

Ricardo Montero  
Analía Autino

# Sistemática y Filogenia de los Vertebrados

con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

2018

# Sistemática y filogenia de los vertebrados

Con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

Ricardo Montero  
Analía G. Autino

Tucumán – Argentina

– 2018 –

## Ricardo Montero

[uesomontero@gmail.com](mailto:uesomontero@gmail.com)

Cátedra Vertebrados  
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto  
Miguel Lillo  
Universidad Nacional de Tucumán

Instituto de Herpetología  
Fundación Miguel Lillo

## Analía G. Autino

[agautino@yahoo.com.ar](mailto:agautino@yahoo.com.ar)

Cátedra Vertebrados  
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto  
Miguel Lillo  
Universidad Nacional de Tucumán

PIDBA (Programa de Investigaciones de la  
Biodiversidad Argentina)  
PCMA (Fundación para la Conservación  
de los Murciélagos de Argentina)



*Los autores sostienen su compromiso con las políticas de Acceso Abierto a la información científica, al considerar que tanto las publicaciones científicas como las investigaciones financiadas con fondos públicos deben circular en Internet en forma libre, gratuita y sin restricciones.*



Este libro se encuentra bajo una Licencia de [Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional \(CC BY-NC-ND 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

### Cita sugerida:

Montero, R.; Autino, A. G. 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.

Montero, Ricardo

Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina / Ricardo Montero; Analía Gladys Autino. – 3ra ed. mejorada. - San Miguel de Tucumán: Ricardo Montero, 2018.  
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga  
ISBN 978-987-42-9556-9

1. Biología. 2. Zoología. 3. Vertebrados. I. Autino, Analía Gladys II. Título  
CDD 590.72

ISBN 978-987-42-9556-9



9 | 7 8 9 8 7 4 | 2 9 5 5 6 9

Dedicamos este libro a  
Marta Cánepa y Fernando Martín,  
Y a nuestros hijos  
Javier y Mercedes Montero, y Agustín Martín Autino

# Índice

---

PREFACIO 3.....	7
PREFACIO 2.....	10
PREFACIO 1.....	11
ASPECTOS TEÓRICOS DE LA .....	14
CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA.....	14
¿A QUÉ LLAMAMOS “AVES”?.....	21
CHORDATA.....	23
CEPHALOCHORDATA.....	27
OLFACTORES.....	31
TUNICATA.....	33
COMPETENCIA SALPAS-KRILL EN AGUAS CIRCUNDANTES A LA PENÍNSULA ANTÁRTICA.....	43
CRANIATA.....	47
LA “NUEVA” CABEZA.....	54
EL CAMPO CARDIOFARÍNGEO Y LA EVOLUCIÓN DE LOS VERTEBRADOS .....	58
MYXINIFORMES.....	69
VERTEBRATA.....	72
PETROMYZONTIFORMES.....	74
OSTRACODERMI.....	77
GNATHOSTOMATA.....	81
ZOOGEOGRAFÍA DE LOS PECES MARINOS.....	87
CHONDRICHTHYES .....	92
CONDRICTIOS DE ARGENTINA. ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN.....	115
OSTEICHTHYES.....	126
ACTINOPTERYGII.....	135
COMENTARIOS ECOLÓGICOS SOBRE LOS PECES ÓSEOS DE ARGENTINA.....	166
SARCOPTERYGII.....	176
TETRAPODA .....	186
AMPHIBIA .....	192
REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO EN ANUROS ARGENTINOS.....	222
DECLINACIONES POBLACIONALES Y .....	228
EXTINCCIONES EN ANFIBIOS ARGENTINOS.....	228
AMNIOTA .....	233
REPTILIA .....	239
LEPIDOSAURIA.....	241
AMPHISBAENIA .....	267
HISTORIA NATURAL Y ECOLOGÍA DE SAURIOS ARGENTINOS.....	273
SERPENTES.....	287
SERPIENTES ARGENTINAS .....	300
OFIDIOS VENENOSOS Y SUS VENENOS.....	314
ARCHELOSAURIA .....	326
TESTUDINES.....	328
LAS TORTUGAS ARGENTINAS .....	338
ARCHOSAURIA.....	347
DINOSAURIA.....	356
AVES .....	366
ECOLOGÍA DE AVES ARGENTINAS: UNA SELECCIÓN DE CASOS DE ESTUDIO .....	414
SYNAPSIDA.....	421
ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE SYNAPSIDA Y ORIGEN DE MAMMALIA .....	422
MAMMALIA .....	429
LA MASTOZOLOGÍA EN ARGENTINA, UN PANORAMA HISTÓRICO .....	532
LITERATURA CITADA .....	535

# Capítulos invitados

---

<b>Pablo A. Goloboff</b> Aspectos teóricos de la clasificación biológica.	14
<b>Graciela B. Esnal</b> Competencia salpas-krill en aguas circundantes a la península antártica.	42
<b>Carl Gans</b> La “nueva” cabeza.	54
<b>Rui Diogo</b> El campo cardiofaríngeo y la evolución de los vertebrados	58
<b>Roberto C. Menni</b> Zoogeografía de los peces marinos.	87
<b>Juan M. Díaz de Astarloa, Daniel Enrique Figueroa y Ezequiel Mabragaña</b> Conductos de Argentina. Ecología y Distribución.	115
<b>Luis A. Fernández</b> Comentarios ecológicos sobre los peces óseos de Argentina.	166
<b>Esteban O. Lavilla</b> Reproducción y desarrollo en anuros argentinos. Declinaciones poblacionales y extinciones en Anfibios Argentinos.	222 228
<b>Félix B. Cruz</b> Comentarios ecológicos sobre saurios argentinos.	273
<b>Gustavo J. Scrocchi</b> Serpientes argentinas.	300
<b>Adolfo Rafael de Roodt</b> Ofidios venenosos y sus venenos.	313
<b>Mario R. Cabrera</b> Las tortugas argentinas.	338
<b>Pedro G. Blendinger</b> Ecología de Aves argentinas: una selección de casos de estudio.	414
<b>Fernando Abdala</b> Origen y evolución de Synapsida y origen de Mammalia.	422
<b>Rubén M. Barquez</b> La mastozoología en Argentina, un panorama histórico	532

# Prefacio 3

(2018 - Tercera edición)

---

Los avances tecnológicos en múltiples campos provocan que la manera de hacer sistemática haya cambiado en los últimos años; por ejemplo, ahora se puede tener acceso virtual a las colecciones de muchos museos, hay facilidad para secuenciar ADN y hay acceso a grandes bancos de datos genómicos, se pueden estudiar especímenes por medio de tomografías computadas de alta resolución, hay sistemas de información geográfica muy elaborados, y hay múltiples funciones de la Internet, la capacidad de cómputo se ha abaratado y aumentado exponencialmente, y hay avances metodológicos en los programas de reconstrucción filogenética, etc.

El ritmo de la sistemática y la filogenia estaba, hasta hace muy poco tiempo, solamente sin-copado por los caracteres moleculares; sin embargo, actualmente hay una vorágine de trabajos moleculares dominando la taxonomía actual. El abaratamiento de la secuenciación de ADN permite que se secuencien genomas enteros de cada vez más especies, con cientos de máquinas secuenciadoras trabajando a destajo (por ejemplo, en China), lo que permite soñar con secuenciar toda la biota en un futuro cercano (Earth BioGenome Project: Lewin et al., 2018). Esta marea de nuevos datos permite que las filogenias moleculares, que antes se basaban en la secuenciación de unos pocos genes, ahora se basen en genomas completos y, por lo tanto, las filogenias moleculares son cada vez más confiables. Pero tampoco la genómica es la panacea para todos nuestros problemas filogenéticos: poco a poco nos vamos dando cuenta que tenemos que hacer una taxonomía integrativa (en el sentido de Padial et al., 2010), que incluya todas las fuentes posibles de evidencias: esto es lo que antes se denominaba hacer una buena taxonomía. El problema, por el momento, es que hay más equipos secuenciadores que buenos sistemáticos.

Todo esto ha provocado que en muy pocos años, la segunda edición de nuestro libro haya quedado desactualizada en muchas áreas. Pero la tarea de actualizarlo, parece también una tarea de Sísifo: cada vez que terminamos de actualizar un capítulo y avanzamos al siguiente, aparecen novedades que por lo menos hay que analizar y evaluar; y así constantemente.

También, gracias a Internet, tenemos cada vez más acceso a la bibliografía científica; y esto es una bendición y una maldición al mismo tiempo: hay que buscar, leer, analizar y evaluar cada vez más trabajos antes de cerrar un tema. Y dado que hasta al mejor cazador se le escapa una liebre, a nosotros se nos escapan muchísimos trabajos importantes que deberíamos conocer.

Las anteriores ediciones de este libro fueron impresas y distribuidas de manera casi artesanal; aunque tratamos de ofrecerlo al menor precio posible, para muchos estudiantes adquirirlo fue imposible. Además, dadas las restricciones para venderlo en el exterior, y el elevado costo de envío, hizo que nuestro libro sea utilizado casi exclusivamente en Argentina. Ahora, con la edición electrónica de la tercera edición, en Pdf, pretendemos que sea gratuita y de libre disponibilidad para todos, y que pueda ser adoptado en otros países de habla hispana, dada la ausencia de libros similares en Castellano. Hemos realizado dos versiones del libro: una con el formato en

A4, para que pueda ser impreso (todo o en parte) en cualquier impresora; y otra con el formato 4:3 (9 cm x 12 cm) y letras de mayor tamaño, para que pueda ser leído con comodidad directamente en teléfonos celulares.

## A modo de advertencia

*El que avisa no traiciona...*

No hay posibilidad, ni en ciencia ni en otras cuestiones, de ser absolutamente imparcial. Cuando hay conflicto, siempre tomamos alguna postura, con la que alguno puede no estar de acuerdo. Y este libro no escapa a esto; tomamos decisiones de manera inconsciente o explícita. Por eso, queremos explicitar algunas posturas que tomamos como autores, y que posiblemente no sean de consenso general:

- **Categorías linneanas:** En esta edición hemos decidido prescindir de todas las categorías linneanas supragenéricas. Los rangos linneanos no son comparables entre sí ni en diversidad ni en tiempos de divergencia. Muchos desacuerdos en taxonomía se deben principalmente a diferencias entre autores sobre el clado o clados a los que una categoría linneana debe asignarse; como la nomenclatura tradicional está basada en las categorías, estas diferencias crean importantes discrepancias en los nombres aplicados a los clados, inclusive cuando hay acuerdo en su composición y relaciones filogenéticas (Poe et al., 2017). En un contexto cladístico, solamente los grupos hermanos tienen la misma categoría. Las categorías linneanas filum, clase, orden y familia no son suficientes para describir los clados, lo que conlleva a crear una proliferación de categorías intermedias que no agregan información; lo que es informativo y significativo es el nombre del clado, no la categoría linneana (Pough et al., 2016). Las categorías suponen, al menos implícitamente, la equivalencia de grupos de la misma categoría: ¿es la “clase” Aves equivalente a la “clase” Osteichthyes (que a su vez la contiene)? ¿Una “familia” de peces es equivalente a una “familia” de roedores? Creemos que la eliminación de las categorías supraespecíficas linneanas evita que se implique equivalencias de grupos, sobre todo para los no especialistas. Pero hacemos una excepción pragmática con el género y la especie, dado que la especie (cuya definición es muy discutida) y la nomenclatura binominal son, hasta el momento, la única y mejor base para los estudios taxonómicos (sin embargo, entendemos que la categoría género tiene los mismos inconvenientes que las demás). En los artículos invitados, los autores no necesariamente siguen este criterio.
- **Crown-groups:** creemos que los nombres icónicos de grandes grupos (como Mammalia, Aves, Amphibia, Tetrapoda) deben aplicarse a nodos cuyos clados contengan grupos actuales (*Crown groups*) y no a los que los clados basales sean fósiles (*Stem groups*). Esto hace que la información que brindan estos nombres, utilizados frecuentemente en muchos campos no taxonómicos, sea maximizada, inclusive para los caracteres no fosilizables. Este punto lo desarrollamos más en el capítulo “A qué llamamos Aves”.
- **Filogenias moleculares vs tradicionales:** La mayor parte de los trabajos recientes son moleculares, pero sobre todo es debido a la facilidad reciente en la secuenciación. En algunos casos, optamos por filogenias no moleculares (es decir, la filogenia de Squamata, que reconoce a los Scleroglossa) en lugar de las filogenias más recientes (es decir, el reconocimiento de Toxicofera dentro de Squamata). No adoptamos necesariamente lo último, que no es necesariamente mejor.
- **Citas bibliográficas:** Incluimos numerosas citas bibliográficas en el texto. Por lo general, no citamos a quién primero se refirió al tema (como es mandatorio en la literatura científica), sino nos referimos preferentemente a la literatura más reciente. De esa manera, quien quiera profundizar en un tema encontrará en esos trabajos las referencias a la literatura más antigua.



## **Agradecimientos:**

Muchas son las personas a las que debemos agradecer, sin las cuales esta nueva edición no podría haberse realizado.

A la Cátedra Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, de la Universidad Nacional de Tucumán, ámbito en que este libro se gestó y perfeccionó. A los alumnos de los distintos años de la Cátedra, que fueron revisores a la fuerza, pero muchas veces implacables y constructivos.

Se actualizaron y agregaron varios de los capítulos invitados, a cuyos autores agradecemos profundamente: Fernando Abdala (sinápsidos), Rubén M. Barquez (mamíferos), Mario Cabrera (tortugas), Adolfo de Roodt (venenos), Juan M. Díaz de Astarloa, Daniel Enrique Figueroa y Ezequiel Mabragaña (condrictios), Rui Diogo (vertebrados), Graciela Esnal (tunicados), Luis Fernández (peces óseos), Pablo Goloboff (sistemática), Esteban O. Lavilla (anfibios), Roberto Menni (zoogeografía de los peces marinos), Gustavo Scrocchi (serpientes).

Por comentarios y sugerencias (y por haber utilizado este libro intensivamente en sus clases): a Cecilia Morgan, Luis Fernández, Mario Cabrera. Por ayuda en temas de su especialidad (boxes): a Agustín M. Abba (xenartros), Zulma J. Brandán Fernández (aves), Florencia Vera Candiotti (anfibios), Luis Fernández (osteíctios), Daniel García López (paleontología de varios grupos), Nora L. Marigliano (aves), Mario Ruiz Monachesi (reptiles).

Por revisión de capítulos: a Agustín M. Abba (mamíferos), Sebastián Apesteguía (anfibios y reptiles), Mario Cabrera (reptiles), Juan D. Daza (reptiles), Juan Díaz de Astarloa (condrictios), Adrián Di Giacomo (aves), Julian Faivovich (anfibios), Luis Fernández (osteíctios), Daniel García López (tetrápodos), Cecilia Kopuchian (aves), Esteban O. Lavilla (anfibios), Marcos Mirande (osteíctios), Gustavo Scrocchi (serpientes), Marcos Tatián (tunicados). Todos ellos hicieron la ingrata tarea de leer, comentar y criticar los capítulos de este libro, poniendo muchísimo esfuerzo que nunca es suficientemente agradecido. Los muchos errores que todavía continúan son de nuestra exclusiva responsabilidad.

A Gustavo Sánchez por ayuda en el diseño gráfico. A Gustavo Carrizo (MACN) por habernos cedido (in)voluntariamente el uso de sus siluetas de aves. A Digimorph.Org (Jessica Maisano) por permitirnos usar imágenes de Ct-scan.

Por ayuda con la bibliografía: Sara Bertelli, Rubén Barquez, Mónica Díaz, David Flores, Norberto Giannini, Alejandro Laspiur, Marcos Mirande, Cecilia Morgan, Julieta Pérez, Tatiana Sánchez. La Cooperadora de la Facultad de Ciencias Naturales compró bibliografía importante para la concreción de este libro. A la Biblioteca Electrónica de Ciencia y Tecnología (a través de la Universidad Nacional de Tucumán), a Sci-Hub y a Libgen por sus aportes en la obtención de material bibliográfico. Los mapas provienen de d-maps.com.

