aves sirven para volar, pero también aíslan y pueden tener colores que exhibir durante el cortejo. Las plumas de la cola del pavo son útiles para el cortejo, pero en realidad pueden estorbar el vuelo. Las mandíbulas de las serpientes atrapan presas, pero las articulaciones óseas deben ser móviles para poder tragarlas. Los machos de cabra montés utilizan sus cuernos durante el combate mientras se dan topetazos, pero la curvatura de los cuernos también es una exhibición visual para otros machos. Las extremidades del guepardo le llevan rápidamente en persecución de sus presas, pero también son los instrumentos que le permiten derribarlas cuando las alcanza.

Todas las funciones de una estructura deben ser examinadas, porque cada función tiene su influencia en el diseño. El tracto digestivo de los vertebrados tiene un papel central en la digestión, pero también aloja tejido linfático y es, por tanto, parte del sistema inmunitario. Las paredes del ciego, como la mayor parte del tubo digestivo, tienen tejido linfático. El apéndice vermiforme del hombre es homólogo del ciego, pero muy reducido, lo que ha conducido a muchos a pensar que es un mero vestigio, sin función alguna. Ciertamente, el apéndice ha perdido una función fundamental, la digestión de la celulosa, pero no las ha perdido todas, porque sigue teniendo tejido linfático.

Las estructuras también tienen un papel en los que Melvin Moss (1962) ha definido como *matriz funcional*. El pulmón de



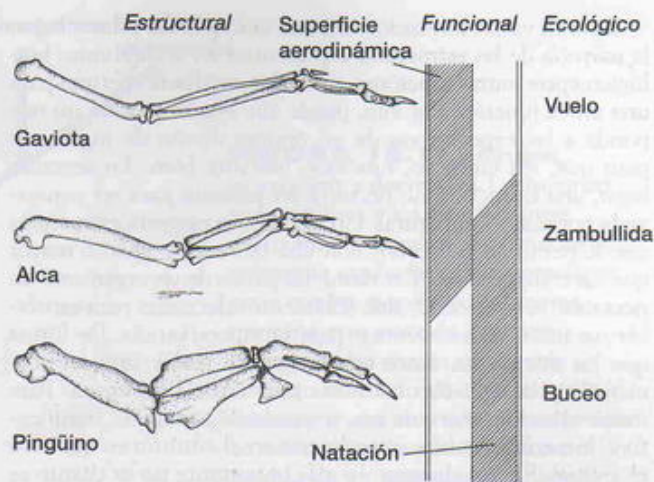


**FIGURA 18.8** Matrices funcionales. Además de servir a sus funciones primarias, la mayoría de las estructuras internas soportan los tejidos adyacentes. (a) Vistas sagital (arriba) y en sección transversal (abajo) de una serpiente. Pequeños músculos cierran la abertura glotidea hacia los pulmones entre respiraciones. El peso del cuerpo de la serpiente descansa sobre el pulmón alargado e inflado, que soporta la masa corporal (flecha). (b) Vistas frontal (izquierda) y en sección transversal (derecha) del cráneo y el cerebro humanos en desarrollo. El cerebro en crecimiento empuja a los elementos óseos hacia fuera (flechas). Estos huesos crecen en compensación por sus márgenes (sombreado) para mantener el contacto y dar lugar a una caja craneana estructuralmente completa.

Basado en la investigación de M. Moss, 1962.

los mamíferos, por ejemplo, interviene en el intercambio de gases, pero también soporta la caja torácica y los tejidos adyacentes. Si se extirpa un pulmón, las costillas de ese lado tienden a deformarse porque pierden el «molde» interno que constituía el pulmón. El pulmón de las serpientes es otro ejemplo. En los ofidios, el largo pulmón tubular llega hasta el centro del cuerpo. Su principal función es la respiración, pero también sostiene y da forma al cuerpo del animal. Las serpientes carecen de esternón que cierre la caja torácica y, por supuesto, no tienen extremidades que soporten el cuerpo; por tanto, la mayor parte del peso corporal descansa sobre el pulmón inflado (Fig. 18.8a). Un ejemplo más lo constituye el cerebro de los mamíferos. Conforme el encéfalo crece durante el desarrollo, la envuelta externa formada por los huesos del cráneo se adapta a su forma en expansión (Fig. 18.8b). Si se manifiestan defectos congénitos durante el crecimiento y el encéfalo se superdesarrolla o infradesarrolla, también queda consiguientemente afectada la caja craneana. Así, los pulmones, encéfalos y otros órganos constituyen matrices sobre las que se conforman otros elementos.

Ninguna estructura puede servir a todas sus funciones por igual, porque las demandas funcionales son muchas veces contradictorias. Por ello son de esperar compromisos en el diseño. Muchas aves marinas, como las alcas, utilizan sus alas para volar



**FIGURA 18.9** Compromiso funcional. Las alas de las gaviotas sirven para el vuelo; las de los pingüinos, para nadar. Como resultado, las exigencias de unas y otras son bastante diferentes, lo que se refleja en su diseño. El alca, que vuela pero también usa sus alas bajo el agua, es morfológicamente intermedia. El diseño de sus alas es un compromiso entre estas diferentes demandas mecánicas.

y para maniobrar bajo el agua en persecución de los peces. En comparación con las aves costeras como las gaviotas, que usan sus alas muy poco para nadar, las alas de las alcas son cortas y robustas. Sin embargo, en comparación con los pingüinos, que no utilizan sus alas para volar, las alas de las alcas tienen una construcción ligera. Entre estos dos extremos, el ala del alca tiene un diseño intermedio (Fig. 18.9).

El compromiso en el diseño puede producirse en un solo sexo si su papel biológico plantea necesidades específicas. La pelvis humana es un ejemplo. En las hembras, el canal del parto es necesariamente ancho, para permitir el paso de la gran cabeza del neonato durante el parto. Sin embargo, este ensanchamiento de las caderas para aumentar el canal del parto produce una separación de las extremidades inferiores hacia los lados de la línea media del tronco. En consecuencia, los miembros no están tan bien colocados bajo el peso del cuerpo que deben soportar. Esto produce una tendencia a la carga asimétrica de las extremidades, lo que aumenta las posibilidades de someter a los huesos a sobreesfuerzo. El diseño de las caderas en las mujeres parece representar un compromiso entre las demandas de la locomoción y las necesidades reproductoras.

## Rendimiento

Si el estudio de la función nos dice cómo funciona una parte, el estudio del rendimiento responde a la pregunta ¿funciona bien? Una forma de medir el rendimiento es comparar la estructura con una simulación por ingeniería que desempeñe la misma función. Si el modelo de ingeniería representa el mejor diseño teóricamente posible, puede considerarse como un *diseño óptimo*. La diferencia de rendimiento entre la estructura real y el modelo real representaría la diferente eficacia.



Existen varias limitaciones a este enfoque. En primer lugar, la mayoría de las estructuras representan un compromiso biológico entre varias funciones antes que un diseño óptimo para una única función. Por ello, puede que una estructura no responda a las expectativas de un óptimo diseño de ingeniería pero que, sin embargo, funcione bastante bien. En segundo lugar, una estructura no necesita ser perfecta para ser conservada por selección natural. Un organismo necesita estructuras que le permitan sobrevivir con una frecuencia igual o mayor que sus competidores. Por tanto, las partes de un organismo no necesitan ser perfectas, sino solamente adecuadas para satisfacer sus necesidades mínimas para la supervivencia. De forma que las diferencias entre una estructura real y otra teóricamente óptima pueden no tener importancia biológica. Para medir el rendimiento de una forma biológicamente significativa, la estructura debe considerarse en el entorno en que vive el animal. Eventualmente, lo más importante no es cuánto se acerca una estructura a un óptimo teórico, sino si funciona bien en las condiciones ecológicas en que realmente se desenvuelve.

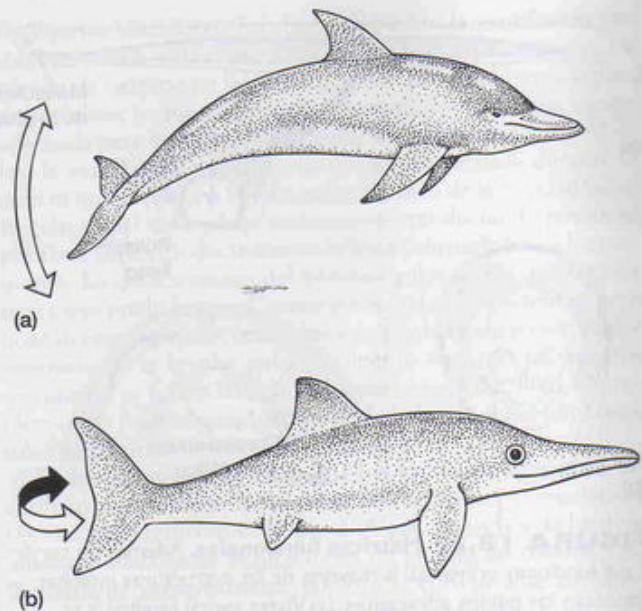
## Análisis ecológico

Los animales actuales están más o menos adaptados a los entornos reales en los que residen. Para completar un análisis de arquitectura animal, los organismos deben estudiarse en sus entornos reales para ver qué papeles biológicos tienen sus estructuras. Observar cómo se usa una parte nos ayuda a comprender por qué ha sido diseñada así. Las largas patas de una jirafa incrementan la longitud de la zancada y, en consecuencia, podría esperarse que aumentarían la velocidad de la carrera. Pero en vez de ello, un análisis ecológico mostraría que el valor primario para la supervivencia que tienen las patas largas de una jirafa es levantar el cuerpo bien por encima del suelo para, conjuntamente con el largo cuello, poder ramonear la vegetación inalcanzable para otros animales competidores de patas cortas. Los estudios de campo comienzan a menudo con información básica sobre migraciones, dietas, patrones de reproducción y demás, pero pueden extenderse a estudios experimentales que comprueben las ideas sobre los papeles que tienen las estructuras concretas en la vida de un organismo.

## Análisis evolutivo

### Limitaciones históricas

Algunos morfólogos estudian la estructura, la función y la ecología de un organismo, y consideran que ello es una base suficiente para analizar el diseño animal. Sin embargo, lo que falta es la historia de la que procede el diseño, es decir, su origen evolutivo. La historia que hay detrás de una estructura debe incluirse en el análisis del diseño; de otra forma no podríamos responder a la pregunta de por qué este diseño en particular es característico de este organismo. Supongamos que analizamos la forma y la función de las colas de un delfín y de un ictiosaurio. Más tarde podríamos relacionarlas con el ambiente del delfín y con el supuesto entorno del ictiosaurio. Pero nuestro análisis no explicaría por qué la aleta del delfín es *horizontal* mientras que la del ictiosaurio es *vertical* (Fig. 18.10a,b). Estas diferencias parecen resultar de los diferentes trasfondos evolutivos de estos animales. Los delfines descienden de mamíferos terrestres en los que la locomoción incluía flexiones



**FIGURA 18.10 Diseños convergentes.** Tanto los delfines (a) como los ictiosaurios (b) están diseñados para vivir en hábitat acuáticos similares. Sin embargo, la orientación de las aletas caudales es horizontal en los delfines y vertical en los ictiosaurios. Estas diferencias se explican probablemente por las distintas historias evolutivas de las que proceden, y no por factores funcionales o ecológicos exclusivamente.

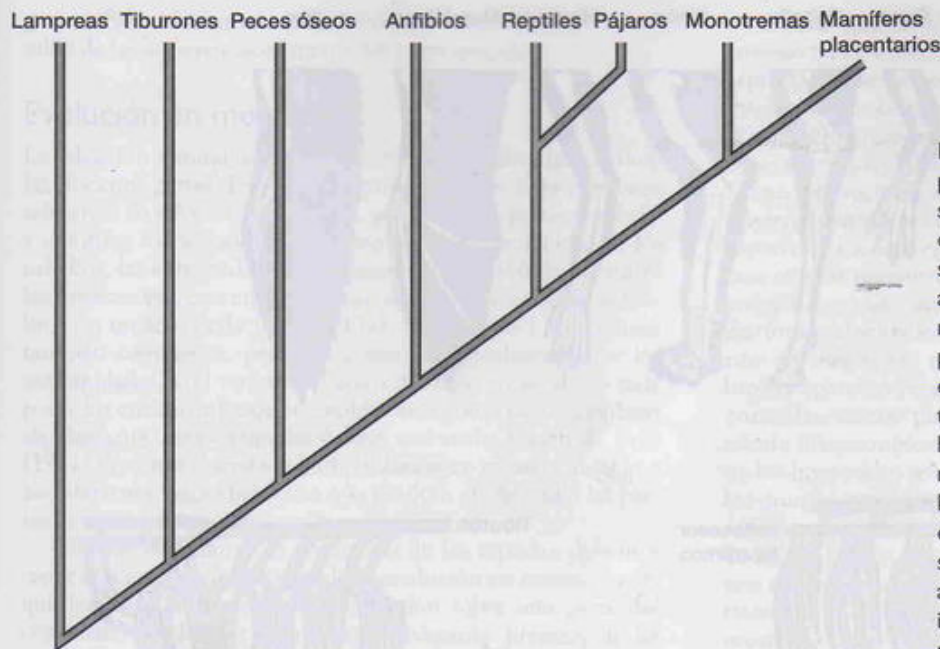
verticales de la columna vertebral. Los ictiosaurios procedían de reptiles terrestres que utilizaban ondulaciones horizontales de la columna vertebral. Cuando los delfines y los ictiosaurios se adaptaron a los ambientes acuáticos, desarrollaron aletas horizontales y verticales, respectivamente. Estas orientaciones aprovecharon los patrones preexistentes de movimiento de la columna vertebral. La historia pasada limita la dirección futura de los cambios estructurales y funcionales. Si no incluimos una dimensión histórica en nuestro análisis estructural, estamos limitando nuestra capacidad para explicar las diferencias en el diseño de los organismos.

### Primitivo y avanzado

Ya hemos visto que los términos *primitivo* y *avanzado* se usan respectivamente para distinguir especies que aparecen pronto en un linaje filogenético de las que aparecen tarde. Pero debemos repetir de nuevo que estos términos son una elección desafortunada, porque favorecen la idea de que «avanzado» también significa «mejor». Parece muy útil sustituir el término *avanzado* por *derivado*. Las especies primitivas son las que retienen los antiguos caracteres presentes en los primeros miembros del linaje. Las especies derivadas tienen rasgos modificados, y representan un alejamiento de la condición primitiva (Fig. 18.11).

Sin embargo, sustituir los términos no eliminará por completo la idea equivocada de que las especies en evolución se hacen progresivamente mejores, porque el error no está en las palabras sino en el concepto que muchos de nosotros tenemos de la evolución. Muchos estudiantes suponen que la evolución





**FIGURA 18.11 Grupos primitivos y derivados.** Las lampreas son primitivas, y los mamíferos son derivados o avanzados, pero esto significa solamente que las lampreas aparecieron antes que los mamíferos. La lamprea mantiene gran parte de la anatomía primaria de los grupos ancestrales; sin embargo, ha estado ahí durante mucho tiempo, y en ese intervalo probablemente ha sufrido cambios considerables en muchos de sus sistemas. A su modo, la lamprea está altamente adaptada a su entorno y su modo de vida, por lo que sería un error pensar que está poco adaptada, o que su diseño corporal es imperfecto comparado con el de un mamífero.

está gobernada por los mismos propósitos que los cambios tecnológicos. Las invenciones humanas son generalmente progresivas; intentan hacernos la vida mejor: los antibióticos mejoran la salud; los trenes viajan más rápidos que los caballos, y los aviones más que los trenes. Los ordenadores han sustituido a los ábacos, y éstos a contar con los dedos. Ciertamente, hay un precio que pagar en contaminación y encarecimiento de los recursos, pero la mayoría de la gente considera estos cambios tecnológicos como mejoras progresivas, es decir, se vive mejor.

Pero ésta no es la forma correcta de considerar las innovaciones biológicas. Los mamíferos no mejoran a los reptiles, ni éstos a los anfibios, ni los anfibios a los peces. Cada taxón representa una forma distinta, pero no necesariamente mejor, de enfrentarse a las demandas para la supervivencia. Cada grupo está igualmente bien adaptado a los problemas y estilos de vida necesarios para sobrevivir. Los grupos avanzados no están mejor adaptados que los grupos primitivos.

Esta idea de progreso es un obstáculo profundo y difícil de superar, incluso para los científicos. Al describir la evolución de los arcos aórticos en el Capítulo 12, señalé que muchos científicos sucumben a la idea errónea de que los arcos aórticos, la incompleta tabicación interna del corazón y los pulmones de los peces pulmonados representan estructuras imperfectas. Esta supuesta imperfección es tolerable en animales «primitivos». Se creía que las corrientes sanguíneas oxigenada y desoxigenada se mezclaban, lo que constituía un problema sin resolver hasta que aparecieron grupos avanzados como las aves y los mamíferos. Como se regocijaba un morfológico, la «solución perfecta» se alcanzó en los estados avanzados de las aves y los mamíferos, aunque concedía que los peces pulmonados y los anfibios habían hecho ciertos progresos en separar las dos corrientes sanguíneas.

Investigaciones recientes muestran que, de hecho, hay muy poca mezcla de estas corrientes, pero la cuestión es más sutil. El error consiste en considerar a los peces pulmonados y a los anfi-

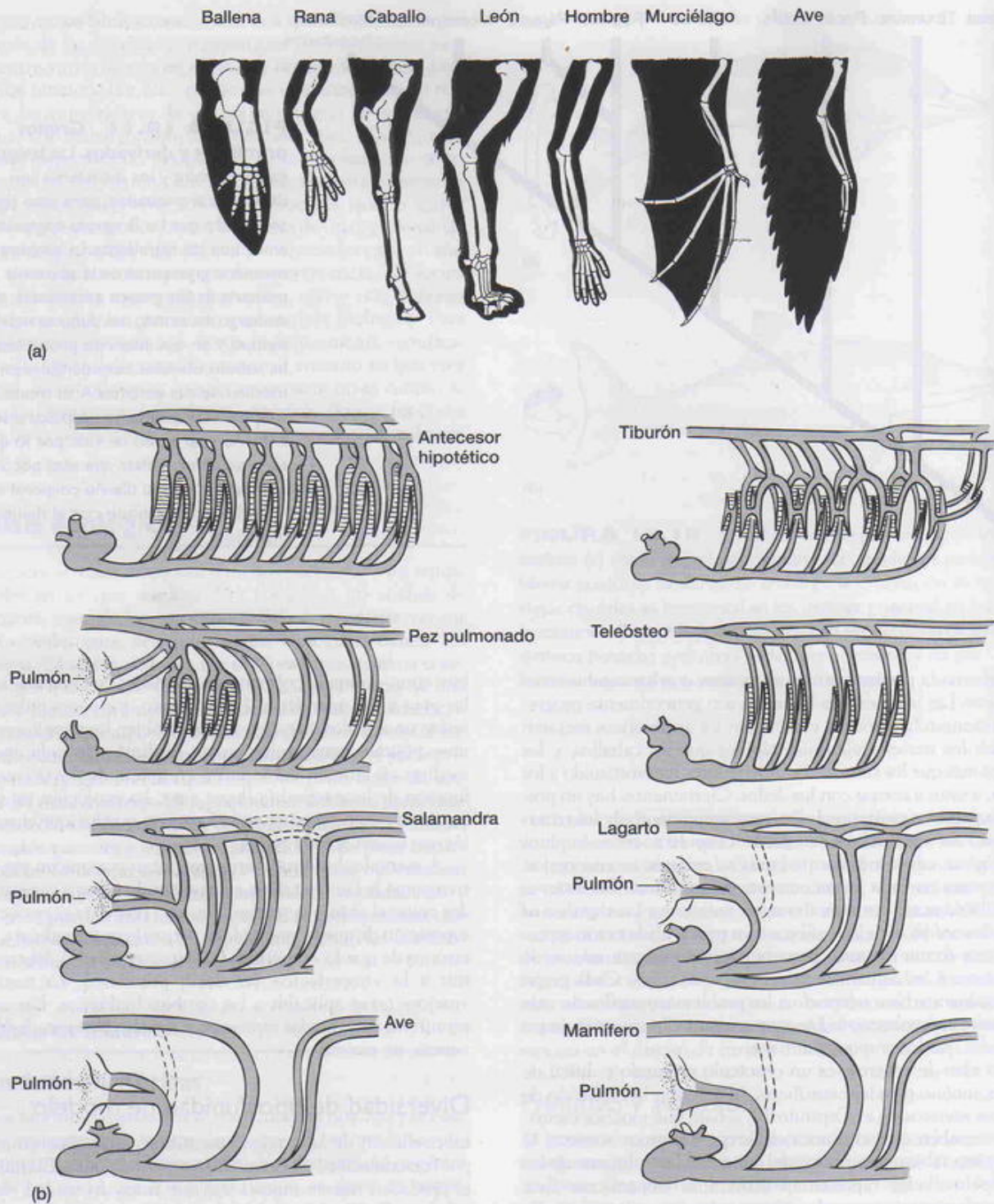
bios como animales pobremente diseñados en comparación con las aves y los mamíferos. Por supuesto, los peces pulmonados serían unos malos mamíferos, pero también los mamíferos serían unos pésimos peces pulmonados. El diseño de cada uno debe medirse en función del entorno en que se desenvuelve, no en función de lo que podría llegar a ser. La evolución no mira al futuro. No es progresiva en la forma en que los cambios tecnológicos hacen la vida mejor.

A menudo, los estudiantes preguntan por qué un pez primitivo como la lamprea sigue sobreviviendo junto a peces avanzados como el atún o la trucha. Tras esta pregunta se encuentra la suposición de que lo avanzado es mejor, lo que conduce a la idea errónea de que lo «superior» (es decir, avanzado) debería sustituir a lo «imperfecto» (es decir, primitivo). La noción de «mejor» no es aplicable a los cambios biológicos. Las especies primitivas y avanzadas representan formas *diferentes* de supervivencia, no *mejores*.

### Diversidad de tipos/unidad de modelo

La evolución de la arquitectura animal generalmente procede por remodelación, no por nuevas construcciones. Ciertamente, se producen nuevas mutaciones que traen diversidad «fresca», pero su efecto es generalmente modificar una estructura existente, antes que sustituirla por otra completamente nueva. Como resultado, las especializaciones anatómicas que caracterizan a cada grupo son modificaciones de un patrón subyacente común. Es unidad de diseño y diversidad de ejecución, como dijo T. H. Huxley en 1858. El ala de las aves es una extremidad anterior de tetrápodo modificada, que a su vez es una aleta de pez modificada (Fig. 18.12a). De forma semejante, hemos visto la diversidad de arcos aórticos que derivan de un esquema básico de seis arcos (Fig. 18.12b). Los cinco sacos faríngeos básicos son el origen común de varias glándulas, y el tubo digestivo básico resulta diversificado en regiones especializadas en los distintos





**FIGURA 18.12** Diversidad de tipos/unidad de diseño. (a) Las extremidades anteriores de siete vertebrados muestran su gran diversidad, pero todas ellas son modificaciones de un patrón común subyacente. (b) Los arcos aórticos de varios grupos son bastante diferentes; sin embargo, parecen derivar de un patrón común de seis arcos.

(a) Según Mayer; (b) según Goodrich.



grupos. Este carácter remodelador de la evolución es el responsable de las semejanzas estructurales entre grupos.

## Evolución en mosaico

La selección natural actúa sobre organismos individuales. Pero las distintas partes del mismo organismo están bajo presiones selectivas de diferente intensidad, por lo que las partes cambian a distintas velocidades. Por ejemplo, en la evolución de los caballos, las extremidades cambiaron considerablemente entre los antecesores, con cuatro o cinco dedos, y los caballos actuales, con un solo dedo (Fig. 18.13a). Los dientes y los cráneos también cambiaron, pero quizá menos radicalmente que las extremidades, y el tamaño relativo del cerebro se alteró muy poco. En cualquier linaje en evolución, algunas partes cambian rápidamente, otras despacio y otras casi nada. Gavin de Beer (1951) denominó a este patrón *evolución en mosaico*, debido a las diferentes velocidades con que resultan modificadas las partes de un organismo en una línea filogenética.

Cuando estudiamos la evolución de las especies debemos tener en cuenta este carácter de la evolución en mosaico, porque las presiones selectivas que actúan sobre una parte del organismo pueden ser de intensidad bastante diferente de las que lo hacen sobre otra. Por ejemplo, el avanzado grupo de serpientes, los Cenofidios, incluyen una familia de especies generalmente no venenosas, los Colúbridos, y dos familias de serpientes altamente ponzoñosas, derivadas independientemente de las anteriores: los Vipéridos (víboras y víboras de foseta) y los Elápidos (cobras, serpientes marinas y otras). En la evolución de las especies venenosas a partir de antecesores no venenosos, el aparato mandibular ha sufrido modificaciones bastante extensas, convirtiéndose en el aparato para la liberación de las toxinas producidas en las glándulas venenosas especializadas (Fig. 18.13b). Sin embargo, otras partes han cambiado mucho menos dramáticamente. Las vértebras de las serpientes venenosas sólo cambian ligeramente con respecto a las de sus antecesores no venenosos. La estructura básica de las escamas no ha cambiado en absoluto. Debido a estas distintas velocidades evolutivas, nuestra percepción del ritmo de la evolución en un grupo puede verse falseada por el sistema particular que estemos estudiando.

No reconocer la naturaleza en mosaico de la evolución ha conducido a lo que podríamos llamar la **falacia del eslabón perdido**. Se trata de la esperanza errónea de que las especies evolutivamente intermedias deberían encontrarse, en todos los aspectos, a medio camino entre el grupo antecesor y el descendiente. Por ejemplo, *Archaeopteryx*, de mediados del Jurásico, ciertamente se encuentra en la transición entre los reptiles por una parte y las aves modernas por otra. Pero no es intermedio entre ambos grupos en todos los aspectos. Tenía alas con plumas y una fúrcula como sus descendientes, las aves, pero todavía poseía dientes y extremidades posteriores como las de los antecesores reptilianos de los que procedía. Un ejemplo vivo de evolución en mosaico es el ornitorrinco de Australia (Fig. 18.14). En ciertos aspectos, es especializado. Tiene pies palmados, un espolón en sus patas traseras y un ancho pico. En otros, la evolución se ha rezagado. La cintura pectoral retiene elementos (por ejemplo, patentes coracoides, interclavícula y procoracoides) de sus antecesores tetrápodos, y la reproducción, como en la mayoría de los reptiles, presenta un huevo con cáscara. Desde otro punto de vista, la evolución ha sido rápida. Las escamas reptilianas han dado paso al pelo, y las crías se alimentan mamando.

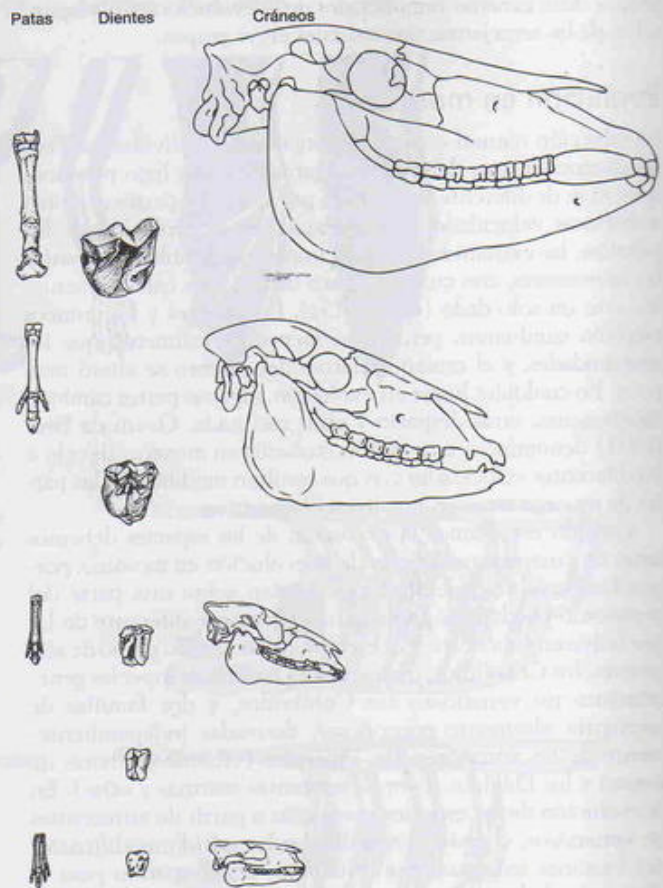
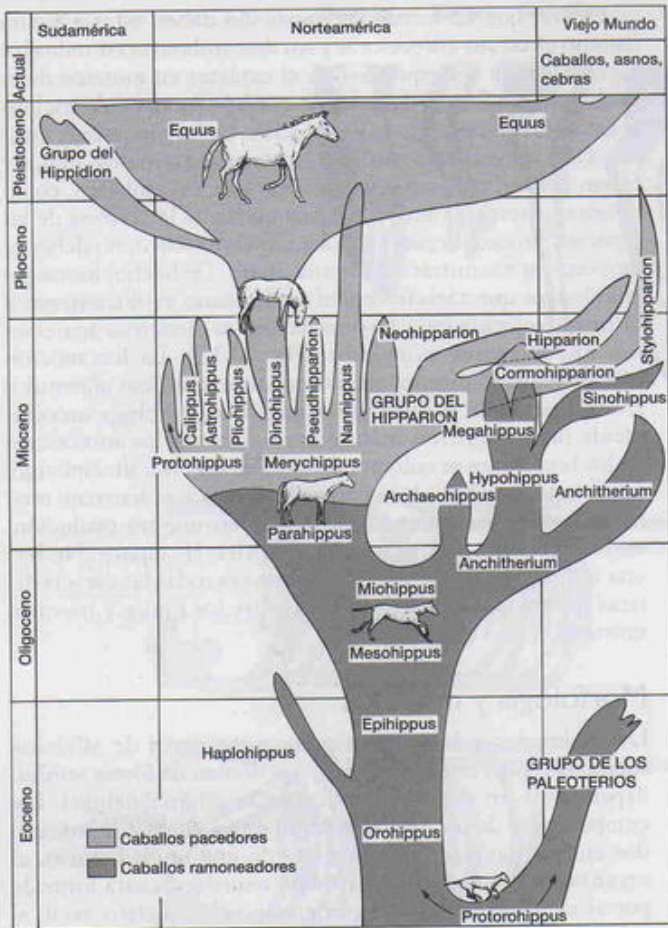
Esperar que las formas de transición deben estar a medio camino entre sus antecesores y sus descendientes en todos los aspectos no se corresponde con el carácter en mosaico de la evolución. La falacia del eslabón perdido ha afectado incluso al estudio de nuestra propia evolución. Se ha supuesto la existencia de un «eslabón perdido», intermedio entre los simios y *Homo sapiens*, pero no se ha encontrado. Sin embargo, como nuestra historia evolutiva, al igual que la de la mayoría de las especies, procede según la evolución en mosaico, no deberíamos esperar encontrar tal intermediario. De hecho, los rasgos anatómicos que caracterizan al ser humano evolucionaron a distintas velocidades, y las características modernas aparecieron en diferentes momentos (Fig. 18.15). La locomoción bípeda apareció pronto, quizás en *Australopithecus afarensis* o antes. Las manos prensiles, los pulgares oponibles y una clavícula firme surgieron incluso antes, cuando los antecesores de los homínidos se columpiaban de los árboles; sin embargo, los grandes cerebros, los cuerpos lampiños y el lenguaje articulado aparecieron mucho más tarde en nuestra evolución, en *Homo habilis*, *H. erectus* y el primitivo *H. sapiens*. No hay una única especie ancestral que poseyera todas las características intermedias en la transición entre los simios y nosotros mismos.

## Morfología y módulos

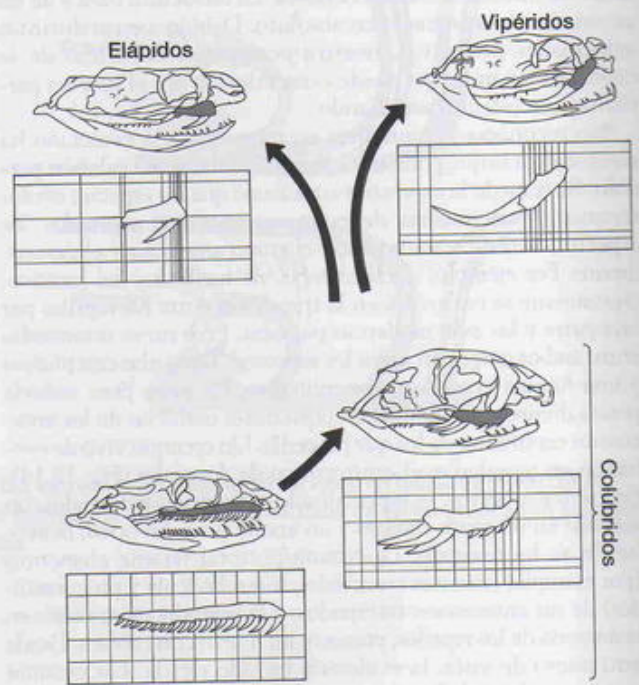
Los embriones y los adultos están compuestos de módulos, subunidades del organismo total que actúan de forma semiindependiente en cuanto a su desarrollo y funcionalidad. Los componentes de un mismo módulo están altamente integrados entre sí, aunque forman parte de una unidad mayor, el organismo. Por ejemplo, el sistema esquelético está formado por al menos tres módulos principales: el esqueleto axial, el cráneo y los elementos de las extremidades (Fig. 18.6a-c). Dentro del sistema esquelético, las extremidades se forman bajo la influencia de señales y controles internos que residen en el propio primordio de la extremidad. En el sistema musculoesquelético hay módulos altamente integrados. En los tetrápodos primitivos, el eje corporal y las cuatro extremidades actúan como una unidad integral durante la locomoción (Fig. 18.16d). Sin embargo, muchos dinosaurios y los terópodos eran bípedos sin problemas. En ellos, las extremidades posteriores y la cola constituían la unidad funcional (Fig. 18.16e). Pero las aves, que surgieron de tales ancestros, poseen tres módulos locomotores. Sus extremidades anteriores adquirieron funciones locomotoras como alas, y la cola se separó de las patas traseras para especializarse en el control de las plumas caudales, configurando una nueva alianza de los módulos pectoral y caudal (Fig. 18.16f).

Durante la evolución, se produjeron grandes cambios que afectan a los módulos del desarrollo y, por ende, al diseño del adulto: disociación, duplicación y divergencia y cooperación. Por ejemplo, la heterocronía disocia el desarrollo de una parte del cuerpo con respecto a otras, acelerando o retrasando su formación. La duplicación y la divergencia se producen en partes repetidas del adulto, que dan lugar a estructuras como las aletas de los delfines, con numerosas falanges adicionales de soporte; o los genes *Hox* pueden duplicarse y las consiguientes divergencias dan lugar a nuevos grupos. La cooperación tiene lugar cuando los componentes de un módulo, destinados a una función, se dedican a funciones alternativas. Por ejemplo, los huesos de la articulación mandibular (cuadrado y articular) en los reptiles pasaron al servicio del oído medio en la cadena de huesecillos.





(a)



**FIGURA 18.13 Evolución en mosaico.**  
 (a) La evolución del caballo se ha caracterizado por cambios relativamente rápidos en la estructura de las patas y de los dientes, pero con pocos cambios significativos en otros sistemas, como el tegumento. Véase también que la evolución del caballo es «arbustiva», especialmente en el Mioceno, y no en forma de escalera. (b) La evolución de las serpientes venenosas se ha caracterizado por grandes modificaciones relativamente rápidas del maxilar y los colmillos, pero la columna vertebral y especialmente el tegumento cambiaron mucho menos. El maxilar se ha sacado de su posición en el cráneo y se ha aumentado. Se usan mallas de transformación para ilustrar estos cambios en estas familias de serpientes avanzadas.

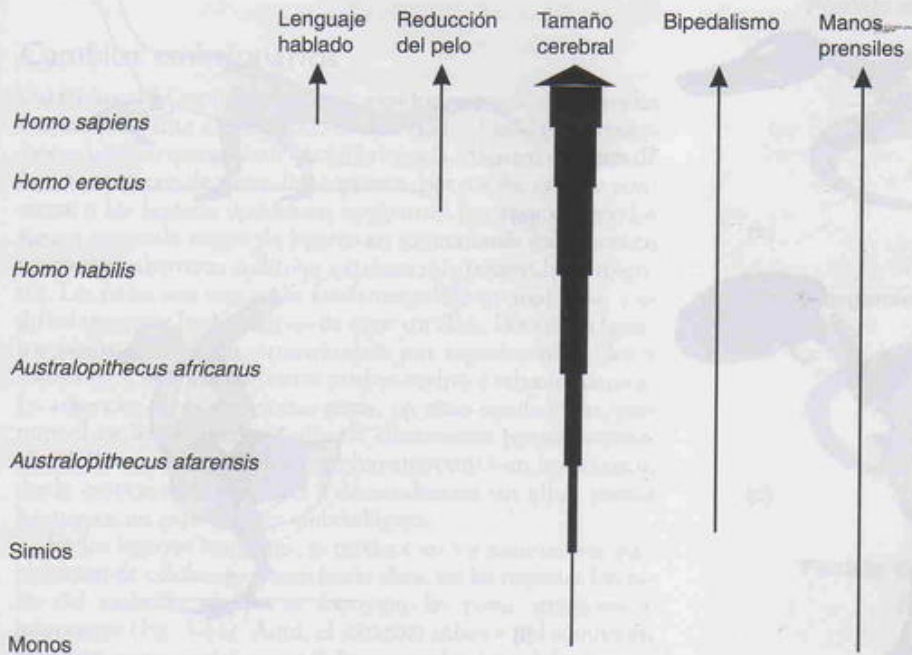
(a) Según MacFadden; (b) según Kardong.

(b)





**FIGURA 18.14 El engaño de los eslabones perdidos.** El ornitorrinco tiene varios caracteres avanzados, como el pelo y las glándulas mamarias, pero la evolución de sus otros sistemas se ha rezagado. Las formas de transición no son necesariamente intermedias entre los antecesores y los descendientes en todos los rasgos; en vez de ello, presentan un mosaico de caracteres en diferentes estados de modificación evolutiva.



**FIGURA 18.15 De los monos al hombre.** El carácter en mosaico de la evolución se hace evidente en la de los homínidos. El hombre moderno posee el habla, una reducida cubierta pilosa, un gran cerebro, la postura bípeda y manos prensoras. Sin embargo, ninguna especie antecesora del *Homo sapiens* poseyó todos estos rasgos en estados igualmente intermedios. Las manos prensiles aparecieron hace mucho tiempo en los primates que frecuentaban los árboles; el lenguaje articulado se desarrolló recientemente.

La modularidad permite a la evolución construir nuevas estructuras, funciones y asociaciones, configurando nuevos diseños que se enfrentan al proceso de la selección natural.

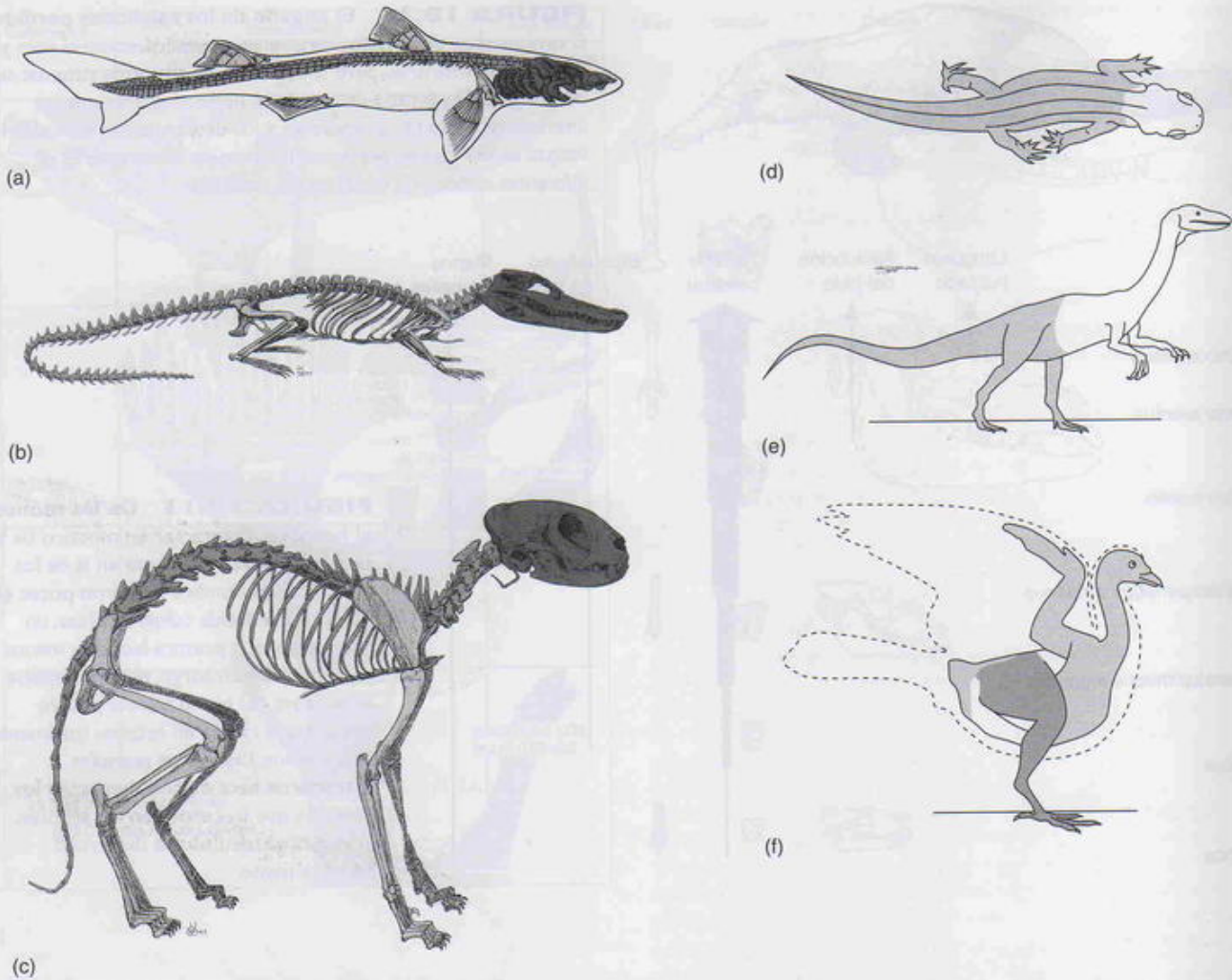
Heterocronía (p. 195); genes Hox (p. 200);  
evolución de la mandíbula (p. 239).

### Modo y tempo de la evolución

Si las nuevas especies se construyeran desde cero, rasgo por rasgo, el proceso sería inconmensurablemente largo, incluso en el caso de que cada nuevo carácter, derivado de una nueva mutación génica, fuera favorecido inmediatamente por la selección natural. Los vertebrados son complejos y sus caracteres están integrados en una unidad coherente, de forma que la evolución de una nueva especie parece en principio improbable, porque cada nueva parte debería esperar la aparición simultánea de miles de nuevas mutaciones favorables, integradas funcionalmente, para dar lugar a cada nueva parte del cuerpo. Cada una de las partes del organismo incluye miles de tejidos asociados (nervios, músculos, huesos, tejido conjuntivo, etc.) que deben ser rediseñados para construir una nueva especie pieza a pieza. Por ejemplo, la migración del agua a la tierra de los peces ripidistios o los primeros tetrápodos requie-

ría modificaciones en la respiración, la locomoción, la alimentación, el tegumento y la conducta, por mencionar sólo algunos de los sistemas implicados. Deberían de producirse cientos, si no miles, de mutaciones favorables en los peces ripidistios para prepararlos con el objeto de la conquista del medio terrestre. Y estos nuevos rasgos deberían aparecer en el mismo individuo o al menos en la misma población local para poder beneficiarse de las ventajas de estos rasgos actuando conjuntamente. Incluso aceptando la extrema y poco probable posibilidad de que esta transición requiriera sólo seis caracteres favorecidos por la selección para permitir la invasión terrestre de estos peces, podría esperarse que una combinación semejante apareciera una vez cada mil millones de años (Frazetta, 1975), pero el registro fósil nos cuenta una historia diferente. Esa transición se produjo en un lapso de una centésima de ese tiempo, mucho más deprisa que la simple predicción que considera la evolución como el resultado aditivo de todas las nuevas mutaciones génicas que configuran una nueva especie. Claramente hay algo que falla, existe un desajuste entre la velocidad real de la evolución y la consideración humana de que la evolución es un proceso lento que debe esperar a la aparición de todos los genes, uno cada vez, que construyen una nueva especie. ¿Cómo se producen estas modificaciones evolutivas generalmente más deprisa de lo que cabría esperar?





**FIGURA 18.16 Módulos y morfología.** (a-c) Módulos esqueléticos que muestran la semiindependencia del esqueleto axial, el cráneo y el esqueleto apendicular. (d-f) Dentro del sistema locomotor desde los tetrápodos basales a las aves, el sistema musculoesquelético, que incluye al eje corporal y las cuatro extremidades, actúa como un módulo integrado (d). En los terópodos bípedos y en los dinosaurios, el módulo que se compara incluye las patas traseras y la cola (e). En las aves, el sistema musculoesquelético de la cola se independiza de las extremidades posteriores, y actúa en coordinación con el sistema de las extremidades anteriores (f).

(d-f) Tomado de Gatesy y Dial.

## Remodelación

La evolución es remodelación: descendencia con modificación. En consecuencia, cada nueva especie se construye sobre la antigua, no a partir de nuevos planos. El antecesor transformado con unos cuantos rasgos adaptativos nuevos es el origen de la nueva especie, esto significa que, con frecuencia, caracteres antiguos se utilizan para funciones nuevas. Ya vimos esto anteriormente al estudiar la preadaptación. La plumas de las aves, o en sus inmediatos antecesores, evolucionaron primeramente como aislantes para conservar el calor corporal. Como el pelo en los mamíferos, las plumas de las aves constituían un rasgo indispensable para la conservación energética. El vuelo apareció después. Los antecesores inmediatos de las aves eran animales reptilianos terrestres o arborícolas. Cuando el vuelo adquirió mayor importancia, las plumas, ya presentes como aislamiento, se integraron en superficies aerodinámicas (las alas) a su servicio. Con las aves, las plumas surgieron a partir de las escamas

reptilianas para el aislamiento. Pero una vez presentes, y teniendo un papel favorable en la conservación calórica, estaban, en cierto sentido, disponibles para otras funciones. La idea de la preadaptación no implica anticipación. Las plumas no aparecieron una vez para ser utilizadas en el vuelo millones de años más tarde. Evolucionaron inicialmente por sus ventajas en ese momento, el aislamiento, y no para una función en un lejano futuro, el vuelo. Volviendo sobre ello, vemos que los cambios en el modo de vida condujeron a la integración de las plumas (aislamiento) en superficies aerodinámicas (vuelo).

Las mandíbulas de los vertebrados evolucionaron a partir de los arcos branquiales que las precedieron; las patas lo hicieron de las aletas; las aletas de los pingüinos, a partir de las alas de sus ancestros; las aletas de los delfines, desde patas, etc. Los ejemplos de preadaptación abundan, y el término capta un rasgo esencial de la evolución: la remodelación. Si los nuevos caracteres tuvieran que partir de cero, la evolución tardaría lapsos de tiempo increíblemente más largos en crear una nueva especie.



Cada nueva especie debería esperar la aparición simultánea de miles o millones de nuevas mutaciones para dar lugar a cada nueva parte del organismo, construyendo la nueva especie pieza a pieza, integrándolas, probándolas y comprobándolas. En comparación, la descendencia con modificación es más rápida. Si los nuevos rasgos se ajustan bien en los viejos organismos, aparece una nueva especie a partir del antecesor.

Preadaptación (p. 18); evolución del vuelo (p. 360)

### Cambios embrionarios

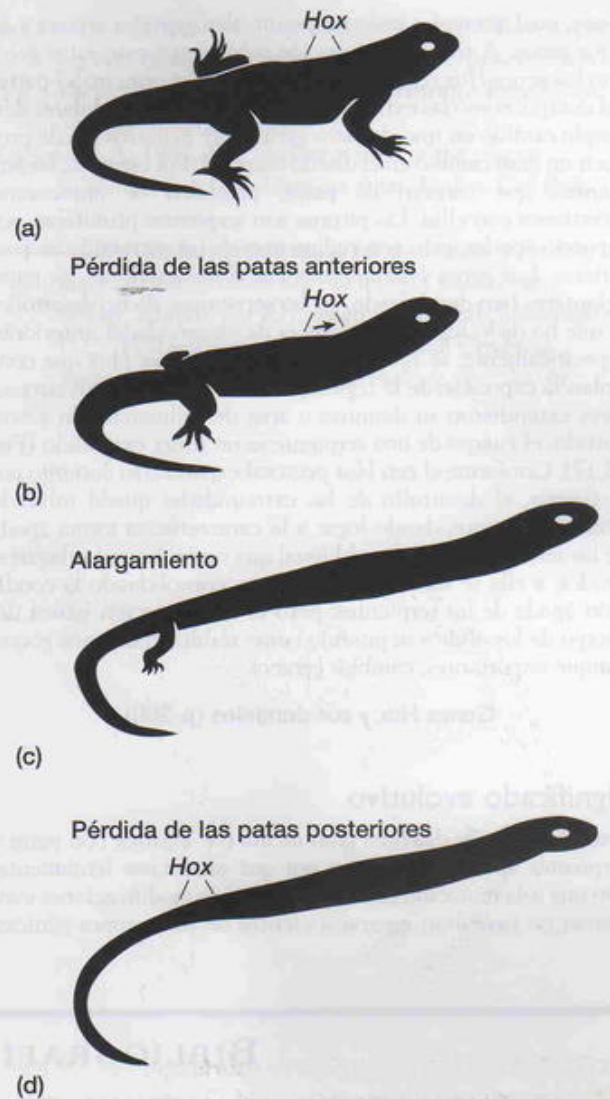
Otra forma de producir cambios rápidos es mediante grandes reajustes durante el desarrollo embrionario, basados en mutaciones génicas que afectan a la embriología. Algunas especies de lagartos carecen de patas. Por supuesto, por sí solo, esto no convierte a los lagartos ápodos en serpientes. Los lagartos ápodos siguen teniendo rasgos de lagarto en su anatomía ósea, poseen párpados y aberturas auditivas externas que poseen las serpientes. Las patas son una parte fundamental de su anatomía, y es difícil imaginar los beneficios de vivir sin ellas. Pero estos lagartos viven en el suelo, arrastrándose por espacios reducidos y estrechos, y moviéndose entre piedras sueltas y arbustos densos. La ausencia de unas molestas patas, en estas condiciones, permite al estilizado cuerpo deslizarse eficazmente por estos estrechos hábitats. Este profundo cambio anatómico en los lagartos, desde antecesores con patas a descendientes sin ellas, parece basarse en un gran cambio embriológico.

En los lagartos con patas, se produce en los somitos una acumulación de células que crece hacia abajo en las regiones laterales del embrión, donde se formarán las patas anteriores y posteriores (Fig. 5.42). Aquí, el extremo inferior del somito en crecimiento encuentra unas células especiales, las células mesenquimáticas, y juntos inician un «primordio de extremidad». Subsecuentemente, conforme el embrión madura, estos primordios crecen hacia fuera y configuran las patas, que están listas para el momento en que el joven lagarto nace. En los lagartos ápodos, los acontecimientos embrionarios tempranos se desarrollan igual, excepto que el extremo inferior del somito no crece hacia abajo en la zona de la futura pata. Este único cambio en el momento adecuado y crítico del desarrollo niega al primordio de extremidad el estímulo necesario para el crecimiento. Los primordios de patas sufren entonces una regresión y el lagarto nace ápodo.

