

Colección **PA SATEXTOS**

Biología y diversidad animal

Peces condriictios y actinopterigios y sus ancestros

UniRo
editora

María Florencia Bonatto

ISBN 978-987-688-479-2

e-book



Uni. Tres primeras letras de "Universidad". Uso popular muy nuestro; la Uni. Universidad del latín "universitas" (personas dedicadas al ocio del saber), se contextualiza para nosotros en nuestro anclaje territorial y en la concepción de conocimientos y saberes construidos y compartidos socialmente.

El río. Celeste y Naranja. El agua y la arena de nuestro Río Cuarto en constante confluencia y devenir.

La gota. El acento y el impacto visual: agua en un movimiento de vuelo libre de un "nosotros".
Conocimiento que circula y calma la sed.

Consejo Editorial

Facultad de Agronomía y Veterinaria
Prof. Mercedes Ibañez y Prof. Alicia Carranza

Facultad de Ciencias Económicas
Prof. Clara Sorondo

Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas
y Naturales
Prof. Sandra Miskoski

Facultad de Ciencias Humanas
Prof. Gabriel Carini

Facultad de Ingeniería
Prof. Marcelo Alcoba

Biblioteca Central Juan Filloy
Bibl. Claudia Rodríguez y Prof. Mónica Torreta

Secretaría Académica
Prof. Sergio González y Prof. José Di Marco

Equipo Editorial

Secretaria Académica: *Sergio González*
Director: *José Di Marco*
Equipo: *José Luis Ammann, Maximiliano Brito, Ana Carolina Savino,
Lara Oviedo, Roberto Guardia, Marcela Rapetti y Daniel Ferniot*

Bonatto, María Florencia

Biología y diversidad animal : peces condricios y actinopterigios y sus ancestros / María Florencia Bonatto. - 1a ed. - Río Cuarto : UniRío Editora, 2022.

Libro digital, PDF - (Pasatextos)

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-688-479-2

1. Biología. 2. Peces. 3. Educación Superior. I. Título.

CDD 597.0723

2022 © María Florencia Bonatto
Licenciada en Ciencias Biológicas
Doctora en Ciencias Biológicas
Docente e Investigadora de la Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.
Dto. de Ciencias Naturales. Fac. Cs. Ex. Fco-Qcas. y Nat.

2022 © **UniRío editora**. Universidad Nacional de Río Cuarto
Ruta Nacional 36 km 601 – (X5804) Río Cuarto – Argentina
Tel.: 54 (0358) 467 6309
editorial@rec.unrc.edu.ar
www.unirioeditora.com.ar

ISBN 978-987-688-479-2

Primera edición: *Abril de 2022*

Ilustración de tapa: Imagen de Paolo Chieselli registrada en pixabay:
<https://pixabay.com/es/illustrations/pez-mar-textura-módulo-patrón-5329386/>



Este obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución 2.5 Argentina.

http://creativecommons.org/licenses/by/2.5/ar/deed.es_AR

INDICE DE CONTENIDOS

Indicaciones generales sobre el presente material educativo	6
¿Cómo leer este material?	8
1- CHORDATA	11
2- CRANIATA	17
2.1- Origen y radiación de los craneados	17
2.2- Características de los craneados	24
2.3- El término "vertebrado", ¿es sinónimo de craneado?	25
2.4- Características de mixines	28
3- LOS "VERDADEROS" VERTEBRADOS	28
3.1- Clasificación de vertebrados	30
3.2- Características morfológicas de petromizontiformes	32
4- GNATHOSTOMATA	37
5- CHONDRICHTHYES	47
5.1- Origen y radiación de los condriictios	47
5.2- Clasificación de los condriictios	52
5.3- Características morfológicas de condriictios	57
5.4- Diferencias y similitudes morfológicas entre tiburones (Selachii) y rayas (Batomorphi).	64
5.5- Estado de conservación de especies de condriictios en Argentina	68
5.6- Conservación de condriictios	72
6- OSTEICHTHYES	77
6.1- Origen y radiación de los osteíctios	77
6.2- Clasificación de los osteíctios	78
6.3- Características morfológicas de osteíctios	82
6.4- Diferencias y similitudes morfológicas entre condriictios y osteíctios	83
7- ACTINOPTERYGII	85
7.1- Clasificación de los actinopterigios	87
7.2 - Características morfológicas de actinopterigios	88

ACTIVIDADES

Actividad 1	27
Actividad 2	28
Actividad 3	31
Actividad 4	32
Actividad 5	34
Actividad 6	36
Actividad 7	56
Actividad 8	62
Actividad 9	65
Actividad 10	66
Actividad 11	69
Actividad 12	80
Actividad 13	81
Actividad 14	82
Actividad 15	84
Actividad 16	88
Actividad 17	91
Actividad 18	92

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

104

INDICACIONES GENERALES SOBRE EL PRESENTE MATERIAL

EDUCATIVO:

El siguiente Material Educativo tiene por finalidad orientar el Proceso de Enseñanza y Aprendizaje y promover el aprendizaje autónomo de estudiantes de las Carreras de Biología, Zoología y Licenciatura y Profesorado en Ciencias Biológicas y carreras afines. Con estos fines, este material vincula información presentada en libros de textos actualizados, resultados de investigaciones presentados en diversos géneros (artículos de investigación y de divulgación científica), y propone actividades prácticas, aclaraciones y material bibliográfico de consulta, o de lectura sugerida o adicional, que facilite la comprensión de los contenidos desarrollados. Además, proporciona enlaces para acceder a sitios web de interés relacionados con diversas temáticas abordadas en este material educativo.

Las actividades presentadas incluyen búsqueda bibliográfica (en libros de textos y artículos disponibles en internet), la resolución de situaciones problemáticas y la descripción, interpretación y reelaboración de resultados de investigación.

Este material educativo fue realizado siguiendo las propuestas de la Guía de orientación para la elaboración y/o revisión de materiales escritos. Aspecto Pedagógico - Comunicacionales, elaborado por Cerdá y colaboradores (2015). Secretaría Académica - CEPEIPER, Facultad de Ciencias Económicas, Dirección de Educación a Distancia de la FCE. UNRC. Disponible en: <https://drive.google.com/file/d/1DzjHE0nkA1FLPoibzWnQkzTogbOPzvBH/view>




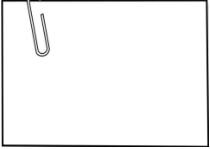

Esta guía educativa está organizada en siete partes, dentro de las cuales se presentan ejemplos de la fauna regional y su estado de conservación. En la primera parte se desarrollan contenidos relacionados con el origen, filogenia y características de los cordados. En la segunda, se presentan el origen y la diversidad de los craneados, y se desarrollan contenidos vinculados con el grupo de peces craneados con representantes actuales que carecen de mandíbulas (mixines). En la tercera parte se abordan las características de los "verdaderos vertebrados", y se desarrollan contenidos vinculados con el grupo de peces

craneados vertebrados que carecen de mandíbula, las lampreas. En la cuarta se presentan las características de los peces vertebrados que presentan mandíbulas (peces gnatostomados), con énfasis en los condriictios (quinta). En la sexta parte se desarrollan contenidos vinculados con el origen, filogenia y diversidad de osteíctios, con énfasis en el grupo de peces con aletas con radios o actinoptergios (séptima y última parte).

Las unidades didácticas son bloques temáticos con sentido propio, unitario y completo, que dan al estudiante la sensación de que se ha producido un aprendizaje profundo una vez estudiado su contenido (Córica 2010).

¿Cómo leer este material?

A lo largo de este material educativo encontrarán los siguientes íconos:

	LECTURA Material bibliográfico de consulta, lecturas sugeridas, lectura adicional.
	ACTIVIDAD Tareas, consignas, situaciones problemáticas.
	IMPORTANTE Tener en cuenta, recordatorio, destacar, atención.
	RESUMEN Extracto de las ideas principales; puntos más importantes de un tema desarrollado.
	ENLACES DE INTERES Sitios y páginas web para consultas o ampliación de información sobre temas desarrollados y/o de interés vinculados



Para la consulta y ampliación de términos y conceptos de la sistemática cladista se recomienda la lectura del libro *“Biología y diversidad animal: reconstrucción filogenética”* de Steinmann y Bonatto (2020), el cual puede ser descargado de manera gratuita, en formato pdf, ingresando al siguiente enlace: <http://www.unirioeditora.com.ar/catalogo/> e introduciendo el nombre del libro en el buscador del Catálogo Editorial de la editora UNIRIO.

OBJETIVO GENERAL: Estudiar los patrones de la biodiversidad, a través de las herramientas brindadas por la sistemática y la evolución.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Reconocer las sinapomorfías de Craniata.
- Reconocer las sinapomorfías de Vertebrata.
- Reconocer las sinapomorfías de Gnathostomata.
- Reconocer caracteres diagnósticos de Chondrichthyes (Elasmobranchii + Holocephali) y aquellos que permitan identificar los diferentes grupos monofiléticos de condriictios.
- Reconocer caracteres diagnósticos de Osteichthyes (Sarcopterygii + Actinopterygii) y aquellos exclusivos que permitan identificar a los actinopterigios.
- Conocer la fauna regional perteneciente a los grupos mencionados en los objetivos anteriores y su estado de conservación (a excepción de Sarcopterigios).
- Interpretar las relaciones filogenéticas existentes entre taxones.



A lo largo de este material educativo se va a seguir la clasificación propuesta por Montero y Autino (2018), en Sistemática y Filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna Argentina- 3° Edición, ya que es un libro actualizado sobre la sistemática y filogenia de los cordados escrito en español, que hace énfasis en los grupos con representantes actuales. Los grupos fósiles se mencionan o describen solo como complemento necesario para interpretar la historia evolutiva de los cordados. En este libro se incorporan las hipótesis de relaciones de parentesco más actualizadas y más sólidas que se conocen hasta el momento. Además, el libro incluye ejemplos de fauna regional para los diferentes grupos descriptos.

El propósito de la reconstrucción filogenética es tratar de inferir, o hipotetizar, las relaciones de parentesco o de ancestría-descendencia de un grupo de taxones a partir de un conjunto de caracteres, o estados de carácter, representativos de dichas entidades biológicas.

La reconstrucción filogenética, basada en el método comparativo, tiene un rol muy importante al momento de poner a prueba hipótesis sobre una amplia variedad de áreas de la paleontología, la ecología, la evolución y la etología.

La reconstrucción filogenética se basa en la "calidad de la semejanza" y no en la cantidad de semejanza. Según esto, el parentesco inmediato no se deduce del hecho de compartir muchos caracteres (cantidad) sino de compartir alguno/s que, además de homólogo/s, sea/n sinapomórfico/s (condición de calidad), es decir, exclusivo de los miembros de un grupo y de su ancestro común inmediato (en el que apareció por primera vez el carácter). Estas sinapomorfías definen a los grupos monofiléticos. Así, las sinapomorfías son evidencia de relaciones de ascendencia común, mientras que las simplesiomorfías, la convergencia y el paralelismo son inútiles para proveer evidencia de ascendencia común (Hennig 1966, 1968).

De este modo, la reconstrucción filogenética se ha convertido en un componente indispensable de los estudios.

La reconstrucción filogenética de un grupo en estudio constituye la manera óptima de identificar caracteres homólogos o análogos (homoplásicos), ya que, las homoplasias aumentan el número de pasos evolutivos de la hipótesis que representa el cladograma resultante, disminuyendo de ese modo la parsimonia evolutiva asumida. Aplicado a la reconstrucción de filogenias, el principio de parsimonia implica seleccionar aquel árbol filogenético que necesita menor número de cambios o pasos evolutivos (cambios en el estado de un carácter) para explicar la evolución de los caracteres estudiados (esto implica minimizar las homoplasias) (Sober 1983).

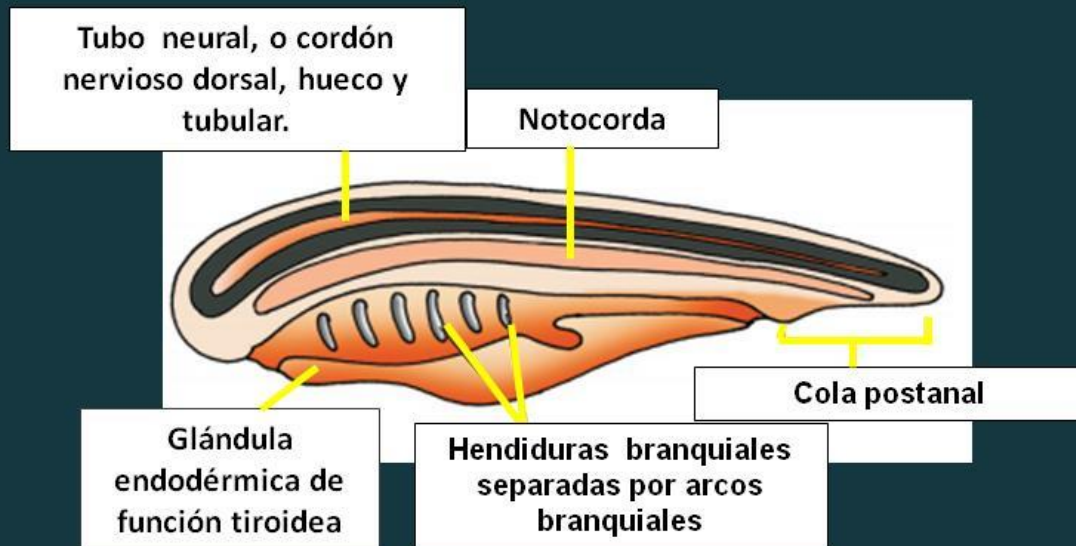
1- CHORDATA

Los cordados (Chordata), con más de 65.000 especies descritas hasta la actualidad, se encuentran dentro del gran grupo de los deuterostomados enterocélicos y son, probablemente, uno de los grupos de metazoos más complejos y diversificados del planeta.

Los cordados se caracterizan por compartir una serie de características morfológicas derivadas que definen al grupo, y que debieron estar presentes en el antepasado común del filo. Así, la monofilia de los cordados es ampliamente aceptada por gran parte de los científicos, debido a que sus miembros comparten una diversidad de características morfológicas exclusivas (sinapomorfías) (*consultar Steinmann y Bonatto, 2020*).

Entre estas características derivadas compartidas, que los distinguen de otros taxones, se encuentran: 1) la *notocorda* (estructura tubular longitudinal de origen mesodérmico que da su nombre al grupo Chordata, que se ubica en posición dorsal respecto al tubo digestivo y ventral respecto al tubo nervioso, y cuya función es esquelética); 2) el *cordón nervioso* (de origen ectodérmico, situado en una posición dorsal respecto a la notocorda); 3) la *cola post-anal* musculosa (que se extiende en una posición posterior a la apertura del tubo digestivo); 4) la *glándula endodérmica de función tiroidea* (endostilo en los tunicados y cefalocordados, y glándula tiroidea en los craneados); y 5) las *hendiduras faríngeas* (serie longitudinal de aberturas que se encuentran en las paredes de la faringe). Si bien estas características pueden aparecer brevemente sólo durante el desarrollo embrionario o pueden persistir en estado adulto, todos los cordados las presentan en algún momento de su vida.

Apomorfías de cordados



Extraído y modificado de Steinmann y Bonatto (2020)

Los cordados constituyen el grupo más diversificado dentro de los deuteróstomos enterocélicos, con más de 65.000 especies (de los cuales casi la mitad corresponden a Teleostei). Deuterostomia es un grupo monofilético (Nielsen 2017), que se caracteriza, entre otras muchas sinapomorfías, por la aparición de los genes Hox 6–7 (Hueber et al. 2013) (*ver recuadro "Biología del Desarrollo y Evolución, Lectura sugerida: GENES HOX", pp: 43-44 de este material educativo*).

Los cordados se dividen en tres grupos: los Cefalocordados (Cephalochordata), los Tunicados (Tunicata) y los Craneados (Craniata), siendo el grupo derivado de este último (Vertebrados o Vertebrata), el más diversificado en la actualidad (Putnam et al. 2008; Montero y Autino 2018).

Si bien se identifica a los cordados como un grupo monofilético, aún no existe consenso entre los investigadores en cuanto a la posición relativa que los grupos de cordados adoptan, y esto se ve reflejado en las diversas hipótesis filogenéticas propuestas (**Figura 1**). En base al estudio de caracteres morfológicos, embriológicos, celulares y moleculares considerados de manera aislada, se han

llegado a desacuerdos en el establecimiento de las relaciones filogenéticas entre los grupos de especies que componen a los cordados y, por lo tanto, a desacuerdos en su clasificación. En las hipótesis filogenéticas tradicionales los tunicados (también denominados por algunos autores como urocordados) son considerados el grupo basal de cordados, mientras que los cefalocordados son considerados como el grupo más próximo a los craneados. Esta hipótesis clásica se apoyaba en una serie de caracteres morfológicos compartidos por los dos grupos (Finnerty 2000; Gemballa et al. 2003; Manzanares et al. 2000). Sin embargo, los avances en métodos moleculares han proporcionado una nueva visión. En la actualidad, y fundado en análisis de un gran número de secuencias nucleotídicas, diversos autores proponen en cambio que el grupo basal de cordados es el de los cefalocordados y que divergió antes del grupo tunicados + craneados y, por lo tanto, sugieren a los tunicados como el grupo más cercano a craniata (**Figura 1**) (Delsuc et al. 2006; Kocot et al. 2018).

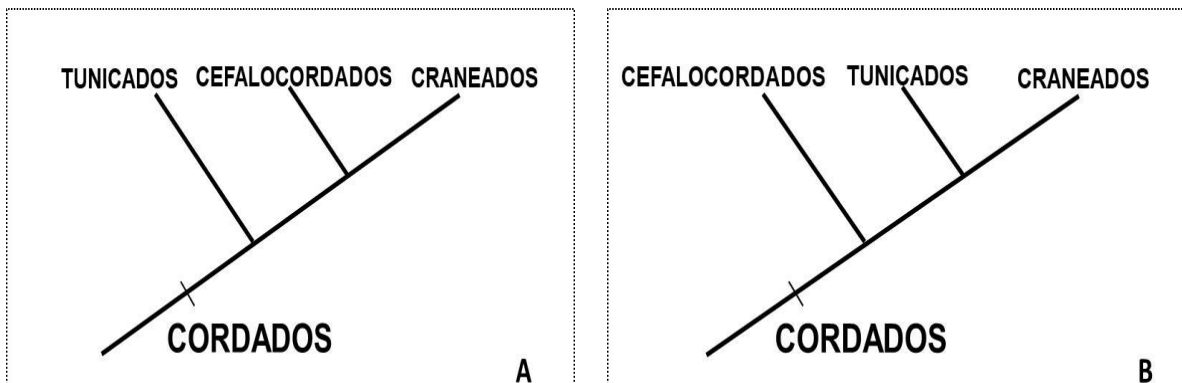


Figura 1: **A:** Cladograma que muestra la representación clásica de las relaciones filogenéticas de los cordados basados en caracteres morfológicos; **B:** Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de los cordados basados en caracteres moleculares.

Así, las relaciones entre los llamados “procordados” (grupo parafilético conformado por Tunicata y Cephalochordata) y Craniata son objeto de controversia (Schubert et al. 2006). Si bien los procordados presentan notocorda, cordón nervioso dorsal y hendiduras branquiales, tienen numerosas especializaciones que obstaculizan la clarificación de sus relaciones.

Los cefalocordados son un grupo de cordados reducido (de aproximadamente 30 especies) que se caracterizan por poseer una notocorda que se extiende dorsalmente en sentido longitudinal desde la región posterior hasta la región anterior del cuerpo, por encima de la cual se halla un cordón nervioso que finaliza en un abultamiento o vesícula cerebral. Son exclusivamente marinos, viven en mares tropicales y templados de todo el mundo, enterrados en la arena de fondos poco profundos, de donde asoma al exterior solamente la parte anterior del cuerpo para alimentarse por filtración; son de reducido tamaño (menor a 8 cm), alargados, transparentes y comprimidos lateralmente y afilados en sus dos extremos (con forma lanceolada). La boca está rodeada de cirros móviles. La reproducción es por sexos separados, con fecundación externa. El cefalocordado más conocido es la lanceta (*Branchiostoma lanceolatum*), más comúnmente conocido como anfiexo (**Figura 2**). Algunas especies del género *Branchiostoma* son utilizados para consumo humano en el sur de China. La única especie de cefalocordado que puede ser encontrado en Argentina, más precisamente en la desembocadura del Río de La Plata, es *Branchiostoma platae* (anfiexo argentino). Los fósiles de especies representantes de este grupo son muy escasos a causa de la ausencia de partes duras. Algunos autores consideraron a *Pikaia* del Cámbrico medio de Columbia Británica (**Figura 3**) y *Cathaymyrus* del Cámbrico inferior de China, como correspondientes a los cefalocordados más primitivos conocidos.

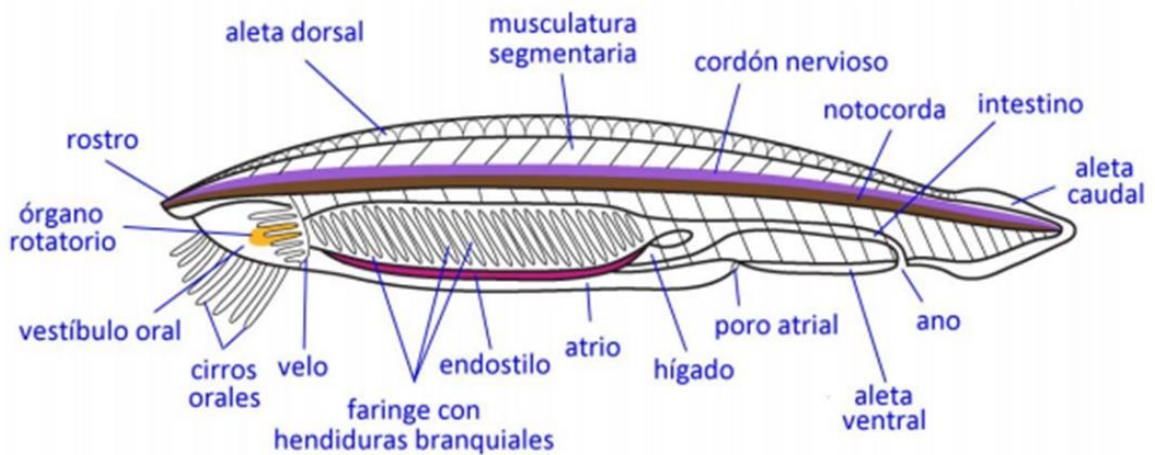


Figura 2: Esquema de un anfiexo (*Figura extraída de García Moreno et al. 2012*).



Figura 3: Imagen que representa a *Pikaia*, cordado extinto más antiguo que se conoce, de los estratos de Burgess, en la Columbia Británica, Canadá.

Por su parte, en los tunicados, llamados así porque su cuerpo segrega una pared externa llamada túnica compuesta por polisacáridos (tunicina), se reconocen unas 3.000 especies, todas marinas y con distinto tipo de movilidad (bentónicas, planctónicas, solitarias o coloniales). Comprenden individuos tanto de vida libre (los taliáceos y apendicularios) como sedentaria (los ascidiáceos). Los individuos pertenecientes a este grupo son hermafroditas y la fecundación es generalmente externa. Los tunicados son muy importantes en el ecosistema marino; los de vida libre son componentes importantes del zooplancton y, por lo tanto, de la cadena trófica; los sedentarios son importantes en los ecosistemas bentónicos. Muchas especies de tunicados son cultivadas y utilizadas como alimento en varias partes del mundo. En la zona intermareal y submareal de las costas de Chile y Perú se encuentra *Pyura chilensis*, especie de ascidia comestible. Los piures son consumidos tanto crudos como cocidos, y constituye un plato típico de la gastronomía regional.

Con respecto a los craneados, la presencia de caja craneana (cartilaginosa u ósea), que rodea y protege el cerebro, da nombre a este taxón. En este grupo además, se encuentran los grupos con representantes actuales como los mixines, y los vertebrados (lampreas y gnatostomados o vertebrados con mandíbulas) (**Figura 4**).



De acuerdo con Montero y Autino (2018), debido a que muchos desacuerdos en taxonomía se deben principalmente a diferencias entre autores sobre el clado o clados a los que una categoría linneana debe asignarse, en este material didáctico se prescindirá de las categorías linneanas tales como filum, subfilum, superclase, ya que, en un contexto cladístico, solamente los grupos hermanos tienen la misma categoría, y las categorías linneanas, insuficientes para describir clados, conllevan a crear una proliferación de categorías intermedias que, lejos de agregar información, aumentan la confusión. En este contexto, aclaran Montero y Autino (2018), debemos aclarar que no es tan importante la categoría sino la jerarquía de los grupos: qué subgrupos forman parte de cada grupo y qué grupo lo incluye (pp: 9 y 13).

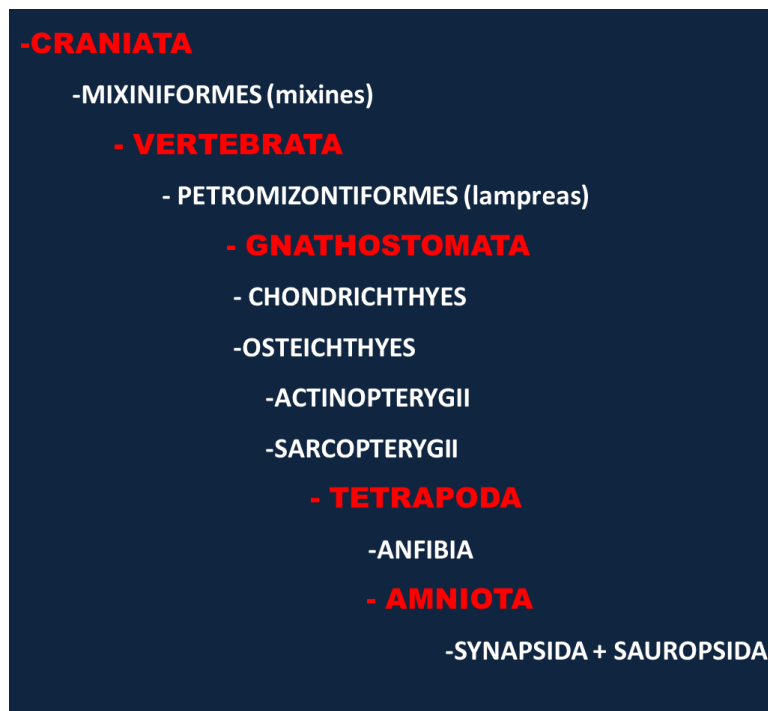


Figura 4: Sistemática de los animales craneados.

2- CRANIATA

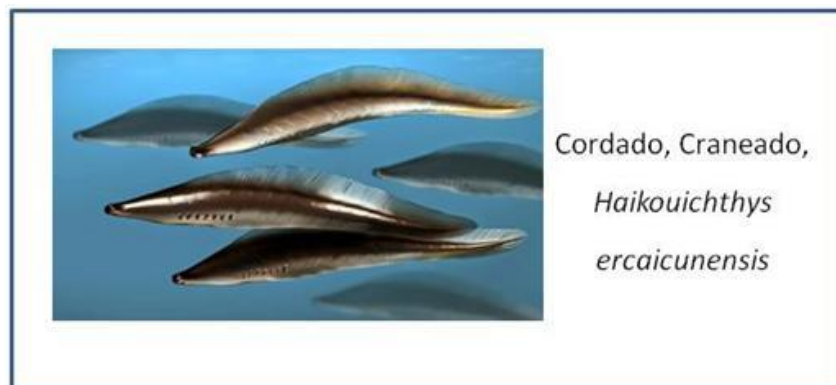
2.1- ORIGEN Y RADIACIÓN DE LOS CRANEADOS

Durante la explosión del Cámbrico (ver recuadro "Eras geológicas", pp. 17 en este material educativo), la fragmentación del supercontinente Gondwana y la colonización continental de hongos, algas y líquenes, contribuyeron a la liberación de sustancias insolubles provenientes de las rocas continentales, que mayormente consistían en extensos depósitos de calizas. El material desprendido por erosión y meteorización, llegó a los océanos, incorporándose a nuevos ciclos biogeoquímicos. Además, el oxígeno acumulado en la atmósfera, resultado de los largos procesos fotosintéticos llevados a cabo por bacterias y algas durante millones de años (ma.), también se incorporó al mismo. Así, la concentración de minerales disponibles en el agua aumentó, permitiendo que los animales pudieran incorporar minerales en sus tejidos (Hedges et al. 2006). También contribuyó a esto el incremento en la bioturbación de los sedimentos marinos, a través del aumento del número de especies capaces de excavar y remover los sedimentos, en relación al surgimiento de nuevas estrategias de alimentación y comportamiento de evitación de la predación. Los organismos con mayor participación en el proceso de bioturbación, a través de la remoción de sedimentos asociada a estrategias de alimentación / excavación son cordados pertenecientes al grupo de los cefalocordados.

Los craneados (no vertebrados) eran acuáticos y filtradores especializados que presentaban un sistema muscular buco-faríngeo bien desarrollado cuyas contracciones reemplazaban al mecanismo de obtención de alimento de los primeros cordados, en el cual sólo los cilios producían el movimiento del agua hacia la boca del animal. Este nuevo mecanismo, que permitió que el animal movilizara un mayor volumen de agua, y por ende una mayor cantidad de alimento, posibilitó, junto a otros factores, que alcanzaran un mayor tamaño corporal.

La historia de los craneados se despliega a lo largo de más de 500 ma. Si bien los craneados son el grupo de cordados más diverso, la historia comenzó sin mandíbulas. Aunque estos organismos sin mandíbulas presentaban una boca, carecían de un aparato prensor derivado de los arcos branquiales. Los fósiles más

antiguos de craneados aparecen en el Cámbrico tardío y principios y mediados del Ordovícico (ver recuadro "Eras geológicas", pp. 17 en este material educativo). A mediados del Silúrico se produjo una gran radiación y diversificación que continuó hasta el Devónico temprano. Los craneados sin mandíbulas dominaron las aguas de nuestro planeta hasta hace 370 ma., cuando la mayoría de las especies se extinguieron (a fines del Devónico- principios del Carbonífero). Tradicionalmente, a este grupo de especies sin mandíbulas, se los denominó Agnatha (todas ellas compartían la ausencia de mandíbulas). Sin embargo, debido a que la mayoría de los caracteres que sustentan este agrupamiento son en realidad plesiomorfías (caracteres primitivos compartidos o estado de carácter que representa la condición ancestral; consultar: Steinmann y Bonatto 2020), el taxón "Agnatha" no es considerado actualmente como un grupo natural (grupo monofilético), sino como uno parafilético (taxón artificial en el cual uno o más descendientes de un ancestro han sido excluidos del grupo, haciendo de ese agrupamiento una unidad evolutiva incompleta; consultar: Steinmann y Bonatto, 2020).