Ricardo Montero y Analía Autino  
Tucumán, agosto de 2018

# Prefacio 2

(2009 - Segunda edición)

---

La Primera edición de este libro tuvo muy buena acogida en el ambiente docente universitario de todo el país. Fue adoptada como libro de texto para el dictado de materias de grado en varias universidades. Gracias al aporte económico y logístico de la Universidad Nacional de Tucumán también logramos que el precio del libro fuese lo suficientemente accesible para que pudiese ser adquirido directamente por los alumnos, evitando la fotocopia. Realmente su aceptación nos sorprendió tanto que a los pocos meses tuvimos que realizar una reimpresión que no tardó en agotarse también. Ante los constantes reclamos por ejemplares del libro, decidimos no hacer una nueva reimpresión sino una nueva edición, actualizando y corrigiendo la primera. La facilidad para encontrar bibliografía a través de Internet nos permitió disponer de muchos artículos científicos muy recientes. La explosión de trabajos referidos a la sistemática y filogenia moleculares, que ya vislumbramos al realizar la primera edición del libro, y dado que muchas veces los resultados de muchos trabajos son incongruentes, incompatibles o directamente contrapuestos entre sí, la tarea de seleccionar, resumir y criticar se hizo particularmente laboriosa. En muchos casos estos trabajos revolucionaron macrosistemáticas muy tradicionales, como ocurrió en el caso de los Anuros o de Aves. Otros, en cambio, son avances importantes en el análisis de datos (e. g. Goloboff et al., 2009).

Hemos pedido a los autores de los capítulos que aparecieron en la primera edición (Fernando Abdala, Félix Cruz, Juan Díaz de Astarloa, Hugo Fernández, Luis Fernández, Carl Gans, Pablo Goloboff, Esteban Lavilla, Roberto Menni, Gustavo Scrocchi) que actualizaran sus contribuciones en función de los cambios sistemáticos y, en muchos casos, hicieron cambios de contenido sustanciales. También invitamos a nuevos especialistas que agregan importante contenido a esta obra (Pedro Blendinger, Mario Cabrera, Juan Carlos Chevez, Graciela Esnal, Daniel Figueroa, Carolina Nieto, Adolfo de Roodt). De esta manera, se elevaron a 17 las contribuciones especiales preparadas para este libro. A todos los autores nuestro particular agradecimiento.

La revisión de un libro como este es una tarea tan ardua como escribirlo. Por ello, la participación de numerosos especialistas, tanto autores de capítulos como otros especialmente invitados, en la revisión de esta obra es particularmente loable. A todos ellos nuestro agradecimiento: Agustín Abba, Ricardo Bastida, Pedro Blendinger, Mario Cabrera, Esperanza Cerdeño, Félix Cruz, Juan D. Daza, Graciela B. Esnal, Luis Fernández, Daniel Figueroa, David Flores, Norberto Giannini, Esteban Lavilla, Ricardo Martori, Mariano Merino, Marcos Mirande, Pablo Ortiz, Francisco Prevosti, Marcelo Sánchez-Villagra, Gustavo Scrocchi, Marcos Tatian, Sergio Vizcaíno. Silvia Moro realizó la revisión ortográfica y estilística de todo el texto. Agradecemos también a Gustavo Carrizo, Fernando Lobo y Gustavo Scrocchi por el permiso para utilizar dibujos de su autoría. Nora Kotowicz de Pérez Carvajal realizó muchos de los dibujos del libro.

Muchas cosas que pensábamos cambiar o agregar en esta nueva edición nos quedan en el tintero, como proyectos para el futuro.

Ricardo Montero y Analía Autino  
Tucumán, junio de 2009

# Prefacio 1

(2004 - Primera edición)

---

El objetivo de este libro es cubrir la falta de textos actualizados en castellano sobre la sistemática y filogenia de los Cordados, dando mayor énfasis a los grupos actuales (mencionamos solamente los grupos fósiles en función de su importancia filogenética, pero sin detenernos en ellos). Ha sido pensado para alumnos universitarios que estén cursando una materia sobre la biología y diversidad de los cordados actuales. En ese contexto, este libro representa una actualización y un complemento de libros de biología de los cordados, pero no un reemplazo. Hay muchos temas, indispensables para el conocimiento integral de los cordados, que no se abordan (anatomía, fisiología, ecología, comportamiento, etc.) y que deben buscarse en otras fuentes. Los objetivos de un curso de Vertebrados no se alcanzarán sin ese complemento. También este libro es una fuente de consulta para los profesionales que se interesen por la sistemática, filogenia y las características generales de los grupos de vertebrados.

La sistemática y la clasificación son ciencias dinámicas, que progresan, como todas las ciencias, proponiendo, comprobando y rechazando hipótesis, por lo que las clasificaciones y las filogenias se perfeccionan o cambian a medida que los conocimientos avanzan. El estudio de la filogenia muestra la secuencia de cambios durante la evolución de los linajes y provee un marco evolutivo en el cual las ideas de otras especialidades pueden ser encuadradas. Como resultado de esto, los estudios de comportamiento, fisiología y ecología están cada vez más siendo ubicados en un contexto explícitamente evolutivo, y este marco común provoca una mayor interacción entre estas especialidades.

La sistemática ha sufrido en estos últimos años una revolución con el cladismo. Esta metodología no brinda todas las respuestas, pero es nuestro convencimiento que es el mejor paradigma sistemático disponible hasta el momento. Tanto la sistemática como la filogenia son ciencias que están en un nuevo desarrollo. Tratamos de incorporar las hipótesis de relaciones más actualizadas, pero en muchos casos optamos por las que consideramos más sólidas. Casi en todos los casos debimos optar entre posibles hipótesis, con un criterio con el que se puede (y muchas veces se debe) disentir. Los estudiantes deben ejercitar el espíritu crítico, y saber que hay otros criterios que pueden ser válidos. Si opta por otro criterio, con fundamentos, es absolutamente válido.

Concomitantemente con este cambio de la sistemática, la taxonomía de los grupos está en constante revisión. Cambios taxonómicos radicales han sido propuestos recientemente, principalmente el Phylocode; sin embargo, esta es una posición todavía no aceptada por la generalidad de los taxónomos. Hay fuertes discusiones sobre si la taxonomía linneana es todavía útil en un contexto cladístico. Hemos tratado de lograr un balance entre la taxonomía establecida tradicionalmente, y la más recientemente propuesta. Por ejemplo, hemos mantenido algunas categorías linneanas clásicas en grupos que sirven como puntos de referencia; por ejemplo, las clases y

órdenes más importantes. Sin embargo, también hemos agregado los nombres de agrupaciones que hemos considerado bien sustentadas, sin anteponerle una categoría linneana. En este contexto, 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.

En la primera parte del libro hemos incluido dos artículos de índole general preparados especialmente por especialistas, "Aspectos teóricos de la clasificación biológica" y "Biogeografía", que creemos que aportan conceptos y herramientas que serán útiles para la comprensión de muchos de los conceptos que se utilizan al tratar cada grupo de vertebrados.

La modalidad del texto es la de "guía de teléfonos": anotamos el esqueleto básico de la sistemática y la filogenia, apoyados con una selección de caracteres diagnósticos y descriptivos, pero sin mayor comentario. Es tarea del estudiante investigar, y preguntar cuando sea necesario, los datos complementarios y faltantes, para lo cual agregamos una bibliografía de consulta al final. Una enumeración memoriosa, sin integración, no sólo no tiene valor, sino que demuestra la falta del espíritu crítico esencial para un futuro investigador.

No se tratan todos los taxa con igual detalle. Los grupos fósiles se mencionan o describen sólo como complemento necesario para interpretar la historia evolutiva de los cordados. La sistemática de cada grupo se la lista en cuadros al comienzo de cada capítulo; en esos cuadros se listan completos todos los grupos hasta el nivel de familia, para que sirvan como consulta y muestren, de alguna manera, la diversidad contenida. Se ha hecho mayor énfasis en la descripción de los grupos representados primero en la Argentina, en la región Neotropical y por último en el resto del mundo; es, por lo tanto, una sinopsis de los grupos que nos parecen más relevantes. En general, los textos de Vertebrados son traducciones de libros norteamericanos o europeos, y los ejemplos que tratan son los de esas regiones. Es por eso que hemos pedido a especialistas que preparasen artículos para este libro, sobre la biología de las especies de nuestra región. A todos ellos estamos particularmente agradecidos.

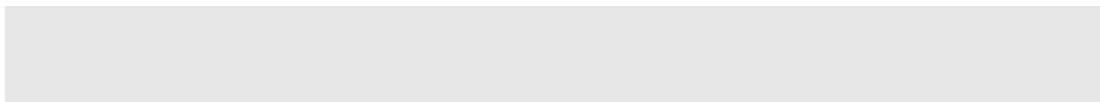
Hemos complementado esta obra con casi 400 citas bibliográficas, y con un índice de nombres sistemáticos de alrededor de más de 2200 entradas, lo que facilitará la búsqueda de información tanto dentro del libro como de citas originales. Hemos tratado de brindar bibliografía actualizada, aunque dada la vastedad del tema, es una tarea obviamente incompleta. Es posible que, en el contexto de un libro de texto, hemos citado demasiados trabajos, pero esto ha sido pensado en que también puede ser utilizado como libro de consulta para el que quiere profundizar y buscar las fuentes originales de alguna información.

Muchas personas han contribuido a la realización de esta obra, a las que agradecemos sinceramente. Este libro se inició como apuntes de la Cátedra Vertebrados y evolucionó a lo largo de varios años. Fueron iniciados por E. Lavilla y Ana María Piciucci. Los alumnos de las materias Vertebrados y Diversidad Animal II han sido revisores, involuntarios pero muy eficientes, de distintas versiones en forma de apuntes a lo largo de varios años; ellos siempre brindaron una crítica constructiva y muy detallada. Distintas secciones han sido revisadas y comentadas por Fernando Abdala, Claudia Antelo, Zulma Brandán, Cristina Butí, Patricia Capllonch, Margarita Chiaraviglio, Mónica Díaz, Richard Etheridge, Luis Fernández, David Flores, Norberto Giannini, Luis Grosso, Esteban Lavilla, Roberto Menni, Silvia Moro, Jaime Powell, Enrique Richard y Gustavo Scrocchi a quienes agradecemos profundamente. Sin embargo, como no siempre hemos seguido sus consejos al pie de la letra, debemos admitir que los errores son absolutamente nuestros. Silvia Moro realizó una concienzuda y trabajosa corrección general del texto. También queremos agradecer a la Universidad Nacional de Tucumán, y a su Secretario General Dr. Florencio Aceñolaza, que posibilitaron la impresión de este libro.

La mayoría de las figuras del libro fueron dibujadas o redibujadas por los autores y por Nora Kotowicz de Pérez Carbajal, a quien agradecemos especialmente. Agradecemos los permisos para reproducir figuras al señor Collin Sharp, de Ediciones Lola, Buenos Aires, Argentina y al Arch. Claudio G. Massaia, del Museo Regionale di Scienze Naturali de Turín, Italia.

Una tarea de recopilación de información como ésta implica casi necesariamente el cometer errores, como obviar literatura relevante, malinterpretar planteos, aceptar hipótesis contrapuestas, plantear incongruencia de caracteres, etc. por lo que solicitamos los comentarios de los lectores para que este texto se perfeccione en el futuro. Por el momento sólo podemos pedir benevolencia por el texto actual.

Ricardo Montero y Analía Autino  
Tucumán, diciembre de 2003



# Aspectos teóricos de la clasificación biológica

Pablo A. Goloboff

UEL (Unidad Ejecutora Lillo, Fundación Miguel Lillo – CONICET), Tucumán, Argentina.

## SISTEMÁTICA

La *sistemática* es el estudio de las relaciones entre los seres vivos. Los organismos se clasifican de acuerdo con su grado de relación. En este sentido, una *clasificación* es el producto de estudios sistemáticos y permite expresar en forma resumida todo lo que se conoce acerca de los organismos clasificados. Pese a estas sutiles diferencias, los términos clasificación y sistemática se usan a menudo como sinónimos. Las clasificaciones usadas en biología son jerárquicas (i. e. de grupos que se subdividen a su vez en grupos). La jerarquía de una clasificación puede representarse también en forma de árbol. Para una serie de taxones dados, el número de posibles clasificaciones alternativas es bastante grande, y el problema básico en sistemática es cómo puede elegirse una clasificación y descartar las demás.

Las clasificaciones siempre se basan en una serie de observaciones de las características estructurales, de comportamiento o ecológicas de los organismos en cuestión que se conocen como “caracteres.” Habiendo observado una serie de caracteres para un grupo, sin embargo, una clasificación no se sigue automáticamente; la idea de cómo debe establecerse la clasificación de un grupo de organismos cualquiera a partir de una serie de caracteres ha ido variando con el tiempo. Actualmente, la metodología más aceptada es la metodología *cladística*. Se la prefiere porque produce clasificaciones a) interpretables filogenéticamente y b) que permiten resumir las observaciones en forma lo más efectiva posible. Se considera normalmente a Hennig como uno de los exponentes más tempranos de esta metodología; autores que han hecho contribuciones recientes importantes en cladística son J. S. Farris, G. Nelson, N. I. Platnick, aunque la lista podría extenderse a varias decenas más.

En cladística, clasificación y filogenia tienen una correspondencia de uno a uno. Es bastante obvio que la filogenia es, en la práctica, incognoscible; lo único que en realidad se puede hacer es buscar, a partir de los datos disponibles, aquel diagrama de parentesco (= árbol filogenético) que pueda explicar por ancestralidad común (= filogenia) la mayor cantidad posible de observaciones. Por lo tanto, una hipótesis filogenética es una inferencia a partir de una serie de datos, que puede ser corroborada o refutada en el futuro (si se efectúan nuevas observaciones). La clasificación es equivalente a la filogenia y contiene por lo tanto el mismo elemento hipotético que una hipótesis filogenética: nuevas observaciones pueden llevar a modificar una clasificación establecida sobre la base de observaciones limitadas.

Dado que la clasificación se corresponde directamente con una serie de observaciones de caracteres, es posible derivar “predicciones” de observaciones futuras a partir de la clasificación (junto con una serie de observaciones parciales). Si observamos que un ser vivo encontrado en el campo tiene alas y plumas, podemos inferir (o predecir), aunque todavía no hayamos obser-

vado su forma de reproducción, que lo hará poniendo huevos. Si nosotros no supiéramos que todos los organismos con alas y plumas pertenecen a la clase Aves, y que todas las Aves conocidas se reproducen mediante huevos, seríamos incapaces de realizar esa predicción. La medida en que las predicciones (de observaciones futuras) se cumplen exitosamente determina el éxito de una clasificación. Además, es este poder predictivo lo que da un valor práctico a la clasificación. Por ejemplo, si se sabe que algunas plantas tienen una sustancia útil, tomar en cuenta la sistemática del grupo puede ayudar enormemente a decidir qué otras plantas conviene examinar primero en busca de la sustancia. En otros campos de la biología comparada es también indispensable tener información filogenética, como en biogeografía y ecología histórica.

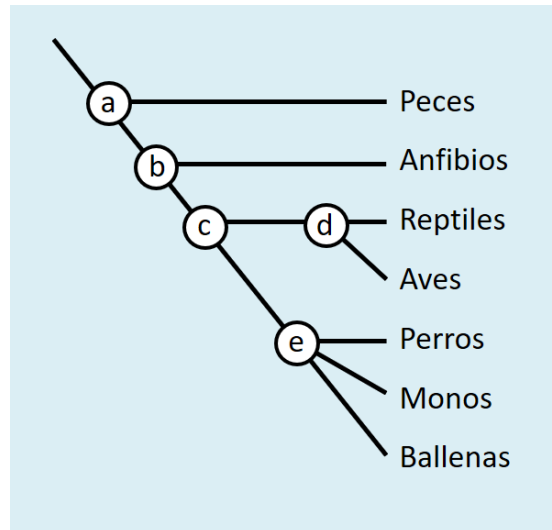


Figura 1: a, b, c, d = sin mamas; e = con mamas.