Aquí se produce un drástico cambio adaptativo desde la presencia de patas a su ausencia, pero el origen de este cambio es básicamente una única y crítica variación embriológica. En los antecesores lagartos con patas se produjo una mutación que interrumpió el crecimiento inferior de los somitos durante el desarrollo. Las crías nacieron sin patas, una nueva variación en la población. En su entorno, las crías ápodas resultaron tener ventajas (mejor deslizamiento) sobre sus hermanos con patas (que les entorpecían), y sobrevivieron. A esto siguieron otros cambios, como los relacionados con el movimiento. Y por supuesto, no todos los entornos de los lagartos resultaron favorables a los individuos ápodos, y éstos perecerían en tales casos. Sin embargo, allí donde los rasgos ápodos fueran ventajosos, el cambio de formas con patas a individuos ápodos se produjo rápidamente, gracias a esta fortuita pero crítica mutación que afectó a la embriología.

### Genes *Hox*

Otra forma de producir grandes y rápidos cambios morfológicos es directamente mediante acción génica, especialmente por los genes de control *Hox* (véase el Cap. 5). En los animales, estos



**FIGURA 18.17 Genes *Hox* y evolución rápida: de los lagartos a las serpientes.** Los genes *Hox* asociados con la región pectoral en los lagartos (a), extendieron su influencia, conduciendo a la pérdida de las extremidades anteriores (b). Mediante otros cambios en el desarrollo embrionario, se añadieron más vértebras a la columna vertebral, produciendo un cuerpo alargado (c). Bien por un cambio en la influencia de otros genes *Hox* o por cambios en los primordios de las extremidades (p. ej., véase Fig. 5.42), se pierden las extremidades posteriores y se genera esencialmente el cuerpo de las serpientes modernas (d). Estas etapas pudieron haberse producido en un orden diferente. Ciertamente hubo otros cambios que acompañaron a estos tres pasos básicos para consolidarlos e integrarlos, pero parece que las principales etapas desde los lagartos a las serpientes se basan sólo en unas pocas modificaciones embrionarias o genéticas. Se indican los genes *Hox* en los lugares en que sus mutaciones produjeron hipotéticamente cambios en el diseño corporal.



genes, cual generales militares, controlan grandes ejércitos de otros genes. A través de su acción sobre otros conjuntos génicos, los genes *Hox* regulan la aparición de las principales partes del cuerpo, como las extremidades y otras partes modulares. Un simple cambio en uno de estos genes *Hox* maestros puede producir un gran cambio en el diseño corporal. Por ejemplo, las serpientes, que carecen de patas, proceden de antecesores lacertianos con ellas. Las pitones son serpientes primitivas, por supuesto ápodas, pero con rudimentos de las extremidades posteriores. Los genes *Hox* que regulan el desarrollo de las patas delanteras han desactivado, en las serpientes, dicho desarrollo, lo que ha dado lugar a la ausencia de extremidades anteriores. Específicamente, se ha propuesto que los genes *Hox* que controlan la expresión de la región pectoral en los lagartos antecesores extendieron su dominio o área de influencia. En cierto sentido, el cuerpo de una serpiente es un tórax extendido (Fig. 18.17). Conforme el gen *Hox* pectoral expandió su dominio por el cuerpo, el desarrollo de las extremidades quedó inhibido simultáneamente, dando lugar a la característica forma ápoda de las serpientes actuales. Al igual que ocurrió con los lagartos ápodos, a ello se sumaron otros rasgos, consolidando la condición ápoda de las serpientes; pero la configuración básica del cuerpo de los ofidios se produjo como resultado de unos pocos, aunque importantes, cambios génicos.

Genes *Hox* y sus dominios (p. 200)

## Significado evolutivo

Estos cambios de diseño a gran escala (de lagartos con patas a serpientes ápodas) no tienen por qué producirse lentamente, con una sola mutación génica cada vez. Las modificaciones evolutivas no necesitan esperar a cientos de mutaciones génicas,

cada una de las cuales elimina un dedo, o una articulación, o un músculo, un nervio, o el tejido conjuntivo, o una parte de la extremidad cada vez; y después otros cientos de cambios para eliminar las extremidades posteriores, etc. En lugar de ello, los grandes cambios morfológicos pueden iniciarse en los relativamente pocos, aunque importantes, genes de control, que dan lugar a cambios evolutivos considerables y rápidos.

## El futuro de la morfología de los vertebrados

El floreciente campo de la morfología de los vertebrados está demostrando ser una de las pocas disciplinas que abordan el estudio del individuo con enfoques holísticos y exhaustivos. Reconoce que hay algo más en los seres humanos que las moléculas de que están hechos. El individuo es demasiado complejo, y los efectos de las moléculas que constituyen los genes están demasiado alejados del resultado final, como para ser los únicos responsables de las extraordinarias características de diseño que presenta un organismo. Como los diseños de los individuos reflejan las demandas funcionales, las presiones ambientales y las limitaciones históricas de las que han evolucionado, estos diseños son el resultado de sucesos naturales susceptibles de ser descubiertos y comprendidos.

La arquitectura animal reviste un misterio que cualquier mente despierta debería notar. En un mundo alocado en el que predomina la supervivencia diaria, se puede encontrar una gran satisfacción personal en la búsqueda intelectual de respuestas más allá de las ordinarias y cotidianas. Como se ha dicho antes, la disciplina de la morfología de los vertebrados, con el individuo como tema central, guarda las expectativas de ayudarnos a comprender quiénes somos y qué podemos llegar a ser.

## BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

- Alexander, R. McN. 1974. The mechanics of jumping by a dog (*Canis familiaris*). *J. Zool. (London)* 173:549-73.
- Bock, W. J. 1988. The nature of explanations in morphology. *Amer. Zool.* 28:205-15.
- Bock, W. J., y G. von Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-99.
- Carrier, D. R. 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: Circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology* 13:326-41.
- Cohn, M. J., and C. Tickle. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature* 399:474-79.
- Davis, D. D. 1949. Comparative anatomy and the evolution of vertebrates. En *Genetics, paleontology, and evolution*, editado por G. L. Jepsen, E. Mayr, y G. G. Simpson. Princeton: Princeton University Press, pp. 64-89.
- Dullemeijer, P. 1974. *Concepts and approaches in animal morphology*. Assen, Netherlands: Van Gorcum & Comp. B.V.
- Frazzetta, T. H. 1975. *Complex adaptations in evolving populations*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc.
- Gatesy, S. M., y K. P. Dial. 1996. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution* 50:331-40.
- Gilbert, S. F., y J. A. Bolken, eds. 2001. *Homologies of process: Modular elements of embryonic construction*. Nueva York: Academic Press.
- Herring, S. W. 1988. Introduction: How to do functional morphology. *Amer. Zool.* 28:189-92.
- Homberger, D. G. 1988. Models and tests in functional morphology: The significance of description and integration. *Amer. Zool.* 28:217-29.
- Moss, M. L. 1962. The functional matrix. En *Vistas in orthodontics*, editado por B. Kraus y R. Reidel. Philadelphia: Lea and Febiger, pp. 85-98.
- Norberg, U. M., y J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 316B:335-427.
- Northcutt, R. G. 1985. The brain and sense organs of the earliest vertebrates: Reconstruction of a morphotype. En *Evolutionary biology of primitive fishes*, editado por R. E. Foreman, A. Gorbman, J. M. Dodd, y R. Olsson. Nueva York: Plenum Press, pp. 81-112.



Raynaud, A., J.-P. Gasc, y S. Renous-Lécuru. 1975.

Les rudiments de membres et leur développement embryonnaire chez *Scelotes inornatus inornatus* (A. Smith) (Scincidae, Sauria). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 208:537-51.

Renous, S., J. Lescure, J.-P. Gasc, y V. Bels. 1989. Intervention des membres dans la locomotion et le creusement du nid chez la tortue luth (*Demochelys coriacea*) (Vandelli, 1961). *Amph. Rept.* 10:355-69.

Schwenk, K. 2000. An introduction to tetrapod feeding. *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*, editado por K. Schwenk. San Diego: Academic Press, pp. 21-61.

van Leeuwen, J. L. 1984. A quantitative study of flow in prey capture by rainbow trout, with general consideration of the actinopterygian feeding mechanism. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 37:171-227.

Zweers, G. A. 1982. The feeding system of the pigeon (*Columba livia* L.). *Advances Anat. Embry. Cell Biol.* 73:1-111.

—. 1991. Pathways and space for evolution of feeding mechanisms in birds. En *The unity of evolutionary biology*, editado por R. Lohwell y Y. Reseal. Washington, D.C.: Proceedings of the International Congress Systematics and Evolutionary Biology, pp. 530-49.



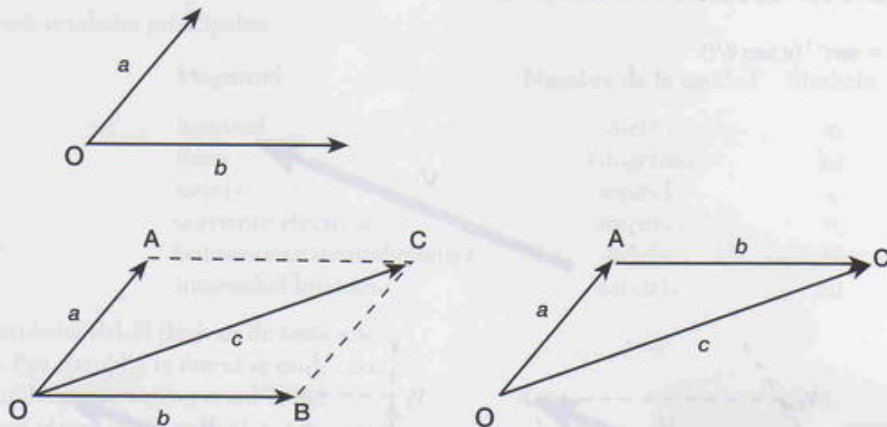
FIGURA A.1. Símbolo gráfico de evolución. Del vertebrado, y, a partir del mismo, hacia los vertebrados superiores, representando el estado de los dos ramos AP, editado por Schwenk. La evolución de la estructura de la boca y la evolución de la estructura de la cabeza, mostrando la evolución de la estructura de la cabeza y la evolución de la estructura de la boca, editado por Schwenk. La evolución de la estructura de la cabeza y la evolución de la estructura de la boca, editado por Schwenk.



FIGURA A.2. Símbolo gráfico de evolución. Del vertebrado, y, a partir del mismo, hacia los vertebrados superiores, representando el estado de los dos ramos AP, editado por Schwenk. La evolución de la estructura de la cabeza y la evolución de la estructura de la boca, editado por Schwenk.



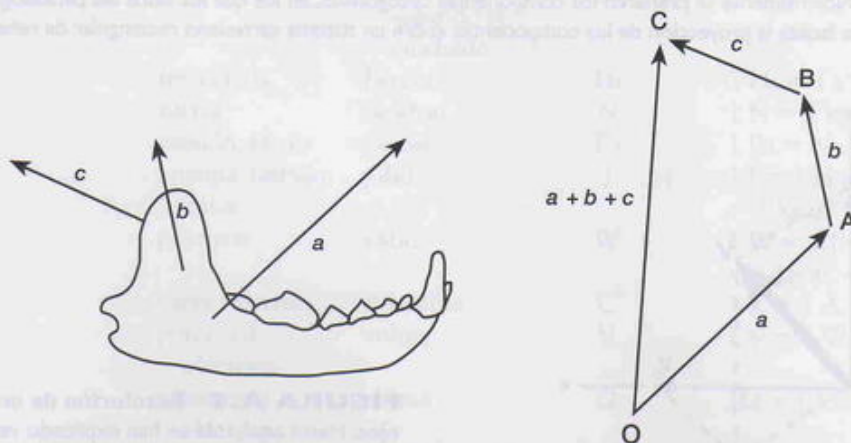
# Sistema Algebra de vectores



**FIGURA A.1** Suma gráfica de vectores. Dos vectores,  $a$  y  $b$ , pueden sumarse dando una *resultante*, el vector  $c$ , que representa el efecto de los dos vectores. Un método para determinar la resultante es la representación gráfica. La suma gráfica de los vectores puede hacerse completando un paralelogramo (izquierda) o construyendo un triángulo (derecha).

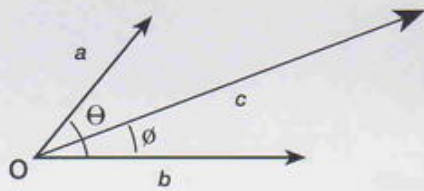
Al usar los dos vectores como lados iniciales de un paralelogramo, podemos determinar los lados opuestos (líneas discontinuas) para completar el paralelogramo. La diagonal  $OC$  nos da entonces la resultante  $c$ .

La construcción de un triángulo supone añadir el origen de uno de los vectores al extremo del otro. En este ejemplo, el vector  $b$  se ha trasladado gráficamente al extremo del vector  $a$ . Aunque trasladado a una nueva posición, su dirección y longitud, por supuesto, se han mantenido. La distancia que se obtiene al unir gráficamente el origen del vector  $a$  con el nuevo extremo del vector  $b$  da la resultante.



**FIGURA A.2** Suma de varios vectores. Varios vectores,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , actuando simultáneamente en la mandíbula inferior de un carnívoro, pueden sumarse gráficamente (derecha) para poder determina la resultante,  $a + b + c$ , de su acción conjunta.



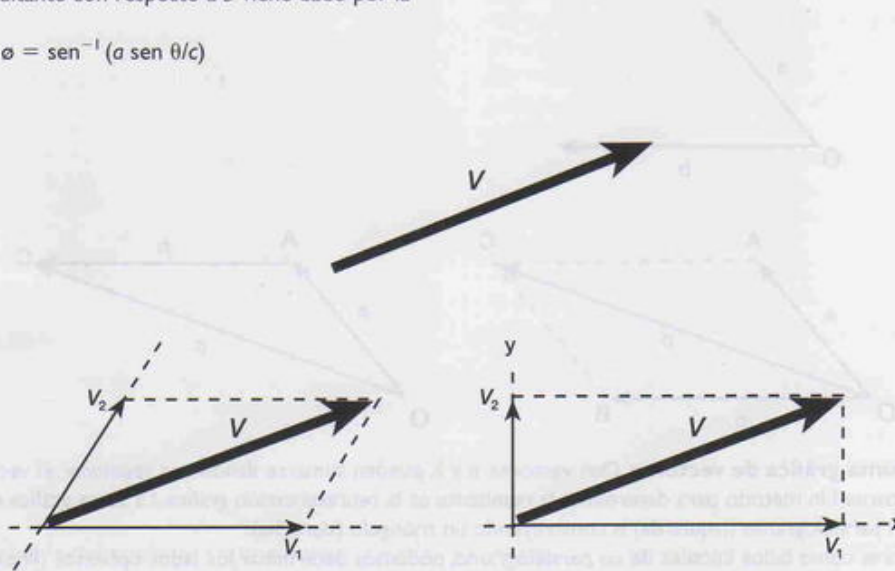


**FIGURA A.3** Suma matemática de vectores. La suma trigonométrica de los mismos vectores utiliza la regla de los senos y los cosenos. Si se conoce el valor de los componentes de los vectores  $a$  y  $b$ , y el del ángulo que forman,  $\theta$ , entonces, el valor de la resultante  $c$  se calcula de acuerdo con la regla del coseno:

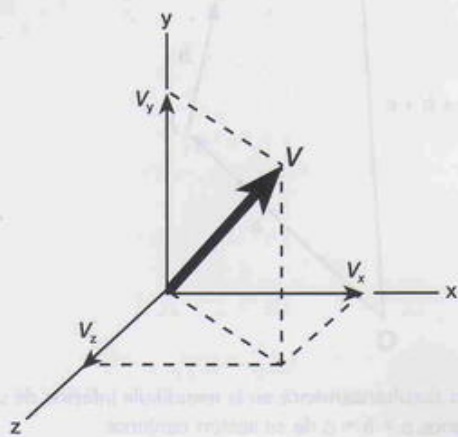
$$c = \sqrt{a^2 + b^2 + 2ab \cos \theta}$$

El ángulo ( $\phi$ ) de la resultante con respecto a  $b$  viene dado por la regla del seno:

$$\phi = \sin^{-1}(a \sin \theta / c)$$



**FIGURA A.4** Resolución de un vector. Por definición, un vector tiene magnitud y dirección. Así, un coche viajando a 90 km/h en dirección noreste puede ser una cantidad vectorial. Gráficamente, un vector está representado por una flecha ( $V$ ) cuya longitud es proporcional a su valor, y su orientación indica su dirección. Como se ha explicado en las dos figuras precedentes, la suma de varios vectores da una resultante. El proceso inverso parte de un vector y se resuelve en varios vectores componentes. Este proceso utiliza la construcción de un paralelogramo. El vector  $V$  (izquierda) se proyecta sobre cada uno de los lados de un paralelogramo, obteniéndose de este modo sus vectores componentes,  $V_1$  y  $V_2$ . Cuando construimos inicialmente el paralelogramo, somos libres de elegir la inclinación de los lados que convenga a nuestros propósitos. Como los lados opuestos son paralelos, la proyección fiel de la resultante sobre cada uno de los lados da un posible grupo de vectores componentes. Normalmente se prefieren los componentes ortogonales, en los que los lados del paralelogramo forman ángulos rectos (derecha). Esta forma facilita la proyección de los componentes sobre un sistema cartesiano rectangular de referencia.



**FIGURA A.5** Resolución de un vector de varios ejes. Hasta aquí, sólo se han explicado vectores en un espacio de dos dimensiones, pero si se emplea un tercer eje ( $z$ ), el vector ( $V$ ), también puede resolverse de la misma manera. Entonces se representa el vector ( $V$ ) según sus tres componentes:  $V_x, V_y, V_z$ .



# Sistema internacional de unidades (SI)

El SI está basado en seis unidades principales:

Magnitud	Nombre de la unidad	Símbolo
longitud	metro	m
masa	kilogramo	kg
tiempo	segundo	s
corriente eléctrica	amperio	A
temperatura termodinámica	kelvin	K
intensidad luminosa	candela	cd

Todas las demás unidades del SI derivan de estas seis unidades principales. Por ejemplo, la fuerza se mide como  $\text{kg m s}^{-2}$ . Algunas unidades reciben su nombre del personaje histórico con el que están asociadas, por ejemplo, el newton (N) o el vatio (W). Algunas de las unidades derivadas del SI son las siguientes:

Magnitud	Unidad SI	Símbolo	Unidad básica SI
área	metro cuadrado	$\text{m}^2$	
volumen	metro cúbico	$\text{m}^3$	
velocidad	metro por segundo	$\text{m s}^{-1}$	
densidad	kilogramo por metro cúbico	$\text{kg m}^{-3}$	
aceleración	metro por segundo al cuadrado	$\text{m s}^{-2}$	
frecuencia	hercio	Hz	$1 \text{ Hz} = 1 \text{ s}^{-1}$
fuerza	newton	N	$1 \text{ N} = 1 \text{ kg m s}^{-2}$
presión, estrés	pascal	Pa	$1 \text{ Pa} = \text{N m}^{-2}$
energía, trabajo, calor	julio	J	$1 \text{ J} = 1 \text{ N m}$ $= 1 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$
potencia	vatio	W	$1 \text{ W} = 1 \text{ J s}^{-1}$ $= 1 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-3}$
carga eléctrica	culombio	C	$1 \text{ C} = 1 \text{ A s}$
potencial eléctrico	voltio	V	$1 \text{ V} = 1 \text{ W A}^{-1}$
resistencia eléctrica	ohmio	$\Omega$	$1 \Omega = 1 \text{ V A}^{-1}$
viscosidad	pascal-segundo	Pa s	$\text{Nm}^{-2} = \text{kg m}^{-1} \text{ s}^{-1}$



Hay que señalar que el nombre de las unidades se escribe con minúsculas, pero su símbolo puede escribirse con mayúscula, cuando deriva de un personaje histórico, por ejemplo, newton (N), julio (J) y vatio (W). Se recomienda la utilización de superíndices. Así, se prefiere  $8 \text{ m s}^{-1}$  en lugar de 8 m/s.

Para indicar múltiplos, se añade el prefijo adecuado al nombre de la unidad básica. Algunos ejemplos son:

Múltiplo		Prefijo	Símbolo	Ejemplo
1 000 000 000	$= 10^9$	giga	G	gigavatio (GW)
1 000 000	$= 10^6$	mega	M	megavatio (MW)
1 000	$= 10^3$	kilo	k	kilogramo (kg)
100	$= 10^2$	hecto	h	hectárea (ha)
0.1	$= 10^{-1}$	deci	d	decímetro (dm)
0.01	$= 10^{-2}$	centi	c	centímetro (cm)
0.001	$= 10^{-3}$	milli	m	milímetro (mm)
0.000 001	$= 10^{-6}$	micro	$\mu$	microsegundo ( $\mu\text{s}$ )
0.000 000 001	$= 10^{-9}$	nano	n	nanómetro (nm)
0.000 000 000 001	$= 10^{-12}$	pico	p	picosegundo (ps)

Constantes	Inglés	SI
g-aceleración debida a la gravedad en la superficie de la Tierra	32.17405 pies $\text{s}^{-2}$	9.80665 $\text{ms}^{-2}$

### Conversión de unidades

#### Dimensiones

1 centímetro = 0.3937 pulgadas	1 pulgada = 2.54 centímetros
1 metro = 39.37 pulgadas	1 pie = 30.48 centímetros
1 metro = 3.281 pies	1 pie = 0.305 metros
1 metro = 1.0936 yardas	1 yards = 0.9144 metros
1 kilómetro = 0.62137 millas	1 milla = 1.6094 kilómetros
1 kilómetro cuadrado = 0.386 millas cuadradas	1 milla cuadrada = 2.59 kilómetros cuadrados
1 milla cuadrada = 640 acres	
1 acre = 4,840 yardas cuadradas = 4,047 metros cuadrados	
1 hectárea = 10,000 metros cuadrados = 2.47 acres	
campo de fútbol (U.S.) = $360 \times 160$ pies = $120 \times 53.33$ yardas = 6,399.6 yardas cuadradas	

#### Peso

1 gramo = 0.03527 onzas	1 onza = 28.35 gramos
1 kilogramo = 2.2046 libras	1 libra = 0.4536 kilogramos
1 tonelada (inglesa) = 2,000 libras	1 tonelada métrica (= tonelada) = 0.98421 toneladas (inglesas)
1 tonelada (inglesa) = 1.016 toneladas métricas	

#### Volumen

1 centímetro cúbico = 0.61 pulgadas cúbicas	1 pulgada cúbica = 16.39 centímetros cúbicos
1 litro = 0.2642 galones	1 galón = 3 785 litros
1 galón = 231 pulgadas cúbicas = 0.1337 pies cúbicos	

#### Velocidad

1 pie por segundo ( $\text{ft s}^{-1}$ ) = 0.3048 metros por segundo ( $\text{m s}^{-1}$ )
1 milla por hora ( $\text{milla h}^{-1}$ ) = 1.609344 kilómetros por hora ( $\text{km h}^{-1}$ )
1 nudo (británico) = 1.00064 nudos internacionales (kn) = 1.15152 millas por hora ( $\text{milla h}^{-1}$ )



**Fuerza**

- 1 dina =  $1 \times 10^{-5}$  N
- 1 libra-fuerza (lbf) = 4.44822 newtons (N)
- 1 pascal = 0.00014504 psi
- 1 vatio = 1 newton-metro por segundo ( $\text{Nm s}^{-1}$ )
- 1 newton = 100 000 dinas
- 1 newton = 0.224809 libras-fuerza (lbf)
- 1 psi = 6894.65 pascales
- 1 caballo de vapor = 746 vatios

**Ángulo**

- 90 grados ( $^{\circ}$ ) =  $\pi/2$  radianes (rad)
- = 1.57080 radianes (rad)
- 1 grado ( $^{\circ}$ ) = 0.0174533 radianes (rad)

**Conversión en el SI**

- 1 newton =  $10^5$  dinas
- 13.55 mm H<sub>2</sub>O = 1 mm Hg (a 4°C)
- 1 dina = 0.00001 newtons



# Términos, prefijos y sufijos griegos y latinos más comunes

a- (an)	L., sin, no	cervix	L., cuello
ab-	L., de	chlor	Gr., verde
acino	L., racimo	choan	Gr., embudo
acro-	Gr., extremo, punto	chrom-	Gr., color
ad-	L., a	chyl-	Gr., jugo
adeno-	Gr., glándula	cilium	L., pestaña
adipo-	L., grasa	clast-	Gr., romper
ala-	L., ala	cleistos	Gr., ver kleistos
alb-	L., blanco	coel-	Gr., hueco
-algia	Gr., dolor	collum-	L., cuello
alveolo	L., hueco, cavidad	conch-	Gr., concha
ambi-	L., ambos	corn-	L., cuerno
amphi-	Gr., ambos	cortico-	L., corteza
amyl-	L., almidón	crine (krino)	Gr., secretar, separar
an-	Gr., sin, no	cross-	Fr., ver crusi
ana-	Gr., arriba	crusi-	L., cruce, cresta, resalte
ankylo-	Gr., curvado	crypt-	Gr., oculto
ante-	L., antes	cten-	Gr., peine
anti-	Gr., contrario	cumulus	L., montón
apo-	Gr., de	cyan-	Gr., azul oscuro
aqua-	L., agua	cyn-	Gr., perro
archi-	Gr., primero, primitivo	cyt-	Gr., célula, hueco
areolar	L., pequeño, espacio abierto	de-	L., bajo, desde
arthro-	Gr., articulación	dent-	L., diente
-asa	L., enzima	di-	Gr., doble
aspid-	Gr., escudo	dia-	Gr., a través
auto-	Gr., por sí mismo	diplo	Gr., doble
bi-	L., dos	dis	ver de
bio-	Gr., vida	dramein	Gr., correr
blast-	Gr., germen, yema	duct-	L., conducir
bothri-	Gr., foseta	duo-	L., dos
brachi-	Gr., brazo	dura-	L., fuerte
brady-	Gr., lento	dys-	Gr., malo, enfermo
brevis-	L., corto	ecto-	Gr., exterior
caec-	L., ciego	ella, -us, -um	L., diminutivo
-campus	ver kampos	emia-	Gr., sangre
capit-	L., cabeza	endo-	Gr., dentro
cata-	Gr., abajo	ento-	Gr., dentro
-cele	Gr., hinchazón o tumor	entero-	Gr., intestino
cephalo-	Gr., cabeza	epi-	Gr., sobre, encima
cer-	Gr., cuerno	ergaster-	Gr., trabajador



erythro-	Gr., rojo	-lysis	Gr., división, destrucción
eury-	Gr., amplio	macro-	Gr., grande
ex-	L., fuera	macula-	L., mancha
extra-	L., fuera, más allá	mal-	L., malo, enfermo
fenestra	L., ventana	mast-	Gr., pecho
fer-	L., llevar	medi-	L., mitad
flay-	L., amarillo	mega-	Gr., grande
folículo	L., cámara o bolsa pequeña	-mere	Gr., una parte
fossa	L., cavidad, foseta	mes-	Gr., medio
fug (o)	L., escape	meta-	Gr., cambio, después de
gamo-	Gr., casamiento	-meter	L., medida
gastro	Gr., estómago	micro-	Gr., pequeño
-gen	Gr., producir, generar	mono-	Gr., individual
-glia	L., pegamento	morph-	Gr., forma
glossi-	Gr., lengua	morti-	L., muerte
glyco-	Gr., dulce, azúcar	myelo-	Gr., estrecho
gnath	Gr., mandíbula	myi-	Gr., volar
-gogue	Gr., destacado	myo-	Gr., músculo
gon-	Gr., ángulo, semilla	myxo-	Gr., moco, mucosidad, limo
graph-	Gr., escribir	necro-	Gr., muerto
haemo-	Gr., sangre	nemo-	Gr., hebra, hilo
halos-	Gr., sal	neo-	Gr., nuevo
hemi-	Gr., mitad	nephro	Gr., riñón
hepato-	Gr., hígado	neuro-	Gr., nervio
hetero-	Gr., diferente	nid-	L., nido
hex-	Gr., seis	nigr-	L., negro
hippo-	Gr., caballo	noct-	L., noche, nocturno
histo-	Gr., tejido	noto-	Gr., dorso, espalda
homeo-	Gr., igual	nuc-	L., nuez
homo-	L., humano, hombre	nud-	L., desnudo
horm-	Gr., excitar	nyssus-	Gr., pinchar
hyalo-	Gr., vítreo, transparente	ocell-	L., ojo pequeño
hydro-	Gr., agua	oct-	L., divisar
hymen-	Gr., membrana	odont-	Gr., diente
hypo-	Gr., debajo	-oid	Gr., parecido, similar a
in-	L., no, sin	olig-	Gr., pocos
in-, en-	L., en	-oma	Gr., tumor
inter-	L., entre	omma-	Gr., ojo
interstitium	L., espacio entre	omphalo	Gr., ombligo
intra	L., dentro	oneh-	Gr., lengüeta
iso-	Gr., igual	oo-	Gr., huevo
-itis	L., inflamación	opercul-	L., cubierta, tapadera
kampos	Gr., monstruo marino	ophthalm-	Gr., ojo
kino-	Gr., móvil, flexible	opisth-	Gr., detrás de
kleistos	Gr., cerrado	or-, os-	L., boca
lact	L., leche, lácteo	orchi-	Gr., testículo
lacun-	L., fosa, lago	ortho-	Gr., recto
lamin-	L., capa, placa	-ose	L., azúcar
leio-	Gr., liso	ossi-	L., hueso
lemma-	Gr., piel	osteo-	Gr., hueso
leuco-	Gr., blanco	osti-	L., entrada, puerta
lingua-	L., lengua	ot (o)	Gr., oído
lipo-	Gr., grasa	-otic	Gr., condición
lith-	Gr., piedra	ov (i-o)	L., huevo
-logos	Gr., discurso, estudio	oxy-	Gr., agudo
luteus	L., amarillo, dorado	pataeo-	Gr., antiguo



pan-	Gr., todo	ram (i)	L., rama
par-	L., engendrar	re-	L., de nuevo, otra vez
para-	Gr., al lado de	rect-	L., derecho, recto
pariet-	L., pared	ren- (i)	L., riñón
path-	Gr., enfermedad	ret- (e,i)	L., red
pathy-	Gr., grueso	rhabdo-	Gr., varilla
ped-	L., pie	rheo-	Gr., fluir
penicillus	L., pincel	rhino-	Gr., nariz
penta-	Gr., cinco	rhizo-	Gr., raíz
peri-	Gr., alrededor	rhyngo-	Gr., hocico
petro-	Gr., piedra	rostri-	L., pico
phago-	Gr., comer	rumin-	L., garganta
phil-	Gr., afectuoso	sagitta-	L., flecha
phlebo-	Gr., vena	salpi-	Gr., trompeta
phon-	Gr., voz, sonido	sapro-	Gr., pútrido
phoro-	Gr., portador, que lleva	sarco-	Gr., carne
phot-	Gr., luz	scalar-	L., escalera
phyll-	Gr., hoja	schizo-	Gr., hendidura, escisión
-physis	Gr., crecer	sclera-	Gr., duro
phyto-	Gr., planta	sclerosis	L., endurecimiento
pia-	L., delicado	scoli-	Gr., curvatura
pituita	Gr., flema, saliva	-scope	Gr., ver
plasm-	Gr., formado	scut-	L., escudo
platy-	Gr., plano	seb-	L., sebo
pleuro-	Gr., lado, pulmón	sect-	L., cortar
plexus	L., trenzado, enroscado	sella-	L., montura
pneumo	Gr., aire	semi-	L., mitad
pnoi	Gr., respiración	sept-	L., pared
pod (i-o)	Gr., pie	septic-	L., pútrido
poly-	Gr., muchos	serra-	L., que fue
pons	L., puente	seti-	L., cerda
porta-	L., puerta	sialo-	Gr., saliva
post-	L., después	siphon-	Gr., tubo
pre-	L., antes	siphuncul-	L., tubo pequeño
pro-	Gr., antes	soma-	Gr., cuerpo
proct-	Gr., ano	somn-	L., dormir
protero-	Gr., antiguo, el más temprano	sperm-	Gr., semilla
proto-	Gr., primero, antes, inicial	spheno-	Gr., borde, cuña
psalter-	Gr., libro	splanchno-	Gr., víscera
pseudo-	Gr., falso	squam-	L., escama
psor-	Gr., picor	stat-	L., posición quieta, estable
psych-	Gr., aliento, alma	stella-	L., estrella
psyll-	Gr., pulga	steno-	Gr., estrecho
ptero-	Gr., ala	sterco-	Gr., heces, estiércol
ptyl-	Gr., saliva	stero-	Gr., sólido, macizo
pubic-	L., pulga	stetho-	Gr., pecho
pulmo-	L., pulmón	stigmo-	Gr., señal
pupa-	L., larva	stoma	Gr., boca
pygo-	Gr., trasero	strati-	Gr., en capas
pyknosis	Gr., masa densa	strepto-	Gr., girado
pyl-	Gr., puerta	stria-	L., con surcos
pyo-	Gr., pus	strongylo-	Gr., redondo
pyri-	L., pera	stylo-	L., columna, pilar
pyro-	Gr., fuego	sub-	L., por debajo
quadr-	L., cuatro	super-	L., sobre
rachi-	Gr., espina	supra-	L., por encima



sym-	Gr., junto	trop-	Gr., vuelta
syn-	Gr., junto	trophy-	Gr., nutrición
syringo-	Gr., tubo	trypano-	Gr., taladro
tachy-	Gr., rápido	tumor-	L., hinchazón
tact-	L., tocar	tunic-	L., túnica, prenda de vestir envolvente
taen-	Gr., cinta	tympano-	Gr., tímpano, membrana de tambor
tapet	L., alfombra	tyro-	Gr., queso
tele-	Gr., lejos, terminal	ultra-	L., más allá
tenui-	L., delgado	unc-	L., gancho
terato-	Gr., asombroso	-uncula	L., pequeño
tetra-	Gr., cuatro	unguli	L., pezuña
thalam-	Gr., cámara	uni-	L., uno
theco-	Gr., enfundado, cubierto	uro-	Gr., alto
theli-	Gr., pezón	uro-	Gr., orina
therio-	Gr., pecho, mama	vaso-	L., vaso
thermo-	Gr., calor	ven-	L., vena
thromb-	Gr., coágulo	ventra-	L., vientre
thrombid-	Gr., tímido	vermi-	L., gusano
thyro-	Gr., puerta, escudo	vesicul-	L., vejiga
thysan-	Gr., borde	via-	L., camino
tok-	Gr., nacimiento	villi-	L., peludo
tomo-	Gr., cortar	vita	L., vida
-tonos	Gr., tono, tensión	vitri-	L., cristalino
tox-	Gr., arco	vivi-	L., vivo
trabecul-	L., viga pequeña	vora-	L., devorar
trachel-	Gr., cuello	xantho-	Gr., amarillo
trachy-	Gr., áspero	xero-	Gr., seco
trema	Gr., agujero	xylon-	Gr., madera
tremat-	Gr., agujero	zoo-	Gr., vida, animal
tri-	Gr., tres	zygo-	Gr., yugo
tricho-	Gr., pelo	zym-	Gr., fermento
troch-	Gr., polea, rueda		



## Clasificación linneana de los cordados

A continuación se incluye un esquema tradicional linneano de la clasificación de los cordados, en el que los grupos se sitúan en un sistema jerárquico de categorías.

### Filo Cordados

Subfilo Urocordados

Subfilo Cefalocordados

Subfilo Vertebrados (Craneados)

Superclase Agnatos

Clase Mixines

Clase Petromizoniformes

Clase Conodontos

Clase Pteraspídomorfos

Orden Heterostracos

Orden Arandáspidos

Clase Cefalaspídomorfos

Orden Osteostracos

Orden Galeáspidos

Orden Anáspidos

Superclase Gnatostomados

Clase Placodermos

Orden Stensioélicos

Orden Pseudopetalíctidos

Orden Renánidos

Orden Ptictodóntidos

Orden Filolépidos

Orden Petalíctidos

Orden Acantotorácicos

Orden Artrodios

Orden Antiarcos

Clase Condriictios

Subclase Elasmobranquios

Orden Cladoselacimorfos

Orden Xenacantimorfos

Orden Selacimorfos—tiburones

Orden Batidoidimorfos—rayas

Subclase Holocéfalos

Clase Acantodios

Clase Osteíctios

Subclase Actinopterigios

Superorden Paleonisciformes

Orden Paleoniscoideos

Orden Acipenseriformes—esturiones, peces espátula

Orden Polipteriformes (Cladistios)

Superorden Neopterigios

División Ginglimodos

Orden Lepisosteiformes—peces lagarto

División Halecóstomos

Subdivisión Halecomorfos

Orden Amiiformes—amias

Subdivisión Teleósteos

Subclase Sarcopterigios

Superorden Crosopterigios

División Ripidistios

Orden Osteolepiformes

Orden Porolepiformes

División Celacantiformes (Actinistios)

Superorden Dipnoos

Clase Labirintodontos

Orden Ictiostegalios

Orden Antracosaurios

Suborden Embolómeros

Suborden Gefirostíguidos

Suborden Seimouriamorfos

Clase Lepospóndilos

Orden Aistópodos

Orden Nectrídeos

Orden Microsaurios

Orden Lisorofios

Clase Anfibios

Subclase Temnospondilos

Subclase Lisanfibios

Orden Gimnofiones (Ápodos)

Orden Urodelos (Caudados)

Orden Salientios (Anuros)

Clase Reptiles

Subclase Mesosaurios

Subclase Pararreptiles

Orden Pareiasaurios

Orden Testudines

Suborden Quelonios

Subclase Sinápsidos

Orden Pelicosaurios

Orden Terápsidos

Suborden Biarmosquios

Suborden Dinocéfalos

Suborden Gorgonopsios

Suborden Cinodontos



- Subclase Eurreptiles
  - Orden Araeoscélidos
  - Orden Captorrinomorfos
- Primitivos Diápsidos
- Infraclase Lepidosauriomorfos
  - Superorden Lepidosaurios
    - Orden Eosuquios
    - Orden Esfenodontos
    - Orden Escamosos
  - Infraclase Sauropterigios
    - Orden Notosaurios
    - Orden Plesiosaurios
  - Infraclase Ictiopterigios (Ictiosaurios)
  - Infraclase Arcosauromorfos
    - Superorden Arcosaurios
      - Orden Tecodontos
      - Orden Cocodrilos
      - Orden Pterosaurios
        - Suborden Ranforrincoideos
        - Suborden Pterodactiloideos
      - Orden Saurisquios
        - Suborden Terópodos
        - Suborden Sauropodomorfos
      - Orden Ornitisquios
        - Suborden Ornitopodos
        - Suborden Paquicefalosaurios
        - Suborden Estegosaurios
        - Suborden Anquilosaurios
        - Suborden Ceratópsidos
- Clase Aves
  - Subclase Sauriuros
    - Infraclase Archeornites (*Archaeopteryx*)
    - Infraclase Enantiornites (*Sinornis*)
  - Subclase Ornituuros
    - Infraclase Odontornites (*Hesperornis*, *Ichthyornis*)
  - Infraclase Neornites
    - Superorden Paleognatos
      - Orden Tinamiformes—tinamúes
      - Orden Estrucioniformes—avestruces
      - Orden Reiformes—ñandú
      - Orden Casuariformes—emúes, casuarios
    - Superorden Neognatos
      - Orden Cuculiformes—cucos
      - Orden Falconiformes—halcones, águilas
      - Orden Galliformes—urogallo, faisanes
      - Orden Columbiformes—palomas
      - Orden Psitaciformes—loros
      - Orden Podicipediformes—somormujos
      - Orden Esfenisciformes—pingüinos
      - Orden Procelariformes—albatros, petreles
      - Orden Pelecaniformes—pelícanos, cormoranes
      - Orden Anseriformes—patos, gansos
      - Orden Fenicopteriformes—flamencos
      - Orden Ciconiformes—garzas
      - Orden Gruiformes—grullas, rascones
      - Orden Caradriformes—gaviotas, frailecillos
      - Orden Gaviformes—colimbo
      - Orden Estrigiformes—búhos
      - Orden Caprimulgiformes—chotacabras
- Orden Apodiformes—colibríes, vencejos
- Orden Trogoniformes—trogones
- Orden Coliformes—pájaros ratón
- Orden Coraciformes—martín pescador
- Orden Piciformes—pájaros carpinteros, tucanes
- Orden Paseriformes—aves canoras
- Clase Mamíferos
  - Subclase Prototerios
    - Orden Triconodontos—morganucodontos
    - Orden Docodontos
    - Orden Multituberculados
  - Subclase Holoterios
    - Infraclase Monotremados - monotremas
      - Orden Simetrodontos
    - Infraclase Metaterios
      - Orden Marsupiales—marsupiales
        1. Grupos australianos
        2. Grupos americanos
    - Infraclase Euterios—placentarios
      - Orden Edentados—osos hormigueros, perezosos
      - Orden Insectívoros—musaraña, topo
      - Orden Macroscélidos—musaraña elefante
      - Orden Escandentios—musaraña arbórea
      - Orden Quirópteros—murciélagos
      - Orden Dermópteros—colugos
      - Orden Folídotos—pangolines
      - Orden Lagomorfos—pika, conejos
      - Orden Roedores
        - División Esciuognatos—castores, etc.
          - Suborden Esciuromorfos—ardillas, chipmunks
          - Suborden Miomorfos—ratones, ratas
        - División Histricognatos
          - Suborden Histricomorfos—puercoespín
          - Suborden Caviomorfos—cobayas
    - Orden Primates
      - Suborden Prosimios—lemures, loris, tarseros
      - Suborden Antropoideos—primates superiores
        - Infraorden Platirrinos
          - Familia Cébidos—monos del Nuevo Mundo
          - Familia Calitricidos—tití
        - Infraorden Catarrinos
          - Superfamilia Cercopitecoideos
            - Familia Cercopitécidos—monos del Viejo Mundo
          - Superfamilia Hominoideos
            - Familia Hilobátidos—gibones
            - Familia Póngidos—orangután, chimpancé, gorilas
            - Familia Homínidos—hombre
    - Orden Carnívoros
      - «Fisípedos»
        - Familia Vivérridos—mongostas
        - Familia Hiénidos—hienas
        - Familia Félidos—gatos
        - Familia Cánidos—perros, lobos, zorros, chacales



Familia Úrsidos—osos  
Familia Prociónidos—mapache  
Familia Mustélidos—tejón,  
mofeta, comadreja,  
nutrias

«Pinnípedos»

Familia Odobénidos—morsa  
Familia Otáridos—focas con  
orejas, león marino  
Familia Fócidos—focas sin orejas

«Ungulados»

Orden Artiodáctilos

Suborden Suiformes—cerdos, hipopótamos  
Suborden Tilópodos—camellos, etc.  
Familia Camélidos—camellos,  
llamas

Suborden Ruminantes—ruminantes

Familia Cérvidos—alce, ciervos  
Familia Bóvidos—bisontes, ovejas  
Familia Giráfidos—jirafas  
Familia Antilocápridos—  
antilopas

Orden Perisodáctilos—caballos, tapires,  
rinocerontes

Orden Hidracoideos—desmán

Orden Proboscídeos—elefantes, mastodontes

Orden Cetáceos

Suborden Odontocetos—ballenas con  
dientes, delfines

Suborden Mysticetos—ballenas con barbas

Orden Sirenios—manatíes

Orden Tubulidentados—oricteropo



## Clasificación cladista de los cordados

A continuación se incluye, de forma abreviada, uno de los posibles esquemas de clasificación dentro del contexto cladista. Cada grupo indentado pertenece al grupo que se encuentra por encima de él. Por lo tanto cada serie de taxones sangrados sucesivamente representa un clado. Las comillas nos recuerdan que el taxón es probablemente parafilético, pero está incluido por su familiaridad desde clasificaciones tradicionales, como un nombre intermedio hasta que se establezcan las relaciones actualmente no resueltas, o bien como una simple conveniencia.

### Cordados

Urocordados

Cefalocordados

Vertebrados (Craneados)

Agnatos

Mixinoideos

Petromizóntidos

Pteraspídomorfos

«Otros ostracodermos»

Conodontos

Gnatostomados

Placodermos

Condriictios

Elasmobranquios

Holocéfalos

Teleóstomos

Acantodios

Actinopterigios

Paleonisciformes

Neopterigios

Sarcopterigios

Actinistios (celacantos)

«Ripidistios»

Dipnoos

Tetrápodos

«Labirintodontos»

Lepospóndilos

Anfibios

Temnospóndilos

Lisanfibios

Cotilosaurios

Amniotas

### Amniotas (continuación)

Mesosaurios

Saurópsidos

Reptiles

Pararreptiles

Eurreptiles

Diápsidos

Sauropterigios

Ictiosaurios

Arcosauriomorfos

Pterosaurios

Tecodontos

Dinosaurios

Ornitisquios

Saurisquios

Aves

Lepidosauriomorfos

Sinápsidos

«Pelicosauriosa»

Terápsidos

Biarmosuquios

Dinocéfalos

Cinodontos

Diartrognatos

Mamíferos

Grandes grupos

Monotremados

Terios

Metaterios

(marsupiales)

Euterios

(placentarios)



# Glosario

- abomaso** Última de las cuatro cámaras del estómago complejo de los rumiantes; homólogo del estómago de otros vertebrados. Ver *omaso*, *retículo* y *rumen*.
- aceleración** Medida del cambio de la velocidad, o cómo va variando la velocidad.
- aceleración angular** Variación de la velocidad alrededor de un punto de rotación; aceleración giratoria.
- acomodación** Capacidad del ojo para enfocar un objeto.
- activación** Cambios en un huevo iniciados por la fecundación, que comienzan con la división celular.
- acústico** Perteneciente al oído o a la percepción del sonido.
- adaptación** Rasgos fenotípicos de un individuo que contribuyen a la supervivencia individual; un tipo de rasgo o función, y su papel biológico asociado con respecto a un ambiente particular.
- adrenérgico** Perteneciente a las fibras nerviosas que liberan adrenalina o algún neurotransmisor similar.
- aeróbico** Que usa o requiere oxígeno.
- aerodinámico** Cualquier objeto que se eleva cuando se sitúa en una corriente de aire (como el ala de un pájaro).
- aferente** Referido al proceso de llevar hacia; por ejemplo, las fibras sensoriales aferentes llevan impulsos al sistema nervioso central. Comparar con *eferente*.
- agnato** Vertebrado sin mandíbulas.
- agudeza** Capacidad o perspicacia en la percepción sensorial, como en la visión y en el oído.
- alantoides** Extensión extraembrionaria del intestino posterior del embrión amniota que funciona en la excreción y, en ocasiones, en la respiración.
- aleta** Lámina o membrana externa que sobresale del cuerpo en los animales acuáticos (como en los peces).
- aleta arquipterigial** Aleta de tipo básico en la que el eje (eje metapterigial) se dispone en el centro. Comparar con *aleta metapterigial*.
- aleta metapterigial** Tipo de aleta básico en el que el eje (eje metapterigial) se localiza en el lado posterior de la aleta. Comparar con *aleta arquipterigial*.
- alimentación lingual** Captura de las presas con la lengua.
- alimentación por succión** Captura de presas por expansiones musculares repentinas de la cavidad bucal, que crean un vacío y atraen el agua que transporta las presas.
- alimentación suspensiva** Alimentación basada en la filtración de partículas alimenticias del agua; normalmente intervienen cilios y secreción mucosa; alimentación filtradora o alimentación mucociliar.
- alometría** Estudio del cambio en el tamaño o la forma de una parte en relación con el cambio de tamaño o forma de otra parte; esta relación puede ser seguida durante la ontogenia o la filogenia.
- alvéolo** Subdivisión más pequeña del tejido respiratorio en los pulmones de los mamíferos, localizada al final de las ramificaciones del árbol respiratorio. Comparar con *capilar aéreo* y *favéolo*.
- ambladura** Modo de andar lento caracterizado porque los dos pies del mismo lado entran en contacto con el suelo simultáneamente; paso lento. Comparar con *paso*.
- amnios** Membrana a modo de saco que mantiene el embrión en desarrollo en un compartimiento con agua.
- amniota** Vertebrado cuyo embrión está envuelto por el amnios.
- amniotelmismo** Excreción de amonio directamente a través de los riñones.
- amplexo** Abrazo copulatorio de los machos de las ranas.
- anádro** Relativo a peces que desovan en agua dulce, maduran en agua salada, y retornan al agua dulce para reproducirse; por ejemplo el salmón. Comparar con *catádro*.
- anaerobio** Que no requiere oxígeno.
- analogía** Rasgo de dos o más organismos que desempeñan una función similar; función común.
- anamniota** Vertebrado cuyo embrión carece de amnios.
- anastomosis** Red de conexión entre vasos sanguíneos.
- anfistilo** Suspensión mandibular a través de dos importantes anclajes: el hiomandibular y el palatoc cuadrado.
- angiogénesis** Formación de los vasos sanguíneos.
- ángulo de ataque** Orientación del borde de un ala para tomar las corrientes de aire de dirección contraria.
- antagonista** Músculo con acción contraria a otro músculo. Comparar con *sinérgico* y *fijador*.
- aparato vestibular** Órgano sensorial del oído interno formado por los canales semicirculares y compartimientos asociados, como el sáculo, el utrículo y la cóclea (lagena).
- apnea** Interrupción temporal de la respiración.
- aponeurosis** Tendón ancho y plano.



**arcualia** Primordio cartilaginoso de las vértebras de los adultos en los embriones.

**arquetipo** El tipo fundamental o modelo subyacente básico en el que se supone se basa el diseño de un animal o una parte de él.

**arteria** Vaso sanguíneo que transporta sangre desde el corazón; la sangre transportada puede tener una presión alta o baja de oxígeno. Comparar con *vena*.

**articulación intratarsal** Tobillo en los arcosaurios, en el que la línea de flexión pasa entre el calcáneo y el astrágalo. Comparar con *articulación mesotarsal*.

**articulación metatarsal** Tobillo en los arcosaurios, en el que el calcáneo y el astrágalo están fusionados, y la línea de flexión pasa entre ellos y los tarsos distales. Comparar con *articulación intratarsal*.

**articulación sinovial** Diartrosis.

**asa de Henle** Región de la nefrona de los mamíferos que incluye las partes proximal y distal (ramas gruesas) del túbulo y todo el túbulo intermedio (rama delgada).

**aspidospondilia** Condición en la que el centro y la espina de una vértebra están anatómicamente separados. Comparar con *holospondilo*.

**aspiración** Atraer por succión.

**aspóndilo** Condición en la que falta el área central de la vértebra.

**atmósfera** Peso que la columna de aire ejerce sobre un objeto al nivel del mar; 1 atmósfera = 101 000 Pa.

**atrofia** Disminución de tamaño o densidad. Comparar con *hipertrofia*.

**auditivo** Perteneciente a la percepción del sonido.

**autostilo** Tipo de suspensión mandibular en la que las mandíbulas se articulan directamente con la caja craneana.

**avanzado** Referido a un organismo o especie, que está derivada de otras dentro de su línea filogenética. Ver *derivado* y comparar con *primitivo*.

**axón** Fibra nerviosa que transporta un impulso desde el cuerpo celular.

**báculo** Hueso dentro del pene.

**barbas** Placas filtrantes queratinizadas que surgen desde el tegumento de la boca de algunas especies de ballenas.

**bentónico** Que habita en el sustrato o sobre él. Comparar con *pelágico* y *planctónico*.

**biomecánica** Estudio de cómo la fuerza física afecta y está incorporada al diseño de los animales.

**bípedo** Que camina o corre utilizando sólo las dos extremidades posteriores. Comparar con *cuadrúpedo*.

**blastocisto** Blástula de los mamíferos.

**blastoporo** Abertura del tubo digestivo embrionario formada en la gastrulación.

**blástula** Estado embrionario temprano que sigue a la segmentación, y consiste en una esfera celular hueca, llena de líquido.