ERAS GEOLÓGICAS

ÉON	ERA	PERÍODO	ÉPOCA	
FANEROZÓICO	CENOZÓICA	Cuaternario	Holoceno	0,01
			Pleistoceno	1,8
		Terciario	Plioceno	5,3
			Mioceno	24
			Oligoceno	33
			Eoceno	54
			Paleoceno	65
	MESOZÓICA	Cretácico	142	
		Jurásico	206	
		Triásico	248	
	PALEOZÓICA	Pérmico	290	
		Carbonífero	354	
		Devónico	417	
		Silúrico	443	
		Ordovícico	495	
Cámbrico		545		
PROTEROZÓICO				2.500
ARCAICO				4.500 (Ma)

Las eras geológicas de la Tierra son las distintas unidades temporales formales en que se divide y organiza el tiempo geológico, o sea, la historia de la formación de nuestro planeta. Las eras geológicas se evidencian a partir del registro fósil y de la constitución de las capas sedimentarias de la corteza terrestre. Permiten clasificar y datar temporalmente los hallazgos que hagamos mediante excavaciones, como fósiles, rocas o minerales. La duración de cada era puede ser muy variable, de unos pocos cientos de millones de años a casi mil. La división de la Escala de Tiempo Geológico en eras comenzó en el siglo XIX, cuando los pioneros de la geología y la paleontología iniciaron sus labores de excavación e investigación, y se enfrentaron a la necesidad de clasificar las capas de la tierra.

La mayor diversidad de los craneados sin mandíbula (Craniata y Vertebrata sin mandíbula), está constituida principalmente por grupos fósiles, cuyas relaciones filogenéticas todavía no están totalmente dilucidadas (Montero y Autino 2018) **(Figura 5)**.

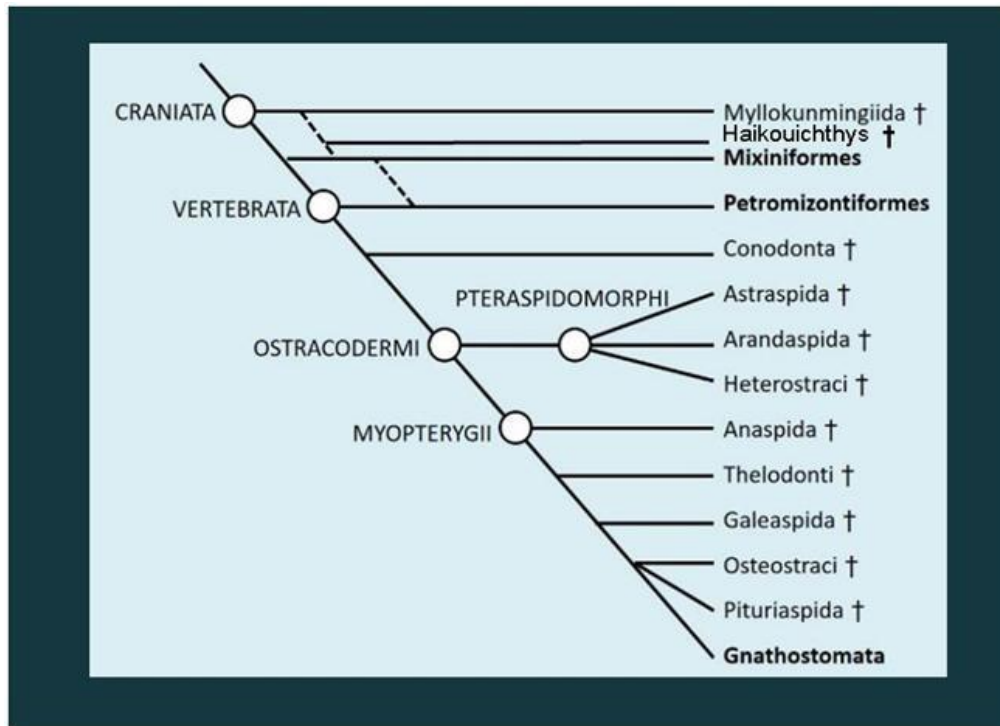


Figura 5: Filogenia de Craniata incluyendo grupos extintos y grupos con representantes vivientes (Figura extraída de Montero y Autino, 2018, pp. 52, y modificada a partir de Pough et al. 2013).

Dado que muchos caracteres derivados de la cresta neural (cartílagos, dientes, huesos) y de las plácodas epidérmicas (como las cápsulas olfatorias, ópticas u óticas, y de la línea lateral) son tejidos duros, la presencia de éstos puede ayudar a la identificación de un fósil como perteneciente al grupo de craneados (Janvier 2003; Schubert et al. 2006). Así, un fósil se considera que pertenece al grupo de craneados cuando presenta estados derivados de dichas estructuras embrionarias. Por ejemplo, debido a la presencia de tejidos esqueléticos como cartílago (pero no mineralizado), *Myllokunmingia* y *Haikouichthys* son considerados como Craniata basales (Benton 2015). *Myllokunmingia* y *Haikouichthys* (especímenes pequeños, de alrededor de 3 cm de longitud, que fueron hallados en formaciones geológicas del Cámbrico inferior en China, que presentan una antigüedad de 520 ma. y forman parte de la fauna de Chengjiang) son una serie de fósiles de difícil interpretación que son considerados en la actualidad como craneados más basales (**Figura 6 y 7**).

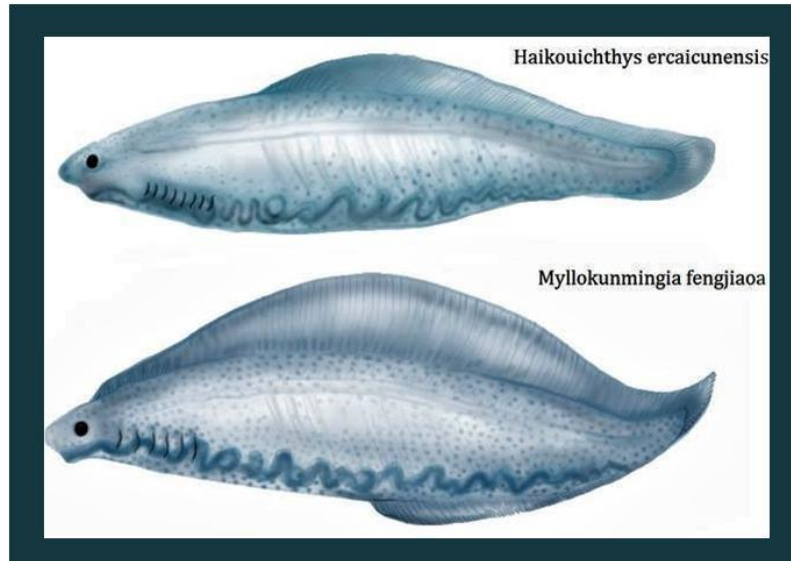


Figura 6: Imágenes de *Myllokunmingia* y de *Haikouichthys* hallados en las formaciones geológicas del Cámbrico inferior en China.

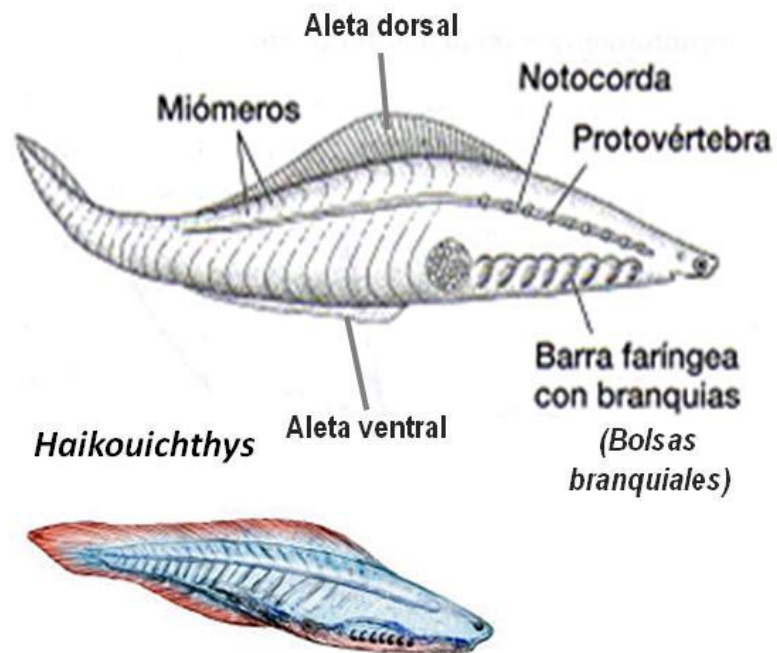


Figura 7: *Haikouichthys*, agnato de aproximadamente 2,5 cm de longitud y de una antigüedad estimada de 525 ma.

La evidencia de presencia de notocorda y de cápsulas sensoriales, "protovértebras", además de otras características morfológicas tales como una aleta dorsal y una ventral, permitió clasificar a dichos organismos como craneados (Pough et al. 1989, 2013; Benton 2015).

En la actualidad los craneados sin mandíbula se encuentran representados únicamente por los mixines y las lampreas (**Figura 8**). Estos grupos de organismos no son representativos de los craneados primitivos, debido a que presentan características morfológicas asociadas a un modo de vida altamente especializado (organismos con hábitos carroñeros o parásitos) (Hickman 2009; Montero y Autino 2018). Aunque superficialmente los mixines y lampreas son muy semejantes (carecen de mandíbulas, escamas y aletas pares, y presentan un cuerpo con forma anguiliforme, entre otras características compartidas), en otros aspectos ambos grupos son muy diferentes. Esto ha llevado a considerarlos como grupos o taxones diferentes.



Figura 8: Lampreas. Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/peces-lamprea/adulto-pacifico-lamprea#>



¿Qué es un pez?

En un principio puede parecer fácil responder esta pregunta, pero debido a la enorme diversidad de este grupo de animales, la respuesta a tal pregunta puede resultar un tanto compleja. En la antigüedad el término “pez” designaba a un conjunto de animales acuáticos muy diverso, sin límites ni definición precisa, que quizá no guardaban conexión entre ellos. En la actualidad el término “*peces*” agrupa a un vasto conjunto de vertebrados acuáticos con aletas, con respiración generalmente branquial y piel comúnmente cubierta por escamas, cuyos parentescos a veces son muy distantes. Incluso este término es controvertido, al menos como unidad taxonómica, ya que “*peces*” no es un grupo monofilético. El antecesor común de todos los peces lo es también de los vertebrados terrestres, que no entran en los límites del término “pez”. Los peces exhiben una enorme diversidad que puede verse reflejada en su diversa morfología, en los hábitats que ocupan y en su biología. En la naturaleza se pueden encontrar más de 28.000 especies de peces, tanto de aguas dulces como saladas, capaces de habitar en entornos que oscilan entre los 40°C y algunos grados bajo cero. Por lo tanto ¿Qué características unen a un grupo tan diverso de organismos? Todos viven en un medio acuático, tienen un cerebro cubierto por una caja craneal y una región bien diferenciada a modo de cabeza donde se albergan diferentes órganos sensoriales. Además, la mayoría son vertebrados cuyas vértebras se disponen protegiendo la médula espinal, respiran principalmente mediante branquias y tienen diversos pares de miembros en un número variable y en forma de aletas mediante las cuales se desplazan. También se trata de organismos incapaces de regular su temperatura corporal interna, cuyo cuerpo se encuentra cubierto por escamas. Sin embargo, existen múltiples excepciones a este conjunto de rasgos que define a un organismo como “pez”: algunos peces carecen de escamas; otros como los peces pulmonados salen del agua para respirar; las lampreas no presentan aletas pareadas, entre otros.

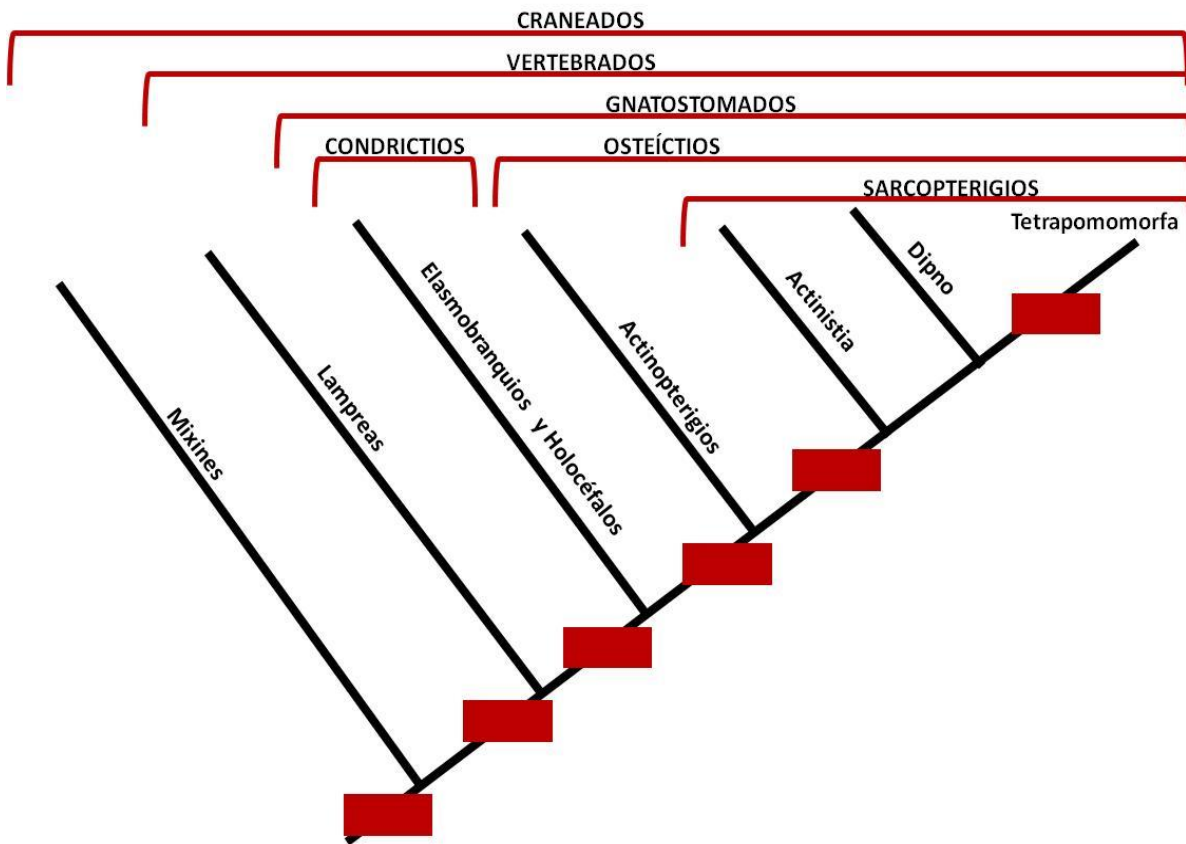


Figura 9: Hipótesis de relaciones filogenéticas de Craniata; en ella se presentan solo los grupos con representación actual (*Figura basada en Montero y Autino, 2018*). Los recuadros rojos representan las sinapomorfías que distinguen a cada grupo.

2.2- CARACTERÍSTICAS DE LOS CRANEADOS

La novedad evolutiva destacable que aparece en los craneados es, como su nombre lo indica, la presencia de una caja craneana (estructura compuesta de hueso o cartílago que mantiene los órganos sensoriales en la cabeza y rodea y protege al cerebro). Justamente, y como se mencionó anteriormente, la presencia de una caja craneana es lo que le da el nombre a este gran grupo de organismos. Según Pough et al. (2013), el cráneo, constituido por una cápsula craneal formada por cartílago y por una vaina fibrosa que rodea al cerebro, y por un esqueleto visceral (cápsula nasal, óptica y ótica, cartílagos nasales y palatino y tentáculo oral), evolucionó, junto

con su musculatura asociada, mucho antes que el resto del esqueleto axial. Finalmente, evolucionaron los segmentos que constituyen las extremidades (esqueleto apendicular).

Entre muchas otras, el alto grado de cefalización (cerebro dividido en tres regiones: telencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo), con especial referencia a los órganos de los sentidos (protegidos por las cápsulas mencionadas anteriormente), que les permitía la detección de presas a distancia, constituye una de las apomorfía que distingue a este grupo.

Los individuos pertenecientes al grupo de los craneados presentan un gran número de innovaciones, que los diferencian de los tunicados y cefalocordados, y les permitieron conquistar una mayor variedad de nichos; entre otras, la aparición de la cresta neural, de las plácodas epidérmicas y la duplicación génica (Shimeld y Holland 2000; Montero y Autino 2018). Muchos investigadores proponen que la aparición de varias novedades evolutivas se encuentran asociadas al cambio de una alimentación filtradora pasiva a una alimentación depredadora activa en los primeros craneados. Además, sostienen que dicho cambio en los hábitos alimenticios fue acompañado por cambios en los sentidos (detección de presas) y en la locomoción (captura de presas).

2.3- EL TÉRMINO “VERTEBRADO”, ¿ES SINÓNIMO DE CRANEADO?

En la gran mayoría de la literatura biológica los términos “*vertebrado*” y “*craneado*” son utilizados como sinónimos, esto debido a que clásicamente no se distinguía la diferencia evolutiva entre lo que actualmente se identifica como Craniata (craneados) y como Vertebrata (vertebrados).

La distinción entre estos términos radica en la presencia de determinados caracteres morfológicos. Así, la presencia de un cráneo (conjunto complejo de elementos esqueléticos que rodean el cerebro y las cápsulas sensoriales, compuesto de hueso o cartílago), permite considerar al conjunto de especies que conforman al grupo que presenta esta característica como cordados craneados. De esta manera, el término "craneados" es más amplio ya que incluye a todos los

vertebrados: todos los vertebrados son craneados, pero no todos los craneados son vertebrados (**Figura 9**).

Por ejemplo, los mixines (uno de los dos grupos actuales del clado craneados) carecen de precusores de las vértebras o arcualias (elementos esqueléticos cartilagosos pares, no articulados entre sí, que se ubican rodeando a la notocorda). De esta manera, por poseer cráneo (cápsula craneal formada por cartilago y por una vaina fibrosa que rodea al cerebro y un esqueleto visceral que protege los órganos de los sentidos) y no presentar arcualias, los mixines son identificados como craneados pero no como vertebrados (**Figura 9**).

En relación con la presencia o la ausencia de precusores vertebrales (arcualias) o de vértebras, los craneados se dividen en dos grupos principales: Los mixines (Mixiniformes) y los vertebrados (Vertebrata). Los mixines son un grupo de organismos que presentan cráneo (constituido principalmente por barras cartilagosas, una vaina fibrosa que rodea al cerebro y se ubica por encima de la notocorda y diversas cápsulas cartilagosas) (**Figura 10**), y que carecen de precusores vertebrales.

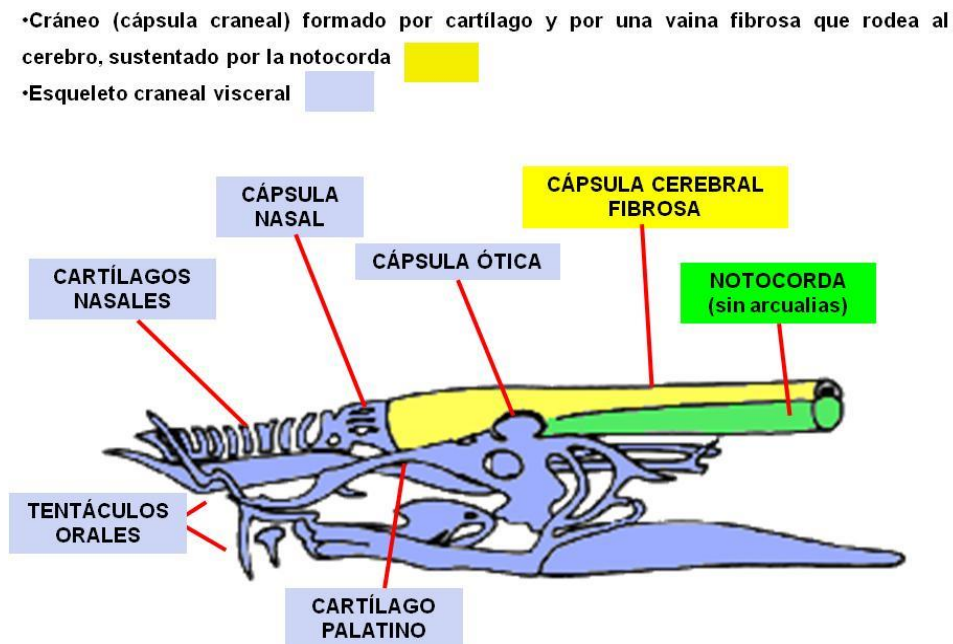


Figura 10: Representación esquemática del cráneo de mixines (Figura modificada a partir de la elaborada por la Profesora Andrea R. Steinmann como parte del material didáctico utilizado para la enseñanza de contenidos de la Asignatura Biología Animal II, dictada en el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de la Universidad Nacional de Río Cuarto).



Los biólogos estiman que en la actualidad existen entre 5 y 100 millones de especies de organismos que viven en la Tierra. La evidencia de los datos morfológicos, bioquímicos y de secuencia genética sugiere que todos los organismos de la Tierra están relacionados genéticamente, y las relaciones genealógicas de los seres vivos pueden representarse mediante diagramas jerárquicos (o dendrogramas) que representan entonces, la filogenia de los organismos, es decir, la historia de los linajes de los organismos a medida que cambian a través del tiempo. Ingresando al siguiente enlace <http://tolweb.org/> puedes consultar el contenido presentado en el Proyecto Web Tree of Life (ToL). Dicho proyecto es un esfuerzo colaborativo de biólogos y entusiastas de la naturaleza de todo el mundo, que proporciona información sobre la biodiversidad, las características de diferentes grupos de organismos y su historia evolutiva (filogenia).



ACTIVIDAD 1: A partir de la búsqueda bibliográfica, identifica al menos una sinapomorfía que apoye las relaciones filogenéticas de Craniata, basadas en Montero y Autino (2018) y que se presentan en la **Figura 9** (recuerda que los recuadros rojos representan sinapomorfías).

Para esta actividad sugiero consultar el libro "Sistemática y Filogenia de los Vertebrados con énfasis en la fauna Argentina" (3° Ed.), de Montero y Autino (2018). En caso que consultes otra bibliografía, indica la cita correspondiente.

2.4- CARACTERÍSTICAS DE MIXINES



ACTIVIDAD 2: Enumera los caracteres diagnósticos (además de los mencionados anteriormente), que definen al grupo de los Mixiniformes. Para esta actividad debes consultar el libro "*Sistemática y Filogenia de los Vertebrados con énfasis en la fauna Argentina*" (3° Ed.), de Montero y Autino (2018).

3- LOS "VERDADEROS" VERTEBRADOS

Los vertebrados (Vertebrata) son un grupo, con representantes tanto extintos como vivientes que, además de poseer cráneo, presentan arcualias como novedad evolutiva, o vértebras verdaderas (**Figura 11**). Además, los individuos pertenecientes a este grupo presentan otras innovaciones, entre las cuales se pueden mencionar: dos o tres canales semicirculares, cada uno con una ampolla sensitiva; ojos bien desarrollados con musculatura extrínseca; cola asimétrica; órganos de la línea lateral en un canal sensorial con neuromastos.

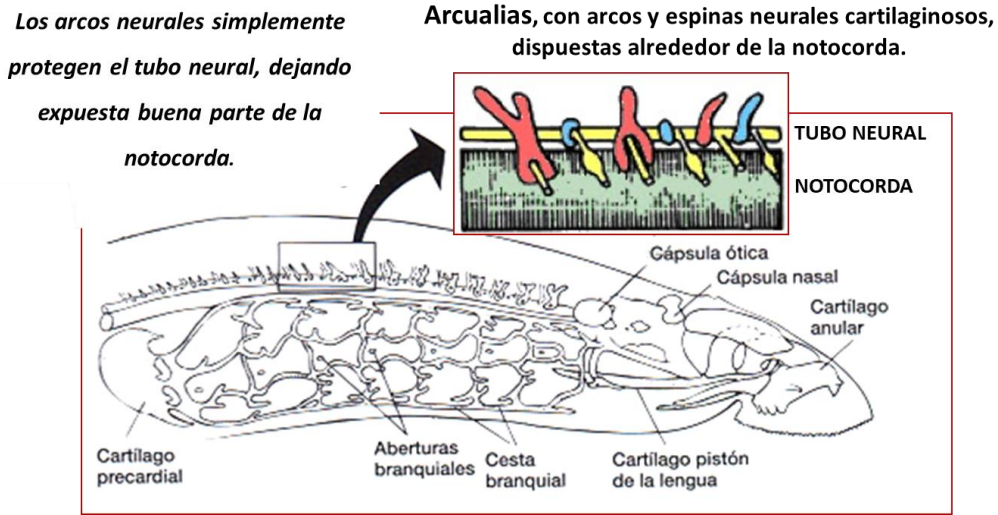
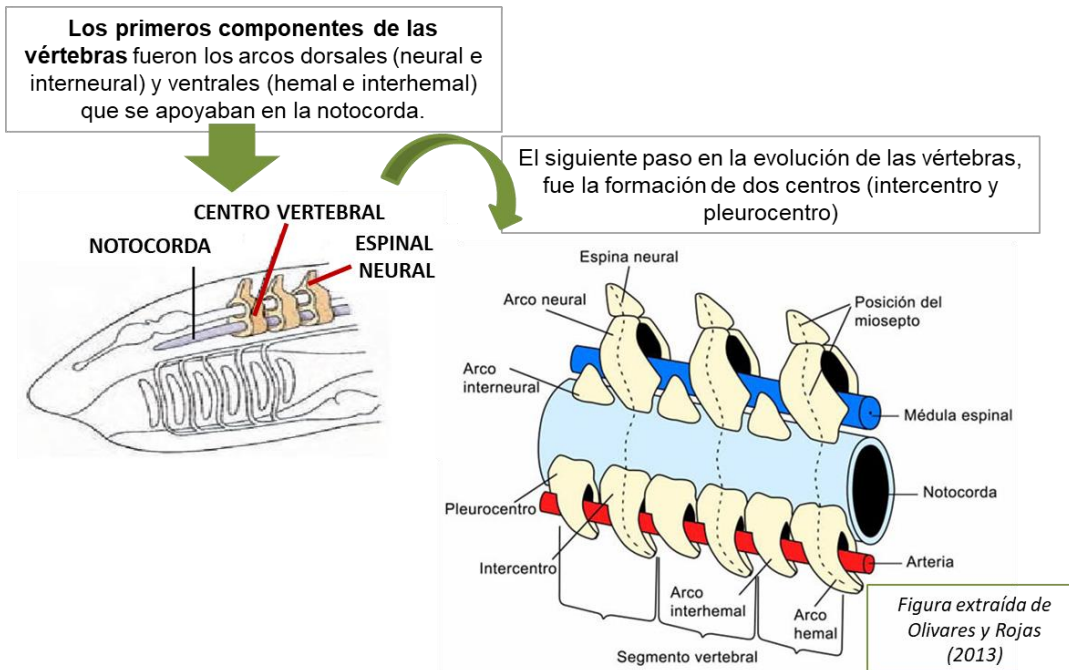


Figura 11: Representación esquemática del cráneo y de arcualias de lampreas (Craneado-Vertebrado, sin mandíbulas) (Figura modificada a partir de la elaborada por la Profesora Andrea R. Steinmann como parte del material didáctico utilizado para la enseñanza de contenidos de la Asignatura Biología Animal II, dictada en el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de la Universidad Nacional de Río Cuarto).



(Figura modificada a partir de la elaborada por la Profesora Andrea R. Steinmann como parte del material didáctico utilizado para la enseñanza de contenidos de la Asignatura Biología Animal II, dictada en el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de la Universidad Nacional de Río Cuarto).

3.1- CLASIFICACIÓN DE VERTEBRADOS

Los vertebrados comprenden a: 1) Petromizontiformes, que incluye a las lampreas; 2) Conodontes (microfósiles marinos que están distribuidos en todo el mundo, y cuya posición filogenética es muy controvertida); 3) Ostracodermos (término utilizado comúnmente por paleontólogos para designar a un grupo informal, no monofilético, que incluye a varios linajes fósiles que presentan armadura dérmica ósea, generalmente con un caparazón anterior, aunque algunas veces la armadura se reduce a pequeños escudos o escamas); y 4) Gnatostomados (Gnathostomata), grupo monofilético que incluye a una gran diversidad de organismos cuya característica compartida principal (sinapomorfía) es la presencia de mandíbulas (**Figura 12**).

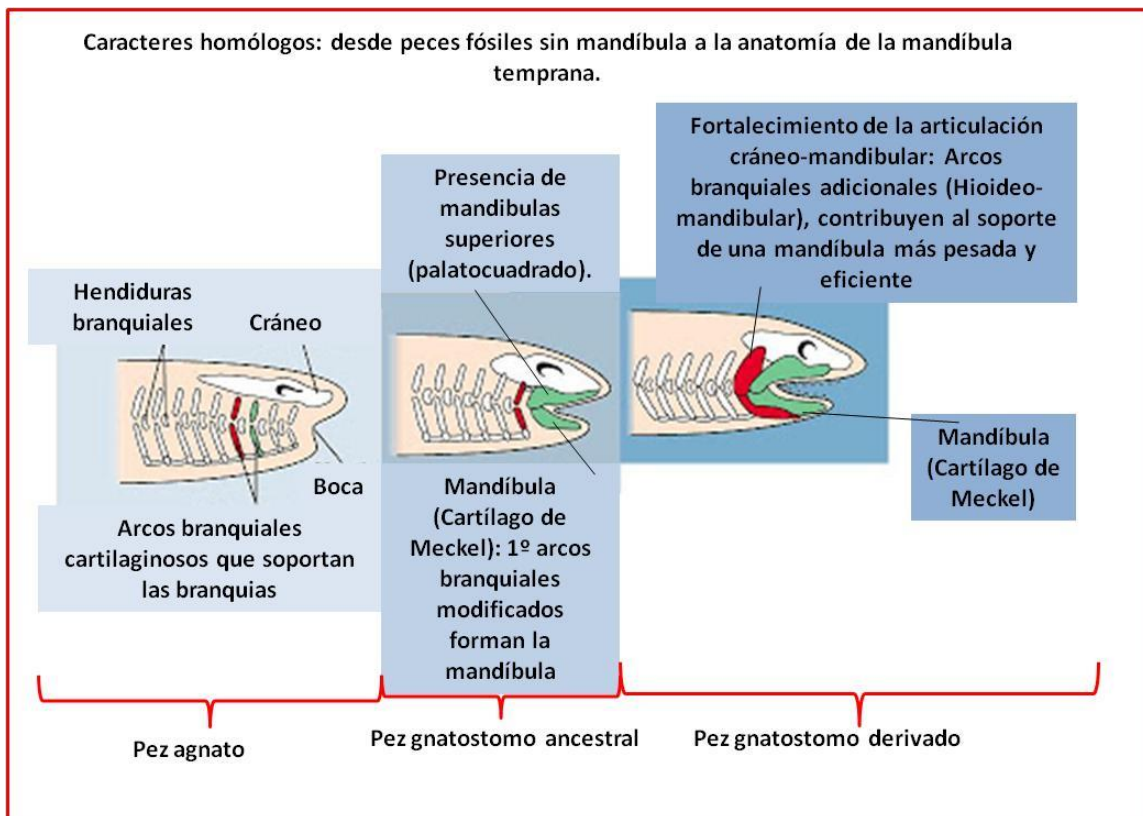


Figura 12: Esquema que muestra una hipótesis sobre la evolución de las mandíbulas (Figura extraída de Steinmann y Bonatto, 2020).