### EL MÉTODO CLADÍSTICO

El método cladístico se basa en buscar la clasificación que permita explicar por ancestralidad común la mayor cantidad posible de semejanzas observadas. Esto se conoce con el nombre de “criterio de parsimonia.” Nótese que esto no es lo mismo que agrupar las cosas que son más parecidas. Un árbol permite atribuir a un ancestro común una semejanza entre dos especies si ella puede trazarse a un nodo común a esas dos especies. Así, dado el árbol de la Figura 1, podemos considerar que los perros, los monos y las ballenas se asemejan en tener glándulas mamarias porque han heredado ese carácter del ancestro común de los mamíferos.

La cuestión crucial aquí es que no cualquier clasificación permitirá atribuir ese carácter a ancestralidad común en forma igualmente razonable. Por ejemplo, si uno decidiera que las ballenas deben clasificarse como “Peces” quedan sólo dos opciones (Figura 2):

A) o bien ballenas y demás mamíferos *no* comparten las glándulas mamarias por causa de ancestralidad común, sino por convergencia (es decir, origen o causa independiente)

B) o bien ballenas y demás mamíferos comparten las glándulas por causa de ancestralidad común, y la ausencia de glándulas en Aves y Reptiles, en Anfibios y en peces se debe, no a ancestralidad común, sino a la desaparición de las glándulas en forma independiente en cada uno de esos grupos.

Obviamente, la explicación (B) es inferior a la (A) (es decir, explica menos por ancestralidad común) y ambas son inferiores a la explicación que permite el árbol de la Figura 1 (el que incluye a las ballenas dentro de mamíferos); de acuerdo con el árbol de la Figura 2 es posible explicar tanto la *presencia* de glándulas como su *ausencia* por ancestralidad común, en todos los vertebrados. Es más: la ausencia de glándulas en Peces, Anfibios, Reptiles y Aves puede atribuirse a ancestralidad común incluso en el caso de que todos esos grupos de organismos no formen un

grupo definido en la clasificación (como en la Figura 1). En la clasificación actual, Reptiles, Aves y Mamíferos forman el grupo Amniota, Amniota y Anfibios forman el grupo Tetrapoda, y algunos Peces están más relacionados con Tetrapoda que con otros peces – es decir, algunos “peces” forman junto con Tetrapoda un grupo que excluye otros “peces” (Sarcopterygii). Esta clasificación actual implica que el ancestro común de todos los vertebrados carecía de glándulas mamarias, que aparecieron en el ancestro común de los mamíferos; quiénes tienen el carácter y quiénes no queda perfectamente explicado por la clasificación. Nótese que, si se separara los Mamíferos en varios grupos no directamente relacionados entre sí, ya no sería posible atribuir a ancestralidad común las glándulas mamarias; esto sólo puede hacerse en la medida en que se reúna a los mamíferos (i. e. a los animales que tienen glándulas mamarias) en un solo grupo. Se ve fácilmente, entonces, que la “ausencia” y la “presencia” de glándulas mamarias no dan la misma clase de información. En este caso, la “ausencia” representa una condición primitiva, a partir de la cual deriva la condición de “presente.” La condición *primitiva*, que puede ser explicada por ancestralidad común sin colocar juntas en un grupo a las especies que la comparten, se llama *plesiomorfía*. La condición *derivada*, que sí requiere que se forme un grupo para poder ser explicada, se llama *apomorfía*. Fue el entomólogo alemán Willi Hennig quien difundió ampliamente la idea de que sólo debe agruparse por sinapomorfías (Hennig, 1968); esta idea deriva en realidad del criterio de parsimonia y de la intención de explicar por ancestralidad común la mayor cantidad posible de características observadas.

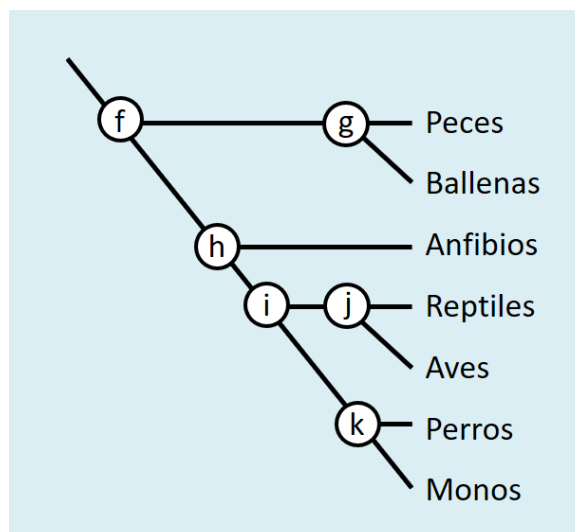


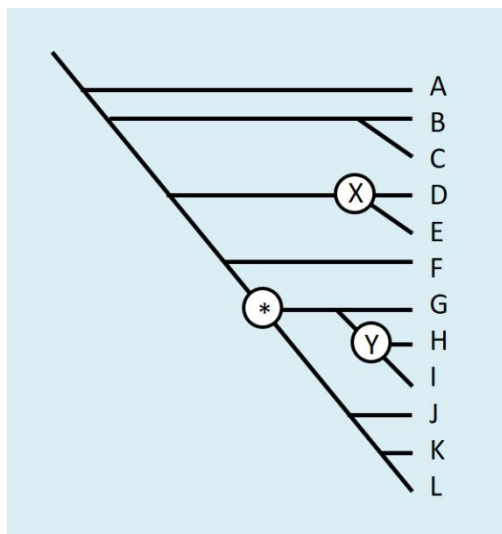
Figura 2: Opción A: f, g, h, i, j = sin mamas; Opción B: f, g, h, i, j, k = con mamas.

Bajo la metodología cladística, entonces, sólo se agrupa a aquellas especies que tienen apomorfías compartidas (o *sinapomorfías*). Cuando se hacen observaciones reales para un grupo de organismos, raramente sucede que pueda encontrarse un árbol donde todas las similitudes pueden explicarse perfectamente (sin excepción) al mismo tiempo. Esto será el caso cuando la condición derivada en distintos caracteres proponga grupos incompatibles (i. e. que no pueden coexistir al mismo tiempo en un árbol, como por ejemplo los grupos ABC y ABD). En ese caso se dice que los caracteres son *incongruentes* o que están en *conflicto*. La mejor hipótesis de relaciones será siempre aquella que permita explicar la mayor cantidad posible de similitudes como debidas a ancestralidad común; esto se logra cuando el número de orígenes independientes de características similares requerido por el árbol es mínimo. Es decir, el *criterio de parsimonia*. En muchos casos, para resolver el conflicto, será necesario buscar más caracteres que inclinen la balanza para un lado u otro; caso contrario, la solución que puede lograrse seguirá ambigua.



Nótese que cuando un árbol permite atribuir a ancestralidad común una característica compartida por dos especies, lo que en realidad permite es que esa característica sea considerada como *homóloga*. Lo contrario de homología es *homoplasia*, es decir, características similares adquiridas independientemente. Por lo tanto, puede formularse al criterio de parsimonia como el criterio de elegir aquel(los) árbol(es) que minimice(n) la homoplasia, o que maximice(n) la homología; esta formulación es exactamente equivalente a la anterior.

El criterio para elegir clasificaciones es totalmente explícito, y permite relacionar directamente las observaciones con los resultados. Como ya se dijo, el número de posibles clasificaciones para una serie de taxones puede ser bastante grande. Para 10 taxones, hay 34 millones de posibles clasificaciones, para 20,  $81 \times 10^{20}$ , y para 50,  $27 \times 10^{75}$ . Evaluar cada una de estas posibilidades en la cabeza, o mediante lápiz y papel, se torna simplemente imposible. Sin embargo, es un trabajo que una computadora puede hacer con bastante eficiencia. Así, lo más común en la actualidad es que se dé a una computadora los datos (= observaciones); la máquina efectúa el trabajo mecánico de encontrar la clasificación que, efectivamente, requiera tan poca homoplasia como sea posible para los datos. Hasta hace pocos años resultaba poco práctico analizar datos para más de 20 o 30 especies, ya que los análisis tardaban mucho (a menudo, varias horas o días), incluso con las mejores computadoras de la época. Actualmente, las computadoras y los algoritmos son cada vez más rápidos, y puede analizarse fácilmente datos para varios centenares de especies. En general, es preferible incluir el mayor número de especies que resulte posible analizar, ya que al sacar o agregar una especie los resultados para las especies restantes pueden cambiar. Obviamente, los resultados cuando esa especie está presente serán preferibles, ya que son aquellos basados en una mayor cantidad de información; preferir los resultados sin esa especie crítica equivale a ignorar intencionalmente información.



**Figura 3:** Grupo monofilético: G, H, I, J, K, L (Corresponde al grupo \*). Grupo polifilético: D, E, H, I, L (Corresponde a X + Y + L). Grupo parafilético: D, E, F, G, J, K, L (Carece de Y)

A los grupos que coincidan exactamente con un grupo del árbol filogenético se los llama *monofiléticos*: son aquellos que incluyen a todas las especies que están más relacionadas entre sí que con las no incluidas en el grupo, y son (obviamente) los únicos grupos admitidos en cladística. Un ejemplo de grupo monofilético es el primero de la Figura 3. Los grupos pueden ser no-monofiléticos en virtud de haber sido definidos sobre la base de paralelismos (segundo grupo en la Figura 3), en cuyo caso se dice que el grupo es *polifilético* (se "origina" varias veces), o en virtud de haber sido definidos sobre la base de plesiomorfías (tercer grupo en la Figura 3), en cuyo

caso se dice que el grupo es *parafilético* (uno o más subgrupos han “perdido” la pertenencia al grupo).

### CLADÍSTICA, FENÉTICA Y EVOLUCIONISMO

Hay tres metodologías principales que se han propuesto para hacer clasificaciones: *cladística*, *fenética* y *evolucionismo*. Los aspectos básicos de la cladística se han mencionado en la sección anterior. Tradicionalmente, en muchas discusiones a fines de los '60 y principios de los '70, se ha caracterizado y comparado a estas escuelas en términos de sus motivaciones o propósitos, no en términos concretos de su metodología o sus resultados. Así, los cladistas eran (supuestamente) los que sólo querían “agrupar tomando en cuenta la filogenia, sin tomar en cuenta las semejanzas y diferencias morfológicas.” Los feneticistas eran los que querían “agrupar sólo tomando en cuenta las semejanzas y diferencias morfológicas, es decir, lo que puede observarse.” Los evolucionistas eran los que pensaban que era deseable “agrupar en forma que se tome en cuenta tanto la filogenia como los grados de semejanza y diferencia morfológicas, permitiendo que uno u otro aspecto sea considerado más importante, según el caso.”

Lo que caracteriza a la fenética, en realidad, no es que proponga agrupar sólo sobre la base de características observables (lo cual es cierto para una clasificación cladística tanto como para una fenética), sino que propone que debe agruparse a las cosas *más semejantes entre sí* (es decir, por *similitud global*). Los exponentes principales de esta escuela han sido P. Sneath y R. Sokal. Fueron prácticamente los primeros en usar computadoras para hacer clasificaciones, y pensaban que el usar algoritmos bien definidos haría a la clasificación más objetiva. En realidad, el usar algoritmos claramente definidos tampoco es exclusivo de la fenética: la metodología cladística actual también utiliza algoritmos sofisticados, además de estar basada sólo en caracteres observables. La diferencia fundamental es que la fenética proponía agrupar por la similitud o semejanza global (número de apo- y plesiomorfías compartidas), mientras que la cladística propone agrupar sobre la base de tan sólo algunos caracteres-apomorfías o caracteres únicos. Es decir, la forma en que se deriva una clasificación a partir de una serie de observaciones concretas, es diferente en cada caso. Cuando los caracteres únicos definen grupos, como en cladística, es posible asociar cada grupo con la presencia de alguna característica no encontrada fuera del grupo, cosa que no sucede cuando los caracteres no-únicos se usan para agrupar, como en la fenética. La clasificación clásica agrupaba (con argumentos fenéticos) a los cocodrilos, escamados (lagartijas y ofidios) y quelonios en un grupo Reptilia. Sin embargo, los cocodrilos y las aves comparten algunos caracteres únicos (como corazón con cuatro cavidades, cuidado parental, etc., que son los que sugieren que cocodrilos y aves forman un grupo monofilético), mientras que los cocodrilos y los demás “Reptiles” sólo comparten caracteres que también se encuentran fuera del grupo – i. e. sólo comparten la *ausencia* de los caracteres que definen a las Aves, como alas, plumas, sistema respiratorio. Sin embargo, puede transmitirse la información de quiénes tienen esos caracteres anatómicos perfectamente si se clasifica a los cocodrilos como más próximos a las aves (en un grupo Archosauria):

- Corazón con tres cavidades: Grupo Amniota excepto Grupo Archosauria
- Corazón con cuatro cavidades: Grupo Archosauria
- Sin alas ni plumas: Amniota excepto Aves
- Con alas y plumas: Aves

Mientras que si se clasificara a cocodrilos con reptiles, no se facilita en nada el hacer la descripción de quiénes tienen alas y plumas, pero se dificulta el hacer la descripción de caracteres únicos de cocodrilos y aves, como el corazón con cuatro cámaras, ya que es necesario explicitar más excepciones (o hacer referencia a más grupos; ocho en lugar de seis):

- Corazón con tres cavidades: Grupo Amniota excepto Grupo Aves y excepto Grupo cocodrilos
- Corazón con cuatro cavidades: Grupo Aves y Grupo cocodrilos
- Sin alas ni plumas: Grupo Amniota excepto Grupo Aves
- Con alas y plumas: Grupo Aves

Aunque los caracteres plesiomórficos compartidos por aves y cocodrilos son muchos más que los apomórficos, el separar a cocodrilos y aves siempre sacrificará eficiencia descriptiva para las apomorfías compartidas, pero sin ganar nada en eficiencia descriptiva para las plesiomorfías – por más que los cocodrilos sean *realmente* más semejantes a otros “reptiles” que a las aves.

En el ejemplo anterior, nótese como funcionan los grupos para transmitir información acerca de qué organismos tienen las características asociadas con ellos, y cómo las plesiomorfías (por más que no se las use para definir grupos) también pueden ser transmitidas con eficiencia como grupos “complementarios” –es decir, grupos que excluyen a sus contrapartes apomórficas. Dicho de otro modo, cuando una condición aparece en determinado grupo y luego se modifica en alguno(s) de sus miembro(s), la contraparte plesiomórfica será usada para definir el grupo más grande (i. e. al nivel en el que aparece como “apomorfía”). Usarla para definir un grupo que excluya a los miembros que tienen el carácter subsiguientemente modificado implicaría que se usa dos veces. Cada uno de los estados de un carácter, entonces, tiene una (y una sola) entrada en el árbol de la vida, al nivel en el que aparece como diagnóstico –es decir, cuando se origina por primera vez. Modificaciones sucesivas de esta condición definirán grupos más restrictivos dentro del grupo mayor original.

Es una consecuencia de esto que el agrupar a las cosas más parecidas no siempre lleve a obtener clasificaciones de máximo poder explicativo (ni máxima eficiencia descriptiva). Este es el punto básico en que fallaban las ideas de los feneticistas. Criticar las ideas de los feneticistas por el simple hecho de que ellos no estaban interesados en la filogenia no puede nunca llevar a ningún lado, ya que un conflicto de intereses no puede resolverse mediante argumentos lógicos. En realidad, la fenética pretendía producir clasificaciones máximamente informativas, pero usaba para producir grupos un criterio (el de agrupar por similitud global) que no necesariamente lleva a simplificar lo más posible la tarea de describir e interpretar la diversidad biológica.