**bolo** Masa blanda de alimento en la boca o el estómago. Comparar con *quimo*.

**borde renal** Región posterior del mesodermo intermedio.

**bradicardia** Ritmo cardíaco anormalmente lento. Comparar con *taquicardia*.

**branquia** Órgano respiratorio acuático.

**braquiación** Locomoción arbórea mediante el balanceo de los brazos y agarrándose con las manos, con el cuerpo suspendido debajo de las ramas. Comparar con *locomoción trepadora*.

**braquiodonto** Perteneciente a los dientes con coronas bajas. Comparar con *hipsodonto*.

**brazo de palanca** Distancia perpendicular desde el punto en el que se aplica la fuerza hasta el punto en el que el cuerpo rota. Ver *momento*.

**brinco** Modo de andar en el que los cuatro pies golpean el suelo a la vez, a veces llamado «pronk» en los artiodáctilos. Comparar con *medio brinco*.

**buche** Expansión del esófago, similar a una bolsa.

**busodontos** Perteneciente a los dientes con las cúspides en forma de pico. Comparar con *lofodonto* y *selenodonto*.

**bursa** Bolsa o saco.

**caja craneana** Parte del cráneo que forma la cavidad craneal y alberga el cerebro.

**calcificación** Un tipo concreto de mineralización en el que se depositan carbonatos de calcio (invertebrados) o fosfatos de calcio (vertebrados) en la matriz de un tejido conjuntivo especial.

**caña** Hueso de la extremidad posterior resultante de la fusión de los metatarsos III y IV (como en el caballo).

**capa limitante** La capa fluida más próxima a la superficie corporal y que fluye sobre ésta.

**caparazón** Parte dorsal ósea de la concha de las tortugas, con forma de cúpula. Comparar con *plastrón*.

**capilar** El vaso sanguíneo más pequeño, revestido sólo por endotelio.

**capilar aéreo** Pequeño compartimiento dentro del pulmón de las aves en el que tiene lugar el intercambio gaseoso. Comparar con *alvéolo* y *favéolo*.

**cápsula renal** Extremo dilatado de los túbulos urinarios que rodean al glomérulo vascular; forma el primer filtrado en la cápsula renal; también conocido como cápsula de Bowman.

**carga** En mecánica, fuerza a la que es sometida una estructura.

**cartilago secundario** Cartilago que se forma una vez que se completa la osificación inicial, normalmente, como respuesta al estrés mecánico y, especialmente, en los márgenes de hueso intramembranoso.

**casco** Placa cornificada agrandada en el extremo de un dedo de ungulado.

**catádro** Relativo a peces caracterizados por desovar en agua salada, madurar en agua dulce, y regresar al agua salada para reproducirse, por ejemplo, algunas anguilas. Comparar con *anádro*.

**catecolaminas** Hormonas epinefrina y norepinefrina, producidas por el tejido cromafín y otros tejidos.

**caudal** Hacia la cola o la parte posterior del cuerpo; posterior.

**celoma** Cavidad del cuerpo rellena de fluido, y formada en el mesodermo.



**célula mioepitelial** Célula que tapiza (*epitelial*) un conducto o glándula, y que posee cierta capacidad contráctil (*myo-*).

**célula muscular extrafusil** Fibra muscular estriada que realmente contribuye a parte de la fuerza de movimiento. Comparar con *célula muscular intrafusil* y *neurona motora alfa*.

**célula muscular intrafusil** Fibra de un músculo estriado especializada como órgano sensorial propioceptor, alojado en un eje muscular. Comparar con *célula muscular extrafusil*, *eje muscular*, y *neuronas motoras gamma*.

**célula pilosa** Célula mecanorreceptora con un grupo de salientes filiformes, compuesto por un kinocilio y varios estereocilios.

**cemento** Capas celulares y acelulares que normalmente se forman sobre la raíz del diente, aunque en algunos herbívoros pueden contribuir a la superficie de oclusión. Ver *esmalte* y *dentina*.

**centro** Cuerpo o base de la vértebra.

**ceratotriquia** Disposición en forma de abanico de varillas queratinizadas que sostienen internamente la aleta de los elasmobranchios.

**cesta branquial** Faringe dilatada de los cordados, que actúa en la alimentación suspensiva.

**ciego** Evaginación del intestino, sin salida.

**cinesis** Movimiento; normalmente referido al movimiento relativo de los huesos del cráneo. Ver *cinesis craneal*.

**cinesis craneal** Movimiento entre la mandíbula superior y la caja craneana por las articulaciones entre ellos; en sentido estricto, se aplica a cráneos con articulación móvil en los huesos del techo. Comparar con *cráneo cinético*, *procinesis*, *mesocinesis* y *metacinesis*.

**circunvolución cerebral** Protuberancia en la superficie del cerebro. Comparar con *surco*.

**clado** Línea evolutiva natural que incluye al antecesor y a todos sus descendientes, y sólo a ellos.

**cladograma** Dendrograma ramificado que representa la organización y relaciones de los clados.

**coana** Narina interna; aberturas del conducto nasal en el interior de la boca.

**colágeno** Proteína fibrosa secretada por células del tejido conjuntivo.

**colateral** Acompañante, auxiliar o subyacente.

**colinérgico** Relativo al neurotransmisor acetilcolina, o a la fibra nerviosa que lo libera.

**colmillo** Dientes largos y especializados que sobresalen de la boca; incisivos alargados (elefantes), incisivo superior izquierdo (narval), caninos (morsas).

**coloide** Sustancia gelatinosa o mucosa.

**compuestos secundarios vegetales** Compuestos químicos producidos por las plantas, que son tóxicos o de sabor desagradable para los herbívoros.

**concurrente** Flujo de corrientes adyacentes en la misma dirección.

**condrocráneo** Parte del cráneo formada por hueso endocondral o cartilago, que rodea y protege el cerebro; también incluye las cápsulas nasales fusionadas o asociadas.

**conducto arquinéfrico** Término general para el conducto urogenital; se han dado nombres alternativos (conducto de Wolff) para los diferentes estados embrionarios (conducto pronefrico,

conducto mesonefrico, conducto opisthonefrico), o para funciones distintas (vaso deferente).

**conducto de Wolff** Conducto mesonefrico.

**conducto metanefrico** Uréter; conducto distinto del pronefros y el mesonefros.

**contracorriente** Flujo de corrientes adyacentes en direcciones opuestas.

**contralateral** Que ocurre en lados opuestos del cuerpo. Comparar con *ipsolateral*.

**coprofagia** Ingestión de heces, comportamiento realizado habitualmente para procesar de nuevo material no digerido.

**copulación** Coito en el que interviene un órgano de penetración.

**coracoides** Coracoides posterior; hueso endocondral del hombro que primero evolucionó en los primeros sinápsidos o sus inmediatos antecesores. Comparar con *procoracoides*.

**cornificado** Que posee una capa de queratina, queratinizado.

**córtex** Parte externa o borde de un órgano.

**corticosteroides** Hormonas esteroides.

**cosmina** Término antiguo para designar un derivado de la dentina que cubre ciertas escamas de los peces; escamas cosmoideas.

**craneal** Hacia la cabeza o extremo anterior del cuerpo; anterior o rostral.

**cráneo acinéutico** Un cráneo que carece de cinesis craneal, es decir, de articulaciones móviles entre los huesos craneales.

**cráneo dicinéutico** Cráneo cinético con dos articulaciones a través de la caja craneana. Comparar con *cráneo monocinéutico*.

**cráneo monocinéutico** Cráneo cinético con una única articulación a través de la caja craneana.

**cresta** Mecanorreceptor en los canales semicirculares del aparato vestibular del oído; neuromasto especializado en detectar la aceleración angular. Comparar con *mácula*.

**cresta neural** Par de tiras de tejido que se separan del borde dorsal del surco neural, y forman el tubo neural.

**cromatóforo** Término general para designar una célula pigmentada.

**cuadrúpedo** Que camina o corre a cuatro patas. Comparar con *bípedo*.

**cuerna** Hueso desnudo ramificado que crece desde los huesos del cráneo en algunas especies de artiodáctilos; normalmente crece anualmente en los machos, y se cae durante la época no reproductora. Comparar con *cuerno*.

**cuerno** Funda queratinizada sin ramificar, con un eje óseo en su interior y situada sobre la cabeza; normalmente aparece en machos y hembras, y permanece durante todo el año. Comparar con *cuerna*.

**cuerpo ciliar** Pequeño anillo muscular en el ojo, que enfoca el cristalino.

**cuerpo intervertebral** Almohadilla de cartilago o tejido conjuntivo entre los extremos articulares de centros vertebrales sucesivos.

**decusación** Fibras nerviosas cruzadas que pasan de un lado al otro del sistema nervioso central.

**deglución** Acto de tragar.

**delaminación** División de las láminas de tejidos embrionarios en capas paralelas.



**dendrita** Fibra nerviosa de una neurona que lleva el impulso hacia el cuerpo celular.

**dendrograma** Diagrama ramificado que representa las relaciones o la historia de un grupo de organismos.

**dentición** Conjunto de dientes.

**dentina** Material que forma la mayor parte del diente, y es similar en estructura al hueso, aunque más duro; de color amarillento y compuesto por cristales de hidroxiapatito y colágeno; secretado por los odontoblastos originados de la cresta neural. Ver *esmalte* y *cemento*.

**derivado** Indica un organismo o especie que evoluciona posteriormente dentro de su línea filogenética; avanzado; contrario a primitivo.

**dermatocráneo** Parte del cráneo formada por huesos dérmicos.

**dermatomo** Segmento embrionario de la piel.

**dermis** Capa de la piel situada bajo la epidermis y derivada del mesodermo.

**deuteróstomo** Animal cuyo ano se forma a partir o cerca del blastoporo embrionario; la boca se forma en el extremo opuesto del embrión.

**diartrosis** Articulación que permite una rotación considerable de los elementos esqueléticos articulados; se caracteriza por una articulación en cápsula, membrana sinovial y cartílago articular en los elementos de unión; articulación sinovial.

**diferenciación** Proceso de diversificación celular durante el desarrollo embrionario.

**difiodonto** Modelo de sustitución dental en el que sólo hay dos series de dientes, normalmente dientes de leche y dientes definitivos.

**difusión** Movimiento de las moléculas desde una zona de alta concentración a otra de baja concentración; si el movimiento es al azar y sin ayuda, se conoce como difusión pasiva.

**digestión** Degradación mecánica y química del alimento en sus productos finales básicos (normalmente hidratos de carbono simples, proteínas, ácidos grasos) que son absorbidos por la corriente sanguínea.

**digitigrado** Relativo a la postura del pie en la cual la parte anterior de la planta (centro de los dedos) soporta el peso, como en gatos y perros. Comparar con *plantígrados* y *ungulígrados*.

**dioico** Relativo a la presencia de gónadas femeninas y masculinas en individuos distintos. Comparar con *monoico*.

**dipleurula** Larva de un invertebrado hipotético propuesta como antecesor común de equinodermos y hemicordados.

**diplospóndilo** Condición en la que un segmento vertebral está formado por dos centros. Comparar con *monospóndilo*.

**disco intervertebral** Almohadilla de fibrocartilago en los mamíferos adultos que tiene un núcleo gelatinoso derivado de la notocorda y está localizado entre los extremos articulares de centros vertebrales sucesivos. Comparar con *cuerpo intervertebral*.

**disección** Exposición cuidadosa de las partes anatómicas, que permite a los estudiantes descubrir y dominar la extraordinaria organización morfológica de un animal, para entender los procesos llevados a cabo por estas partes y la sorprendente historia evolutiva a la que pertenece.

**diseño** Organización de la estructura y funcionamiento de una parte u órgano, relacionadas con su papel biológico.

**distal** Hacia el extremo libre de una parte sujeta, como una extremidad. Comparar con *proximal*.

**diurno** Activo durante el día. Comparar con *nocturno*.

**dorsal** Hacia la espalda o la superficie superior del cuerpo; opuesto a ventral.

**ecomorfología** Estudio de las relaciones entre la forma y función de una parte, y cómo es utilizada realmente en el ambiente natural; constituye la base para determinar el papel biológico.

**ectomesénquima** Asociación laxa de células derivadas de la cresta neural.

**ectotermo** Animal que depende de las fuentes de calor ambiental para alcanzar su temperatura corporal adecuada. Comparar con *endotermo*.

**edema** Inflamación debida a la acumulación de líquido en los tejidos corporales.

**efector** Órgano, como un músculo o una glándula, que responde a un estímulo nervioso.

**eferente** Referido al proceso de transportar desde; por ejemplo, las neuronas motoras transportan impulsos desde el sistema nervioso central.

**eje metapterigial** Cadena de elementos endoesqueléticos dentro de la aleta del pez que definen el eje principal interno de sujeción.

**eje muscular** Haz fusiforme en la musculatura estriada que alberga receptores sensoriales especializados, conocidos como células musculares intrafusales.

**elástico** En términos físicos, capacidad de una estructura para volver a su tamaño y forma original después de una deformación.

**electromiografía** Estudio del modelo de contracción muscular basado en la detección de su actividad eléctrica.

**electromiograma** Registro eléctrico de la contracción muscular.

**electrorreceptor** Órgano sensorial que responde a señales o campos eléctricos.

**elementos formes** Componentes celulares de la sangre, excluyendo el plasma. Comparar con *plasma*.

**elevación** Fuerza producida por una estructura hidrodinámica, perpendicular a su superficie.

**emarginaciones** Muecas de gran tamaño en el hueso de la caja craneana. Comparar con *fenestraciones*.

**emulsionar** Dividir las grasas en gotas más pequeñas. Comparar con *digestión*.

**endocitosis** Proceso fagocítico en el que un material, como partículas alimenticias o bacterias extrañas, son englobadas por la célula.

**endocrino** Hace referencia a una glándula que libera su producto directamente a los vasos sanguíneos. Comparar con *exocrino*.

**endoesqueleto** Armazón de soporte o protector en el interior del cuerpo, que se extiende bajo el tegumento. Comparar con *exoesqueleto*.

**endotelio** Capa unicelular que tapiza el interior de los canales vasculares. Comparar con *mesotelio*.

**endotermo** Animal capaz de mantener una temperatura corporal elevada al producir metabólicamente calor en su interior. Comparar con *ectotermo*.



**enteroceloma** Cavidad corporal formada por evaginaciones del mesodermo. Comparar con *esquizoceloma*.

**epéndimo** Capa de células que tapiza el canal central de la médula espinal de los cordados.

**epibolia** Recubrimiento de células en la superficie durante la gastrulación embrionaria.

**epidermis** Capa de la piel que deriva del ectodermo, situada sobre la dermis.

**epífisis** 1. Centro secundario de osificación en el extremo de un hueso; también referido al extremo de un hueso. 2. Glándula pineal.

**epigenética** Estudio de los sucesos del desarrollo embrionario por encima del nivel de gen; procesos embrionarios que no proceden directamente de los genes, pero contribuyen al fenotipo en desarrollo.

**equilibrio de impedancias** Ajustes en el sistema de conducción del sonido como respuesta a la resistencia física que las ondas sonoras encuentran al viajar desde el aire al fluido del oído interno.

**equilibrio puntuado** Descripción de un modelo filogenético en el que largos períodos de pocos o ningún cambio son interrumpidos por cortos lapsos de cambios prolíficos antes de regresar a períodos de variación escasa. Comparar con *evolución cuántica*.

**esbozo** Primordio o precursor de una estructura del embrión en formación.

**escala** Ajustes compensatorios en las proporciones para mantener la función tras cambios en el tamaño.

**esfínter** Banda muscular que rodea a un tubo o abertura para constreñirlo o cerrarlo.

**esmalte** La sustancia más dura en el cuerpo de los vertebrados, que forma la capa oclusiva de la mayoría de los dientes; consiste casi por completo en sales de calcio, como los cristales de apatito; secretado por ameloblastos de origen epidérmico. Ver *dentina* y *cemento*.

**espacio muerto** Volumen de aire utilizado no expulsado en la exhalación. Comparar con *volumen respiratorio*.

**espermátforo** Paquete de esperma preparado para su liberación o para ser entregado a la hembra.

**espiráculo** Hendidura branquial reducida, primera de la serie.

**esplacocráneo** Parte del cráneo que aparece originariamente para sujetar las hendiduras branquiales y, posteriormente, contribuye a las mandíbulas y otras estructuras de la cabeza; arcos branquiales y derivados; cráneo visceral.

**esquizoceloma** Cavidad corporal formada por división del mesodermo. Comparar con *enteroceloma*.

**estenohalino** Que posee amplia tolerancia a las variaciones de salinidad.

**estereocilio** Microvellosidad muy larga.

**estigmas** Hendidura faríngea profusamente dividida.

**estivación** Estado de descanso prolongado o hibernación durante el tiempo de calor o sequía, caracterizado por valores bajos en los niveles metabólicos y respiratorios.

**estolón** Saliente similar a una raíz de las ascidias y otros invertebrados; puede fragmentarse en varias partes que asexualmente crecen produciendo más individuos.

**estomodeo** Invaginación embrionaria de la superficie del ectodermo que contribuye a la formación de la boca.

**estratificado** Formado por capas.

**estratigrafía** Origen geológico, composición y cronología relativa de los estratos.

**estrato** Capa de rocas depositadas durante aproximadamente el mismo tiempo geológico.

**estreptostilo** Condición en la cual el hueso cuadrado es relativamente móvil con respecto a la caja craneana.

**estribo** Uno de los tres huesos medios del oído en los mamíferos, filogenéticamente derivado de la columnilla (hiomandíbula).

**eurihalino** Que tolera variaciones amplias de salinidad.

**evolución por cuantos** Cambios adaptativos evolutivos dentro de un linaje, caracterizados por largos períodos de pequeños cambios que son interrumpidos repentinamente por explosiones cortas de cambios rápidos. Comparar con *equilibrio puntual*.

**excreción** Eliminación de sustancias sobrantes y de desecho del cuerpo.

**exocitosis** Proceso por el cual una célula libera productos.

**exocrino** Hace referencia a una glándula que libera su secreción en un conducto. Comparar con *endocrino*.

**exoesqueleto** Armazón de soporte o protección que recubre la superficie del cuerpo. Comparar con *endoesqueleto*.

**exteroceptor** Receptor sensorial que responde a estímulos ambientales. Comparar con *propioceptor* e *interoceptor*.

**extraembrionario** Perteneciente a estructuras formadas por el embrión o que lo rodean, pero que no persisten en el cuerpo adulto ni contribuyen a su formación.

**extrínseco** Originado fuera de la parte en la que actúa. Comparar con *intrínseco*.

**fallo** En mecánica, pérdida de la integridad funcional y capacidad de cambio; un material puede fallar pero no romperse. Comparar con *fractura*.

**fascículo** Haz de fibras musculares definido por el tejido conjuntivo que lo recubre dentro de un órgano muscular.

**fásico** Ciclos recurrentes de la contracción muscular.

**favéolo** Compartimiento respiratorio pequeño dentro del pulmón que abre a la cámara central de aire, y resulta de subdivisiones del revestimiento pulmonar. Comparar con *alvéolo*.

**fenestra** Abertura en el hueso de la caja craneal.

**fenotipo** Características físicas y de comportamiento de un organismo; rasgos somáticos. Comparar con *genotipo*.

**fermentación** Proceso por el cual ciertos microorganismos anaerobios extraen la energía de los alimentos al liberar enzimas celulasas que descomponen el material vegetal.

**fermentación en el ciego** Proceso por el cual ciertos microorganismos digieren el alimento en los ciegos del intestino. Ver *fermentación intestinal*.

**fermentación gástrica** Proceso por el cual ciertos microorganismos digieren el alimento en un estómago especializado. Ver *fermentación intestinal*.

**fermentación intestinal** Proceso por el cual ciertos microorganismos digieren el alimento en el intestino. Comparar con *fermentación gástrica*.



- feromona** Sustancia química, liberada en el ambiente por un individuo, que influye en el comportamiento o fisiología de otros de la misma especie.
- fertilidad** Capacidad para producir huevos viables o espermatozoides suficientes para originar descendencia; la infertilidad resulta de huevos no viables o espermatozoides insuficientes. Comparar con *potencia*.
- feto** Embrión en un estado posterior de desarrollo.
- fibra muscular** Célula muscular, es decir, la parte contráctil de un órgano muscular.
- fibra nerviosa** Prolongación citoplasmática de una neurona; un axón o una dendrita.
- fibras de contracción rápida** Fibras musculares cuya fuerza puede o no fatigarse rápidamente; fibras fáscicas. Comparar con *fibras tónicas*.
- fibras tónicas** Fibras musculares de contracción lenta que producen una contracción prolongada y sostenida de baja fuerza. Comparar con *fibras de contracción rápida*.
- fijador** Músculo que funciona para estabilizar una articulación. Comparar con *sinergista* y *antagonista*.
- filogenia** Curso de los cambios evolutivos dentro de un grupo de organismos relacionados.
- fluido tisular** Líquido transparente externo a los vasos sanguíneos o linfáticos, que baña a las células.
- flujo laminar** Movimiento de las partículas de un fluido por medio de una trayectoria suave de capas que se deslizan una sobre otra. Comparar con *flujo turbulento*.
- flujo turbulento** Movimiento de las partículas de un fluido en trayectorias irregulares. Comparar con *flujo laminar*.
- foliculo** Bolsa de pequeño tamaño con células que contienen hormonas (por ejemplo, un foliculo tiroideo), o que contiene un óvulo (por ejemplo, un foliculo ovárico).
- foramen** Perforación u orificio a través de una pared tisular.
- foramen de Panizza** Vaso de conexión entre las bases de los arcos aórticos izquierdo y derecho en los cocodrilos.
- foramen oval** Conexión de un solo sentido entre el atrio derecho e izquierdo en los embriones de mamífero; se cierra al nacer.
- fórmula dentaria** Expresión abreviada del número y tipo de dientes característicos (incisivos, caninos, premolares, molares), superiores e inferiores, en las especies de mamíferos.
- fósil indicador** Animal fósil de amplia distribución geográfica pero restringido a una capa de roca o al mismo horizonte temporal; especie definida indicadora de un sustrato.
- fotorreceptor** Receptor sensorial de radiación sensible a estímulos de luz visible.
- fractura** En mecánica, rotura o pérdida de la integridad estructural; separación real de material bajo la carga. Comparar con *fallo*.
- fractura por fatiga** Fuerza de ruptura reducida que tiene un objeto después de un uso prolongado.
- fuerza de compresión** Dirección de aplicación de una fuerza que tiende a presionar o apretar un objeto.
- fuerza de rotura** Fuerza máxima que una estructura desarrolla justo antes de fallar o romperse.
- fuerza de selección o presión** Demanda biológica o física que procede del ambiente, y que afecta a la supervivencia de los individuos que viven en él.
- fuerza de tensión** 1. Dirección de aplicación de una fuerza que tiende a separar un objeto. 2. Fuerza producida por la contracción muscular.
- fuerza vertical** Dirección de una fuerza aplicada que tiende a deslizar secciones de un objeto entre otras.
- fulcro** Punto de apoyo, centro o eje de rotación.
- función** Trabajo que desempeña una parte dentro de un organismo. Comparar con *papel biológico*.
- fusiforme** Referido a una forma alargada y afilada hacia los extremos.
- galope** Paso caracterizado por una velocidad alta y un modelo de pisada desigual.
- gametogénesis** Producción de células reproductoras maduras masculinas y femeninas.
- ganglio** Agrupación de cuerpos de células nerviosas en el sistema nervioso periférico.
- ganoína** Término antiguo para designar un derivado del esmalte que cubre algunas escamas de peces; escamas ganoideas.
- garra** Uña al final del dedo, lateralmente comprimida, aguda y curvada; zarpa.
- gastralia** Hueso dermal con forma de varilla localizado en la región abdominal.
- gastrocele** Cavidad dentro del tubo digestivo embrionario temprano de la gástrula.
- gástrula** Estado embrionario temprano durante el cual se forma el tubo digestivo primario.
- gemación** Forma de reproducción asexual donde una parte de un individuo se separa del cuerpo y se diferencia como un nuevo individuo.
- generación espontánea** Concepto por el que organismos completamente formados se originan directamente y de manera natural a partir de materia inanimada.
- genotipo** Estructura genética de un individuo.
- gestación** Tiempo transcurrido desde la concepción hasta el desove o nacimiento.
- glándula mucosa** Órgano secretor de mucina rica en proteínas, que normalmente es un fluido denso. Comparar con *glándula serosa*.
- glándula serosa** Órgano que secreta un fluido poco espeso y acuoso.
- glomérulo** 1. Pequeño lecho de capilares asociado con el túbulo urinario. 2. Pequeño conjunto de capilares en la estomocorda de los hemicordados.
- gnatostomado** Vertebrado con mandíbulas.
- grado** Nivel o estado alcanzado evolutivamente; grupo parafilético.
- grupo externo** Cualquier grupo utilizado en comparaciones taxonómicas pero que no forma parte del taxón en estudio. Comparar con *grupo interno*.
- grupo hermano** En taxonomía, el grupo externo más estrechamente relacionado con el grupo interno. Comparar con *grupo interno*, *grupo externo*.
- grupo interno** El grupo de organismos que se estudia en realidad. Comparar con *grupo externo*.



**grupo monofilético** Un clado, todos los organismos de un linaje más todos los antecesores que tienen en común, por tanto, un grupo natural. Comparar con *grupo parafilético* y *polifilético*.

**grupo parafilético** Clado incompleto que resulta de la eliminación de uno o más componentes del linaje. Comparar con *grupo monofilético* y *polifilético*.

**grupo polifilético** Grupo taxonómico artificial caracterizado por rasgos que no son homólogos. Comparar con *grupo monofilético* y *parafilético*.

**hemocele** Canales llenos de sangre dentro del tejido conjuntivo, que no presentan revestimiento endotelial.

**hemodinámica** Modelo de la fuerza y flujo de la circulación sanguínea dentro de los vasos.

**hendidura branquial** Hendidura faríngea asociada con las branquias.

**hendidura faríngea** Abertura lateral en la pared de la faringe.

**hepatocito** Célula del hígado.

**heterocronía** Dentro de la misma línea evolutiva, el cambio de tiempo en el que aparece un carácter en el embrión en relación a su aparición en un ancestro filogenético; normalmente, hace referencia al momento en el que aparece la madurez sexual en relación al desarrollo somático. Comparar con *pedomorfosis*.

**heterodonto** Dentición en la cual los dientes de la boca son en general diferentes.

**hidrodinámico** Objeto que genera propulsión cuando se sitúa en una corriente de agua en movimiento, como por ejemplo, la aleta pectoral de un tiburón.

**hiostilo** Suspensión mandibular primaria a través de la conexión a la hiomandíbula.

**hiperosmótico** Referido a una solución cuya presión osmótica es mayor que la de la solución que le rodea; por ejemplo, la presión de un fluido tisular en algunos peces es mayor que la presión del agua dulce que les rodea. Comparar con *hiposmótico* e *isosmótico*.

**hiperplasia** Incremento del número de células como resultado de una proliferación celular; normalmente aparece como respuesta al estrés o aumento de la actividad. Comparar con *hipertrofia* y *metaplasia*.

**hipertrofia** Incremento en el tamaño o densidad de un órgano o una parte de él, pero no como resultado de una proliferación celular. Comparar con *hiperplasia* y *atrofia*.

**hiposmótico** Referido a una solución cuya presión osmótica es menor que la de la solución que la rodea. Comparar con *hiperosmótico* e *isosmótico*.

**hipoxia** Nivel de oxígeno insuficiente para mantener la demanda metabólica.

**hipsodonto** Perteneciente a los dientes con coronas altas. Comparar con *braquiodonto*.

**holonefros** Riñón único que surge de varias regiones de la cresta renal por oposición a los tres tipos sucesivos de riñón (pronefros, mesonefros, metanefros) procedentes de la cresta renal.

**holospóndilo** Condición en la cual el centro y las espinas de la vértebra están anatómicamente fusionadas en un único hueso. Comparar con *aspidospóndilo*.

**homeostasis** Constancia del medio interno de un animal.

**homeotermo** Condición en la que se mantiene constante la temperatura corporal, sin tener en cuenta el método.

**homodonto** Dentición en la cual los dientes de la boca son similares.

**homología** Rasgos derivados de un antecesor común en dos o más organismos; linaje común. Comparar con *serie homóloga*.

**homoplasia** Rasgos en dos o más organismos que parecen similares; semejanza de aspecto.

**hormona** Mensajero químico secretado a la sangre por un órgano endocrino y que afecta a tejidos diana.

**hormona excitadora** Hormona que inicia o estimula la respuesta de los tejidos diana.

**hormona inhibidora** Hormona que deprime la respuesta de los tejidos diana.

**hueso de membrana** Hueso cuya formación embrionaria tiene lugar directamente del mesénquima, sin precursor cartilaginosa; hueso dérmico. Comparar con *hueso endocondral*.

**hueso endocondral** Hueso cuya formación embrionaria tiene lugar a partir de un precursor cartilaginosa que posteriormente se osifica; cartílago o hueso de sustitución. Comparar con *hueso de membrana*.

**hueso sesamoideo** Hueso que se desarrolla directamente en un tendón, por ejemplo, la rótula.

**hueva** Huevos de los peces todavía dentro del ovario.

**huevo** Célula haploide producida por las hembras; óvulo.

**huevo cleidoico** Envuelta con cáscara que contiene el feto, como en reptiles, aves y mamíferos primitivos. Comparar con *huevo*.

**implantación** Proceso por el cual un embrión se establece de forma viable en la pared del útero.

**índice de refracción** Medida de las propiedades de refracción de un objeto.

**ingresión** Proceso por el cual células individuales de la superficie del embrión migran hacia el interior.

**inserción** Sitio relativamente móvil para el anclaje del músculo. Comparar con *origen*.

**internudo** En taxonomía, la línea que conecta los nudos en un cladograma y que representa al menos a una especie ancestral de un suceso de especiación. Comparar con *nudo*.

**interoceptor** Receptor sensorial que responde a estímulos internos. Comparar con *propioceptor* y *esteroceptor*.

**intersticial** Perteneciente al fluido que rellena los espacios intercelulares.

**intrínseco** Perteneciente por completo a una parte; es decir, inherente a la parte. Comparar con *extrínseco*.

**invaginación** Plegamiento hacia el interior desde la superficie.

**involución** Proceso por el que las células de la superficie embrionaria pasan a extenderse por el interior del embrión.

**ipsolateral** Que ocurre en el mismo lado del cuerpo. Comparar con *contralateral*.

**isocórtex** Córtex cerebral o capa externa del cerebro de los mamíferos.

**isolecito** Relativo a los huevos cuyo vitelo está distribuido uniformemente por todo el citoplasma. Comparar con *teleolecito*.



- isometría** Semejanza geométrica, en la cual las proporciones permanecen constantes con los cambios de tamaño.
- isomótico** Referido a dos soluciones con niveles equivalentes de soluto. Comparar con *hiperosmótico* e *hiposmótico*.
- isquemia** Flujo sanguíneo insuficiente para satisfacer la demanda metabólica de los tejidos.
- kinocilio** Cilio rígido, modificado, del oído. Comparar con *microvellosidad*.
- lactación** Liberación de leche de la glándula mamaria al succionar las crías.
- laguna** Espacio pequeño.
- lámina** Una hoja, capa o placa fina; por ejemplo, lamela branquial.
- larva** Estado inmaduro (no reproductor), morfológicamente diferente al adulto.
- lateral** Hacia o en un lado del cuerpo.
- lecitotrófico** Perteneciente a la nutrición que el embrión recibe del vitelo del óvulo. Comparar con *matrotrofico*.
- lepidotriquia** Varillas dérmicas osificadas o condrificadas dispuestas en forma de abanico, que sostienen internamente la aleta de los peces óseos. Comparar con *ceratotriquia*.
- lepospondilia** Condición de las vértebras holospondilas con un centro de una sola pieza, normalmente perforado por el canal notocordal.
- ley biogenética** Afirmación de Ernst Haeckel según la cual la ontogenia recapitula la filogenia; actualmente desacreditado.
- líneas de interrupción del crecimiento** Períodos durante los que se forman anillos en los huesos como consecuencia de la suspensión del crecimiento o incluso de su reabsorción.
- linfa** Líquido transparente transportado por los vasos linfáticos.
- locomoción aérea** Vuelo batido activo.
- locomoción arbórea** Movimiento a través de los árboles. Comparar con *braquiación* y *locomoción trepadora*.
- locomoción cavadora** Extracción activa de suelo para producir una madriguera; excavación.
- locomoción cursora** Carrera rápida.
- locomoción trepadora** Escalar los árboles con ayuda de las garras. Comparar con *braquiación*.
- lofodonto** Tipo de dientes con amplias cúspides prominentes, útiles en la trituración de material vegetal. Comparar con *bunodonto* y *selenodonto*.
- lumen** Espacio en el interior de un órgano, especialmente un órgano tubular.
- macrolectítico** Relativo a los huevos con gran cantidad de vitelo.
- mácula** Mecanorreceptor dentro del aparato vestibular del oído; neuromasto especializado en detectar cambios en la postura y aceleración corporal.
- madriguera** Laberinto subterráneo de pasadizos excavados usados por animales, por ejemplo por los conejos.
- mandíbula** Elementos esqueléticos de hueso o cartílago que refuerzan los bordes inferiores de la boca.
- martillo** Uno de los tres huesos del oído medio de los mamíferos. Filogenéticamente derivado del hueso articular.
- masticación** Degradación mecánica, normalmente a cargo de los dientes, del gran bolo alimenticio en partes más pequeñas.
- matrotrofico** Relativo a la alimentación que el embrión recibe a través de la placenta o de secreciones uterinas. Comparar con *lecitotrofico*.
- meato** Canal o abertura.
- mecanorreceptor** Órgano sensorial que responde a pequeños cambios o estímulos de tipo mecánico. Comparar con *quimiorreceptor* y *fotorreceptor*.
- medio brinco** Paso en el cual los pies posteriores conectan con el suelo simultáneamente, pero los pies anteriores no. Comparar con *brinco*.
- medio galope** Galope lento.
- médula** Parte interna o núcleo de un órgano.
- mejilla** Pared lateral flexible de la boca, especialmente en mamíferos.
- mericismo** Remasticación acompañada de fermentación microbiana del alimento, en animales no rumiantes. Comparar con *rumiar*.
- mesénquima** Asociación laxa de células de origen mesodérmico.
- mesocinesis** Movimiento craneal por una articulación transversa que pasa a través del dermatocráneo posterior a la órbita ocular. Comparar con *procinesis* y *metacinesis*.
- mesodermo paraxial** Bandas mesodérmicas pares formadas a lo largo del tubo neural; en la cabeza permanecen como bandas de mesodermo llamadas somítómeros, pero en el tronco llegan a tener una disposición segmentaria como somitos.
- mesolectítico** Relativo a los huevos con moderada cantidad de vitelo almacenado. Comparar con *microlectítico* y *macrolectítico*.
- mesonefros** Riñón formado por túbulos nefríticos que surgen en el centro de la cresta renal; normalmente es un estado embrionario transitorio que reemplaza al pronefros, pero es a su vez sustituido en los adultos por el opistonefros o el metanefros. Comparar con *pronefros*, *opistonefros* y *metanefros*.
- mesotelio** Epitelio unicelular que tapiza las cavidades corporales.
- metacinesis** Movimiento craneal a través de una articulación en charnela que se extiende posteriormente entre el neurocráneo interno y el dermatocráneo externo. Comparar con *procinesis* y *mesocinesis*.
- metamorfosis** Transformación brusca desde un estado (joven o larva) a otro anatómicamente distinto (adulto).
- metanefros** Riñón formado por túbulos nefríticos que surgen de la región posterior del borde renal y son drenados por un uréter; normalmente reemplaza al pronefros y mesonefros embrionario. Comparar con *pronefros*, *mesonefros* y *opistonefros*.
- metaplasia** Cambio de un tejido de un tipo a otro. Comparar con *hipertrofia*.
- microcirculación** Lechos capilares más las arteriolas que los irrigan, y las vénulas que los drenan.
- microlectítico** Relativo a los huevos que contienen pequeñas cantidades de vitelo. Comparar con *mesolectítico* y *macrolectítico*.
- microvellosidad** Saliente citoplasmático filiforme de una célula. Comparar con *vellosidad*.



**mineralización** Proceso generalizado, controlado por las células vivas de un tejido, por el que se produce el depósito de diversos iones metálicos en la matriz orgánica de tejido conjuntivo.

**miofibrilla** Unidad contráctil de una célula muscular; cadena de sarcómeros repetidos constituidos por miofilamentos.

**miofilamentos** Filamentos gruesos y delgados del músculo, compuestos a nivel ultraestructural predominantemente por miosina y actina, respectivamente.

**miómeros** Segmentos musculares diferenciados en un adulto.

**miotomos** Bloques embrionarios indiferenciados de músculo presuntivo.

**modelo motor** Patrón local definido de la actividad muscular, que muestra pequeñas variaciones cuando se repite.

**molariforme** Término general que describe dientes premolares y molares de apariencia similar.

**molleja** Región especializada del estómago, bien muscularizada, que sirve para triturar alimentos duros.

**momento** Medida de la tendencia de una fuerza a hacer girar un cuerpo; producto de la fuerza por la distancia perpendicular desde el punto en el que se aplica la fuerza hasta el punto de rotación.

**monoico** Relativo a la presencia de gónadas femeninas y masculinas en el mismo individuo; hermafrodita.

**monospondilo** Condición en la que un segmento vertebral está formado por un solo centro. Comparar con *diplospondilo*.

**morfogénesis** Durante el desarrollo embrionario, el proceso que tiene como resultado la reorganización de los tejidos para formar órganos, y se produce la configuración fundamental del cuerpo del embrión.

**morfología** Estudio de la anatomía y de su significado.

**morfología evolutiva** Estudio de las relaciones entre los cambios del diseño anatómico y los procesos responsables de estos cambios a través del tiempo.

**morfología funcional** Estudio de la relación entre el diseño anatómico de una estructura y la función o funciones que desempeña.

**muda** Eliminación parcial o total de las capas cornificadas de la piel; pérdida de las plumas o pelo que normalmente ocurre una vez al año; ecdisis.

**muelas carniceras** Dientes sectoriales de los carnívoros, que incluyen los premolares superiores y los molares inferiores.

**músculo paralelo** Órgano muscular cuyas fibras musculares se extienden en la misma dirección y están alienadas con su eje longitudinal. Comparar con *músculo pinnado*.

**músculo pinnado** Órgano muscular cuyas fibras musculares están alineadas oblicuamente a su línea de acción. Comparar con *músculo paralelo*.

**narina** Ventana de la nariz.

**nefridio** Órgano excretor tubular.

**nefrona** Porción del túbulo urinario en el que se forma la orina; está compuesto por las regiones proximal, intermedia y distal.

**nefrotomo** Precursor segmentario de la nefrona en la estructura urinaria del embrión temprano.

**neomorfo** Estructura morfológica nueva en especies derivadas que no tiene equivalente en el antecesor evolutivo.

**neotenia** Pedomorfosis producida por un retraso de la aparición del desarrollo somático, que está adelantado con respecto a la madurez sexual normal. Comparar con *progénesis*.

**nervio** Conjunto de fibras nerviosas con el mismo recorrido en el sistema nervioso periférico.

**nervio craneal** Cualquier nervio que entra o sale del cerebro. Comparar con *nervio espinal*.

**nervio craneal especial** Haz de fibras que detectan estímulos de los sentidos locales: vista, olfato, oído, equilibrio y línea lateral. Comparar con *nervio craneal general*.

**nervio craneal general** Grupo de fibras que detectan sensaciones de las vísceras. Comparar con el *nervio craneal especial*.

**nervio espinal** Cualquier nervio que entra o sale de la médula espinal. Comparar con *nervio craneal*.

**neurocráneo** Parte de la caja craneana que contiene la cavidad para el cerebro y las cápsulas sensoriales asociadas (nasal, óptica, ótica).

**neuroglía** Células no nerviosas de mantenimiento del sistema nervioso.

**neurohormona** Sustancia química secretada directamente a un capilar sanguíneo por el axón terminal de una neurona neurosecretora.

**neuromasto** Órgano mecanorreceptor formado por varias células pilosas, como en la línea lateral del oído interno.

**neurona** Célula nerviosa.

**neurona motora** Célula nerviosa que lleva impulsos a un órgano efector. Comparar con *neurona sensorial*.

**neurona motora alfa** Célula nerviosa que inerva el músculo externamente.

**neurona motora gamma** Célula nerviosa que inerva las células musculares intrafusales. Comparar con *neurona motora alfa*.

**neurona sensorial** Célula nerviosa que transporta impulsos desde el órgano sensorial al cerebro o médula espinal. Comparar con *neurona motora*.

**neurotransmisor** Sustancia química liberada en la sinapsis de una fibra nerviosa, normalmente un axón.

**neurulación primaria** Formación del tubo neural en el embrión mediante la formación de pliegues en las crestas de la placa neural, que tras desarrollarse terminan fusionándose, formando un neurocele bien definido. Comparar con *neurulación secundaria*.

**neurulación secundaria** Formación del tubo neural en el embrión por ahuecamiento, formándose el neurocele a partir de la quilla neural, una varilla maciza de células. Comparar con *neurulación primaria*.

**nocturno** Activo durante la noche. Comparar con *diurno*.

**notocorda** Varilla axial longitudinal formada por una pared de fibras de tejido conjuntivo alrededor de células y/o un espacio lleno de líquido.

**núcleo** 1. Orgánulo celular rodeado por membrana, que contiene el material genético. 2. Un grupo de cuerpos neuronales en el sistema nervioso central.

**nudo** En taxonomía, el punto de ramificación en un cladograma, que representa un acontecimiento evolutivo. Comparar con *internudo*.

**oclusión** Encuentro o cierre de las filas superior e inferior de dientes.



**olor** Detección de sustancias químicas por células sensoriales en el epitelio nasal a través del proceso de olfacción. Comparar con *vomerolor*.

**omaso** Tercera de las cuatro cámaras del estómago complejo de los rumiantes; especialización del esófago. Ver *abomaso*, *retículo* y *rumen*.

**ontogenia** El curso del desarrollo de un individuo, desde el huevo hasta la muerte.

**opérculo** Tapa o cubierta, como la que cubre las branquias de los peces.

**opistonefros** Riñón adulto formado del mesonefros y túbulos adicionales de la región posterior del borde néfrico. Comparar con *pronefros*, *mesonefros* y *metanefros*.

**órgano de penetración** Órgano reproductor masculino que libera espermia en el tracto reproductor femenino; pene o falo.

**órgano del esmalte** Parte del primordio formador del diente, derivado de la epidermis, que se asocia con la papila dérmica, y se diferencia en ameloblastos que secretan esmalte. Ver *papila dérmica*.

**órgano eléctrico** Conjunto de músculos especializados en producir campos eléctricos, y a menudo sacudidas de alto voltaje.

**órgano hidrostático** Estructura cuya integridad mecánica depende de un núcleo fluido que la rellena y que está rodeada por paredes de tejido conjuntivo.

**órgano muscular** Conjunto de las células musculares con los tejidos no contráctiles que las mantienen (tejido conjuntivo, vasos sanguíneos, nervios).

**órgano vomeronasal** Órgano quimiosensorial de la cámara nasal del techo de la boca de algunos tetrápodos.

**origen** Lugar de anclaje, relativamente fijo, de un músculo. Comparar con *inserción*.

**osificación** Un tipo concreto de mineralización, exclusivo de los vertebrados, en el que se deposita hidroxapatita (fosfato cálcico) en una matriz de colágeno, y conduce a la formación del hueso.

**osmorregulación** Mantenimiento activo del equilibrio de agua y solutos.

**osteodermo** Hueso dérmico localizado bajo una escama epidérmica, que la soporta.

**osteona** Disposición altamente ordenada de células óseas en anillos concéntricos, con matriz ósea rodeando un canal central a través del cual discurren vasos sanguíneos y nervios; sistema de Havers.

**otoconias** Cristales calcáreos pequeños en la mácula del oído interno; otolitos pequeños.

**otolito** Masa calcárea individual en la cúpula de las células pilosas.

**oviducto** Conducto urogenital que transporta óvulos, frecuentemente implicado en la protección y alimentación del embrión; conducto de Müller.

**oviparidad** Modelo reproductivo por puesta de huevos.

**ovoposición** Acto de poner huevos.

**ovulación** Liberación de un óvulo del ovario.

**papel biológico** Forma y función con la que una estructura contribuye a la supervivencia de un organismo en un ambiente determinado. Comparar con *función*.

**papila dérmica** Parte del primordio formador del diente, que está derivado de las células de la cresta neural, llega a estar asociado con el órgano del esmalte y se diferencia en odontoblastos que secretan dentina. Ver *órgano del esmalte*.

**paracaidismo** Caída por el aire ralentizada por el uso de membranas o formas del cuerpo que incrementan la resistencia.

**paradaptación** Concepto de que algunos aspectos de un rasgo pueden no ser adaptativos o deber sus propiedades a la selección natural.

**paralaje** Diferencia en el aspecto de un objeto cuando es visto desde dos puntos distintos.

**parto** Acto de nacer por viviparidad. Comparar con *ovoposición*.

**paso** 1. Modelo o secuencia del movimiento del pie durante la locomoción. 2. Andadura a gran velocidad caracterizada porque los dos pies del mismo lado entran en contacto con el suelo simultáneamente; ambladura rápida. Comparar con *ambladura*.

**patagio** Pliegue desplegado de la piel que forma una superficie aerodinámica o de control de vuelo.

**pedomorfosis** Retención de características juveniles generales de los antecesores en los estados tardíos del desarrollo en la descendencia. Los estados larvarios de los antecesores llegan a ser los estados «adultos» reproductores de los descendientes. Ver *neotenia* y *progénesis*.

**pelágico** Que vive en aguas libres. Comparar con *bentónico* y *planctónico*.

**pentadáctilo** Que tiene cinco dedos por extremidad; se piensa que puede ser el modelo básico característico de los tetrápodos, pero modificado por las demandas funcionales.

**pérdida de sustentación** Pérdida del impulso debida a la aparición de un flujo turbulento a través del plano aerodinámico.

**perfusión** Conducción de sangre a través del lecho capilar de un órgano. Comparar con *ventilación*.

**pericarión** Núcleo de una célula y su citoplasma adyacente, especialmente aplicado a las células nerviosas.

**pericondrio** Lámina de tejido conjuntivo fibroso que rodea a un cartílago.

**periostio** Lámina de tejido conjuntivo fibroso alrededor del hueso.

**peristaltismo** Ondas progresivas de contracción de la musculatura dentro de las paredes de una estructura tubular, como en las paredes del tubo digestivo.

**permisivo** Relativo a las hormonas que disminuyen la falta de sensibilidad de un tejido diana, lo que le permite entonces responder a estímulos hormonales, neuronales, o ambientales.

**piezoelectricidad** Cargas eléctricas de bajo nivel que surgen de la superficie de un cristal cargado, con tensión; la tensión de carga sobre los huesos puede producir cargas eléctricas en la superficie.

**pisada** Contacto del pie con el suelo durante la locomoción.

**pituitico** Célula no endocrina de la neurohipófisis.

**placa motora terminal** Unión neuromuscular; terminación especializada a través de la cual el axón de una neurona motora contacta con el músculo que inerva.

**placenta** Órgano complejo formado por tejidos materno y fetal a través del cual se nutre el embrión.



**placoda** Placa engrosada bien definida del ectodermo embrionario.

**planctónico** Relativo a las plantas o animales con flotación libre, que son transportados pasivamente por las corrientes o mareas. Comparar con *bentónico* y *pelágico*.

**planeo** Descenso gradual en el aire que se puede prolongar mediante la acción del cuerpo y las extremidades sobre el relativo viento, pero que no se genera por sí solo. Comparar con *volar* y *paracaidismo*.

**plano frontal** Plano que pasa de un lado al otro del organismo de tal manera que divide el cuerpo en una parte dorsal y otra ventral. Comparar con *plano transversal*.

**plano mediosagital** Plano medio que pasa dorsoventralmente a través del eje longitudinal central del cuerpo, al que divide en mitades izquierda y derecha.

**plano parasagital** Plano sagital paralelo al plano mediosagital.

**plano sagital** Cualquier plano paralelo con el eje longitudinal del cuerpo del animal y orientado dorsoventralmente.

**plano transversal** Plano que pasa de un lado al otro del organismo, y divide el cuerpo en una parte anterior y otra posterior.

**plantigrado** Postura del pie en la cual la planta del pie completa entra en contacto con el suelo. Comparar con *digitigrado* y *unguligrado*.

**plasma** Componente fluido de la sangre sin elementos formes.

**plastrón** Hueso ventral del caparazón de las tortugas. Comparar con *caparazón*.

**platisma** Músculo no especializado derivado de la musculatura del arco hioideo, que se extiende como una capa fina subcutánea en el cuello y la cara.

**plexo** Red de vasos sanguíneos o nervios entremezclados.

**podocito** Célula excretora especializada, asociada con los capilares sanguíneos del riñón.

**polidactilia** Incremento en el número de dedos sobre la base de un número pentadáctilo. Comparar con *polifalanga*.

**polifalanga** Incremento del número de falanges en cada dedo. Comparar con *polidactilia*.

**polispondilo** Condición en la cual un segmento vertebral está constituido por dos o más centros.

**polofiodonto** Modelo de sustitución continua de la dentición. Comparar con *difiodonto*.

**potencia** Capacidad de los machos para llevar a cabo la cópula; la impotencia es la falta de esa capacidad. Comparar con *fertilidad*.

**potencial de acción** Propagación de una despolarización del tipo «todo o nada» en la membrana a lo largo de una fibra nerviosa, sin pérdida de la *amplitud*.

**potencial de grado** Impulso nervioso proporcional a la intensidad del estímulo que lo produce, y que disminuye a partir de entonces. Comparar con *potencial de acción*.

**preadaptación** Concepto en el que los rasgos poseen la forma y función necesarias para satisfacer las demandas de un ambiente particular, antes de la experiencia del organismo en tal entorno. Comparar con *paradaptación*.

**presión hidrostática** Fuerza de un fluido, como la sangre, debida a la contracción cardíaca. Comparar con *presión osmótica*.

**presión osmótica** Tendencia de una solución fluida a moverse a través de una membrana para igualar las concentraciones de solutos a ambos lados. Comparar con *presión hidrostática*.

**presión parcial** Presión con la que un gas contribuye a la presión total en una mezcla de gases.

**primitivo** Denota a un organismo que aparece temprano, pronto, dentro de su línea filogenética; opuesto a derivado.

**proceso transverso** Término general para cualquier hueso o saliente cartilaginosa de la vértebra desde el centro o el arco neural.

**procinesis** Referido al movimiento craneal por una articulación transversa que pasa a través del dermatocráneo anterior a la órbita ocular. Comparar con *mesocinesis* y *metacinesis*.

**procoracoides** Coracoides anterior (o precoracoides); hueso endocondral del hombro que primero evolucionó en peces. Comparar con *coracoides*.

**proctodeo** Invaginación embrionaria de la superficie del ectodermo que contribuye a la formación del intestino posterior; normalmente da lugar a la cloaca.

**progénesis** Pedomorfosis producida por la aparición precoz de la madurez sexual en un individuo todavía en estado morfológicamente juvenil. Comparar con *neotenia*.

**pronefros** Riñón formado de túbulos nefríticos que se originan en la parte anterior del borde néfrico; normalmente formado sólo como estructura embrionaria transitoria. Comparar con *mesonefros*, *opistonefros*, y *metanefros*.

**propioceptor** Interoceptor especializado que responde a la posición de las extremidades, al ángulo de una articulación, y al estado de contracción muscular. Comparar con *interoceptor* y *exteroceptor*.

**protandria** Reproducción en la cual un mismo individuo produce espermia y, en un estado posterior de su vida, óvulos, pero ambos no aparecen simultáneamente.

**protóstomo** Animal cuya boca se forma a partir o cerca del blastoporo embrionario.

**proximal** Hacia la base o anclaje de una estructura, donde se articula con el cuerpo. Comparar con *distal*.

**pterilas** Huellas de las plumas.

**queratina** Proteína fibrosa.

**queratinización** Proceso por el cual la piel forma proteínas, especialmente queratina

**quiasma** Cruce de fibras.

**quimiorreceptor** Órgano sensorial que responde a moléculas químicas. Comparar con *receptor de radiación* y *mecanorreceptor*.