ACTIVIDAD 3: El cladograma de la **Figura 13** muestra una hipótesis sobre las posibles relaciones filogenéticas entre los grupos de craneados con representantes vivos en la actualidad. Describe las relaciones filogenéticas hipotéticas que muestra el cladograma de la Figura 13, identificando claramente las sinapomorfías que las apoyan.

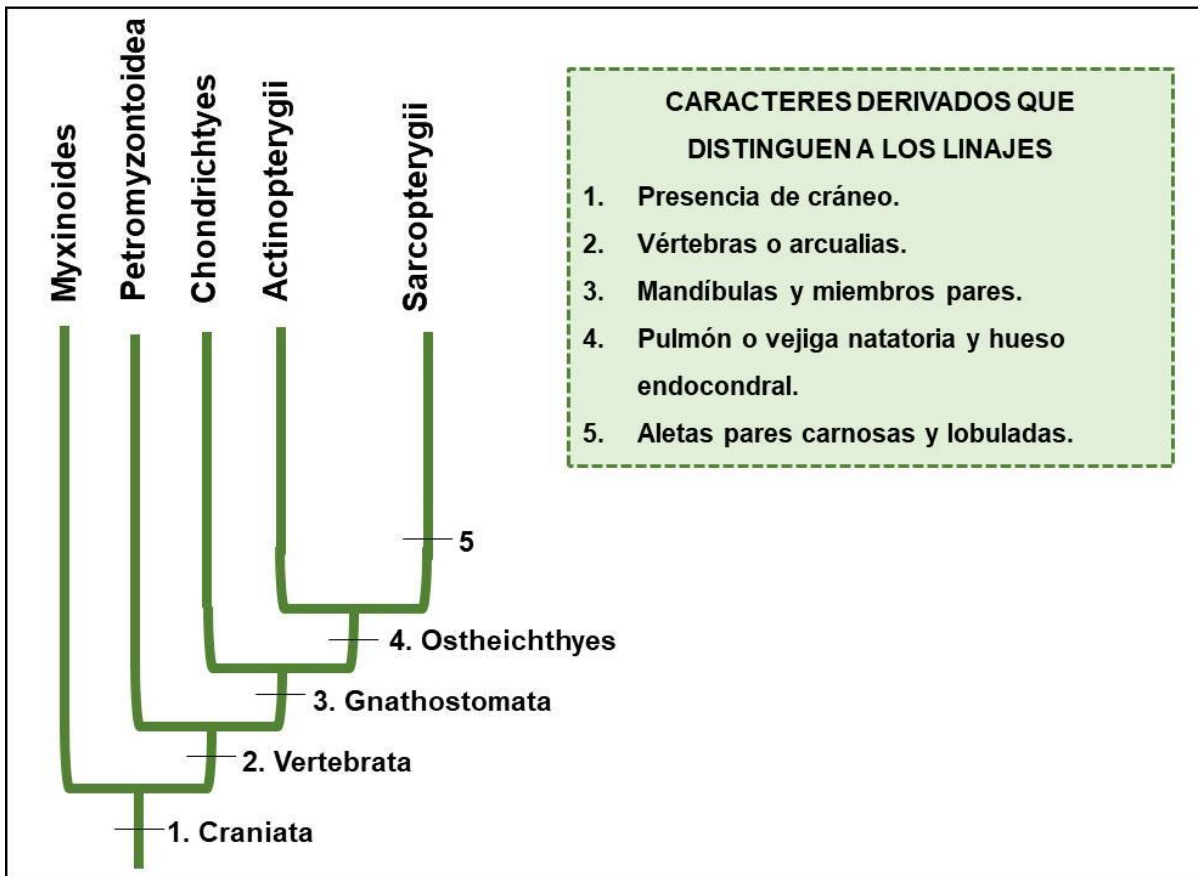


Figura 13: Cladograma que muestra una hipótesis sobre las posibles relaciones filogenéticas entre los grupos de craneados con representantes vivos en la actualidad. Las líneas muestran las posibles interrelaciones entre taxones, no indican tiempos de divergencia de los mismos. Los números en los puntos de ramificación indican caracteres derivados que distinguen a los linajes (*Figura reelaborada a partir de Pough et al. 2013*).



Para la resolución de la actividad propuesta anteriormente es necesario que el estudiante tenga conocimiento previo de los términos propios utilizados en la Escuela Cladista o Sistemática Filogenética. Si tienes dudas en relación con algunos de dichos términos puedes consultar el libro *“Biología y diversidad animal: reconstrucción filogenética”* de Steinmann y Bonatto (2020), el cual puede ser descargado de manera gratuita, en formato pdf, ingresando al siguiente enlace: <http://www.unirioeditora.com.ar/catalogo/> e introduciendo el nombre del libro en el buscador del Catálogo Editorial de la editora UNIRIO.



ACTIVIDAD 4: Realiza una lista con los términos nuevos y/o que te hayan resultado difíciles de comprender, incorporados a lo largo del desarrollo de esta primera parte del presente material educativo.

En caso que estos términos no estuvieran definidos en el texto, añade su definición a su lado, del mismo modo en que se elabora un glosario.

(glosario: Catálogo alfabético de las palabras y expresiones de un textos que son difíciles de comprender, junto con su significado o algún comentario; un glosario es una recopilación de definiciones o explicaciones de palabras asociadas a un mismo campo de estudio o a una misma temática, ordenada de forma alfabética).

3.2- CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE PETROMIZONTIFORMES

Los individuos pertenecientes al grupo de los petromizontiformes presentan boca en forma de embudo o ventosa, sin tentáculos, adaptada a la succión, la cual se encuentra provista de numerosos cirros y dientes córneos (**Figura 14**). Estos organismos presentan además, endoesqueleto cartilaginoso, una o dos aletas

dorsales, siete bolsas branquiales, que se comunican interiormente al acueducto y directamente al exterior a través de aberturas branquiales (**Figura 15**). Otra novedad evolutiva de los petromizontiformes es la presencia de dos pares de canales semicirculares en el oído medio.

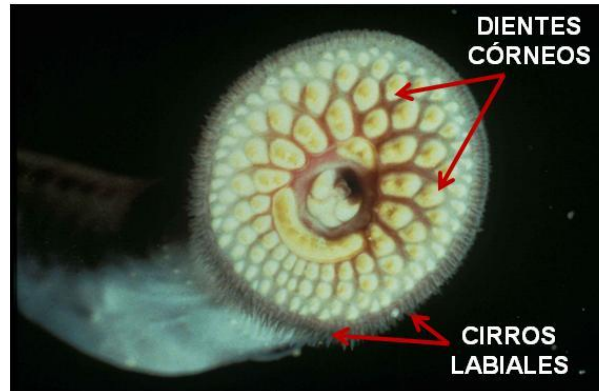


Figura 14: Boca de lamprea. Imagen modificada de aquella extraída de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/peces-lamprea/mar-lamprea-invasiva-animal-petromyzon-marinus>.



Figura 15: Lamprea. Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/peces-lamprea/mar-lamprea-petromyzon-marinus#>.

Las lampreas presentan sexos separados, con fecundación externa y con metamorfosis, de fase larval prolongada (larva Ammocoetes: filtradora y de agua dulce). Entre los petromizontiformes se pueden encontrar especies de vida marina, pero que se reproducen en agua dulce (especies anádromas) y parásitas, mientras que otro grupo de especies pasan todo su ciclo de vida en agua dulce, pudiendo o no ser parásitas de otros organismos.



ACTIVIDAD 5: A lo largo de muchos años se ha considerado que el género *Geotria* de lamprea presenta una única especie: *Geotria australis* (lamprea de bolsa), la cual se encuentra en el hemisferio sur, en Nueva Zelanda, sur y este de Australia, Tazmania, Chile y Argentina, incluyendo las Islas Malvinas (Riva-Rossi et al. 2020). Sin embargo, y debido a una mala interpretación en cambios morfológicos ocurridos durante la madurez sexual de los individuos de la especie (por ejemplo: número y posición de los dientes, altura y posición aletas dorsal y caudal, tamaño del disco oral en relación con la cabeza, desarrollo de bolsa gular excepcionalmente grande en machos), el estado taxonómico de *Geotria* aún permanece sin resolver. A partir de estas variaciones morfológicas, varios autores han propuesto que las poblaciones argentinas constituiría una especie diferente.

A partir de datos morfológicos y de análisis moleculares, Riva-Rossi et al. (2020), en el trabajo científico “*Revalidation of the Argentinian pouched lamprey Geotria macrostoma (Burmeister, 1868) with molecular and morphological evidence*”, publicado en la revista Plos One, 15(5): e0233792, señalan que los especímenes de *Geotria* que se distribuyen al suroeste de la costa atlántica de América del Sur (en las costas de Argentina e Islas Malvinas) pertenecen a la especie *Geotria macrostoma* (lamprea argentina o bandera argentina), mientras que, los especímenes que se distribuyen en el hemisferio sur, entre los océanos Índico y Pacífico, en las costas de Australia, Chile y Nueva Zelanda, pertenecen a la especie *Geotria australis* (lamprea de bolsa).

A partir de la observación y comparación de las imágenes de lamprea que se muestran en las **Figuras 16 (A y B)**, y **17 (A y B)**, realiza las siguientes actividades:

- 1- Identifica y enumera las variables morfológicas representadas en las **Figuras 16 y 17**.
- 2- Describe los resultados informados en las **Figuras 16 y 17**.



Figura 16: Distancia entre el final de la segunda aleta dorsal y el inicio de la aleta caudal en individuos sub-adultos de *Geotria*. **A-** Lamprea Argentina (especímenes capturados en el Río Santa Cruz); **B-** *Geotria australis* (especímenes capturados en el Río Waikawa). La flecha roja indica el inicio de la aleta caudal. (Figura extraída de Riva-Rossi et al. 2020).

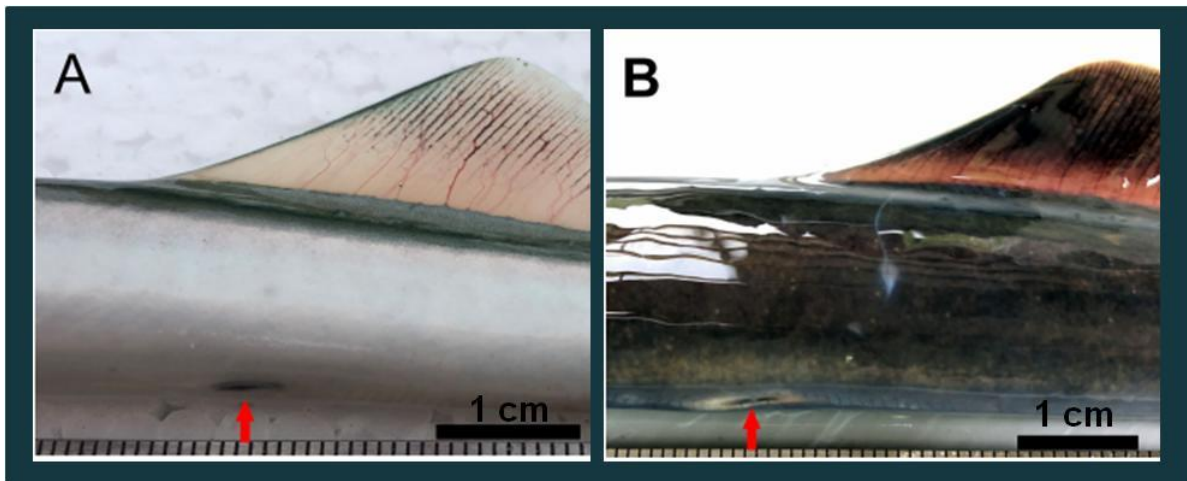


Figura 17: Posición relativa de la cloaca en relación con la segunda aleta dorsal (indicada con una flecha roja) en individuos sub-adultos de *Geotria*. **A-** Lamprea Argentina (especímenes capturados en el Río Santa Cruz); **B-** *Geotria australis* (especímenes capturados en el Río Waikawa). (Figura extraída de Riva-Rossi et al. 2020).



ACTIVIDAD 6: Baker et al. (2021), en el trabajo científico “*Morphometric and physical characteristics distinguishing adult Patagonian lamprey, Geotria macrostoma from the pouched lamprey, Geotria australis*”, publicado en la revista Plos One, 16(5): e0250601, seleccionaron y cuantificaron diversos caracteres morfométricos, distintos a los utilizados en un trabajo anterior publicado por Riva-Rossi et al. (2020), que permitieron apoyar las conclusiones a las que arribaron estos autores; es decir, aportaron más evidencia que permite identificar individuos adultos pertenecientes a la especie *G. macrostoma* de *G. australis*.

A partir de la observación de la imagen y recuadro que se presentan en la **Figura 18**, identifica y correlaciona los caracteres morfométricos, detallados en el recuadro ubicado por debajo de la misma, combinando las letras (o código de letras) con los números que señalan los caracteres exomorfológicos en la figura de la lamprea.

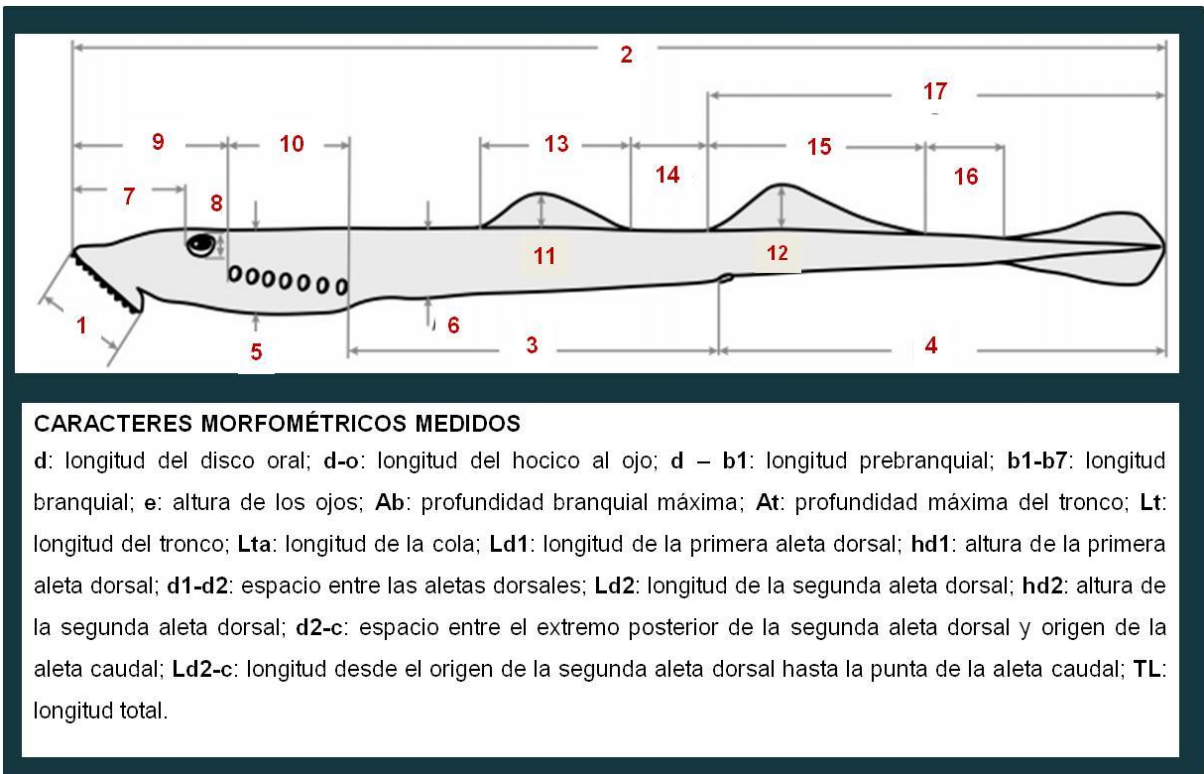


Figura 18: Vista lateral de una lamprea adulta que muestra los caracteres morfométricos medidos en cada individuo por Baker et al. (2021). (Figura extraída y modificada de Baker et al. 2021).

4- GNATHOSTOMATA

Los craneados con mandíbulas, ya sean extintos o vivientes, se denominan conjuntamente gnathostomados (Gnathostomata), ya que la presencia de mandíbula es un carácter derivado compartido por todos los organismos de este grupo. Estos organismos aparecen en el registro fósil completamente desarrollados, sin formas intermedias, a partir del período Ordovícico medio. Las mandíbulas dieron solidez y forma al borde de la boca (lo cual no era posible en la boca de los grupos sin mandíbulas). Además, desde su primera aparición, las mandíbulas estuvieron sólidamente ligadas al cráneo (y así, al resto del esqueleto, conectadas al cuerpo

entero) y fueron móviles gracias a la musculatura especial asociada. Durante el período Devónico, también conocido como la “*era de los peces*”, la mayoría de los principales grupos conocidos de craneados fósiles sin mandíbulas coexistieron con los primeros craneados con mandíbulas.

El grupo de los Gnathostomata está compuesto por dos grandes linajes con representantes actuales, Chondrichthyes (condrictios) y Osteichthyes (osteíctios), y la monofilia del grupo nunca fue puesta en duda (Irisarri et al. 2017). Los fósiles Placodermi representan los grupos más basales, formando parte del grupo de Gnathostomata que incluye tanto a representantes extintos como actuales.

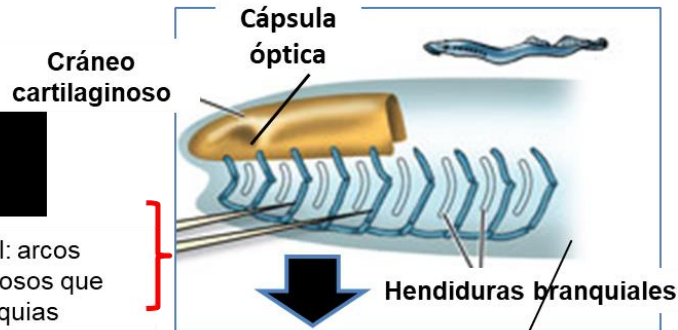
Los gnatóstomos son un grupo monofilético muy heterogéneo. Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza-IUCN, organización internacional dedicada a la conservación de los recursos naturales, hay aproximadamente 68.511 especies de Gnathostomata en total, de las cuales 33.600 son de peces, 7.696 son de anfibios, 10.450 son de reptiles, 11.121 son de aves, y 5.644 especies son de mamíferos (IUCN 2017) (*ver recuadro ¿Qué es la lista roja de especies amenazadas?, pp. 66 en este material educativo*).

En la actualidad, se considera que las lampreas (petromizontiformes) es el grupo hermana viviente de los gnatostomados; esto basado en varias novedades evolutivas compartidas por estos dos grupos. De esta manera, se propone que los petromizontiformes y los gnatostomados constituyen el clado Vertebrata (Shimeld y Holland 2000; Montero y Autino 2018) (**Figura 9**).

HIPÓTESIS CLÁSICA DE LA EVOLUCIÓN DE LAS MANDÍBULAS

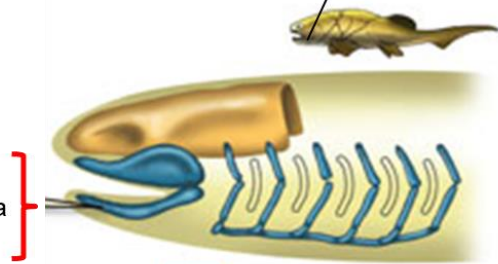
PEZ AGNATO (Ostracodermo †)

Esqueleto branquial: arcos branquiales cartilagosos que soportan las branquias



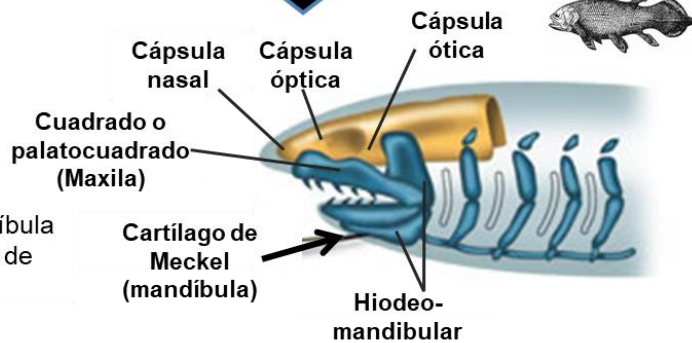
PEZ GNATOSTOMO (Placodermo †)

Algunos arcos branquiales anteriores modificados forman la mandíbula, ausencia de dientes mandibulares.



PEZ GNATOSTOMO (Osteíctio primitivo)

Arcos branquiales adicionales contribuyen al soporte de una mandíbula más pesada y eficiente; presencia de dientes mandibulares.



(Figura modificada a partir de la elaborada por la Profesora Andrea R. Steinmann como parte del material didáctico utilizado para la enseñanza de contenidos de la Asignatura Biología Animal II, dictada en el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de la Universidad Nacional de Río Cuarto).



NUEVA HIPÓTESIS DEL ORIGEN DE LAS MANDÍBULAS

Extraído de Montero y Autino (2018), pp. 84

“Se ha propuesto que la aparición de las mandíbulas estuvo relacionada en un primer momento con el mejoramiento de la respiración, y luego habrían tomado parte en la alimentación (Mallat 1996). La diferenciación de las mandíbulas del adulto está determinada por varios genes reguladores (Olson et al. 2005). Por una parte, en las mandíbulas no hay expresión de genes Hox (*) (en forma similar a lo que ocurre con la zona peribucal de las lampreas, mientras que sí se expresan en el primer arco branquial de éstas) (Takio et al. 2004). La diferenciación de los arcos branquiales parece estar regulada por el gen homeobox Dlx; cuando estos genes se expresan experimentalmente se inhibe la formación de la mandíbula (Crezeut et al. 2002). Embriológicamente las mandíbulas están formadas exclusivamente por derivados de la cresta neural (Le Douarin y Dupin 2003), y la inhibición de la expresión de los genes Hox en esta región es una condición necesaria para la formación de las mandíbulas (Creuzet et al. 2002). Por lo tanto, es muy posible que éstas no sean derivadas del primer arco branquial de las lampreas, como postulaba la teoría clásica, sino que sean una novedad evolutiva anterior al primer arco branquial de dicho grupo (posiblemente homólogas a los elementos esqueléticos del velo y de los labios, en la zona peribucal) (Kuratani 2004)”.

(*) Los genes Hox están relacionados con la especificación de la identidad posicional durante la embriogénesis de los Metazoa. Se caracterizan porque: i) tienen un sector de 180 pares de bases denominado homeobox; ii) están organizados en grupos (“clusters”) en el genoma (en lugar de estar dispersos por éste) (**); iii) tienen una alineación específica en los clusters que es similar al patrón de expresión a lo largo del eje antero-posterior del animal; iv)

funcionan como reguladores de los genes que producen la diferenciación de los distintos tipos celulares a lo largo del eje antero-posterior del animal (Powers y Amemiya 2004).

Se ha propuesto que las proteínas del homeodominio HOX son reguladores maestros del desarrollo del patrón de tejido durante la embriogénesis. Los genes Hox codifican una amplia familia de factores de transcripción caracterizados por poseer el homeodominio en su estructura. Esta secuencia de unión al DNA, muy conservada a través de la evolución, está constituida por 61 aminoácidos formando 3 α -hélices. Los genes Hox juegan un papel central durante el desarrollo embrionario, determinando la identidad de los somitas y regulando la organogénesis (Hernández Perera et al. 2006). El término "homeodominio" deriva de uno anterior, la homeosis, palabra que creó Bateson en el año 1894 para referirse a las variaciones naturales donde ciertas partes del cuerpo muestran características de otras regiones. Años más tarde Bridges recupera este término para las mutaciones homeóticas, donde la identidad de una parte del organismo es convertida en otra. La primera mutación homeótica fue descrita por Bridges a principios del siglo pasado. Cribando mutaciones en *Drosophila* en el laboratorio de Thomas H. Morgan encontró una mosca donde la parte anterior del tercer segmento torácico había sido reemplazada por la parte anterior del segundo segmento torácico.

(**) Los genes Hox de los tunicados son peculiares por que no están ordenados en clusters, sino desordenados y hasta atomizados en el genoma, rompiendo la regla de la linearidad de los genes Hox (Ikuta y Saiga 2005; David y Mooi 2014).

En Craniata, existen 2, 3 o 4 clusters parálogos (***) de genes Hox (el resto de Metazoa tiene sólo 1 cluster); aumento en el número total de genes del genoma (respecto de otros cordados basales) a partir de duplicación génica.

(***) Los genes parálogos son un tipo de genes homólogos que evolucionaron por duplicación, constituyendo la paralogía un concepto clave de la genómica evolutiva. Son secuencias homólogas de genes con un alto

grado de identidad (uno de ellos ha aparecido por duplicación del otro); si un gen de un organismo se duplica para ocupar dos posiciones diferentes en el mismo genoma, entonces las dos copias son parálogas. Las secuencias o genes parálogos típicamente tienen la misma función o similar; no obstante, muchas veces este no es el caso debido a que no existe la misma fuerza selectiva original sobre la copia duplicada del gen; ésta puede acumular mutaciones sin que el individuo pierda la función de dicho gen; esto permitiría generar proteínas nuevas que condujeran a la adquisición de nuevas funciones por mutación y/o por selección (Koonin 2005). *(Para mayor información sobre esta temática, se sugiere leer el recuadro que lleva por título "DUPLICACIÓN GÉNICA", en la página 49 de Montero y Autino, 2018).*

Entre los caracteres derivados de Gnathostomata se pueden mencionar:

- ✓ Presencia de mandíbulas.
- ✓ Dientes "verdaderos" recubiertos por dentina.
- ✓ Desarrollo de un proceso postorbital que separa el ojo de la musculatura de las mandíbulas (permitió separar las funciones de soporte de las mandíbulas y de cierre de los ojos).
- ✓ Presencia de dos tipos de proteínas contráctiles, uno específico para la musculatura lisa y otro específico para los músculos estriados. (las lampreas poseen un sólo tipo de actina)
- ✓ Con musculatura específica del ojo (mayor acción rotatoria de la musculatura ocular externa).
- ✓ Branquias cubiertas por ectodermo,
- ✓ Vértebras con centros vertebrales (alrededor de la notocorda).
- ✓ Presencia regular de arcos neurales y hemales (usualmente mineralizados) a lo largo de la notocorda.
- ✓ Presencia de cinturas pares (pectoral y pélvica).
- ✓ Presencia de aletas pélvicas pares (que aparecieron antes que las mandíbulas).
- ✓ Aletas dorsal y anal completamente diferenciadas.
- ✓ Nervios mielinizados.

- ✓ Presencia de cerebelo.
- ✓ Por otra parte, la capacidad locomotora se vio aumentada por la presencia de una cola heterocerca bien desarrollada y aletas membranosas pares, pectorales y pélvicas, sostenidas por rayos de colágeno.



El grupo extinto de los peces placodermos, los vertebrados mandibulados más antiguos conocidos hasta la fecha (vivieron en el periodo Silúrico y se extinguieron hacia finales del Devónico, hace 359 ma aproximadamente), desarrollaron una dentadura real. Rücklin et al. (2012), publicaron en *Nature* los resultados de su estudio, que muestran que poseían dientes formados por dentina y hueso, y con cavidad pulpar, ocupada por tejido conectivo pulpar y revestido en casi toda su extensión por dentina.



Estos resultados contradijeron la hipótesis de que estos peces solo contaban con estructuras similares a dientes, descritas como proyecciones de las placas óseas que formaban la mandíbula. Además, estos animales contaban con un complejo sistema para reemplazar sus piezas dentales.



RETOMANDO ALGUNAS IDEAS...

- ✓ Los cordados (Chordata) se dividen en tres grupos: los Cefalocordados (Cephalochordata), los Tunicados (Tunicata) y los Craneados (Craniata).
- ✓ Los craneados presentan un gran número de innovaciones evolutivas, que les han permitido conquistar una gran variedad de nichos y alcanzar una gran diversidad en sus representantes. Una de las principales características que distingue a los craneados de otros cordados es el desarrollo de una caja craneana que protege al cerebro tripartito.
- ✓ Otras innovaciones que caracterizan a este grupo de organismos, y que resultan claves en el desarrollo de muchos caracteres derivados, son el desarrollo de las plácodas epidérmicas y del tejido embrionario de la cresta neural.



Como material bibliográfico de lectura adicional, relacionado con la aparición de los genes Hox 6-7, sugiero leas el recuadro "*Biología del Desarrollo y Evolución: GENES HOX*"

Biología del Desarrollo y Evolución

Lectura sugerida: GENES HOX

Los genes Hox son genes reguladores, es decir que controlan la expresión de otros genes; regulan la expresión de distintas estructuras a lo largo del eje anteroposterior en todos los Metazoos; son extremadamente conservadores en su estructura y se ubican en una secuencia continua en complejos o clusters, y el orden de su expresión a lo largo del eje anteroposterior es idéntico al orden en el que se disponen en el cromosoma.