La escuela evolucionista es la escuela de sistemática “clásica,” y en realidad no tenía una metodología o criterio claramente definido. Se basaba en la idea de que era deseable que una clasificación sirviera como elemento descriptivo, pero también era importante que estuviera basada en la filogenia. En realidad, esto lo logra una clasificación cladística: el método cladístico da las filogenias mejor apoyadas por los datos, y también puede verse meramente como una manera de describir los datos en la forma más eficiente posible. Los evolucionistas pensaban, sin embargo, que la metodología cladística producía clasificaciones “sin contenido de información de caracteres.” Ellos creían que las clasificaciones que mejor permitían describir la diversidad biológica eran las producidas al agrupar por similitud global. Así, los cocodrilos y los demás “reptiles” eran taaan parecidos entre sí, y las Aves tan, pero taaan diferentes, que “se justificaba” olvidarse de la monofilia del grupo de Aves + Cocodrilos, para poder “reflejar” en la clasificación las semejanzas y diferencias. La cuestión de cuándo la cantidad de diferencia era suficiente como para justificar que un grupo se separara (dejando parafilético al grupo monofilético al cual en realidad pertenecía), nunca fue (ni podría haber sido) claramente definido. Por lo tanto, era imposible criticar con argumentos lógicos una clasificación evolucionista: para Juan Pérez la cantidad de diferencia entre cocodrilos y aves podía ser mucha, mientras que Carlos Rodríguez bien podía pensar que en realidad no era tanta. Y Juan Pérez y Carlos Rodríguez *nunca* iban a poder ponerse de acuerdo. Por tal motivo, la escuela evolucionista fue acusada de ser muy subjetiva, con razón, ya que distintos taxónomos podían tener distintas opiniones y no había forma de preferir una u otra. En la práctica, generalmente se prefería la del taxónomo de más reputación

o fama. Así, es fácil entender porqué fueron los taxónomos evolucionistas de mayor reputación y fama quiénes más se opusieron, a fines de los '60 y principios de los '70, a la aceptación de la cladística: ésta significaba que, a la larga, la última palabra sobre la clasificación de un grupo no la tendrían ellos, sino las observaciones.

Uno de los temas que se ha discutido mucho en la última década –y se sigue discutiendo– es el de aproximaciones alternativas a la inferencia de árboles filogenéticos. Algunos investigadores opinan que es preferible enfocar la reconstrucción filogenética como un problema estrictamente probabilístico, y utilizar modelos que especifican de manera bastante acotada ciertos mecanismos evolutivos. Estos métodos se basan en máxima verosimilitud (o “likelihood”) y estadística bayesiana. La evolución de las características morfológicas se estudiaría luego del mismo modo que ya delineamos, trazando los cambios sobre un árbol. Otros investigadores sostienen en cambio que (en lugar de usar el principio de parsimonia para trazar cambios evolutivos sobre el árbol a posteriori), es preferible elegir ya de entrada los árboles de acuerdo al principio de parsimonia (que no asume modelos específicos de evolución). Parte de esta controversia involucra también la cuestión de si la aplicación de uno u otro método es igualmente defendible para distintos tipos de caracteres (e.g. morfología, secuencias moleculares). Más allá de la justificación, en la práctica es muy común que se apliquen modelos probabilísticos a secuencias moleculares, y el criterio de parsimonia a datos de morfología.

## ¿A qué llamamos “Aves”?

Ciertos nombres de grupos de animales han sido utilizados por mucho tiempo y tienen base en el lenguaje coloquial. Es el caso de los nombres “Peces”, “Reptiles”, “Aves” y “Mamíferos”. Al lego, la diferencia entre los grupos parece evidente. Por lo tanto, estos nombres se incorporaron a la taxonomía de los grupos ya desde Linneo. Sin embargo, cuando se llevan estos nombres a la taxonomía moderna (cladista) y a las filogenias, los conflictos aparecen.

Por un lado, se hace evidente que las diferencias de “grado” que sustentaban ciertas divisiones (como entre “Peces y Tetrápodos” y “Reptiles y Aves”) no son válidas en un contexto cladista, en el cual no se permiten los grupos parafiléticos y las categorías son únicamente inclusivas (y no exclusivas: Peces = vertebrados que no son tetrápodos; Reptiles = amniotas que no son ni Aves ni Mamíferos). En algunos casos se ha decidido no utilizar ciertos nombres en la taxonomía científica: es el caso de “Agnatha”, “Pisces”, “Anamniota”, etc. En otros casos, en los que los nombres han sido tan utilizados y se hace muy difícil su eliminación, se ha intentado redefinir esos términos para que reflejen la nueva concepción. Este es el caso de Reptilia, que ahora se utiliza para denominar al grupo que incluye a los Chelonia, Lepidosauria y Archosauria (incluyendo a Aves), sin incluir a los Synapsida basales (antes considerados como “Reptiles mamiferoides”). El mismo caso se dio con el nombre Amphibia (que tradicionalmente incluía a los tetrápodos no amniotas) y se lo restringió únicamente al clado que contiene a los anfibios actuales (antes Lissamphibia); también el nombre Osteichthyes, que tradicionalmente excluía a los Tetrapoda, se lo redefinió incluyendo a este último grupo.

En algunos casos, las discusiones continúan y algunos nombres clave no están claramente definidos, pero debido a un conflicto distinto. Tradicionalmente se ha considerado a la paleontología una ciencia independiente (de la neontología), pese a que estudia a los mismos animales (aunque se limita sólo a los fósiles, pero incluyendo la dimensión temporal). La sistemática de los grupos estudiados por estas dos disciplinas muchas veces corrió por caminos independientes y, aunque muchas veces coincidían, en otras las diferencias eran notables. Sin embargo, la tendencia actual es a estudiar clados monofiléticos, independientemente a que estén extintos o no; es decir que los análisis incluyen tanto a los fósiles como a los representantes actuales. El estudio de los Vertebrados vuelve a unirse. Sin embargo, hay ciertos nombres clave, que designan grandes grupos, que todavía están disputados por los paleontólogos y neontólogos, como es el caso de “Aves” y “Mammalia”. Los paleontólogos prefieren basar estos nombres como “*Stem groups*” (“grupos troncales”, refiriéndose a que incluyen el tronco evolutivo que los originó), mientras que los neontólogos como “*Crown groups*” (“grupos coronados”, refiriéndose a que las terminales de estos grupos son aquellas que tienen representantes actuales, la más alta “corona”). Los *crown groups* comienzan en el último ancestro común de dos o más grupos con representantes actuales (por ejemplo, Osteichthyes o Squamata) y todos los taxa incluidos en ellos;

los *stem groups* incluyen a un *crown group* y a todos los taxones extintos más relacionados con él que con otro grupo (por ejemplo, el uso tradicional de “Amphibia”). Aunque parezca un juego de palabras (o de definiciones) tiene algunas consecuencias prácticas interesantes. Los *stem groups* tienen la ventaja que incluyen a los eslabones fósiles que dieron origen a los grupos actuales; tienen la desventaja que, como los representantes basales son todos fósiles, las diagnósis de los grandes grupos se restringen a los caracteres fosilizables (generalmente osteológicos) y nada podemos decir de los caracteres no fosilizables (la mayoría de las partes blandas). Los *crown groups*, en cambio, tienen diagnósis que incluyen la mayor cantidad de información (tanto los caracteres osteológicos como de las partes blandas).

Cuando coloquialmente hablamos de Aves, nos referimos a los representantes actuales que tienen una serie de características particulares. Cuando se descubrió *Archaeopteryx*, se lo consideró el ave más primitiva, y se definió a Aves como el nodo que incluye a este fósil y las aves actuales; la presencia de plumas en ambos parecía la característica más distintiva. A medida que se descubrieron nuevos fósiles, se hizo evidente que la presencia de plumas no era un carácter exclusivo (Clark y Middleton, 2006); sin embargo, se mantuvo la convención de llamar Aves al nodo que contenía a *Archaeopteryx* (un *stem group*) y a todos sus descendientes (incluida una serie de fósiles principalmente cretácicos). Con esta convención, el taxón Aves no puede definirse por el vuelo (característica discutida para *Archaeopteryx*), ni por los sacos aéreos, ni por las múltiples características fisiológicas, etológicas etc., que podemos estudiar en las aves actuales. Sin embargo, en los últimos trabajos se ha visto la tendencia de denominar Avialae al grupo que contiene a *Archaeopteryx*, y restringir el nombre Aves para el *crown group* (por ejemplo, Norell y Clarke, 2001; Gauthier y de Queiroz, 2001). Por supuesto que esta definición de Aves resulta en un cambio de los conceptos tradicionales, tanto en cuanto a caracteres (por ejemplo, el vuelo no sería una sinapomorfía de Aves), como en los grupos que contiene el clado (por ejemplo, *Archaeopteryx* no sería considerado Aves) (Gauthier y de Queiroz, 2001; Clark y Middleton, 2006).

Algo similar ocurre con el nombre Mammalia. El *crown group* está restringido al conformado por los Monotremata más los Theria. Sin embargo, los paleontólogos incluían en los Mammalia a una serie de fósiles (como los Multituberculata) que estaban por fuera del *crown group* (es decir, lo definían como un *stem group*). Como el límite entre los entonces “reptiles mamíferoides” (Synapsida basales) y los Mammalia se debía fijar de una manera casi arbitraria, se tomó la convención de definir a Mammalia como todos los grupos que presentaban la mandíbula inferior formada únicamente por el dentario. De la misma manera que en el caso de las Aves, a estos mamíferos no se los podía definir por la presencia de glándulas mamarias, pelo, ni otros caracteres blandos. También en este caso, la tendencia actual es considerar a los que tienen mandíbula formada por el dentario solamente como Mammalimorpha, restringiendo el nombre Mammalia al *crown group* (como lo definimos en este libro).

Todas estas discusiones no tienen que ver con la definición de nodos o de filogenias, sino solamente con la ubicación de ciertos nombres ampliamente utilizados (icónicos). Aunque todavía hay algunas voces en contrario (como Martin y Benton, 2008), nuestro criterio en este libro es el de favorecer el uso de los *crown groups* para denominar grupos claves, dado el uso que se les da tanto en filogenia como en otras ramas de la biología, por la cantidad de información que puede referirse a través de esos nombres.

# Chordata

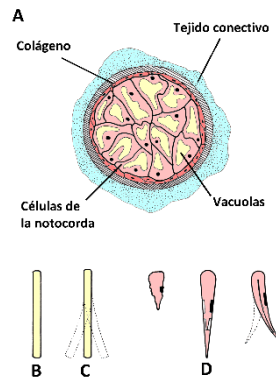
## DIAGNOSIS

- Inversión del eje dorsoventral del cuerpo (por lo que el vaso sanguíneo dorsal tiene circulación posterior, y el ventral tiene circulación anterior; y por lo que el tubo nervioso pasa a ser dorsal).
- Con notocorda (Figura 4), de origen endodérmico.
- Con tubo nervioso dorsal de origen ectodérmico, que en su desarrollo tiene un neuroporo anterior y posteriormente se une al intestino por un canal neuroentérico.
- Hay un sistema atrial, formado por numerosas hendiduras faríngeas y el endostilo, incluido en una cavidad peribranchial o atrial. El sistema es utilizado para la alimentación por filtración.
- Con músculos branquioméricos segmentados (Diogo et al., 2015).
- Con cola postanal muscular, que se extiende por detrás de la cavidad visceral.
- Tienen ciclo de vida bifásico, con etapa de vida larval tipo “renacuajo” (*tadpole larva*), de vida libre, y adulto sedentario. Ausencia de larvas ciliadas, dipleurula o tornaria.
- Tienen la vía metabólica para la síntesis de hormona tiroidea, que regula la metamorfosis.
- El mesodermo es segmentado (metamérico), y por lo menos los somitos más anteriores formados por enterocelia (Lowe et al., 2015).
- La natación se realiza por medio de ondulaciones laterales del tronco (Ruppert, 2005).

Es el grupo más diversificado dentro de los deuteróstomos enterocélicos, con más de 65000 especies (de los cuales casi la mitad corresponden a Teleostei). Los cordados se dividen en tres grupos: Tunicata, Cephalochordata y Craniata, siendo este último el más diversificado en la actualidad (Figura 5).

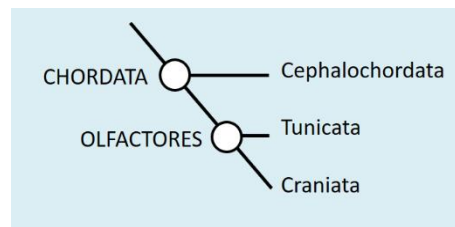
Hay una serie de fósiles de difícil interpretación, muchos descubiertos recientemente en China, cuya posición filogenética, si bien es discutida, muchas veces están relacionados con los Chordata (ver Schubert et al., 2006). Entre estos fósiles podemos mencionar a *Pikaia* (Shu et al., 1996; Janvier, 2005, lo ha postulado como un cordado basal), *Haikouella* (Mallatt y Chen, 2003), *Haikouichthys*, *Mylokunmingia* (Shu et al., 1999; quizás más relacionados con Craniata), *Zhongjianichthys* (Shu, 2003), *Haikouella* (Chen et al., 1995; 1999), *Yunnanozoon* (Chen et al., 1999; aunque Shu et al., 2003, lo relaciona con Vetulicolia; Shu et al., 1996, con hemicordados; Stach, 2004, con Cnidaria; y Shu et al., 2004, lo postulan como el grupo hermano de todo Chordata), y *Metaspriggina* (Morris y Caron, 2014; relacionados a Craniata basales). Como se puede apreciar,

la posición filogenética de estos intrigantes fósiles es muy discutida y es un tema de candente actualidad.



**Figura 4: Notocorda.** a) Corte transversal de la notocorda de un renacuajo, que muestra las células vacuoladas que le dan turgencia. Propiedades físicas de la notocorda: b) es incompresible, pero c) es flexible lateralmente. Consecuencia de la contracción de un músculo sin notocorda o con ella (d): sin la notocorda, la contracción de un músculo lateral retrae el cuerpo; la notocorda impide el colapso del cuerpo y la contracción alternada de los músculos laterales flexiona el cuerpo para nadar.

Las relaciones entre los llamados “procordados” (grupo parafilético conformado por Tunicata y Cephalochordata) y Craniata son objeto de controversia (Schubert et al., 2006). Los procordados, si bien presentan las características fundamentales del grupo (notocorda, cordón nervioso dorsal y sistema atrial [que incluye las hendiduras branquiales]), tienen numerosas especializaciones que oscurecen sus relaciones. Los estudios principalmente moleculares sugieren que Tunicata es el grupo hermano de Craniata (Philippe et al., 2005; Ruppert, 2005; Delsuc et al., 2006; Vienne y Pontarotti, 2006; Putnam et al., 2008) que se denomina Olfactores (Holland et al., 2008) (Figura 5 y Figura 6).



**Figura 5: Filogenia de los principales grupos de Chordata.**

## ORIGEN Y FILOGENIA DE CHORDATA

Chordata se encuentra ubicado dentro del gran grupo Deuterostomia. La composición de Deuterostomia se ha ido restringiendo cada vez más (tradicionalmente se incluía en este grupo también a los Phyla Chaetognatha, Brachiopoda, Bryozoa y Phoronidia), hasta quedar actualmente reducido a los Phyla Chordata, Hemichordata, Echinodermata (Halanych y Passamaneck, 2001) y Vetulicolia (Shu et al., 2001) y Xenoturbellida (Bourlat et al., 2006; Perseke et al., 2007; Philippe et al., 2011). Anteriormente, se llegó a proponer orígenes de Chordata a partir de poganóforos (Ivanov, 1963), nemertinos (Willmer, 1974), moluscos (Løvtrup, 1977), anélidos y arácnidos (Gaskell, 1908; Patten, 1912).

Deuterostomia es un grupo monofilético (Nielsen, 2017). Deuterostomia se caracteriza porque tiene larva dipleurula de vida libre y con la boca ventral rodeada por cilios para la locomoción y alimentación; con enterocelia; cuerpo dividido en tres partes, protosoma, mesosoma y



metasoma, cada uno con un par de cavidades celómicas; faringe con hendiduras branquiales sin esqueleto; aparición de los genes Hox 6–7 (Hueber et al., 2013); con ciego hepático en el intestino anterior; vasos sanguíneos principales dorsal (circulación anterior) y ventral (circulación posterior), etc. (Ruppert, 2005). El nombre (segunda boca) indica que el ano se forma a partir del blastoporo y la boca de una abertura secundaria, pero no es un carácter exclusivo por que la deuterostomia también está presente en los Spiralia, Ecdysozoa y Chaetognatha. Tampoco es exclusiva la segmentación radial e indeterminada.