**quimo** Bolo líquido del alimento parcialmente digerido después de que abandone el estómago y entre en el intestino. Comparar con *bolo*.

**radiación electromagnética** Ondas de energía del espectro que incluyen las ondas de radio, luz infrarroja, luz visible, luz ultravioleta, rayos X y rayos gamma.

**rapaces** Aves depredadoras que utilizan garras; incluye águilas, halcones y búhos.

**receptor** Extremo de una fibra nerviosa que responde a estímulos. Comparar con *efector*.

**receptor de radiación** Órgano sensorial que responde a la luz y otras formas de radiación electromagnética.



**receptor sensorial encapsulado** Terminación de una fibra sensorial nerviosa que está envuelta en tejido accesorio. Comparar con *receptor sensorial libre*.

**receptor sensorial libre** Terminación de una fibra nerviosa sensorial que no está asociada a ninguna estructura. Comparar con *receptor sensorial encapsulado*.

**reclutamiento** El proceso de iniciación de la contracción de células musculares adicionales dentro de un órgano muscular durante su actividad.

**recrudescimiento** Renovación del interés reproductor y preparación del tracto genital, normalmente de modo estacional.

**red** Cualquier estructura reticulada o decusada, con la misma distancia entre intersticios e intersecciones.

**reflejo** Acción involuntaria de efectores mediada por el sistema nervioso.

**refractorio** Que no responde a algo; normalmente dependiente del tiempo.

**región subcortical** Parte del telencéfalo con excepción de la corteza cerebral.

**regulación ascendente** Aumento de la toma de alimentos como consecuencia del incremento de tamaño, o de una mayor actividad metabólica en el tubo digestivo. La condición contraria, esto es, la reducción de la ingestión de alimentos, se denomina regulación descendente.

**regulación descendente** Vuelta del tubo digestivo y de otros órganos a un estado de reposo después de la digestión. Comparar con *regulación ascendente*.

**resistencia** 1. Carga que una estructura puede resistir antes de fallar o romperse. 2. Fuerza que resiste el movimiento de un objeto a través de un fluido; la resistencia total incluye la resistencia parásita y la resistencia inducida.

**resistencia inducida** Resistencia al desplazamiento hacia delante, resultado del impulso producido por el aerodinamismo.

**resistencia parásita** Resistencia al paso de un cuerpo a través de un fluido como resultado de la fricción de la superficie corporal y del flujo contracorriente adverso en la estela.

**respiración cutánea** Intercambio gaseoso directamente entre la sangre y el ambiente a través de la piel.

**rete** Red de capilares compacta y densa.

**retículo** Segunda de las cuatro cámaras del estómago complejo de los rumiantes; región especializada del esófago; también llamado redcilla. Comparar con *abomaso*, *omaso* y *rumen*.

**rumen** Primera de las cuatro cavidades del estómago complejo de los rumiantes; especialización dilatada del esófago. Comparar con *abomaso*, *omaso* y *retículo*.

**rumia** Remasticación junto con fermentación microbiana en los rumiantes.

**rumiante** Mamífero placentario con un rumen, dilatación especializada del tubo digestivo que procesa material vegetal; Ruminantia.

**sarcolema** Membrana plasmática de la célula muscular.

**sarcómero** Unidad repetida de miofilamentos superpuestos que componen la miofibrilla contráctil de la célula muscular.

**sarcoplasma** Citoplasma de la célula muscular.

**sección transversal fisiológica** Plano o corte a través del área de todas las fibras musculares perpendiculares a su eje longitudinal. Comparar con *sección transversal morfológica*.

**sección transversal morfológica** Plano o corte a través del área de un músculo en su parte más gruesa, perpendicular a su eje longitudinal. Comparar con *sección transversal fisiológica*.

**segmentación** 1. Secciones repetidas o partes que forman un cuerpo; metamerismo. 2. Serie rápida de divisiones celulares que siguen a la *fecundación*, y producen una blástula multicelular.

**segmentación discoidal** Primeras divisiones mitóticas restringidas al polo animal; caso extremo de la segmentación meroblástica. Comparar con *segmentación holoblástica*.

**segmentación holoblástica** Planos mitóticos iniciales que atraviesan completamente el embrión en división. Comparar con *segmentación meroblástica* y *discoidal*.

**segmentación meroblástica** Planos mitóticos iniciales que no atraviesan completamente el embrión antes de la formación de los planos de la división siguiente. Comparar con *segmentación holoblástica* y *discoidal*.

**selección natural** Proceso por el cual un organismo con características poco adecuadas, en promedio, se defiende peor en un ambiente dado y tiende a perecer, por lo tanto, sobreviven (se perpetúan) aquellos individuos con adaptaciones más favorables; supervivencia del mejor adaptado.

**selenodonto** Relativo a dientes con cúspides en forma de media luna, como en los artiodáctilos. Comparar con *binodonto* y *lofodonto*.

**serie homóloga** Semejanza entre rasgos repetidos sucesivamente en el mismo individuo.

**sésil** Relativo a los organismos anclados a un sustrato fijo en su medio.

**simetría bilateral** Cuerpo en el que las mitades derecha e izquierda son imágenes especulares la una de la otra.

**simetría radial** Disposición regular de un cuerpo alrededor de un eje central.

**sinapsis** Región de contacto entre dos neuronas o entre una neurona y un órgano efector.

**sinápticos** Conexiones por uniones cruzadas entre las barras faríngeas en el anfióxico.

**sinartrosis** Articulación a través de la cual se permite poco o ningún movimiento entre los elementos esqueléticos articulados.

**sincitio** Citoplasma plurinucleado; conjunto de células sin límites celulares.

**sinérgico** Relativo a dos o más músculos que cooperan para producir un movimiento en la misma dirección. Comparar con *antagonista*.

**sinusoides** Canales vasculares pequeños que son ligeramente mayores que los capilares y están tapizados total o parcialmente por endotelio.

**sísmico** Relativo a las vibraciones de la Tierra.

**sistema nervioso central** Tejido nervioso que incluye el cerebro y médula espinal.

**sistema nervioso entérico** Red de nervios intrínsecos al sistema digestivo.



**sistema nervioso periférico** Nervios craneales y espinales, y sus glanglios asociados; forman la parte del sistema nervioso que queda fuera del sistema nervioso central.

**sistema porta** Conjunto de vasos venosos que comienzan y terminan en un lecho capilar o sinusoides del hígado.

**sistema somatosensorial** Todas las neuronas propioceptoras y neuronas que reciben estímulos de la piel.

**solenocito** Célula excretora individual con un anillo de microvellosidades que sobresalen rodeando a un flagelo central.

**soluto** Moléculas disueltas en una solución.

**somático** Perteneciente al cuerpo, normalmente al esqueleto, músculos y piel, pero no a las vísceras.

**subterráneo** Perteneciente a la vida bajo tierra.

**surco** Hendidura sobre la superficie del cerebro. Comparar con *circunvolución cerebral*.

**surfactante** Compuesto soluble que reduce la tensión superficial, como en los pulmones.

**táctil** Perteneciente al tacto.

**tallo cerebral** Parte posterior del cerebro que comprende el cerebro medio, el puente, y la médula.

**taquicardia** Ritmo anormalmente rápido del corazón. Comparar con *bradicardia*.

**taxón artificial** Grupo de organismos que no corresponden a una unidad real de la evolución. Comparar con *taxón natural*.

**taxón natural** Grupo de organismos que representan el resultado real de la evolución. Comparar con *taxón artificial*.

**tegumento** Piel que cubre el cuerpo.

**tejido cromafín** Tejido endocrino y origen de catecolaminas (p.ej. epinefrina); procede de la médula de la glándula adrenal.

**tejido diana** Grupo de células relacionadas que responden a una hormona en particular.

**tejido hematopoyético** Tejido formador de sangre. Comparar con *tejido mieloide* y *tejido linfoide*.

**tejido interrenal** Tejido endocrino que produce corticoesteroides y llega a ser el córtex de la glándula adrenal. Comparar con *tejido cromafín*.

**tejido linfoide** Tejido formador de sangre, fuera de las cavidades óseas; encontrado, por ejemplo, en el bazo y nódulos linfáticos.

**tejido mieloide** Tejido formador de sangre localizado en el interior de los huesos.

**telolecito** Relativo a los huevos en los que el vitelo almacenado se encuentra concentrado en un polo.

**tendón** Banda no contráctil de tejido conjuntivo fibroso que une un órgano muscular a hueso o cartilago. Comparar con *aponeurosis*.

**teoría compuesta** Hipótesis según la cual las mandíbulas evolucionaron desde varios arcos branquiales anteriores fusionados.

**teoría serial** Hipótesis según la cual las mandíbulas evolucionaron desde uno de los arcos branquiales anteriores. Comparar con *teoría compuesta*.

**termorreceptor** Receptor de radiación sensible a la energía infrarroja.

**termorregulación** Proceso por el cual la temperatura de un cuerpo se establece y se mantiene.

**tímpano** Membrana timpánica.

**tono** Contracción muscular parcial con baja fuerza cuando el músculo está en estado relajado.

**tracto** Conjunto de fibras nerviosas que discurren juntas en el cerebro o en la médula espinal. Comparar con *nervio*.

**trofoblasto** La membrana celular más externa del blastocisto de los mamíferos.

**trote** Paso caracterizado por el contacto simultáneo en el suelo de los pies opuestos diametralmente.

**túbulo urinario** Unidad funcional del riñón formada por la nefrona y el túbulo colector.

**ungulado** Mamíferos placentarios con cascos pertenecientes a los ordenes Perisodáctilos (caballos) y Artiodáctilos (vacas, ciervos, cerdos).

**ungulígrado** Postura del pie en la cual el peso es llevado por la punta de los dedos (como en los caballos).

**unidad motora** Una neurona motora y el subconjunto de fibras musculares a las que inerva.

**ureotelismo** Excreción del nitrógeno en forma de urea.

**uréter** Conducto de drenaje del metanefros.

**uricotelismo** Excreción de nitrógeno en forma de ácido úrico.

**valor de modulación** El incremento proporcional en la fuerza de contracción de un músculo, según se incrementa el valor del impulso nervioso. Comparar con *unidad motora*.

**vasoconstricción** Estrechamiento de un vaso sanguíneo; normalmente producido por la contracción de músculo liso. Comparar con *vasodilatación*.

**vasodilatación** Ensanchamiento de un vaso sanguíneo; la dilatación puede ser activa o pasiva. Comparar con *vasoconstricción*.

**vasorreceptor** Controles de los niveles de presión y gaseosos que pasan a través del corazón y arcos sistémicos.

**vejiga aérea** Vejiga de gas para el intercambio respiratorio o el control de la flotabilidad.

**vejiga gaseosa** Bolsa llena de gas derivada del intestino en los peces. Debido a que la composición del gas puede variar, el término vejiga aérea es menos apropiado. Comparar con *vejiga natatoria* y *respiratoria*.

**vejiga natatoria** Saco con gas que funciona principalmente en el control de la flotación.

**vejiga respiratoria** Saco con gas enriquecido con capilares que permiten primariamente el intercambio gaseoso.

**vellosidad** Saliente a modo de dedo de una capa de tejido, como en el intestino delgado. Comparar con *microvellosidad*.

**vena** Vaso sanguíneo que transporta sangre hacia el corazón; la sangre transportada puede tener una tensión alta o baja de oxígeno. Comparar con *arteria*.

**ventilación** Movimiento activo de agua o aire a través de las superficies de intercambio respiratorio. Comparar con *perfusión*.



**ventral** Hacia el vientre o parte inferior del animal; opuesto a dorsal.

**vértebra** Uno de los numerosos huesos o bloques de cartilago firmemente articulados en una columna vertebral, que definen el eje corporal principal de los vertebrados.

**vértebra embolómera** Vértebra diplospóndila en la cual ambos centros están separados (aspidospóndila) y, aproximadamente, del mismo tamaño. Comparar con *vértebra estereospóndila*.

**vértebra estereospóndila** Vértebra monospóndila en la cual el único centro (un intercentro) está separado (aspidospóndilo). Comparar con *vértebra embolómera*.

**vértebra raquitoma** Vértebra aspidospóndila característica de los crosopterigios y anfibios primitivos.

**viento relativo** Dirección aparente de una corriente de aire a través del plano aerodinámico; depende del ángulo de ataque, velocidad del plano aerodinámico, etc.

**viscosidad** Resistencia de un líquido a fluir.

**visión escotópica** Sensibilidad a la luz débil. Comparar con *visión fótica*.

**visión estereoscópica** Indica la capacidad para ver imágenes en tres dimensiones.

**visión fótica** Visión diurna en color. Comparar con *visión escotópica*.

**viviparidad** Modelo reproductivo en el que nacen crías vivas; nacimiento de jóvenes no protegidos por un huevo.

**volumen de ventilación** Cantidad total de aire inhalado y exhalado en una respiración. Comparar con *espacio muerto*.

**vomerolor** Sustancia química detectada por las células sensoriales del órgano vomeronasal. Comparar con *olor*.

**vuelo** Locomoción aérea conseguida por el batido activo de las alas. Comparar con *planeo* y *paracaidismo*.

**yunque** Hueso del oído medio de los mamíferos derivado filogenéticamente del cuadrado.

**zigoapófisis** Saliente del arco neural que se articula con el arco neural adyacente.



# Créditos

## Fotografías

### Capítulo 1

**Figura 1.2:** Cortesía del Department of Library Services, American Museum of Natural History; **1.3:** © Stock Montage, Inc.; **1.4:** © Museum of Comparative Zoology, Harvard University, © President and Fellows; **1.5b:** Cortesía de Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle; **1.6, 1.7, 1.8a:** © Stock Montage, Inc.; **1.29:** Cortesía del Department of Library Services, American Museum of Natural History; **1.30:** Cortesía del Dr. R. Wild, Staatl. Museum für Naturkunde, Stuttgart; **1.31:** © John D. Cunningham/Visuals Unlimited; **1.32a,b, 1.33a:** Cortesía del Department of Library Services, American Museum of Natural History; **1.34a:** Cortesía de National Park Services; **1.34b:** © Dr. David Taylor, Northwest Museum of Natural History, Portland State University, Portland, OR.; **1.36:** © Ely Kish, Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá; **1.39 (primera):** © Grand Canyon National Park; **1.39 (segunda):** © Cortesía del Zion National Park; **1.39 (tres últimas):** Cortesía de National Park Services; **Ensayo Figura 1:** Longmans Green, Inc./Random House.

### Capítulo 4

**Figura 4.18a,b:** Kenneth Kardong; **4.39:** Reproducido de Cowin, Hart, Balsler, Kohn, «Functional Adaptation in Long Bones: Establishing in Vivo Values for Surface Remodeling Rate Coefficients», *J. Biomechanics*, Vol. 18, No. 9, 1985, con autorización de Pergamon Press Ltd., Headington Hill Hall, Oxford OX3 0BW; **4.41b (derecha):** Reproducido con permiso de los editores de *Functional Vertebrate Morphology*, editado por Milton Hildebrand et al., Cambridge, MA: Harvard University Press, 1985 by the Presidents and Fellows of Harvard College.

### Capítulo 6

**Figura 6.12a:** De *Comparative Vertebrate Histology*, Donald I. Patt & Gail R. Patt.

### Capítulo 10

**Figura 10.7a,b:** Modificado de y gracias a Young, Magnon y Goslow, 1990.

### Capítulo 11

**Figura 11.27a,b:** *Journal of Morphology*, 169, 1981, «Ultrastructure of the Lung of the Rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*» D.L. Uchtel y K.V. Kardong. Reproducido con permiso de Wiley-Liss, una división de John Wiley & Sons, Inc.

### Capítulo 12

**Figura 12.10:** Tomado de *Early Embryology of the Chick*, Bradley M. Patten, © 1995; Reproducido con permiso de The McGraw-Hill Companies; **Ensayo Figura 12.1:** Reproducido con permiso de Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River, NJ. De *Chordate Structure and Function*, por Arnold G. Kluge, 1977.

### Capítulo 17

**Figura 17.27a-c:** Tomado de *Brain, Mind, and Behavior* por Floyd E. Bloom, Arlyne Lazerson, y Laura Hofstadter, © 1985 Educational Broadcasting Corp. Utilizado con autorización de W.H. Freeman and Co.; **17.37b:** Tomado de Northcutt & Davis, *Fish Neurobiology*, Vol. 1, pág. 147. The University of Michigan Press.

### Capítulo 18

**Figura 18.1b:** © Crown Copyright, NMR.

## Ilustraciones

**Figura 1.17 página 19:** Redibujado de W. J. Bock, «The Role of Adaptive Mechanisms in the Origin of Higher Levels of Organization», *Systematic Zoology*, 14:272-287, 1965. Utilizado con permiso del autor.  
**Figura 1.21 página 22:** Redibujado de H. H. Plough, *Sea Squirts of the Atlantic Continental Shelf from Maine to Texas*, p. 106, © 1978. Reproducido con autorización de The Johns Hopkins University Press.  
**Figura 1.24 página 25:** De *Introduction to Biological Evolution* por Kardong. Reproducido con autorización de The McGraw-Hill Companies.  
**Figura 1.40 página 37:** Redibujado de C. R. Longwell y R. F. Flint, *Introduction to Physical Geology*, 2ª. ed., 1969, John Wiley & Sons, NY.  
**Figura 1.43 página 41:** De F. A. Jenkins y W. A. Weijts, *Journal of Zoology*, 188: 379-410, Londres. Reproducido con autorización de Cambridge University Press.  
**Figura 2.9 página 54:** Basado en E. E. Ruppert y E. J. Balsler, «Nephridia in the Larvae of Hemichordates and Echinoderms», *Biol. Bull.* 171: 188-196.  
**Figura 2.10 página 55:** (a,b) Tomado de G. Stiasny, 1910, «Zur Kenntnis der Lebensweise von *Balanoglossus clavigerus*», *Zoologisches Anzeiger* 35, Gustav Fischer Verlag; (c) de E. W. Knight-Jones, 1956, «On the nervous system of *Saccoglossus cambrensis* (Enteropneusta)», *Proc. Tram. Ray. Soc.*, B, 236: 315-354.  
**Figura 2.11 página 56:** De C. Burden-Jones, 1956, «Observations on the Enteropneust, *Proroglossus kohleri* (Caullery y Mesnil)», *Proceedings of the Zoological Society of London*. Reproducido con autorización de Cambridge University Press.  
**Figura 2.12 página 56:** Modificado de Pardos, 1988.  
**Figura 2.15 página 59:** (a) R. A. Cloney, «Ascidian larvae and the events of metamorphosis», *American Zoologist*, 22: 817-826, 1982. American Society of Zoologists. Reproducido con autorización.  
(b) Redibujado de A. A. Torrence, 1986, «Sensory endings of the ascidian static organ (Chordata, Ascidacea)», *Zoomorphology* 106:62. Copyright © 1986 Springer-Verlag, Heidelberg. Utilizado con autorización. (c) de S. A. Torrence y R. A. Cloney, «Nervous system of Ascidian larvae: Caudal primary sensory neurons», *Zoomorphology*, 00: 106, fig. 3. Copyright © 1982 Springer-Verlag, Heidelberg. Utilizado con autorización.  
**Figura 2.18 página 63:** Redibujado de H. H. Plough, *Sea Squirts of the Atlantic Continental Shelf from Maine to Texas*, p. 106, © 1978. Reproducido con autorización de Johns Hopkins University Press.  
**Figura 2.19 página 64:** (a) Modificado con autorización de P. R. Flood, «Filter characteristics of appendicularin food catching nets», *Experientia* 34:173-175, Birkhaeuser Verlag, Basel, Switzerland. (b,c) Modificado de A. Alldredge, 1976, «Appendicularians», *Scientific American*, 235 (1): 95-102.  
**Figura 2.20 página 65:** Modificado de A. Alldredge, 1976, «Appendicularians», *Scientific American*, 235 (1): 95-102.  
**Figura 2.21 página 66:** (a,b) Tomado de Barnes, de Brien, 1948, «Embranchment des Tuniciers», en P. Grasse's *Trait de Zoologie*, Vol. XI Echinodermes, Stomocordes, Procordes, Masson et Cie, Paris, pp. 553-930. (c) De Pecehenik, de Berrill, 1950, *The Tunicata with an Account of the British Species*, The Ray Society, No. 133.  
**Figura 2.22 página 67:** De John A. Long, *The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution*, © 1995. Reproducido con autorización de Johns Hopkins University Press.  
**Figura 2.25 página 69:** Basado en J. Brandenburg y G. Kummel, 1961, «Die Feinstruktur der Solenocyten», *Journal of Ultrastruct. Research*, 5: 437-452.  
**Figura 2.26 página 70:** De H. E. Lehman, *Chordate Development*, 1977, The Bermuda Biological Station and the Department of Zoology, University of North Carolina at Chapel Hill. Copyright © 1977 Hunters Textbooks, Inc. Reproducido con autorización.



- Figura 3.4 página 84:** Según R. P. S. Jeffries, 1973, «The Ordovician fossil *Lagynocystis pyramidalis* (Barrande) and the ancestry of amphioxus» *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, The Royal Society of London. Reproducido con autorización.
- Figura 3.5 página 85:** De P. C. J. Donoghue, P. L. Forey y R. J. Aldridge, «Conodont Affinity and chordate Phylogeny» en *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, Vol. 75 (2000): 191-251. Reproducido con autorización de Cambridge University Press.
- Figura 3.6 página 87:** (a,b) Según Romer y Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, Saunders College publishing, tomado de Dean; (c) según Dean; (d) según Jensen, 1966.
- Figura 3.7 página 88:** (a) Tomado de D. Shu, X. Zhang y L. Chen, «Reinterpretation of *Yunnanozoon* as the earliest known hemichordate» en *Nature* (April 4, 1996) 380: 428-430. Utilizado con autorización. (b) Tomado de Sebastian M. Shimeld y Peter W. H. Holland, «Vertebrate innovations», en *PNAS* 97:4449-4452. Reproducido con autorización del autor, Bridgette Sibbiek. (c) Tomado de: Jun-Yuan Chen, Di-Ying Huang, & Chia-Wei Li, «An early Cambrian craniate-like-chordate» en *Nature*, (December 2, 1999), pp. 518-522. Utilizado con autorización.
- Figura 3.10 página 91:** Redibujado de J. A. Moy-Thomas y R. S. Miles, 1971, *Paleozoic Fishes*, W. B. Saunders Company, (a) según Gross, (b) según White, (c) según Elliott.
- Figura 3.11 página 91:** (a) Según J. Pan y S. Wang, 1980: 1, «New finding of Galeaspiromes in South China», *Acta Paleontologica Sinica*, Beijing. (b,c) Redibujado de J. A. Moy-Thomas y R.S. Miles, 1971, *Paleozoic Fishes*, W. B. Saunders Company, (a) de Gross, (b) según White, (c) según Elliot.
- Figura 3.13 página 93:** Redibujado de E. A. Steinsi, 1969, en J. Pivetau, ed. *Traite de Paleontologie* 4(2): 71692, Masson S. A., Paris.
- Ensayo Figura 3.2.1 página 100:** *Traite de Zoologie*, 1948, según Blanc, D'Auberton, y Plessis; (c) basado en Newton Parker.
- Figura 3.19 página 101:** Redibujado de A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing, (a) y (b) según Traquair, (c) según Millot.
- Figura 3.20 página 102:** Adaptado con autorización de Cleveland P. Hickman, et al., *Integrated Principles of Zoology*, 8ª. ed. Copyright © The McGraw-Hill Companies. Todos los derechos reservados.
- Figura 3.21 página 102:** Reproducido de *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Editado por Hans-Peter Schultz y Linda Trueb. Copyright © 1991 por Cornell University. Utilizado con autorización del editor, Cornell University Press.
- Figura 3.22 página 103:** Basado en Laurin, Gironodot, Riquelme.
- Figura 3.23 página 104:** De J. I. Coates. Reproducido con autorización de Royal Society of Edinburgh de *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, Vol. 87 (1996), pp. 363-421.
- Figura 3.25 página 105:** Según R. L. Carroll, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman & Company, de Beerbower, 1963.
- Figura 3.31 página 111:** Modificado de A. S. Romer, 1966, *Vertebrate Paleontology*, 3ª. edición, University of Chicago Press, según Jaekel.
- Figura 3.32 página 111:** Según R. L. Carroll, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman & Company, de Heaton y Reisz.
- Figura 3.35 página 113:** Según A. S. Romer, 1966, *Vertebrate Paleontology*, 3ª. edición, University of Chicago Press, (a) de Williston; (b) de Eaton.
- Figura 3.36 página 113:** Según D. Lambert, 1983, *A Field Guide to Dinosaurs*, The Diagram Group, Avon.
- Figura 3.38 página 115:** Reproducido con autorización de Paul C. Sereno, «The Evolution of Dinosaurs», *Science*, 25 June, 1999, 284:2137-2147. Copyright © 1999 American association for the Advancement of Science.
- Figura 3.39 página 116:** Según R. T. Peterson, 1963, *The Birds*, Life Nature Library, Time Inc.
- Figura 4.1 página 126:** Basado en T. McMahon y J. T. Bonner, 1983, *On Size and Life*, 1983, Scientific American Books, adaptado de H. G. Wells, et al., *The Science of Life*, 1931, The Literary Guild, NY.
- Figura 4.9 página 131:** Según T. McMahon y J. T. Bonner, 1983, *On Size and Life*, Scientific American Books, adaptado de P. B. Medawar, 1945, «Size, Shape, and Age», en *Essays on Growth and Form Presented to D'Archy Thompson*, pp. 157-187, Clarendon Press, Oxford.
- Figura 4.11 página 132:** Datos adaptados de *On Size and Life* por T. McMahon y J. T. Bonner, © 1983 by Thomas McMahon y John Tyler Bonner, Scientific American Books, W. H. Freeman & Company.
- Figura 4.12 página 133:** De Bonner, J. T., *Size and Cycle*. Copyright © 1965 by Princeton University Press. Reproducido con autorización de Princeton University Press.
- Figura 4.14 página 133:** De B. Kummer, 1951, «Zur Entstehung der menschlichen Schädelform», *Verh. Anal. Ges.* 49 (suppl. To Anat. Anz. 98) 140-146. Utilizado con autorización.
- Figura 4.15 página 134:** Modificado de D. A. W. Thompson, *On Growth and Form*, 2ª. edición, 1942 Cambridge University Press, Cambridge.
- Figura 4.16 página 135:** Basado en V. Geist, 1971, *Mountain Sheet*, 2ª. edición, University of Chicago Press.
- Figura 4.26 página 141:** Tomado de M. Hildebrand, «How Animals Run», *Scientific American*, May 1960.
- Figura 4.30 página 144:** (a,b,d) Basado en J. Z. Young, 1981, *The Life of Vertebrates*, según Storer a partir de fotografías de National Advisory Committee for Aeronautics; y de Jones. (c) Modificado de T. A. McMahon y H. T. Bonner, 1983, *On Size and Life*.
- Figura 5.1 página 160:** De *Introduction to Biological Evolution* por Kardong. Reproducido con autorización de The McGraw-Hill Companies.
- Figura 5.8 página 168:** Redibujado de H. E. Leman, *Chordate Development*, p. 30, © Hunter Publishing Co., (f,g) basado en Pflugfelder 1962; (i,j) adaptado de Grasse, 1958 según Parker y Hawell, 1930.
- Figura 5.9 página 169:** Tomado de *An Introduction to Embryology*, 5ª. edición, de Boris I. Ballinsky. Copyright © 1981. Reproducido con autorización de Brooks/Cole, una división de Thomson Learning: www.thomsonrights.com Fax 800-730-2215.
- Figura 5.10 página 169:** Tomado de *An Introduction to Embryology*, 5ª. edición por Boris I. Ballinsky. Copyright © 1981. Reproducido con autorización de Brooks/Cole, una división de Thomson Learning: www.thomsonrights.com Fax 800-730-2215.
- Figura 5.12 página 171:** Adaptado de W. E. Duellman y L. Trueb, 1986, *Biology of Amphibians*, basado en K. L. Gosner, 1960, *Herpetologica*, 16: 183-190.
- Figura 5.25:** Según R. V. Krstić, 1984, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag.
- Figura 5.27 página 185:** (a-d) Según R. V. Krstić, 1984, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag. (e) Según Halsted y Middleton, 1972, *Bare Bones*.
- Figura 5.29 página 188:** De L. B. Arey, *Developmental Anatomy*. Copyright © 1966 Elsevier Inc. Reproducido con autorización.
- Figura 5.31 página 190:** Según B. M. Patten y B. M. Carlson, 1974, *Foundations of Embryology*, The McGraw-Hill Companies.
- Figura 5.32 página 191:** Según A. McLaren, «The Embryo» en *Reproduction in Mammals*, 2: Embryonic and Fetal Development, p. 32, ed. por C. R. Austin y R. V. Short, 1972, Cambridge University Press.
- Figura 5.34 página 193:** Según H. E. Evans, 1979, Cap. 2, *Reproduction and Prenatal Development* en Evans y Christensen, *Miller's Anatomy of the Dog*, pp. 18 y 20.
- Figura 5.37 página 196:** Modificado de Kenneth J. McNamara, *Shapes of Time: The Evolution of Growth and Development*, pp. 41-43, © 1997. Reproducido con autorización de Johns Hopkins University Press.
- Figura 5.39 página 200:** De M. K. Richardson et al., *Anatomy and Embryology*, 196:91-106. Copyright © 1997 Springer-Verlag, Heidelberg, Germany. Reproducido con autorización.
- Figura 5.41 página 202:** De *Biology*, 7ª. edición por Raven, Johnson, Losos y Singer. Reproducido con autorización de The McGraw-Hill Companies.
- Figura 5.42 página 203:** De *Introduction to Biological Evolution* by Kardong. Reproducido con autorización de The McGraw-Hill Companies.
- Figura 6.3 página 211:** Redibujado de M. H. Wake, ed., *Human's Comparative Vertebrate Anatomy*, 3ª. ed., © 1979 por The University of Chicago. Todos los derechos reservados. Reproducido con autorización.
- Figura 6.4 página 212:** Adaptado de R. Olson, 1961, «The skin of amphioxus», *Zeitschrift Fur Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie*, Bd. 54, 90-104. Copyright © Springer-Verlag, Berlín. Utilizado con autorización.
- Figura 6.5 página 212:** Basado en J. E. Gordon, 1978, *Structures, or Why Things Don't Fall Down*, DeCapo Press, NY.
- Figura 6.8:** Basado en J. A. Moy-Thomas, 1971, *Paleozoic Fishes*, 2ª. ed., W. B. Saunders Company, según Kjaer.
- Figura 6.9 página 214:** (a) Basado en H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, and Winston, Inc. (b) Redibujado de J. Bereiter-Han, et al., *Biology of the Integument*, Vol. 2, 1986 Springer-Verlag, Berlín.
- Figura 6.14 página 218:** Reproducido de *The Skin of Vertebrates*, R. I. C. Spearman y P. A. Riley, eds., figura 29, 1980, con autorización del editor Academic Press Limited London.
- Figura 6.17 página 220:** Según P. J. Regal, 1975, «The evolutionary origin of feathers», *Quarterly Review of Biology*, 50: 35-66.
- Figura 6.21 página 223:** Modificado de A. G. Lyne, 1952, «Notes on external characters of the pouch young of four species of bandicoot», *Proc. Zool. Soc. London* 122: 625-650.
- Figura 6.24 página 226:** De William J. Banks, *Applied Veterinary Histology*, 2ª. edición. Copyright © 1986. Reproducido con autorización de Lippincott Williams & Wilkins.



- Figura 6.29 página 229: Adaptado de A. Pivorunas, 1979, «The feeding mechanisms of baleen whales», *American Scientist*, July/August.
- Figura 6.32 página 231: Según H. M. Smith, *Evolution of chordate Structure*, Holt, Rinehart y Winston.
- Figura 7.4 página 238: Según P. F. A. Maderson (ed.), 1987, *Developmental and Evolutionary Aspects of the Neural Crest*, John Wiley & Sons.
- Figura 7.6 página 239: Según G. R. deBeer, 1985, *The Development of the Vertebrate Skull*, lámina 13, University of Chicago Press.
- Figura 7.9 página 241: Según E. S. Goodrich, 1958, *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*, Vol. 1, Dover Publishing, Inc.
- Ensayo 7.2.1 página 244: (a) Según M. Jollie, 1971, «A theory concerning the early evolution of the visceral arches», en *Acta Zool.* 52: 85-96. (b,c) Según J. Reader, 1986, *The Rise of Life*, Alfred A. Knopf. (d) Según Jollie.
- Ensayo 7.2.1 página 245: Según D. M. Bramble, 1989, «Cranial specialization & locomotor habit in the lagomorpha», en *Amer. Zool.* 29: 303-317.
- Figura 7.13 página 249: Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Vol. 1, Academic Press.
- Figura 7.14 página 250: Según E. Stensi, 1964, «Les cyclostomes fœtales ou ostracodermes», en *Traite de Paleontologie*, Vol. 1, Mason et Cie, París, p. 161.
- Figura 7.15 página 250: Según E. Stensi, 1964, en *Traite de Paleontologie*, Vol. 1, fig. 115, p. 335, Mason et Cie, París.
- Figura 7.16 página 251: (a) Según E. Stensi, 1969, «Elasmobranchiomorphi Placodermata Arthrodiros», en J. Piveteau (ed.), *Traite de Paleontologie*, Vol. 2, Mason et Cie, París, p. 165. (b) Según E. Stensi, 1969, «Elasmobranchiomorphi Placodermata Arthrodiros», en J. Piveteau (ed.), *Traite de Paleontologie*, Vol. 2, Mason et Cie, París, p. 448.
- Figura 7.21 página 254: Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman & Company.
- Figura 7.23 página 255: Según G. Lauder, 1980, «Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: A functional anatomical analysis of *Polyperus*, *Leposteus* and *Amia*», en *J. Morph.* 163: 283-317.
- Figura 7.24 página 255: Según L. B. Radinsky, 1987, *The Evolution of Vertebrate Design*, University of Chicago Press, Chicago-Londres.
- Figura 7.25 página 256: Basado en K. E. Liem, 1978, «Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes», en *J. Morph.* 158: 323-360.
- Figura 7.29 página 259: Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Vol. 1, Academic Press.
- Figura 7.31 página 259: Según J. Z. Young, 1981, *The Life of Vertebrates*, Clarendon Press, Oxford.
- Figura 7.32 página 259: Basado en G. V. Lauder, 1985, «Aquatic feeding in lower vertebrates», en *Functional Vertebrate Morphology* editado por M. Hildebrand et al., Harvard University Press.
- Figura 7.33 página 260: Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 7.35 página 261: Basado en H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston.
- Figura 7.37 página 262: (a,b,c,d) Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company. (e) Según A. S. Romer, 1966, *Vertebrate Paleontology*, University of Chicago Press, Chicago-Londres.
- Figura 7.38 página 263: Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 7.39 página 263: Según M. Jollie, 1962, *Chordate Morphology*, Reinhold Publishing Corp.
- Figura 7.41 página 265: Según M. Hildebrand, et al., (eds.), 1985, *Functional Vertebrate Morphology*, Belknap Press of Harvard University Press.
- Figura 7.47 página 270: Copyright © by K. V. Kardong.
- Figura 7.50 página 272: Copyright © by K. V. Kardong.
- Figura 7.51 página 273: Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 7.52 página 273: Según L. H. Hyman, 1942, *Comparative Vertebrate Anatomy*, University of Chicago Press.
- Figura 7.54 página 275: Basado en H. E. Evans, 1979, «Reproduction and Prenatal Development» (Capítulo 21), de *Miller's Anatomy of the Dog*, Saunders Company.
- Figura 7.58 página 278: Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston.
- Figura 7.59 página 278: Según P. E. Wheeler, 1978, «Elaborate CNS cooling structures in large dinosaurs», en *Nature*, 275: 441-442.
- Figura 7.60 página 279: Según G. Kooyman, *The Weddell Seal. Vertebrates: Adaptation (Rdgs. From Scien. Amer.)*, agosto 1969, p. 235.
- Ensayo 7.4.1 página 283: Según A. S. Romer, 1966, *Vertebrate Paleontology*, 3ª edición, University of Chicago Press; R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company; y H. F. Osborn, 1924, *Andruosarchus in Amer. Mus. Novitates* 146: 1-5.
- Figura 7.64 página 284: De McGinnis, W. y R. Krumlauf. 1992. «Homeobox genes and axial patterning», *Cell* 68: 283-302.
- Figura 7.65 página 285: Según R. L. Canoll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 8.8 página 295: (d,e) Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart y Winston. (f) Según M. Hildebrand. *Analysis of Vertebrate Structure*, 2ª edición, John Wiley & Sons.
- Figura 8.9 página 296: Basado en A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*.
- Figura 8.14 página 300: Según M. J. Wake (ed.), 1979, *Hyman's Comparative Vertebrate Anatomy*, University of Chicago Press, p. 203.
- Figura 8.16 página 302: Según J. A. Moy-Thomas, 1971, *Paleozoic Fishes*.
- Figura 8.19 página 303: Basado en J. Laerm, 1976, «The development, function, and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes», en *Zool. L. Linn. Soc.* 58: 237-54, figuras 4 y 5.
- Figura 8.20 página 304: Según George C. Kent y Larry Miller, *Comparative Anatomy of the Vertebrates*, 8ª edición, 1997. The McGraw-Hill Companies.
- Figura 8.22 página 304: Según S. M. Andrews, et al., 1977, «Problems in vertebrate evolution», publicado por Linnean Soc. Of London por Academic Press; y E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*.
- Figura 8.23 página 305: (a) Según J. A. Moy-Thomas, 1971, *Paleozoic Fishes*. (c,d) Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Vol. 1 Academic Press.
- Figura 8.26 página 307: Según F. R. Parrington, 1967, «The vertebrae of early tetrapods», en *Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sci.* 163: 267-279.
- Figura 8.27 página 309: (a,b) Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company. (e) Según A. S. Romer, 1956, *Osteology of the Reptiles*, University of Chicago Press. (d,e,f,g) Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 8.28 página 310: (a) M. J. Wake (ed.), 1979, *Human's Comparative Vertebrate Anatomy*, University of Chicago Press. (c) Según G. H. Dalrymple, 1979, «Packaging problems of head retraction in trionychid turtles», en *Amer. Soc. of Ichth. & Herp.* 4: 655-66, fig. 1.
- Ensayo 8.1.1 página 314: Según G. S. Kranz, 1981, *The process of Human Evolution*, Schenkman Publishing Co., Cambridge, MA.
- Figura 8.35: Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 8.38 página 316: (a) Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company. (b) Según A. S. Romer, 1966, *Vertebrate Paleontology*, University of Chicago Press.
- Figura 8.40 página 317: Según George C. Kent y Larry Miller, *Comparative Anatomy of the Vertebrates*, 8ª edición, 1997. The McGraw-Hill Companies.
- Figura 9.7 página 326: Basado en investigaciones de Shubin y Alberch.
- Figura 9.11 página 329: (a,b) Según R. L. Carroll, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company. (c) Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Academic Press.
- Figura 9.13 página 330: (a) Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Academic Press. (b) Según M. Jollie, 1962, *Chordate Morphology*, Reinhold Books in the Biological Sciences; y de otras dos fuentes.
- Figura 9.14 página 331: (a) Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company. (b) Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Academic Press.
- Figura 9.17 página 333: Según R. L. Carroll, 1988, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, W. H. Freeman and Company.
- Figura 9.19 página 335: Según A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, 6ª edición, Saunders College Publishing.
- Figura 9.21 página 337: Según A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, 6ª edición, Saunders College Publishing.
- Figura 9.22 página 338: Según E. Jarvik, 1980, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Academic Press.
- Figura 9.24 página 339: Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart & Winston.
- Figura 9.25 página 340: Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart & Winston.
- Figura 9.29 página 343: (c) Según F. H. Pough, et al., 1989, *Vertebrate Life*, MacMillan.



- Figura 9.36 página 348:** Según M. Hildebrand, *Analysis of Vertebrate Structure*, 2ª edición, John Wiley & Sons.
- Figura 9.38 página 349:** (a) Según M. Hildebrand, 1968, «How Animals Run», en *Scientific American*, Mayo 1960. (b) Según A. S. Romer, 1956, *Osteology of the Reptiles*, University of Chicago Press. (c) Según F. H. Pough, et al., 1989, *Vertebrate Life*, MacMillan.
- Figura 9.40 página 351:** Según M. Hildebrand, 1968, «How Animals Run» en *Scientific American*, Mayo 1960.
- Figura 9.42 página 352:** Según M. Hildebrand, 1988, *Analysis of Vertebrate Structure*, 3ª edición, John Wiley & Sons.
- Figura 9.47 página 356:** (c) Según R. T. Peterson, 1963, *The Birds, Life Nature Library*, Time, Inc. (d) Según E. H. Pough, et al., 1989, *Vertebrate Life*, MacMillan.
- Figura 9.48 página 356:** Según E. H. Pough, et al., 1989, *Vertebrate Life*, MacMillan.
- Figura 9.52 página 359:** Según M. Hildebrand, et al. (ed), 1985, *Functional Vertebrate Morphology*, Belknap Press, Harvard University.
- Figura 9.54 página 362:** Según C. Gans, 1974, *Biomechanics*, J. B. Lippincott Company.
- Figura 9.55 página 362:** Según M. Hildebrand, 1983, *Analysis of Vertebrate Structure*, 3ª edición, John Wiley & Sons.
- Figura 10.3 página 368:** Basado en R. V. Krstić, 1984, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag.
- Figura 10.16 página 381:** De J. V. Basmajian, *Muscles Alive*, p. 313. Copyright © 1974.
- Figura 10.27 página 389:** Modificado de Romer y Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, 6ª edición. Según Mauer y Furbinger.
- Ensayo 10.1.1 página 393:** Según P. W. Webb, 1984, «Form & Function in Fish Swimming», *Scientific American*, Julio, pp. 72-82.
- Figura 10.33 página 398:** Según P. Goody, 1976, *Horse Anatomy*, J. A. Allen, Londres.
- Figura 10.34 página 399:** Modificado de H. E. Evans, 1982, «Anatomy of the Budgerigar», en *Diseases of Cage and Aviary Birds*, 2ª edición, editado por Margaret L. Petrak, Lea & Febiger, Philadelphia.
- Figura 10.35 página 400:** Redibujado de G. E. Goslow, Jr., et al., «The avian shoulder: An experimental approach», *American Zoologist*, 29: 287-301. Reproducido con autorización.
- Figura 11.6 página 412:** Modificado de M. E. Feder y W. W. Burggren, 1985, «Skin breathing in vertebrates» *Scientific American*, 235(5): 126-142.
- Figura 11.16 página 418:** Según K. E. Liem, 1977, «Respiration and Circulation», en A. Kluge (ed.), *Chordate Structure and Function*, MacMillan Publishing, de Jensen, 1966.
- Figura 11.17 página 419:** (a) Según Mallart. (b) Según Johansen, figura 7-5, en Kluge, *Chordate Structure & Function*, MacMillan Publishing, de Jensen, 1966.
- Figura 11.18 página 419:** Adaptado de G. M. Hughe y C. M. Ballintijn, «The muscular basis of the respiratory pumps in the dogfish (*Scyliorhinus canicula*)», *Journal of Experimental Biology*, 43:363-383. Utilizado con autorización de Company of Biologists Ltd.
- Figura 11.20 página 421:** Redibujado con autorización de D. J. Randall, et al., *The Evolution of Air Breathing in Vertebrates*, copyright © 1981, Cambridge University Press. Reproducido con autorización de Cambridge University Press.
- Figura 11.23 página 425:** Reproducido de *Biol. Journal of Linnean Society*, Vol. 12, R. J. Wassersug y K. Hoff, «A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles», pp. 225-259, 1979, con autorización del editor Academic Press Limited London.
- Figura 11.24:** Basado en N. Gradwell, 1971, «Ascapus tadpole: experiments on the suction and gill irrigation mechanisms», *Can. J. Zool.* 49:307-332.
- Figura 11.30 página 431:** Redibujado de M. E. Miller, 1964, *Anatomy of the Dog*, W. B. Saunders Company.
- Figura 11.32 página 432:** Tomado de M. Hildebrand, et al., (eds.), 1985, *Functional Vertebrate Morphology*, Belknap Press of Harvard University Press.
- Figura 12.8 página 452:** Adaptado de B. M. Parten y B. M. Carlson, *Foundations of Embryology*, Copyright © 1974 The McGraw-Hill Companies.
- Figura 12.9 página 453:** Redibujado de B. M. Parten y B. M. Carlson, *Foundations of Embryology*, Copyright © 1974 The McGraw-Hill Companies.
- Figura 12.15 página 457:** Según George C. Kent y Larry Miller, *Comparative Anatomy of the Vertebrates*, 8ª edición, 1997. The McGraw-Hill Companies.
- Figura 12.22 página 464:** Adaptado de B. I. Balinsky, 1981, *An Introduction to Embryology*, 5ª edición, W. B. Saunders College Publishing.
- Figura 12.30 página 473:** Según M. H. Wake, ed., *Human's Comparative Vertebrate Anatomy*, 3ª edición, © 1979 por The University of Chicago.
- Ensayo 12.1.2 página 479:** Según Burggren y Johansen.
- Figura 12.45 página 489:** Redibujado de M. A. Baker, «A brain-cooling system in mammals», *Vertebrates: Physiology*, 1979, W. H. Freeman and Company.
- Figura 12.47 página 490:** Redibujado con autorización de J. V. Basmajian, *Primary Anatomy*, 7ª edición. Copyright © 1976 Williams and Wilkins, Baltimore, MD.
- Figura 12.48 página 491:** Según C. Gans, *Biology of the Reptilia*, Vol. 6, figura 1, p. 318, Academic Press.
- Figura 12.49 página 491:** Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston.
- Figura 12.50 página 492:** Según C. Gans, *Biology of the Reptilia*, Vol. 6, Academic Press.
- Figura 13.5 página 500:** Según A. S. Romer y T. S. Parsons, 1985, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing.
- Figura 13.10 página 505:** Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston.
- Figura 13.16 página 508:** Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston.
- Figura 13.17 página 509:** Modificado de A. S. Romer y T. S. Parsons, 1985, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing.
- Figura 13.18:** Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston.
- Figura 13.23 página 514:** Según H. Tuchmann-Duplessis y P. Haegel, 1974, *Illustrated Human Embryology*, Vol. II, Organogenesis, Springer-Verlag.
- Figura 13.27 página 519:** *Platypus and Echidna*, según Hume; *Kangaroo and Dog*, según Stevens; *Koala* según R. Degabriele.
- Figura 13.28 página 519:** Según C. E. Stevens, 1980, y C. J. F. Harrop y I. D. Hume, 1978, en *Comparative Physiology: Primitive Mammals*, editado por Schmidt-Nielsen, et al., Cambridge University Press.
- Figura 13.32 página 522:** (a,b,d) Según Romer y Parsons; (c) Según Pemkoff; (e) Según A. Bellairs, 1970, *The Life of Reptiles*, Universe Books, NY.
- Figura 13.33 página 523:** Según H. E. Evans, 1982, «Anatomy of the Budgerigar», en *Diseases of Cage and Aviary Birds*, ed. Margaret L. Petrak, 2ª edición, Lea & Febiger, Philadelphia.
- Figura 13.35 página 525:** Modificado de E. Kochva, 1978.
- Figura 13.37 página 526:** Modificado de M. E. Miller, et al., 1964, *Anatomy of the Dog*, W. B. Saunders Company.
- Figura 13.40 página 528:** Modificado de D. D. Davis, 1964, «The Giant Panda, A morphological study of evolutionary mechanisms», *Fieldiana: Zoology Memoirs*, Vol. 3, Chicago Natural History Museum.
- Figura 13.41 página 530:** Según M. Hildebrand, et al., eds., 1985, *Functional Vertebrate Morphology*, Belknap Press of Harvard University Press.
- Figura 13.42 página 532:** (a) Según T. J. Dawson, 1977, «Kangaroos: Vertebrates Adaptation», *Scientific American*, W. H. Freeman and Company. (b) Modificado de E. Pemkoff, 1929.
- Figura 14.5 página 542:** Según F. H. Pough et al., 1989, *Vertebrate Life*, MacMillan.
- Figura 14.8 página 545:** Modificado de J. A. Willett, 1965, «The male urogenital system in the Sirenidae», *Jrn. Tennessee Academy of Science*, 40: 1.
- Figura 14.9 página 546:** Modificado según E. J. Braun y W. H. Dantzer, 1972, *Amer. Jrn. Physiol.* 222:4.
- Figura 14.11 página 547:** Modificado de Schmidt-Nielsen.
- Figura 14.15 página 554:** Redibujado de J. J. Berridge y J. L. Oschman, 1972, *Transporting Epithelia*, Academic Press, Londres. Reproducido con autorización.
- Figura 14.23 página 561:** (a) Según M. S. Hardisty, 1979, *Biology of the Cyclostomes*, Chapman and Hall Ltd., redibujado a partir de microfografías de Patzner, 1974. (b) Según J. G. D. Lambert, 1970, «The ovary of the guppy, *Poecilia reticulata*», *Gen. Comp. Endocrin.* 15:464-476.
- Figura 14.25 página 563:** Redibujado de Romer y Parsons; (a) según Borcea; (b) según Parker, Kerr; (c) según Hyrtl, Goodrich.
- Figura 14.28 página 564:** Modificado y redibujado de Romer y Parsons, (a) Según MceEwen; (c) según Ozawa; (d) según Parker.
- Figura 14.31 página 567:** De R. van den Hurk, *Morphological and functional Aspects of the Testis of the Black Molly, *Mollinisia (=Poecilia) latipinna**, Thesis, University of Turecht, The Netherlands, 1970. La figura a (izquierda) también aparece en R. van den Hurk: «The localization of steroidogenesis in the teste of oviparus and viviparus teleosts», en *Proc. Kno. Ned. Akad. Wetensch C76*, 270-279, 1973. Reproducido con autorización.
- Figura 14.32 página 567:** Redibujado de Romer y Parsons, según: (a) Conel; (b) Borcea; (c) Kerr, Parker; (d) Edwards.
- Figura 14.34 página 568:** (a) Según C. L. Baker y W. W. Taylor, Jr.; 1964, «The urogenital system of the male *Ambystoma*», *Jrn. Tenn. Acad. Sci.* 41:1 (b) Según P. Strickland, 1966, «The male urogenital system of *Gyrinophilus danielsi dunnii*», *Jrn. Tenn. Acad. Sci.* 41:1.



Figura 14.36 página 570: Redibujado de Romer y Parsons (a) y (b) según McEwen; (c) según van den Broek; (d) según Oseler y Lamprecht.

Figura 14.37 página 571: Según P. E. Lake, 1981, «Male genital organs», *Form and Function in Birds*, Vol. 2, editado por A. S. King y J. McLelland, Academic Press.

Figura 14.38 página 571: Redibujado de Ari van Tienhoven: *Reproductive Physiology of Vertebrates*, 2ª. edición. Copyright © 1983 by Cornell University Press.

Figura 14.39 página 572: Reproducido de Ari van Tienhoven: *Reproductive Physiology of Vertebrates*, 2ª. edición. Copyright © 1983 by Cornell University Press. Utilizado con autorización del editor, Cornell University Press.

Figura 14.42 página 574: Redibujado de H. E. Evans, «Introduction and Anatomy», en *Zoo and Wild Animal Medicine*, editado por M. E. Fowler. Copyright © 1979 Elsevier Inc. Reproducido con autorización.

Figura 14.44 página 575: Según A. S. King, 1981, *Form and Function in Birds*, Vol. 2, (c) redibujado de Liebe, 1914; (d) basado en Liebe y Rauterfeld, et al., 1974.

Figura 14.45 página 576: Según M. E. Miller, et al., 1964, *Anatomy of the Dog*, W. B. Saunders and Company.

Figura 14.46 página 576: Redibujado de Romer y Parsons según Dean.