Una de las características principales de los genes Hox (Hox es la contracción de homeobox), es su típico ligamiento físico, ya que suelen estar agrupados en un mismo cromosoma, formando lo que se llama el complejo Hox; además, los genes Hox muestran colinealidad espacial: no sólo están en el mismo cromosoma, sino que su orden en el mismo corresponde al orden de expresión en el eje antero-posterior del cuerpo del animal. Así, los genes del extremo 5' se expresan en la parte más posterior del cuerpo del animal, mientras que los del extremo 3' se expresan en la más anterior. En los vertebrados, incluso, existe una colinealidad temporal además de la espacial: los genes Hox se van expresando ordenadamente desde la parte anterior del cuerpo hasta la parte posterior. Otra característica es que en los orígenes de los vertebrados se produjeron dos trans-duplicaciones(1) del complejo original de genes Hox, contando con cuatro complejos parálogos denominados Hox A, B, C y D. Debido a que, aunque hasta la actualidad se han secuenciado varios genomas de organismos procariotas sin encontrarse ningún Hox verdadero, lo más probable es que el primer Hox haya aparecido en algún momento de la evolución eucariota, probablemente derivada de un factor de hélice-giro-hélice; en el organismo ancestral del que se derivaron finalmente las plantas, los hongos y los animales, ya deben haber existido al menos dos tipos de Hox diferentes. Mientras que en plantas y hongos ha tenido lugar cierta proliferación de diferentes tipos de Hox, la mayor expansión ha ocurrido en animales, en los cuales ya se han identificado diferentes clases y familias de genes homeobox. La aparición de las diferentes clases de Hox parece haber ocurrido temprano en la evolución de los metazoos, ya que en las esponjas y cnidarios se encuentran muchos tipos diferentes de estos genes, y en grupos de animales con simetría bilateral, están presentes esencialmente todas las clases y muchas familias de Hox.

Describiéndose primero en *Drosophila*, los genes Hox se encuentran en el genoma de todos los animales pluricelulares, en donde juegan un papel fundamental en dar forma al cuerpo y a sus apéndices. La mayoría de los vertebrados tienen cuatro grupos de genes Hox (HOXA, HOXB, HOXC y HOXD) con 39 genes. La conservación de la secuencia, el orden de los genes en los grupos Hox y su patrón de expresión en los vertebrados, sugieren que estos grupos de genes funcionan controlando el patrón de las estructuras a lo largo del eje antero-posterior. Una vez llamada la 'piedra de Rosetta' de la biología del desarrollo, los homeobox continúan fascinando tanto a los biólogos evolutivos como a los del desarrollo. El nacimiento del grupo de genes homeóticos, u Hox, y su posterior evolución, ha sido crucial para mediar las principales transiciones en el plan corporal de los metazoos. Los estudios de genómica comparativa indican que los grupos de ParaHox y NK descubiertos más recientemente se vincularon al grupo de Hox al principio de la evolución, y que juntos constituyeron un "mega grupo" de genes de homeobox que contribuyeron de manera notable a la evolución del plan corporal. García-Fernández (2005), propone un interesante modelo para el origen y evolución de los complejos Hox. Este autor sugiere que en los comienzos de la evolución de los metazoos existió un gen fundador (*ProtoANTP* o *Protoantennapedia*) que por cis-duplicación dio lugar a dos genes, ProtoHox (el ya mencionado ancestral común de los complejos Hox y ParaHox) y ProtoNK. Cada uno sufrió sucesivas amplificaciones por cis-duplicación dando lugar a un «megacomplejo» que finalmente se fragmentó en los tres complejos Hox, ParaHox y NK. Este megacomplejo debió estar ya presente antes de la separación entre cnidarios y bilaterales, ya que existen representantes de los tres complejos en cnidarios. En las esponjas no se han encontrado genes *Hox* o *ParaHox* definidos aunque, sorprendentemente, sí hay genes *NK*, lo que sugiere que el megacomplejo pudo aparecer antes incluso de la separación entre las esponjas y los demás animales, y que los genes de los complejos Hox y ParaHox se perdieron en el linaje de las esponjas.

Los genes Hox proporcionan, por tanto, una base común para el estudio de la organización del cuerpo de todos los animales, al menos a lo largo de su eje antero posterior.

⁽¹⁾ *Trans-duplicaciones: duplicaciones que dan lugar a dos genes o conjuntos de genes situados en distintos cromosomas. Cis-duplicaciones: duplicaciones que dan lugar a dos genes situados sobre el mismo cromosoma, uno a continuación del otro.*
Bibliografía consultada: García-Fernández J. 2005. The genesis and evolution of homeobox gene clusters. *Nature Reviews Genetics* 6:881-892. doi: 10.1038/nrg1723.

5- CHONDRICHTHYES

5.1- ORIGEN Y RADIACIÓN DE LOS CONDRICTIOS

Los condrichtios (Chondrichthyes) tienen una larga historia evolutiva sobre la Tierra, apareciendo los primeros organismos pertenecientes a este grupo durante el Devónico, hace aproximadamente 400 ma. (*ver recuadro Eras geológicas, pp. 17 en este material educativo*), época en que se supone divergieron de un ancestro común al resto de los vertebrados óseos (peces de aletas con radios, peces de aletas lobuladas como los celacantos, peces pulmonados y tetrápodos).

Tradicionalmente, el esqueleto cartilaginoso fue considerado como la condición plesiomórfica en gnatostomos (dado que embriológicamente aparece antes que el óseo: Ley de la recapitulación de Haeckel); en ese contexto, los condrichtios representarían un estadio evolutivo anterior al de teleósteos. Sin embargo, esta presunción parece ser altamente improbable por las siguientes razones: ya en Craniata y placodermos hay hueso; se han encontrado trazas de tejido óseo en vértebras de un Lamniforme (Scyliorhinus canicula); algunos teleósteos tienden a reemplazar el hueso por cartílago a fin de alivianar peso; hay huesos condrales y dermales (Montero y Autino 2018, pp. 94).

Así, su esqueleto cartilaginoso es un carácter derivado; ya se mencionó que en la mayoría de los embriones de vertebrados durante la formación del esqueleto este originalmente es cartilaginoso, osificándose antes del nacimiento. Sin embargo, en los peces cartilaginosos se detuvo este proceso de osificación durante la gestación. Los condrichtios son capaces de generar tejido óseo, como queda de manifiesto en los dentículos dérmicos que cubren su piel; estas estructuras tegumentarias representarían vestigios de la coraza de los primeros gnatostomos, como los placodermos extintos.

Los primeros condriccios eran semejantes a los tiburones actuales y, al igual que aquellos, carecían de aleta anal. Además, presentaban aletas pectorales y dorsales bien desarrolladas, a excepción de las pélvicas que eran pequeñas. La aleta caudal externamente era homocerca, con los lóbulos simétricos. Los fósiles de estos individuos son identificados por la forma tricúspide de sus dientes, con raíces poco desarrollada (**Figura 19**).

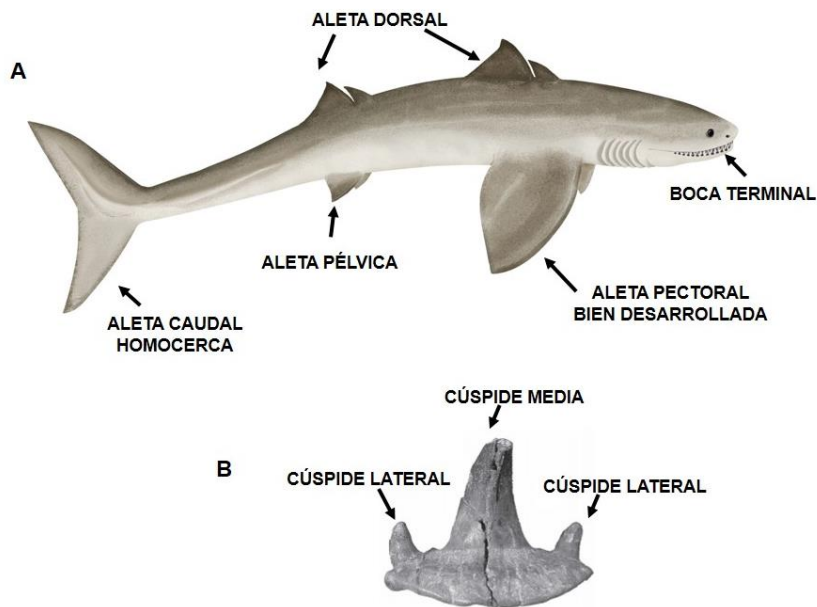


Figura 19: Detalle de la ubicación de la boca, del tipo de aletas (A) y características de los dientes (B) de *Cladoseleche*, Chondrichthyes, considerado generalmente como el más primitivo del grupo (con estados de carácter plesiomorfo), previo a la separación entre Holocephali y Elasmobranchii. (Figura reelaborada a partir de Duffin y Guinter 2006, pp. 259)

Aunque existe evidencia de hueso alrededor de sus bases, los dientes son principalmente estructuras de dentina cubierta de esmalte. Se supone además que existía un reemplazo de los dientes, un estado de carácter derivado respecto a peces agnatos ya extintos, y que significaría una característica evolutiva muy importante en el mecanismo de alimentación de los condriccios tempranos. La boca se abría en el extremo anterior. El cuerpo estaba soportado por una notocorda y presentaban arcos neurales cartilagosos que protegían la espina dorsal. Existen numerosos restos fósiles de individuos pertenecientes a este grupo, donde

Cladoseleache, del devónico tardío, es considerado el condriictio más primitivo (**Figura 19**). Los individuos pertenecientes a este género podrían haber alcanzado una longitud corporal de hasta dos metros. Si bien su articulación mandibular era muy débil comparada con la de los condriictios actuales, presentaba músculos mandibulares muy potentes. La suspensión mandibular en estos individuos era de tipo anfistílica (la mandíbula inferior se une a la caja craneana mediante dos articulaciones primarias: anteriormente, por un ligamento o prolongación del etmoides que une el palatoc cuadrado al cráneo, y posteriormente a través del hiomandibular) (**Figura 20**). Además, se presume que los individuos de este género eran depredadores de hábitos pelágicos.

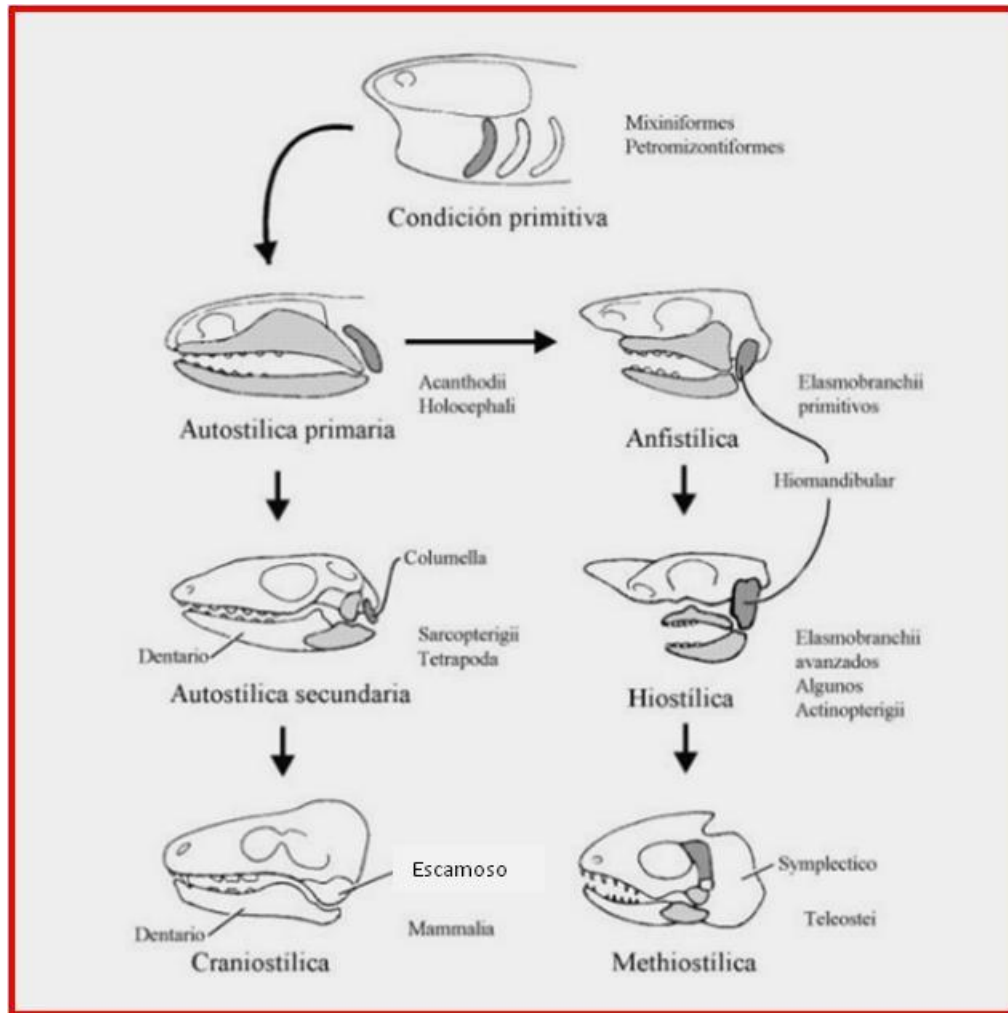


Figura 20: Tipos de suspensiones mandibulares en Gnathostomata (*Figura extraída de Montero y Autino 2018, pp. 84*)



Montero y Autino (2018) expresan que la suspensión mandibular autostílica es generalmente considerada como la más primitiva; en ella la mandíbula inferior se une al neurocráneo sin la intervención del arco hioideo. La condición autostílica puede ser primaria (cuando hay un cartílago palatoc cuadrado único), y es propia de placodermos, acantodinos, holocéfalos y dipnoos, o puede ser secundaria (cuando el cartílago palatoc cuadrado queda reducido a la porción posterior del cuadrado, y la porción anterior es reemplazada por huesos dérmicos del paladar), propia de aquellos grupos de tetrápodos en los que el hiomandibular, que no interviene en la suspensión, se transforma en la columela*. Cuando la suspensión de la mandíbula inferior involucra al arco hioideo, puede ser anfistílica (interviene tanto el palatoc cuadrado como el hiomandibular), propia de los Chondrichthyes más antiguos y algunos actiopterigios; por otra parte, cuando la mandíbula inferior se une solamente al hiomandibular se denomina suspensión hioestílica, y se la encuentra en algunos elasmobranquios y actinopterigios (Montero y Autino 2018). Finalmente, en los mamíferos, la articulación craneo-mandibular está constituida por el dentario (único hueso que constituye la mandíbula inferior) y el hueso escamoso del cráneo.

** Cartílago o huesecillo del oído medio en forma de bastón que capta las vibraciones de alta frecuencia; presente en anfibios, aves y reptiles, es homólogo del hiomandibular (o hiomandíbula) de los peces y del estribo de los mamíferos, ya que, en estos últimos, la columela se transforma en el tercer hueso del oído medio (estribo).*

Más tarde, durante el carbonífero, la evolución de los condictios implicó modificaciones en estas primeras formas que derivaron en organismos con nuevas adaptaciones en su aparato locomotor y en sus hábitos alimenticios. El

representante más destacado de este grupo es *Hybodus* (**Figura 21**) cuya característica distintiva fue una dentición más fuerte y con múltiples cúspides, en la que se diferenciaban dos tipos de dientes: los dientes anteriores, que eran dientes más finos y afilados probablemente utilizados para cortar alimentos blandos; y dientes posteriores, que eran más robustos que le ayudaban a masticar presas mucho más duras (**Figura 21**). Además, los individuos pertenecientes a este género poseían aletas pectorales y pélvicas con mayor movilidad, aleta caudal heterocerca y presentaban aleta anal. Las aletas dorsales presentaban una espina grande y ancha. La boca se abría en el extremo anterior. Otro cambio morfológico que aparece en este período es la presencia de una serie completa de arcos hemales que protegen las arterias y las venas troncales que corren por debajo de la notocorda.

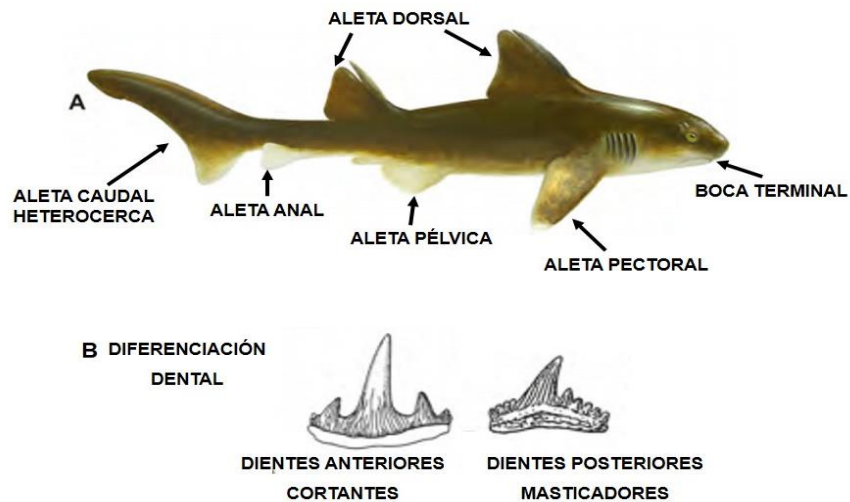


Figura 21: Detalle de la ubicación de la boca, del tipo de aletas (A) y características de los dientes (B) de *Hybodus*, Chondrichthyes. (Figura reelaborada a partir de Fischer 2012, pp. 33).

El registro fósil revela que durante el Carbonífero tardío y principios del Triásico, aparecieron muchas de las formas actuales de condricthios, indicando que para el período Jurásico los tiburones con apariencia moderna ya se habían

desarrollado. Desde entonces son pocas las modificaciones que han sufrido, entre ellas: la solidificación de sus vértebras, la bóveda craneana sobresale o se extiende por delante de las mandíbulas, la boca se abre ventralmente, hay mayor desarrollo de la musculatura que participa en la apertura de la boca y la suspensión mandibular es de tipo hioestílica (el arco mandibular está unido a la caja craneana por detrás, principalmente a través del hiomandibular) (**Figura 20**). La notocorda continua fue reemplazada por centros cartilaginosos que se calcifican. Durante este período las características asociadas a la locomoción, alimentación, sistema sensorial y comportamentales evolucionaron juntas, produciendo formas depredadoras dominantes que ocuparon el último nivel de la cadena trófica. En la actualidad se reconocen alrededor de 900 especies de condriictios.

Por otra parte, se conocen fósiles con características similares a las quimeras modernas desde el Carbonífero, indicando que las formas más primitivas que dieron origen a estas podrían haberse originado antes de este período. Sin embargo, no existe consenso aún entre los científicos sobre las relaciones filogenéticas existentes entre los miembros que constituyen este grupo y sobre qué organismo podría haber sido el ancestro de ellos. Así, algunos autores suponen que las quimeras actuales derivarían de un placodermo, mientras que otros autores proponen que derivarían de tiburones primitivos.

5.2- CLASIFICACIÓN DE LOS CONDRICTIOS

Este grupo incluye a los Holocephali (quimeras) y los Elasmobranchii (=Neoselachii) (tiburones, rayas). Los condriictios (Chondrychthyes) son vertebrados mandibulados (vertebrados gnatostomados), con el esqueleto formado por cartílago, frecuentemente con calcificación prismática pericondral, muy raramente osificado (si hay osificación, siempre acelular y pericondral, nunca celular o endocondral (Lund y Grogan 1997; Hedges y Kumar 2009; Montero y Autino 2018).

La monofilia de condriictios, basada en caracteres morfológicos tales como la calcificación prismática del endoesqueleto, presencia de cláspers pélvicos como órgano copulador de machos y genes de ARN ribosómico, entre otros caracteres, es

ampliamente aceptada por los científicos (Grogan y Lund 2004; Mallatt y Winchell 2007; Montero y Autino 2018). En condriictios son reconocidos dos linajes monofiléticos principales: Holocephali y Euselachii (Nelson et al. 2016) (**Figura 22**).

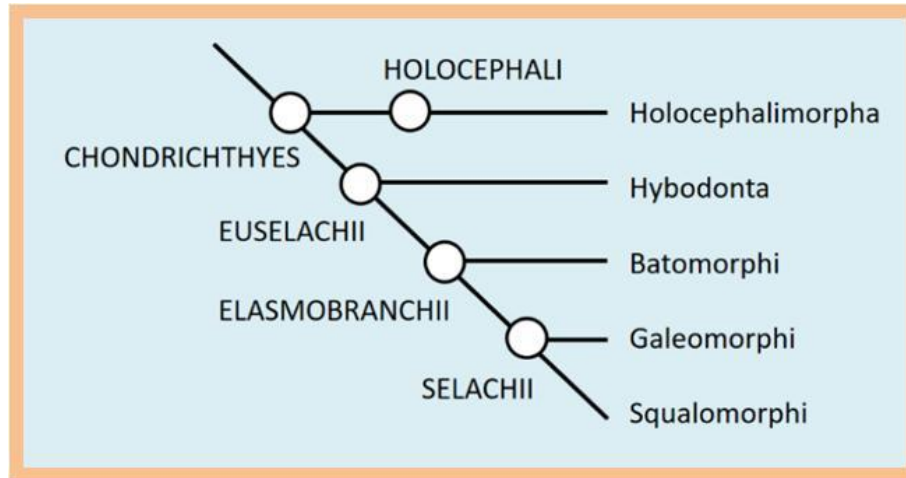


Figura 22: Filogenia de Chondrichthyes (basada en Nelson et al. 2016). (Figura extraída de Montero y Autino 2018, pp.94.)

Los condriictios modernos se dividen en dos grupos principales: 1) Holocephali, que incluye a las quimeras; y 2) Elasmobranchii, que incluye a tiburones y rayas. Entre ambos se estima que existen aproximadamente 900 especies (47 de ellas son especies de holocéfalos, el resto corresponden a especies de elasmobranquios), la mayoría marinas y algunas de aguas dulces o eurihalinas. A su vez, los elasmobranquios comprenden dos clados monofiléticos: 1) Selachii, que incluye a los tiburones; y 2) Batomorphi, que incluye a rayas (Nelson et al. 2016; Montero y Autino 2018). Nelson et al. (2016) consideran que la evidencia paleontológica es consistente con la hipótesis de que los tiburones y las rayas son grupos hermanos y de igual antigüedad (**Figura 22**). Según estos autores, los tiburones son monofiléticos sin la inclusión de las rayas, y la propuesta de una relación filogenética más estrecha entre los dos grupos tendría que ser el resultado de convergencia evolutiva (que los caracteres utilizados para apoyar esta hipótesis constituyeran homoplasias, o sea, que compartieran caracteres análogos).

Algunos autores, dividen a Selachii en dos grandes clados monofiléticos: Galeomorphi (incluye todos los tiburones modernos, excepto el cazón y especies

cercanas); y Squalomorpii (peces cartilagosos que se caracterizan por carecer de aleta anal y membrana nictitante) (Matos et al. 2015; Montero y Autino 2018) (**Figura 23**).

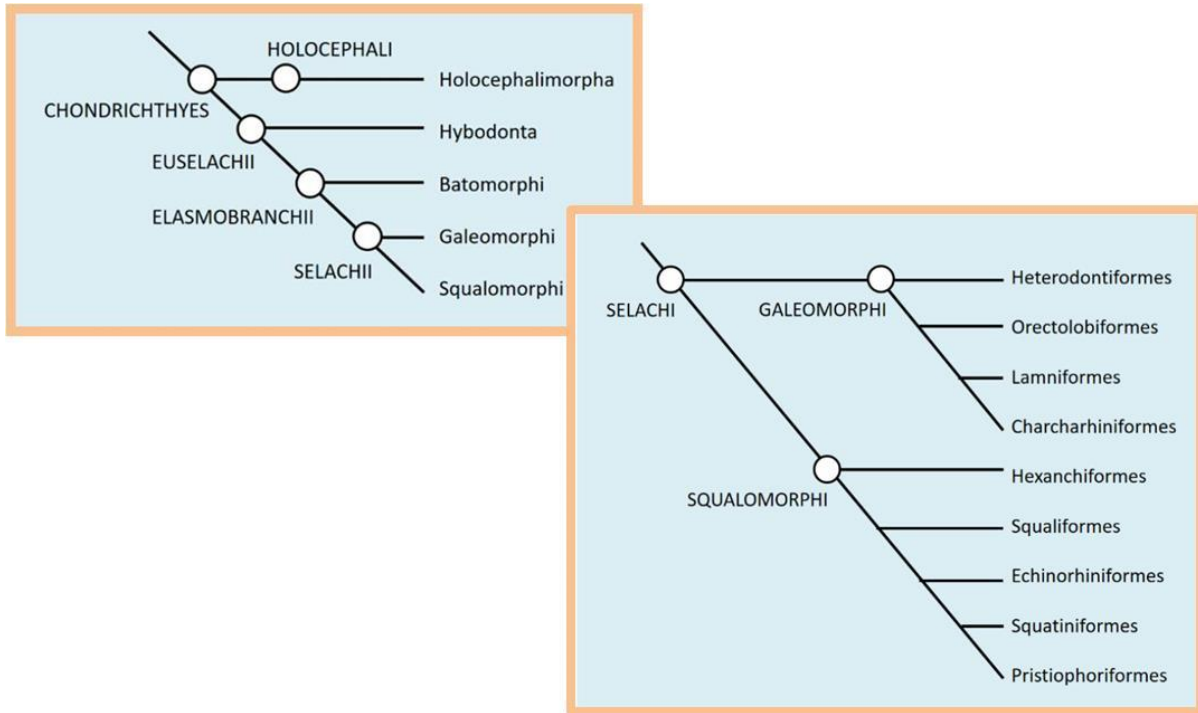


Figura 23: Relaciones filogenéticas de Condriictios: probables relaciones filogenéticas existentes entre los principales grupos de condriictios (*Figuras extraídas de Montero y Autino, 2018, pp. 94 y 98*).

Los condriictios presentan un mosaico de caracteres primitivos, o plesiomorfos, y derivados. Su esqueleto cartilaginoso es un carácter derivado; en la mayoría de los embriones de vertebrados durante la formación del esqueleto este originalmente es cartilaginoso, osificándose antes del nacimiento. En los peces cartilagosos se detuvo este proceso de osificación durante la gestación. Los condriictios son capaces de generar tejido óseo, como queda de manifiesto en los dentículos dérmicos que cubren su piel; estas estructuras tegumentarias representarían vestigios de la coraza de los primeros gnatóstomos, como los placodermos extintos.

Varios autores proponen una relación filogenética cercana entre los peces Placodermos (grupo extinto de peces primitivos gnatostomados) y los Condriictios;

esto, en relación a la presencia de un clasper, clams o pterigopodios en la aleta pélvica, y a la presencia de un cartílago que une el globo ocular con el cráneo (**Figura 24**). En el cladograma que se presenta en la **Figura 25**, se muestran las relaciones filogenéticas de peces, considerando la presencia de un clasper, clams o pterigopodios en la aleta pélvica, y la presencia de un cartílago que une el globo ocular con el cráneo. A partir de dichos caracteres, en este cladograma los placodermos son considerados como un taxón grupo hermana de los condriictios.

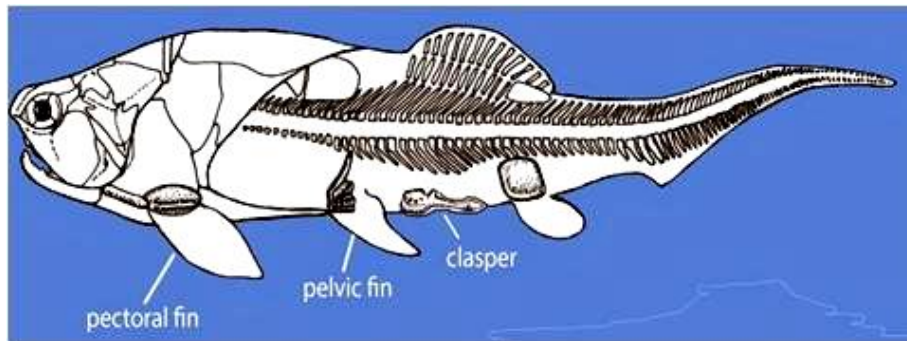


Figura 24: Exomorfología de Placodermo macho donde se indica el órgano copulador denominado pterigopodios o claspers, homólogo al órgano copulador de los condriictios.

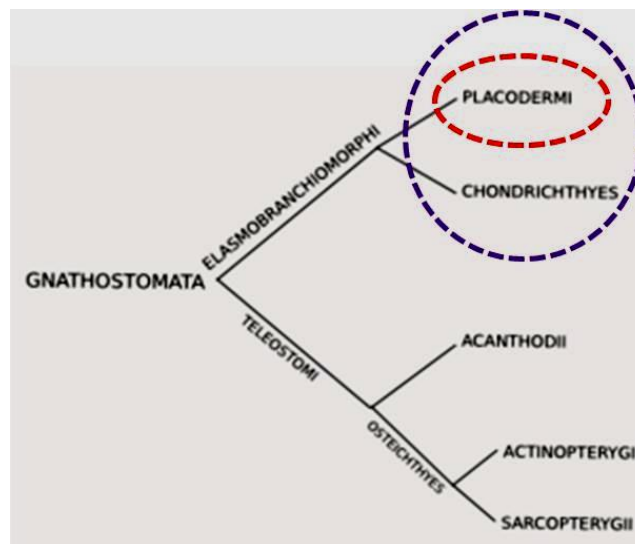


Figura 25: Cladograma que representa una posible relación filogenética de condriictios respecto a los otros grupos de peces, considerando la presencia de un clasper, clams o pterigopodios en la aleta pélvica, y a la presencia de un cartílago que une el globo ocular con el cráneo.



ACTIVIDAD 7: A partir de los siguientes cladogramas (**Figura 26 A y B**), describe las relaciones filogenéticas entre Condriictios, Placodermos y Osteíctios propuestas en la hipótesis A y en la hipótesis B.