**Vetulicolia** (Shu et al., 2001) es el grupo basal de Deuterostomia (Shu, 2005) (Figura 7); son sacciformes, con una apariencia general de una *tadpole larva*, y presentan hendiduras branquiales. Sin embargo, Vetulicolia no presentan evidencias de tener notocorda (lo que también ocurre en la mayoría de los Tunicata adultos, por lo que podrían estar relacionados a este grupo; Lacalli, 2002; García-Bellido et al., 2014). Un grupo de fósiles, *Yunnanozoa*, tienen branquias externas y parecen estar relacionados con Vetulicolia (Shu et al., 2003).

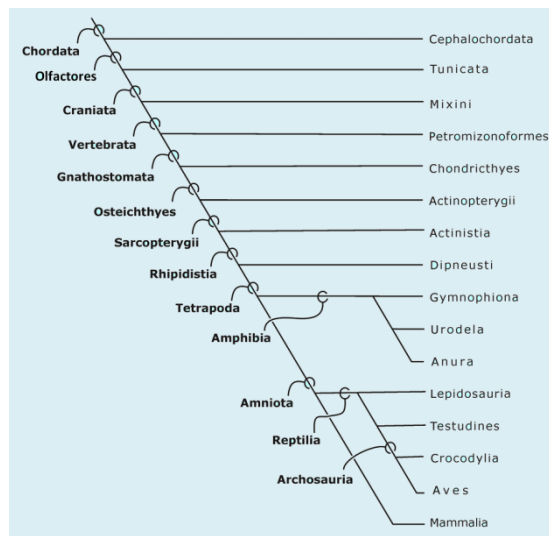


Figura 6: Filogenia de los grandes grupos de Chordata.

Durante mucho tiempo Hemichordata fue considerado como el grupo hermano de los Chordata por la presencia de hendiduras branquiales y de un surco ciliado en la faringe, posiblemente homólogo al endostilo. Sin embargo, los estudios moleculares (Cameron et al., 2000; Furlong y Holland, 2002; Peterson, 2004) y morfológicos (Nakano et al., 2003; Cameron, 2005; Mallatt y Winchell, 2007) indican que Hemichordata están más relacionados a Echinodermata formando un grupo denominado **Ambulacraria** (caracterizado por la presencia de larva tornaria) (Putnam et al., 2008) (Figura 7). El enigmático grupo Xenoturbellida posiblemente esté relacionado a Ambulacraria (Bourlat et al., 2003).

Por lo tanto, la presencia de hendiduras branquiales en Vetulicolia, Ambulacraria y Chordata implica que el ancestro de Deuterostomia ya tendría hendiduras branquiales que se perdieron en Echinodermata (Zeng y Swalla, 2005; Lowe et al., 2015); apoyando esta teoría, hay evidencia de que un grupo fósil de equinodermos primitivos, Stylophora (también conocidos como “Calcichordata”), tiene hendiduras branquiales (Dominguez et al., 2002), por lo que es posible pensar que en equinodermos actuales esta característica se ha perdido. Se ha propuesto que las modificaciones en la faringe, incluyendo las hendiduras faríngeas y la producción de mucus para la alimentación, representan las características morfológicas claves que define a los Deuterostomia (Lowe et al., 2015).

El tubo nervioso dorsal de Chordata es homólogo al cordón nervioso ventral del resto de Deuterostomata (Nielsen, 2017). La estomocorda de Hemichordata no es homóloga a la noto-

corda de Chordata, basándose en que sólo se la encuentra en la proboscis, no asociada con el tubo neural dorsal, y en la expresión génica (Tagawa et al., 2001; Ruppert, 2005). El endostilo de Chordata es homólogo al surco epibranchial ciliado de Hemichordata, y posiblemente a todo el revestimiento ciliado de la faringe (Ruppert, 2005).

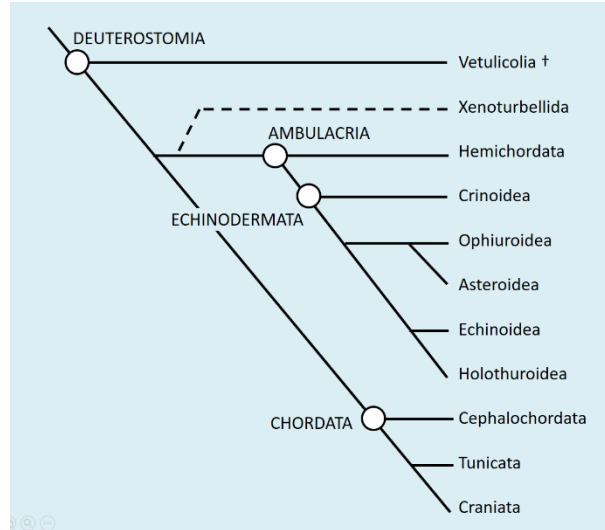


Figura 7: Filogenia de Deuterostomia (basada en Shu, 2005; David y Mooi, 2014).

# Cephalochordata

## DIAGNOSIS

- La notocorda se extiende por todo el cuerpo, inclusive por delante del tubo neural. La notocorda está formada por apilamientos de células musculares estriadas muy vacuolizadas (Ruppert, 2005).
- Dorsalmente a la notocorda se halla un tubo nervioso que finaliza en un abultamiento o vesícula cerebral (no completamente homóloga a la de Craniata; Albuixech-Crespo et al., 2017).
- Tienen desarrollo larval peculiar que origina un adulto asimétrico; la boca se abre sobre el lado izquierdo, mientras que las primeras hendiduras branquiales sobre el derecho.
- La metamería se produce en los miótomos, el celoma y las gónadas. Tienen hasta 30 pares de gónadas (carácter único entre los cordados).
- Tienen órganos excretores metaméricos con cirtopodocitos (que son células monoflageladas similares a los solenocitos de anélidos, pero también con similitudes con los podocitos de los riñones glomerulares de Craniata) (Stach y Eisler, 1998).
- La cavidad perifaríngea (atrio) no homóloga a la de Tunicados (se forma por crecimiento lateral de las metapleuras, que se unen ventralmente rodeando la faringe).
- Poseen órganos sensoriales incluidos en el sistema nervioso, como ocelos fotorreceptores pigmentados en el lumen del tubo neural.
- La circulación se produce por medio de vasos contráctiles (no hay corazón); no tienen glóbulos rojos.
- La epidermis tiene una sola capa de células.
- Las células musculares de los miómeros tienen procesos musculares que llegan hasta el tubo nervioso (que fueron confundidos con las ramas ventrales de los nervios espinales de Craniata; Wicht y Lacalli, 2005). Los mioseptos en forma de V.
- El aparato bucal es único y peculiar (con órgano rotatorio, vestíbulo, cirros bucales, etc.; Figura 9).

Dada la posición clave de Cephalochordata en la filogenia de los cordados y pese a ser un grupo relativamente pequeño, se le ha prestado mucha atención (ver Gans et al., 1996), tanto en su embriología (Holland y Holland, 2001; Sanamyan, 2004) como en el aspecto genético (tanto en la secuenciación de su ADN como en la expresión de genes reguladores; ver revisión de Shimeld y Holland, 2005; Benito-Gutiérrez, 2006; Garcia-Fernández y Benito-Gutiérrez, 2009). El genoma de *Branchiostoma floridae* fue secuenciado completamente (Putnam et al., 2008).

Los fósiles son muy escasos a causa de la ausencia de partes duras. Algunos autores consideraron a *Pikaia* del Cámbrico medio de Columbia Británica y *Cathaymyrus* del Cámbrico inferior

de China, como correspondientes a los cefalocordados más primitivos conocidos (Chen et al., 1995; Shu et al., 1999) (Figura 8).

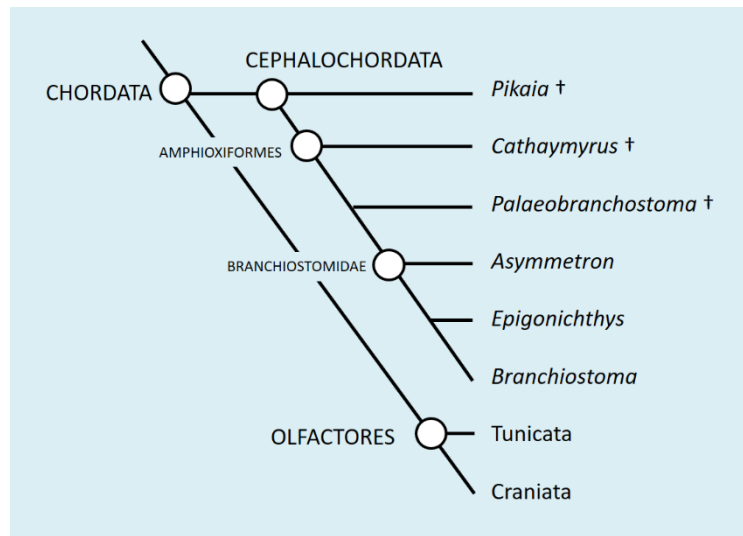


Figura 8: Filogenia de Cephalochordata.

#### ¿CÓMO COME EL ANFIOXO?

Los cefalocordados viven enterrados en la arena de las zonas costeras; solo asoman el extremo anterior para filtrar microplancton. Los cirros que rodean el capuchón oral evitan que entren a la faringe granos de arena y organismos grandes que pueden obstruir el sistema, lo mismo que el velo que está detrás del órgano rotatorio; sin embargo, si una partícula mayor penetra en la faringe, el animal tiene el reflejo de “toser” para expulsarla. Los cilios del órgano rotatorio y de la faringe son los que producen la corriente de agua que entra a la faringe.

La faringe está perforada por numerosas hendiduras (más de 200), y está recubierta por una película de mucus producido por el endostilo; las partículas alimenticias se adhieren a este mucus, mientras que el agua sale por las hendiduras faríngeas hacia el atrio y finalmente, por el atrioporo, al exterior. Los cilios laterales de las hendiduras faríngeas son los que producen el movimiento del agua, mientras que los frontales producen el movimiento del mucus. El mucus impregnado con las partículas alimenticias es movido por el epitelio ciliado dorsalmente hacia el surco epibranchial, y allí es dirigido posteriormente hasta entrar en el tubo digestivo donde se producirá la digestión.

La digestión se produce tanto intracelularmente (por fagocitosis de partículas por parte del epitelio digestivo) como extracelularmente por la secreción de enzimas en el tubo digestivo (Barrington, 1937; Biuw y Hulting, 1971).

#### AMPHIOXIFORMES

Los adultos miden entre 1 y 8 cm de largo y tienen coloración que varía de blanquizca a crema-amarillento con matices de rosa; son comprimidos y afilados en sus dos extremos (con forma lanceolada). Tienen una larga aleta dorsal, ensanchada en la región posterior para formar la aleta caudal. La boca está rodeada de cirros móviles. A cada lado del cuerpo de los cefalocor-

dados se observan líneas en forma de V (este patrón es a causa de tejido conectivo que separa segmentos musculares) (Figura 9). Carecen de corazón, aunque existe un ensanchamiento en la confluencia de las venas de retorno que, por su situación en el sistema circulatorio, se llama generalmente seno venoso (Kardong, 1999). El endostilo produce mucus y tiroxina, lo que indica la homología con la tiroides de vertebrados (Fang y Weng, 2002; Stach, 2004). Presentan una foseta de Hatschek en el techo de la cavidad bucal, lo que ha inducido a algunos autores a proponer que dicha foseta puede tener función endócrina (homóloga a la adenohipófisis de vertebrados; Kardong, 1998; Gorbman et al., 1999; Weng et al., 2006). La faringe tiene numerosas hendiduras branquiales (aproximadamente 200); están dirigidas oblicuamente desde el dorso a la parte ventral; entre ellas hay una varilla esquelética (Figura 10). Se abren en la cavidad peribranchial (atrio) a través del atrioporo.

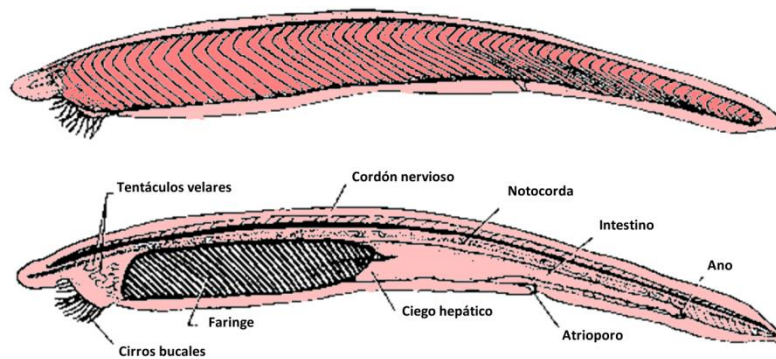


Figura 9: Esquema de *Branchiostoma* en vista externa y de los órganos internos (Redibujado de Weichert, 1966).

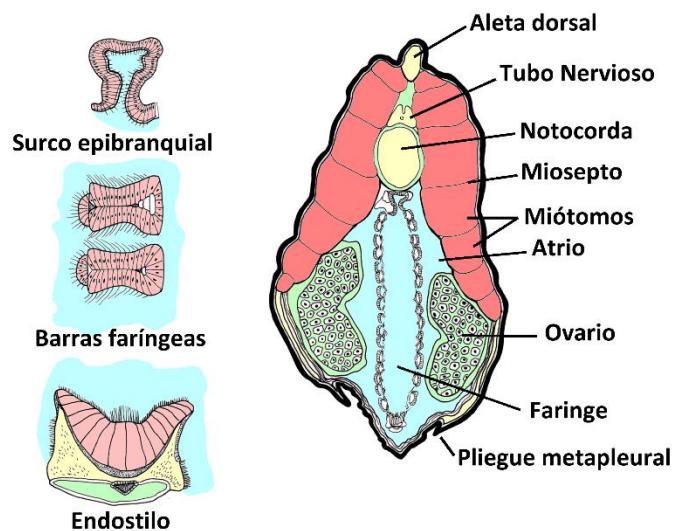


Figura 10: Sección transversal de *Branchiostoma* (Redibujado de Kardong, 1998).

Durante la metamorfosis, la larva abandona el plancton y se hunde hasta el sustrato, donde reside como adulto excavador (Kardong, 1998); posiblemente la extensión anterior de la notocorda está relacionada con su modo de vida cavadora. De tiempo en tiempo, emergen para nadar libremente. Los sexos son separados y las hembras y machos son igualmente abundantes en las poblaciones (Stach, 2004).

Son exclusivamente marinos, de mares tropicales y templados de todo el mundo, de aguas litorales poco profundas, aunque existen formas neríticas y batiales. Se entierran en el fondo arenoso, sacando la región anterior para alimentarse filtrando. La faringe es utilizada para la filtración del alimento, a diferencia de Craniata que la utiliza para la respiración (excepto las larvas de las lampreas). Nadan vigorosamente con movimientos hacia adelante y atrás; las larvas son planctónicas y permanecen en ese estado desde semanas a pocos meses para luego tornarse sexualmente maduros (Stach, 2004).

**BRANCHIOSTOMATIDAE.**— (=Asymmetronidae; =Epigonichthyidae) metapleuras simétricas que terminan cerca del atrioporo, sin conexión con la aleta ventral o metapleuras asimétricas (la derecha se continúa con la aleta ventral y la izquierda termina en el atrioporo). Doble hilera de gónadas en *Branchiostoma* (Figura 12), o presentes solamente en el lado derecho en *Asymmetron* y *Epigonichthys*.

Actualmente se reconocen sólo 3 géneros dentro de este grupo (Poss y Boschung, 1996): *Asymmetron* (2 especies), *Epigonichthys* (7 especies) y *Branchiostoma* (25 especies). Típicamente, *Epigonichthys* habita en ambientes más abiertos o pelágicos que *Branchiostoma*. Las relaciones evolutivas entre las especies de cefalocordados son poco claras, pero se piensa que el género *Epigonichthys* es más derivado que *Branchiostoma* (Stach, 2004).