Figura 14.47 página 577: (a) Según P. E. Lake, 1981, «Male genital organs», *Form and Function in Birds*, Vol. 2, editado por A. S. King y J. McLelland, Academic Press. (c-k) Según P. E. Lake, 1981, «Cloaca» en *Form and Function in Birds*, Vol. 2, editado por A. S. King y J. McLelland, Academic Press, tomado de Gadow 1887.

Figura 14.48 página 578: Según M. Gabe y H. Saint-Girans, 1965, *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, París, Serie A, t. XXXIII, fasc. 4, pp. 149-292.

Figura 14.54 página 582: Según M. P. Hardy y J. N. Dent, 1986, «Transport of sperm within the cloaca of the female red-spotted newt», *J. Morph.* 190:259-270.

Figura 14.55 página 582: Modificado de C. R. Austin y R. V. Short, 1973, eds., *Reproduction in Mammals*, Book 1, Germ Cells and Fertilization, Cambridge University Press.

Figura 15.1 página 587: (b) De R. V. Krstić, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-NY-Tokyo, p. 89. (c) De R. V. Krstić, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-NY-Tokyo, p. 93.

Figura 15.6 página 591: (a,b) Según L. S. Stone y H. Steinitz, 1953, *Exp. Zool.*, 124:469. (c) Según E. Witschi, 1949, *Z. Naturforsch.* 4:230.

Figura 15.9 página 592: (a,c,d,f) Según P. J. Bentley, 1976, *Comparative Vertebrate Endocrinology*, figs. 2.9 (a); 2.10 (c, d); 2.11.11 (f) Cambridge University Press, Cambridge. (e, f) Según Hartman and Brawnell, 1949.

Figura 15.11 página 595: (a) De R. V. Krstić, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-NY-Tokyo, p. 89. (b) De R. V. Krstić, *General Histology of the Mammal*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-NY-Tokyo, p. 91.

Figura 15.12 página 596: Según Bentley.

Figura 16.9 página 624: Basado en B. M. Parten y B. M. Carlson, 1974, *Foundations of Embryology*, The McGraw-Hill Companies.

Figura 16.12 página 627: (a) Según Stensio; (b) según Lindstram 1949 en Jollie, 1962, *Chordate Morphology*, Reinhold Publishing Corp., NY, p. 401; (c) Según Marinelli y Strenger, 1954 en M. Jollie, 1952, *Chordate Morphology*, Reinhold Publishing Corp., NY, p. 401; (d) según Norris y Hughes, 1920 en M. Jollie, 1962, *Chordate Morphology*, Reinhold Publishing Corp., NY, p. 401.

Figura 16.19 página 634: Según M. Hildebrand, 1988, *Analysis of Vertebrate Structure*, John Wiley & Sons, NY.

Figura 16.26 página 641: Según H. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston, NY.

Figura 16.32 página 646: Según W. J. H. Nauta y M. Feirtag, 1979, «The organization of the brain», *Scientific American*, 1979(9):102.

Figura 16.34 página 647: Según Ebbesson y Northcutt, 1976; Roberts, 1981; y Kremers, 1981.

Figura 16.35 página 648: (a,b) Redibujado de A. S. Romer y T. S. Parsons, 1985, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing según Ahlborn. (c) Según R. E. Davis y R. G. Northcutt, eds., 1983, *Fish Neurobiology*, Vol. 2, University of Michigan Press, Ann Arbor. (d,e,f,g,h) Redibujado de A. S. Romer y T. S. Parsons, 1985, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing.

Figura 16.36 página 651: Redibujado de A. S. Romer y T. S. Parsons, 1985, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing, según Butschli, Weinstein, Sisson.

Figura 16.37 página 652: (a,d,e) Redibujado de A. S. Romer y T. S. Parsons, 1985, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing, según (a) Haller, Burjhardt; (d) Loo. (b,c) Modificado de M. Jollie, 1962, *Chordate Morphology*, Reinhold Publishing Corp., NY.

Figura 17.6 página 668: Según H. Tuchmann-Duplessis, et al., 1974, *Illustrated Human Embryology*, Vol. III, Nervous System and Endocrine Glands, Springer-Verlag, NY.

Figura 17.9 página 671: Según M. H. Wake (ed.), 1979, *Human's Comparative Vertebrate Anatomy*, University of Chicago Press.

Figura 17.13 página 673: Según M. A. Miller, et al, 1964, *Anatomy of the Dog*, W. B. Saunders, Philadelphia.

Figura 17.14 página 673: Según M. Halpern y J. L. Kubie, 1984. «The role of the ophidian vomeronasal system in species-typical behavior», en *Trends Neurosci.* 7(12):472-477.

Figura 17.15 página 674: Según F. E. Bloom, et al., 1985, *Brain, Mind, and Behavior*, W. H. Freeman and Company.

Figura 17.18 página 676: Según H. Tuchmann-Duplessis, et al., 1974, *Illustrated Human Embryology*, Vol. III, Nervous System and Endocrine Glands, Springer-Verlag NY.

Figura 17.19 página 677: Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart & Winston.

Figura 17.22 página 679: Según Q. Bone y N. B. Marshall, 1982, *Biology of fishes*, Blackie & Sons, Ltd., Glasgow & London.

Figura 17.28 página 682: De M. H. Wake (ed.), *Hyman's Comparative Vertebrate Anatomy*, Copyright © 1979, University of Chicago Press. Reproducido con autorización.

Figura 17.29 página 683: Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of Chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston, según Neal y Rand.

Figura 17.30 página 684: Según de Cock Buning, 1983.

Figura 17.32 página 688: Según M. J. Lannoo, 1987, «Neuromast topography in anuran amphibians», *Jml. Morph.* 191: p. 118.

Figura 17.33 página 689: Según D. E. Parker, 1980, «The vestibular apparatus», en *Scientific American*, November.

Figura 17.37 página 693: Adaptado de R. G. Northcutt y R. E. Davis, eds., *Fish Neurobiology*, Vol. 1. Copyright © 1983, The University of Michigan Press, Ann Arbor. Reproducido con autorización.

Figura 17.38 página 694: Según Q. Bone y N. B. Marshall, *Biology of Fishes*. Tomado de A. N. Popper y Sheryl Coombs, «Auditory mechanisms in Teleost fishes», en *American Scientist*, 1980, 68: 420-440. Copyright © 1980 Sigma Xi, The Scientific Research Society. Reproducido con autorización.

Figura 17.39 página 695: (a) Según A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing. (b) Según E. G. Weaver, 1985, *The Amphian Ear*, Princeton University Press.

Figura 17.41 página 697: Según A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing.

Figura 17.42 página 698: Según H. E. Evans, 1982, «Diseases of cage and aviary birds», en *Anatomy of the Budgerigar*, Margaret L. Petrak (ed.), Lea & Febiger, Philadelphia.

Figura 17.43 página 699: (a) Según Knudson; (b,c) Según Norberg. Tomado de «The Hearing of the Barn Owl», editado por E. I. Knudson, Dibujo de Tom Prentiss en *Scientific American*, Diciembre 1981. Copyright © 1981 por Scientific American, Inc. Todos los derechos reservados.

Figura 17.44 página 700: (a) Según H. M. Smith, 1960, *Evolution of chordate Structure*, Holt, Rinehart, & Winston. (b) Según A. S. Romer y T. S. Parsons, 1986, *The Vertebrate Body*, Saunders College Publishing. (c) Según E. van Beneden y C. van Bambeke, 1965, «Zure funktionsmorphologie des akustischen organs», *Extract des Archives des Biologie*.

Figura 17.45 página 701: Según E. van Beneden y C. van Bambeke, 1965, «Zure funktionsmorphologie des akustischen organs», *Extract des Archives des Biologie*.

Figura 17.46 página 703: Según W. Raschi, 1986, «A morphological analysis of the ampullae of Lorenzini in selected skates (Pisces, Rajoidei)», *J. Morph.* 189: p. 231.

Figura 17.47 página 704: Según H. W. Lissmann, 1963, «Electric location by fishes», *Scientific American*, Marzo, p. 163.

Figura 17.48 página 704: Según R. G. Northcutt y R. E. Davis (eds.), *Fish Neurobiology*, Vol. 1, University of Michigan Press, Ann Arbor.



# Índice analítico

Los números de página en **negrita** aluden a la exposición principal sobre el tema; los números de página en *cursiva* indican figuras; los números de página seguidos por *t* y *e* indican las tablas y los ensayos, respectivamente.

- A capella*, canto, 611  
 Abazones, cavidad bucal, **498**  
 Abertura oral, cavidad bucal, **498**  
 Abomaso, **523**, **524**  
 Absorción, como función del sistema digestivo, **528**  
*Acanthostega*, 103, 104, 307  
 Acantodios, **92**, **96**  
   esqueleto apendicular, **328**, **330**  
   filogenia del cráneo, 249-250, **251**  
 Acción/reacción, tercera ley de, **138**  
 Acciones musculares, 381-383  
   secuenciado de las, **380**, **382**, **383**  
 Aceleración, **136**, **195**  
 Acetábulo, **322**  
 Acetilcolina, **635**  
 Ácido láctico, ejercicio y producción de, **438**  
 Acidófilos, **600**  
 Acinos, **595**  
 Acomodación, de la vista, **155**, **156**, **674**, **676**-**677**, **678**-**679**  
 Acromegalia, **601**  
 Actinistia (celacantos), 100. (Véase también *Latimeria*)  
 Actinopterigios, **81**, **96**, **98**-**99**  
   alimentación por succión en, **253**, **255**  
   apertura mandibular en, **255**  
   filogenia, **97**  
     del cráneo, **253**, **254**  
     del esqueleto apendicular, **328**, **329**  
   Neopterigii, **99**  
   Palaeonisciformes, **98**-**99**  
   representantes, **98**  
 Actinotriquia, **321**  
 Acumulación de vitelo, segmentación y, **159**, **161t**
- Adductor, femoris, **392**  
   mandibulae, **397**  
 Adenohipófisis, **597**, **598t**  
   características anatómicas, **599t**  
   filogenia, **597**  
   función, **601**-**602**  
   hormonas secretadas por, **586t**, **601**-**602**, **603**  
   metamorfosis y, **612**  
 Adrenalina, **635**  
 Adventicia, **513**  
 Aerodinámica del vuelo, **220**, **221**, **353**-**355**,  
   ángulo de ataque del ala, **353**  
   pérdida y, **354**, **357**  
   sustentación y, **353**, **355**-**360**  
 Agassiz, Louis, **5**  
 Agnatos, **81**, **84**-**92**  
   actuales, **86**, **87**  
   evolución de, resumen, **91**-**92**  
   filogenia, del cráneo, **247**-**48**, **249**, **250**  
     del esqueleto apendicular, **325**-**326**  
     del esqueleto axial, **298**  
   origen de los vertebrados, **83**  
   relaciones filogenéticas, **85**  
   sistema respiratorio, filogenia, **417**, **418**
- Agua  
   alimentación en el, **277**-**280**  
   biomecánica de la vida en, **142**-**144**  
   dulce  
     neuronas en los vertebrados actuales, **547**  
     peces anadromos y catadromos, **551e**  
   peces estenohalinos en agua dulce y salada, **551e**  
   respiración en, **414**-**415**, **417**-**423**, **437**  
   salada  
     efectos de, sobre los líquidos y tejidos corporales, **556e**  
     nefronas de los vertebrados actuales, **547**  
     peces anadromos y catadromos, **551e**  
     prevención de la deshidratación, **548e**  
   visión en, **155**, **156**, **678**
- Aire. (Véase también Ambientes fluidos)  
   alimentación en, **280**  
   atmosférico, composición del, **408**  
   biomecánica de la vida en, **142**-**144**  
   composición del aire atmosférico, **408**  
   evolución de los órganos respiratorios, **440**-**441**  
   exhalado, **408**  
   inhalado, **408**  
   respiración en, **415**-**417**, **421**, **423**-**430**, **437**  
   visión en, **678**
- Ala(s)  
   ángulo de ataque, **353**  
   ciclo de batido, estornino europeo, **352**, **354**  
   compromiso funcional del diseño de, **713**  
   pérdida y, **354**-**357**  
   perfiladas, **354**  
   vuelo,  
     y diseño del, **355**, **356**  
     y musculatura del, **395**-**396**, **399**, **401**
- Alantoides, **187**  
 Aldosterona, **592**  
 Aleta(s), **321**-**322**  
   arquiapterigia, **322**, **323**  
   metapterigia, **322**, **323**  
   como estabilizadores, **322**  
   componentes básicos de las patas y, **321**  
   desarrollo de la pata del tetrápodo y, **324**-**325**, **326**  
   dificerca, **100**  
   esqueleto caudal y, **300**-**302**, **304**  
   pares, **92**, **321**  
     desarrollo embrionario de las patas de los tetrápodos y, **324**-**25**, **326**  
     origen de, **322**-**25**  
   teoría del pliegue-aleta sobre el origen de, **323**, **324**, **325**  
   teoría del arco-branquia sobre el origen de, **322**, **323**
- pectorales, **92**, **327**  
   cambios en, y cambios en la postura de la pata, **347**  
   del pez actinoptergio primitivo, **329**  
   elementos apendiculares en, **328**  
   en crosopterigios, evolución, **334**  
   musculatura apendicular de la extremidad anterior y, **390**, **392**, **394t**  
   origen doble de, **336**  
   orígenes de, **327**  
   tetrápodo, **330**-**333**, **334**, **335**, **390**  
 pelvianas, **92**, **327**  
   elementos apendiculares en, **328**  
   radios de, **321**  
   ventajas adaptativas del lóbulo, **336**-**340**
- Alexander, R. McNeil, sobre los mecanismos de salto en el perro, **710**  
 Álgebra de vectores, **725**-**726**  
 Aligadores. (Véase también *Cocodrilos*)  
   columna vertebral, **291**  
   corazón, **475**, **477**  
   cráneo, **268**  
   encéfalo, **649**  
   tubo digestivo, **522**
- Alimentación  
   amamantar, **282**  
   captura de presa, **246**, **251**, **252**, **253**, **277**-**280**  
   cefalocordados, **65**-**66**, **67**  
   en agua, **277**-**280**  
   en ballenas, **227**, **229**, **282**-**283e**  
   en el aire, **280**  
   en ostracodermos, **250**  
   en tiburones, **252**  
   filtración, **227**, **229**, **282**-**283e**  
   función del cráneo y diseño, y, **277**  
   larváceos, **62**-**63**, **65**  
   lingual, **262**, **265**, **280**, **509**  
   masticación, **274**-**275**, **280**, **283**  
   serpientes, **41**, **42**, **43**, **264**-**265**, **284**  
   suspensiva, **52**, **279**, **280**



- enteropneustos, 55, 57  
 prevertebrados, 82, 83  
 tragar y, 264-265, 280, 284, 511-512  
 por succión, 246, 278, 279-280  
 actinopterigios, 253  
 salamandra acuática, 257, 259  
 pez teleosteo, 256
- Alimento**  
 absorción, 528  
 bolo, 496  
 fraccionamiento  
 mecánico, 529, 530  
 químico, 529-534  
 transporte intraoral, 509, 510
- Almohadilla(s)**  
 cojinete digital, 226  
 nupciales, 216
- Alometría, 131-132**  
 gráfica alométrica del  
 crecimiento, 132  
 tendencias alométricas en  
 filogenia, 133
- Álula, vuelo y, 144, 354**  
 diente, 500  
 Alvéolo, 430, 433, 434
- Ambiens, músculo, 391**
- Ambiente**  
 acuático  
 diseño corporal, 13, 141-144  
 equilibrio hídrico en los  
 organismos que  
 viven en, 549  
 respiración en, 414-15, 417-424, 437  
 selección natural y papel  
 del, 8-9  
 fluidos. (Véase también Aire, Agua)  
 biomecánica de la vida en,  
 142-144  
 natación (véase Natación)  
 visión, 155, 156, 678  
 vuelo (véase Vuelo)  
 terrestre  
 biomecánica de la vida en,  
 141-142  
 equilibrio hídrico en los  
 organismos que  
 viven en, 549  
 neuronas de los vertebrados  
 actuales, 547  
 respiración, 409  
 transición al, 104, 341  
 y evolución de los  
 órganos  
 respiratorios,  
 439-441
- Amebocitos, 60**  
**Ameloblastos, 501**
- Amia**  
 aletas, 321  
 cráneo, 254  
 encéfalo, 648  
 esqueleto axial, 303  
 oviductos, 561  
 segmentación holoblástica en,  
 162  
 sistema urogenital, 563, 568
- Amia, cintura pectoral de, 329**  
**Amígdala, 654, 658**  
**Amilasa, 526**
- Ammocete, larva, 86, 87**  
 ventilación, 417
- Amnios, 84, 186**
- Amniotas, 84, 106-124, 186**  
 bomba de aspiración en, 417  
 cladograma de los, 28  
 columna vertebral, 310, 311  
 esqueleto axial, filogenia, 308-310  
 fenestración del cráneo, 108  
 filogenia del cráneo, 258-267, 269  
 función del tectum en, 653  
 membranas extraembrionarias  
 en, 186  
 nervios craneales, 631t  
 regionalización de la columna  
 vertebral en  
 primitivos, 317  
 relaciones filogenéticas,  
 107  
 riñón, 542, 545  
 saurópsidos, 108-116  
 sinápsidos, 116-123  
 testículos, 565  
 tubo digestivo, formación  
 embrionaria del,  
 498
- Amoníaco, excreción de, 546-548, 555**
- Amoniotelismo, 546, 547**
- Amplexo, 569**
- Ampolla, 687, 689**
- An Essay on the Principle of Population (Malthus), 7**
- Anadromos, peces, 551e**
- Analogía, 14**
- Anamniotas, 84, 186**  
 circuitos somático y visceral,  
 634  
 testículos, 565, 567
- Anápsidos, cráneo de, 107, 247, 250**
- Anastomosis**  
 intercardinal, 462  
 subcardinal, 462
- Anatomía frente morfología, 13**
- Anaximandro, 3**
- Andar**  
 asimétrico, 349  
 con el vientre, arrastrarse, 342
- Andrógenos, 565, 591**
- Anélidos**  
 como posible origen de los  
 cordados, 71-72  
 segmentación y esqueleto  
 hidrostático, 16
- Anfibio, 102, 105, 106**  
 aparición filogenética de, 106  
 arcos aórticos, 456, 457-458  
 bulbo y tracto olfativo, 668  
 cavidad del cuerpo, 193  
 cloaca, 575, 577, 578  
 complejo epifisario (pineal),  
 682, 683  
 corazón, 472, 473, 474  
 cráneo, 257, 258, 259  
 derivados de los arcos  
 branquiales, 241t  
 encéfalo, 655  
 espermatóforo, 105, 573  
 esqueleto apendicular primitivo,  
 333
- fecundación de los huevos, 569, 573**
- gastrulación y neurulación, 167-168, 170, 171**
- glándulas tiroideas y paratiroides, 590**
- Gymnophiona (Apoda), 106**  
 labirintodontos, 104  
 larvas, 423, 425, 426  
 mecanismos de ventilación,  
 416, 425, 426  
 musculatura cardíaca, 404  
 ojo, 675, 677, 683  
 órganos olfativos, filogenia, 672  
 percepción auditiva (oído) y  
 oídos, 693-695  
 respiración cutánea, 410, 413  
 Salientia (Anura), 106 (véase  
 también Ranas y  
 sapos)
- segmentación del huevo**  
 fecundado, 162
- sistema**  
 endocrino y tubo digestivo,  
 614-15, 616  
 nervioso autónomo, 638  
 respiratorio, filogenia, 423-426  
 venoso, 463, 465, 466  
 tegumento, 216  
 tejido adrenal en, 102, 105, 106  
 tubo digestivo, 521-522  
 Urodela (Caudata) 105-106.  
 (Véase también Salamandras)
- urogenital, anatomía, 564, 568**  
 vejiga urinaria, 581  
 y regulación de los niveles de  
 sales, 554
- Anfioxo, 166, 167**  
 alimentación en, 279  
 branquiostoma o, como nombre  
 para, 69e  
 excreción, 69  
 gastrulación y neurulación, 166, 167  
 larva, 70  
 notocorda, 70, 71  
 piel, 212  
 sección transversal, 68  
 segmentación del huevo  
 fecundado, 161, 162  
 sistema  
 circulatorio, 66-67, 68  
 digestivo, 66
- Angiogénesis, 450**
- Angiotensina I, 604, 605**  
 II, 604, 605
- Angiotensinógeno, 604, 605**
- Angular, hueso, 243**
- Ángulo de ataque, vuelo y, 353**
- Anillos, de cemento, 500**  
 pericordales, 297
- Animales**  
 abundancia de especies, 48  
 coloniales marinos, 53  
 marinos  
 bentónicos, 53  
 dioicos, 53  
 excavadores, 53  
 monoicos, 53  
 pelágicos, 53  
 planctónicos, 53
- sésiles, 53**  
 solitarios, 53  
 pterobranquios, 57, 58  
 subterráneos, 306  
 taliáceos, 64, 66
- Ano, 497**
- Anquilosaurios, 112**
- Antagonistas, músculos, 381**
- Anteojo (lente dérmica), 686**
- Anticonceptivos orales, 607e**
- Antro, 606**
- Anuros (Anura). (Véase también Ranas y sapos)**  
 corazón, 473, 474  
 esternón, 295  
 gastrulación y neurulación, 171  
 musculatura apendicular, 393  
 sistema venoso, 465  
 ventilación, 425, 426
- Aorta, 451**  
 dorsal, 64, 451  
 ventral, 451
- Aparato**  
 hioideo, 241  
 morfología, 246  
 saliente lingual del, 262, 265  
 vestibular, 686-88, 689, 690
- Apéndice, 523**  
 humano, 523e  
 vermiforme, 523
- Ápnea, 408**
- Apodos (cecilias), 106**
- Apófisis**  
 proceso, uncinada, 293  
 saliente, proceso, transversa,  
 292
- Aponeurosis, 370**
- Aracnoides, 639, 641-42**
- Árbol respiratorio, 430**
- Archaeopteryx, 221**  
 descubrimiento, 117e  
 extremidades posteriores,  
 desarrollo de,  
 204  
 fósil, 30  
 plumas, 115, 221
- Arco(s)**  
 aórtico, 451, 455-460  
 anfibios, 457, 458  
 aves, 459  
 de los amniotas, derivados  
 de, 456  
 diversidad de tipos y modelo  
 unitario, 716  
 evolución, 460, 461, 462  
 lampreas, 455  
 mamíferos, 459, 460  
 modelo primitivo, 455  
 peces, 455-456, 457  
 reptiles, 458, 459  
 vista ventral, 459  
 barras temporales, 107  
 branquiales, 238, 239. (Véase  
 también Mandíbula)  
 derivados de, en los  
 tiburones,  
 los teleosteos y  
 los tetrápodos,  
 241t  
 musculatura, 399-400, 404  
 nervios craneales, 403, 631t  
 dorsales, 290  
 faríngeo(s), 69, 238



- estructuras craneales  
derivadas de, 284
- hemal, 81, 82, 290
- hioideo, 239, 398-399
- interhemales, 290
- interneurales, 290
- mandibular, 238, 297-298
- neurales, 81, 82, 290
- occipital, 237
- pulmonar, 458
- reflejos  
somáticos, 632, 633  
componentes, 633t  
en amniotas, 634  
en mamíferos, 632
- sistémicos, 458  
derecho, 458  
destino, en tetrápodos, 462  
izquierdo, 458
- viscerales, 633  
componentes, 633t  
en amniotas, 634  
en mamíferos, 632, 633t
- sistémico  
derecho, 458  
izquierdo, 458  
zigomático, 267
- Arcocentros, 296
- Arcosaurios, 111-112  
tipos de tobillo, 112, 340
- Arcosauriformes, 110
- Arcualias, 296, 298
- Arduino, Giovanni, 35
- Área, extraembrionaria, 159  
embrionaria, 159  
motora del habla de Broca, 650e  
preectal del tegmento, 681  
relaciones entre la longitud, el volumen y el tamaño del cuerpo, 128-130
- respiratoria  
alveolar, 432  
faviforme, 433  
vomerosanal,  
quimiorreceptores, 699-670, 673
- Areola, 224e
- Armadillo  
cráneo embrionario, 241  
diseño de la extremidad anterior, 380
- Armadura, coraza, dérmica, 227-228, 229
- Arquerteron, 164
- Arquetipos, R. Owen sobre los vertebrados, 10, 11
- Arquimedes, 144
- Arquitectura y morfología, 127, 128, 706, 707  
estructura ósea, 181
- Arracimada, glándula endocrina, 177
- Arrector pili, músculo 223
- Arteria(s), 446, 447  
aférente, 455  
anteriores, de las lampreas, 455  
braquiocefálica, 459  
carótida(s), 451, 457  
común, 457  
caudal, 453  
celíacas, 454  
cutánea, 458  
del endostilo, anfióxico, 66, 68  
eferente, 455  
espiracular  
aférente, 455  
eferente, 455  
fetales y de los neonatos, 485, 487  
filogenia, 453, 455-60  
genitales, 453  
ilíacas, 453  
mesentérica(s), 454  
anterior, 454  
posterior, 454  
ováricas, 453  
parietales, 453  
pulmocutánea, 458  
pulmonar, 456  
renales, 453  
subclavias, 453  
umbilicales, 485
- Arteriolas, 447
- Articulación, 183-186  
intracraneal, en liebres, 248e  
intratarsal, 336, 340  
mesotarsal, 336, 340  
sinovial, 183  
tobillo, 336, 340  
transcraneal, 260
- Articular, hueso, 246, 688
- Artiodáctilos (cerdos, camellos, vacas, ciervos), 122. Véase también Ciervo, estructura de las extremidades, 140, 141
- Artrópodos como posible origen de los cordados, 71-72
- Asa, colectora, 455  
de Henle, 545, 546, 551
- Ascidias (jeringuillas de mar)  
adultos, 60-61, 62  
ciclo vital, 63  
complejo apical, 60, 61  
larva, 59, 60, 61  
metamorfosis, 60, 61  
reproducción asexual, 63
- Asociaciones espinocorticales, 660, 661
- Aspecto superior del cuerpo, 16
- Aspidospondilia, 290, 307
- Aspondilia, 290
- Astas, 226-227,  
crecimiento anual en el alce, 228
- Astrágalo, 336
- Astrocitos, 618, 619
- Atlas, vértebra, 268, 309
- Atmósfera (atm), 144
- ATP, contracción muscular y, 374
- Atrio, 450  
ascidias, 60
- Atrioporo, cefalocordado anfióxico, 66
- Atrofia, 147-150  
de los huesos, 149
- Atún, especializaciones a la natación de, 392
- Aurícula(s)  
cardíacas. Véase Cámara atrial  
cardíaca del cerebelo, 647
- Auricularia, larva, 54
- Autopalatino, 250
- Autopodio, 321, 325, 326
- «Avanzado», análisis evolutivo de la morfología y, 714, 715
- Ave(s), 115-116  
agua, 116  
alimentación lingual, 280  
alometría en el corazón del zarapito, 131  
anatomía urogenital, 564  
arcos aórticos, 459  
cabeza, 131  
castración del macho, 610e  
cavidades del cuerpo, 194  
cinesia craneal, 267, 270  
cladismo aplicado a las, 25, 27, 28  
cloaca, 577, 578  
columna vertebral, 317-318  
complejo epifisario (pineal), 682-683  
corazón, 481, 483  
y flujo sanguíneo durante el buceo, 484  
cráneo, 238, 265-267, 269, 270  
derivados de los arcos  
branquiales en, 241t  
descubrimiento de la primera, 117e  
diversidad, 116  
encéfalo, 649  
esqueleto axial, 311, 317, 318  
esternón, 295  
estómago e intestino,  
variaciones de, 519  
extintas, 115  
extremidades posteriores, 204, 336, 340  
fecundación y segmentación del huevo, 162-163  
filogenia  
del sistema respiratorio, 430-435  
y dendrogramas, 22, 23  
gastrulación y neurulación en, 168-169, 172, 173  
Islas Galápagos, 8  
médula espinal, 643  
membranas extraembrionarias de, 187, 188, 189  
modificaciones de la extremidad anterior, 352  
muscultura de, 395-396, 399, 401  
músculo supracoracideo, 391, 401  
ojo, 675, 677  
órganos copuladores, 572, 575  
oviducto, 565  
percepción auditiva (oído), 695-696, 698, 699  
plumas, 115-116, 218, 220  
(Véase también Pluma)  
pollo (Véase Pollo)  
protrusión de la lengua en los pájaros carpinteros, 509, 510  
pulmones y ventilación, 434, 435, 436, 441-442  
rapaces, 116  
rete, 153  
riñón, 545, 546  
sacos aéreos, 430, 431, 435, 441-442  
segmentación del huevo  
fecundado, 162-163  
sistema  
endocrino y tracto  
gastrointestinal, 614-615, 616  
venoso, 466  
tegumento, 218-221  
tejido adrenal, 593  
testículo y epidídimo, 571  
tubo digestivo, 522, 523  
vuelo, 115
- Axis, vértebras, 308
- Axón, 619, 664
- Báculo, 572
- Bajopiel, 223
- Bakker, Robert, sobre la endotermita en los dinosaurios, 114e
- Balfour, F. M., 323-324
- Ballenas, 122  
acumuladores de calor, 488  
barbas, 227, 229  
espiráculos y respiración, 424e  
esqueletos axiales, 317  
mecanismos de alimentación, 227, 229, 282-283e  
órgano del espermaceti, 424
- Banda adoral, 73
- Bandicut, membranas fetales, 192
- Baño uniforme, intercambio gaseoso, 432, 436
- Barbas, de las plumas, 219, 220
- Bárbulas, de las plumas, 219
- Barra(s)  
faríngeas, 56, 238  
cefalocordados, 65, 68  
primarias, 56  
secundarias, 56  
puboisquiales, 328  
temporal, inferior, 107  
superior, 107
- Basales, aleta, 321
- Base, de un diente, 500
- Basiapófisis, proceso, saliente, 292
- Basioccipitales, huesos, 243
- Basófilos, 600
- Bastones (retina), 674, 675, 679
- Bateson, William, 200
- Bdellostoma, 87, 544. (Véase también Mixines)
- Beaumont, William, estudio de las secreciones gástricas, 518e
- Berril, N. J., 74
- Biceps, brachii, 391  
femoris, 392
- Bichir, 99  
conductos urogenitales, 568  
oviductos, 561
- Bies, en tejidos y piel, 211, 212



- Bilateria (bilaterales), 47-48, 49  
patrones del desarrollo, 48r, 50
- Bilis, 526, 604  
flujo de, en el hígado, 527
- Biofísica, 152-56  
difusión e intercambio, 152-154  
óptica, 154-56
- Bioingeniería, 134. (Véase también Biomecánica)
- Biomecánica, 134-152  
biofísica, procesos físicos y, 152-156  
bipedalismo, 313, 314-355e  
cinesia de las mandíbulas y el cráneo (Véase Cinesia craneal)  
columna vertebral y carga, 312  
cuerpos y fuerzas libres, 138, 139  
esfuerzos de torsión y palancas, 139-141  
máquinas y, 144, 145, 146  
natación, vuelo, y los fluidos, 142-44, 710, 711  
principales leyes de las fuerzas, 138, 139  
principios fundamentales, 135-138  
resistencia de los materiales y, 145, 146r, 147, 148  
respuesta de los tejidos a la tensión mecánica, 147-152  
vida sobre la tierra y en los fluidos, 141-144, 312
- Bipedalismo, 111  
diseño de la cintura pélvica y extremidades posteriores, 314-315  
en humanos, 314-315e, 717  
esqueleto axial y biomecánica del, 313, 314-315
- Blastocisto, 163, 581
- Blastodermo, 162  
bilaminar, 163
- Blastodisco, 162
- Blastómeros, 161
- Blastoporo, 48, 50, 166, 167  
labio dorsal, 166, 168
- Blástula, 159
- Boca. (Véase también Cavidad bucal)  
evolución de las mandíbulas y la, en los gnatostomados, 502-503e  
quimiorreceptores, 670-71, 674  
techo de, en los tetrápodos, 500
- Bolo, 496
- Bolsa(s)  
branquial, 56  
de Rathke, 597, 598, 598r  
faríngeas, 409, 510  
contribuciones embrionarias al tiroides, paratiroides, timo y cuerpos ultimobranquiales, 589
- derivados de, en vertebrados, 511r  
hipoglosas, 498
- Bomba  
bucal  
de cuatro tiempos, 415, 416  
de aspiración, 416, 417, 426  
de dos tiempos, 415, 416  
doble, ventilación en el agua, 414, 415  
respiración y circulación ciliares, 438-439  
musculares, 439
- Bombesina, 615
- Bothriolepsis, 327, 410
- Botón aurículoventricular (AV), 471
- Bradycardia, 467
- Branchiostoma, anfiexo, 69e
- Branquia, 83  
evolución de la boca y las mandíbulas en relación con la ventilación, 502-503e  
externas, 409  
internas, 409  
lamprea, 455  
ventilación  
en los peces, 420-421, 422e, 432, 436, 437  
en los renacuajos de los anfibios, 425, 426
- Branquiales ventrales, músculos, 396
- Braquiación, 122, 342, 346e
- Brazo, de momento, 139  
de palanca, 139, 140
- Broca, P. P., 650e, 658
- Bronquio(s), 409  
primario, 431, 434  
secundarios, 431  
ventrales, 431
- Bronquiolos, 409
- Buccinador, músculo, 399
- Buceo, sistema cardiovascular, corazón y, 483
- Bula, auditiva timpánica, 268, 273
- Bulbo  
arterioso, 467  
olfativo, 651, 667, 668, 669  
terminal de Krause, 665
- Bulbus cordis, 450
- Bursa cloacal, 575
- Caballo, 122  
casco, 226  
castración del macho, 610  
dedos extras en modernos, 205  
determinación de la edad por la dentición, 513e  
encéfalo, 649  
evolución en mosaico, 717, 718  
fermentación intestinal, 533  
locomoción en, 350, 351  
m musculatura  
de las patas, 349  
superficial del, 398  
tubo digestivo, 524
- Cabeza, 82  
alometría en el desarrollo de las aves, 131
- músculo, 381  
teorías sobre el desarrollo de la, 244-245e
- Cadena, cinemática, 144, 145  
de ganglios simpáticos, 622
- Cadera, 321. (Véase también Cintura pelviana)  
dinosaurios, 112
- Caimanes, 112
- Caja, craneal, 235  
morfológica, 243-46  
torácica, 294  
ventilación y movimiento de la, 432
- Cálamo, pluma, 219, 220
- Calcáneo, 336
- Calcio  
en huesos, 180, 591
- Calcitonina, 589, 591
- Cáliz  
mayor, 539  
menor, 539
- Callo, 213
- Cámara  
anterior del ojo, 674-675  
atrial  
cardíaca, 471  
derecha (aurícula derecha), 471  
auricular (atrial) izquierda, 471  
nasal, 668  
posterior del ojo, 674, 675  
vítrea, 674
- Cambio cardíaco, 475, 483
- Canal(es)  
coclear (scala media), 689, 692  
de la línea lateral, 685  
inguinal, 566  
interventricular, 475  
radicular del diente, 500  
timpánico (scala tympani), 689, 692  
vestibular (scala vestibuli), 689, 692  
semicirculares, 687, 689
- Cáncer, piel, 230e
- Canguro  
estómago, 532  
rojo, ciclo reproductor, 608, 609
- Canino(s), 507  
dientes de sable, 512e  
músculo, 399
- Canon, hueso, 336
- Capa basal, epitelio, 174
- Capa  
de la epidermis cornificada (queratinizada), 212  
granulosa, 606  
limitante, 142  
mucoide, 163  
papilar de la dermis, 222  
germinales, 159, 164. (Véase también Ectodermo; Endodermo; Mesodermo)  
delimitación del, durante la gastrulación y la neurulación, 175  
reticulares de la dermis, 222
- Caparazón, 109, 228, 296  
concha, tortuga, 228, 229
- Capilares, 446  
aéreos, 430
- Capítulo, 292
- Capones, 610
- Cápsula(s)  
de Bowman (cápsula renal), 540e  
renal (cápsula de Bowman), 540  
sinovial (articulación), 183  
nasales, 235, 237; 254-256  
aberturas de, 257
- Cápsulas ópticas, 235-237  
ótica, 235, 237
- Captorrínidos, 110
- Captura de presas  
en el aire, 280  
por tiburones, 251, 252, 253  
diseño del cráneo/función y, 246, 277-280
- Capuchón cefálico, cefalocordados, 65, 67
- Caquis, pluma, 219-220
- Caracol (coclea), 688, 692  
distribución de las vibraciones sonoras a través de, 701  
en el oído de los mamíferos, 700
- Carácter(es)  
adquiridos, evolución y, 6  
derivado, 23
- Carena, 294
- Carga, 146, 147  
contracción muscular y, 370
- Carnero asiático, cambios en la forma de los cuernos, 135
- Carnívoros, molares, 508
- Carnívoros (Carnivora), 122
- Carótidas  
externas, 451  
internas, 451
- Carpa, estiramiento del músculo en, 382
- Carpales, 333
- Carrera, inclinada asistida por alas (WAIR), 360, 361
- Cartílago, 178-179  
articular, 183  
de Meckel, 239, 246  
desarrollo del hueso endocondral y, 179-180, 182  
elástico, 178  
episternal, 294, 295  
hialino, 178  
intervertebral, 292  
occipital, 235, 237  
polar, 235, 237  
secundario, 181  
tipos de, 178
- Cascos, 225, 226
- Castor, dentición del, 504
- Castración, consecuencias en el macho, 610-11c
- Catecolaminas, 591
- Catedrales, 706, 707  
fuerzas que afectan a la estructura de, 147  
tamaño y diseño de, 127, 128



- Cavidad(es)  
 alantoidea, 187  
 amniótica, 187  
 blastocélica, 161  
 bucal  
 dientes, 499-509  
 evolución de la mandíbula y la boca, 502-3e  
 lengua, 509, 510  
 límites, 497-498, 499  
 paladar, 498-499  
 bucofaríngea, 498  
 de la pulpa, diente, 500  
 del cuerpo, 190-193  
 del oído medio, 688  
 pericárdica, 60, 190, 193  
 pleural, 190, 428  
 pleuropéritoneal, 190, 193  
 Cavum, arteriosum, 475  
 pulmonale, 475  
 venosum, 475  
 Cecilias, 105-106, 668  
 Cefalocordados (Cephalochordata), 49, 65-70  
 alimentación y digestión, 65-66, 67  
 excreción, 69  
 larva, 70  
 origen de los cordados  
 a partir de los anélidos y artrópodos, 71-72  
 a partir de los  
 echinodermos, 72-75  
 Celacantos, 100  
 cinesis craneal en, 257  
 descubrimiento, 44  
 elementos esqueléticos de, 329, 330  
 Celoma, 47, 164, 165, 166, 190-193  
 desarrollo del, 190-193  
 embrionario (primario), 166  
 formación, 50  
 primaria (embrionario), 165  
 Célula(s)  
 amadrinas de la retina, 674, 675  
 B de los islotes del páncreas, 595  
 basales, 667  
 bipolares de la retina, 674, 675  
 C, 511  
 regulación hormonal de los niveles de, 591, 591  
 niveles de calcio en sangre y, 511  
 caliciforme, 213  
 cobertoras, 699  
 D de los islotes pancreáticos, 597  
 de la matriz, epidermis, 223  
 de Langerhans, 221  
 de las crestas neurales, 82, 165, 184  
 contribución de, al cráneo, 238  
 de los islotes pancreáticos, 597  
 derivados de, 186t  
 de Leydig, 216  
 de Merkel, 222  
 de neuroglia (glía), 618  
 tipos, en el sistema nervioso central, 619  
 de Schwann, 618  
 de Sertoli, 565  
 de soporte, 667, 669  
 del tapón, 699  
 ependimales, 618  
 ascidias, 60  
 filamentosas, 214  
 foliculares, 160, 556, 560  
 ganglionares, retina, 674, 675, 680  
 germinales, 556  
 granulares, 213  
 gustativas, 670, 674  
 horizontales (retina), 674, 675  
 intersticiales (células de Leydig), 565, 603  
 luteínicas  
 de la capa granulosa, 606  
 de la teca, 606  
 mazuda, 213  
 meióticas, 560  
 mioepiteliales, 177, 600  
 mitóticas, 560  
 mitrales, 667, 669  
 muscular(es), 368-369. (Véase también Fibra(s) muscular(es))  
 extrafusil, 665  
 intrafusil, 665  
 neurosecretoras, 600, 621  
 oxifilas, 590  
 parafoliculares, 589  
 parietales, 515  
 pilosa, 684, 685  
 en el oído interno de los peces, 693  
 PP de los islotes pancreáticos, 597  
 principales, 515, 590  
 sacciforme, 213  
 sensoriales olfativas, 667, 669  
 yustaglomerulares, 604  
 Celulasas, 530  
 Cemento, dientes, 500  
 Cementocitos, 500  
 Centrales, 334  
 Centro(s), 290-92  
 acélico (anfipiano), 291  
 anficélico, 291, 292  
 función de, en peces teleosteos, 303  
 cordales, 296, 298  
 heterocélico, 291, 292  
 formas generales, 292  
 funciones, 293  
 de masas, 137, 138  
 opistocélico, 291, 292  
 de presión, 220  
 procélico, 291, 292  
 Centrum, 81, 82  
 Ceratopsidos, 112  
 Ceratotriquia, 321  
 Cerebelo, 643, 647  
 acción motora como función del, 647-648  
 equilibrio y orientación, control por, 652  
 peces eléctricos, 704  
 Cerebro, 643. (Véase también Telencéfalo)  
 visceral. (Véase Sistema límbico)  
 Cesta, branquial, 51  
 faríngea, 51  
 Cianosis, 486  
 Ciclo(s)  
 ovárico, en la mujer, 608  
 uterino, en la mujer, 606, 608  
 vital, 158-208  
 celoma y desarrollo del  
 compartimento celomático, 191-193  
 de la rana, 160  
 desarrollo embrionario  
 temprano, 159-171, 189-190  
 (véase también Desarrollo embrionario)  
 introducción al, 158-159  
 maduración, 194-97  
 membranas  
 extraembrionarias, 186-189  
 ontogenia, filogenia y, 197-205  
 organogénesis, 171-185  
 resumen, 205-207  
 Ciclostomos, 84. (Véase también Mixines, Myxinoidea; Lamprea, Petromyzontida)  
 cráneo, 248  
 Ciego(s), 518, 526  
 pilóricos, 521  
 Cierre(s)  
 cefálico, 95  
 orales, 512, 513  
 Ciervo  
 astas, 226, 228  
 cráneo y dientes de mulo, 507t  
 tubo digestivo, 524  
 Cilios  
 aparato rotador, 65, 67  
 como mecanismo de ventilación, 414  
 de las células pilosas, 684  
 frontales, 56  
 laterales, 56  
 laterales y frontales, 56  
 Cinesis craneal, 246-47  
 ave, 267, 270  
 celacanto *Latimeria*, 257  
 liebre, 248e  
 reptil, 260, 261, 264, 266  
 Cíngulo, 509  
 Cinodontos, 118-20. (Véase también Mamífero, Mammalia)  
 Cintura, 321. (Véase también Extremidades inferiores; Extremidades superiores)  
 apendicular, 328, 342  
 orígenes de, 327  
 pelviana (pélvica), 321, 330, 333  
 de vertebrados seleccionados, 337  
 dinosaurios, 112  
 elementos apendiculares en, 328  
 en crosopterigios, 331  
 evolución, 336  
 humano, 314-315e, 346  
 locomoción y cambios en, 347  
 musculatura apendicular de la extremidad anterior, 390, 391  
 de la extremidad posterior, 391-393, 394t, 396  
 orígenes de, 327  
 tetrápodo, 333, 336, 337  
 Circuito(s)  
 de Papez, 651, 658  
 motores, 639  
 sensoriales, 639  
 Circulación  
 aerodinámica, 355, 357  
 doble, 449, 450  
 en la hipófisis, 601  
 hemodinámica de la sangre, 447-448  
 renal, 453-454, 462-462  
 sencilla y doble, 449, 450  
 simple, 449, 450  
 Círculos, 215  
 Circunvolución(es)  
 corteza cerebral, 653  
 del cíngulo, 651, 658  
 Cirros bucales, cefalocordados, 65, 67  
 Cisterna  
 conducto alveolar, 224, 225  
 linfáticas, 491  
 Cisuras, del cerebro, 653  
 Citotrofoblasto, 188, 191  
 Cladismo, 24-27  
 Cladograma, 25, 26, 27  
 de los amniotas, 28  
*Cladoselache*, 95  
 Clasificación de las especies, 25, 26  
 de vertebrados, 84  
 sistemática  
 cladista de los cordados, 737  
 linneana de los cordados, 734-736  
 Clavícula, pez, 328, 329  
 Cleidoico, huevo, 23, 189  
 Cleitro, 328, 329  
 Clímax de la metamorfosis, 612, 613  
 Clitoris, 565  
 Cloaca, 497, 518, 538, 572-576  
 anfibios, 575, 578  
 aves, 575, 578  
 equilibrios salino e hídrico y papel de la, 555  
 peces, 576  
 reptiles, 575, 578  
 tetrápodos, 577  
 Coágulo, 446  
 Coana, 99, 256, 498, 668, 672  
 Cocodrilos. (Véase también Aligatores)  
 aparato vestibular, 690  
 cladograma de las aves y, 28  
 cloaca, 577  
 corazón, 475-481, 482  
 cráneo, 265  
 médula espinal, 643



- olfato, 672  
sistema venoso, 466  
ventilación, 427, 430
- Cojinete digital (almohadilla), 226
- Cola  
dificerca, 300, 304  
heterocerca, 1, 2, 300, 304  
hipocerca, 300  
homocerca, 1, 2, 300, 304  
peces, 1, 2, 300, 304  
postanal, 52
- Colágeno  
en dermis, 211, 214  
en estrato compacto, 210  
en matriz ósea, 147  
pliegues y al bias, 211, 212
- Colecistoquinina (CCK), 604  
evolución de los tejidos  
sensibles a la, 615-616
- Colecistoquinina-pancreozimina (CCK-PZ), 604
- Colículo  
inferior, 648  
superior, tectum del mesencéfalo, 648, 680
- Collar  
cordón nervios en enteropneustos, 57  
enteropneustos, 55  
ganglio, 58
- Colmillo(s), 507-508
- Coloide, 586
- Colon, 516
- Color(es)  
de las fibras musculares, 371  
del regimiento, 228-230  
color de la piel humana, 230e  
cromatóforos y, 222, 228-230, 231. (Véase también Cromatóforos)  
iridiscuentes, 228
- Columna vertebral, 81-82, 289
- Columnilla, 241
- Comisuras, prosencéfalo, 653
- Compartimientos parabranchiales, 419
- Competencia, evolución y, 4
- Complejo  
del romboideo, 391  
muscular glúteo, 391
- Compromiso funcional, 713
- Compuestos vegetales secundarios, 535
- Condición  
pleurodonta, 505  
primitiva, 23
- Cóndilo  
mandibular, 246  
occipital, 246
- Condriactos (peces cartilaginosos), 81, 93-95  
elasmobranchios, 94, 95  
holocéfalos (quimeras), 94, 95  
regimiento, 214
- Condrocitos, 178
- Condrocáneo, 235, 236, 237, 243, 285  
contribuciones endocondrales al, 237e
- crestas neurales contribuciones al, 238
- embriología, 235, 237
- Condrositos, 98, 254
- Conducto  
aéreo y alimentario, 513  
arquidérfico, 559, 566, 569  
carotídeos, 457  
de Müller, 558, 559  
de Wolf, 558, 559  
deferentes, 556  
genitales, 560-562  
peces, 560-568  
tetrapodos, 562-571  
mesonérfico, 543  
metanérficos, 559  
nasales, quimiorreceptores de los, 667-669  
nasofaríngeo, 668  
nasolacrimal, 256  
nasopalatino, 669, 673  
neumático, 409  
ováricos, 562-563  
pancreáticos, 528  
pronérfico, 559  
testicular, 566  
urinarios accesorios, 566, 568
- Cono(s)  
arterioso, 467  
papilar, 675  
cúspides, 509  
de la retina, 674, 675, 679
- Conodontos, 87-89, 499
- Conservación del calor, 153, 488
- Conservadores de agua, 549
- Constrictor colli, músculos, 398
- Contracción  
lenta, músculo, 372, 373t  
muscular, 370  
en reposo y en activo, 370  
excitación todo o nada, 376  
mecanismos moleculares de la contracción, 370  
panorámica de los mecanismos y, 381  
ruido y electricidad producidos por, 365-366  
rápida, músculo, 372, 373t
- Control hormonal, fundamentos, 613  
ambiente y, 614-615  
relación funcional y estructural, 613  
respuestas de los tejidos diana, 614
- Convergencia de instrucciones en el sistema nervioso central, 639
- Copa óptica, 674
- Coprodeo, 522, 572
- Coprofagia, 528-529
- Cópula (coito), 569
- Coracobrachialis, músculo, 391
- Coracoides, hueso, 332-333  
anterior, 332  
posterior, 332
- Corazón(es), 467-481  
accesorios, 469  
anfíbios, 472-474  
ascidias, 60, 62
- aves, 452, 453, 481, 483  
branquial, 469  
cardinales, 470  
caudales, 470  
de los quelonios, 621  
estructura básica en vertebrados, 467-469 y llenado por aspiración, 468  
flujo sanguíneo por, 484-85  
formación embrionaria, 450, 452, 453  
linfáticos, 490  
mamíferos, 481, 483  
peces, 469-472  
porta, 470  
reptiles, 474-481, 482
- Cordados (Chordata), 47-79  
características, 49-53, 80  
clasificaciones linneana y cladista, 734-737  
filogenia, 47-49  
orígenes, 71-75, 76-77e, 707  
posible origen a partir de los equinodermos, 72-75  
protocordados, 53-71  
protostomos y deuterostomos, 47, 48t  
visión general, 75-78
- Cordomesodermo, 166-168
- Cordón(es)  
glándula endocrina, 177  
nervioso dorsal hueco, 52  
neurulado, 52
- Corion, 187
- Córnea, 673, 675
- Cornete(s), 268, 488  
turbinal, 668
- Coroides, 673
- Corona, dientes, 500  
radiada, 500
- Coronoides, huesos, 243
- Corpus  
albicans (cuerpo blanco), 606  
callosum (cuerpo caloso), 653  
del cerebelo, 647  
lutem (cuerpo lúteo o amarillo), 602, 606, 607  
spongiosum (cuerpo esponjoso), 572
- Corpúsculo  
de Meissner, 665, 666  
de Pacini, 665  
de Ruffini, 665  
renal, 540
- Corteza  
cerebral, 651, 653  
del óvulo, 159  
del pelo, 222  
glándula adrenal, 593  
ovario, 556  
renal, 539
- Corticotropina, 602
- Cortina branquial, 408
- Cosmina, 99
- Costa, O. G., 69e
- Costal (diafragma), 428
- Costilla, 292, 293, 294  
bicéfala, 292  
dorsal, 292-293  
esternal, 293  
falsa, 293
- ventral, 292-293  
verdadera, 293  
vertebral costal, 293
- Cotilosaurios (Cotylosauria), 108
- Coto, especializaciones natación, 392, 393
- Courtenay-Latimer, M., 44e
- Craneados, 92e
- Cráneo, 82e, 92e, 234-288  
acinético, 246  
mamíferos, 274, 277, 278, 282-283  
amniotas, 1-6, 107, 108, 259-261  
anápsidos, 107  
aves, 256-257, 269, 270  
cinesis, 246-247, 248e  
compuesto de tres partes, 235, 236, 285, 286  
condrocáneo, 235-237, 285  
contribución de las células de las crestas neurales a, 238, 280-281, 284  
de agnatos, 247-248, 249, 250  
de cefalaspídomorfos (Cephalaspídomorpha), 247, 249  
de los gnatostomados, 249-275  
diápsido, 107  
dicinético, 260  
emergencia en, 281-282, 283  
esplancocráneo, 238-241, 285, 286  
euriápsidos, 107  
evolución de la cabeza y, 244-245e  
fenestración, 106-108  
filogenia del, 247-275  
función y diseño, panorámica del, 275-280  
humano, 133  
desarrollo embrionario del, 273  
fetal, 238  
mallas de transformación en la ontogenia, 133  
introducción a, 235  
mamíferos, 267-275  
monocinético, 260  
morfología del resumen, 243-246  
peces, 249-256  
reptiles, 260-265, 266  
sinápsido, 107  
teorías sobre el origen y desarrollo del, 13, 144-145e  
tetrapodos, primitivos, 256-257, 258, 259
- Crecimiento  
apositional, 181  
aritmético, 134  
geométrico, 134, 135  
gráfica alométrica, 132  
hormonas tiroideas y, 589
- Cresta, 687, 689  
ectodérmica apical (AER), 202  
genital, 556, 558  
hipobranquial, 56  
muscular, 474-475  
nefrítica, 540  
neural, 268  
ventricular dorsal (CVD), 655
- Cretinismo, 589