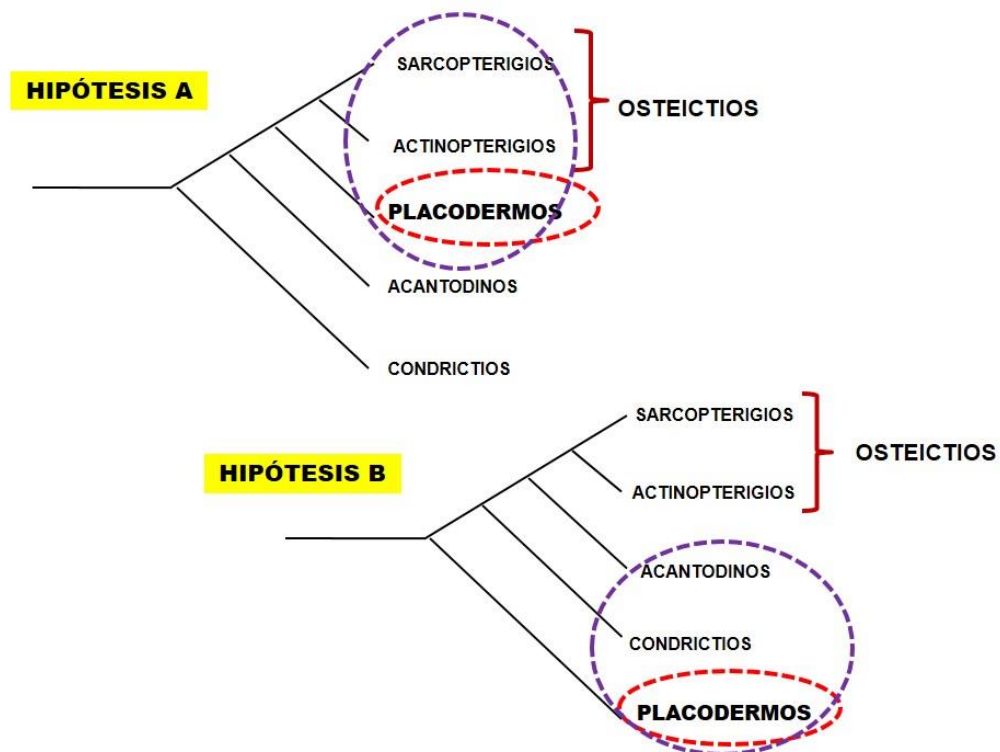


Figura 26: Hipótesis A: Cladograma que muestra las posibles relaciones filogenéticas de los condriictios con los placodermos y los osteíctios en relación a presencia de placas dérmicas y del hueso craneal parasfenoides; Hipótesis B: Cladograma que muestra las posibles relaciones filogenéticas de los condriictios con los placodermos y los osteíctios en relación a la forma del palatocuartado. (Figura modificada a partir de la elaborada por la Profesora Andrea R. Steinmann como parte del material didáctico utilizado para la enseñanza de contenidos de la Asignatura Biología Animal II, dictada en el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales de la Universidad Nacional de Río Cuarto).

5.3- CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE CONDRICTIOS

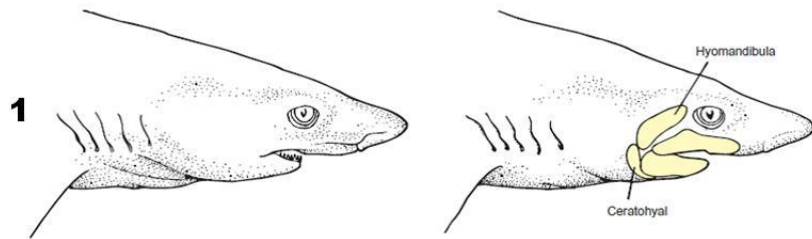
Entre las características morfológicas de los condrictios se pueden mencionar:

- ✓ Cuerpo muy hidrodinámico sostenido por un esqueleto cartilaginoso, raramente osificado.
- ✓ Aletas rígidas pares de base ancha con radios blandos no segmentados de origen epidérmico (ceratotriquios): escapulares o anteriores y pelvianas o posteriores.
- ✓ Piel áspera compuesta por queratina y con escamas placoides (o dentículos dérmicos). Estas escamas cubren todo el cuerpo de los tiburones y rayas, pero están ausentes en las quimeras. Las escamas placoides son homólogas a los dientes de vertebrados que presentan una pulpa dentaria central con vasos sanguíneos, y cubiertos por una capa cónica de dentina. Durante el crecimiento de los individuos las escamas placoides no aumentan de tamaño, sino que se van añadiendo a la superficie del cuerpo a medida que aumenta el tamaño del pez.
- ✓ Potentes mandíbulas provistas de numerosos dientes trituradores que no están fusionados a la mandíbula y se reemplazan rápida y continuamente. Esto les permite tener siempre dientes nuevos frente a aquellos que se van rompiendo, desgastando y desprendiendo. Existen dientes aserrados, con función cortadora; dientes afilados, con función agarradora y dientes planos (en muchas rayas) para moler el alimento.
- ✓ Mandíbula superior formada por el palatoc cuadrado.
- ✓ Un par de aberturas nasales ubicadas a ambos lados del rostro.
- ✓ Detrás de los ojos existe una abertura denominada espiráculo, que conecta la cavidad faríngea con el exterior y sirve como vía de circulación del agua que pasa por el aparato branquial.
- ✓ Presencia de un cartílago que une el globo ocular con el cráneo.
- ✓ Respiran a través de branquias, directamente expuestas al exterior a través de 5 ó 7 hendiduras branquiales en las rayas y los tiburones, y de solo 1 exclusivamente en las quimeras.

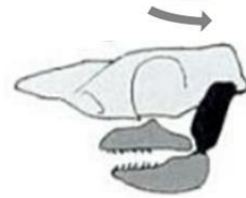
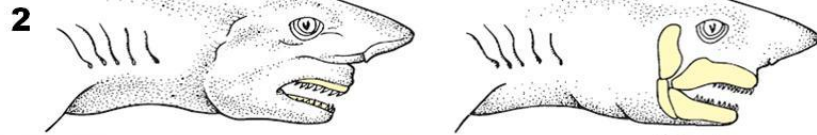
- ✓ Ausencia de opérculo (para mantener el flujo de agua a través de las branquias deben nadar prácticamente de manera continua).
- ✓ Ausencia de vejiga natatoria; en su lugar poseen un hígado con altas concentraciones de lípidos que facilita su flotación en las columnas de agua, ya que ésta es menos densa que el agua. Sin embargo, tienen que nadar constantemente para no hundirse.
- ✓ Válvula espiral en el intestino bien desarrollada.
- ✓ Todos los condriictios son depredadores, pero las especies más grandes se alimentan del zooplancton que filtran con sus estructuras branquiales mientras nadan con la boca abierta.
- ✓ En algunas especies existe dimorfismo sexual en relación al tamaño del cuerpo, siendo el macho de menor tamaño que la hembra.
- ✓ La fecundación es interna y el número de huevos fecundados es bajo; los huevos son grandes y poseen una cubierta que varía en forma y tamaño según la especie. En contraste con los peces óseos, generan pocas crías de crecimiento lento.
- ✓ Los órganos copuladores, denominados pterigopodios, clams o clásperes, se encuentran próximos a la base de las aletas pélvicas. El macho introduce uno de los pterigopodios en la cloaca de la hembra, donde se da un efecto de succión del esperma hacia el oviducto. Estos órganos copuladores favorecen la fecundación interna.
- ✓ Se observa una fuerte tendencia en todo el grupo al ovoviviparismo. En ciertos casos se da el oviparismo o incluso viviparismo. También se presenta el fenómeno de "oofagia" (canibalismo dentro del útero en donde un embrión se come restos de huevos).

QUINESIS MANDIBULAR DE LOS TIBURONES

Durante la simple locomoción la región etmoides del cráneo forma una punta hidrodinámica.



En posición de ataque de la mandíbula, tanto la mandíbula superior como inferior se proyectan hacia delante.



Suspensión hiostilica (la mandíbula pierde parte de la conexión del cráneo).

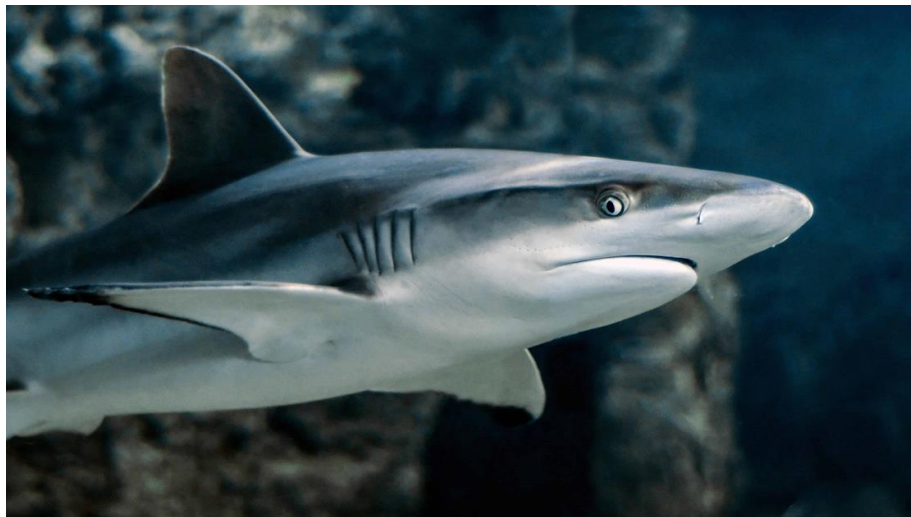


Imagen que permite apreciar como la región etmoides del cráneo del tiburón forma una punta hidrodinámica durante la simple locomoción. Imagen de dominio público registrada en <https://pixnio.com/es/animales/peces/agua-depredador-bajo-el-agua-mar-oceano-tiburones-peces-vida-silvestre#>

A pesar de estar relacionadas con los tiburones y las rayas (Elasmobranchii), las quimeras (Holocephali) exhiben diferencias morfológicas notables (**Figura 27**). Así, por ejemplo, las quimeras se caracterizan por poseer una cabeza prominente y un cuerpo alargado que se estrecha hasta una cola en forma de látigo, ojos grandes, dientes de reemplazo tardío y modificados como placas de regeneración y desgaste; habitan los mares de todo el mundo, excepto las aguas frías del Ártico y la Antártida; muchas especies se encuentran en las zonas oceánicas profundas, abarcando sustratos arenosos, rocosos o fangosos. Por su parte, los elasmobranchios son peces predadores que utilizan tanto la vista como el olfato para obtener su alimento. Aunque la mayoría de los individuos pertenecientes a este grupo son principalmente marinos, algunas especies pueden encontrarse en agua dulce. Además, los elasmobranchios se caracterizan por poseer dientes numerosos y de reemplazo relativamente rápido y algunas costillas usualmente se encuentran presentes. La **Tabla 1** enumera otras características morfológicas distintivas de estos dos grupos de condriactos.

Tabla 1: Características morfológicas de Holocephali (quimeras) y Elasmobranchii (tiburones y rayas), que permiten identificar individuos pertenecientes a cada grupo.

	HOLOCEPHALI	ELASMOBRANCHII
N° HENDIDURAS BRANQUIALES	4 hendiduras branquiales cubiertas por un falso opérculo	5 a 7 hendiduras branquiales que se abren directamente al exterior
TIPO SUSPENSIÓN MANDIBULAR	Palatoc cuadrado fusionado al cráneo; mandíbula inferior se une al palatoc cuadrado sin intervención del arco hioideo (suspensión autostilílica primaria u holostilílica)	Palatoc cuadrado no fusionado al neurocráneo (suspensión anfilílica o hiofilílica)
PRESENCIA/AUSENCIA CLOACA	Ausente	Presente
PRESENCIA/AUSENCIA ESTÓMAGO	Ausente	Presente
PRESENCIA/AUSENCIA ESCAMAS	Cuerpo desnudo, sin escamas en adultos (aunque hay denticulos especializados y escamas en muchas formas fósiles)	Cuerpo cubierto por escamas (escamas placoides)
ÓRGANOS SUJECCIÓN CÓPULA	Machos con <i>tenaculum</i> frontal y agarraderas prepélvicas (1° radio aleta pélvica muscularizado, de movimiento independiente, que tiene función prensil)	Machos sin <i>tenaculum</i> ni agarraderas prepélvicas
PRESENCIA/AUSENCIA ESPIRÁCULOS	Ausentes	Generalmente presentes

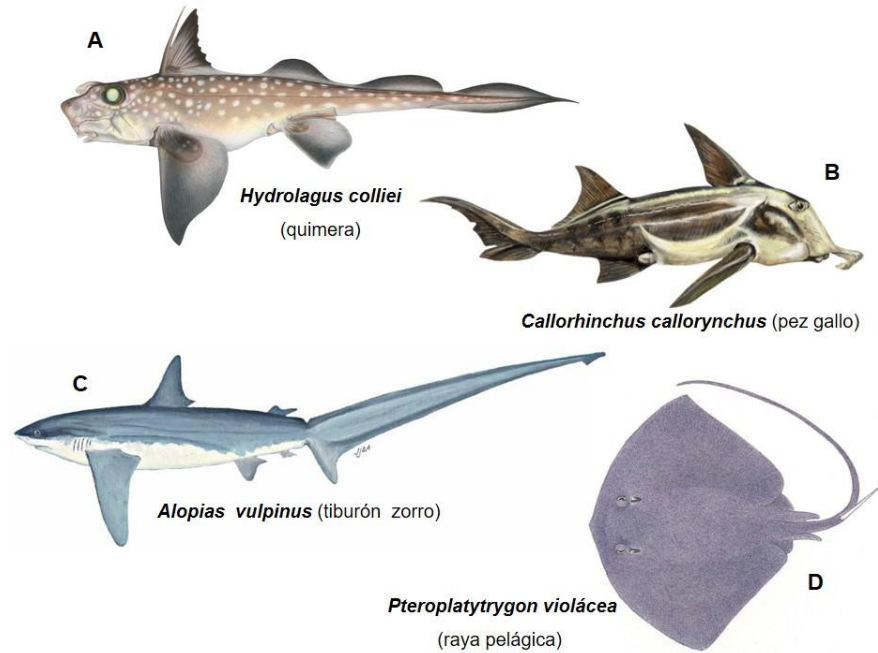


Figura 27: Especies de condriictios holocéfalos (A y B) y condriictios elasmobranquios (C y D). A, B y C son ejemplos de especies de condriictios que se pueden encontrar en el mar Argentino.

Condriictios presentes en la Argentina





ACTIVIDAD 8: En el trabajo científico *Reproductive biology of the cockfish, *Callorhinchus callorhynchus* (Chondrichthyes: Callorhinchidae), in coastal waters of the northern Argentinean Sea*, publicado en la revista *Neotropical Ichthyology*, 15(2): e160137 en el año 2017, Chierichetti y colaboradores estudiaron las características reproductivas del pez gallo (*Callorhinchus callorhynchus*) (**Figura 28**) en aguas costeras al norte del Mar Argentino. Esta especie de holocéfalo tiene amplia distribución en el Atlántico Sudoccidental y es un recurso importante para las pesquerías en Argentina. Entre las variables registradas a los individuos capturados en las campañas realizadas, los investigadores consideraron: el sexo del animal; la longitud precaudal-PCL (en milímetros) y la masa corporal total- TM (en gramos), entre otras. En total capturaron 186 individuos de la especie *C. callorhynchus* (19 machos y 167 hembras) durante las campañas Junio-Julio (17%), Agosto-Septiembre (22%) y Octubre-Noviembre (61%).

- Nombra las variables representadas en cada eje de la **Figura 29**
- Nombra las variables informadas en la **Tabla 2**.
- Describe los resultados informados en la **Figura 29** y en la **Tabla 2**.

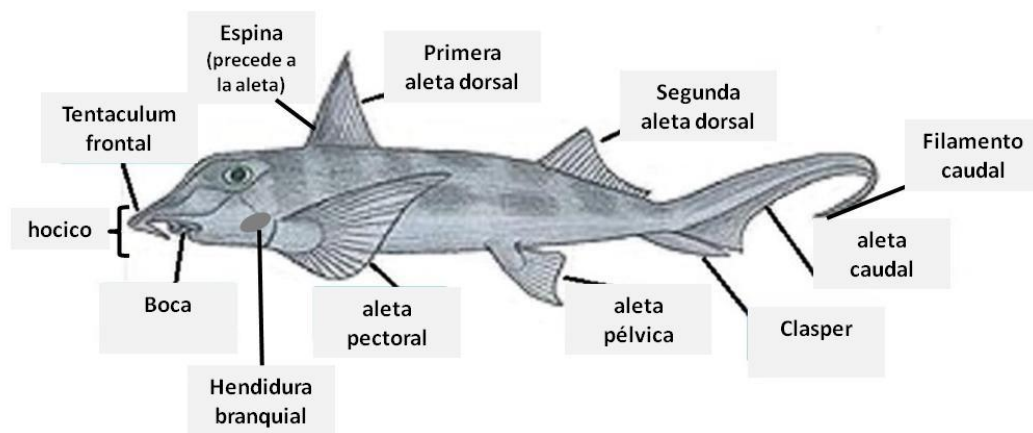


Figura 28: Características exomorfológicas del pez gallo (*Callorhinchus callorhynchus*).

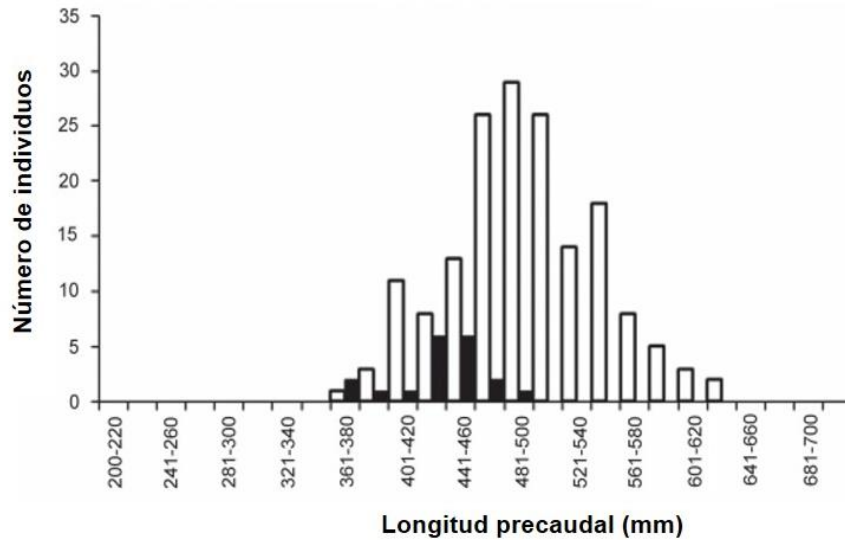


Figura 29: Distribución de frecuencia de la longitud precaudal (PCL) en clases de tamaño (20mm) para machos (columnas en color negro; n= 19) y hembras (columnas en color blanco; n=167) capturados de *Callorhynchus callorhynchus* en aguas costeras al norte del Mar Argentino. (Figura extraída de Chierichetti et al. 2017).

Tabla 2: Datos morfométricos (en milímetros) y gravimétricos (en gramos) para machos y hembras de *Callorhynchus callorhynchus* capturados en aguas costeras al norte del Mar Argentino. n= tamaño de muestra; PCL= longitud precaudal (mm); TM = Masa corporal total; EM = Masa corporal eviserada; mean= media; s.d= desviación estandar. (Tabla extraída de Chierichetti et al. 2017).

	MACHOS	HEMBRAS
n	19	167
PCL	374-482	375-630
(mean ± s.d.)	(434.47 ± 29.59)	(498.08 ± 51.22)
TM	665-1630	755-3330
(mean ± s.d.)	(1226.58 ± 264.16)	(1928.13 ± 520.24)
EM	600-1330	710-2820
(mean ± s.d.)	(1021.58 ± 202.43)	(1635.70 ± 442.15)

5.4- DIFERENCIAS Y SIMILITUDES MORFOLÓGICAS ENTRE TIBURONES (SELACHII) Y RAYAS (BATOMORPHI).

Como anteriormente se mencionó en este material educativo, diversos autores proponen que existen diferencias morfológicas entre tiburones (Selachii) y rayas (Batomorphi), que permiten distinguir a los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos (Matos et al. 2015; Nelson et al. 2016; Montero y Autino 2018) (**Figuras 30 y 31**). Así, los tiburones presentan, entre otras características: escamas placoides numerosas y bien desarrolladas en todo el cuerpo; generalmente con 5 aberturas branquiales, dientes filosos (depredadores), y el agua para la respiración ingresa generalmente por la boca. Por otra parte, en las rayas la piel es generalmente lisa en comparación con la de los tiburones, y las escamas se encuentran poco desarrolladas en el cuerpo, pero bien desarrolladas en la línea media; los dientes generalmente presentan base y corona, presentan 5 o 6 aberturas branquiales, y el agua para la respiración ingresa generalmente por los espiráculos.

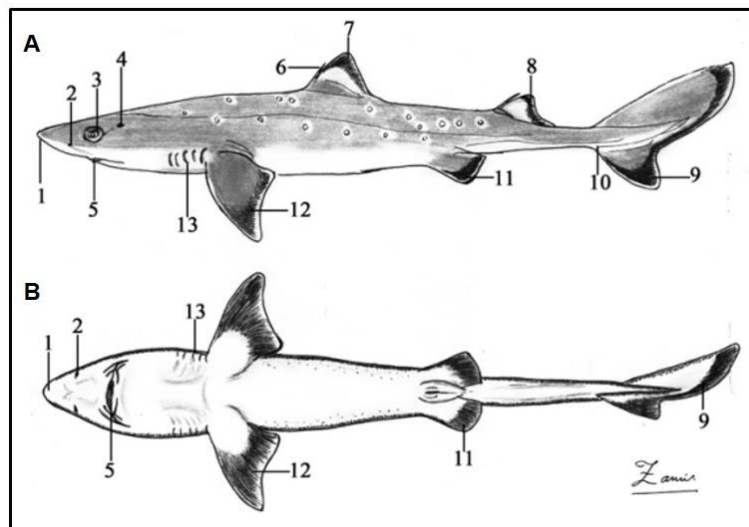


Figura 30: Anatomía externa de Tiburón (A- Vista lateral; B- Vista ventral). 1) Hocico; 2) Fosa nasal; 3) Ojo; 4) Espiráculo; 5) Boca; 6) Espina; 7) Aleta dorsal; 8) Aleta dorsal posterior; 9) Aleta caudal; 10) Quilla; 11) Aleta pélvica; 12) Aleta pectoral; 13) Aberturas branquiales. (Figura extraída de Matos et al. 2015)

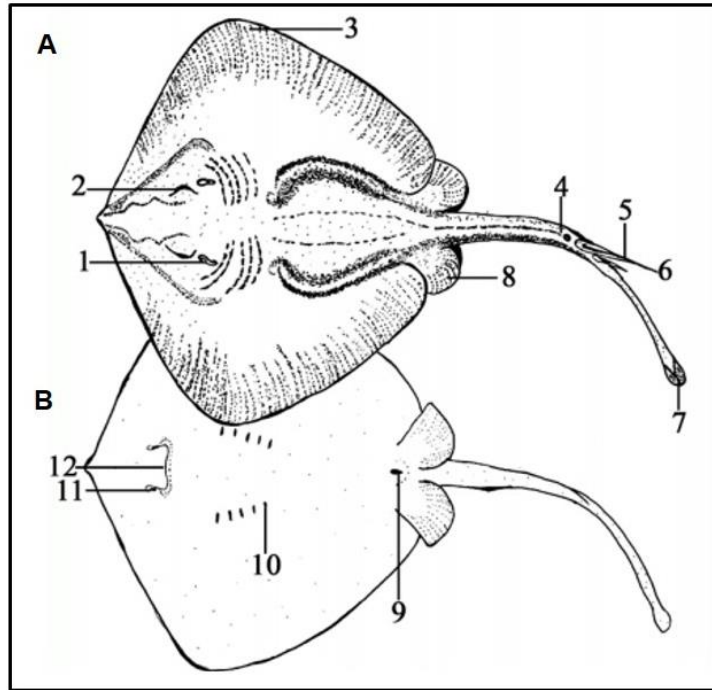


Figura 31: Anatomía externa de Raya (A- Vista dorsal; B- Vista ventral). 1) Espiráculo; 2) Ojo; 3) Aleta pectoral; 4) Espinas; 5) Aleta dorsal; 6) Aguijón; 7) Aleta caudal); 8) Aleta pélvica; 9) Ano; 10) Aberturas branquiales; 11) Fosa nasal; 12) Boca. (*Figura extraída de Matos et al. 2015*)



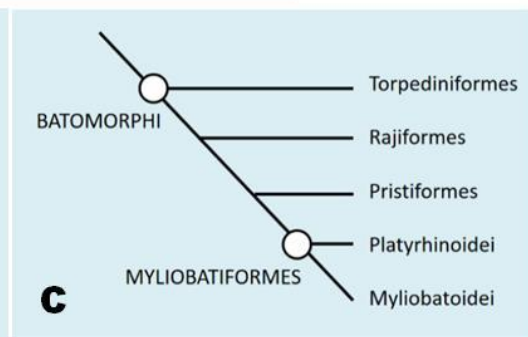
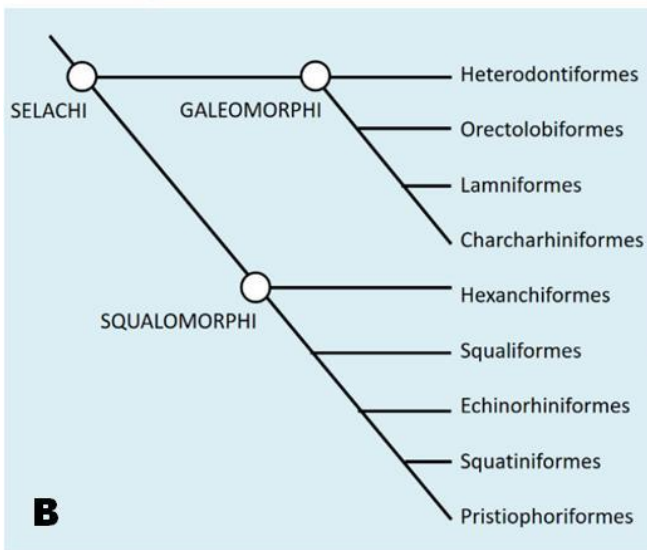
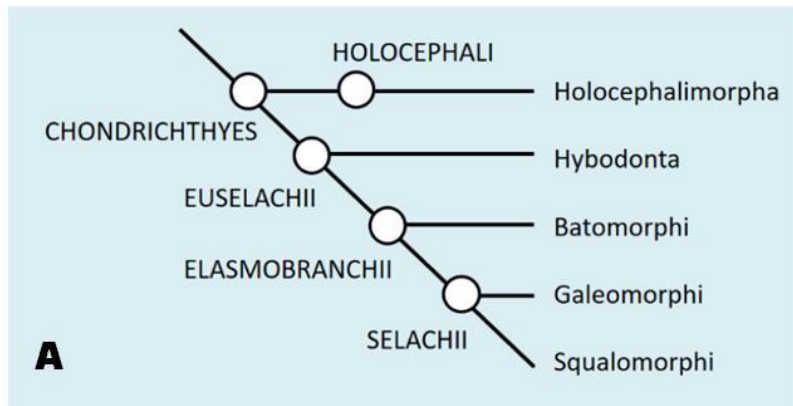
ACTIVIDAD 9: A partir de las **Figuras 30** y **31**, en las cuales se muestra características exomorfológicas de tiburones (Selachii) y rayas (Batomorphi), y de la lectura de características de estos grupos presentadas por Montero y Autino (2018), completa la **Tabla 3** consignando los estados de carácter de aquellos presentados en la primera columna.

Tabla 3: Características morfológicas generales de Tiburones y Rayas.

	Tiburones (Selachii)	Rayas (Batomorphi o Batoidea)
Forma del cuerpo		
Ubicación aletas pectorales		
Ubicación hendiduras branquiales		
Tipo aleta caudal		
Tipo de escamas		
Ubicación de la boca		
Ubicación de los ojos		
Espiráculos		
Membrana nictitante		



ACTIVIDAD 10: A partir de las **Figuras A, B y C**, en las cuales se muestran relaciones filogenéticas de grupos de Chondrichthyes, extraídas de Montero y Autino (2018), pp. 94, 98 y 107, respectivamente, contesta las siguientes preguntas, justificando tu respuesta en todos los casos. *Para resolver esta actividad se sugiere consultar a Steinmann y Bonatto (2020), Capítulo 5.*



- I. ¿Las hipótesis de la filogenia de Chondrichthyes (mostrada en la Figura A), de Selachii (mostrada en la Figura B) y de Batomorphi (mostrada en la Figura C), son contradictorias entre sí?
- II. ¿Cuál de las hipótesis filogenéticas (A, B, C), incluyen grupos de mayor jerarquía taxonómica?
- III. ¿Estás de acuerdo con lo que expresa Nelson et al. (2016): “En condriictios son reconocidos dos linajes monofiléticos principales: Holocephali y Euselachii”?
- IV. ¿Acuerdas con la hipótesis que propone que Selachii contiene dos grandes clados: Galeomorphi, con cuatro grupos, y Squalomorphi con cinco”?
- V. ¿Estás de acuerdo en que Galeomorphi es un grupo monofilético con cuatro clados; Heterodontiformes es el grupo hermana de los otros tres clados y

Orectolobiformes es el grupo hermana de los Lamniformes y Charcharhiniformes?

VI. ¿Estás de acuerdo en que la monofilia de los batoideos (Batomorphi) está bien establecida”?

5.5- ESTADO DE CONSERVACIÓN DE ESPECIES DE CONDRICTIOS EN ARGENTINA

¿QUÉ ES LA LISTA ROJA DE ESPECIES AMENAZADAS?



La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN o IUCN) es la organización medioambiental más grande del mundo, con más de 1200 miembros gubernamentales y no gubernamentales. Su misión es influir, alentar y ayudar a las sociedades de todo el mundo a conservar la integridad y biodiversidad de la naturaleza y asegurar que todo uso de los recursos naturales sea equitativo y ecológicamente sostenible.

Fue fundada en octubre de 1948, en el marco de una conferencia internacional celebrada en Fontainebleau, Francia. Tiene su sede en Suiza.