*Branchiostoma belcheri* y *B. lanceolatum* son utilizados para consumo humano en el sur de China. Sin embargo, la mayor importancia de los cefalocordados para los seres humanos es de tipo cultural ya que ocupan un lugar preponderante en la evolución (Stach, 2004). *Branchiostoma platae* (anfioxo argentino) ha sido citada para la desembocadura del Río de la Plata y sur de Brasil; mientras que otras dos especies de *Branchiostoma* han sido encontradas en países limítrofes, *B. elongatum* en Chile y *B. marambaiensis* en Brasil.

# Olfactores

---

## DIAGNOSIS

La mayoría de los estudios genómicos soportan la monofilia de Olfactores (Delsuc et al., 2006; Kocot et al., 2018), pero también está soportada por los siguientes caracteres (tomados de Ruppert, 2005):

- Pérdida del riñon pre-oral (nefridio de Hatschek y de enteropneustos).
- Con células ectodérmicas migratorias (Jeffery et al., 2004; Jeffery, 2007; Abitua et al., 2012) (precursoras de la cresta neural de Craniata).
- Mesénquima mesodérmico forma nuevas estructuras: hemichordados, echinodermos, y cephalochordados desarrollan las novedades anatómicas por plegamiento de las láminas epiteliales (evaginaciones e invaginaciones); Olfactores (Tunicados y Craniata) las desarrollan principalmente del mesénquima, además del plegamiento epitelial.
- Notocorda se diferencia más allá del estadio de pila de monedas (tiene una vaina envolvente).
- Sangre con células circulantes (por ejemplo, glóbulos rojos).
- Con hipófisis formada por ectodermo + endodermo.
- Sistema nervioso central con células coronet (células cilíndricas con una corona de terminaciones apicales sensitivas) en el saccus vasculosus (órgano sacciforme, muy vascularizado, ubicado posteriormente a la hipófisis; de función desconocida, aunque posiblemente relacionada con la regulación del fotoperíodo).
- Músculos estriados formando un sincicio funcional.
- Con neuromastos.
- Con células epiteliales multiciliadas en faringe.
- Expresión del Pax-1/9 (Tunicata) o Pax-1 Pax-9 (Vertebrata) en el desarrollo de la faringe y la musculatura (somitos).

Se encontraron algunas estructuras embrionarias en Tunicata que podrían corresponder a precursores de algunas plácodos ectodérmicas de Craniata (en función de su ubicación, aspectos celulares y expresión de genes), y que no se encuentran en Cephalochordata (Graham y Shimeld, 2013).

#### LA OTRA HIPÓTESIS

Si bien la relación entre los Tunicata y los Craniata está sustentada por la mayoría de los estudios moleculares recientes, tradicionalmente se apoyaba la hipótesis de la relación más estrecha entre los Cephalochordata y los Craniata, conformando el grupo de los **Euchordata**. Esta hipótesis clásica se apoyaba en una serie de caracteres morfológicos y embriológicos compartidos por los dos grupos como:

- Cuerpo y cola con metamería, con mioseptos en forma de “V” (Gemballa et al., 2003).
- Presencia de mesodermo de la placa lateral.
- Ensanchamiento de la parte anterior en una vesícula cerebral.
- Diferenciación en el tubo nervioso de una capa interna celular (“sustancia gris”) y una externa sináptica (“sustancia blanca”).
- Notocorda y tubo nervioso se extienden a lo largo de todo el cuerpo.
- Son dioicos.
- Capa conjuntiva pericordal a la que se unen los elementos conjuntivos de sostén.
- Sistema circulatorio portahepático en el ciego intestinal (o su homólogo el hígado).

En el anfioxo se han detectado secuencias regulatorias *cis* (que regulan la expresión temporal de los genes durante el desarrollo) similares a la de los genes Hox de los Vertebrata (Manzanares et al., 2000), lo que sugeriría que algunos mecanismos de regulación embrionarios son homólogos y representan, en los vertebrados, una elaboración de la maquinaria genética de control preexistente (Finnerty, 2000).



# Tunicata

---

## DIAGNOSIS

- Cuerpo sin metamería (perdida secundariamente).
- Con capacidad de sintetizar celulosa (tunicina, que es similar químicamente a la celulosa de las plantas) (Stolfi y Brown, 2015).
- Con una túnica envolvente (de tunicina), que contiene algunas células sanguíneas y de tejido conectivo; túnica ausente en Appendicularia (Kott, 2005).
- Notocorda y tubo neural solamente en la cola. Ausencia de parte media del cerebro, tal vez como resultado de la drástica metamorfosis del Sistema Nervioso Central (Cañestro et al., 2005).
- Celoma reducido; solo se encuentra un espacio pericárdico.
- Reversión del sentido de circulación sanguínea; periódicamente el corazón cambia el sentido de las ondas contráctiles, cambiando la dirección del flujo sanguíneo.
- Con sifones inhalante y exhalante.
- Cestilla (saco) branquial muy desarrollada.
- Endostilo con tres grupos de células secretoras.
- Alta concentración de vanadio en el cuerpo (más de 100 millones de veces la concentración del agua de mar) en vanadocitos de la sangre (posiblemente útil en la polimerización de la tunicina) (Contreras-Cadena et al., 2014).
- Ganglio cerebral formado a partir del ducto neurohipofisario (remanente del tubo neural, que en el adulto comunica la glándula neural con el techo de la boca) (Manni et al., 2001).
- Son hermafroditas; el resto de los cordados son dioicos, así como los grupos externos como Enteropneusta.
- 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 linealidad de los genes Hox (Ikuta y Saiga, 2005; David y Mooi, 2014).
- La segmentación es determinada (en la que cada blastómero forma una parte del animal), carácter único entre los Deuterostomata (Holland, 2016).

Ascidacea y Thaliacea presentan una profunda metamorfosis que reorganiza al adulto, de modo que éste no tiene notocorda, tubo neural, cola, ni celoma (excepto la cavidad pericárdica). La cavidad perifaríngea es, presumiblemente, no homóloga a la de Cephalochordata.

El genoma de la ascidia Phlebobranchia *Ciona intestinalis* ha sido uno de los primeros secuenciados, pero también se ha secuenciado el de la apendicularia *Oikopleura dioica* (Dehal et al., 2002) y de la ascidia Stolidobranchia *Botryllus schlosseri* (Voskoboinik et al., 2013). El gen que produce la tunicina (celulósica), como no aparece en ningún grupo cercano, parece haber sido

transferido horizontalmente de bacterias u hongos. *Ciona intestinalis* tiene un número de genes significativamente menor que el número de genes de los Vertebrados (Holland, 2016) y similar a invertebrados de phyla poco relacionados. Estos datos indican que la evolución de los vertebrados fue acompañada de un incremento de la capacidad de codificación proteínica del genoma (Simmen et al., 1998). El genoma de los tunicados está evolucionando (cambiando) a una velocidad mucho mayor que la del resto de Chordata (Holland, 2016).

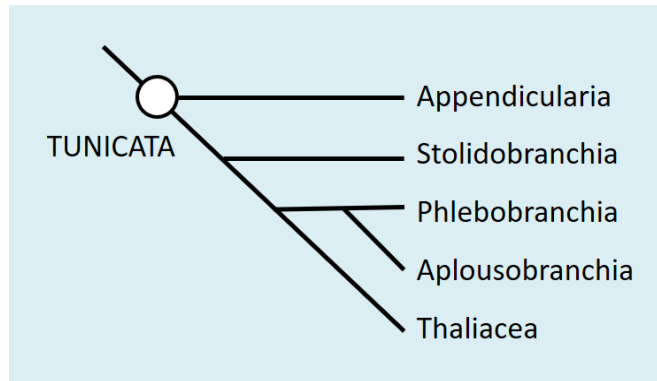


Figura 11: Filogenia de los grandes grupos de Tunicata (basada en Kocot et al., 2018).

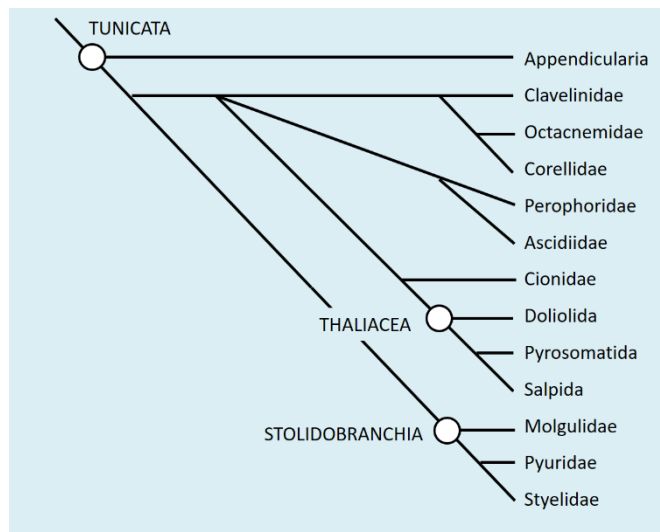


Figura 12: Filogenia de Tunicata (adaptada en base a Tsagkogeorga et al., 2009). Nótese que Ascidiacea no es monofilético respecto a Thaliacea.

Algunos autores consideran que Tunicata presenta tantas diferencias respecto del resto de Chordata, relacionadas con el plan estructural del cuerpo, la biología, la reproducción y otros caracteres moleculares, que inclusive merecerían clasificarse dentro del Phylum Tunicata, independientemente de los “verdaderos Chordata” (Swalla et al., 2000; Cameron et al., 2005; Cameron, 2005; Zeng y Swalla, 2005). Inclusive algunos consideran que deberían considerarse phyla independientes (Sato et al., 2014).

En el análisis de los tunicados no es clara la polaridad del carácter metamorfosis, es decir, si la condición primitiva es la ausencia de la metamorfosis (como en Appendicularia) o, precisamente, la presencia (Lacalli, 2005). De acuerdo con esto, las relaciones dentro del grupo y con Cephalochordata y Craniata se modifican notablemente. Dentro de Tunicata, algunos autores consideran a Ascidiacea como el más primitivo (con fósiles que se remontan al Cámbrico; Shu et

al., 2001) y a Larvacea el más derivado, mientras que otros, por el contrario, consideran a Larvacea como grupo basal y a Ascidiacea el más derivado (Lacalli, 1998, 1999; Wada, 1998; Swalla et al., 2000; Kocot et al., 2018; Figura 12). Se ha sugerido que Thaliacea es derivados de Ascidiacea (Schaadt, 2004; Tsagkogeorga et al., 2009; Holland, 2016; Kocot et al., 2018), por lo que los Ascidiacea sería parafilético si no los incluye (Figura 11 y Figura 12).

Los tunicados son muy importantes en el ecosistema marino y tienen más de 3000 especies. Appendicularia, Thaliacea y las larvas de Ascidiacea son parte importante del zooplancton y por lo tanto de la cadena trófica; los habitáculos desechados de Appendicularia son importantes para el ecosistema abisal. Algunas ascidias son cultivadas y consumidas principalmente en Japón, Corea y Francia. De varias especies se extrajeron, sobre todo de la túnica, compuestos anticancerígenos, antimalaria, antivirales y antibióticos, que posiblemente tengan función antidepredadora (Shenkar y Swalla, 2011).

## SISTEMÁTICA

APPENDICULARIA	PSEUDODISTOMIDAE
COPELATA	RITTERELLIDAE
FRITILLARIIDAE	STOMOZOIDAE
KOWALEVSKIIDAE	VITRUMIDAE
OIKOPLEURIDAE	PHLEBOBRANCHIA
ASCIDIACEA	AGNEZIIDAE
STOLIDOBRANCHIA	ASCIDIIDAE
MOLGULIDAE	CIONIDAE
PYURIDAE	DIAZONIDAE
STYELIDAE	CORELLIDAE
APLOUSOBRANCHIA	DIMEATIDAE
CLAVELINIDAE	HYPOBYTHIIDAE
DIDEMNIDAE	OCTACNEMIDAE
EUHERDMANIIDAE	PEROPHORIDAE
HOLOZOIDAE	PLURELLIDAE
PLACENTELIDAE	THALIACEA
POLYCITORIDAE	PYROSOMATIDA
POLYCLINIDAE	DOLIOLIDA
PROTOPOLYCLINIDAE	SALPIDA

### APPENDICULARIA (=LARVACEA)

Tunicados de vida libre; sin metamorfosis, conservan los caracteres larvales en estado adulto; sin cavidad peribranchial y cloaca; hermafroditas con excepción de *Oikopleura dioica*. Liberan las gametas directamente en el mar (Esnal, 1999a). La cola contiene la notocorda, musculatura caudal y cordón nervioso; su inserción en el cuerpo sufre una torsión de 90° durante el desarrollo (Figura 13); con una cubierta cuticular en forma de aleta. El tamaño del cuerpo varía entre 2 mm (como *Oikopleura*), hasta más de 10 cm (*Bathochordaeus*), y llegan a formar habitáculos de un metro de diámetro (Robison et al., 2005; Katija et al., 2017). Tienen un número fijo de células epidermicas (eutelia), que dejan de multiplicarse luego de la secreción del primer habitáculo (Spada et al., 2001; Jenner, 2004).

Cosmopolitas; muy abundantes hasta los 200 m pero se los encuentra hasta los 2000. Son los más abundantes del zooplancton, luego de los copépodos (Spinelli et al., 2013; Katija et al., 2017). Tres géneros con especies endémicas del Océano Antártico: *Oikopleura*, *Fritillaria* y *Pela-*

*gopleura* (Esnal, 1999a). *Oikopleura dioica* es particularmente abundante cerca de la desembocadura del Río de la Plata (Esnal, 1981b y Esnal, 1999a).

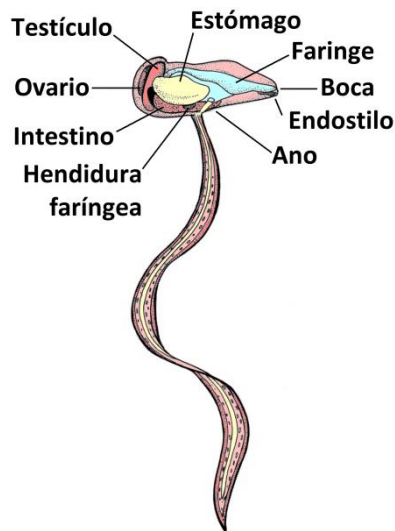


Figura 13: *Oikopleura albicans* sin su hábitculo.

El hábitculo, segregado por la epidermis (epitelio oikoplástico) y que contiene al animal, está compuesto por proteínas altamente glicosiladas. La complejidad de las cápsulas varía en los tres grupos. Las de Fritillariidae se consideran más sofisticadas y avanzadas que las de Oikopleuridae, aunque éstas son más complejas (Figura 14). Los individuos de Fritillariidae escapan del ataque de los predadores con sus cápsulas mientras que los de Oikopleuridae son capaces de dejar atrás las suyas en su escape (Flood, 2003). En Oikopleuridae y Kowalevskiidae el animal se encuentra rodeado totalmente por la cápsula, mientras que en Fritillariidae está unido a la cápsula sólo por la boca (Esnal, 1981). Las cápsulas de Oikopleuridae producen destellos de bioluminiscencia; las células de glándulas bucales son consideradas responsables de la liberación del material bioluminiscente (Esnal, 1999a).