- Criptorquidia, 568  
Cristales de hidroxiapatito en el hueso, 147, 152, 183e  
Cristalino, ojo, 674, 675  
  forma, 676-677, 678  
Cromatóforos, 210, 219, 222, 223  
  cambios en el color de la piel y, 222, 228-230, 231  
  efectos de la luz y el sistema endocrino en, 230, 231  
  en la piel humana, 230e  
  grupos de, 229-230  
  melanina secretada por, 222  
Cromóforos, 600  
Cromosomas, número  
  diploide, 161  
  haploide, 159  
Crosotergios, 99  
  esqueleto apendicular, 331  
Crural (diafragma), 428  
Cuadrado, hueso, 246,  
Cuadradoyugal, hueso, 242, 243t  
Cuadriceps, 391  
Cuadrúpedos, 84  
Cubiertas de las branquias, 409  
Cuerdas bucales, efectos de la castración masculina sobre, 610-611e  
Cuerna palmeada, 226  
Cuernos, 193, 226-27  
  aparato hioideo, 246, 509  
  ventrales, sustancia gris de la médula espinal, 639, 643  
  cambios en la forma, en la oveja asiática, 135  
  dorsales, materia gris de la médula espinal, 610-611e  
  estructura, 227  
  otros tipos de, 229  
  ventrales, sustancia gris de la médula espinal, 639, 643  
  verdaderos, de la cabra montesa, 226-228  
Cuerpo(s)  
  carotídeos, 457  
  cavernosos, 571, 574  
  ciliar, 674, 675  
  de Brockmann, 595  
  del aparato hioideo, 246  
  fusiformes, 89-90  
  hiperosmótico, 549  
  isomótico, 550  
  mamilares, 651  
  neuronal, 619  
  polar, 560  
  ultimobranquiales, 589, 589  
  vértebra, 290  
  vítreo, 647, 675  
Cúpula, 685  
Curvas de tensión-longitud  
  fibra muscular, 371  
  músculo, 374, 375-376  
Cúspides, dientes, 500  
Cutícula  
  mucosa, 213  
  pelo, 222  
Cuvier, Georges, 10, 11, 13, 281  
Dale, Henry, 40e  
Daños en el sistema nervioso, 650e  
Darwin, Charles, 3, 4, 117  
  concepto de selección natural como mecanismo para la evolución, 4, 7-8  
  críticas a, 9  
Datación radiométrica de los fósiles, 35, 38  
De Beer, Garvin, 717  
Dedo, 333-336, 338, 339, 340  
  locomoción y orientación de los, 345  
  pulgar del panda gigante, 206e  
  reducción de, en animales corredores, 349  
  transición de los radios de las aletas a, 337, 340  
Deglución, 511. (Véase también Tragado)  
Delaminación, 164  
Delfines, 14  
  acumuladores de calor, 488  
Dendritas, 619, 664  
Dendrograma, 20  
  aves, 22, 23  
  evolución de, 22  
  forma de, 20, 21  
  patrones filogenéticos revelados por, 22-23, 24-25  
  principios de E. Haeckel, 20  
Densidad, 137, 143  
Dentario, hueso, 241, 243  
Dentición. (Véase Diente)  
  acrodonta, 505  
  braquidonta, 507  
  bunodonta, 507  
  de leche (dentición decidua), 224, 275, 500, 501  
  heterodonta, 500, 505  
  hipsodonta, 507, 508  
  homodonta, 500  
  labirintodonta, 101, 254  
  lofodonta, 507  
  pedicelada, 105  
  permanente, 500, 501  
  polifidonta y polifidonta, 224, 275, 500  
  selenodonta, 507  
  tecodonta, 505  
Dentina, 88, 214, 500  
Depredación. (Véase también Captura de presas)  
  movimiento en tierra para escapar, 341  
Depresores, 383  
  Depressor labii mandibularis, músculo, 399, 403  
  Depressor mandibulae, 398  
  "Derivado", análisis evolutivo de la morfología y, 714, 715  
Dermatocráneo, 235, 236, 242, 285  
  líneas evolutivas del, en los amniotas, 261  
  partes del, 242-243  
  principales huesos dérmicos, 243t  
Dermatomo, 166, 210, 384, 622-623  
  efectos de los herpes, 625e  
Dermis, 209, 210  
  ave, 218  
  características generales de, 210-211  
  interacción entre la epidermis y, 231, 232  
  mamífero, 222  
Dermomiotomo, 210  
Dermoptera (lemures voladores), 121  
Derrape, 322  
Desarrollo embrionario, 159-171.  
  (Véase también Ontogenia)  
  condrocráneo, 235, 237, 238  
  corazón, 450, 452  
  cráneo mamaliano, 273  
  del celoma y compartimentos, 191-193  
  directo, 194  
  E. Haeckel comparación de, a través de los grupos de vertebrados, 198, 198  
  encéfalo, 643  
  esplacnocráneo 238-241  
  esqueleto axial, 296-298  
  extremidades de los tetrápodos, 324-325, 326  
  fecundación y, 159-161  
  gastrulación y neurulación, 164-171  
  glándulas adrenales en mamíferos, 592  
  hígado, 527  
  hipófisis (pituitaria), 598  
  lamprea, 168  
  maduración y, 194-196  
  membranas extraembrionarias y, 186-189  
  músculos, 384-387  
  nefrona (túbulos nefríticos), 540, 541  
  nervios, craneales, 628  
   espinales, 622, 623  
  oído medio, 688, 691  
  ojo, 674, 676  
  ontogenia, filogenia y, 197-205  
  organogénesis y, 171-185  
  panorámica del primitivo, 189-190  
  protóstomos versus deuteróstomos, 48t, 49, 50  
  retardado, 581-582  
  riñón, 540, 541, 542  
  segmentación del huevo y, 48-49, 161-64  
  sistema, cardiovascular, 450-451  
  digestivo, 497, 498  
  nervioso central, 639, 640, 641-42  
  olfativo, 667, 670  
  reproductor, 556-560  
  tegumento, 210  
  telencéfalo, 655  
  tiroides en mamíferos, 587  
  tubo digestivo en mamíferos, 514, 515  
  venas en mamíferos, 464  
  vértebras, 296-298  
Deshidratación, equilibrio hídrico y, 548e  
Deuteróstomos, 47, 48t, 49  
  desarrollo embrionario, 50  
  relaciones filogenéticas de los protocordados, 53  
Diabetes  
  insipidus, 600  
  mellitus, 595  
Diadectomorfo, 107  
Diáfisis, 179  
Diafragma, 191, 428, 429  
  posthepático, 191  
  prehepático, 191  
Diagrama de cuerpos libres, 138, 139  
Diapausa embrionaria, 582, 612  
Diapófisis, 292, 294  
Diatrypa, 184  
Diencéfalo, 597, 598, 643, 650  
Diente, 499-509. (Véase también Dentición)  
  altura de la corona y superficies oclusales, 507  
  anatomía, 500-501  
  aves con, 117e  
  bicúspide, 505  
  crecimiento especializado, en mamíferos, 504  
  de leche, 224, 275, 500, 501  
  de sable, mamíferos, 512e  
  desarrollo, 501, 504, 505  
  determinación de la edad en mamíferos, 513e  
  dos grupos de (difiodontia), 275  
  en tetrápodos primitivos, 256-257  
  especializaciones, 506  
  en mamíferos, 507, 508, 509  
  en vertebrados inferiores, 505, 506, 507  
  fijación, 505  
  labirintodontos, 101, 254  
  masticación y tipos de, 275, 530  
  molariformes, 507  
  patrón de los molares en los mamíferos placentarios, 509  
  pedunculados (pedicelados), 105  
  sectoriales, 508  
  serpiente, 506  
  sustitución continua de (polifidontia), 224, 275  
Diferenciación, definida, 206  
Difiodontia, 275, 500  
Difusión  
  e intercambio, 152-154  
  pasiva, 406, 407  
Digesta (quimo), 496  
Digestivo anterior, 497  
Dígito (s) (Véase Dedo)  
Dilatadores (músculos), 383  
Dinámica, 139  
  de fluidos, 142-143  
Dinesen, Isak, 553  
Dinosaurio, 111-112  
  caderas, 112  
  controversia sobre ectotermia versus endotermia en, 114e, 120e



- distribución del peso en, 141, 142
- filogenia, 113
- fósil, 31
- huevos fosilizados de, 30, 31
- locomoción y recuperación, 347
- pico de pato
- paso del aire, 275, 278
- presión del agua y tamaño de, 145
- tamaño, 113
- Dióxido de carbono, equilibrio de pH y, 438
- Diplodocus*, distribución del peso en, 142
- Dipnoi, 100-102
- Dipnoos, 99. (Véase también *Pez [Peces]* pulmonados)
- Disco(s)
- embrionario, 162
- intercalados, 368
- intervertebrales (cuerpo), 81, 292
- Diseción como herramienta para el análisis de la morfología, 39
- Diseño
- biológico, 3, 125-157
- biofísica, 152-156
- biomecánica, 134-152
- fallos biológicos, 146-147
- forma y función (Véase *Forma y función*)
- resumen, 156
- relación tamaño/forma 125-128
- tamaño y, 74, 128-131, 134
- corporal, 706-707, 708. (Véase también *Morfología, vertebrados*)
- ambiente y, 13 (Véase también *Ambiente*)
- análisis
- ecológico, 714
- estructural, 709-710
- evolutivo, 714-719
- funcional, 710-714
- biomecánica y biofísica, 134-156
- conceptos de tamaño y forma aplicados al, 125-128
- convergencia y diseño convergente, 114, 714
- cordados, 52-53
- y equinodermos, 73
- forma fusiforme como, 89
- fuerzas físicas, biomecánica y, 134-156
- herramientas para el análisis del, 39-45
- límites físicos del, 13
- segmentación, 16-17
- semejanzas de, 14
- simetría, 14-16
- sistema cardiovascular, 481-489
- tamaño y, 74, 125-131, 134
- Dispersión
- de Tyndall, 228
- diferencial de la luz, 228
- Distancia de acortamiento del músculo, 378
- Divergencia de la información en el sistema nervioso central, 639
- Divertículo
- del uréter, 543
- hepático, 191, 526
- pancreático, 527, 595
- ventral, 527
- División, diferenciación muscular por, 402
- Doble articulación mandibular, 285
- Dolor, receptores sensoriales, 664-665
- Dorsal ramus, 387
- Dorsalis trunci, 389
- Dorsobronquios, 431
- Ductus
- arteriosus, conducto arterioso, 456, 485
- venosus, conducto venoso, 485
- Duodeno, 516
- hormonas secretadas por, 586t
- Duramadre, 639, 641-42
- Eastlick, Herbert, 40e
- Ecdisozoos (Ecdysozoa), 47, 49
- Ecomorfología, 43
- Ectodermo, 48, 159, 164
- delineación durante la gastrulación y la neurulación, 175
- organogénesis y, 242
- Ectomesénquima, 165
- huesos del dermatocráneo y, 242
- Ectopterigoides, hueso, 243
- Ectotermia, en dinosaurios, 114e
- Edades geológicas, 35-38, 39
- Edaphosaurus*, 117, 119
- Edema, 490
- Edentata (osos hormigueros), 121
- Efecto de aspiración, 468
- Efectores
- mecánicos, 618
- sistema nervioso, 618
- Einstein, Albert, 138, 553
- Ejercicio
- efecto del, sobre los músculos, 147-148, 375e
- Elasmobranquios (tiburones y rayas), 81, 95. (Véase también *Tiburón*)
- encéfalo, 655
- filogenia del sistema respiratorio, 419-420
- glándulas rectales y regulación de los niveles de sales, 553, 554
- sistema nervioso autónomo, 637
- urogenital, 567
- Electricidad, contracción muscular y producción de, 366
- Electromiograma, 41
- Electroplacas, 699
- Electroreceptores, 698-701, 703
- estructura y filogenia, 698-99
- forma y función, 699-701, 704
- Elefante, 122
- dientes de, 501, 504
- Elemento(s)
- basibranquiales, 238, 239
- ceratobranquial, 238, 239
- epibranquial, 238, 239
- faringobranquiales, 238, 239
- formes (sangre), 446
- hipobranquial, 238, 239
- metapodial (metacarpianos), 333
- Elevadores, músculos, 381
- Eliminación de agua, 550-551
- adaptaciones del riñón, 550
- Emarginaciones, 258
- Embarazo
- secreción de hormonas y, 606, 608, 608, 612
- útero durante, 189, 190
- Embriología. (Véase *Desarrollo embrionario*)
- Embrión. (Véase también *Desarrollo embrionario*)
- comparación del desarrollo en el (ley biogenética), 196-197
- estado primitivo vertebrado, 200
- implantación del, en el útero, 188, 191
- lecitotrófico y matrotrofico, 161
- membranas extraembrionarias, 186-190
- matrotrofico, 161
- nervios espinales en humanos, 624
- ventilación y respiración, 411-413, 414
- Embudo
- ciliado, ascidias, 61, 62
- peritoneal, 540
- Eminencia media, 597, 601
- Emociones, sistema límbico y, 658-659
- Empedocles, 3
- Emulsión de las grasas, 26
- Enanismo hipofisario, 601
- Encéfalo, 643-660
- asociación funcional de las partes del sistema nervioso central y, 658-660
- en diferentes vertebrados, 648-49
- evolución de, en los vertebrados, 647
- filogenia, 643-644, 647
- forma y función, 644-658
- glándulas endocrinas y papel del, 614
- integración de la información visual, 680, 681, 682
- Northcutt G., y análisis estructural del, 710
- peces, 647, 648, 651, 652
- personalidad humana y anatomía de, 657c
- regiones en los vertebrados, 646
- secciones sagitales en los vertebrados, 652
- sistema límbico y, 658, 659t
- susceptibilidad al calor, 488, 489
- vistas ventrales en los vertebrados, 651
- Encía, 500
- Endocardio, 450
- Endocitosis, 174
- Endodermo, 48, 159, 164-165
- delimitación del, durante la gastrulación y la neurulación, 175
- organogénesis y, 171-172, 175
- Endoesqueleto, 49, 234, 235
- Endolinfa, 686
- Endomesodermo, 166
- Endomisio, 369
- Endoplastrón, 332
- Endostilo, 52
- ascidias, 60
- Endotelio, 175
- Endotermia, en dinosaurios, 114e
- Enfermedad(es)
- de Graves, 589
- de Parkinson, 658
- infecciosas, efectos de las, sobre el hueso, 148
- por descompresión, 440
- Enfriamiento (refrigeración) en mamíferos, 488, 489
- Enterocelia, 165
- Enteroceloma, 48
- Enterocrina, 604
- Enterogastro, 604
- Enteropneustos, 54-57
- características externas y regiones del cuerpo, 55
- generalizados, 54
- proboscide, collar y tronco, 55
- sistema nervioso, 53
- Envuelta del huevo, 159-161
- como membranas extraembrionarias, 186-189
- primaria, 159
- secundaria, 160
- Eogyrinus*, esqueleto apendicular, 330, 333
- Eosuchia, 111
- Epiblasto, 162
- Epibolia, 162, 167
- Epidermis, 209, 210
- caracteres generales, 212-213
- derivados, 211
- especializaciones de la, 225-226
- interacción entre dermis y, 231, 232
- mamíferos, 221, 222
- Epidídimo, 556, 571
- Epifisis (complejo pineal), 179-180, 603, 681-682, 683
- estructura, 681, 682
- filogenia, 681-682, 683
- forma y función, 682-683
- Epigenética, 201-205
- filogenia y, 202-205
- inducción y, 201-202
- Epiglotis, 512
- Epihioideo, músculo, 398
- Epímero, 166, 210
- Epimiocardio, 450
- Epimisio, 369
- Epinefrina, 591, 635
- Epiterigoides (alisfenoides), hueso, 246
- Epítalamo, 681



- Epitelio, 174-177  
 clasificación del, 176  
 columnar, 174  
 cubierta y limitante, 174  
 cuboidal, 174  
 de transición, 176  
 escamoso, 174  
 estratificado, 174  
 glandular, 176-177, 515  
 no glandular, 515  
 olfativo, 667, 669  
 pseudoestratificado, 176  
 simple, 174  
 vestibular, 687
- Epóforo, 556, 571
- Equilibrio, 647, 653  
 adaptaciones del riñón, 550  
 conservación, 551-552  
 eliminación, 550-551  
 en los ambientes terrestre y acuático, 549  
 hídrico, 549-553  
 de impedancias, 692  
 osmoconformistas, 552-553  
 puntuado, 22  
 salino, regulación del, 553-555  
 tolerancia a las fluctuaciones, 553
- Equinodermos, origen de los cordados y, 72-75, 76-77e
- Eritróforos, 230
- Erupción, de los dientes, 501
- Eryops, esqueleto apendicular, 331
- Esbozo del cristalino, 674
- Escala, 128  
 de la naturaleza (*scala naturae*), 6-7
- Escama(s)  
 cicloidea, 215  
 cosmoideas, 99, 215  
 ctenoidea, 215  
 dérmica, 213-214, 229  
 epidérmica, 213, 217, 227, 229  
 derivados dérmicos, 227, 229  
 reptil, 217  
 estado intermedio entre plumas y, 220  
 ganoidea, 98, 215  
 placoidea, 214  
 teleósteos, 215  
 tipos de, en peces óseos, 215
- Escamado, 111  
 cinesis craneal, 261
- Escamoso, 111  
 corazón, 474-475, 476, 477  
 hueso, 241-242, 243t
- Escápula, 332
- Escapulocoracoides, 328, 336
- Esciuromorfos, 122
- Esclerótica, 673, 674
- Esclerotomo, 166, 210, 384  
 desarrollo de las vértebras, 296, 297  
 inducción y, 202-203  
 primario y secundario, 297, 299
- Escroto, 566
- Escualeno, 423
- Escudo  
 cefálico, 89  
 craneal, 249  
 embrionario, 166, 169
- Esfenoides, huesos, 243
- Esfínter  
 músculos, 383  
 precapilar, 448, 449
- Esmalte, 214-215, 500  
 dientes, 500-501
- Esófago, 497, 515
- Espacio  
 muerto (volumen residual), 409  
 perivitelino, 160  
 subgerminal, 162
- Especies  
 aves, 115  
 extintas  
 mamíferos, 121  
 protándricas, 142-143
- Espectro electromagnético, 671
- Esperma, 159, 538  
 almacenamiento. Véase Espermateca, 569, 582  
 fertilidad y, 578  
 producción de, 556
- Espermateca (receptáculo seminal), 569  
 almacenamiento de esperma, 582
- Espermátida, 565
- Espermatocito, 565
- Espermatocito, 565  
 primario, 565  
 secundario, 565
- Espermatóforo, 105, 569, 573
- Espermatogénesis, 565, 566, 567, 579
- Espermatogonia, 565
- Espermatozoide, 565
- Espermioquiste, 565
- Espículas óseas, 180
- Espina(s)  
 acantodios, 96  
 hemales, 81-82  
 neural, 81, 82  
 altura de la, 314-315, 316  
 dirección de la, 313-314, 316
- Espiráculo, 95, 251, 419, 455
- Esplancocráneo (cráneo visceral), 235, 236, 238-241, 243  
 embriología, 238-239  
 origen de las mandíbulas, 239, 240, 241t  
 tipos de fijación mandibular, 240-241
- Esplancopleura, 165, 166
- Esplénicas, huesos, 243
- Esqueleto  
 apendicular, 320-364  
 aletas pares, origen de, 322-325  
 componentes básicos, 321-322  
 evolución de, 336-341  
 filogenia  
 en peces, 325-330  
 en tetrápodos, 330-336  
 forma y función en, y locomoción, 342-362  
 introducción, 320  
 resumen, 362-363  
 axial, 289-319  
 componentes básicos, 290-295
- del gnatostomado primitivo generalizado, 290  
 desarrollo embrionario, 296-298  
 filogenia  
 en peces, 298-303  
 en tetrápodos, 303-310  
 forma y función, 311-318  
 introducción, 289-290  
 resumen, 318-319  
 caudal y aletas en peces, 300-302, 304  
 craneal, 235. (Véase también Cráneo)  
 hidrostático, 17  
 postcraneal, 235. Véase también Esqueleto, apendicular; Esqueleto, axial)  
 visceral, 386
- Esquizocelia, 166
- Esquizoceloma, 48
- Estado  
 de reposo, músculo, 370  
 paleostílico, 240-241
- Estandarte, pluma, 219  
 función en el vuelo, 221
- Estapedio, músculo, 398
- Estática, 139
- Estegosaurio, 112
- Estenohalino, 553  
 peces que viven en agua dulce y salada, 551e
- Esteriocilios, 174, 684, 685
- Esterilidad, 578
- Eternal (diafragma), 428
- Esternebras, 294
- Esternón, 294, 295
- Esteroides, 590
- Estiloides, apófisis, 246
- Estilopodio, 322
- Estirpe antracosaurio, 307, 308
- Estivación, 100e
- Estolones, 61
- Estómago, 497, 515-516  
 anatomía, 516  
 de ciertos vertebrados, 521  
 fermentación del alimento en, 532, 533  
 rumiantes, 523, 524  
 secreciones gástrica, 515-516  
 variaciones en los vertebrados inferiores, 519
- Estomocorda, 56
- Estomodeo, 497, 597
- Estratigrafía, 35, 36
- Estrato, 35  
 basal (estrato germinativo), 210  
 compacto, 210  
 córneo, 212, 216  
 tegumento de mamíferos, 221, 222  
 espinoso, 221, 222  
 externo, 225  
 granuloso, 221, 222  
 intermedio, 225  
 interno, 225  
 lúcido, 221, 222  
 medio, 225
- Estreptostilia, 260
- Estrés mecánico, respuesta de los tejidos, 148-152  
 atrofia e hipertrofia, 147-148, 149
- efectos sobre el hueso, 148-52  
 trayectorias, 150, 151
- Estríbo, 241, 268, 270-274, 275, 688
- Estrigiformes, agudeza auditiva en, 699
- Estrógenos, 591, 606, 608
- Estructura  
 análisis de la, 709-710  
 función y. (Véase Forma y función; Morfología funcional)  
 incipiente, 19
- Esturión, 98-99  
 aparato vestibular, 690  
 conductos urogenitales, 568  
 embrión, 200  
 oviductos, 561  
 región cloacal y anal, 576  
 tracto digestivo, 520  
 ventilación de las branquias, 422e
- Etmoturbinado, 270
- Euagnatos, filogenia de los, 90
- Euriápsidos, 110  
 cráneo, 107
- Eurroptiles, 106, 110
- Eusthenopteron, fósil, 101, 102  
 cráneo compuesto de, 236  
 esqueleto, apendicular, 331  
 axial, 305
- Euterios, 120. (Véase también Mamíferos placentarios, 170)
- Evolución  
 agnatos, 91-92  
 arcos aórticos, 460, 461, 462  
 aves voladoras, 19  
 de las aletas pares, 322  
 de los huesos del oído medio en mamíferos, 276  
 de los músculos  
 supracoracoides, 400  
 del hueso, 183e  
 del paladar secundario, 278  
 en mosaico, 717  
 caballos, 717, 718  
 falacia del eslabón perdido, 717, 719  
 homínidos, 717, 719  
 serpientes venenosas, 717, 718  
 encéfalo, 656  
 equilibrio puntuado, 23  
 esqueleto apendicular, 336-341  
 estudios y teoría de C. Darwin sobre la, 3, 4, 8-9  
 etapas, en vertebrados, 22  
 genes Hox y, 203, 281, 284  
 mandíbulas y boca en los gnatostomados, 92-95  
 mecanismos de ventilación, 440-441, 442  
 músculos faciales, 405  
 oído, 696-698  
 órganos respiratorios, 437-442  
 pelo, 223  
 plumas, 219-221, 707, 709  
 por cuantos, 23, 25  
 pulmones y vejigas gaseosas, 411  
 riñones, 555-556



- selección natural como mecanismo de la, 4, 7-9
- serpientes, 686-687e
- sistema, digestivo, 528-535  
endocrino, 614-615  
nervioso periférico, 630-631  
reproductor, 578-581
- teoría de J. B. de Lamarck, 5-6  
vejiga urinaria, 581
- Evolution of Man* (Haeckel), 20
- Excavar, 360-362
- Excreción, 546-548  
mecanismos de eliminación de los residuos nitrogenados, 547
- Exhalación e inhalación, 409
- Exoccipitales, huesos, 243
- Exocitosis, 174
- Exoesqueleto, 234, 235
- Extensores, músculos, 381
- Exterorreceptores, 638, 664
- Extracolumela, 270, 688
- Extraescapulares, huesos, 253
- Extrapolación, morfología funcional y, 2
- Extremidad(es), 321-322  
anteriores, 321  
diversidad de tipo y unidad de modelo en la evolución y el diseño de, 715, 716  
manos de, 333-336  
modificaciones en, para el vuelo, 352  
musculatura apendicular de tetrápodos, 390  
musculatura de, 394t  
organización básica, 338  
R. Owen, sobre las homólogas de, 11  
velocidad versus resistencia en el diseño de, 380  
fuerza, velocidad y diseño de, 140, 141\*  
posteriores, 321  
cintura pelviana, y musculatura apendicular de, 391-396  
desarrollo, 204  
musculatura axial y apendicular de, 394t  
organización básica, 338  
pies de, 333-336  
tamaño corporal y diseño de, 131
- Eyaculación, 565
- Falacia del eslabón perdido, 171, 719
- Falanges, 333
- Fallo biológico, diseño y, 146-147
- Farinelli, Carlo Broschi, 611e
- Faringe, 51-52, 497, 510-13  
cefalocordados (anfioxo), 69  
hemicordados, 56
- Fascia, 370  
superficial, 209
- Fascículo  
músculo, 369  
piloso, 684, 685
- Fasciculus  
cuneatus, 642  
gracilis, 642
- Fase  
de balanceo en el paso a zancadas, 380  
de exhalación, en la respiración aérea de los peces, 415, 416  
de inhalación, en la respiración aérea de los peces, 415, 416  
de reposo del paso a zancadas, 380  
de suspensión (en el paso), 349
- Fatiga crónica en músculos, 375e
- Favéolos, 423, 427, 429, 432
- Fecundación 159-161, 606  
anfibios, 569-570, 573  
cópula y, 569  
externa, 579-581  
interna, 579-581  
peces, 569, 571, 572  
retardada, 581
- Fenestra, 106-108, 242, 243t  
antorbitaria, 112  
temporal, 107
- Fermentación, 530  
gástrica, 530-533  
tamaño corporal y, 535
- Fermentadores  
cecales, 534  
gástricos, 524, 532, 533  
intestinales, 524, 533, 534
- Feromonas, 667
- Ferret, 578
- Feto humano cráneo, 238  
circulación, 485-487  
nervios espinales, 624  
placenta, útero y, 190-192
- Fibra(s)  
de contracción rápida (fásicas), músculo, 372  
de Purkinje, 468  
intrafusales de la cadena nuclear, 665, 666  
muscular(es), 367, 369, 371-373. (Véase también Célula muscular; Músculo)  
curvas de longitud de tensión, 371, 374  
orientación, 377, 378  
perfiles histoquímicos, 372  
propiedades de, 371-373  
tipos y propiedades fisiológicas de, 373t  
nerviosas, 619, 664  
miélicas y amielínicas, 619, 620  
tónicas, músculo, 371-372
- Fibroblasto, 177
- Fibrocárlago, 178
- Fijaciones,  
dientes, 505  
mandíbula, 240-241  
músculo, 369
- Fijadores, músculos como, 381
- Filamentos  
branquiales (lamelas primarias), 417  
deslizantes de las proteínas del músculo, y contracción muscular, 370, 377, 381  
finos, músculo esquelético, 367  
gruesos, músculo esquelético, 367
- Filogenia, 20-27  
abundancia, 24, 48  
actinoptergios, 97  
agnatos, 85  
amniotas, 107  
aves, 23  
cordados, 47-49  
cráneo, 247-75  
de los peces, 101  
dendrogramas como representaciones de, 20, 21, 22, 23  
dinosaurios, 113  
encéfalo, 643-644, 647  
epífisis, 681-682, 683  
epigenética y, 202-205  
esplancocráneo, 286  
esqueleto  
apendicular, 325-326  
axial, 298-310  
euagnatos, 90  
fotorrecepción, 674-675, 677  
glándula adrenal, 591-595  
gnatostomados, 90, 92  
grados y clados, 22-27  
hipófisis, 597-600  
islotos pancreáticos, 595  
mallas de transformación, 134  
nervios craneales, 632  
ojo, 674-75, 677  
origen de los cordados, pedomorfosis y, 75, 78  
patrones de, 22-23, 24, 25  
principio de E. Haeckel, 20  
procordados, 53  
relaciones de los hemicordados, 58  
riñón, 544-546  
sistema cardiovascular, 451-467  
olfativo, 667-668, 671, 672  
respiratorio, 417-432  
tegumento, 213-224  
tendencias alométricas, 133  
tetrápodos, 103  
tiroides, 585-589
- Filtración renal, 550
- Filtrado glomerular, 550
- Filtro, larváceos, 62
- Fimbrias, 559
- Fisuras craneales laterales, 249
- Flexores, músculos, 381  
hallucis longus, músculo, 393
- Flóculos, cerebelo, 647
- Flotabilidad, 144
- Fluidos  
dinámica, 142-143  
estática, 144, 145
- Flujo  
alimenticio  
bidireccional, 257  
unidireccional, 257
- cráneo-sacro, 635  
de agua, 549  
toracicolubar, 634
- Foca de Weddell, cráneo y mandíbulas de, 275, 279
- Folicular, glándula, 177
- Folículo(s)  
atrésicos, 606  
de las plumas, 218, 220  
del pelo, 222, 664  
glándula tiroides, 586  
ovárico, 560  
óvulo y células foliculares, 556  
maduración, 606, 607, 608
- Folidotos (pangolines), 121
- Fonemas, 504
- Foramen  
apical, de los dientes, 500  
de Panizzi, 481  
mágnum, 243  
oval, 485  
parietal, 242, 243t  
pineal, 603
- Fórceps, 93, 325, 569
- Forma, del cuerpo, 131-133  
alometría, 131-132  
en ambientes fluidos, 143  
mallas de transformación, 132, 133, 134  
y función, 2  
análisis del diseño de los vertebrados, 3  
diseño del cráneo y, 275-280  
electrorreceptores, 699-701, 704  
epífisis, 682-683  
esqueleto  
apendicular, 342-362  
axial y columna vertebral, 311-318  
mecánica de fluidos, 710, 711  
modelo de, aplicado al ataque en las serpientes, 41, 42, 43, 711  
papel biológico, 43-45  
sistema cardiovascular, 481-489  
linfático, 491-492  
olfativo, 669, 672  
respiratorio, 432-437
- Formación reticular, 659, 660
- Fórmula dental, 507
- Fórnix, 658, 416
- Fosa glenoidea, 246, 322
- Foseta(s)  
cefalocordados, 65-67  
faciales, 684  
gástricas, 515  
labiales, 684  
surco, de Hatschek, 597
- Fósil  
aves (Véase *Archaeopteryx*)  
cronología, en el sudoeste de América, 37  
datación, 35  
descripción, 710  
dinosaurios, 30, 31, 32  
fosilización, 27-30  
indicadores, 35, 37  
primeros vertebrados, 86-92



- recuperación y restauración, 30-33  
transformación de los animales a, 33-35  
vivientes, 44e
- Fosilización, 27-30  
proceso de, desde el animal al fósil, 33-35
- Fotorrecepción, 675-681  
acomodación de la vista, 674, 676-677, 678  
embriología y filogenia, 674-675  
escotópica, 678  
fotópica, 678  
función del ojo, 673-674, 675  
integración de la información visual, 680, 681, 682  
percepción de la profundidad, 679-680
- Fotorreceptores, 673-683. (Véase también Fotorrecepción)  
epífisis, 681-683  
filogenia, 674-675  
forma y función o, 675-681  
ojo, 73-74, 675, 676, 677
- Fóvea, ojo, 674, 675
- Fractura  
carga, 146-147  
fatiga, 146  
propagación, 148  
reparación del hueso, 183-184, 185
- Frenología, 657e
- Fricción, 142
- Frontal, hueso de la bóveda, 242, 243r
- Frontoparietales, huesos, 257
- Fuerza, 137  
compresión, tensión y corte, 145, 146  
cuerpos libres, 138-139  
de compresión, 145, 146  
de extensión, 145  
de tensión, 145, 146  
contracción muscular y, 370  
graduada, músculo, 376  
leyes fundamentales de, 138, 139  
muscular y, componente activo, 373  
torsiones, 139-141
- Función, 18. (Véase también Forma y función; Morfología funcional)
- Fundus, 515
- Fúrcula, 332, 353
- Fusión, músculo, 401
- Globus pallidus (globo pálido), 658
- Gadow, Hans, 296, 575
- Galápagos. (Véase Tortugas y galápagos)
- Galope, 349
- Gametos, 159, 556-558
- Ganglio(s), 619  
basales, 658  
celíacos, 622  
cerebroideo, 60-61, 62  
cervicales, 622  
colaterales, 622  
collar, 58
- mesentéricos, 622  
tipos, 622  
visceral, 60, 622  
ascidias, 60
- Ganoína, 215
- Ganso, encéfalo del, 649
- Garra, 116, 225
- Gaskell, W. H., 71
- Gastralia, 217, 294
- Gastrina, 604
- Gastrocele, 164
- Gastrocnemius, músculo, 393  
externus, 393  
internus, 393  
lateralis, 393  
medialis, 393
- Gástrula, 159
- Gastrulación, 48, 164-172  
capas germinales, 175  
en anfibios, 67-68, 170  
en anfibio, 166, 167  
en mamíferos, 169-171  
en peces, 166-167, 169  
en reptiles y aves, 168-169, 172-173
- Gato  
diseño de la extremidad anterior, 380  
embrión, 200  
esternón, 295  
muscultura  
craneal, hipobranquial y hombros, 390, 395  
pélvica, 396  
sable-dentado, 512b
- Gavial, 112
- Gegenbaur, C. 322
- Gemación, reproducción por, 61, 63
- Gemelos, músculos, 392
- Gen(es)  
estructural, 200  
homeóticos, 199  
Hox, papel en el desarrollo, 200-201, 202, 203  
modo y tempo de la evolución y, 721, 722  
reguladores y estructurales, 201
- Generación  
de calor, músculo y, 365-366  
de fuerza total del músculo, 373-374
- Geniohioides, 381
- Gestación, 161, 581-583
- Gigantismo hipofisario, 601
- Gimnofiones (Apoda), 106
- Glande, del pene, 572
- Glándula(s), 176  
adrenal, 591-595  
desarrollo de, en el embrión de los mamíferos, 592  
en determinados vertebrados, 592-593  
estructura y filogenia, 591-593  
función, 594-595  
hormonas secretadas por, 586r, 592-593  
zonas de, en los mamíferos adultos, 594
- alveolar, 177
- anejas, al digestivo, 524-528  
bucales, 524-526  
bulbouretral (de Cowper), 556  
cardíacas, 515  
céreas, 223  
compuestas, 177  
de Harder, 524  
de la cáscara, 560  
de la leche. (Véase también Glándulas mamarias)  
de la piel, 210, 213  
de la sal, 218  
de moco, 214  
del tegumento  
de anfibios, 216, 217e  
de aves, 218  
de mamíferos, 223-224, 225  
de peces, 214  
de reptiles, 218  
del veneno, 525  
digestivas accesorias, 497  
duodenales (glándulas de Brunner), 518  
endocrinas, 176, 585-605  
ambiente y, 614-615  
cuerpo ultimobranquial y glándula paratiroides, 589-590  
de la piel, 210, 230, 231  
epífisis (glándula pineal), 603  
fundamentos del control hormonal y, 613-614  
glándula adrenal, 591-595  
gónadas, 603  
hipófisis (glándula pituitaria), 597-602  
hormonas secretadas por, 586r  
interacción  
en la metamorfosis de las ranas, 612-613  
en la reproducción de los mamíferos, 605-612  
islotas del páncreas, 527, 595-597  
secundarias, 603-605  
tiroideas, 585-589  
exocrinas, 176  
del tegumento, 210  
femorales, 18  
fúndicas, 515  
gaseosas, 421  
gástricas, 515  
infralabiales, 524  
intestinales, 516  
lacrimales, 524  
mamarias, 120, 224, 225  
meibomianas, 223  
mucosas, 216  
multicelulares, 177  
nasales, 524  
odoríferas, 218, 224  
orales, 524-526  
palatinas, 524  
paratiroides, 106, 590  
hormonas secretadas, 586r  
localización, en anfibios, 590
- parótida, 525, 526  
pilóricas, 515  
pineal (epífisis), 242, 586r, 603, 650-651, 681
- rectal, 521  
regulación de los niveles de sales, 553
- salina(s), 218, 554-555  
nasales, 554
- salivar, 497, 524, 525, 526  
mandibular, 525
- sebáceas, 120, 223  
simples, 177  
sublinguales, 524-525, 526  
subneural, ascidias, 61, 62  
sudorípara, 120, 223-24  
supralabiales, 524  
tubular, 177  
unicelulares, 177, 213  
uropigial, 218  
venenosas, 216, 217e  
zigomática (orbitaria), 526
- Glóbulos  
blancos (leucocitos), 446  
rojos (eritrocitos), 446
- Glomérulo(s), 540  
enteroneustos, 56, 57
- Glomus (glomó), 544
- Glotis, 409, 512
- Glucagón, 527, 596-597
- Glucocorticoides, 590
- Glytodon, 227, 229
- Gnatostomados  
conductivos, 93-95  
filogenia, 90, 92  
origen de los vertebrados, 83  
placodermos, 93  
esqueleto axial primitivo, 290  
filogenia del cráneo, 249-275  
evolución de las mandíbulas y la boca, 502-503e
- Goethe, Johann Wolfgang von, 11, 244e
- Golpe  
de recuperación, vuelo y ala, 352, 354  
de transición, 352, 354  
eficaz, 352, 354
- Gónadas  
formación embrionaria, 556, 558, 559  
indiferenciadas, 556  
secreción de hormonas, 603, 606-612
- Gonadotropina(s), 601  
coriónica, 608  
prueba del embarazo, 612e  
masculinas de los mamíferos, 606
- Gonopodio, 569
- Gould, John, 8
- Gracilis, músculo 393
- Grado, 23, 27
- Gránulos corticales, 159
- Grasas  
emulsión de, 526  
insulina y, 595
- Gravedad  
biomecánica de la vida en la tierra y efectos de, 141-142  
tamaño del cuerpo y, 128, 134
- Grupo, taxón externo 25



- hermanos, 23  
monofiléticos, 25, 27  
parafiléticos, 25, 27  
polifiléticos, 25, 27
- Guepardo, locomoción en el, 350t, 351
- Gusanos  
bellota, 55-57  
locomoción en los segmentados, 18  
segmentados, 16, 17
- Gusto, 666-667
- Gutman, W., teoría sobre el origen de los equinodermos y los cordados, 76-77e, 707
- Haeckel, Ernst, 20-21  
ley biogenética de, 197-199
- Haikouella*, fósil, 86, 289
- Haikouichthyes*, fósil, 88, 289, 323
- Haldane, J. B. S., 125-130
- Hampé, Armand, 204, 205
- Heces, 528-529
- Hematopoyesis, 450
- Hemibranchia, 419
- Hemicordados (Hemichordata), 54-58  
alimentación, 56  
enteropneustos, 54, 55-57  
faringe, 56  
larva tornaria, 54  
metamorfosis de la larva, 57  
pterobranquios, 54, 57, 58  
relaciones filogenéticas, 58
- Hemicyclaspis*, cráneo de, 247, 249
- Hemipenes, 571, 574
- Hemisferios cerebrales, 651  
evolución, 656
- Hemodinámica de la circulación sanguínea, 447-448  
en los varánidos, 478e, 479, 480
- Hemoglobina, 446
- Hemotumescencia, 571
- Hendiduras faríngeas, 51-52, 409  
hemicordados, 56  
W. Gutmann, sobre el origen de, 77, 707
- Hepatocitos, 526
- Herpes (*Herpes zoster*), 625e
- Herramientas para el análisis de la morfología de los vertebrados, 39-45
- Heterocronía, 194-197, 207, 717  
en lamprea, 195
- Heterostracanos, filogenia del cráneo de, 247, 250
- Hidroxiapatito, cristales de, en el hueso, 147, 152, 183e
- Hígado, 497, 526  
desarrollo embrionario, 527  
flujo sanguíneo y biliar, 527
- Hioides, 241
- Hiomandíbula, 239, 239, 688
- Hiperglucemia, 596
- Hipermorfosis, 195
- Hiperopia, 156
- Hiperplasia, 148
- Hipertiroidismo, 589
- Hipertrofia, 148, 149-150  
ósea, 149
- Hipoblasto, 162
- Hipocampo, 654, 659
- Hipodermis, 209, 210
- Hipófisis (glándula pituitaria), 597-603  
características anatómica en vertebrados, 599t  
desarrollo, 598  
divisiones, 698t  
estructura, 597, 599  
filogenia, 597-600, 599  
función, 600-603  
hormonas secretadas por la, 586t, 600-603  
vascularización y circulación, 601
- Hipoglucemia, 596
- Hipómero, 166  
orígenes del músculo en, 384
- Hipotálamo, 651, 654
- Hipotiroidismo, 589
- Hipoxia, 409  
estacional, 439
- Hipurales, 300
- Histogénesis, 174
- Histología del hueso, 181-183
- Histricomorfos, 122
- Holobranquia, 419
- Holocéfalos, 81, 95, 420
- Holonéfrico, concepto, 543
- Holonefros, 543
- Holospondilia, 290-291
- Holosteos, 98
- Hombre  
alometría en el desarrollo, 131  
anatomía del encéfalo y personalidad, 657e  
apéndice vermiforme, 523e  
cambios de la circulación en el nacimiento, 485-487  
castración masculina, 610-611e  
ciclos ovárico y uterino, 608  
circulación linfática, 490  
conductos alimentarios y respiratorios, 513  
de Neanderthal (*Homo sapiens neanderthalensis*), 32  
distribución de los nervios craneales, 630  
encéfalo, 652 (Véase también Encéfalo)  
evolución en mosaico, 717, 719  
fósil, 32  
habla, 504e  
huellas fosilizadas, 30  
nervios espinales, 624  
neurología y daños en el sistema nervioso, 650e
- Hombro, 321. (Véase también Extremidades anteriores)
- Homeostasis  
del calcio, 591, 591  
hipocampo y mantenimiento de la, 651  
insulina y glucosa, 595-597  
riñones y, 546
- Homínidos (Hominidae), 123  
evolución en mosaico, 719
- Homología, 14  
criterio para los músculos, 383, 384  
musculatura  
branquiométrica, 402t  
craneal, 402t  
hipobranquial, 402t  
R. Owen, sobre las extremidades anteriores, 11  
seriada, 14
- Homoplasia, 14
- Hondas peristálticas, 635
- Horizonte temporal, 35
- Hormona(s), 585  
adrenocorticotrópica (ACTH), 594, 602  
antidiurética (ADH), 553, 600, 602  
corticosteroides, 591, 594  
cromafines, 591  
del crecimiento (GH), 601  
efectos sobre el hueso, 148  
epifisis, 586t, 603  
estimulante  
de las células intersticiales (ICSH), 602  
de los melanóforos (MSH), 602  
del tiroides (TSH), 587, 601, 613, 613, 618  
folículo estimulante (FSH), 579, 602  
en hembras, 606, 608  
en machos, 605-606  
glándula  
adrenal, 586t, 591-595  
paratiroides y cuerpo ultimobranquial, 586t, 589-591  
tiroides, 585-89  
gónadas, 586t, 605-612  
hipófisis, 586t, 597-603  
inhibidoras de la liberación, 599  
islotas pancreáticas, 586t, 595-597  
liberadoras, 599  
de corticotropina, (CRH), 612, 613  
de gonadotropina (GnRH), 606, 608  
de tiotropina (TRH), 613  
luteinizante (LH), 602  
en hembras, 606, 608  
en machos, 605-606  
paratiroidea, 589  
permisivas, 585  
producidas por tejidos endocrinos en los mamíferos, 586t  
riñones, 604-605  
tiroideas, 585  
funciones, 587-589  
secreción y movilización, 588  
tracto gastrointestinal, 604, 615, 616
- Hueso(s), 177-179  
acelular, 178  
arquitectura, 181  
articulaciones y, 183-184  
avascular, 178  
celular, 178  
clasificación, 179-80  
compacto, 150, 178  
y esponjoso, 150  
compuesto, 264  
cortical, 178  
cráneo. (Véase Cráneo)  
cuadrado, 246, 688  
reptiles, 18  
de sustitución, 179  
del oído medio (martillo, yunque y estribo), 120, 268, 270-277, 275, 688, 692, 698  
del techo, 242, 243t  
dérmicos, 181, 210, 214-215, 222  
del dermatocráneo, 242, 243t  
desarrollo y crecimiento del, 179-186  
dinosaurios, 114e, 120e  
diseño interno, 150-151  
en el exoesqueleto, 89  
endocondral, 179  
contribuciones de, al condrocráneo, 237t  
desarrollo del, 179-181  
esponjoso, 150, 178-179  
estructura, 147  
evolución del, 183e  
facturas por sobrecarga, 146-147, 148  
haversiano, 179, 180, 181  
histología comparada del, 181-183  
inmaduro, 179  
laminar, 178, 214  
largo  
de las aves, 355  
regiones del, 179  
longitud, 179, 355  
maduro, 179  
medular, 178  
no laminar, 179, 180  
occipitales, 243  
osificación (formación), 178  
pericondral, 181  
periosteal, 181  
reconstrucción y reparación de las fracturas, 152, 181-183, 185  
sensibilidad a los esfuerzos mecánicos, 148-152  
sesamoides, 181  
simpléctico, 241  
sistema de palanca del músculo y el, 140  
sinarcual, 93  
tejido, 179  
tipos de, 180  
trabéculas, 151  
vascular, 179  
vuelo y aves, 352, 353, 354
- Huevo(s) (óvulo), 159, 538  
cleidoico, 23, 189  
de dinosaurio fosilizado, 28, 29  
fecundación, 159-161, 606. (Véase también Fecundación)  
fertilidad, 578



- fosilizados de dinosaurios, 28, 29  
isolecitos, 159, 161t  
macrolecitos, 159, 161t  
maduración, 606  
mesolecitos, 159, 161t  
microlecitos, 159, 161t  
modelos de segmentación y vitelo  
  acumulado, 159, 161t  
polaridad del, 159, 201  
segmentación del, 48-49  
telolecitos, 159, 161t
- Ichthyostega*, 307  
  cráneo, 259  
  esqueleto apendicular, 332
- Iguanodón, dinosaurio  
  *Oviraptorosaurus*,  
  equilibrio bípedo  
  en, 313
- Iliacus, músculo, 391  
Iliocostalis, grupo de músculos, 389  
Iliofemoralis, músculo, 391  
Ilión, hueso, 330  
Iliotibialis, músculo, 391
- Implantación  
  del embrión, 188, 191, 556  
  retrasada, 188, 581, 582
- Impulso nervioso,  
  fuerza graduada y ritmo del,  
  376
- Incubación de los huevos, 161
- Inducción, embrionaria, 201-203,  
  232  
  formación de la pata, filogenia,  
  y, 203-205
- Información posicional, 200
- Infraspinatus, músculo, 391
- Ingresión, 162, 164
- Innominado, hueso, 310, 311, 333
- Inserción, del músculo, 378-379,  
  381
- Intercentro, 290, 307, 308
- Interclavícula, 330
- Interfaringobranquiales, músculos,  
  400
- Interhioideo, músculo, 398
- Intermandibularis, músculo, 397
- Intermedio, 334
- Interparietal, hueso, 267
- Intertemporales, huesos, 242, 243t
- Intramembranoso, hueso, 179  
  desarrollo del, 18, 184
- Invaginación, 164
- Involución, 164
- Inyección de veneno por las  
  serpientes, 369e
- Iridóforo, 230
- Ischiotrocantericus, músculo, 392
- Isquion, hueso, 330
- Jarvik, Eric, 101, 239, 323-324
- Jirafa  
  presión sanguínea, 449  
  tendones de las patas, 370
- Joule, James, 137
- Jugo  
  gástrico, 515-516  
  estudios de W. Beaumont  
  sobre la secreción  
  de, 518e  
  intestinal, 518  
  pancreático, 527
- Kelvin, Lord, 9
- Kinocilio, 684, 685
- Koala  
  coprofagia, 529  
  digestión de sustancias tóxicas,  
  535
- Labirintodontos, 102-104
- Labio dorsal del blastoporo, 166,  
  168
- Lacrimal, hueso, 242, 243t
- Lactación, 224
- Lado  
  costilla, 292  
  postaxiales de las aletas, 322  
  preaxiales de las aletas, 322
- Lagartos, 111  
  alimentación lingual, 262, 265  
  aparato vestibular, 690  
  ápodos, 203, 204  
  arcos aórticos, 459  
  cavidad del cuerpo, 193  
  cloaca, 577, 578  
  corazón, 474  
  cráneo, 261, 264  
  encéfalo, 652, 683  
  epifisis, 683  
  esternón, 295  
  formación de la pata, 203, 204  
  hemipenes, 571  
  hemodinámica en el corazón de  
  los varanidos,  
  478e, 479, 480  
  lengua y olfato, 670  
  membranas fetales, 192  
  músculo(s)  
  axial, 388  
  de las patas, 349  
  origen embrionario, 385  
  oído, 697  
  ojo y fotorrecepción, 677  
  paladar, 500  
  tubo digestivo, 522  
  ventilación de los pulmones,  
  426, 427, 712
- Lagena, 688, 690, 693
- Lagomorfos, dentición de, 501, 504
- Lagunas, 178
- Lamarck, Jean-Baptiste de, 5, 6
- Lamela  
  primaria (filamentos  
  branquiales), 417  
  secundaria, 417
- Lámina, basal, 174  
  dorsal, ascidias, 60  
  reticular, 174
- Laminilla,  
  branquial, 247  
  hueso, 178  
  primaria (filamentos  
  branquiales), y  
  secundarias, 417
- Lamprea (Petromyzontida), 84, 86,  
  87  
  aparato vestibular, 690  
  arcos aórticos, branquias y  
  arterias  
  anteriores, 455  
  comer, 279  
  conductos genitales, 560-561  
  corazón, 470  
  desarrollo embrionario  
  temprano, 166,  
  168, 200, 205
- encéfalo, 648, 655, 683  
epifisis, 683  
esqueleto, 205  
filogenia de los órganos  
  respiratorios,  
  417-418  
heterocronía en, 195  
médula espinal, 643  
metamorfosis, 194, 196  
muscultura axial, 387  
nervios craneales, 627  
ojo, 677, 678  
piel, 213  
región cloacal y anal, 576  
riñón, 544  
sistema venoso, 465  
tubo digestivo, 520, 521  
ventilación en el adulto, 418
- Larva  
  ammocete, 86, 417  
  anfibios, 723-725, 426  
  anfioxo, 70  
  ascidias, 59, 60, 61  
  auricularia, 54  
  metamorfosis, 57, 193  
  rana, 51, 426, 612, 613  
  tomaria, 54, 57
- Larváceos (Appendicularia), 61-64  
  aparato de alimentación, 62-63,  
  65  
  características, 61, 64  
  reproducción, 63
- Laterobronquios, 431
- Latimeria, 100, 101  
  nervios craneales, 625  
  esqueleto apendicular, 329, 330  
  cinesis craneal, 257  
  descubrimiento, 44e
- Latissimus dorsi, músculo, 391
- Leakey, Mary, 30
- Leche, 224  
  de buche, 601
- Lemures, voladores, 121
- Lengua, 509, 510  
  agitación de, y olfato, 670, 673
- Lengüeta, 56
- Lepidosaurios (Lepidosauria), 111.  
  (Véase también  
  Lagartos;  
  Serpientes)
- Lepidosauromorfos, 110
- Lepidotriquia, 96, 321
- Lepospondilo, 102, 104, 105  
  diente, 257  
  filogenia del esqueleto axial,  
  303, 305
- Leucocitos, glóbulos blancos  
  sanguíneos, 446
- Levator, músculo  
  escapulae, 391  
  hyomandibulae, 398  
  labii superioris, 399, 403  
  nasolabialis, 399, 403  
  operculi, 398  
  palatoquadrati, 398
- Ley  
  biogenética, 196, 197  
  de von Baer, 197-198  
  de Wolf, 197-198
- Ligamento  
  arterioso, 485  
  coronario, 191  
  escamoso-estribo, 693  
  intervertebral, 292
- postorbital, 267  
  suspensor, 674, 675
- Lightfoot, John, 9
- Límites físicos del diseño corporal,  
  13
- Linaje temnospondilo, 307
- Línea(s)  
  de crecimiento de von Ebner,  
  500  
  de estancamiento, 355  
  de retención del crecimiento  
  (LAG), 179, 180  
  primitiva, 168, 170, 172
- Linfa, 445, 489  
  formación, 489
- Linfocitos, 177
- Linnaeus (Carl von Linné), 4, 5
- Lipasas, 529
- Líquido  
  cefalorraquídeo, 639, 641-42  
  seminal, 556  
  sinovial, 183  
  tisular, 489
- Lisanfibios, 102, 105, 106. (Véase  
  también  
  Anfibio)
- Livingston, David, 183, 185,  
  Lóbulo, 224, 225  
  anterior, de la hipófisis, 597  
  caudal, pars distalis, 600  
  cefálico, pars distalis, 600  
  de la aleta, ventajas adaptativas  
  de, 337-340  
  piriforme, 667  
  posterior de la epifisis, 597  
  ventral, pars distalis, 598, 599
- Locomoción  
  aérea, 342, 350-360, 361  
  planeo y paracaidismo, 20  
  vuelo, 19-20, 351-360.  
  (Véase también  
  Vuelo)
- arbórea, 342  
braquiación, 122, 342, 346e  
cursora, carrera, 342, 347-350  
  comparación de, en caballo  
  y guepardo, 351  
  longitud de la zancada, 347,  
  348, 351  
  paso, 348-349, 350  
  ritmo de la zancada,  
  347-348  
  usos de, 349-350  
  velocidades máximas y  
  tamaño, 350t  
  en los gusanos segmentados, 17-  
  18  
  esqueleto apendicular y, 342  
  excavadora, 342, 360-362  
  adaptaciones esqueléticas,  
  362  
  métodos de, 360, 362  
  modos primitivos de, 343, 347  
  natación (Véase Natación)  
  notocorda y, 50, 51  
  ondulatoria, transición de los  
  peces a los  
  tetrápodos, 306  
  respiración y diseño, 712  
  saltadora, 342  
  tamaño del cuerpo y, 127, 349,  
  350t  
  terrestre, 308, 342-360  
  saltadora, 342