CATEGORÍAS DE ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES SEGÚN LA UICN

	Extinto	EX	
	Extinto en Estado Silvestre	EW	
	Extinto a Nivel Regional	RE	
	En Peligro Crítico	CR	} Amenazadas
	En Peligro	EN	
	Vulnerable	VU	
	Casi Amenazado	NT	
	Preocupación Menor	LC	
	Datos Insuficientes	DD	} No reflejan riesgo
	No Aplicable	NA	
	No Evaluado	NE	

Riesgo



Página Web de la organización: <https://www.iucn.org/es>

En el Mar Argentino y zonas adyacentes se han registrado 55 especies de tiburones, entre 46 y 50 de rayas, y dos de holocéfalos (Menni y Lucifora 2007; Figueroa 2011). El 85,6% (89 de 104) de las especies de condriictios descritas para la Argentina han

sido evaluadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN- *The International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species*, ver recuadro "*¿Qué es la lista roja de especies amenazadas?*"), y se determinó que un 6,7% está En Peligro Crítico y En Peligro; un 28,1% son Vulnerables, el 13,5% está Casi Amenazada; un 13,5% es de Preocupación menor y el 31,5% resultó con Datos Insuficientes. Particularmente, los tiburones fueron categorizados como Vulnerable el 33,3%, con Datos Insuficientes el 22,2%; Casi Amenazada el 20%; 4 especies son de Preocupación Menor (8,9%); otras 4 se hallan En Peligro (8,9%) mientras que 6,7% se encuentran En Peligro Crítico. El 41,9% de los batoideos evaluados poseen Datos Insuficientes; el 23,3% se clasifican como Vulnerable; el 9,3% está Casi Amenazado; el 14% presentan Preocupación Menor; el 4,7% se halla En Peligro y 7% En Peligro Crítico.



ACTIVIDAD 11: Expresa en una Tabla los resultados presentados en el párrafo anterior, considerando las diferentes categorías de estado de conservación de las especies de condrictios según la UICN y discriminados en tiburones y batoideos.

ESPECIES DE CONDRICTIOS PRESENTES EN LA ARGENTINA EN PELIGRO CRÍTICO



Mustelus fasciatus (cazón de rayas tenues)

Habita en las plataformas continentales del Atlántico subtropical suroccidental desde el sur de Brasil hasta el norte de Argentina, desde la superficie hasta los 250 m de profundidad. Su longitud máxima es de 1,5 m. La principal amenaza para la especie es la pesca intensiva con redes de arrastre de camarón.

Galeorhinus galeus

(tiburón vitamínico)

Ampliamente distribuido en aguas templadas de todos los océanos. Se encuentra sobreexplotado por su carne, sus aletas y su hígado.

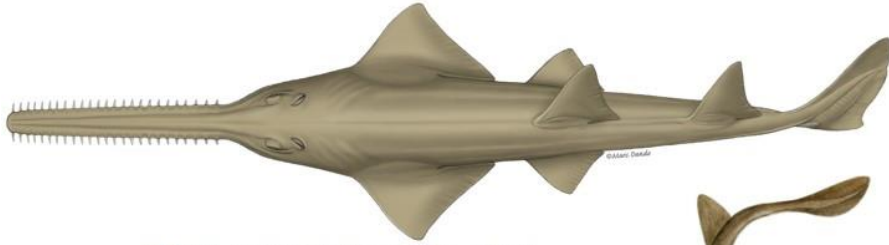


Carcharias taurus

(tiburón damisela o enfermera gris)

Ampliamente distribuido en océanos Atlántico, Índico, Pacífico. Llegan a medir hasta 3,2 m de largo. A menudo se asocia con ser un animal mortal, debido a su tamaño relativamente grande y dientes sobresalientes que apuntan hacia el exterior de sus mandíbulas, sin embargo, son muy dóciles.





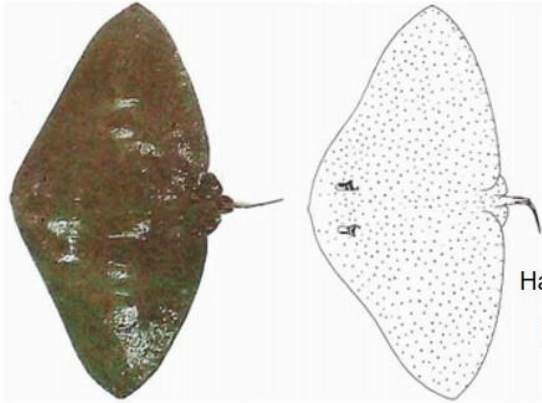
Pristis pectinata (pez sierra peine)

Vive tanto en agua dulce como en salobres y marinas hasta una profundidad de 10 m. La principal amenaza para la especie es la sobrepesca y pérdida de hábitat.



Rhinobatos horkelii (guitarra grande)

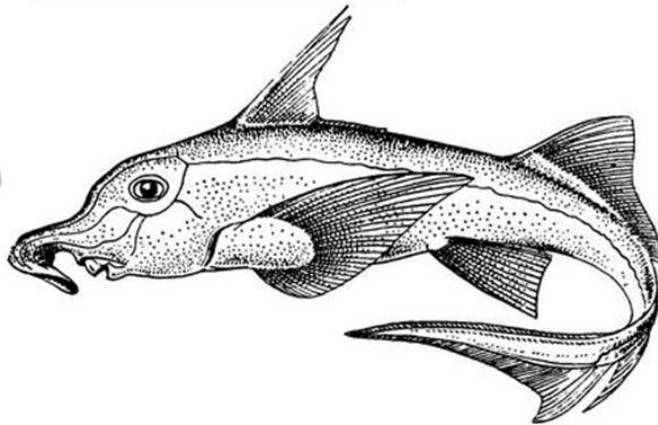
Se encuentra en las costas occidentales del Atlántico sur: desde Río de Janeiro hasta Argentina.



Gymnura altavela (raya mariposa)

Habita aguas tropicales y templadas del Atlántico. Especie poco abundante, de hábitos costeros. Se distingue de otras especies por su cola muy corta y con aguijón.

ESPECIE DE CONDRICTIO PRESENTE EN LA ARGENTINA DE PREOCUPACIÓN MENOR



Callorhynchus callorhynchus (pez gallo)

Holocéfalo que habita aguas poco profundas en el cono sur de América (Perú, Chile, Argentina y Uruguay). Esta especie presenta dimorfismo sexual (los machos poseen un tentáculo frontal)

5.6- CONSERVACIÓN DE CONDRICTIOS: Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (tiburones, rayas y quimeras) en la República Argentina (Anexo Resolución del Consejo Federal Pesquero: Res. CFP N° 6/2009).

"En los espacios marítimos argentinos, se distribuyen más de 100 especies de peces cartilaginosos (tiburones, rayas y quimeras), las que son capturadas tanto a partir de pesca dirigida como incidental por las flotas industrial y artesanal y también por la actividad turística y recreativa. Los peces cartilaginosos pertenecen a la Clase Chondrichthyes y se subdividen taxonómicamente en dos subclases: Elasmobranchii (que incluye a selacios y batoideos) y Holocephalii (pez gallo, quimeras). Por las características de su ciclo vital los condrictios responden rápidamente a efectos ambientales y antropogénicos adversos, presentando, como contrapartida, prolongados períodos de reacción a las consecuencias de las medidas de ordenación y conservación. Sus particulares historias de vida los distinguen de los peces teleósteos pues presentan fecundación interna, baja fecundidad y largos períodos de gestación, crecimiento lento, frecuencia reproductiva variable y prolongada longevidad, compleja estructura espacial por tamaños y segregación por sexos, y una estrecha relación stock-reclutamiento (Pratt 1979, 1996; Pratt y Casey 1983; Bonfil 1994).(.....). La preocupación creciente por el incremento de las capturas y el comercio internacional de tiburones y sus posibles efectos negativos sobre las poblaciones de estas especies, motivó que en 1994, la Novena Conferencia de las Partes de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), adoptara la Resolución 9.17 sobre el Estatus Biológico y Comercial de los Tiburones, solicitando a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), a los Estados parte de CITES y a los Organismos Regionales de Ordenación Pesquera, que establecieran programas para la recolección y evaluación de datos biológicos y de comercialización de las especies de tiburones".

"La República Argentina es parte de diferentes tratados que se relacionan, en forma directa o indirecta, con la conservación de peces cartilaginosos. Entre esos instrumentos internacionales cabe mencionar dos a los que la República Argentina

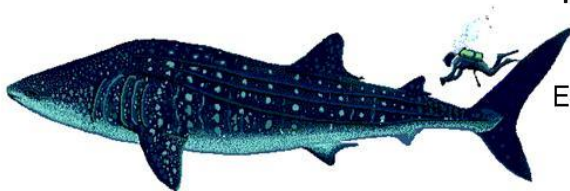
ha adherido: la ya mencionada CITES, que fuera aprobada mediante la Ley N° 22.344 y entró en vigor el 8 de abril de 1981 y la Convención de Especies Migratorias (CMS), aprobada por Argentina mediante Ley N° 23.918 y en vigor desde el 1 de enero de 1992. Los 175 Estados miembros de CITES se reúnen cada dos o tres años para examinar y votar posiciones que incluyan o excluyan especies biológicas dentro de los tres diferentes Apéndices. Para una mayor eficacia, los países miembros, a través de sus legislaciones nacionales, deben poner en funcionamiento las disposiciones de la Convención".

"En ocasión de su 12ª Conferencia de las Partes de CITES (noviembre de 2002), se adoptaron resoluciones y decisiones encaminadas a alentar activamente a los Estados a que establezcan Planes de acción nacionales sobre tiburones y a tomar medidas para realizar actividades de investigación, capacitación, acopio de datos, análisis de datos y establecimiento de un plan de ordenación de tiburones esbozadas por la FAO como necesarias para aplicar el Plan de Acción Internacional de Tiburones de la FAO. Asimismo, durante la 13ª Conferencia de las Partes de CITES (octubre de 2004), se adoptó la Decisión 13.42 dirigida a los Estados Parte, para que evaluaran la eficacia y eficiencia de las actuales medidas de conservación y ordenación de los tiburones e identificar cualesquiera mejoras que fueran necesarias".

"Se reconoce al comercio internacional de los productos pesqueros (incluyendo carnes y aletas) como la principal motivación para la explotación de algunas especies de tiburones y rayas. La preocupación creciente por el estado de algunas de ellas, llevó a que fueran listadas en los Apéndices de CITES. Entre ellas: el tiburón ballena, *Rhincodon typus*, y el tiburón peregrino, *Cetorhinus maximus*, fueron incluidos en el Apéndice II (comercialización estrictamente controlada) de CITES en 2002. El tiburón blanco, *Carcharodon carcharias*, fue incluido en el Apéndice II de esa Convención en 2004. Las distintas especies de pez sierra (Fam. Pristidae) fueron incluidas en el Apéndice I de CITES (comercialización prohibida) en 2007".

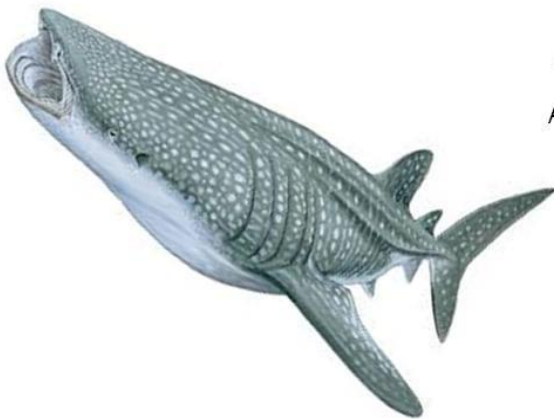
"Asimismo se reconoce que los Estados son y deben ser los protectores de las especies migratorias silvestres que viven dentro de los límites de su jurisdicción

nacional o que los franquean, y que la conservación o utilización racional de las especies migratorias de la fauna silvestre requieren una acción concertada de todos los Estados dentro de cuyos límites de jurisdicción nacional dichas especies desarrollan parte de su ciclo biológico. Los Estados que son Parte de la CMS, reconocen la necesidad de adoptar medidas a fin de evitar que una especie de esas características pase a ser una especie amenazada. A tal fin deberían promover, apoyar o cooperar a investigaciones sobre especies migratorias, esforzarse por conceder una protección inmediata a las especies migratorias enumeradas en el Apéndice I de la CMS y procurar la conclusión de acuerdos sobre la conservación, cuidado y aprovechamiento de las especies migratorias enumeradas en el Apéndice II".



Tiburón ballena (*Rhincodon typus*), de la Familia Rhincodontidae .

Es el mayor pez del mundo, con una longitud media de 14-20 metros. Se alimenta por filtración de plancton. Los individuos de esta especie pueden llegar a vivir 100 años y a producir 300 crías en cada camada. Habita en aguas cálidas tropicales y subtropicales poco profundas, congregándose en solo alrededor de 20 lugares frente a las costas de Australia, Belice, las Maldivas y México. La mayoría de los tiburones ballena se capturan antes de que alcancen la madurez. Sus aletas alcanzan un alto precio en los mercados asiáticos, aunque su comercio está regulado por el Convenio sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES).

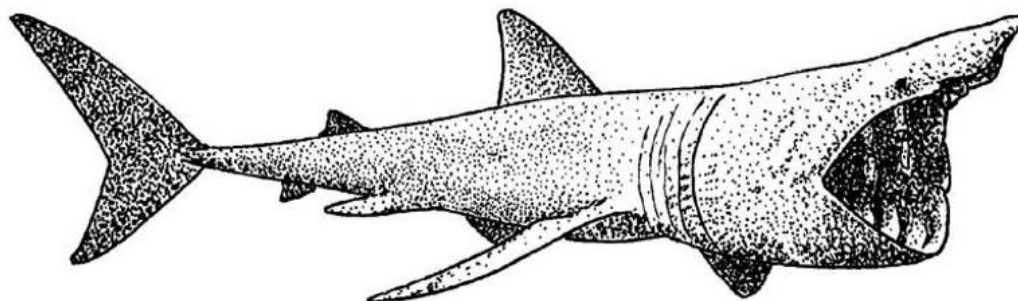


"La pesca de condriictios en la argentina se encuentra regulada, entre otras, por la Constitución Nacional de 1994 (Artículo 41), y la Ley Nacional N° 24.922 (Régimen Federal de Pesca) reglamentada por en el año 1998. La **Tabla 4** (Anexo de la Resolución CFP N° 6/2009), incluye la normativa para la conservación de tiburones, dictada por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos (SAGPyA), el CFP, y la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo (CTMFM)".

Tabla 4: Normativa para la conservación de condriictios en Argentina.

NORMATIVA GENERAL		
Res. SAGPyA N° 265/2000	Establece una amplia zona de veda total por arrastre en forma permanente, en la región patagónica central de la ZEEA (aprox. 180.000 km ²)	Vigente desde 09-06-2000
Res. CFP N° 15/2006	Establece un área de veda para la protección de reproductores y juveniles del variado costero en la zona de El Rincón	Vigente desde el 1 noviembre al 28 febrero de cada año
Res. CTMFM N° 10/2000	Establece un área de esfuerzo pesquero restringido para el arrastre de fondo	Vigente desde 13-12-2000
Res. CTMFM N° 09/2007, 02/2008 y 05/2008.	Establecen áreas de veda estacional para la protección de juveniles de merluza.	Vigencia estacional
Disp. Dirección Desarrollo Pesquero (Pcia de Bs. As.) N° 217/07	Reglamenta la pesca deportiva, realizada en la costa marítima en ambientes de la Provincia de Buenos Aires	Vigente desde diciembre de 2007
NORMATIVA ESPECIFICA		
Res. CFP N° 13/2003	Establece que ejemplares de tiburones mayores a 1,6 m deben ser devueltos al mar	Vigente desde 19-06-2003
Res. CTMFM N° 08/2007	Establece un área en la que se prohíbe el arrastre de fondo a fin de proteger las concentraciones de reproductores y juveniles de distintas especies de peces cartilaginosos.	Vigente desde 5-2-2007 al 29-2-2008

Res. CTMFM N° 01/2009	Establece una zona de esfuerzo restringido, autorizando la operatoria pesquera solamente para buques de menos de 22 metros de eslora. Prohíbe el uso del arte de pesca de arrastre de fondo en un área delimitada	Vigente desde 29-01-09 al 31-03-09.
Disp. Dirección Desarrollo Pesquero (Pcia de Bs. As.) N° 55/08	Veda permanente para grandes tiburones costeros (escalandrún, bacota, gatopardo y cazón)	Vigente desde junio de 2008



Tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*) de la Familia Cetorhinidae. Después del tiburón ballena, es la segunda especie de tiburón más grande del mundo, alcanzando los 10 m de longitud y las 4 toneladas de peso.

Al igual que el tiburón ballena es filtrador y nada con la boca abierta hasta hacerla redonda, filtrando el agua a través de sus grandes branquias. El peregrino es un tiburón pelágico que se encuentra frecuentemente en las plataformas continentales de todo el mundo.



Ingresando al siguiente enlace:

<http://marpatagonico.org/publica/informe-del-taller-regional-de-evaluacion-del-estado-de-conservacion-de-especies-para-el-mar-patagonico-segun-criterios-de-la-lista-roja-de-uicn-condrictios/>

podrás consultar el “Informe del 1° Taller Regional de Evaluación del Estado de Conservación de Especies para el Mar Patagónico según criterios de la Lista Roja de UICN: Condrictios”, publicado en el año 2020 (Cuevas et al. 2020), por el Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia. Dicho informe técnico presenta información respecto al estado de conservación de especies de condrictios que se distribuyen el Mar Patagónico.

Además, si te interesa la problemática de las especies de condrictios que se encuentran bajo amenaza de extinción, y/o casi amenazadas, debido a la pesca, la destrucción del hábitat y/o la contaminación, puedes consultar la Tesis Doctoral de Juan Martín Cuevas (2016), titulada "Herramientas para la conservación de los condrictios costeros del Mar Argentino", cuyo texto completo digital es de acceso abierto.

6- OSTEICHTHYES

6.1- ORIGEN Y RADIACIÓN DE LOS OSTEÍCTIOS

Tradicionalmente el nombre Osteichthyes (osteíctios) fue usado por mucho tiempo para designar al grupo parafilético formado por los peces de esqueleto óseo Actinopterygii y Sarcopterygii, el cual excluía a los tetrápodos (Tetrapoda), convirtiendo a los osteíctios en un grupo parafilético. En la actualidad este término comprende a todos sus descendientes, incluyendo a Tetrapoda. Así, hoy en día osteíctios es reconocido como grupo monofilético. La mera presencia de hueso no

es considerado un carácter apomórfico (o carácter exclusivo) de los osteíctios, ya que éste había aparecido anteriormente (hueso pericondral) en grupos devónicos como en los craneados fósiles más basales, placodermos y acantodios.

Los peces con esqueleto óseo se originaron a finales del Silúrico, hace aproximadamente 410 ma. Detalles estructurales de la cabeza de los primeros fósiles de peces óseos indican que probablemente descendieron de un antecesor compartido por los Acantodinos. Hacia la primera mitad del período Devónico, los osteíctios se habían diversificado extensamente, con adaptaciones que los adecuaron para todos los hábitats acuáticos con excepción de los inhóspitos.

Los primeros osteíctios tenían un opérculo en las hendiduras branquiales, formado por placas óseas unidas al primer arco branquial. Esta estructura permitió mejorar la eficacia de la respiración. Además, estos organismos tenían un par de pulmones, que servían como estructuras respiratorias accesorias. Durante el Devónico se estableció además, el patrón de las aletas de los osteíctios, la cual estaba constituida por dos pares de aletas ubicadas ventralmente: aletas pectorales anteriores y aletas pélvicas posteriores de menor tamaño. Dichas aletas estaban sujetas a las cinturas pectoral y pélvica, embutidas en la musculatura corporal. Conjuntamente, estos individuos presentaban una o dos aletas dorsales medianas y una aleta anal ventral. En los peces actuales dicho esquema aún persiste. Ciertas adaptaciones contribuyeron a su gran radiación. Entre ellas, la progresiva especialización de la estructura de las mandíbulas y de los mecanismos de alimentación, los cuales resultaron claves en su evolución. Hacia la mitad del Devónico los osteíctios se dividieron en dos grandes ramas: peces de aletas con radios o actinopterygios, y peces de aletas lobuladas.

6.2- CLASIFICACIÓN DE LOS OSTEÍCTIOS

Como se mencionó anteriormente, hoy en día los osteíctios involucran dos grandes clados: Sarcopterygii (sarcopterigios) o peces de aletas lobuladas + tetrápodos, y Actinopterygii (actinopterygios) o peces de aletas con radios (**Figura 32**) (Montero y Autino 2018). Los sarcopterigios son clasificados en tres grupos actuales (Actinistia,

Dipnoi y Tetrapoda); tuvieron una amplia radiación en el Devónico, siendo en ese momento más diversificados que Actinopterygii. Los sarcopterigios actuales tienen alrededor 30.500 especies, aunque si se excluye a Tetrápoda, quedan sólo 8 especies de peces.

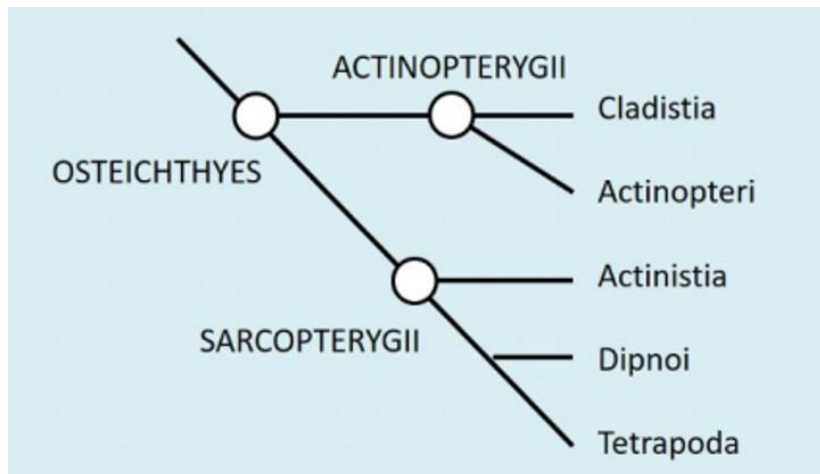


Figura 32: Cladograma de osteíctios propuesto por Montero y Autino (2018), que muestra las relaciones filogenéticas de los principales taxones monofiléticos. (*Figura extraída de Montero y Autino, 2018, pp. 127*).

Si bien el grupo de los actinopterigios no está diagnosticado por muchos caracteres derivados, no hay dudas sobre su monofilia. Los actinopterigios son un grupo de enorme diversidad, está compuesto por 72 grupos, con alrededor de 30.500 especies descritas, y comprende la más grande radiación de peces. Durante muchos años los actinopterigios fueron clasificados en Chondrostei (condrósteos), Holostei (holósteos) y Teleostei (teleósteos), con la intención de representar los grupos primitivos, intermedios y avanzados de peces de aletas con radios, el cual mostraba la gradual osificación del esqueleto. La clasificación más ampliamente aceptada en la actualidad comprende a dos grandes grupos: Cladistia (incluye a bichires) y Actinopteri (incluye a esturiones, pejelagartos, amias y teleósteos). A su vez, dentro de Actinopteri hay tres grupos principales: Chondrostei, Holostei y Teleostei (Montero y Autino 2018). Teleostei es el clado más grande de actinopterigios, altamente corroborado como grupo monofilético (Mirande 2017) con

sinapomorfías conocidas de varios sistemas anatómicos y también por caracteres moleculares (Gardiner et al. 1996; de Pinna 1996).



ACTIVIDAD 12: Describe las relaciones de parentesco establecidas entre los diferentes taxones de craneados vertebrados gnatostomados presentados en el cladograma de la **Figura 33**.

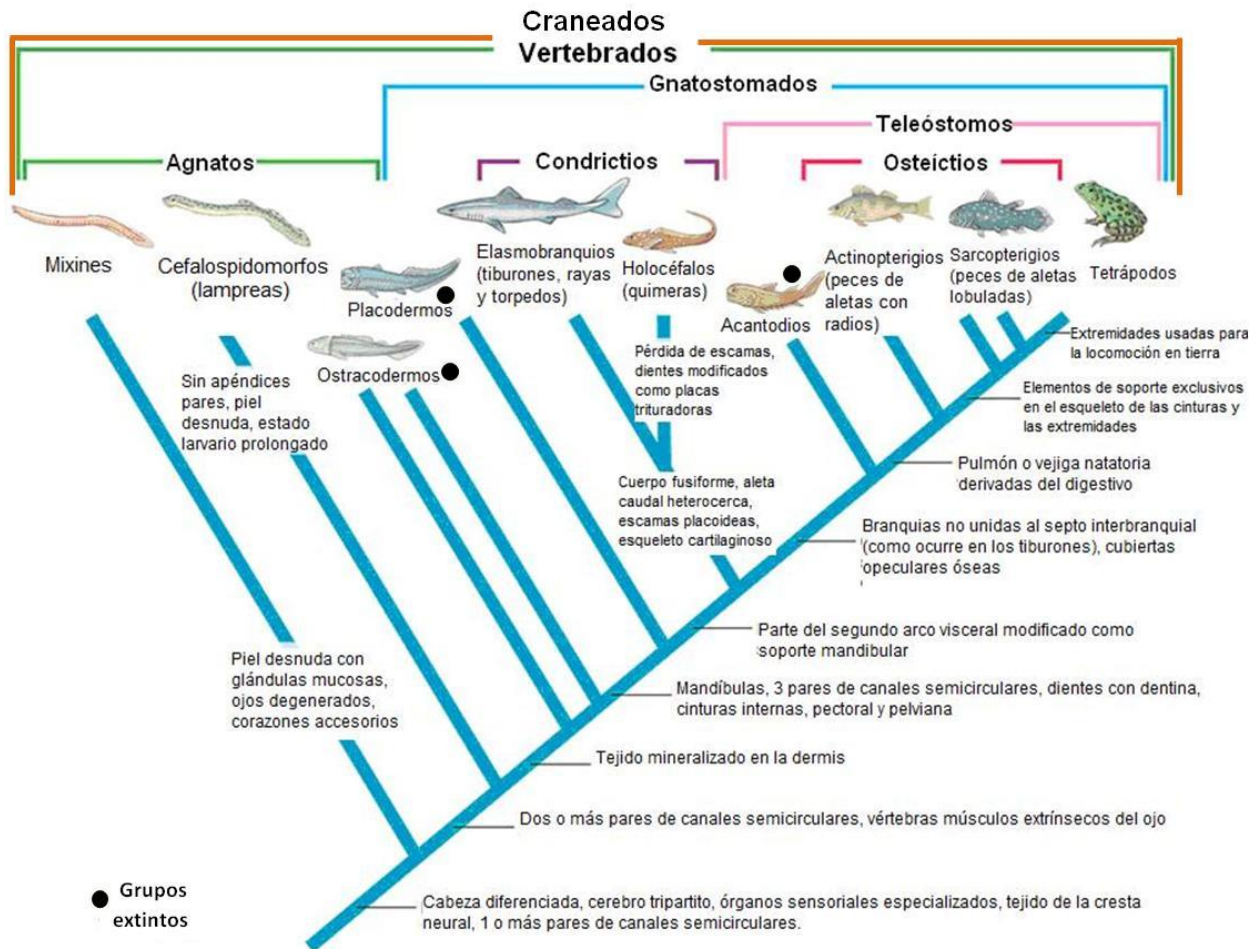


Figura 33: Cladograma de craneados vertebrados gnatostomados propuesto por Hickman y colaboradores, que muestra las posibles relaciones filogenéticas de los principales taxones del grupo. (Figura extraída y modificada de Hickman et al. 2009).



ACTIVIDAD 13: Describe las relaciones de parentesco establecidas entre los diferentes taxones de gnatostomados representados en el cladograma de la **Figura 34**.

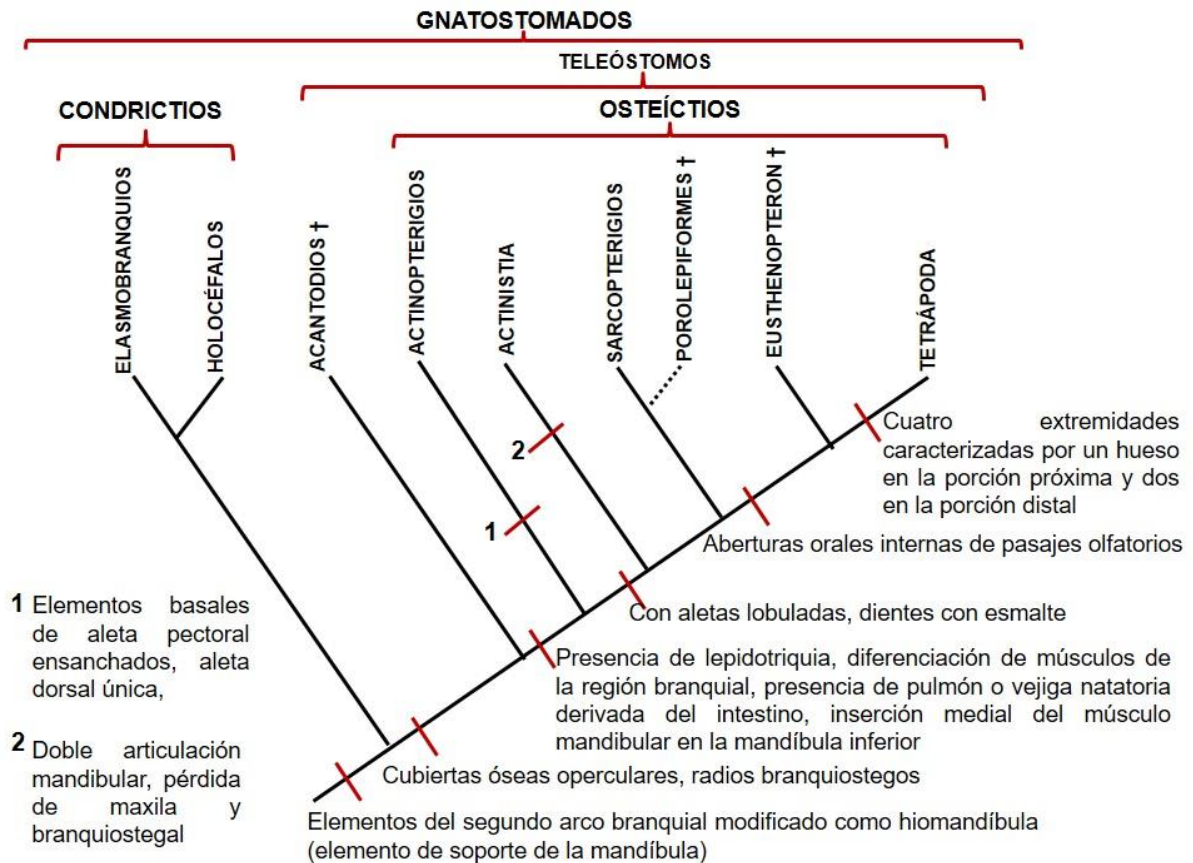


Figura 34: Cladograma de gnatostomados propuesto por Pough et al. (1989), que muestra las posibles relaciones filogenéticas de los principales taxones monofiléticos. Los grupos extintos se indican con una (†). Los números indican caracteres morfológicos que distinguen grupos. La línea punteada para Porolepiformes indica incertidumbre en la afinidad de este grupo. (Figura reelaborada a partir de Pough et al. 1989).