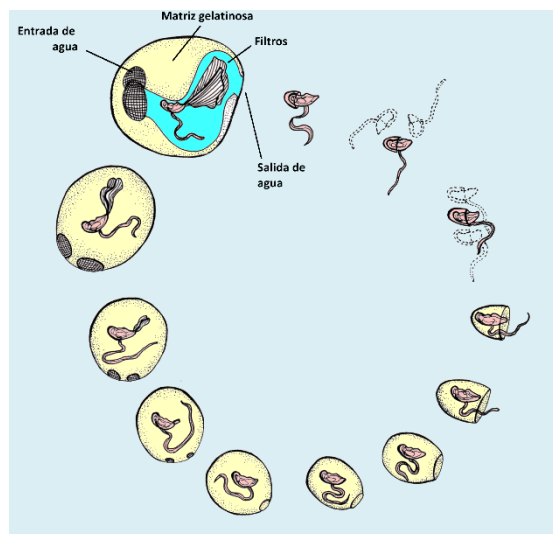


Figura 14: Construcción del hábitculo por *Oikopleura* (Redibujado de Kardong, 1998). La obturación de los filtros motiva que el individuo abandone su hábitculo. Construye un rudimento que, mediante movimientos vigorosos, se agranda hasta que hay espacio suficiente para que el animal entre en él. Luego, el hábitculo es agrandado, los filtros son secretados y la alimentación comienza nuevamente.

Los habitáculos se reemplazan periódicamente (por ejemplo, cada semana; Sato et al., 2001; pero los más pequeños pueden cambiar en cuestión de horas, produciendo 4 a 16 habitáculos por día). Los habitáculos descartados se hunden en el mar y llevan grandes cantidades de nutrientes a los ambientes abisales (Robison et al., 2005; Zervoudaki et al., 2014).

Son muy pocos los organismos del zooplancton, aparte de Appendicularia, que tienen un sistema de filtración adaptado para la captura del abundante nanoplancton del océano; esto los coloca en una situación clave en las tramas tróficas del ecosistema marino (Esnal, 1981). Por ejemplo, son muy importantes para la alimentación de las larvas de la anchoa (*Engraulis anchoita*) en las costas patagónicas (Capitanio et al., 1997; Spinelli et al., 2013).

## COPELATA

**KOWALEVSKIIDAE.**— Tronco corto, globoso; cola larga, aplanada (lanceolada); boca grande y circular; endostilo, espiráculos y corazón ausentes; esófago entrando frontalmente al estómago; hendiduras branquiales alargadas, elipsoidales; estómago formado por pocas células grandes (Esnal, 1999a); circulación sanguínea producida por los movimientos de la cola. Habitáculo hemisférico, gelatinoso, sin trampa de alimento.

**FRITILLARIIDAE.**— Tronco deprimido, cola corta y ancha; boca redonda, con lóbulos extensibles formados por células táctiles con largos cilios; espiráculos en la parte anterior de la cavidad faríngea; esófago entrando frontalmente al estómago; estómago formado por pocas células grandes; endostilo y corazón presentes. Con trampa de alimento ubicada en el extremo de la boca.

**OIKOPLEURIDAE.**— Tronco ovoide compacto, cola estrecha; boca oval, sin lóbulos pero con labio inferior prominente y semicircular; endostilo recto; espiráculos se abren en la región rectal; con corazón; esófago ingresa en el estómago desde arriba o lateralmente; estómago formado por muchas células pequeñas y con pocas células glandulares grandes. Habitáculo con una trampa de alimento subdividida en dos alas que se reúnen en un conducto medio que lleva hacia la boca (Figura 14).

## ASCIDIACEA

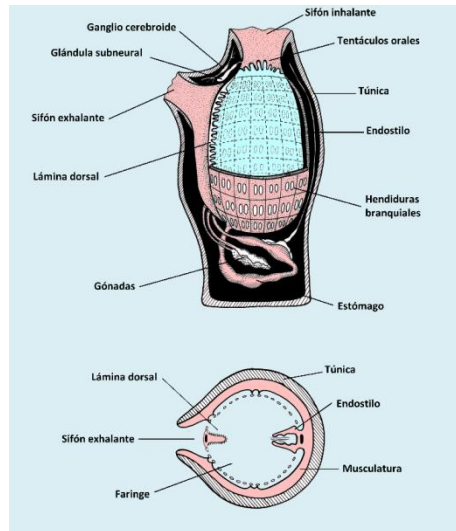
Tunicados sacciformes, fijos en estado adulto. La larva es de vida libre, no se alimenta, y rápidamente se metamorfosea fijándose en el sustrato y perdiendo la región caudal. La mayoría son hermafroditas. Faringe con numerosas hendiduras branquiales; cavidad atrial bien desarrollada, sífonos inhalantes (oral o branquial) y exhalante (cloacal o atrial) no opuestos (Figura 15).

Hay más de 2800 especies (Shenkar y Swalla, 2011). Cosmopolitas, en todos los mares, abundantes hasta los 30 m de profundidad, alcanzan profundidades abisales. Algunas especies son utilizadas principalmente en farmacología y para alimento en ciertas regiones como Japón (Sanamyan, 2004). Su embriología está bien estudiada, dado que son fáciles de coleccionar en las costas, se desarrollan libremente y son fáciles de manipular.

Hay fuerte evidencia genética que indica que Thaliacea está anidado dentro de Ascidiacea, como grupo hermano de Phlebobranchiata (Tsagkogeorga et al., 2009; Govindarajan et al., 2011; Piette y Lemaire, 2015; Kocot et al., 2018). Por lo tanto, Ascidiacea sería un grupo parafilético al no incluir a Thaliacea (Figura 13). Sin embargo, aquí decidimos mantenerlos como grupos separados debido a que la ecología y la embriología de ambos grupos son drásticamente distintas.

En Ascidiacea se consideran tres grupos de acuerdo con las características del saco branquial (Lahille, 1887), división que es la más aceptada por prominentes ascidiólogos (Shenkar et al., 2017): Aplousobranchia (faringe simple, plana, sin vasos longitudinales), Phlebobranchia (faringe vascularizada con numerosos vasos longitudinales) y Stolidobranchia (faringe plegada y con vasos longitudinales), lo cual también se apoya en caracteres moleculares (Tsagkogeorga et al., 2009). Se considera que Stolidobranchia es el grupo más basal (Kocot et al., 2018). La antigua división en dos grupos, Pleurogona y Enterogona, no es aceptada actualmente; sin embargo, el

agrupamiento de Aplousobranchia + Phlebobranchia + Thaliacea corresponde a la disposición de las gónadas cercanas al intestino (característica de los antiguos Enterogona) (Stolfi y Brown, 2015).



**Figura 15: Esquema de un ascidiáceo generalizado. a) Corte longitudinal (el lado dorsal está a la izquierda del dibujo). b) Corte transversal esquemático a nivel del sífon atrial.**

El mayor número de especies está en Aplousobranchia; los grupos Didemnidae y Styelidae son los más grandes, con más de 500 especies cada una; el 60 % de las especies son coloniales; la riqueza de especies es mayor en regiones tropicales, donde las especies coloniales predominan, mientras que en latitudes altas predominan las solitarias (Shenkar y Swalla, 2011). Debido a que las larvas y adultos son transportados junto con el agua de lastre de barcos, muchas ascidias invaden nuevos hábitats, sobre todo los puertos; en Argentina se han detectado especies invasoras de Didemnidae, Ascidiidae, Cionidae, Molgulidae y Styelidae (Tatián et al., 2010; Schwindt et al., 2014; Pereyra et al., 2015).

### STOLIDOBRANCHIA

Solitarias o coloniales. Cuerpo no dividido. Pared del saco branquial con vasos y pliegues. El saco epicardial no persiste en los adultos, aunque hay endocarpos (Styelidae, Pyuridae) o riñón (Molgulidae) con funciones excretoras (acumulación de uratos). Las gónadas están a ambos lados del cuerpo y su tamaño o el número se incrementan tanto que llegan a cubrir gran parte del cuerpo (a veces las gónadas del lado izquierdo se ubican en la curvatura del intestino).

Tres grupos reconocidos: Molgulidae, Pyuridae, Styelidae. Un grupo de Molgulidae (Tatián et al., 2011), son peculiares por abandonar la alimentación filtradora para convertirse en depredadores. Algunos géneros como *Polycarpa* (Styelidae) y *Molgula* (Molgulidae) tienen fertilización interna (Kott, 2005). Las especies más comunes en las costas de Argentina (aproximadamente el 70%) son *Polyzoa opuntia* (Styelidae) y *Paramolgula gregaria* (Molgulidae) (Esnal, com. personal).

**GASTRONOMÍA TUNICATA**

Muchos tunicados son utilizados como alimento en varias partes del mundo (sobre todo de Pyuridae); se los come en Japón, Corea, Australia, Francia, Italia, Grecia, y Chile.

Los piures (*Pyura chilensis*) viven en la zona de intermareas de Chile y Perú, adheridos a las rocas. La túnica es dura y tiene el aspecto de las rocas, con las cuales se confunden. Los piures son predados principalmente por gasterópodos marinos (los “locos”). El cuerpo de los piures, una vez eliminada la túnica, tiene un fuerte color rojo, producido por la acumulación de yodo.

Los piures son consumidos tanto crudos como cocidos, y constituye un plato típico de la gastronomía regional. También se lo exporta a países como Suecia o Japón. Crudo se lo sirve con cebolla, cilantro y limón. Cocido puede ser hervido o frito, formando parte de varios platos, como el arroz con piure picado.

Tienen un sabor astringente, posiblemente producto del yodo acumulado. Algunos objetan la ingesta de tunicados por las altas concentraciones de vanadio de estos animales; este metal pesado puede ser tóxico en altas concentraciones (principalmente para el hígado). Sin embargo, el consumo ocasional de este plato posiblemente no provoque grandes alteraciones.

**APLOUSOBRANCHIA**

Coloniales. Cuerpo dividido en dos o tres regiones (torax, abdomen y postabdomen). Saco branquial simple, sin vasos ni pliegues. Tubo digestivo y gónada ubicados en el abdomen o en el postabdomen. Pequeños ovarios asociados con fertilización interna y viviparidad.

En la mayoría de las especies, la formación de colonias es por replicación, con interrupción del crecimiento individual de los zooides (por lo que se reducen y simplifican; Kott, 2005).

Doce grupos: Clavelinidae; Didemnidae; Euherdmaniidae; Holozoidae; Placentalidae; Polycitoridae; Polyclinidae; Protopolyclinidae; Pseudodistomidae; Ritterellidae; Stomozoidae; Vitrumidae. (Kott, 2005). Una de las filogenias más completas del grupo, basada en caracteres morfológicos, es la de Moreno y Rocha (2008; Figura 16), la que incluye tres nuevos grupos: Tylobranchionidae, Anadistomidae y Aplidiidae.

**PHLEBOBRANCHIATA**

Solitarias o coloniales; cuerpo dividido o no dividido. Saco branquial con papilas y vasos. El saco epicardial no persiste en los adultos a diferencia de Aplousobranchia, aunque hay vesículas excretoras que se originan del epicardio embrionario de Ascidiidae y Corellidae (Kott, 2005). Gónada ubicada a un solo lado, próxima al tubo digestivo. Faringe con un sistema de vasos internos y de disposición longitudinal. Diez grupos: Agneziidae; Ascidiidae; Cionidae; Diazonidae; Corellidae; Dimeatidae; Hypobythiidae; Octacnemidae; Perophoridae; Plurellidae. Posiblemente Thaliacea esté relacionado a este grupo. Varias especies abisales de Octacnemidae no son filtradores sino depredadores (Okuyama et al., 2002).

**THALIACEA**

Tunicados de vida libre, pelágicos (generalmente planctónicos, pero capaces de realizar algunos movimientos), solitarios o coloniales. Sifones ubicados en extremos opuestos (Figura 17). Hendiduras faríngeas no demasiado numerosas. Tanto el adulto como las larvas son transparentes; no hay etapa larval en Pyrosomida ni en Salpida. Con alternancia de generaciones (metagenesis): oozoide solitario asexual que produce un estolón que por gemación origina blasto-

zooides sexuales y hermafroditas (Piette y Lemaire, 2015). Se considera que Pyrosomatida es el grupo más basal, mientras que Salpida el más derivado.

El nombre Thaliacea proviene del griego y significa florecimiento; se refiere a que, aunque son relativamente escasos en los océanos, cuando hay una sobreabundancia de fitoplancton las poblaciones pueden aumentar extraordinariamente gracias a su reproducción asexual, aprovechando rápidamente el aumento de alimento. Las heces de Thaliacea, así como sus túnicas, junto a los habitáculos de Appendicularia, forman una “nieve” marina que lleva grandes cantidades de alimento a las regiones abisales.

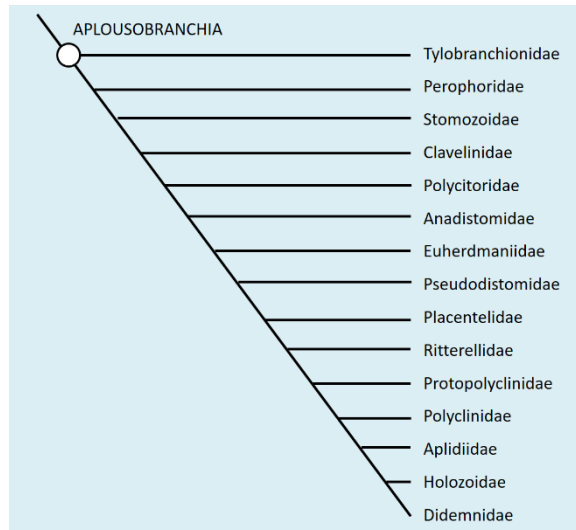


Figura 16: Filogenia de Aplousobranchia (basada en Moreno y Rocha, 2008).

### PYROSOMATIDA

Forman colonias tubulares de vida libre, con cámara atrial común (desde tres centímetros a más de 20 m de largo); con fosforescencia característica, carecen de etapa larval. Cosmopolitas, principalmente en aguas templadas; abundantes a 200 m de profundidad, pero llegan a los 2000 (Lebrato y Jones, 2009). Con bandas musculares en los sifones; cavidad atrial y faríngea en un mismo plano; numerosas hendiduras faríngeas; endostilo bien desarrollado; gónadas masculina y femenina por detrás del tubo digestivo y alineadas. Tienen ciclo reproductivo con alternancia de generaciones, sexual y asexual. Oozoides (individuos asexuales) rudimentarios que generalmente permanecen dentro de la colonia progenitora hasta formar una incipiente colonia, y los blastozoides (individuos sexuales hermafroditas) distribuidos a lo largo de la pared de la colonia progenitora. Hay tres géneros presentes en el Atlántico Sur: *Pyrosoma*, *Pyrostremma* y *Pyrosomella* (Esnal, 1999b).

### DOLIOLIDA

Con bandas musculares circulares completas alrededor del cuerpo (nueve bandas en oozoides; ocho bandas en forozoides y gonozoides; Esnal y Daponte, 1999a); cavidad faríngea y atrial en un mismo plano; hendiduras faríngeas reducidas a dos hileras de cuatro hendiduras cada una y dispuestas en banda con forma de 'S'; endostilo reducido; gónadas masculina y femenina por debajo del intestino y apareadas.

Ciclo de vida muy complejo; tienen una larva de vida libre que se metamorfosea en un oozoide. Los oozoides forman un estolón ventral donde proliferan los blastozoides; blastozoides diferenciados en gastrozoides, forozoides y gonozoides. La primera generación de blastozoides son los gastrozoides (o trofozoides), que se disponen en hileras y proveen la alimentación de la colonia gracias a un aparato filtrador muy grande; no está claro cómo transfieren el



alimento al resto de la colonia. Luego aparece una segunda hilera de blastozooides de segunda generación, los forozooides, que son los que sostienen a los de tercera generación o gonozooides. Los gonozooides más viejos producen ovocitos que son fertilizados por el espermatozoides de los más jóvenes; la fertilización se produce dentro de la cavidad del cuerpo y luego son liberados para eclosionar como una larva que recomienza el ciclo.

Cosmopolitas, generalmente en aguas templadas, llegan a los 3300 m de profundidad. Solamente una especie de aguas antárticas *Doliolina intermedia* (Esnal y Daponte, 1999a). *Doliolina muelleri* es probablemente la especie más abundante de Doliolida y se encuentra en aguas templadas y frías de América del Sur hasta Tierra del Fuego (Esnal y Daponte, 1999b).