- transición de la natación a la terrestre, 341  
trepadoras, 342  
Loewi, Otto, 40e  
Lofotrocozoos (Lophotrochozoa), 47, 49  
Longisquama, 115  
Longissimus, grupo de músculos, 389  
Longitud, 135  
de la zancada, locomoción y, 347, 348, 351  
relaciones entre el tamaño del cuerpo, la superficie, el volumen y, 128-130  
Lucio, especializaciones nadadoras del, 392, 393  
Lumen, 174  
Lunar, 334, 336, 339  
Luz  
dispersión diferencial de la, 228  
efectos de, sobre los cromatóforos, 230  
fotorrecepción  
de la luz infrarroja, 684  
de la luz visible, 673-683  
órganos bioluminiscentes de los peces, 702e  
Lyell, Charles, 35  
Mácula, 687, 689  
neglecta, 690  
Maduración, 193-196  
heterocronía, 194-196, 717  
metamorfosis y, 159, 194 (Véase también Metamorfosis)  
óvulo y folículo, 556, 606, 607  
Mallas de transformación, 132-133  
en filogenia, 134  
en ontogenia, 133  
Mallatt, John, 502e  
Malleus, martillo, hueso, 241, 268, 270-274, 275, 688, 692  
Malthus, Thomas, 7-9  
Mamífero(s) (Mammalia), 420-123.  
(Véase también Marsupial, Monotremas, Mamíferos placentarios; Euterios)  
acnesis en los cráneos de, 274, 277, 278  
actuales, 121-123  
anatomía urogenital, 564  
arcos  
aórticos, 459, 460  
reflejos, 632, 633t  
bulbo y tracto olfativo, 668  
cambios en la circulación en el nacimiento, 485-486, 487  
características, 120-121  
cavidad del cuerpo, 193  
conceptos cladistas aplicados a, 27  
coordinación  
de la respiración, 653  
endocrina de la  
reproducción, 605-612  
cópula y pene, 572, 575, 576  
corazón, 481, 483  
y flujo sanguíneo durante el buceo, 484  
costillas, 293-294  
cráneo, 267-275, 281-282  
derivados de los arcos branquiales en, 241t  
desarrollo embrionario  
de la glándula adrenal, 592  
de las venas, 464  
de las vértebras, 299  
de los vertebrados, 299  
del sistema genital, 559  
deshidratación, 548e  
determinación de la edad, por la dentición, 531e  
dientes  
desarrollo de, 501, 504  
especialización de, 507, 508, 509  
diferenciación embrionaria del intestino, 514  
distribución del calor, 488  
embrión, sustitución de la notocorda por vértebras en, 201  
encéfalo, 655-656  
enfriamiento, refrigeración, 488, 489  
epifisis, 682, 683  
epitelio olfativo, 669  
estómago y variaciones del intestino, 519  
extintos, 121  
folículo ovárico, maduración, 607  
gastrulación y neurulación en, 169-171, 174  
glándula tiroidea, 587  
glándulas mamarias, 120, 224, 225  
huesos del oído medio, 120, 268, 270-274, 275  
implantación del embrión en, 191  
locomoción y ciclo de ventilación, 432  
masticación, 274-275, 280, 283, 530  
membranas extraembrionarias de, 186, 188r, 189, 190, 191, 192  
movimiento de la caja torácica y ventilación de los pulmones, 432  
nervios craneales, 626, 628, 630  
órganos olfativos, filogenia de, 672  
paladar secundario en, 274, 277, 278  
pelo, 120  
percepción auditiva (oído), 696, 700  
placentarios (euterios), 120-121, 122, 188  
circulación fetal, 485-87  
cráneo, 268-274, 275, 276  
derivados embrionarios del seno urogenital, 579  
gastrulación y neurulación en, 171-72, 174  
glándulas mamarias, 224, 225  
implantación del embrión en, 189, 191  
locomoción y postura de la extremidad, 345  
membranas extraembrionarias de, 188-89, 191, 192  
fetales, 192  
molares, 509  
órganos reproductores femeninos, 580  
placenta, 188-189, 190, 191, 192  
segmentación del huevo en, 163, 164  
pulmón, 433  
riñón  
estructura del, 538-540  
función del, 551, 552  
segmentación del huevo fecundado en, 162, 163, 164  
sistema endocrino y tracto gastrointestinal, 614-615, 616  
nervioso autónomo, 635-636, 637, 638  
reproductor, 556, 557, 559  
respiratorio, filogenia, 424e, 427-430, 431, 432, 433  
venoso, 466, 467  
sustitución de la notocorda por vértebras en embriones de, 199, 201  
tegumento (piel), 221-224  
tejido(s) y secreciones endocrinas, 586t  
adrenal, 592-93, 594  
tubo digestivo, 517, 523, 524  
vejiga urinaria, 581  
ventilación, 428-429, 431, 432  
Mamut lanudo, 30  
Man and His Gods (Smith), 553  
Manatí, extremidades anteriores, 11  
Mandíbula(s), 238, 240, 246  
abertura, en actinopterigios primitivos, 255  
cambios en la articulación de, 277  
como máquinas, 144, 145, 146  
doble articulación de, 285  
evolución de la boca y las, en los gnatostomados, 502-503e  
hueso, 250  
inferior, 246  
mamíferos, 120, 274-275, 277, 282, 285  
morfología, 246  
musculatura, 386, 397-398  
orígenes, teorías sobre, 239, 240  
peces con (gnatostomados), 84, 92-95  
sin (agnatos), 84-92  
reptiles, 261-262, 264, 266, 284  
superior, 246  
suspensión, 240  
teleosteo, 255  
tipos de fijación, 240-241  
Mano, 321, 336-338  
dedos de la, 333, 338  
variación en los tetrápodos, 339  
Manubrio, 294  
Máquinas, 144-145, 146  
Marcapasos, 468  
Marsupial, 121, 122  
cloaca, 575, 577  
cráneo, 273  
gastrulación y neurulación en, 170-171, 174  
glándulas mamarias, 224, 225  
membranas fetales, 192  
órganos reproductores, 580  
segmentación del huevo fecundado en, 163, 164  
sistema cardiovascular, 486-487  
Martillo, hueso, 241, 268, 270-274, 275, 688, 692  
Masa, 135  
celular interna, 163, 164  
centro de, 137, 138  
volumen y cuerpo, 130-131  
Masetero, músculo, 397  
Masticación, 274-275, 280, 283, 529, 530  
Mastoideo, grupo de músculos, 391  
Materia gris, médula espinal, 639, 643  
Materiales, resistencia de, 145-147  
Matriz  
de la uña, 225  
extracelular, 174, 177  
funcional, diseño corporal y, 712, 713  
gelatinosa, larváceos, 61  
ósea, 147, 152  
Maxilar, hueso, 242, 243t  
Maxiloturbinado, hueso, 268  
Meato auditivo externo, 688  
Mecánica. (Véase Biomecánica)  
de fluidos, 710-711  
Mecanismo(s), 144  
de respiración en el aire, evolución de, 440-441, 442  
de ventilación, 414-417  
ciliar, 414, 438-439  
evolución, 440-441, 442  
muscular, 414-417, 439  
modular de la contracción muscular, 370  
molecular de la contracción muscular, 370  
musculares de ventilación, 414-417, 439  
en el agua, 414-415  
en el aire, 415-417  
Slider-crank, 267  
Mecanorreceptores, 684-698  
aparato vestibular, 686-688, 689, 690  
células pilosas, 684, 685  
sistema auditivo, 688-698  
de la línea lateral, 685-686, 688  
Medida  
principales unidades, 136t



- unidades del sistema internacional (SI), 727-729
- Medio(s)
- acuático
- alimentación en el, 277-280
  - biomecánica de la vida en el, 142-144
  - esqueleto axial en el, 311-312
  - influencia del, en la forma del hueso, 148-149, 150
  - respiración en el, 414-415, 417-423, 437
- fluidos. (Véase también Aire, Agua)
- esqueleto axial y columna vertebral en, 311-312
  - nadar en. (Véase Natación)
  - vuelo en. (Véase Vuelo)
- galope, 349
- terrestre
- aletas lobuladas y adaptación al, 337, 340-341
  - esqueleto
    - apendicular y, 341
    - axial y columna vertebral en, 303, 306, 308, 312-313
  - innovaciones vertebrales para la locomoción en, 308
  - transición al, 104, 341
  - trote, paso, 349
- Médula
- del pelo, 222
  - espinal, 639-643
    - orígenes de los nervios espinales, 622, 623
    - reflejos espinales, 642, 644, 645
    - sección transversal, en vertebrados, 643
    - sustancias gris y blanca a diferentes niveles en humanos, 646
    - tractos espinales, 642-645, 644r
  - glándula adrenal, 591, 593
    - ovario, 556
    - riñón, 539
  - oblonga (bulbo raquídeo), 643, 645
    - coordinación de la respiración en los mamíferos, 653
- Mejillas, cavidad bucal, 498
- Melanina, 222, 602
- Melanóforos, 229-230, 603
  - en la piel de las ranas, 603
- Melanosomas, 229
- Melatonina, 603
- Membrana(s)
- basal, 174, 209, 210
  - basilar, 689
  - bucofaríngea, 497
  - cloacal, 497
  - corioalantoidea, 163, 187, 413, 414
  - de la cáscara, 163
- de la foseta, 684
- de Reissner, 689, 692
- exocelomática, 171
- extraembrionarias, 18, 187, 189, 207
  - mamífero, 187-189, 190, 191
  - reptil y ave, 187, 188, 189
- periodontal, 500
- plasmática, 159
- pleuroperitoneal (pliegue celomático), 193
- sinovial, 184
- tectoria, 689
- vitelina, 159
- Memoria, sistema límbico y, 659
- Meninges, 639, 641-42
  - primitivas, 639, 641-42
  - secundarias, 639, 641
- Menopausia, 579
- Mericismo, 533
- Mesencéfalo, 639, 640, 648-50
- Mesénquima, 165
  - huesos del dermatocráneo y, 242
  - orígenes
    - del músculo en, 384
    - de las vértebras en, 296
- Mesenterio, 194
- Mesetmeoides, 270
- Mesoclele, larva de los hemicordados, 57
- Mesocinesis, 260
- Mesodermo, 48, 164-165
  - delimitación del, durante la gastrulación y la neurulación, 175
  - esplácnico, 165, 166
  - formación de las células sanguíneas a partir del, 451
  - intermedio, 166
  - organogénesis y, 172-173, 175
  - paraxial, 166, 384
  - somático, 165, 166
- Mesómero, 166
- Mesonefros, 542, 543
- Mesopterigio, 328
- Mesorquío, 565
- Mesosaurios, 108, 109
- Mesotelio, 174
- Mesovario, 560, 561
- Metabolismo, 560, 561
  - del nitrógeno, productos excretados, 546, 547, 548
  - hormonas tiroideas y, 587-589
  - tamaño corporal y, 130
- Metacarpianos, 333
- Metacele, larva de los hemicordados, 57
- Metacinesis, 260
- Metáfisis, 179
- Metamorfosis, 106, 159
  - coordinación endocrina, 612, 613
  - hormonas tiroideas y, 589
  - larva
    - de las ascidias, 60, 61
    - de los hemicordados, 57
    - renacuajos de ranas y sapos, 106, 612, 613
- Metanefros, 542, 543
- Metatarsianos, 333
- Metaterios, 120
- Metencéfalo, 639, 640, 643, 645-648
- Método científico, 40e
- Microcirculación, sistema cardiovascular, 448, 449
- Microglía, 618, 619
- Microvellosidades, 516, 517
  - células pilosas, 684
- Mielina, vaina de, 619
- Mielocitos, 177
- Milohioide, músculo, 397
- Mineralización, 178
- Mineralocorticoides, 591
- Miocardio, 450
- Miocele, 165
- Miofibrillas, 367
- Miofilamentos, 367
- Mioglobina, color de la fibra muscular y, 371
- Miómeros, 52, 387
- Miometrio, 600
- Miomorfos, 122
- Miosepto (miocommata), 282, 293, 387
- Miotomo, 166, 210, 384, 622
  - epiaxial, 400
  - orígenes del músculo en, 385
  - preótico, 387
- Misticetos (ballenas con barbas), 122
- Mixines (Myxinoidea), 84, 86
  - aparato vestibular, 690
  - conducta de anudamiento, 87
  - corazón y circulación, 469, 470
  - nervios craneales, 627
  - ovarios, 561
  - riñón, 544, 555-556
  - sistema urogenital, 567
  - ventilación, 418
- Moco, producido por la piel, 228
- Modulación del ritmo, contracción muscular y, 376
- Módulos, morfología y cuerpo, 717-719, 720
- Molares, 507
  - patrón, en los mamíferos placentarios, 509
- Molleja, 522, 529
- Momento, de palanca y torsión, 139
- Mono(s)
- catarrinos, 122
  - cavidad bucal del mono Rhesus, 499
  - platirinos, 122
- Monospondilia, vertebrado, 290
- Monotremas, 120, 121, 122
  - cloaca, 575, 577
  - cráneo, 272
  - gastrulación y neurulación, 169-170, 174
  - glándulas mamarias, 224, 225
  - segmentación del huevo en, 163, 164
- Moreschi, Alessandro, 611e
- Morfo, 74
- Morfogénesis, 206
- Morfología
  - comparada, 1-3
  - evolutiva, 2, 17-20, 714-719
  - diversidad de tipo y unidad de modelo, 715, 716
- fuerzas históricas, 714
- modo y tiempo de la evolución, 719-722
- módulos, 717, 720
- evolución en mosaico, 717, 718-719
- preadaptación, 18-20
- términos "primitivo", "derivado" y "avanzado", 7, 714, 715
- función frente papel biológico, 18, 19
- funcional, 2, 710-714. (Véase también Forma y función)
- acoplamiento y compromiso, 711-712
- análisis, 710-711
- funciones múltiples, 712-713
- vertebrados, 1-46, 706-723
  - análisis
    - ecológico de, 714
    - estructural, 709-710
    - funcional, 2, 3, 710-714
  - anatomía frente, 13
  - antecedentes históricos en los estudios, 9-13
  - evolutivos, 3-9
  - comparada, 1-3
  - conceptos, 14-17
  - del cráneo, 243-246
  - diseño corporal y estudio de, 706-707, 708
  - (Véase también Diseño)
  - evolución y, 17-20, 714-722
  - filogenia y, 20-27 (Véase también Filogenia)
  - futuros estudios, 722
  - herramientas analíticas para los estudios de, 39-45
  - introducción al análisis del diseño corporal, 706-707, 708
  - límites físicos que afectan a, 12-13
  - paleontología y, 38
  - período de, 244e
  - terminología, 244e
- Mórula, 159, 161, 163
- Movimiento. (Véase también Locomoción)
- del cráneo y las mandíbulas (Véase Cinesis craneal)
  - fuerzas de, 139
  - ondulatorio, 303, 306
  - principal, músculo, 381
  - segunda ley del, 138, 139
- Mucosa, 513
  - histología comparada, 517
- Muda, 217
  - hormonas tiroideas, 589
- Muesca temporal, 105, 242, 243t
- Müller, Gerd, 203-205
- Muñeca, huesos de, 334
- Murciélagos, 14, 121
  - esternón, 295
  - extremidades anteriores, 11



- Musculatura**  
 apendicular, 384-385, 390-396  
 axial, 385, 387-390  
 de la cintura pectoral y extremidad anterior, 391, 394t  
 peces, 387, 388, 389  
 tetrápodo, 388, 389, 390  
 branquiomérica 386, 391, 394t, 396-400, 402t, 403, 404  
 homologías, 402t  
 craneal, 386-387, 396-400  
 branquiomérica, 396-400, 402t, 403, 404  
 hipobranquial, 395, 400, 402t, 403  
 homologías, 402t  
 dorsomedial, 389  
 epiaxial, 385, 388, 389  
 faríngea, 386  
 hipoaaxial, 385, 388, 389  
 hipobranquial, 386, 395, 400, 403  
 homologías, 402t  
 lateral, 389  
 medial, 389  
 peces, 390  
 poscraneal, 384-385  
 apendicular, 384-85  
 axial, 385  
 orígenes embrionarios, en tetrápodos, 384  
 tetrápodo, 390-396  
 ventral, 389
- Músculo(s)**  
 abdominales, en cocodrilos, 427, 430  
 abductores, 381, 383  
 acelerador, 262, 265  
 activo estático, 370  
 aductores, 381, 383, 396  
 blancos, 366, 643  
 branquiales dorsales, 396 y ventral, 396  
 cardíacos, 366, 368, 467, 468. (Véase también Corazón)  
 ciliar, 674  
 clasificación, 366-68  
 como órgano, 369, 373-377  
 acciones musculares y, 381-382, 383  
 componentes funcionales del, 373  
 curvas de tensión longitudinales, 374-376  
 generación de fuerza de todo el músculo y, 373-374  
 graduación de fuerza en, 376  
 homologías del, 383-384  
 orientación fibrilar, 377, 378  
 panorámica de los mecanismos musculares, 381  
 secuencia de las acciones musculares y, 380, 381, 382  
 sistemas de palanca músculo-hueso, 378-380
- superficie de la sección transversal de las miofibrillas y fuerza del, 376, 377  
 velocidad y distancia de acortamiento del, 377-378, 379
- constrictores, 383, 396  
 craneal, 386-387  
 de alta velocidad, 379  
 de baja potencia, 379  
 de la córnea, 674  
 del estribo, 693  
 desarrollo embrionario, 384-387  
 diafragmático, 193, 427, 430  
 cocodrilos, 430  
 digástrico, 397, 398  
 dorsales, cintura pectoral y extremidad anterior, 391, 394t  
 efecto del ejercicio sobre, 375e  
 en las patas del caballo y del lagarto, 349  
 esqueléticos, 366, 367, 368  
 estructura, 368-369  
 inyección de veneno por serpientes y, 369e
- faciales  
 evolución de, 405  
 rinoceronte, 403  
 generación de calor por, 365  
 gracilis, 393  
 homologías en, 383, 384  
 involuntarios, 366  
 lisos, 366, 368  
 mecánicas, panorámica, 381  
 oblicuo abdominal, 427  
 ojo, 386, 387  
 origen embrionario, 384-387  
 paralelo, 377-378  
 pinnado, 377-378  
 poscraneal, 384-385  
 protractor del cristalino, 675  
 retractor del ojo, 675  
 rojos, 366, 371  
 sección transversal morfológica y fisiológica del, 376  
 significado del término. (Véase también Músculo como órgano; Tejido muscular)
- somáticos, 366  
 tono del, 665  
 ventrales  
 de la cintura pectoral y patas anteriores, 391, 394t, 395  
 posteriores, 392-396  
 voluntarios, 366
- Múscica barroca, 611e  
 Mutaciones, como mecanismo de la evolución, 10  
 Mutantes homeóticos, 199  
 Myllokunmingia (fósil), 87, 323  
 Myxine, 87
- Nacimiento**  
 cambios en la circulación en los mamíferos en el momento del, 485-487
- hormona oxitocina en, 600-601, 602
- Narcosis por nitrógeno, 440  
 Narinas, 256  
 externas, 256, 668, 672  
 internas, 498, 668, 672  
 Nasal, hueso, 242, 243t  
 Nasoturbinado, hueso, 269  
 Natación, 342  
 análisis de la mecánica de los fluidos en relación con, 710, 711  
 especializaciones de, en peces, 393  
 esqueleto axial, vértebras, y, en peces, 303  
 fuerzas de la, relativas a tiburones, 388  
 movimientos ondulatorios y, 305, 306  
 musculatura axial y, en peces, 303  
 transición de la, hacia la locomoción terrestre, 341
- Naturalistas, primeros, 4-6  
 Navegación, electroreceptores y, 704
- Nectrideos, 104, 105  
 Necturus, 259, 566  
 epifisis, 683  
 Nefrídio, larva tornaria, 57  
 Neurocele, 165, 540  
 Nefroducto, 540, 541  
 Nefrona (túbulo nefrítico), 539  
 desarrollo embrionario, 540, 541  
 en los principales grupos de vertebrados, 547
- Nefrotomo, 540  
 Neomorfos, 325  
 Neonato, circulación en, 485-486, 487
- Neopterigios, 98, 99  
 Neotenia, 74, 75, 196  
 Nervio(s), 619  
 abducens (VI), 629  
 amielínicos, 619, 620  
 craneales, 622, 623-630  
 arcos branquiales, 403, 631t  
 componentes  
 en peces, 625  
 funcionales, en amniotas, 631t  
 de la línea lateral, 689  
 desarrollo embrionario, 628  
 distribución  
 en mamíferos, 629  
 en tiburones, 629  
 especiales, 625  
 y generales, 627  
 filogenia, 632  
 generales, 625  
 posteriores, en serpientes y mamíferos, 626
- espinal(es), 622-623  
 accesorio (XI), 629, 631  
 anatomía de los, 622  
 circuitos, en anamniotas, 634  
 de las extremidades y los músculos de los vertebrados, 624
- desarrollo embrionario, 622, 623  
 raíces dorsales y ventrales, 622  
 facial (VII), 629, 631, 670, 674  
 frénico, 193  
 glossofaríngeo (IX), 629, 631, 670, 674  
 hipobranquial, 625  
 hipogloso (XII), 629  
 mielínicos, 619, 620  
 mixto, 625  
 motor ocular (III), 627  
 occipitospinal y occipital, 625  
 octavo (auditivo) (VIII), 629  
 olfativo (I), 627, 631, 667, 669  
 óptico (II), 625, 627, 631, 674  
 sensorial aferente  
 primario, 665, 666  
 secundario, 665, 666  
 somático, 621  
 terminal, 627  
 trigémino (V), 624, 631  
 mandibular (V<sub>1</sub>), 628  
 maxilar (V<sub>2</sub>), 628  
 oftálmico (V<sub>1</sub>), 628  
 troclear (IV), 627  
 vago (X), 629, 631, 670, 674  
 visceral, 621
- Nervus terminalis (0), nervio craneal, 627
- Neurocele, 52, 164  
 Neurocráneo, 235  
 Neurohipófisis, 697, 598t  
 características anatómicas, 599t  
 filogenia, 599  
 función, 600-603  
 hormonas secretadas por, 586t, 600-601, 602
- Neurohormonas, 600, 601  
 Neurología, 650e  
 Neuromasto, 685  
 Neuronas, 618-619  
 aferentes (sensoriales), 621  
 bipolares, 619, 620  
 categorías, en el sistema nervioso periférico, 621  
 de asociación, 632, 642, 644, 645  
 eferentes (motoras), 622, 639  
 alfa y gamma, 666-667  
 estructura, 619  
 interneuronas 632  
 motoras  
 alfa, 665  
 gamma, 665  
 multipolares, 619, 620  
 neurosecretoras, 600  
 posganglionar, 633  
 preganglionar, 633  
 sensoriales, 621  
 tipos, 619, 620  
 transmisión de la información a lo largo de las fibras de las, 620, 621  
 unipolares, 619, 620
- Neurotransmisores, 620-621  
 del sistema nervioso autónomo, 635
- Néurula, 159  
 Neurulación, 164-172  
 en anfibios, 167-168, 179, 171



- en anfibios, 166, 167  
 en mamíferos, 169-171, 174  
 en peces, 166-167, 168  
 en reptiles y aves, 168-169, 172, 173  
 primaria, 165  
 secundaria, 165
- Niño  
 cierre oral, 512  
 circulación en el feto, 485-486, 487
- Nivel de glucosa en la sangre y papel de la insulina, 585-597
- Nodo(s)  
 de Ranvier, 619, 620  
 sinoatrial (sinoauricular) (SA), 468
- Nódulo  
 auriculoventricular (AV), 468  
 linfático, 490, 491
- Noradrenalina, 635
- Norepinefrina, 591, 635
- Nothcutt, Glenn, 710
- Notocorda, 49-51, 165, 289  
 anfibio, 70-71  
 columna axial en peces primitivos, 298, 300  
 como órgano hidrostático, 18, 50  
 como sustitución de vértebras, en embriones de mamíferos  
 locomoción y, 50-51  
 renacuajo de las ranas, 51
- Notosaurios, 111
- Núcleo  
 caudal, 658  
 geniculado lateral, 680  
 habenuar, 650  
 pulposo, 51-52, 292  
 pulvinar, 681
- Nudo primitivo, 168
- Número  
 de Reynolds, 143  
 diploide de cromosomas, 161  
 haploide de cromosomas, 159
- Nutrición, efectos de la, sobre el hueso 148
- Obturador  
 externo, músculo, 392, 396  
 interno, músculo, 392
- Ocelo, ascidias, 60
- Oculares extrínsecos, músculos, 386, 387
- Odontoblastos, 186, 501
- Odontocetos (ballenas con dientes), 122
- Oído, 688-89. (Véase también Sistema auditivo)  
 anatomía, 688-689, 692  
 anfibios, 693-696, 699  
 aves, 695-696, 698  
 discriminación de frecuencias, 696, 401  
 evolución, 696-98  
 externo, 688, 692  
 funciones de, en ciertos organismos, 689-698
- huesos del oído medio, 268, 270-74, 275, 688, 692, 698  
 interno, 688-689, 692, 694  
 mamíferos, 700  
 medio, 688, 691, 692  
 peces, 689-692, 693  
 reptiles, 695, 697  
 tetrápodos, 692-693  
 timpánico, 697  
 vejigas natatorias y, 423
- Ojo, 673-681  
 embriología, 674, 676  
 estructura, 673-74, 675  
 filogenia, 674-675, 677  
 fotorrecepción, 678-679  
 integración de la información visual, 680, 681, 682  
 parietal, 681  
 percepción de la profundidad, 155-156, 679-80  
 poder de acomodación, 155, 156, 674, 676-677, 678, 679
- Oken, Lorenz, 11, 244
- Olfato, 666-667, 670  
 conductos nasales, 667-669  
 telencéfalo, 651
- Oligodendroglía, 618
- Olor, detección de, 627. (Véase también Sistema olfativo)
- Omaso, 523, 524, 532-533
- Ontogenia, 159, 194, 197-205. (Véase también Desarrollo embrionario)  
 epigenética y, 202-205  
 genes Hox y, 199-200, 202, 203  
 leyes biogenéticas y, 197-200
- Oocito (ovocito), 560, 561, 562  
 atrésico, 561, 562  
 primario, 560  
 secundario, 560
- Oogénesis (ovogénesis), 560
- Oogonia (ovogonia), 560
- Opera seria, 611e
- Operculares, huesos, 253
- Opérculo, 95, 249, 409, 693  
 auricular, 105
- Opistonefros, 543
- Opossum, 121  
 alimento y conductos nasales, 513  
 análisis de la marcha, 41  
 cráneo, 273  
 embrión, 200  
 encéfalo, 652  
 membranas fetales, 192
- Opsinas, 678
- Óptica, 153-156  
 acomodación, 155, 156, 674, 676-677, 678, 679  
 percepción de la profundidad, 155-156, 679, 680
- Orbicularis oris, músculo, 399, 403
- Orbitosfenoides, hueso, 257
- Organización tripartita del riñón, 541-543
- Órgano(s)  
 accesorios para la respiración aérea, 410-411, 413  
 bioluminiscentes de los peces, 702e  
 copuladores, 568  
 de Corti, 688  
 del esmalte, 501  
 del espermaceti, 424e  
 del tendón de Golgi, 665, 666  
 eléctricos, 95, 366  
 endocrinos secundarios, 603-605  
 formación y desarrollo (Véase Organogénesis)  
 hidrostáticos, 14, 50  
 músculo, 369, 373-377  
 para la respiración cutánea, 410, 438  
 parapineal, 681  
 parietal, 681, 682  
 pineal, 681  
 respiratorios, 408-413  
 accesorios, 410-411, 413, 484  
 branquias, 409. (Véase también Branquia)  
 cutáneos, 410, 412, 413  
 difusión pasiva, 406, 407  
 en embriones, 411-413, 414  
 evolución, 437-442  
 pulmones, 409. (Véase también Pulmón)  
 transición desde el medio acuático al terrestre, 439-441  
 vejigas gaseosas, 409-410, 411  
 rotatorio, cefalocordados, 65, 67  
 sensorial, 663-705. (Véase también Receptores sensoriales)  
 componente de, 664  
 de campos magnéticos, 684-698  
 de radiación, 671-684  
 electrorreceptores, 698-701, 702e, 703  
 especiales, 664, 666-701  
 de radiación, 671-684  
 electrorreceptores, 698-701, 702e, 703  
 mecanorreceptores, 684-698  
 quimiorreceptores, 666-671  
 generales, 664-666  
 asociados, 664, 665, 666, 667  
 encapsulados, 664, 665  
 libres, 664-665  
 mecanismos de percepción de los estímulos, 666  
 introducción, 663-664  
 quimiorreceptores, 666-701  
 somáticos, 664  
 viscerales, 664  
 visión de conjunto, 701-704
- vomeronasal (de Jacobson), 509, 668, 672
- Organogénesis, 159-171-186  
 cresta neural y placodas ectodérmicas, 184, 186  
 delineación de las capas germinales y, 175  
 desarrollo del hueso y crecimiento, 179-186  
 epitelio, 174-176  
 histogénesis, 174  
 tejidos conjuntivos, 177-179  
 tres capas germinales y, 172-173, 175
- Orificio  
 cloacal, 497  
 externo del oído, 688
- Origen  
 músculo, 381  
 embrionario, 384-387
- Orina, 538, 553e, 577  
 conservación del agua y formación de la, 551, 552  
 prueba del embarazo, 612e
- Ornitisquios (Ornithischia), 112
- Ornitópodos, 112
- Oscilación muscular de los tetrápodos, 390
- Oscúlos  
 de la esclerótica, 242, 243e, 673  
 de Weber, 692  
 del oído medio, 688. (Véase también Huesos del oído medio)
- Osificación, 178  
 del hueso endocondral, 179-181, 182  
 desarrollo del hueso intramembranoso, 181
- Osmoconformistas, 550, 552-553
- Osmorregulación, 546, 548-555  
 equilibrio frente a las necesidades, 555  
 hídrico, 549-553  
 salino, 553-555
- Osmorreguladores, 550
- Oso, reconstrucción de extinto, 33
- Osteictios (peces óseos), 81  
 actinopterigios, 328-329  
 cavidad bucal, 499  
 esqueleto apendicular, 328, 329, 330  
 filogenia de la respiración, 420, 421  
 regionalización de la columna vertebral, en, 317  
 sarcopterigios, 329  
 sistema endocrino y tracto gastrointestinal, 614-616, 616  
 tegumento, 214, 215
- Osteoblastos, 178, 180
- Osteocitos, 178
- Osteoclastos, 178, 180
- Osteodermos, 217
- Osteolepiformes, 104
- Osteoleptis, 101
- Osteona, 179, 180  
 formación de la nueva, 184



- Osteoporosis, 150  
 Ostiolo, 559  
 Ostracodermos, 84, 85, 89, 90, 91  
 alimentación, 250  
 filogenia del cráneo, 247, 249, 250  
 tegumento, 214  
 Otoconia, 687, 689  
 Otolitos, 687, 689  
 ascidias, 60  
 Óvalo, ventilación en los peces, 423  
 Ovario, 556, 557, 560  
 hormonas secretadas por, 586r  
 maduración del folículo ovárico, 606, 607  
 peces, 561  
 vertebrados con uno funcional, 562t  
 Oviducto, 556, 562-563  
 peces, 561  
 Oviposición, 161  
 Ovulación, 161, 556, 606  
 Óvulo (huevo), 159, 556. (Véase también Huevo, óvulo)  
 Owen, Richard, 11-13, 244e  
 arquetipos vertebrales, 11, 12  
 estudios sobre las homologías, 11  
 Oxígeno, tamaño del cuerpo y consumo de, 130  
 Oxitocina, 600-601, 602  
 Pabellón auditivo, 688, 695  
 Paladar, 498-499  
 blando, 75, 275, 499  
 duro, 274, 275, 498-499  
 primario, 243, 498  
 secundario, 274-275, 277, 498  
 evolución del, 278  
 tetrápodos, 500  
 Palanca, 139, 140  
 hueso y músculo como, 378-380  
 Palatino, hueso, 243  
 Palatocuadrado, 238-239  
 Paleonisciformes, 98  
 Paleontología, 27-39  
 datación  
 de los fósiles, 35, 36, 37  
 radiométrica, 35, 38  
 edades geológicas, 35-38, 39  
 fósiles  
 indicadores, 35, 37  
 y fosilización, 27-30  
 procedimiento de recuperación y restauración, 30-33  
 procesos de fosilización, 33-35  
 Paleothyris, cráneo de, 260  
 Paley, William, 5  
 Palio, 654, 655, 656  
 dorsal, 654, 655  
 lateral, 654, 655  
 mediano, 654, 655  
 Pallas, P. S., 69e  
 Pallidum, 658  
 Páncreas, 497, 527-528, 595, 595  
 exocrino, 595  
 Panda gigante  
 conductos pancreáticos, 528  
 pulgar del, 206e  
 Panderichthys, 101, 102  
 Panderictidos, 101  
 Papel biológico, 18-19  
 análisis del, 43-45  
 función y, 18  
 Papez, James, 658  
 Papila  
 adhesiva, ascidias, 60  
 anfibia, 693-694, 695  
 basal, 693-694, 695  
 dérmicas  
 dermis, 222  
 diente, 501  
 filiforme, 509  
 gustativas, 509, 670-71, 674  
 pilosa, 223  
 urogenital, 575  
 Paquicefalosaurios, 112  
 Parabronquios, 430, 431, 434  
 Paracaidismo, 350-351, 352  
 Paracordales, 235, 237  
 Paráfisis, 681, 682  
 Paralaje, 155, 680  
 Parapófisis, proceso, saliente, 292  
 Pararrepites, 106, 109-110  
 Parasfenoides, hueso, 243  
 Pared del casco, 225, 226  
 Partición, 161  
 Parietal, hueso, 242, 243t  
 Paroóforo, 558, 559  
 Pars,  
 distalis, 597-598, 598r, 599t, 600  
 proximal, 598  
 rostral, 598  
 intermedia, 597, 598, 598r, 599t, 600  
 nervosa, 597, 598, 598r, 600-601  
 hormonas de, en mamíferos, 602  
 tuberalis, 597, 598, 598r, 600  
 ventralis, 600  
 Parto, 161  
 Pascal (Pa), 144  
 Paso, 342, 348-349  
 a zancadas, secuencia de las  
 acciones  
 musculares en, 380, 381  
 de secuencia lateral, 343-344  
 del aire, dinosaurios pico y pato, 275, 278  
 diagonal, 342  
 patrones de, en varios  
 mamíferos, 350  
 primitivo, 342-343, 344  
 simétricos, 349  
 trote, 342, 344  
 Pata(s), 321-322. (Véase también Extremidades)  
 componentes básicos de aletas y, 321  
 desarrollo embrionario en  
 tetrápodos, 324-325, 326  
 fuerza versus velocidad en  
 músculos y  
 diseño de, 379, 380  
 inducción del desarrollo de, 203-205  
 locomoción  
 terrestre y cambios en la  
 postura de, 345  
 y recuperación de, 345, 347  
 músculos de, en el caballo y en el lagarto, 349  
 posteriores, (Véase Extremidades posteriores)  
 primera, 349  
 quiridio como, 321  
 Patagiales, músculos, 396  
 Patagio, 396  
 Patrón  
 motor, 381  
 pentadáctilo de dedos, 333, 338  
 Patten, William, 71  
 Pectineus, músculo, 391  
 Pectoantibrachialis, músculo, 391  
 Pectoralis, músculo, 353, 391  
 mayor, 391  
 minor, 391  
 vuelo y, 353  
 Pedicelo, 69, 505  
 Pedomorfosis, 74, 75, 194-195, 196, 197  
 origen de los cordados, filogenia y, 75, 78  
 Pedúnculo, 392  
 óptico, 674  
 vitelino, desarrollo del sistema digestivo, 497, 498  
 Peine, 675  
 Pelaje, 120, 223  
 Pelicosaurios, (Pelycosauria), 117, 119  
 tamaño corporal y diseño de las extremidades, 131  
 Pelo, 120  
 como característica de los mamíferos, 120  
 estructura, 222-223  
 evolución del, 223  
 Pelvis  
 diferencia entre el hombre y la mujer, 346, 713  
 renal, 539  
 Pene, 570-572  
 como órgano hidrostático, 18  
 en reptiles, 571, 574  
 erección (hemotumescencia), 570  
 Peramorfosis, 194-195, 196  
 Percepción, 663. (Véase también Órgano sensorial)  
 Pérdida, vuelo y, 354, 357  
 Perfil aerodinámico, 354, 356, 357, 358  
 Perfusión, 408  
 tasa de ventilación, 434, 436  
 Periblasto, 162  
 Pericardio, 468  
 Pericardion, 619  
 Pericondrio, 178  
 Peridermo, 219  
 Perilinfia, 686  
 Periostio, 178  
 Perisodáctilos (caballos), 122. (Véase también Caballo)  
 musculatura apendicular, 395, 398  
 Peristalsis, 496  
 Perro  
 desarrollo embrionario de los nervios craneales, 628  
 dientes, 501  
 erección del pene, 576  
 glándulas salivales, 526  
 mecanismos de salto, 710  
 órgano vomeronasal, 673  
 paladar, 500  
 rete carotídea y enfriamiento del encéfalo, 489  
 ventilación, 431  
 Personalidad, anatomía del encéfalo humano y, 675e  
 Petrolacosaurus, 110  
 Petromizóntidos, 86. (Véase también Lampreas, Petromyzontida)  
 Petromyzon, 87  
 Petroso, 268  
 Pez (Peces), 81, 84. (Véase también los nombres de cada tipo, p. ej., Tiburones)  
 anadromos frente catadromos, 551e  
 ángel, especializaciones de la natación, 392, 393  
 arcos aórticos y vasos arteriales, 455-457  
 bruja (Myxinoidea) cráneo, 248  
 bulbo y tracto olfativo, 668-669  
 cartilaginosos, 93-95. (Véase también Condrictios)  
 catadromos, 551e  
 cavidades del cuerpo, 193  
 cola, 1, 2  
 color de la piel, 231  
 con aletas de radios (actinoptergios), 97, 328-329  
 conductos genitales, 560-562, 563, 565-566, 567, 568  
 corazón, 470, 471  
 costillas, 293  
 desarrollo embrionario del esqueleto axial y vértebras, 296-297, 298  
 encéfalo, 647, 648, 651, 652  
 epífisis, 681-682, 683  
 espátula, 98, 99  
 esqueleto  
 apendicular, filogenia, 35  
 axial, filogenia, 298-303  
 caudal, aletas, y colas en, 300-302, 304  
 estenohalinos, en aguas dulces y saladas, 551e  
 filogenia, de los órganos olfativos, 672  
 del cráneo, 249-256  
 del riñón, 544  
 gastrulación y neurulación, 166-167, 168, 169  
 hipófisis, 597-600  
 líquido cefalorraquídeo y meninges, 641-642



- mandibulados (gnatostomados), 81, 84, 92-95
- mecanismos de ventilación, 414-416
- morfología comparada, 1-2
- musculatura  
 apendicular, 390  
 axial, 387, 388, 389
- ojo, 675, 677, 678, 679
- órganos, bioluminiscentes, 702e
- olfativos, forma y función, 669, 672
- óseos. (Véase Osteofitos)
- ovarios y oviductos, 561
- percepción auditiva (oído), 689-692, 693, 694
- puesta, 572
- pulmonados, 99  
 aleta de lóbulos, 336  
 análisis de las vísceras, 41  
 arcos aórticos, 456  
 corazón, 471, 472  
 encéfalo, 655  
 estivación, como respuesta a la desecación, 100e, 336  
 musculatura cefálica, 404  
 pulmones, 421  
 región cloacal y anal, 576  
 sistema urogenital, 563, 567  
 sistema venoso, 465  
 tubo digestivo, 520
- pulmones y vejigas gaseosas, 421-423
- quimiorreceptores, 667
- regiones cloacal y anal, 576
- respiración aérea, 410-411, 413, 415, 416, 421, 484
- segmentación del huevo  
 fecundado, 162-163
- serie muscular en, 382
- sin mandíbulas (agnatos), 84-92
- sistema  
 nervioso autónomo, 635, 637  
 respiratorio, 414, 415, 416, 417-423  
 urogenital, 563, 567  
 venoso, 465
- tegumento de, 213-215, 231
- teleosteos (Teleostei)
- alimentación por succión en, 256
- cráneo, 253, 255
- derivados de los arcos  
 branquiales en, 241t
- diferenciación dentro de la cubierta embrionaria de, 169
- escamas, 215
- formación embrionaria de las vértebras en, 296-297, 298
- función de las vértebras  
 anficélicas en, 303
- gastrulación y neurulación, 168, 169
- musculatura axial, 387
- segmentación discoidal en, 163
- tubo digestivo, 520-521
- venas, 463
- vida de, en el agua, 142-144
- visión, 155, 156, 678
- Pezón, 224
- Phoronhacos*, 115
- Piamadre, 639, 641-42
- Pico, 267
- Pie, 321, 333-335,  
 dedos de, 333-334, 335, 338  
 delantero y trasero, 349  
 locomoción y posturas del, 348  
 variación en los tetrápodos, 339
- Pie de arrastre, 349
- Piel. (Véase Tegumento)
- Piezolectricidad, 152
- Pikaia*, cefalocordado fósil, 65, 67, 86
- Píldora anticonceptiva, 607e
- Píloro, 515
- Pinealocitos, 683
- Pipping, 414
- Pisadas, 342. (Véase también Andar)
- Pisiforme, 334
- Pituicitos, 600
- Placa  
 basal, 237  
 oído, 689  
 cuticular, 684  
 de cierre, 511  
 epifisaria, 179  
 esternal, 294  
 etmoidea, 237  
 mesodérmica lateral, 166  
 motora, extremo, 368  
 neural, 52, 164, 170  
 procoracoides, 294
- Placenta, 121, 188-189, 565  
 alantoidea, 188  
 circulación fetal, 485, 486  
 hormonas secretadas por la, 586t
- saco vitelino, 189
- vitelina, 189
- Placentota, 189, 192
- Placoda(s)  
 adenohipofisaria, 186  
 dorsolaterales, 186  
 desarrollo embrionario de, 628  
 ectodérmicas, 186-187  
 derivados de, 187t  
 epibranchiales, 186  
 epidérmicas, 82  
 nasal, 498  
 ópticas, 186  
 ótica, 186, 686
- Placodermos, 93  
 esqueleto  
 apendicular, 325-326  
 axial, 299, 302  
 filogenia del cráneo, 249, 251  
 tegumento, 214
- Planeo, 20, 350-351, 352
- aerodinámica del, 359, 360
- Plano  
 frontal, 16  
 sagital, 16  
 transversal, 16
- Plantaris, músculo, 393
- Plantigrado, postura, 393
- Plaquetas, 446
- vitelinas, 159
- Plastrón, 109, 228, 294, 296
- Platypus, 121  
 cráneo de, 272
- Platysma, músculo, 398
- Pleiotrofia, 199
- Plesiosaurios, 111
- Pleurapofisis, 294
- Pleurocentro, 290, 307, 308
- Plexo (lecho)(s), 635  
 capilar, 447  
 coróideo, 639  
 de Meissner, 635  
 mientéricos (plexos de Auerbach), 635  
 pampiniforme, 568
- Pliegue(s)  
 amnióticos, 187  
 celomático (membrana pleuroperitoneal), 193  
 colágeno, 211, 212  
 coprourodeale, 575  
 neurales, 165  
 palatinos, 98  
 rectocoprodeale, 575  
 uroproctodeale, 575  
 velares, 417
- Pluma, 115-116, 218-219  
 ábila, 144  
 color, 712  
 desarrollo y morfología, 218, 220  
 escamas de reptil y, 220  
 evolución, 219-21, 707, 709  
 papeles biológicos, 18, 19  
 sustancias tóxicas en, 219  
 vuelo y, 18, 220, 221, 352, 353
- Podocitos, 57
- Polaridad  
 del embrión, 201  
 del óvulo, 159
- Polidactilia, 333  
 en tetrápodos primitivos, 339
- Polifalanga, 333
- Polifiodontia y dentición  
 polifiodonta, 224, 275, 500
- Poliomielitis, 650e
- Polipéptido pancreático (PP), 597
- Polispondilia, 290
- Pollo (gallina)  
 cráneo, 238  
 desarrollo embrionario del corazón, 452, 453  
 esqueleto, 311  
 oviducto, 565  
 respiración del embrión, 414  
 sistema cardiovascular a los cuatro días de edad, 453
- Polo  
 animal del óvulo, 159  
 branquial, 56  
 gustativo, 670, 674  
 vegetativo del óvulo, 159
- Poro nefridiano, enteropneustos, 57
- Poroleptiformes, 101
- Posdesplazamiento, 196
- Posfrontal orbitario, hueso, 242, 243t
- Posorbitario, hueso, 242, 243t
- Posparietales, huesos, 242, 243t
- Postemporal, 328
- Postura  
 digitígrada, 348  
 unguígrada, 348
- Potencia, 578  
 de acción, 620  
 gradual, 620  
 reproductor, evolución y, 4
- Preadaptación, 18-20
- Prearticular, hueso, 243
- Predeplazamiento, 195
- Premaxilar, hueso, 242, 243t
- Premetamorfosis, 612, 613
- Premolares, 507
- Prensión, 280
- Preorbitales, músculos, 397
- Presión, 137, 152-153  
 del agua, 144, 145  
 diastólica, 447  
 hidrostática, 489  
 osmótica, 489  
 parcial, 152-153  
 de los gases, efectos durante el buceo con escafandra autónoma (SCUBA), 440-441e  
 difusión pasiva y, 407  
 sanguínea, 447-448  
 cambios en la jirafa, 449  
 hormonas secretadas por los riñones y, 604, 605  
 sistólica, 447
- Prevertebrados, origen de los vertebrados, 82
- Primate(s), 122  
 braquiación en, 346e  
 estructura del ojo, 675  
 inferiores, 122  
 integración de la información visual por el encéfalo, 681  
 superiores, 122
- Primordio de músculo, migración, 401
- "Primitivo" (término), 7  
 análisis evolutivo de la morfología, 714, 715
- Principles of Geology* (Lyell), 35
- Probainognathus*, cráneo, 282, 285
- Proboscide, enteropneustos, 55
- Proboscídeos (elefantes), 122
- Procele, larva de los hemícordados, 57
- Proceso  
 del coracoides, 333  
 lingual, 262, 265  
 del mastoideo, 268
- Procinesis, 260
- Procoracoides, hueso, 332
- Procordados, 53-71  
 cefalocordados, 65-70  
 hemícordados, 54-58  
 origen de los cordados, 71-75  
 relaciones filogenéticas, 53  
 urocordados, 58-59
- Proctodeo, 497, 575, 577
- Profundidad, percepción de la, 155-156, 679-680
- Progénesis, 195
- Progesterona, 606, 608
- Progestógenos, 591, 603