ACTIVIDAD 14: Menciona las diferencias entre la información que aporta el cladograma de la **Figura 33** y aquella que proporciona el cladograma de la **Figura 34**

6.3- CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE OSTEÍCTIOS

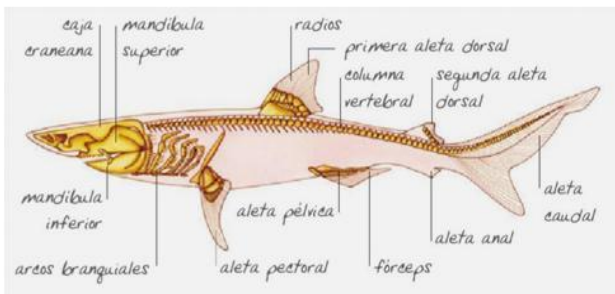
A continuación se presentan los caracteres que definen el grupo monofilético osteíctios:

- ✓ Con hueso endocondral (esponjoso y celular) y dérmico. Cráneo y cinturas recubiertas por grandes huesos dérmicos.
- ✓ Con escamas óseas en el cuerpo y aletas; escamas de tipo ganoideas, cicloideas o ctenoideas.
- ✓ Neurocráneo con suturas marcadas.
- ✓ Quijada superior formada por maxilar y premaxilar.
- ✓ Boca terminal; Dientes generalmente fusionados a los huesos.
- ✓ Aberturas nasales (narinas) dobles y más o menos dorsales.
- ✓ Desarrollo de un aparato opercular dérmico (con la cintura pectoral asociada) y radios branquiostegos (huesos largos y finos, en porción ventral de la membrana que cubre las branquias).
- ✓ Aletas pares flexibles utilizadas para maniobrar sostenidas por radios (actinotriquia, también presentes en Chondrichthyes), generalmente segmentados y recubiertos por huesos dérmicos (lepidotriquia; posiblemente derivados de escamas, ya que algunos conservan recubrimiento de ganoína o cosmina). Los lepidotricos permiten el firme sostén de aletas membranosas muy finas.
- ✓ Musculatura de las aletas (y de los miembros de tetrápodos) formada a partir del mesénquima (en Chondrichthyes aparece a partir de extensiones somáticas epiteliales).

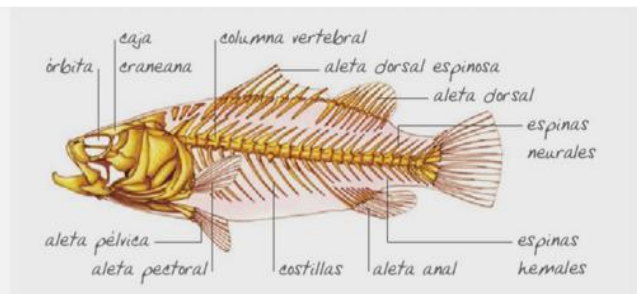
- ✓ Con pulmón (o su derivado, la vejiga natatoria, que puede estar unida, en los peces fisóstomos, o no, en los fisoclistos, al tubo digestivo).
- ✓ Ausencia de soportes endoesqueléticos externos a las branquias.
- ✓ Presencia de dientes en el paladar.
- ✓ Ojos con anillo esclerótico formado por cuatro oscículos. Presencia de conos dobles en la retina (posteriormente se pierden sólo en Eutheria), que permiten ver más colores que con conos simples.
- ✓ Piel con glándulas mucosas, cuya secreción permite mejorar la hidrodinamia y la protección contra predadores e infecciones.

6.4- DIFERENCIAS Y SIMILITUDES MORFOLÓGICAS ENTRE CONDRICTIOS Y OSTEÍCTIOS

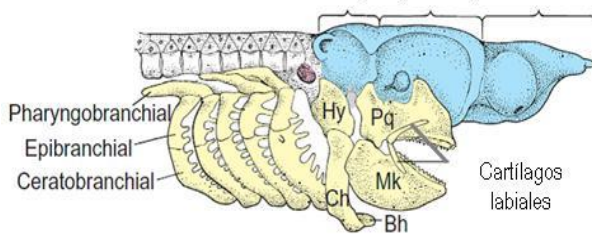
Esqueleto de tiburón moderno



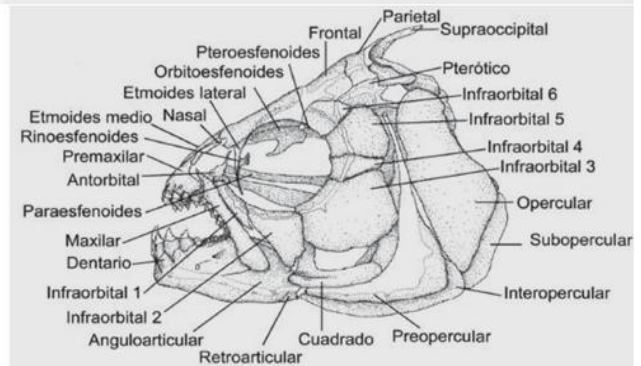
Esqueleto de actinopterigio moderno



Condrocráneo formado por tres regiones: ótico-occipital, orbital y etmoide.



Pq: palatocadrado; Mk: Cartilago de Meckel (mandíbula inferior); Ch: Ceratohial; Hy: Hiomandibular.



Entre otras características del cráneo de diferencias se puede mencionar que a diferencia de los tiburones, en los que el cráneo se expande por delante de las

mandíbulas, en los osteíctios son las mandíbulas las que se expanden por delante del cráneo formando un hocico.



ACTIVIDAD 15: Completa la siguiente Tabla consignando las diferencias o similitudes entre condrictios y osteíctios en relación a los caracteres mencionados en la 1º columna. Para ello ten en cuenta las características morfológicas presentadas anteriormente en este material para dichos grupos.

CARACTERÍSTICA MORFOLÓGICA	CONDRICTIOS	OSTEÍCTIOS
UBICACIÓN DE LA BOCA		
PRESENCIA / AUSENCIA OPÉRCULO		
TIPO DE ESCAMAS		
DIENTES FUSIONADOS SI / NO A MANDÍBULAS		
PRESENCIA / AUSENCIA ALETAS PARES SOSTENIDAS POR RADIOS		
MANDÍBULA SUPERIOR FORMADA POR UNA ÚNICA ESTRUCTURA (PALATOCUADRADO)		
TIPO DE RESPIRACIÓN		
PRESENCIA / AUSENCIA VEJIGA NATATORIA		
TIPO ALETA CAUDAL		



Ingresando al siguiente enlace:

<http://marpatagonico.org/publica/informe-del-taller-regional-de-evaluacion-del-estado-de-conservacion-de-especies-para-el-mar-patagonico-segun-criterios-de-la-lista-roja-de-uicn-peces-oseos/>

podrás consultar el “Informe del 1° Taller Regional de Evaluación del Estado de Conservación de Especies para el Mar Patagónico según criterios de la Lista Roja de UICN: Peces Óseos”, publicado en el año 2020 (Buratti et al. 2020), por el Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia. Dicho informe técnico presenta información respecto al estado de conservación de especies de peces óseos que se distribuyen el Mar Patagónico.

7- ACTINOPTERYGII

Fragmentos de restos fósiles de actinopterigios basales datan del Devónico, sugiriendo que este grupo tiene sus comienzos en el Devónico, en lagos y cursos de agua dulce. Estos primeros peces de aletas con radios (**Figura 35**), conocidos en el registro fósil como paleoníscidos, eran de pequeño tamaño (entre 5 y 25 cm), presentaban ojos grandes, bocas amplias, hocico reducido, una única aleta dorsal, aleta caudal heterocerca y estaban encerrados en una armadura ósea de fuertes escamas ganoideas. Además, tenían aletas con numerosos radios esqueléticos movidos unitariamente por músculos de la pared del cuerpo, y presentaban pulmones y branquias funcionales. La mandíbula inferior estaba sostenida por el hiomandibular y los músculos abductores de la mandíbula permitían el cierre de ésta en un movimiento similar al corte de una tijera, donde empujaban los dientes cónicos hacia la presa. Los paleoníscidos eran completamente diferentes de sus contemporáneos de agua dulce, peces de aletas lobuladas, con los que compartían hábitat durante este período. Los primeros actinopterigios fueron muy exitosos durante 200 ma.

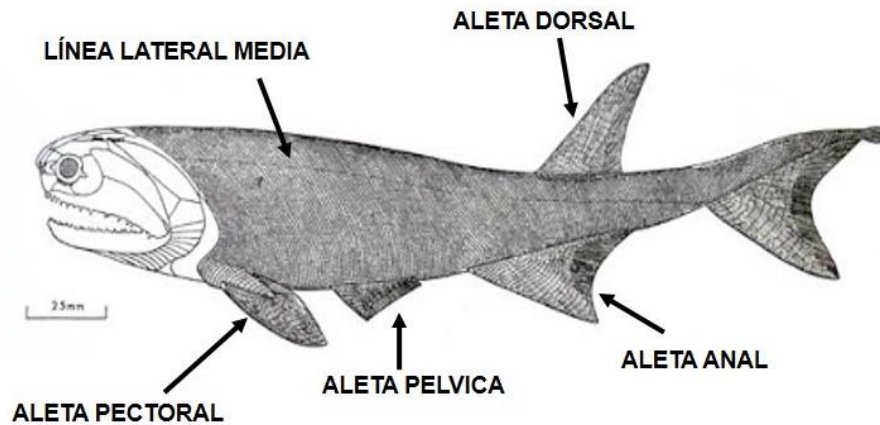


Figura 35: Actinopterigio primitivo del género *Cheirolepis* del período Devónico. La imagen muestra la ubicación de las aletas dorsal, pélvica, pectoral y anal.

Cerca del final del Paleozoico estos primeros peces de aletas radiadas mostraron señales de cambio. Entre ellos, los lóbulos superior e inferior de la aleta caudal se presentaron más simétricos en tamaño, y las membranas de las aletas se encontraban soportadas por menos rayos óseos. Esta reorganización morfológica generó una mayor versatilidad no sólo en los movimientos de las aletas sino también en una mayor versatilidad en la locomoción, incrementando la habilidad para evitar predadores. Además, la armadura dérmica de los paleoniscidos del Paleozoico se redujo. A partir de estos primeros actinopterigios surgen los grupos principales que hoy en día podemos encontrar: Cladistia y Actinopteri.

En la **Figura 36** se muestran caracteres exomorfológicos de un Actinopterigio moderno del Orden Salmoniformes, género *Oncorhynchus*: trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*).

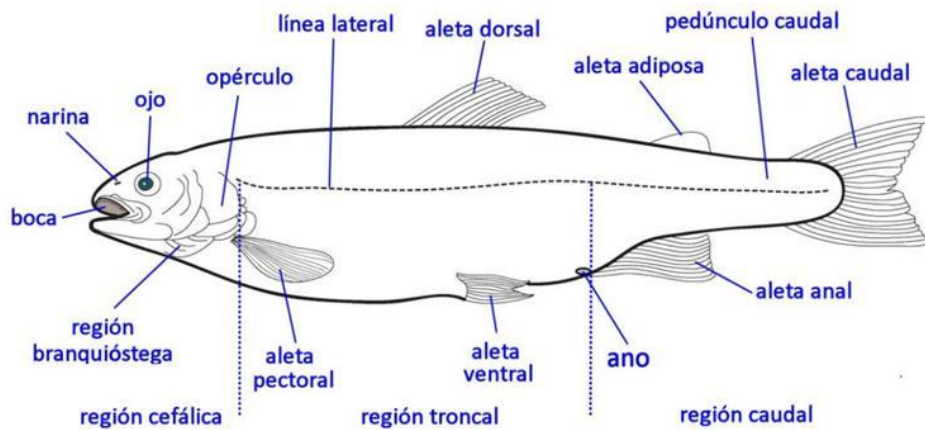


Figura 36: Actinopterigio moderno del Orden Salmoniformes, género *Oncorhynchus* (Figura extraída de García Moreno et al. 2012).

7.1- CLASIFICACIÓN DE LOS ACTINOPTERIGIOS

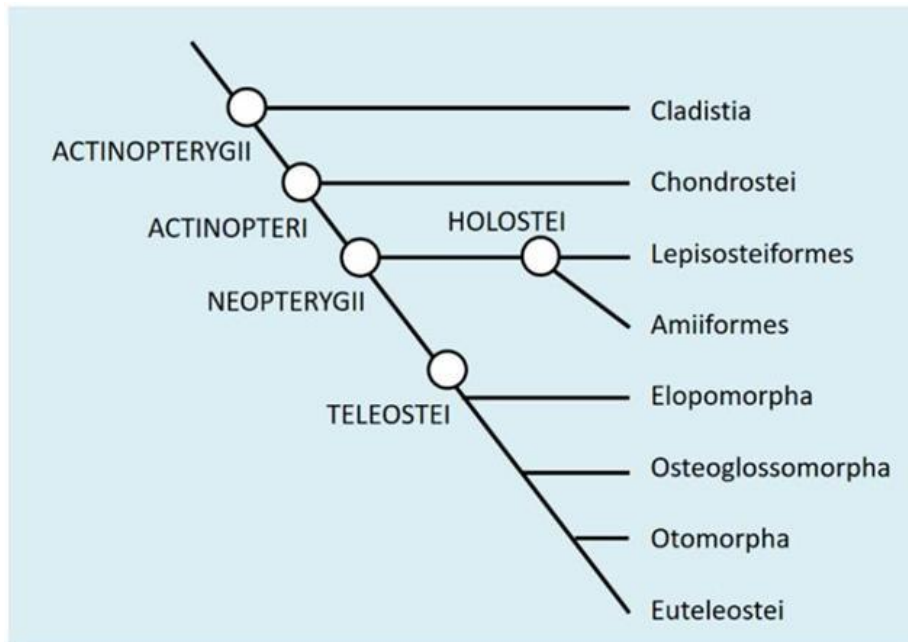


Figura 37: Relaciones filogenéticas de Actinopterygii (Figura extraída de Montero y Autino, 2018, pp. 136).

Este grupo, que si bien no presenta muchos caracteres derivados, no presentaría dudas sobre su monofilia (Sallan 2014; Nelson et al. 2016; Mirande 2017). Comprende la más grande radiación de peces, e incluye a Cladistia y Actinopteri (**Figura 37**). Está compuesto por 72 grupos y más de 30.500 especies (Nelson et al. 2016; Betancur et al. 2017).



ACTIVIDAD 16: Describe las relaciones filogenéticas de Actinopterygii, basadas en Nelson et al. (2016) y Mirande (2017) y presentadas en la **Figura 37** (Figura extraída de Montero y Autino, 2018, pp. 136).

7.2 - CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE ACTINOPTERIGIOS

En los actinopterigios actuales, el cráneo óseo, representan el pico de complejización estructural del cráneo (muchos de estos huesos se pierden en linajes posteriores de peces y más aun en tetrápodos).

Entre las características morfológicas de los actinopterigios se pueden mencionar:

- ✓ Aletas pares (pectoral y pélvica) con más de un elemento basal “en abanico”. Hay pro- meso- y metapterigio.
- ✓ Elementos de la cintura pectoral agrandados (metapterigios).

"Las aletas pares de Gnathostomata se diversifican morfológicamente en los distintos linajes. Las aletas consideradas como las más primitivas, de Chondrichthyes, tienen tres elementos basales (pro, meso y metapterigio) en los cuales se insertan los radios; en el caso de Actinopterygii, primitivamente se mantiene este patrón, aunque progresivamente se reducen el meso y metapterigio (pero conservándose el propterigio) hasta que los radios se insertan directamente en la cintura". (Montero y Autino 2018, pp. 83).

- ✓ Radios medios de las aletas se unen a elementos esqueléticos que no se extienden en la aleta.
- ✓ Aleta dorsal única (se pierde la aleta dorsal anterior).
- ✓ Escamas de tipo ganoideas con una capa de esmalte (ganoína) o elasmoides (capa de esmalte reducida). Con articulación entre las escamas de una hilera, con un cóndilo que encaja en un acetábulo de la escama precedente.
- ✓ Suspensión mandibular hiofórica.
- ✓ Dientes con un capuchón de acrodina; la acrodina es un tejido hipermineralizado transparente, proveniente del ectodermo y ectomesénquima. La dentina, proveniente únicamente del ectodermo, está restringida a la base de los dientes.
- ✓ Canal laterosensorial en el dentario.

Además, este grupo de organismos presentan otros caracteres, no diagnósticos, que incluyen: la frecuente ausencia de espiráculo; coanas internas ausentes; narinas usualmente en posición alta en la cabeza; aleta caudal heterocerca en los grupos basales que se modifica en difercerca u homocerca en los más derivados.

Como se mencionó anteriormente en este material educativo, los actinopterigios actuales están constituidos por cinco linajes principales: bichires, esturiones, pejelagartos, amias y teleósteos (**Figura 38**). En la Tabla que se presenta a continuación (**Tabla 5**) se muestran las principales características que presentan estos grupos de actinopterigios.

Tabla 5: Características morfológicas de los cinco linajes principales de peces actinopterigios (bichires, esturiones, pejelagartos, amias y teleósteos).

	BICHIRES	ESTURIONES	PEJELAGARTOS	AMIAS	TELEÓSTEOS
Distribución	Agua dulce, poco oxigenada, de ríos y lagos de África	Agua dulce y salobre del hemisferio norte, o dulciacuícola de América del Norte y China	Agua dulce y salobre de América del Norte y Central	Agua dulce, bien oxigenada; especie endémica América del Norte	Agua salobre o dulciacuícola de todo el mundo
Aleta dorsal	Formada por 5 a 18 aletillas, sostenidas por espinas	Simple	Simple, pequeña y próxima a la caudal	Muy alargada	Ausente, presente simple o doble.
Vejiga natatoria	Par, ventral y fisóstoma	Impar fisóstoma	Impar y dorsal, vascularizada con funciones respiratoria	Impar y dorsal, vascularizada con funciones respiratoria e hidrostática	Fisóstoma o fisoclista, con función hidrostática
Tipo escamas	Ganoideas	Ganoideas	Ganoideas	Ganoideas	Cicloideas o ctenoideas
Aleta caudal	Heterocerca	Heterocerca	Homocerca	Homocerca	Homocerca
Presencia / Ausente espiráculo	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
Presencia / Ausente Hueso interopercular	Ausente	Ausente	Presente	Presente	Presente

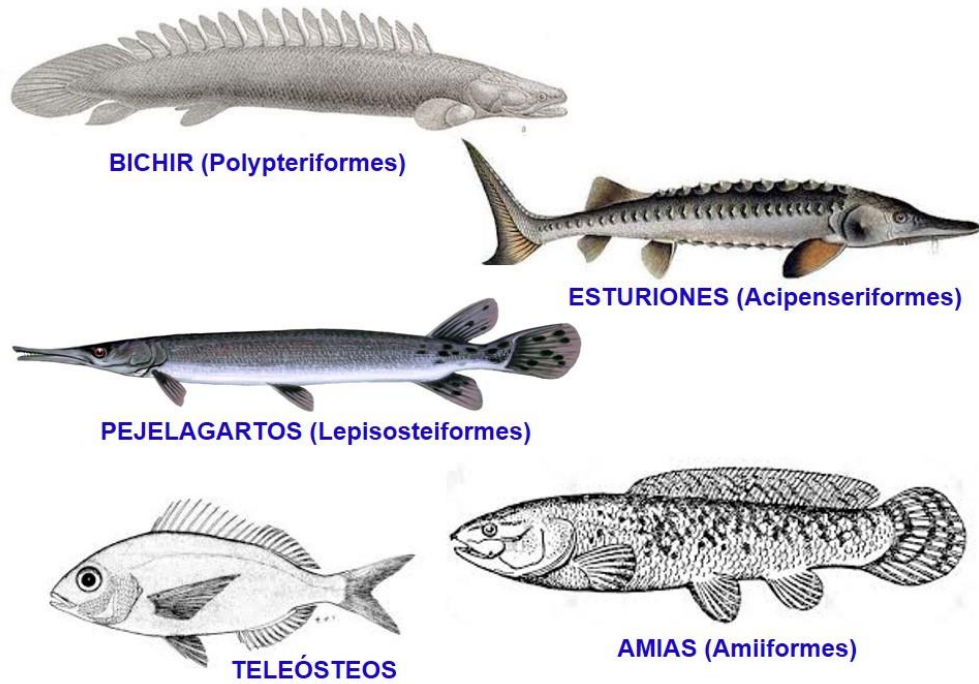


Figura 38: Imágenes representativas de individuos pertenecientes a cada uno de los grupos de actinopterygios actuales (bichires, esturiones, pejelagartos, amias y teleósteos).



ACTIVIDAD 17: A partir de los datos presentados en la **Tabla 5**, en la que se detallan algunas características morfológicas que presentan los representantes de los diferentes grupos de actinopterygios:

- a) Describe las diferencias y similitudes entre los grupos.
- b) Responde: ¿qué grupos estarían más emparentados entre sí? Justifica tu respuesta.

De los cinco linajes principales que forman parte de los actinopterygios, teleósteos es el grupo de peces más diverso con 40 grupos y 4.278 géneros. Este grupo generalmente es usado como grupo modelo para la aplicación de métodos cladísticos y fue uno de los primeros grupos zoológicos en ser tratados con esta metodología (Montero y Autino 2018). Debido a su distribución no hay

representantes de especies nativas de bichires, esturiones, pejelagartos y amias para Argentina. La diversidad de especies de peces actinopterigios que encontramos en aguas dulces y salobres en Argentina está representada por especies de teleósteos.



ACTIVIDAD 18: En el trabajo científico “*Estructura y dinámica de la comunidad íctica del arroyo Yabotí, Reserva de Biosfera Yabotí, Misiones, Argentina*”, publicado en la Revista Mexicana de Biodiversidad 86: 386-395, en el año 2015, Flores y colaboradores determinaron la estructura y funcionamiento de la comunidad íctica del arroyo Yabotí con base en parámetros de diversidad, similitud, dominancia y biología reproductiva y alimentación. En este estudio realizaron 4 campañas de pesca entre noviembre de 2006 y noviembre de 2007 (1 muestreo por estación) en 3 sectores del arroyo (cuenca alta, media y baja).

De los ejemplares capturados se registró: especie, longitud estándar (cm), peso total (g), sexo, peso de gónadas (g), estadio de maduración gonadal, grado de llenado gástrico e intestinal. Se analizó la diversidad específica de la comunidad íctica en los diferentes sitios de muestreo, aplicando el índice de Shannon.

- a) Enumera las variables informadas en la **Tabla 6** y **Tabla 7**.
- b) Enumera las variables graficadas en los ejes vertical y horizontal en la **Figura 39**.
- c) Describe los resultados informados en las **Tablas 6** y **7** y en la **Figura 39**.

Tabla 6: Índice de dominancia comunitaria por sitio de muestreo. Arroyo Yabotí, Misiones. N= tamaño de muestra. (Tabla extraída de Flores et al. 2015)

Lugar de muestreo	N	Número de especies	IDC	Especies dominantes
Cuenca alta	371	39	38	<i>Apareiodon piracicabae</i> <i>Leporinus striatus</i> <i>Astyanax saguazu</i>
Cuenca media	187	32	32	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> <i>Hypostomus isbrueckeri</i> <i>Leporinus striatus</i>
Cuenca baja	769	50	52	<i>Apareiodon piracicabae</i> <i>Leporinus striatus</i> <i>Pimelodus absconditus</i>

IDC: índice de dominancia comunitaria.

Tabla 7: Ítems alimentarios predominantes para 14 especies de peces del arroyo Yabotí, Misiones (Tabla extraída de Flores et al. 2015)

Especies	n	Rango LS (cm)	IAP
<i>Pimelodus absconditus</i>	26	11-18	Insectos, detritos, RV, gasterópodos
<i>Leporinus striatus</i>	23	11-15	RV, insectos, gasterópodos, Bacillariophyceae, Clorophyceae
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	17	7.5-10.5	Detritos
<i>Apareiodon piracicabae</i>	12	10-13	Detritos, insectos, RV
<i>Schizodon nasutus</i>	9	22-36	RV, Bacillariophyceae, Clorophyceae
<i>Iheringichthys labrosus</i>	6	7.5-21	Insectos, detritos, RV
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	3	14-16	Peces
<i>Steindachnerina biornata</i>	2	10-12	Detritos
<i>Trachelyopterus striatulus</i>	2	10-18	Insectos, peces, gasterópodos
<i>Pimelodus maculatus</i>	2	12.5-26	Insectos, detritos
<i>Rhamdia quelen</i>	1	16	Insectos, peces y escamas, RV
<i>Astyanax parís</i>	1	7.5	RV
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	1	16	Peces y escamas
<i>Hoplias lacerdae</i>	1	46	Peces

IAP: ítems alimentarios predominantes; LS: longitud estándar; RV: restos vegetales.

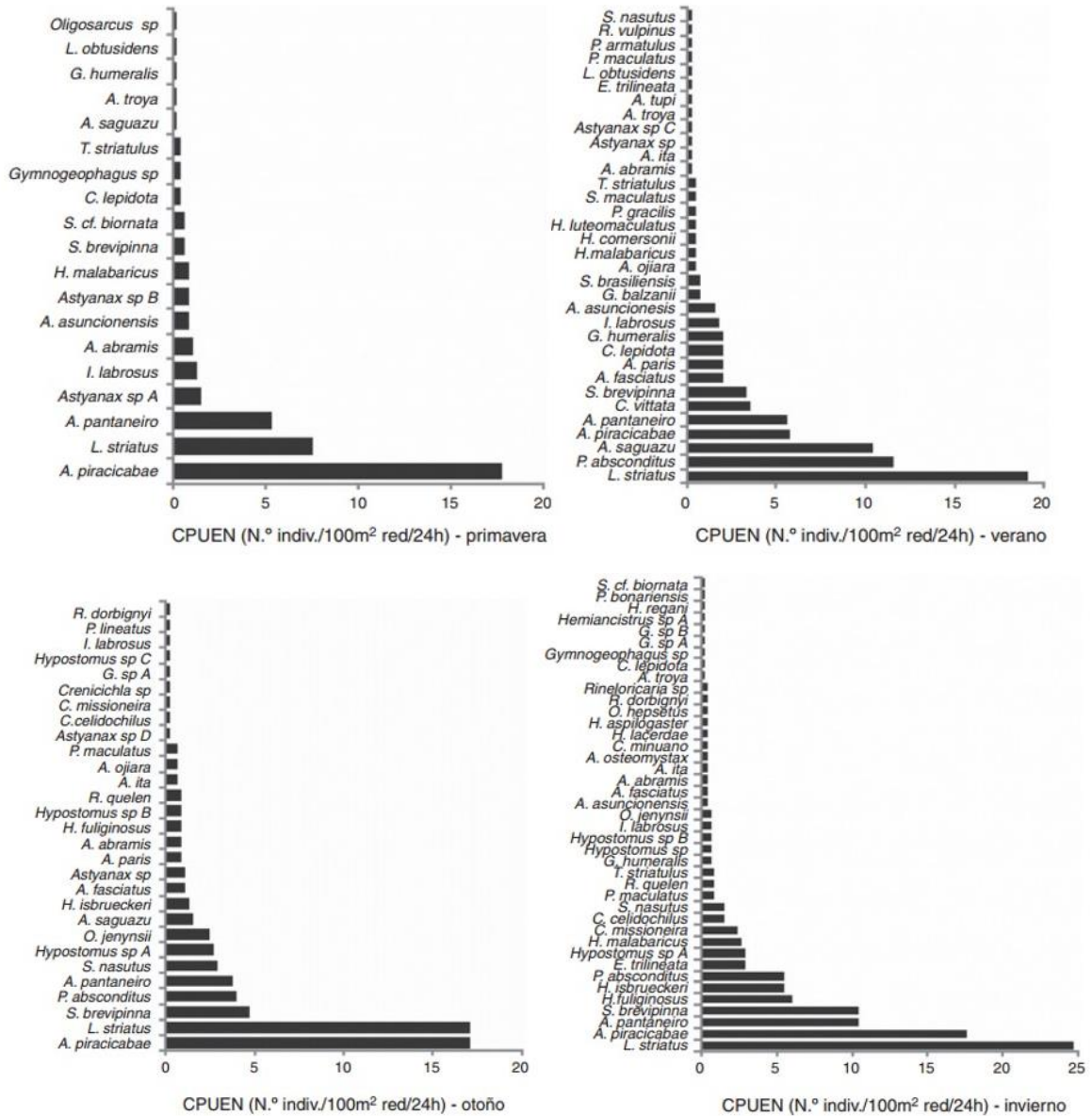


Figura 39: Composición y abundancia (Nº indiv./100m²) por época del año. Arroyo Yabotí. (Figura extraída de Flores et al. 2015)

En Argentina se introdujeron numerosas especies de peces actinopterigios exóticos de aguas continentales; si bien algunas pocas fueron introducidas de manera accidental, la mayoría lo fue a propósito, como pesca deportiva, control de maleza acuática u ornamentales. Así, se introdujeron especies de Cypriniformes (Cyprinus carpio, Carassius auratus, etc.), varias especies de Perciformes y, entre los más difundido en el mundo, los Salmoniformes.

Orden Cypriniformes: Peces de origen asiático y con una distribución actualmente mundial. Cuenta con aproximadamente 6500



Cyprinus carpio.

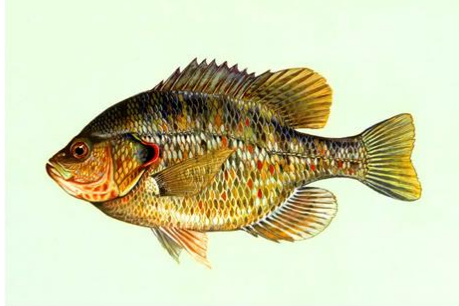
Imagen de dominio público registrada en pixnio.com:
<https://pixnio.com/es/animales/peces/espejo-carpa-pescados-cyprinus-carpio#>



Carassius auratus

Imagen de dominio público registrada en pixnio.com:
<https://pixnio.com/es/animales/peces/peces-colores/peces-de-colores-carassius-auratus#>

Orden Perciformes: Peces de distribución mundial, que habitan desde los ríos de las altas cumbres hasta los fondos abisales oceánicos, con su máxima biodiversidad en las zonas tropicales. Este Orden incluye aproximadamente el 40 % de todas las especies de peces y constituye el Orden más numeroso de vertebrado. Incluye más de 7000 especies.



Lepomis sp. Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/lepomis-microlophus-lector-peces-luna-peces#>



Lepomis sp. Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/longear-pez-sol-lepomis-megalotis#>



Corvina pinta norteamericana (*Cynoscion nebulosus*). Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/peces-trucha/manchado-trucha-de-mar-peces-cynoscion-nebulosus#>

Orden Clupeiformes: (Arenques, sardinas, anchoas, etc.). Integran seis Familias con especies de gran importancia económica y alimenticia.



Sábalo norteamericano (*Alosa sapidissima*). Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/americano-sabalo-pez-alosa-sapidissima#>



Sábalo europeo (*Alosa alosa*). Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/alosa-pescado#>

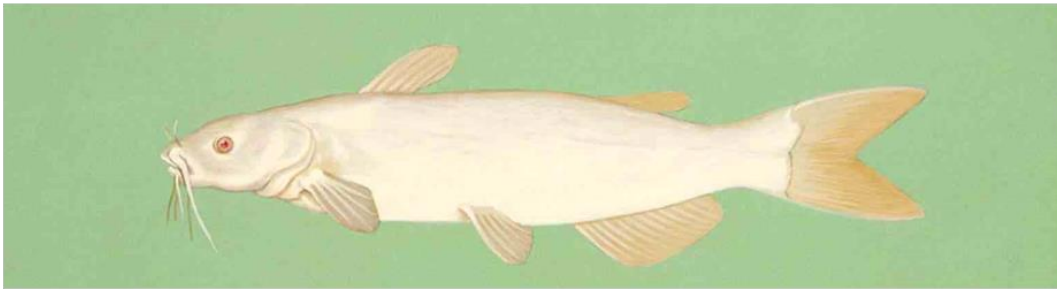
Orden Siluriformes: Grupo monofilético de peces comúnmente llamados peces gato, siluros o bagres comprenden 33 Familias, 400 géneros y más de 3100 especies, 1200 de las cuales viven en América.



Especie de pez Siluriforme norteamericano (*Ameiurus nebulosus*)

Imagen de dominio público registrada en pixnio.com:

<https://pixnio.com/es/animales/peces/marron-siluro-pescados-ameiurus-nebulosus#>



El pez gato norteamericano (*Ictalurus punctatus*)

Imagen de dominio público registrada en pixnio.com: <https://pixnio.com/es/animales/peces/albino-canal-siluro-ictalurus-punctatus#>

Orden Amiiformes: Actualmente este Orden (perteneciente al grupo de los holósteos) contiene, además de numerosos taxones fósiles, una sola especie viviente: *Amia calva*, que habita en cuerpos de agua dulce del Estado de Texas, de América del Norte.



Amia calva. Imagen de dominio público registrada en pixnio.com:

<https://pixnio.com/es/animales/peces/amia-el-pescado-la-imagen#>

Orden Salmoniformes: Los salmónidos (salmones y truchas), son actualmente la única Familia (Salmonidae) de este Orden; incluye peces de mar y de río que se distribuyen de forma natural por todo el hemisferio Norte, pero que han sido ampliamente introducidos por el hombre, con fines deportivos, en aguas frías de ríos de todo el mundo. Cuenta con 11 géneros y más de 150 especies.

En la Patagonia Argentina se encuentran las siguientes especies:

Trucha Arco Iris (*Oncorhynchus Mykiss*)

Trucha de Arroyo (*Salvelinus Fontinalis*); por el característico color rosado de su carne se lo denomina también "Trucha Salmonada" o "Salmón".

Trucha Marrón (*Salmo Trutta*); es la mas común de todas las truchas. Proviene de Europa y es la más salvaje de todas y lo demuestra defendiendo su territorio con agresividad.

Trucha Plateada (*Salmo Fario*); se hipotetiza que es una especie que se originó por deriva génica a partir de la Trucha marrón.

Salmón Encerrado (*Salmo Salar Sebago*).

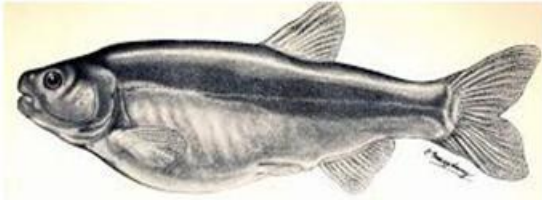


Imagen de dominio público

registrada en pixnio.com:

<https://pixnio.com/es/animales/peces/arroyo-trucha-de-agua-dulce-peces#>

ESPECIE DE ACTINOPTERIGIO ARGENTINO EN PELIGRO CRÍTICO



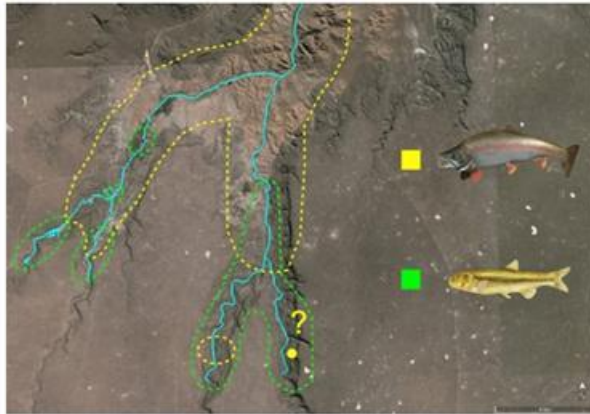
Mojarra desnuda (*Gymnocharacinus bergii*)

ESPECIE ENDÉMICA DEL ARROYO VALCHETA

Habita un área de extensión reducida (100 km²).
Distribución restringida a las cabeceras del arroyo Valcheta (provincias Chubut y Río Negro)

Principales amenazas:

- Fragmentación de sus hábitats naturales por impacto antrópico
- Ganado doméstico
- Especies exóticas: trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) y trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*)
- Mojarra exótica *Cheirodon interruptus*



Distribución actual de la mojarra desnuda (*Gymnocharacinus bergii*) y de la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) (Kacoliris et al. 2015)



Como material bibliográfico de lectura adicional, relacionado con el comportamiento social en peces, sugiero leas el recuadro "Estructura y función de los cardúmenes" que se presenta a continuación.

Comportamiento social en peces

Lectura sugerida: Estructura y función de los cardúmenes

Quien haya observado un cardumen de pejerreyes (pez óseo del Orden Atheriniformes), tal vez se pregunte por los mecanismos que subyacen a esta estrategia comportamental de agregación; su función, formación y mantenimiento en las poblaciones. La formación de cardúmenes es una forma de comportamiento social que ofrece considerables ventajas evolutivas, entre ellas, la disminución en la probabilidad de ser depredados, el incremento de la eficiencia hidrodinámica, el aumento de tasa de encuentro de pareja reproductiva, etc. Los comportamientos implicados en la formación y en la

asociación de un individuo a un determinado cardumen son tanto innatos como aprendidos; a modo de ejemplo de este último tipo de comportamiento, se puede mencionar: los peces cebras, del Orden Cypriniformes, tienden a asociarse con cardúmenes similares a aquellos de los cuales formó parte con anterioridad (Gautrais et al. 2008); los cardúmenes de *Notemigonus crysoleucas* (también pertenecientes al Orden Cypriniformes), son liderados por un pequeño número de individuos más experimentados.

Los cardúmenes están compuestos por individuos de talla y aspecto similar pertenecientes a la misma especie, que mantienen su posición dentro del cardumen por medio de la visión y la línea lateral, la cual es un órgano muy sensible a los cambios transitorios en el desplazamiento del agua.

En los cardúmenes de las diferentes especies, también conocidos como "banco de peces", si bien cada individuo mantiene una distancia y un ángulo "preferidos" respecto a sus vecinos más próximos, la separación y la dirección son muy variables. De esta manera, si bien la estructura de un cardumen resultara de una disposición probabilística semejante a una agregación espacial al azar, la tendencia de los individuos a permanecer a la distancia y en el ángulo "preferidos" colabora de manera importante a mantener la estructura del cardumen; cada pez, una vez establecida su posición, utiliza sus ojos y líneas laterales de manera simultánea para medir la velocidad de los demás peces del cardumen, ajustando su propia velocidad al promedio de la de aquellos más cercanos. De esta manera, la combinación y la comparación de la información procedente de estos dos sistemas sensoriales proporcionan la base fundamental de las complejas maniobras del cardumen.

Una de las características de un cardumen es su polarización, o sea, la disposición paralela de sus miembros. Cuando los peces se alimentan, con frecuencia forman un grupo laxo, en el cual cada individuo se ubica en una dirección distinta a la de sus vecinos. Por el contrario, cuando el grupo se pone en movimiento, prevalece la disposición polarizada. Además, si el cardumen se enfrenta a alguna amenaza, sus miembros se aproximan unos a otros y tienden a alinearse con sus vecinos de manera aún más uniforme (Partridge 1982). Según este autor, que la polarización del cardumen sea más pronunciada bajo amenaza, sugiere una conexión de esa conducta con la ventaja adaptativa que confiere el comportamiento de agregación para conformar cardúmenes.

El hábito de conformación de cardúmenes varía entre las diferentes especies; mientras que en algunas la vida de sus individuos transcurre formando parte de un cardumen (cardumen-obligados), en otras, sus individuos se unen en un cardumen de manera ocasional y solo bajo ciertas circunstancias, pasando en solitario la mayor parte de sus vidas

(cardumen-facultativos) (Partridge 1982). Según Partridge (1982), la formación y mantenimiento de los cardúmenes obligados y facultativos se basan en los mismos principios, siendo la única diferencia entre ellos su duración.

A partir de numerosas observaciones en distintas especies (facultativas y obligadas), Partridge (1982), formuló la siguiente definición de cardumen: "se trata de un grupo de tres o más individuos en el que cada miembro ajusta constantemente su velocidad y dirección para igualar las de los demás miembros del cardumen".

Considerando que la mayoría de los peces que se integran en cardúmenes son de pequeño tamaño, se ha sugerido que la principal ventaja evolutiva de su formación reside en la protección que ofrece a estos individuos frente a depredadores (Shaw 1962). En pleno océano, la probabilidad de que un depredador encuentre un cardumen de 1000 individuos es ligeramente superior a la probabilidad de encontrar un ejemplar solitario; si un depredador, al encontrar un cardumen de 1000 individuos se come a uno solo de ellos, la probabilidad de un individuo del cardumen de ser comido, es de aproximadamente una milésima parte de la que tendría si fuera detectado en solitario; si el cardumen tuviera el mínimo tamaño requerido (tres individuos), la probabilidad de un individuo del cardumen de ser comido, es de aproximadamente la 0.33 parte de la que tendría si fuera detectado en solitario. Así, la ventaja adaptativa que confiere estar en un cardumen es muy grande, y esta aumentaría con el tamaño del cardumen (Shaw 1962). Un método potencial por el cual los bancos de peces podrían frustrar a los depredadores es el "efecto de confusión de depredadores" propuesto y demostrado por Milinski y Heller (1978). Esta hipótesis se basa en la idea de que a los depredadores les resulta difícil elegir presas individuales de grupos, porque la presencia simultánea de numerosos objetivos en movimiento crearía una sobrecarga sensorial del canal visual del depredador. Otra hipótesis sobre el efecto anti-depredador de las agregaciones de animales es la de los "muchos ojos"; esta hipótesis propone que, a medida que aumenta el tamaño del grupo, la tarea de escanear el entorno en busca de depredadores puede extenderse a muchos individuos. Esta colaboración masiva presumiblemente no solo proporciona un mayor nivel de vigilancia, sino que también podría permitir más tiempo para la alimentación individual (Lima 1995; Roberts 1996). Otra hipótesis para la evitación de depredadores es el efecto de "dilución del encuentro". El efecto de dilución radica en la obtención de la seguridad en relación a los números e interactúa con el efecto de confusión; a partir de un ataque de depredador determinado, este se comerá una proporción menor de individuos de un banco pequeño que de un cardumen de gran tamaño (mayor abundancia de peces) (Morse 1977). Hamilton (1971), propuso que

los animales se agregan debido a una evitación "egoísta" de un depredador y, por lo tanto, este comportamiento sería una estrategia de búsqueda de cobertura o protección. Otra formulación de esta hipótesis fue dada por Turner y Pitcher (1986), y fue vista como una combinación de probabilidades de detección y ataque; en el componente de detección de la hipótesis, se sugirió que las presas potenciales podrían beneficiarse viviendo juntas, ya que es menos probable que un depredador se encuentre con un solo grupo que con una distribución dispersa; en el componente de ataque, se pensó que es menos probable que un depredador atacante se coma un pez en particular cuando hay una mayor cantidad de peces presentes. En resumen, un pez tiene una ventaja si está en el mayor de dos grupos, asumiendo que la probabilidad de detección y ataque no aumenta de manera desproporcionada con el tamaño del grupo (Krause et al. 1998).

Sin embargo, existen puntos débiles en la hipótesis de la "detección"; para que el comportamiento de agregación en cardúmenes haya perdurado como una estructura social a lo largo de la historia evolutiva de numerosas especies de peces, es lógico suponer que este confiera beneficios adicionales a la reducción de la probabilidad de depredación de individuos de especies presa.

Por ejemplo, el espaciamiento regular y la uniformidad de tamaño de los peces en los cardúmenes resultarían en eficiencias hidrodinámicas (Hoare et al. 2000; Marras et al. 2015).

Otro beneficio de los cardúmenes radicaría en que estos cumplen una función reproductiva, ya que, proporcionan un mayor acceso a posibles parejas a bajo costo energético; en aquellas especies migratorias que nadan largas distancias para desovar, es probable que la participación en el cardumen, con un aporte de todos los miembros del banco de peces, aumente el éxito reproductivo individual (Moyle y Cech 2003).

También se ha propuesto que nadar en grupos mejora el éxito en la búsqueda de alimento. Ésta hipótesis se basa en la presencia de muchos ojos que buscan la comida. Los peces en cardúmenes "comparten" información al monitorear de cerca el comportamiento de los demás; el comportamiento de alimentación en un pez estimula rápidamente el comportamiento de búsqueda de alimento en otros (Pitcher et al. 1982; Partridge et al. 1983).

Por otra parte, se ha propuesto la hipótesis de interacción social. El apoyo a la función social y genética de agregaciones tales como los cardúmenes, se ha podido comprobar en varios aspectos de su comportamiento y su fisiología. Por ejemplo, varios estudios han demostrado que los peces individuales extraídos de un cardumen presentan una frecuencia

respiratoria más alta que los que se encuentran en el banco de peces. Este efecto se ha atribuido al estrés y, por lo tanto, el efecto de estar con coespecíficos parece ser calmante y una poderosa motivación social para permanecer en agregados (Partridge et al. 1980; Abrahams y Colgan 1985; Nadler et al. 2016).



Ingresando en los enlaces que se muestran a continuación puedes acceder a información sobre grupos de investigación de la Argentina, cuyo objeto de estudio es la fauna ictícola, incluyendo en sus líneas de investigación diferentes temáticas sobre este grupo de animales. Además, puedes consultar sobre los integrantes de cada grupo de investigación, las líneas propias de trabajo, artículos publicados, entre otras.

<https://www.idea.conicet.unc.edu.ar/grupos/leean/>

<http://ecologiaacuaticaibs.weebly.com/>

<http://www.lillo.org.ar/instituto-de-vertebrados/seccion-ictiologia>



Ingresando al siguiente enlace <https://sib.gob.ar/especies/cnesterodon-decemmaculatus?tab=sitios> puedes consultar el estado de conservación de especies animales presentes en la Argentina.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

- Abrahams M, Colgan P. 1985. Risk of predation, hydrodynamic efficiency, and their influence on school structure. *Environmental Biology of Fishes* 13:195-202.
- Baker CF, Riva-Rossi C, Quiroga P, White E, Williams P, Kitson J, Bice CM, Renaud CB, Potter I, Neira FJ, Baigún C. 2021. Morphometric and physical characteristics distinguishing adult Patagonian lamprey, *Geotria macrostoma* from the pouched lamprey, *Geotria australis*. *Plos One*, 16(5): e0250601
- Bateson W. 1894. *Materials for the study of variation*. London: McMillan and Co.
- Betancur-R R, Wiley EO, Arratia G, Acero A, Bailly N, Miya M, Ortíz G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17:162.
- Benton MJ. 2015. *Vertebrate palaeontology*, 4th ed. WileyBlackwell, Chichester, UK.
- BlairHedges S, Dudley J, Kumar S. 2006. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. *Bioinformatics Applications Note* 22:2971-2972
- Bonfil R. 1994. *Overview of World Elasmobranch Fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper No. 341. FAO, Rome, Italy, 119 pp.
- Buratti C, Díaz de Astarloa JM, Falabella V, Hüne M, Irigoyen AL, Landaeta M, Linardich C, Riestra C, Vieira J, Campagna C. 2020. Informe del 1° Taller Regional de Evaluación del Estado de Conservación de Especies para el Mar Patagónico según criterios de la Lista Roja de UICN: Peces Óseos. Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia. 117 pp.
- Chierichetti MA, Scenna LB, Di Giácomo EE, Ondarza PM, Figueroa DE, Miglioranza KSB. 2017. Reproductive biology of the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* Chondrichthyes: Callorhinchidae), in coastal waters of the northern Argentinean Sea. *Neotropical Ichthyology* 15:e160137, 2017, doi: 10.1590/1982-0224-20160137
- Córica JL. 2010. La elaboración de materiales impresos en la EaD. En Córica JL; Portalupi C; Hernández Aguilar Ma. De L; Bruno,A. *Fundamentos del diseño de materiales para EaD* (pp. 149-187). Argentina. Mendoza: Editorial Virtual Argentina.
- Creuzet S, Couly G, Vincent C, le Douarin NM. 2002. Negative effect of Hox gene expression on the development of the neural crest-derived facial skeleton. *Development* 129:4301-4313.
- Cuevas JM. 2016. *Herramientas para la conservación de los condriictios costeros del Mar Argentino*. Tesis Doctoral. UNLP. Museo de Ciencias Naturales. 237pp.

- Cuevas JM, García V, Montealegre Quijano S, Paesch L, Estalles M, Falabella V, Santos R, Bovcon N, Chiaramonte G, Coller M, Figueroa D, García M, Acuña E, Bustamante C, Pompert J, Campagna C. 2020. Report of the IUCN Regional Red List Workshop for Species of the Patagonian Sea: Chondrichthyans. Forum for the Conservation of the Patagonian Sea. 302 pp.
- David B, Mooi R. 2014. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes. *EvoDevo* 5:22.
- Delsuc F, Brinkmann H, Chourrout D, Philippe H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature* 439:965-968.
- Duffin CJ, Ginter M. 2006. Comments on the selachian genus *Cladodus* Agassiz, 1843. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(2):253-266.
- Figueroa DE. 2011. Clave ilustrada de agnatos y peces cartilagosos de Argentina y Uruguay. En: Wöhler O, Cedrola P, Cousseau MB (Eds.). Contribución sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional. Consejo Federal Pesquero, Argentina: 25-74.
- Finnerty JR. 2000. Head start. *Nature* 408:778-781.
- Flores S, Hirt L, Araya P. 2015. Estructura y dinámica de la comunidad íctica del arroyo Yabotí, Reserva de Biosfera Yabotí, Misiones, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 10Pp. doi: 10.1016/j.rmb.2015.04.004.
- Fischer J. 2012. Palaeoecology, migration behavior, and reproductive pattern of Palaeozoic to Mesozoic freshwater sharks revealed by stable isotopes. Ph.D. thesis, TU Bergakademie Freiberg. 300 pp.
- García Moreno A, Outerelo R, Ruiz E, Aguirre JI, Almodóvar A, Alonso JA; Antonio Arillo JB, Berzosa J, Buencuerpo V, Cabrero-Sañudo FJ, de Juana E, Díaz Cosín DJ, Díaz JA, Elvira B, Fernández Leborans G, García Más I, Gómez JF, González Mora MD, Gutiérrez López M, Jesús JB, Martínez Ibáñez MD, Mínguez ME, Monserrat V, Muñoz Araújo B, Ornosá C, Parejo Piñón C, Pardos F, Pérez Tris J, Pérez Zaballos J, Pulido Delgado F, Ramírez A, Refoyo Román P, Roldán C, Santos T, Subías LS, Tellería JL, Trigo D, Vázquez MA, Martín CA, Arriero E, Cano J. 2012. Prácticas de Zoología. Estudio y diversidad de Tunicados, Cefalocordados y Vertebrados peces. Disección de la trucha. *Reduca (Biología)*. Serie Zoología 5:71-80.
- Gautrais J, Jost C, Theraulaz G. 2008. Key behavioural factors in a self-organised fish school model. *Annales Zoologici Fennici* 45:415-428.

- Gemballa S, Weitbrecht GW, Sánchez-Villagra MR. 2003. The myosepta in *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata): 3D reconstruction and micro-anatomy. *Zoomorphology* 122:169-179.
- Grogan ED, Lund R. 2004. The origin and relationships of early Chondrichthyes:3-31. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR. (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Hamilton WD. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295-311.
- Hedges SB, Dudley J, Kumar S. 2006. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. *Bioinformatics Applications Note* 22:2971-2972.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. 263 Pp.
- Hennig W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 353 pp.
- Hernández Perera O, Marrero A, Rodríguez Pérez JC. 2006. ¿Qué son los genes Hox? Su importancia en la enfermedad vascular y renal. *Nefrología* 26:195-205.
- Hickman CP, Roberts LS, Larson A, I'Anson H, Eisenhour DJ. 2009. *Principios Integrales de Zoología*. Decimocuarta Edición. McGraww Hill. 917 pp.
- Hoare DJ, Krause J, Peuhkuri N, Godin JGJ. 2000. Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology* 57:1351-1366.
- Hueber SD, Rauch J, Djordjevic MA, Gunter H, Weiller GF, Frickey T. 2013. Analysis of central Hox protein types across bilaterian clades: on the diversification of central Hox proteins from an *Antennapedia/Hox7*-like protein. *Developmental Biology* 383:175-185.
- Ikuta T, Saiga H. 2005. Organization of Hox genes in ascidians: present, past, and future. *Developmental dynamics* 233:382-389.
- Irisarri I, Baurain D, Brinkmann H, Delsuc F, Sire JY, Kupfer A, Petersen J, Jarek M, Meyer A, Vences M, Philippe H. 2017. Phylotranscriptomic consolidation of the jawed vertebrate timetree. *Nature ecology evolution* 1:1370.
- Janvier P. 2003. Vertebrate characters and the Cambrian vertebrates. *Comptes Rendus Palevol* 2:523-531.
- Kocot KM, Tassia MG, Halanych KM, Swalla BJ. 2018. Phylogenomics offers resolution of major tunicate relationships. *Molecular phylogenetics and evolution* 121:166-173.
- Krause J, Ruxton G, Rubenstein D. 1998. Is there always an influence of shoal size on predator hunting success? *Journal of Fish Biology* 52:494-501

- Kuratani S. 2004. Evolution of the vertebrate jaw: comparative embryology and molecular developmental biology reveal the factors behind evolutionary novelty. *Journal of Anatomy*, 205: 335–347.
- Le Douarin NM, Dupin E. 2003. Multipotentiality of the neural crest. *Current Opinion in Genetics Development* 13:529-536.
- Leblond C, Reeb SG. 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*). *behaviour* 143:1263-1280.
- Lima S. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour* 49:11-20.
- Lund R, Grogan ED. 1997. Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7:65-123.
- Mallatt J. 1996. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth. *Zoological Journal Linnean Society* 117:329-404.
- Mallatt J, Winchell CJ. 2007. Ribosomal RNA genes and deuterostome phylogeny revisited: More cyclostomes, elasmobranchs, reptiles, and a brittle star. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43:1005-1022.
- Manzanares M, Wada H, Itasaki N, Trainor P, Krumlauf R, Holland PWH. 2000. Conservation and elaboration of Hox gene regulation during evolution of the vertebrate head. *Nature* 408:854-857.
- Marras S, Killen SS, Lindström J, McKenzie DJ, Steffensen JF, Domenici P. 2015. Fish swimming in schools save energy regardless of their spatial position. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:219-226.
- Matos J, Perez M, Benítez Z. 2015. Condrictios: tiburones, rayas y quimeras. *INFOZOA Boletín de Zoología* 9: 1-16. ISSN: 2346-1837.
- Menni RC, Lucifora LO. 2007. Condrictios de la Argentina y Uruguay: Lista de Trabajo. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica y Didáctica N° 11. Indizada en la base de datos ASFA C.S.A. ISSN 1515-9329.
- Milinski H, Heller R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behavior of sticklebacks. *Nature* 275: 642-644.
- Mirande JM. 2017. Combined phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) and the use of morphological characters in large-scale analyses. *Cladistics* 33:333-350.
- Montero R, Autino A. 2018. Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Tercera edición. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina. 627 pp. ISBN: 978-987-42-9556-9.

- Morse DH. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27:332-339.
- Moyle PB, Cech JJ. 2003. *Fishes, An Introduction to Ichthyology*. 5th Ed, Benjamin Cummings. ISBN 978-0-13-100847-2.
- Nadler LE, Killen SS, McClure EC, Munday PL; McCormick MI. 2016. Shoaling reduces metabolic rate in a gregarious coral reef fish species. *The Journal of Experimental Biology* 219:2802-2805.
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH. 2016. *Fishes of the World (5th Edition)*. John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey. 701 pp.
- Nielsen C. 2017. Evolution of deuterostomy and origin of the chordates. *Biological Reviews*, 92: 316–325.
- Olson R, Ericsson R, Cerny R. 2005. Vertebrate head development: Segmentation, novelties, and homology. *Theory in Biosciences* 124:145-163.
- Partridge B, Pitcher T, Cullen M, Wilson J. 1980. The three-dimensional structure of fish schools. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:277-288.
- Partridge BL. 1982. The structure and function of fish schools. *Scientific American*, 246:114-123. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0682-114>
- Partridge B, Johansson J, Kalish J. 1983. The structure of schools of giant bluefin tuna in Cape Cod Bay. *Environmental Biology of Fishes* 9:253-262.
- Pitcher T, Magurran A, Winfield I. 1982. Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10:149-151.
- Pough FH, Heiser JB, McFarland WN. 1989. *Vertebrate life (3rd Edition)*. Macmillan Publishing Company, a division of Macmillan Inc., New York. 904 pp.
- Pough FH, Heiser JB, McFarland WN. 2013. *Vertebrate life (ninth Edition)*. Pearson Education, Inc. United States of America. 729 pp.
- Powers TP, Amemiya CT. 2004. Evolutionary Plasticity of Vertebrate Hox Genes. *Current Genomics* 5:459-472.
- Pratt Jr. HL. 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Bulletin* 77:445-470.
- Pratt Jr.HL. 1996. Reproduction in the male white shark. In: *Great White Sharks: The Biology of *Carcharodon carcharias** (eds. A. P. Klimley and D. G. Ainley). Academic Press, San Diego, CA, pp. 131–138.
- Pratt Jr. HL, Casey JG. 1983. Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40:1944-1957.

- Putnam NH, Butts T, Ferrier DEK, Furlong RF, Hellsten U, Kawashima T, Robinson-Rechavi M, Shoguchi E, Terry A, Yu JK, et al. 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453:1064-1071.
- Riva-Rossi C, Barrasso DA, Baker C, Quiroga AP, Basso NG. 2020. Revalidation of the Argentinian pouched lamprey *Geotria macrostoma* (Burmeister, 1868) with molecular and morphological evidence. *PLoS ONE* 15(5):e0233792.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51:1077-1086.
- Rücklin M, Donoghue PCJ, Johanson Z, Trinajstić K, Marone F, M. Stampanoni. 2012. Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates. *Nature* 490. doi:10.1038/nature11555.
- Sallan LC. 2014. Major issues in the origins of ray-finned fish (Actinopterygii) biodiversity. *Biological Reviews* 89:950-971.
- Schubert M, Escriva H, Xavier-Neto J, Laudet V. 2006. Amphioxus and tunicates as evolutionary model systems. *Trends in Ecology Evolution* 21:269-277.
- Shaw E. 1962. The schooling of fishes. *Scientific American* 206:128-141.
- Shimeld SM, Holland PWH. 2000. Vertebrate innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)* 97:4449-4452.
- Sober E. 1983. Parsimony in systematics: philosophical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14:335-357.
- Steinmann AR; MF Bonatto. 2020. *Biología y diversidad animal: reconstrucción filogenética. Actividades de interpretación y reelaboración de resultados de investigación en distintos sistemas de representación. - 1a ed. - Río Cuarto: UniRío Editora, 2020. Libro digital, PDF - (Pasatextos). ISBN 978-987-688-420-4. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 140 P. <http://www.unirioeditora.com.ar/producto/biologia-diversidad-animal-reconstruccion-filogenetica/>*
- Takio Y, Pasqualetti M, Kuraku S, Hirano S, Rijli FM, Kuratani S. 2004. Lamprey Hox genes and the evolution of jaws. *Nature* 429:262.
- Turner G, Pitcher T. 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution". *American Naturalist* 128:228-240.



Biología y diversidad animal

Peces condriictios y actinopterigios y sus ancestros

En este libro se desarrollan contenidos relacionados con el origen, filogenia y características morfofisiológicas de los cordados, el origen y la diversidad de los animales craneados, con énfasis en el grupo de peces craneados con representantes actuales que carecen de mandíbulas (mixines). Además, se abordan las características de los “verdaderos vertebrados” y del grupo de peces craneados vertebrados que carecen de mandíbula (las lampreas). También se exponen las características de los peces vertebrados que presentan mandíbulas (peces gnathostomados), con énfasis en los condriictios. Por último, se incluyen contenidos vinculados con el origen, filogenia y diversidad de osteíctios, focalizados especialmente en el grupo de peces con aletas con radios o actinopterigios.

Con el fin de facilitar la acabada comprensión de los contenidos desarrollados en esta obra, se propone material bibliográfico específico y actualizado de consulta, lecturas sugeridas y adicionales. Por otra parte, a lo largo del texto se proporcionan enlaces para acceder a sitios web de interés relacionados con diversas temáticas abordadas en este material educativo.

Además, este libro presenta numerosas actividades especialmente elaboradas para permitir la construcción de conocimiento en torno a las dificultades que evidencian los estudiantes en la identificación, interpretación, representación, análisis y reconstrucción de resultados de investigación.