- Progreso, concepto de, 715  
 Prolactina (PRL), 601  
 Prometamorfosis, 612, 613  
 Pronadores (músculos), 383  
 Pronefros, 542-543  
 Pronk, 349  
 Proóticos, huesos, 257  
 Propiocepción, 665  
 Propiorreceptores, 683, 664  
 Propterigio, 328  
 Prosaurópodos, 112  
 Proscéfalo, 639, 640, 643, 650-658  
 Próstata, 556  
*Protarchaeopterix*, 115  
 Proteasas, 529  
 Protocardados  
   tegumento, 212  
 Protodermis unilaminar, 163  
 Protodermo, 163  
 Protóstomos, 47, 48t, 49  
   desarrollo embrionario, 50  
 Protractores, músculos, 383  
 Proventrículo, 522  
 Prueba del embarazo, 612e  
 Pseudobranquia espiracular, 419  
 Pseudópodos, 602  
 Psoas, músculo, 391  
   minor, 391  
 Pteraspídomorfos  
   (Pteraspídomorpha), 89, 91  
 Pterigóforos, 321  
 Pterigoideo, músculo, 397  
 Pterigoides, hueso, 243  
 Pterilas, 218, 219  
 Pterobranquios (Pterobranchia), 54, 57-58  
 Pterosaurios, 112  
 Púa, de puerco espín, 223  
 Pubis, hueso, 330  
 Puboischiofemoralis externus, músculo, 392, 396  
 Puboischiotibialis, músculo, 393  
 Puente Forth, 312  
 Puente, 643, 647  
   circulatorios, 448, 449  
 Pulmón, 409  
   anfibios, 425, 426  
   aves, 430-431, 434, 435, 436, 441-442  
   evolución, 411  
   mamíferos, 433  
   peces, 421-423  
   reptiles, 426, 427, 429, 430  
   surfactantes, 414  
   parabronquiales, 433  
 Pulpa, diente, 500  
 Puntas (cuerna), 226, 228  
 Punto nodal, 312  
 Pupila, 674, 675  
 Putamen, 654, 658  
 Quadratus femoris, músculo, 392  
 Queratina, 212  
 Queratinización, 212, 213  
   en tegumento de tetrápodos, 216  
 Queratinizada (cornificada), capa de la epidermis, 212  
 Queratinocitos, 212, 221  
 Quiasma óptico, 155, 679  
 Quilíferos, 491, 520  
 Quilla neural, 164-165  
 Quimera (holocéfalos), 95  
   región cloacal y anal, 576  
   tubo digestivo, 520  
 Quimiorreceptores, 666-671  
   de la boca, 670-671, 673, 674  
   de la zona vomeronasal, 669-670, 673, 674  
   de los conductos nasales, 667-669, 670, 671, 672  
   peces, 667  
 Quimo (digesta), 496, 604  
 Quiridio, 101, 321. (Véase también Extremidades)  
 Radiación  
   electromagnética, 675  
   infrarroja (IR), 671  
   ultravioleta (UV), 671  
 Radial, 334  
   aleta, 321  
 Radio(s)  
   aleta, 321  
   principal (asta), 226  
 Radiopaco, 478e  
   branquiales, 419  
   de las aletas, 321  
   dérmicos de las aletas, 321  
 Raíz  
   diente, 500  
   nervio espinal, dorsal, 622  
   ventral, 622  
   pelo, 222  
 Rama(s)  
   colaterales, 621  
   de comunicación, 622  
   del anillo colector dorsal, 387  
   faríngea, 625  
   postremática, 625  
   pretemática, 625  
   ventral, 387  
 Ramus, 246  
 Ranas y sapos, 105  
   adaptaciones para la respiración cutánea, 413  
   anatomía urogenital, 564  
   aparato vestibular, 690  
   arcos aórticos, 456, 458  
   coordinación endocrina de la metamorfosis, 612, 613  
   corazón, 473, 474  
   cráneo, 259  
   desarrollo embrionario temprano, 171  
   deshidratación, 548e  
   encéfalo, 648, 652  
   epífisis, 683  
   fecundación, 569  
   gastrulación y neurulación, 171  
   médula espinal, 643  
   melanóforos, 603  
   notocorda del renacuajo, 51  
   oído, 693, 695  
   piel, 216, 217e  
   sistema venoso, 465  
   tiroides y paratiroides, 590  
   tubo digestivo, 522  
   venenosas, 217e  
   ventilación de las branquias en el renacuajo, 426  
   de los pulmones, 425, 426  
   vocalizaciones, 426, 428e  
 Ranforrincos, 112  
 Ranilla (del casco), 226  
 Rata canguro, prevención de la deshidratación, 548e  
 Ratón, genes *Hox* y desarrollo del, 202  
 Ray, John, 5  
 Rayas (Battidoimorpha), 95  
   embrión, 200  
 Recapitulación, 197  
 Receptor(es)  
   de la ampolla, 699, 703  
   de radiación, 671-685  
   de infrarrojos, 684  
   epífisis y, 681-683  
   fotorreceptores y fotorrecepción, 673  
   electromagnéticos, 701  
   electrorreceptores, 698-701  
   hormonas endocrinas, 614  
   infrarrojos (termorreceptores), 684  
   mecanorreceptores, 684-698  
   sensoriales, 663, 664  
   asociados, 664, 665, 666, 667  
   de radiación, 671-684  
   electrorreceptores, 698-701, 702e, 703  
   encapsulados, 664, 665  
   libres, 664-665  
   mecanorreceptores, 684-698  
   quimiorreceptores, 666-671  
   tegumentarios, 210  
   sistema nervioso, 618  
   tuberosos, 699, 703  
 Recesso  
   piriforme, 512  
   tubotimpánico, 511  
 Recrudescimiento, 578, 615  
 Recto, 497, 516  
 Rectus femoris, músculo, 391  
 Red terminal, 684, 685  
 Reflejo  
   arco reflejo visceral, 632, 633  
   somático, 632, 633, 634  
   de estiramiento, 665, 667  
   de Frank-Starling, 468-469  
   espinal, 632-633, 642, 644  
 Refracción, 155  
 Región  
   anterior del cuerpo, 16  
   caudal de la columna vertebral, 290  
   del cuerpo, 16  
   cervical de la columna vertebral, 290  
   corporal, 16  
   cortical, hemisferios cerebrales, 651  
   craneal del cuerpo, 16  
   distal del cuerpo, 16  
   dorsal de la columna vertebral, 316  
   del cuerpo, 16  
   etmoidea, cráneo, 250  
   habenuar del encéfalo, 682  
   lateral del cuerpo, 16  
 lumbar de la columna vertebral, 290  
 media del cuerpo, 16  
 nefrogénica, 543  
 orbitaria, cráneo, 250  
 otooccipital, cráneo, 250  
 pectoral del cuerpo, 16  
 pelviana del cuerpo, 16  
 posterior del cuerpo, 16  
 postsacra de la columna vertebral, 290  
 proximal del cuerpo, 16  
 sacra de la columna vertebral, 290  
 subcortical, de los hemisferios cerebrales, 651  
 torácica de la columna vertebral, 290  
 toracolumbar de la columna vertebral, 316  
 troncal, columna vertebral, 290  
 ventral del cuerpo, 16  
 Regulación  
   ácido-base, evolución de los órganos respiratorios y, 437-438  
 Remodelación del hueso, 183-84, 185  
 Renacuajo  
   ascidias, 60, 61  
   rana, 51, 426, 612-613  
   ventilación de las branquias en anfibios, 425, 426  
 Renina, 594, 604  
 Reproducción. (Véase también Sistema reproductor)  
   ascidias (jeringuillas de mar), 61, 63  
   coordinación endocrina en mamíferos, 605-612  
   hemafroditismo, 61, 63  
   hormonas tiroideas y, 589  
 Reptil (Reptilia), 108-116. (Véase también Aligatores, Cocodrilos, Dinosaurios, Lagartos, Serpientes, Tortugas y galápagos)  
   anatomía urogenital, 564  
   arcos aórticos, 458, 459  
   arcosauromorfos (Archosauromorpha) (cocodrilos, dinosaurios), 111-112  
   aves, 115-116 (Véase también Aves)  
   bulbo y tracto olfativos, 668  
   cinesia craneal, 260, 261  
   cladismo aplicado a, 25, 27, 28  
   cloaca, 577  
   corazón y flujo sanguíneo, 474-481  
   derivados de arcos branquiales en, 241t  
   encéfalo, 655  
   eurreptiles (Eureptilia), 110  
   filogenia del cráneo, 260-265



- gastrulación y neurulación, 168-169
- glándulas bucales, 525
- huesos del tobillo, 204, 340
- ictiopterigios (Ichthyopterygia), 110-111
- lepidosaurios (Lepidosauria), 111. (Véase también Lagartos, Serpientes)
- membranas extraembrionarias de, 186
- musculatura
- apendicular, 395, 400
  - axial, 388, 389
- órganos olfativos, filogenia, 672
- parareptiles (Parareptilia), 109-110. (Véase también Tortugas)
- percepción auditiva (oído), 695, 697
- plumas de ave y escamas de, 220
- saco nasal, 668, 672
- sauropterigios (Sauropterygia), 111
- segmentación del huevo
- fecundado en, 162-163
- sistema linfático, 492
- nervioso autónomo, 638
  - respiratorio, filogenia, 426, 427, 429, 430
  - venoso, 466
- tegumento, 216, 217, 218, 220
- tejido adrenal, 592-593
- tubo digestivo, 522
- vejiga urinaria, 581
- Repulsión, 470
- Resbalar, funda, músculo, 381
- Resistencia, 142-143
- circulación aerodinámica y, 358
  - de los materiales, 145-147
  - inducida, 358
  - parásita, 358
  - versus velocidad, 140, 379
  - en el diseño de las patas, 380
- Respiración. (Véase también Sistema respiratorio, Ventilación)
- anfibios, 423-426
  - aves, 430-432, 433, 434, 435
  - coordinación en mamíferos, por la médula, 653
  - cutánea, 216, 228, 410, 438
  - adaptaciones para, 413
  - anfibios, 216
  - vertebrados, 412
  - embrión y, 411-413, 414
  - en el agua, 414-415, 417-423, 437
  - en el aire, 415-417, 421, 423-430, 437
  - espiráculos y, en ballenas 424e
  - evolución de los órganos para la respiración aérea, 440-441
  - externa, 408
  - interna, 408
  - locomoción y, diseño corporal, 712
  - mamíferos, 427-430, 431, 432, 433
  - peces, 417-423, 437
  - reptiles, 426-427, 429, 430
- Rete, 153
- carotídea, 488-489
  - mirabile, 422, 423
  - testicular, 556
- Reticulo, 523, 524, 532
- sarcoplasmático, 366-367
- Retina (ojo), 674
- fotorrecepción, 674, 675
- Retractores (músculos), 383
- Reversos, dientes, 506
- Rinoceronte, músculos faciales, 403
- Riñón
- adaptaciones para la
    - eliminación y la conservación de agua, 550
  - aglomerular, 551
  - como órgano endocrino
    - secundario, 603-605
  - de secreción, 550
  - desarrollo embrionario, 540, 541, 542
  - escritos filosóficos de los investigadores, 553e
  - evolución, 555-556
  - filogenia
    - en los peces, 544
    - en los tetrápodos, 545-546
  - función
    - excretora, 546-548
    - osmorreguladora, 548-555
  - mamíferos, 538, 539, 540, 551, 552
  - organización tripartita, 541-543
  - origen de los vertebrados y, 82
  - reproductor, 559
  - secreción versus filtración, 550
  - túbulo renal, 539
  - urinífero, 559
- Ripidistios, 99, 100, 102
- esqueleto
    - apendicular, 329-330, 331
    - axial, 305
    - cráneo y mandíbulas, 253-54, 258
- Ritmo
- cardíaco, 603
  - de zancada, locomoción y, 347-348
  - fuerza graduada e impulso nervioso, 376
- Rodar, 322
- Rodentia (roedores), 122
- crecimiento de los dientes, 501, 504
- Rombencéfalo, 639, 640
- Rotadores (músculos), 383
- Rozamiento, 142-143
- Ruido, contracción muscular y creación de sonido, 366
- Rumen, 523, 524
- Rumia, 532-533
- Rumiantes (Ruminantia), 122
- estómago, 523, 524
  - fermentación de los alimentos en, 532-533
- Saccus vasculosus, 599
- Saco(s)
- aéreo
    - abdominal, 430
    - cervical torácico, 430
  - dorsal del complejo epifisario (pineal), 681, 682
  - en aves, 430-431, 435, 441-442
  - interclavicular, 430
  - nasal, 254, 667, 672
  - aberturas, 257
  - tiburones, 671
  - torácico, 430
  - anterior, 430
  - posterior, 430
  - linfáticos, 491
  - vitelino, 166-167, 187, 189
- Sáculo, 686-687, 689, 693
- Saint-Hillaire, Geoffroy, 71
- Salamandras (urodelos), 105-106
- alimentación de, 257, 259, 281
  - almacenamiento de
    - espermatozoides, 582
  - anatomía urogenital, 545, 564, 568
  - aparato vestibular, 690
  - arcos aórticos, 456, 458
  - comportamiento de cortejo, 573
  - corazón y flujo sanguíneo, 473, 474
  - cráneo, 238, 257, 258
  - dientes, 506
  - fecundación de los huevos, 569, 573
  - genes Hox con relación al tempo de la evolución, 721
  - glándulas tiroideas y paratiroides, 590
  - larva, 423
  - locomoción
    - y postura de las patas, 345
    - y recuperación de las patas, 345, 347
  - metamorfosis, 194
  - musculatura
    - axial, 388
    - craneal y de los hombros, 390
    - hipobranquial, 395
    - pélvica, 396
    - paladar, 500
    - percepción auditiva (oído), 693-695, 696
    - sistema venoso, 465
    - surcos nasolabiales, 668, 672
    - tegumento, 216
    - vasos linfáticos, 491
  - Saliente del coronoides, 246
  - Saliva, 525
  - Salmón
    - como pez anádromo, 551e
    - médula espinal, 643
    - región cloacal y anal, 576
  - Salpa, 66
  - Saltamontes, tamaño corporal y salto, 127
  - Salto, mecanismos de, en el perro, 710
  - Sangre, 177, 446
    - anfioxo, 66
    - circulante (periférica), 446
    - desarrollo embrionario, 450, 451
    - exceso de nitrógeno en, 440e  - flujo de
    - en el corazón, 484-485
    - en el hígado, 572
  - hemodinámica de la
    - circulación, 447-448
    - periférica (circulante), 446
    - regulación ácido-base (del pH), 437-438
  - Sapo. Véase Ranas.
  - Sarcolema, 366
  - Sarcómeros, 367
    - contracción muscular y, 370  - Sarcopterigios, 81, 96, 99-101, 102
  - actinistios (celacantos), 44e, 100 (Véase también Latimeria)
  - dipnoos (Dipnoi), 100-101, 102
  - esqueleto axial, filogenia, 302-303, 304, 305
  - filogenia
    - del cráneo, 253-254, 257
    - del esqueleto apendicular, 329, 330
  - Sartorius, músculo, 391
  - Saurisquios (Saurischia), 112, 115
  - Saurópodos, 112
  - Saurópsidos (Sauropsida), 106, 107, 108-116
    - mesosaurios, 108, 109
    - reptiles, 108-116 (Véase también Reptiles [Reptilia])  - Sauropterigios (Sauropterygia), 110, 111
  - SCUBA, buceo, 440-441e
  - Sebo, 223
  - Sección transversal fisiológica del músculo, 376
  - Secretina, 604
  - Segmentación,
    - como concepto morfológico, 16-17
    - del huevo, 48-49, 161-164
    - acumulación de vitelo y modelos de, 161t
    - discoidal, 161, 163
    - en anfibios, 162
    - en anfioxo, 161, 162
    - en mamíferos, 163
    - en peces, 162, 163
    - en reptiles y aves, 162
    - espiral, 48-49, 50
    - frente a radial, 50
    - estados de, en los cinco grupos de cordados, 162
    - holoblástica, 161, 162
    - meroblástica, 161
    - resumen del, 164
    - radial, 48-50
    - metamería, 16
  - Segmento vertebral, 290
  - Selección natural como mecanismo de la evolución, 4, 7-9
  - Semejanzas, como concepto morfológico, 14-15
  - Semen, 556
  - Semimembranosus, músculo, 392
  - Semitendinosus, músculo, 392
  - Senectud (vejez), 159



- Seno  
 urogenital, 538, 575  
 derivados embrionarios de,  
 en los mamíferos  
 placentarios, 579  
 venoso, 450  
 anfióxico, 66, 68  
 central, enteropneustos, 57
- Seotomaxilar, hueso, 242, 243t
- Separación de flujos, 143
- Septo (septum), 17  
 horizontal, 292, 293, 385, 387  
 interauricular (interatrial), 471  
 interbranquial, 247, 409  
 interventricular, 471  
 posthepático, 427  
 subpalio, 654, 655  
 tracto olfativo, 667  
 transverso, 191, 193
- Serie(s) (huesos dérmicos)  
 del paladar, 242, 243t  
 faciales, 242, 243t  
 mandibulares, 243t  
 orbitarias, 242, 243t  
 temporales, 242, 243t
- Serosa, 191, 515
- Serpientes (ofidios), 111  
 agitación de la lengua y olfato,  
 670, 673  
 aparato vestibular, 690  
 cloaca, 577  
 columna vertebral y vértebras,  
 310, 311  
 cráneo, 262, 264-265, 266, 284  
 deglución de las presas, 264-  
 265, 284, 511  
 genes *Hox* y tempo de la  
 evolución, 721,  
 722  
 golpe, 267e  
 hemipenes, 571, 574  
 inyección de veneno por, 369e  
 nervios craneales, 626  
 ojo y fotorrecepción, 686-687e  
 percepción auditiva (oído), 695  
 picadura, 41, 43, 267e, 711  
 receptores de infrarrojos  
 (termorreceptores  
 ), 684  
 tubo digestivo, 522  
 venenosas, 449  
 glándula del veneno, 525  
 evolución en mosaico, 717,  
 718  
 piel de, 267e  
 inyección del veneno por,  
 369e  
 ventilación de los pulmones,  
 426-427, 429
- Serratus, músculos, 391
- Shock hiposensitivo, 449
- Simetría, como concepto  
 morfológico, 16  
 bilateral, 16  
 radial, 16
- Simpson, G. G., 22-23, 27
- Sinápsidos (Synapsida), 116-123,  
 333  
 cráneo, 107, 267-275  
 mamíferos, 120-123  
 pelicosaurios, 117, 119  
 relaciones filogenéticas, 119  
 terápsidos, 117-121, 267, 271
- Sinapsis, 620, 621
- Sinaptículos, cefalocordados, 65
- Sinartrosis, 183
- Sincondrosis, 184
- Sindesmosis, 184
- Sinergistas, músculos, 381
- Sínfisis, 184  
 mandibular, 184, 243  
 peces, 328
- Sinostosis anquilosada, 184
- Sinsacro, 310, 311
- Sintrofoblastro  
 (sincitiotrofoblas-  
 to), 189
- Sinusoides hepáticos, 460, 526,  
 527
- Sirenios (manatí), 122
- Sistema  
 adrenérgico, 635  
 control del sistema nervioso  
 autónomo por,  
 635  
 auditivo, 688-98. (Véase también  
 Oído)  
 anatomía del oído, 688-689,  
 691, 692  
 evolución del oído, 696-698  
 funciones del oído, 689-696  
 autónomo  
 craneal, 635  
 entérico, 635  
 cardiovascular, 446-489  
 arterias, venas y capilares,  
 446-449  
 circulación sencilla y doble,  
 449-450  
 corazones, 450-453, 467-481  
 desarrollo embrionario, 450-  
 453  
 filogenia, 451-467  
 microcirculación, 448-449  
 ontogenia de la función del,  
 485  
 requerimientos ambientales  
 y diseño del, 481-  
 489  
 sangre, 446  
 circulatorio, 445-495  
 anfióxico, 66-67, 68, 69  
 básico de los vertebrados,  
 454  
 colaboración con el sistema  
 respiratorio, 406-  
 408  
 enteropneustos, 57  
 sistema cardiovascular de los  
 cefalocordados,  
 65-66, 67. (Véase  
 Sistema  
 cardiovascular)  
 sistema linfático, 445, 489-  
 492  
 visión de conjunto, 492-493  
 cladista de clasificación de los  
 cordados, 737  
 colinérgicos, 635  
 control del sistema nervioso  
 autónomo por,  
 635  
 de intercambio, 154  
 de la línea lateral, 89, 103, 648,  
 685-686, 688  
 tetrápodos, 256  
 de referencia cartesiano  
 rectangular, 137
- de vasos venosos sistémicos,  
 460-462
- digestivo, 496-537  
 canal alimentario (tubo  
 digestivo), 513-  
 524  
 cavidad bucal, 497-510  
 componentes, 497-528  
 control endocrino de la  
 digestión, 604,  
 605, 615, 616  
 faringe, 510-512  
 formación en el embrión,  
 497, 498  
 función y evolución, 528-  
 535  
 glándulas digestivas  
 accesorias, 524-  
 528  
 introducción, 496-97  
 regulación ascendente y  
 descendente,  
 536  
 vertebrados, 497  
 resumen, 535-536
- endocrino, 585-617  
 ambiente y, 614-615  
 coordinación, 605-615  
 efectos sobre el color de la  
 piel, 230, 231  
 evolución, 615-616  
 órganos del, 585-605  
 tejidos y secreciones del, en  
 mamíferos, 586t  
 visión de conjunto, 616-  
 617
- excretor  
 cefalocordados (anfióxico),  
 69-70  
 enteropneustos, 56, 57  
 pterobranquios, 58
- internacional de unidades (SI),  
 727-229
- límbico, 651  
 asociación funcional de las  
 partes del sistema  
 nervioso central,  
 658-659  
 componentes anatómicos,  
 659
- linfático, 446, 489-492  
 circulación y nódulos  
 linfáticos, 490  
 forma y función, 491-492  
 reptiles, 492  
 tejido, 490, 491  
 vasos, 489-490
- linneano de clasificación de los  
 cordados, 734-  
 736
- métrico, 136
- muscular 365-405  
 anatomía comparada del,  
 387-401  
 función, 371-384  
 introducción, 365-366  
 organización, 366-370  
 origen embrionario, 384-387  
 panorámica del, 401-405
- nervioso, 618-662  
 autónomo (SNA), 622,  
 633-638  
 control adrenérgico y  
 colinérgico, 635
- divisiones  
 anatómicas, 635-638  
 funcionales, 634t,  
 635  
 espinal, 635  
 mamíferos, 635-638  
 neurotransmisores, 635  
 peces, 635, 637  
 tetrápodos, 638  
 visión de conjunto, 637
- células neurosecretoras, 599,  
 621
- central (SNC), 618, 638-  
 660  
 asociación funcional de  
 las partes del,  
 658-660  
 coordinación de los  
 músculos, 380  
 embriología, 639, 640,  
 641-642  
 encéfalo, 643  
 médula espinal, 639-643  
 transmisión desde los  
 receptores  
 sensoriales, 663
- conexión con el sistema  
 endocrino, 614
- divisiones, 618
- enteropneustos, 57
- larva de los urocordados, 60  
 neurología y estudio de los  
 daños en el, 650e
- parasimpático, 634  
 mamíferos, 636  
 neurotransmisores, 635  
 órganos y actividades  
 asociadas, 634t
- periférico (SNP), 618, 621-  
 638  
 evolución, 630-631  
 funciones, 632-638  
 nervios  
 craneales, 623-630  
 espinales, 622-623,  
 624  
 reflejos espinales, 632-  
 633  
 tipos de neuronas, 621,  
 622
- simpático, 634  
 mamíferos, 636  
 neurotransmisores, 635  
 órganos y actividades  
 asociadas, 634t  
 tipos de células, 618-619  
 transmisión de la  
 información,  
 619-621  
 visión de conjunto, 660-661
- octavolateral, 630
- olfativo  
 embriología, 667, 670  
 filogenia, 667-668, 671, 672  
 forma y función, 669, 672
- porta, 454
- renal, 461-462, 463
- pulmonar, vasos venosos, 462-  
 463
- queratinizante, 213
- reproductor, 556-583  
 cloaca, 572-576, 577, 578  
 desarrollo embrionario, 556-  
 560



- enteropneustos, 57  
estructura en mamíferos, 556, 557  
femenino, 557, 559-565, 580  
canguro rojo, 608-609  
ciclos ovárico y uterino en humanos, 608  
conductos genitales, 560-562  
coordinación endocrina, 605-612  
formación del embrión, 556-570  
maduración del folículo ovárico en los mamíferos, 606, 607  
marsupiales, 580  
ovario, 560, 561, 562r  
oviducto, 562-563  
píldora anticonceptiva, 607e  
test del embarazo, 612e. (Véase también Embarazo)  
útero, 190, 191, 563-565, 580  
función y evolución, 578-81  
masculino, 557, 559, 565-576, 582  
castración, consecuencias de, 610-611e  
cloaca, 572-575, 577, 578  
conductos genitales, 565-568, 569, 570, 571  
coordinación endocrina, 605-606  
desarrollo embrionario, 556-560  
espermatogénesis, 565, 566  
fertilidad y potencia, 578-579  
órganos copuladores, 568-572, 573, 574, 575, 576  
testículos, 565, 566, 567  
vejiga urinaria, 577-578, 581  
respiratorio, 406-444  
agnatos, filogenia, 417-418  
anfibios, filogenia, 423-426, 428e  
aves, filogenia, 430-436  
cooperación con el sistema circulatorio, 406-408  
elasmobranquios, filogenia, 419-420, 421  
en ballenas, 424e  
en peces, visión de conjunto, 420-423  
evolución de los órganos del, 437-442  
forma y función, 432-437  
introducción, 406-409  
mamíferos, filogenia, 427-430, 432, 433  
mecanismos de ventilación, 414-417  
órganos, 409-413  
peces óseos, filogenia, 420, 421  
reptiles, filogenia, 426-427, 429, 430  
reticular, 651  
somatosensorial, 638  
urinario, 538-556  
evolución, 555-556  
riñón  
desarrollo embrionario, 540-543  
estructura en mamíferos, 538-540  
filogenia, 544-546  
función y estructura, 546-555  
urogenital, 538-584  
en las hembras  
de los teleosteos, 563  
de los tetrápodos, 564  
introducción, 538  
sistema reproductor, 556-583  
urinario, 538-556  
terminología, 559  
visión de conjunto, 583  
Sistemática  
filogenética (cladismo), 24-25  
tradicional, 24  
Smith, Homer, 82  
sobre el origen de los vertebrados y la vida terrestre, 555-556  
sobre los riñones, 553e  
Smith, J. L. B., 44e  
Solenocitos, anfióxico, 69  
Sóleo, músculo, 393  
Somatopleura, 165-166  
Somatostatina, 597  
Somitómeros, 166  
origen de los músculos y, 384  
Somitos, 166  
origen de los músculos y, 384  
Sonido. (Véase también Vocalizaciones; Sistema auditivo; Oído)  
discriminación de frecuencias, 696  
distribución del, a través del caracol, 701  
transmitido por el suelo, 693  
Sphenodon (tuatara), 108, 111, 682  
anatomía urogenital, 564, 570  
aparato vestibular, 690  
cloaca, 575  
cráneo, 260, 263  
gastralía, 294  
muscultura axial, 389  
Striatum, 654-655, 658  
Subescapularis, músculo, 391  
Submucosa, 513  
Subpalio, 654-658  
Sudor, 223, 224  
Suela (casco), 226  
Suma de la información, 621  
Superficie  
apical, 174  
libre, 174  
oclusal, dientes, 500  
septal, 423  
Supervivencia de unos pocos, 4  
Supinador (músculo), 383  
Supracleito, 328  
Supracoracoideo, músculo, 391  
aves modernas, 401  
evolución, 400  
Supranguales, huesos, 243  
Supraoccipitales, huesos, 243  
Suprarrenal, 593  
Supraspinatus, músculo, 391  
Supratemporales, huesos, 242, 243r  
Surco  
branquial, 511  
cefalocordados, 65  
corteza cerebral, 653  
epibranquial, 56  
nasolabial, 668, 672  
primitivo, 168  
reticular, 533  
Surfactante, 414  
Suspensión mandibular  
anfióstica, 214  
craneostílica, 241  
euautostílica, 240  
hiostílica, 241  
metautostílica, 241  
Suspensorio, 240, 253, 255  
Sustancia  
blanca, médula espinal, 639, 643  
fundamental, 177  
negra, 658  
tóxicas  
digestión, 535  
en glándulas venenosas, 216-217e  
en piel de ranas, 216-217e  
en plumas de aves, 219  
Sustentación, 352, 355-360  
aerodinámica de la, 357  
circulación aerodinámica y, 355, 357  
plumas y, 352, 353  
vórtices aerodinámicos, resistencia y, 356, 358  
Suturas, 184  
Tabulares, huesos, 242, 243r  
Tálamo, 643  
dorsal, 650  
integración de la información visual y función del, 680-681  
Taliáceos (Thaliacea), 64, 66  
Tallo (eje) metapterigio, 328  
Tallo cerebral, 643  
Tamaño corporal, 74  
consecuencias, 134, 135  
diseño de las extremidades y, 131  
en ambientes fluidos, 143  
gravedad y, 128, 134  
influencia sobre el diseño, 128  
el funcionamiento, 127  
locomoción y, 127, 349, 350r  
metabolismo y, 130  
rangos de magnitud, 126  
relaciones entre la longitud, el volumen, la superficie, la masa y el, 128-130  
Tapetum lucidum, 673  
Taquicardia, 467  
Tarsales, 333  
Taxón, 23  
artificial, 23  
y natural, 23  
natural, 23, 25  
Taxonomía, como herramienta analítica, 39  
Teca, 606  
Tecodontos, 112  
Tectónica y formación de fósiles, 34  
Tectum, 643, 648, 650  
función en amniotas, 653  
Tegmento, 643, 648  
área pretecal, 681  
Tegumento, 209-233  
características generales del, 210-213  
color del, 230e  
de los peces, 213-215  
de los tetrápodos, 216-225  
derivados, 211  
dermis, 209, 210-211  
epidermis, 209, 212-213  
especializaciones del, 210, 225-230  
filogenia, 213-224  
origen embrionario, 210, 211  
panorámica, 230-232  
respiración cutánea en anfibios, 410, 413, 423  
Tejido, 174  
adenocortical, 591  
adiposo, 177  
conjuntivo, 174, 177-179  
(Véase también Sangre; Hueso)  
categorías de, 177  
especial, 178-179  
general, 177  
cromafín (cuerpos cromafines), 591, 591  
diana, 585  
respuestas de, 614  
epitelial, 174-177  
formación (histogénesis), 174  
hemopoyéticos, 178  
linfoide, 178  
mieloide, 178  
muscular, 174, 368. (Véase también Célula muscular)  
nervioso, 174  
respuesta del, a estrés mecánico, 147-152  
Telencéfalo, 643, 651-154  
asociaciones funcionales del sistema nervioso central, 658  
desarrollo embrionario, 655  
evolución de los hemisferios cerebrales, 656  
terminología de las partes del, 654, 655r  
Teleosteos (Teleostei), 98, 99  
acantodios, 96  
aparato vestibular, 690  
arcos aórticos, 456  
cola, 2  
conductos urogenitales, 568  
corazón, 470  
epífisis, 683  
fresa, 572



- intercambio por  
 contracorrientes  
 en la larva, 410,  
 413
- ojo, 677, 678  
 osteictios, 96-101 (Véase  
 también  
 Osteictios)
- ovarios y oviductos, 561  
 producción de esperma, 567  
 relaciones filogenéticas, 97  
 sistema  
 nervioso autónomo, 637  
 urogenital, 563, 567
- tejido adrenal, 592  
 vejiga urinaria en el embrión,  
 581
- ventilación de las branquias,  
 420
- Telodóntidos, 89  
 Telodonto, 91  
 Temnospóndilos, 102, 307, 308
- Temporal  
 hueso, 268, 274  
 músculo, 397
- Tendón(es), 370  
 central del diafragma, 193, 427
- Tenia, segmentación corporal de, 16
- Tennyson, Alfred, Lord, 496
- Tensión muscular  
 activa, 375  
 pasiva, 374  
 por compresión, 145  
 total, 374
- Tensor fascia latae, músculo, 391
- Tentáculos velares, cefalocordados,  
 66, 67
- Teoría  
 compuesta sobre el origen de las  
 mandíbulas, 239,  
 240  
 cursora sobre el origen del  
 vuelo, 360, 361  
 de las energías nerviosas  
 específicas, 666  
 de los modelos de sensación,  
 666  
 del arco-branquial sobre el  
 origen de las  
 aletas pares, 322,  
 323  
 del pliegue-aleta para el origen  
 de las aletas  
 pares, 323, 324,  
 325  
 seriada sobre el origen de las  
 mandíbulas, 239,  
 240  
 sobre el origen del vuelo del  
 atrapa insectos,  
 360, 361
- Terápsidos (Therapsida), 117, 119  
 cinodontos, 118-120  
 cráneo, 267  
 locomoción en, 345, 347  
 mamíferos, 120-123  
 radiación de los, 271  
 regionalización de la columna  
 vertebral en, 317
- Tercer ojo, 682, 683
- Teres, músculo  
 mayor, 391  
 menor, 391
- Térios (Theria), 120  
 radiación, 123
- Terminación nerviosa  
 asociada, 665  
 encapsulada, 665  
 libre, 664  
 ramificada, 664
- Términos griegos y latinos, 730-733
- Termorreceptores, 684
- Terópodos, 112, 115
- Testículos, 565  
 aves, 571  
 espermatogénesis, 565, 566, 567  
 hormonas secretadas por, 586t
- Testosterona, 565, 603
- Testudines, 109. (Véase también  
 Tortugas y  
 galápagos)
- Tetilla, 224
- Tetrápodos, 81, 84, 101-106  
 acuáticos, adaptaciones del  
 esqueleto  
 apendicular en,  
 343  
 amniotas, 106-123  
 anatomía urogenital, 564, 569,  
 570  
 anfibios (Lissamphibia), 105,  
 106. (Véase  
 también Anfibio)
- cavidad bucal, 499  
 conductos genitales, 562, 564,  
 566-568, 569,  
 570, 571
- derivados de los arcos  
 branquiales en,  
 241t
- desarrollo embrionario  
 de las patas de, 324-325, 326  
 de las vértebras de, 297,  
 298, 299
- esqueleto  
 apendicular, filogenia, 330-  
 336  
 axial, filogenia, 303-310  
 esternón, 295  
 filogenia  
 del cráneo, 256-257, 258,  
 259  
 del riñón, 545-546  
 hipófisis, 600, 601  
 lengua y transporte intrabucal  
 del alimento,  
 509, 510  
 lepospóndilos, 104  
 líquido cefalorraquídeo y  
 meninges, 641,  
 642
- musculatura  
 apendicular, 390-396  
 axial, 388, 389, 390  
 órganos olfativos, forma y  
 función, 669, 672
- orígenes embrionarios de los  
 músculos  
 poscraneales, 384
- paladar, 500  
 percepción auditiva (oído), 692-  
 693  
 primitivos, 102-104  
 ranas (anuros), 106. (Véase  
 también Ranas y  
 sapos)
- relaciones filogenéticas, 103  
 salamandras, 105106  
 sistema  
 nervioso autónomo, 638
- respiratorio y circulatorio,  
 408
- tegumento, 216-224  
 tubo digestivo, 521-524  
 vértebras, evolución de, 305
- Tetrayodotironina (T<sub>4</sub>), 585
- Thacher, K., 323-324
- The Origin of Species (Darwin), 9
- Thompson, D'Arcy, 132
- Tibialis anterior, músculo, 391
- Tiburón, 95  
 aletas, 321  
 alimentación en, 252  
 aparato vestibular, 690  
 arcos aórticos, 457  
 branquias y ventilación  
 branquial, 419  
 cavidad bucal, 499  
 conductos urogenitales, 568  
 corazón, 470  
 cráneo, 250-253  
 derivados de los arcos  
 branquiales en,  
 241t  
 dientes, 506  
 encéfalo, 648, 652, 655  
 epífisis, 683  
 esqueleto  
 apendicular, 327, 328  
 axial, 301  
 glándulas rectales y regulación  
 de los niveles de  
 sales, 554  
 mandíbula embrionaria,, 239  
 médula espinal, 643  
 musculatura  
 branquiométrica, 403  
 cefálica, 404  
 craneal, 385, 386  
 de los hombros, 395  
 extrínseca del ojo, 386  
 pélvica, 396  
 nervios craneales, 403, 627, 629  
 ojo, 677  
 oviductos, 561  
 piel, 214  
 región cloacal y anal, 576  
 sacos nasales, 671  
 secuencia muscular en, 382  
 sistema  
 circulatorio 454  
 venoso, 465  
 tracto digestivo, 520  
 ventilación, 419, 420
- Tiempo, concepto de, 135  
 geológico, 29
- Tiflosol, 518
- Tímpano, 106, 688
- Tiroglobulina, 587
- Tiroides, 52, 585-89  
 desarrollo embrionario en  
 mamíferos, 588  
 estructura y filogenia, 585-587  
 función, 587-589  
 hormonas secretadas, 587t  
 localización, en anfibios, 590  
 mamíferos, 587  
 vertebrados, 588
- Tirotropina, 587, 601
- Tiroxina (T<sub>4</sub>), 585
- Tobillo,  
 arcosaurio, 340  
 articulaciones, 336, 340  
 evolución,  
 huesos, 336, 340
- patrones de desarrollo, 204  
 tecodonto, 112
- Todo o nada, contracción muscular  
 excitación como,  
 376
- Tono muscular, 665
- Topo, membrana fetal, 192
- Torsión, 139  
 columna axial y, 300
- Tortugas y galápagos, 109-110  
 caparazón, 228, 229, 294, 296  
 cloaca, 577  
 corazón, 475, 477  
 de los escamosos, 474-475,  
 476, 477  
 cráneo, 260, 262  
 cuerpo, sección transversal de,  
 310  
 embrión, 200  
 esqueleto, 310  
 islas Galápagos, 8  
 sistema venoso, 466  
 ventilación, 427, 430
- Trabajo, 137
- Trabeculado, 467
- Trabéculas (hueso), 151, 180, 467  
 condrocraáneo, 235, 237
- Tracto(s)  
 del pelo, 223  
 espinoencefalicos, 643  
 espinoencefalicos, 643, 661  
 gastrointestinal (tracto GI),  
 497. (Véase  
 también Tubo  
 digestivo)
- como órgano endocrino,  
 603, 604, 614,  
 614  
 vascularización, 520
- nervioso, 619  
 ascidias, 60  
 ascendentes, 642, 645, 646t  
 corticoespinal, 643  
 descendentes, 643, 645,  
 646t  
 espinales, 642-643, 645, 646  
 ascendentes, 642-643,  
 645, 646t  
 descendentes, 643, 645,  
 646t  
 espinoencefalico  
 lateroventral,  
 643  
 olfativo, 667, 668, 669  
 piramidal, 661  
 rubroespinal, 643  
 tectoespinal, 643  
 reproductivos, 558
- Tráductor, 664
- Tragado, 280  
 en serpientes, 264-265, 284,  
 511
- Transferencia de calor, sistema  
 cardiovascular y,  
 487, 488, 489
- Transición entre el golpe eficaz y el  
 de recuperación,  
 vuelo y ala, 352,  
 354
- Transporte de los alimentos en la  
 boca, 509, 510
- Transversospinalis, grupo de  
 músculos, 389
- Trapezio, músculo, 391
- Traquea, 409



- Trayectorias de estrés en el hueso, 151
- Triceps, músculo, 391
- Tripsina, 527
- Triyodotironina (T<sub>3</sub>), 586, 612
- Trofoblasto, 163
- Trombo, 446
- Trompa  
de Eustaquio, 688  
infundíbulo, 559
- Tronco  
aórtico  
derecho, 474  
izquierdo, 474  
arterioso, 467  
enteropneustos, 55  
pulmonar, 474
- Trote (paso diagonal) 342, 344, 349
- Trucha  
mecánica de fluidos y  
alimentación, 711  
poder de acomodación de la  
vista, 679
- Tubérculo, 292
- Tubo(s)  
digestivo, 497, 513-524  
cloaca, 518  
como órgano endocrino  
secundario, 603  
de las lampreas, 521  
de los tetrápodos, 521-524  
diferenciación embrionaria,  
514, 515  
esófago, 515  
especializaciones del, 518,  
519, 520  
estómago, 515, 516  
histología de la mucosa, 517  
intestino, 516-518  
organización general, 513  
peces, 520-521  
vascularización del tracto  
gastrointestinal,  
520  
endocárdicos, 450  
neural, 164, 169  
diferenciación del  
mesodermo y,  
165  
pericardial, 297, 299
- Túbulo(s)  
colector, 539  
contorneado distal, 40  
contorneado proximal, 540  
intermedio, 540  
mesonéfricos, 543  
metanéfricos, 542, 543  
nefrídiano. (Véase Nefrona  
[túbulo nefrítico])  
anfioxo, 69  
pronéfricos, 542-543  
rectos, 556  
semínferos, 556  
urinífero, 539
- Túmulos transversales, 368
- Túnica, 59, 60, 63  
adventicia, 446  
albugínea, 556  
íntima, 446  
media, 446
- Tunicados, 59. (Véase también  
Urocordados  
[Urochordata])
- Tunicina, 60
- Turbinados, 268, 488
- Turbinal (cornete), 668
- Ubre, 224, 225
- Ultraplancton, 63
- Ungulados, 122
- Unidad  
de referencia, 136  
etmoidea, 254  
motora, 376  
respiratoria, 419
- Unión miomuscular, 60
- Uña, 225
- Uréter, 539
- Uretra, 539  
cavernosa, 572
- Uricotelismo, 546, 548
- Urocordados (Urochordata), 49,  
58-64  
ascidias (jeringuillas de mar),  
59, 60-61  
larváceos (apendicularios), 61-  
64, 65  
taliáceos, 64, 66
- Urodelo (Caudata), 105-106.  
(Véase también  
Salamandra)
- esternón, 295  
sistema venoso, 465
- Urodeo, 522, 575, 577
- Urotelismo, 546, 553
- Útero, 563-565  
bicorne, 575, 580  
doble, bipartito, bicorne y  
simple, 575, 580  
implantación del embrión, 189,  
191, 556  
simple, 575, 580
- Utrículo, 686-687, 689
- Úvea, 673-674
- Vaca, fermentación en el tubo  
digestivo  
anterior, 533
- Vagina, 565
- Vaina del pelo, 222
- Vallécua, 512
- Válvula(s)  
auriculoventriculares (AV), 468  
bulbares, 470  
del cono arterial, 467  
espiral, 472, 518, 519, 520  
ileocólica (válvula ileocecal),  
516  
nasal interna, 425  
oral, larva de los anfibios, 425  
semilunares, 470, 472  
sinoauriculares  
(SA), 468  
unidireccionales, venas, 448
- Varanus, hemodinámica en, 478-  
480
- Varicela, 625e
- Vasoconstricción, 447
- Vasodilatación, 447
- Vasopresina, 600, 602
- Vasos  
alantoideos, 187  
deferentes (conductos  
deferentes), 556.  
(Véase también  
Conducto  
arquínfrico)
- dorsales, 57
- linfáticos, 489-490, 520  
lumbares, 490  
salamandras, 491, 492  
subclavios, 490  
torácicos, 490  
yugulares, 490
- rectos, 522
- sanguíneos, 446  
anfibios, 463-466  
anfioxo, 66-67, 68  
aves, 466  
coronarios, 467  
en enteropneustos, 57
- ventrales, 57  
filogenia, 455-460  
mamíferos, 466, 467  
peces, 463, 465  
principales, en vertebrados,  
465-467  
reptiles, 466  
rete mirabile, 42, 423  
sistema pulmonar, 462-463  
sistémicos, 460-462  
umbilicales, 188  
venosos, 460-466
- vitelinos, 187
- Vastus, músculo, 391
- Vectores, 137, 138
- Vejez (senectud), 159  
músculos y, 401
- Vejiga(s)  
gaseosas, 144, 409-410  
evolución, 411  
peces, 409-410, 421-423  
respiratorias, 410  
surfactantes, 414
- natatoria, 96, 144, 410, 421,  
422
- bichir, 99  
detección de sonidos por,  
423  
urinaria, 539, 577-78  
equilibrios salino e  
hídrico y papel  
de, 555  
evolución, 581
- Velosidades intestinales, 516, 517
- Velo  
agnatos, 417  
cefalocordados, 66, 67
- Velocidad, 136  
de acortamiento del músculo,  
377-378, 379  
de los fluidos, 143  
diseño de las patas anteriores,  
380  
frente a resistencia, 140, 379  
fuerza contra, 140, 379
- Vena(s), 446, 448  
abdominal  
lateral, 454, 460  
ventral, 460, 466  
ácigos, 466  
braquial, 460  
cardinal(es), 66, 68, 454, 460  
anterior (precardinal), 66,  
68, 454, 460  
común, 454, 460  
posterior (poscardinal), 66,  
68, 545, 460  
anterior y posterior del  
anfioxo, 66, 68  
corporales generales, 462, 464  
desarrollo embrionario en  
mamíferos, 464
- filogenia, 460-466  
hepáticas, 460  
ilíaca, 460  
lingual, 463  
porta  
hepática, 454, 460, 463  
renal, 454  
poscava (vena cava posterior),  
454  
precava (vena cava anterior),  
454  
principales, 463  
pulmonares, 463  
subcardinales, 462  
subclavia, 454, 460  
subintestinal, 460, 463  
supracardinales, 462  
umbilical, 485  
válvulas unidireccionales, 448  
vitelinas, 460  
yugular, 463  
externa, 463  
inferior, 463  
interna, 463
- Veneno, shock hiposensitivo por,  
449
- Ventaja  
mecánica, 140  
de la palanca, 379
- Ventana, 106-108, 242, 243r  
en amniotas primitivos, 259-  
260, 261  
oval, 689, 692  
redonda, 689, 692  
temporal, 107  
cráneo, 260, 261
- Ventilación, 408. (Véase también  
Respiración)
- aérea, 415-416  
bomba bucal, 415, 416  
bomba de aspiración, 416,  
417  
bidireccional (en oleadas), 409  
cilios y, 414  
de choque (ram), 414, 420-421  
en el agua, 414-415, 417-423,  
437  
en el aire, 415-417, 421, 423-  
430, 437  
evolución de los órganos  
respiratorios,  
438-439  
locomoción y ciclos rápidos,  
432  
perfusión y tasa de, 434, 436  
transferencia de gases, 432-437  
unidireccional, 408  
y bidireccional, 408, 409
- Ventrículo, 450, 639
- Vénulas, 446, 447
- Vértebra, 81, 82, 290-292  
atlas, 268, 309  
axis, 309  
centro (cuerpo) de la, 290-292,  
293  
cervicales, 309  
de amniotas, 308-310  
de los embolomeros, 290  
de vertebrados acuáticos, 317  
embolomera, 290  
esteroespóndila, 291, 307  
forma función y diseño de, 313-  
315  
formación embrionaria, 296,  
297, 298



- lepospóndila, 291, 303  
 raquitoma, 290, 307  
 regiones de la columna vertebral y, 290  
 serpiente, 310, 311  
 tetrápodo, 303-310  
 tipos de, 291  
 Vertebrado(s), 80-124  
 agnatos, 84-92  
 aparato vestibular, 690  
 cabeza (cráneo), 92e  
 calcicordados y, 84  
 clasificación, 84  
 derivados de las bolsas faríngeas, 511  
 dientes especializados en los vertebrados inferiores, 505, 506, 507  
 diseño corporal (Véase Diseño corporal)  
 diversidad, 81  
 encéfalo, 646, 647, 648-649, 651, 652, 656  
 estómago, 521  
 eurihalinos, 553  
 evolución, 22, 555-56. (Véase también Evolución)  
 fósil, 86-92  
 gnatóstomados, 92-95  
 islotes pancreáticos, distribución, 596  
 nervios craneales, 627  
 neuronas de los principales grupos, 547  
 órganos sensoriales. (Véase Órganos sensoriales)  
 orígenes, 82-83, 555-556  
 ovíparos, 161  
 respiración cutánea, 412  
 secreciones tiroideas, 588  
 sistema, circulatorio. (Véase Sistema circulatorio)  
 digestivo, 497. (Véase también Sistema digestivo)  
 endocrino (véase Sistema endocrino)  
 nervioso. (Véase Sistema nervioso)  
 respiratorio. (Véase Sistema respiratorio)  
 urogenital (Véase Sistema urogenital)  
 tejidos adrenales, 592-593  
 teleostomía, 96-101  
 término, 92e  
 terrestres, diversidad de, 118  
 variaciones del estómago y el intestino en los vertebrados inferiores, 519  
 vivíparos, 161  
 Vertebrata, 49. (Véase también Vertebrado)  
 Vesícula  
 biliar, 526, 604  
 cardíaca, enteropneustos, 57  
 óptica, 674  
 pulsátil, 57  
 seminal, 556  
 sensorial, ascidias, 60  
 Vestíbulo, saco nasal de los reptiles, 668  
 Vibras, 120, 223  
 Vientre (gaster), del músculo, 369  
 Viscerales, músculos, 366  
 Viscosidad de los fluidos, 143  
 Visión  
 acomodación, 155, 156, 674, 676-677, 678, 679  
 binocular, 155, 679, 680  
 en el aire y en el agua, 155, 156, 678  
 estereoscópica, 679, 680  
 fotorrecepción, 678-679  
 función del tectum del mesencéfalo en la, 648, 650  
 integración de la información visual y desarrollo de la vista, 680, 681, 682  
 monocular, 155, 679, 680  
 binocular y estereoscópica, 155, 679, 680  
 ojo y, 673-675  
 percepción de la profundidad, 155-156, 679-680  
 Vitamina D, 230e  
 Vitelogenina, 159  
 Vocalizaciones  
 humanos, 504e  
 ranas, 426, 428e  
 Volumen  
 de ventilación, 409  
 relaciones entre tamaño, longitud, superficie, masa y, 130-131  
 Vómer, hueso, 243  
 Vomerolfato, 670  
 Vomerolores, 670  
 Von Baer, Kart Ernst, 198  
 Vórtices, perfiles y, 356, 358  
 Vuelo, 351-60  
 aerodinámica del, 220, 221, 353-355, 357, 358, 359  
 diseño del ala y, 355, 356  
 esqueleto y, 352-353, 354, 355  
 musculatura del, 395-396, 401  
 planeo, 356  
 plumas y, 220, 221, 352, 353. (Véase también Pluma)  
 sustentación y, 355-360  
 teorías sobre el origen del, 360, 361  
 tipos de, 353, 355, 356  
 Wallace, Alfred Russel, 7, 8  
 Warrens, 360  
 Watt, James, 137  
 Xifisternón, 294, 295  
 Xifoide, cartilago, 294  
 Xiphihumeralis, músculo, 391  
 Yeyuno, 516  
 Yugal, hueso, 242, 243e  
 Yunnanozoon fósil, 86  
 Yunque, hueso, 241, 268, 271-274, 275, 688, 692  
 Zeugopodio, 321, 325, 326  
 Ziganthro, 310, 311  
 Zigapófisis, apófisis, 292, 308  
 Zigomático, músculo, 399  
 Zigosfena, 310, 311  
 Zigoto, 159  
 Zona  
 fasciculada, 594, 594  
 fetal, corteza adrenal, 594  
 glomerulosa, 594, 594  
 pelúcida, 159, 163  
 reticular, 594, 594  
 Zonal, hueso, 179, 180  
 Zooide, 58



# Vertebrados

## Anatomía comparada, función y evolución Cuarta edición

- El libro de texto más actualizado para la asignatura de Vertebrados.
- Invita al estudiante a la reflexión crítica sobre el significado evolutivo y funcional de la morfología de los vertebrados.
- Discusiones extensas sobre anatomía comparada.
- Enfoque filogenético, con inclusión de «cladogramas» para la mayoría de los grupos de vertebrados.

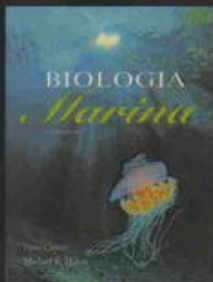
### Novedades de la cuarta edición

- ♦ Se ha incorporado una nueva sección sobre evolución-degeneración («evo-devo»), los mecanismos básicos de control que guían el desarrollo morfológico.
- ♦ Relaciona la moderna biología celular y molecular con los eslabones orgánicos que componen la cadena de la morfogénesis y la evolución (origen del vuelo; biomecánica y aerodinámica; modo y tempo de la evolución).
- ♦ Magníficamente ilustrado con figuras que incorporan nueva información.
- ♦ Al final de cada capítulo, remite a la página web de la obra, en la que se incluyen diferentes enlaces de internet relacionados con la materia.
- ♦ Dispone de OLC (*Online Learning Center*) en inglés en la dirección: [www.mhhe.com/kardong4](http://www.mhhe.com/kardong4) en la que se incluye, entre otros recursos didácticos, gran parte del material gráfico de la obra en PowerPoint.

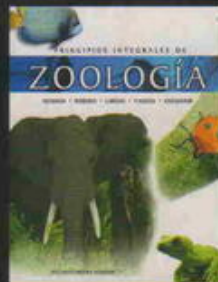
### Otros títulos de interés



BRUSCA  
ISBN: 84-4860-246-3



CASTRO (Próxima publicación)  
ISBN: 978-84-481-5941-2



HICKMAN  
ISBN: 84-481-4528-3



MOLLES  
ISBN: 84-481-4595-X

ISBN: 978-84-481-5021-1



9 788448 150211

[www.mcgraw-hill.es](http://www.mcgraw-hill.es)

The McGraw-Hill Companies