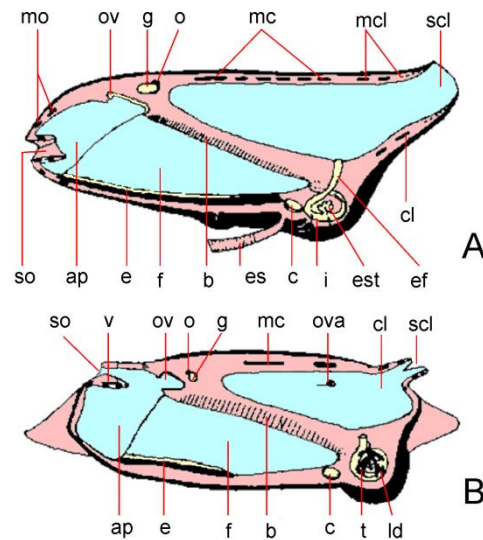


Figura 17: Anatomía de una salpa. A) Oozooide; B) Blastooide (Modificado de Ihle, 1935). ap: arcos pericoronales; b: branquia; c: corazón; cl: cloaca; e: endostilo; ef: esófago; es: estolón; est: estómago; f: faringe; g: ganglio; i: intestino; mc: músculos del cuerpo; mcl: músculos cloacales; mo: músculos orales; o: ojo; ov: órgano vibrátil; ova: ovario; scl: sifón cloacal; so: sifón oral; t: testículo; v: velo.

## SALPIDA

Blastozooides coloniales, oozoooides solitarios. Cosmopolitas y en todas las profundidades de la capa eufótica. Transparentes y asimétricos; cavidad faríngea y atrial en diferentes planos; bandas musculares generalmente incompletas en la región ventral o dorsal o formando bandas completas; la contracción de estos músculos son los que fuerzan el paso del agua por la faringe y la propulsión en la natación; con musculatura especial branquial y oral presentes; sólo dos enormes hendiduras faríngeas, endostilo bien desarrollado; hermafroditas protóginos (los gametos femeninos maduran en primer lugar y luego los masculinos), gónada masculina en la curvatura del intestino y ovario más próximo al sifón exhalante.

Son vivíparos: el embrión se implanta en la cavidad uterina (la parte distal del oviducto) por medio de una estructura tipo "placenta", con células nutritivas especializadas denominadas calymnocytes; el embrión se desarrolla directamente sin una etapa larval. Con órganos luminiscentes por bacterias fosforescentes. Se alimentan de nanoplancton (radiolarios, foraminíferos, flagelados, etc.), y constituyen una parte importante del zooplancton marino. Son generalistas en cuanto a su alimentación y capaces de filtrar un amplio rango de partículas. Son comidos por medusas, sifonóforos, heterópodos, anfibios, peces y albatros.

Once géneros distribuidos en el Atlántico, 8 de ellos alcanzan latitudes superiores a 30° S (*Brooksia*; *Cyclosalpa*; *Iasis*; *Ihlea*; *Pegea*; *Ritteriella*; *Thalia* y *Salpa*) (Esnal y Daponte, 1999b) y una especie de distribución antártica, *Ihlea racovitzai* (Esnal y Daponte, 1999b).

#### RESUMEN

- Los Chordata comprenden más de 65000 especies y se caracterizan por tener inversión del eje dorsoventral del cuerpo, notocorda, tubo nervioso dorsal, cola muscular, larva de tipo “renacuajo”.
- Los Chordata son Deuterostomia y su grupo hermano son los Ambulacria (Hemichordata + Echinodermata).
- Cephalochordata es el grupo más basal, y tiene notocorda por delante del tubo neural y asimetría en el adulto; hay solo 34 especies y se las encuentra en todas las costas, enterradas en la arena.
- La relación de los Tunicata y los Craniata (Olfactores) está sustentada principalmente por estudios genómicos y también tiene células ectodérmicas migratorias (entre otros caracteres). La teoría alternativa, que relaciona a los Cephalochordata y Craniata (Euchordata), está más sustentada por caracteres morfológicos, pero no por los moleculares.
- Los Tunicata comprenden dos grupos de vida libre (Appendicularia y Thaliacea) y uno sedentario (Ascidiacea). Los Appendicularia tienen habitáculos para la captura de alimento extracorpórea. Los Thaliacea tienen ciclos de vida complejos. Los Ascidiacea sufren una profunda metamorfosis que altera notoriamente el esquema corporal.
- Los Tunicata de vida libre son componentes importantes del zooplankton y sus desechos aportan energía al ecosistema batial; los sedentarios son importantes en los ecosistemas bentónicos.

#### SISTEMÁTICA

Deuterostomia  
Chordata  
  Cephalochordata  
    Branchiostomidae  
Olfactores  
  Tunicata  
    Appendicularia  
    Ascidiacea  
      Aplousobranchia  
      Phlebobranchia  
      Stolidobranchia  
    Thaliacea  
      Pysosomatida  
      Dolioidida  
      Salpida  
  Craniata

#### Literatura recomendada

Gans, C; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) 1996. The lancelets (Cephalochordata): a new look at some old beast. Israel Journal of Zoology, 42 (supplement): 1-446.

#### Links de interés

[Ascidiacea World Database](#) – Base de datos sobre la sistemática de Ascidiacea.  
[The Dutch ascidians Home Page](#) – Ascideas de todo el mundo, con muchas fotos.

# Competencia salpas-krill en aguas circundantes a la península antártica

Graciela B. Esnal

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.  
Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental y Aplicada. UBA-CONICET

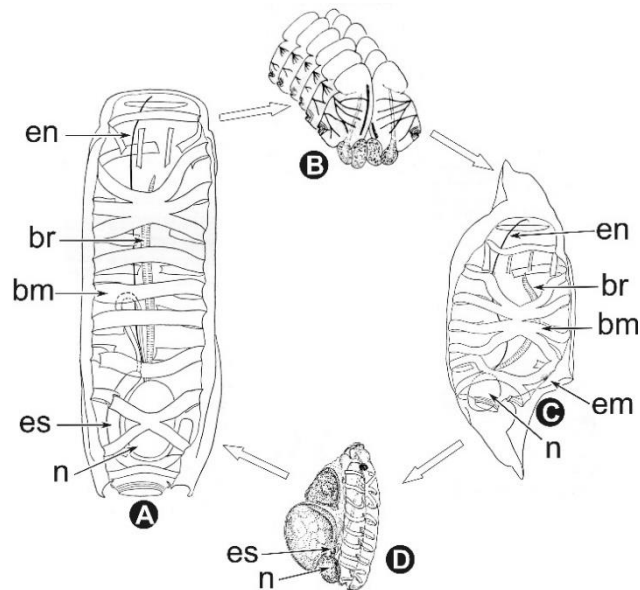
Desde mediados de la década del 80, se ha mencionado frecuentemente la aparición de “años de salpas” en las aguas circundantes a la Península Antártica, durante los cuales estos tunicados dominan las comunidades planctónicas. Este fenómeno implica a menudo la exclusión de otros competidores, principalmente el crustáceo *Euphausia superba*, conocido comúnmente como “krill” (ej. Loeb et al., 1997; Daponte et al., 2001; Pakhomov et al., 2002; Atkinson et al., 2004; Lee et al., 2010; Loeb y Santora, 2011; Alcaraz et al., 2014). Estas grandes concentraciones de salpas están compuestas principalmente por cadenas de individuos sexuados (blastozooides o formas agregadas) de *Salpa thompsoni* Foxton, la especie de sálpido más común en las altas latitudes del Océano Austral (Esnal y Daponte, 1999b).

En Salpidae, el individuo solitario (oozoide) produce un estolón que por estrobilación origina cadenas de individuos agregados (blastozooides) (Figura 18). Estas cadenas se desprenden y se convierten en individuos que nadan libremente e integran grupos pseudocoloniales. Cada blastozoide en la cadena es un individuo hermafrodita protogino. En su ovario madura un solo oocito que es fertilizado *in situ* por el esperma liberado en el agua circundante por los blastozooides más viejos que tienen testículos maduros. La fertilización ocurre poco después de que el individuo solitario libera la cadena de blastozooides. El huevo fertilizado se desarrolla dando un embrión, futuro oozoide, unido por una especie de placenta a la pared del cuerpo, en la región del atrio del individuo paterno. Cuando los jóvenes zooides solitarios se desprenden de la placenta, salen al exterior a través de la abertura atrial del blastozoide.

La abundancia de salpas en aguas antárticas, a diferencia de lo que ocurre con el krill, parece estar correlacionada negativamente con la existencia de una extensa cobertura de hielo marino. El krill tiene un tiempo generacional que supera los cinco años, mientras que *Salpa thompsoni* vive aproximadamente un año, de modo que sus fluctuaciones en abundancia reflejan la variabilidad anual de las condiciones ambientales que promueven grandes crecimientos de la población. Loeb et al. (1997) postularon que los inviernos muy fríos, caracterizados por una cobertura de hielo marino muy extensa, inhiben la aparición primaveral de grandes concentraciones de salpas y favorecen el desove estacional temprano del krill. Tales factores ambientales aseguran una buena supervivencia de las larvas del krill y el subsiguiente reclutamiento en la población al año de edad. Un segundo invierno con abundante hielo marino amplifica este efecto y promueve un continuo desove temprano del krill y asegura la supervivencia de las larvas producidas en la primavera y verano precedentes.

Por el contrario, inviernos con un pobre desarrollo de hielo marino, permiten un rápido crecimiento de las poblaciones de salpas al comienzo de la primavera y ocasionan un bajo recluta-

miento del krill. Se ha sugerido que una fuerte competencia por el alimento entre salpas y krill durante el “floreCIMIENTO” primaveral puede privar al krill de alimento suficiente para sus requerimientos energéticos, llevándolo a un escaso éxito reproductivo.



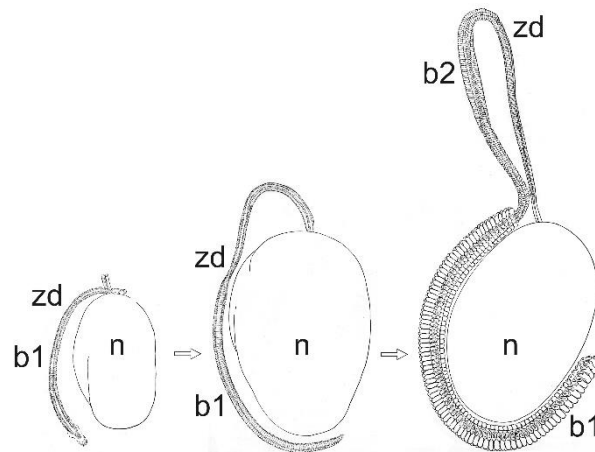
**Figura 18:** Ciclo de vida de *Salpa thompsoni* Foxton. A: Oozooide (forma solitaria), vista dorsal (tamaño aproximado del individuo 80 mm). B: Fragmento de una cadena de blastozoooides recién liberada (tamaño aproximado de cada individuo 4-5 mm). C: Blastozooide (forma agregada), vista dorsal (tamaño aproximado del individuo 40 mm). D: Oozooide recién liberado, conserva restos de tejidos embrionarios (tamaño aproximado 6 mm). bm: banda muscular, br: branquia, em: embrión, en: endostilo, es: estolón, n: núcleo.

El éxito de *S. thompsoni* en su competencia con el krill se debe, en parte, a su particular biología alimentaria. Dentro de Thaliacea, las salpas son los organismos que muestran la modificación más extrema del patrón morfológico de los tunicados bentónicos, las ascidias (Figura 18A, C). La faringe filtradora se reduce a una simple barra ubicada dorsalmente, llamada barra branquial o branquia, y a un endostilo ventral, lo que determina la reducción de las hendiduras faríngeas a sólo dos amplios espacios laterales. Sumado a esto, no usan cilias para movilizar el agua, sino que ésta es bombeada a través de la cavidad faríngea y atrial por la acción de bandas musculares que circundan la pared del cuerpo y que al contraerse provocan que grandes volúmenes de agua pasen por el filtro faríngeo y salgan por la abertura atrial con velocidad suficiente para producir la locomoción por un efecto de retropropulsión. De este modo, la alimentación y la natación son dos procesos necesariamente asociados. Las partículas de alimento son atrapadas por el mucus secretado por el endostilo, que forma una red con aspecto de una bolsa, que llena completamente a la cavidad faríngea. La red tiene su boca unida anteriormente a los arcos pericoronales y confluye posteriormente en el esófago, donde es ingerida junto con las partículas atrapadas en ella, siendo renovada por la secreción continua de mucus por el endostilo. Una concentración muy alta de partículas en el agua puede provocar el taponamiento de la red faríngea y llevar a la formación de un bolo en el esófago que bloquea la ingestión (Harbison et al., 1986). De hecho, hemos registrado una mortandad masiva de individuos de *S. thompsoni*, cuyos cuerpos aparecieron arrojados por el mar sobre la playa, en las proximidades de la base antártica argentina Carlini (ex Jubany). Este evento ocurrió dos días después de haberse producido fuertes vientos que probablemente resuspendieron sedimentos del fondo y provocaron una acumulación inusual de material particulado en la columna de agua (Pakhomov et al., 2003).

Las salpas filtran de manera no selectiva y con un ritmo muy alto y, en general, constante. Son capaces de retener partículas de un amplio rango de tamaños, lo que ocasiona un alto impacto de predación sobre las poblaciones del fitoplancton. Las partículas menores de 1  $\mu\text{m}$  pueden ser atrapadas, aunque con baja eficiencia; hay un aumento en la retención cuando las partículas son de alrededor de 2  $\mu\text{m}$  y las de 4 a 1 000  $\mu\text{m}$  se atrapan con 100% de eficiencia (Madin y Deibel, 1998). La observación cualitativa de los contenidos del tubo digestivo y de las heces sugiere que la digestión es incompleta. Aparecen células con cloroplastos intactos y se han mencionado diatomeas, dinoflagelados tecados y cianobacterias que han pasado sin alteración a través del tubo digestivo. No obstante, los datos cuantitativos disponibles sugieren que las salpas que se alimentan en condiciones naturales tienen una eficiencia de asimilación similar a la de otros organismos gelatinosos y a la de los crustáceos del zooplancton.

Como la ingestión, los ritmos de defecación dependen parcialmente de la concentración de alimento disponible. Producen pellets rectangulares, aplanados, cuyo tamaño puede llegar a 3 por 4 mm (Andersen, 1998). Están envueltos por una membrana peritrófica originada en el filtro faríngeo. Los pellets de las especies de mayor tamaño, como *S. thompsoni*, son compactos y tienen velocidades de hundimiento que son al menos tres veces más altas que las de los pellets del krill y un orden de magnitud mayor que las de los copépodos. Se han medido velocidades de hasta 2 700 m/día (Andersen, 1998). Debido a la mayor velocidad de hundimiento y al alto contenido de carbono de los pellets fecales de las salpas, la eficiencia del transporte de carbono hacia las profundidades oceánicas a través de estos animales es mucho mayor que a través de otros organismos del zooplancton como el krill y los copépodos (Perissinoto y Pakhomov, 1998; Phillips et al., 2009).

Los grandes aumentos en la densidad poblacional de las salpas, que se producen cuando las condiciones ambientales son favorables, se deben a la capacidad de reproducirse asexualmente, lo que permite la producción rápida de una gran cantidad de descendientes. El particular ciclo de vida de estos animales los hace adaptados a responder a repentinos incrementos del alimento disponible con un aumento explosivo del tamaño de la población.



**Figura 19: Detalle del desarrollo del estolón en el oozooide de *Salpa thompsoni* Foxtton, vista dorsal. b1: bloque 1, será el primero en ser liberado; b2: bloque 2; n: núcleo; zd: zona de despliegue (Modificado de Foxtton, 1966).**

Cuando el embrión avanzado (oozooide) es liberado del blastozooide para llevar una existencia libre, el estolón ya se encuentra presente, ubicado en una cavidad o túnel dentro de la túnica (Figura 18D). Tiene el aspecto de un tubo que se proyecta desde la parte anterior del asa formada por el tubo digestivo (llamada núcleo) y en posición ventral al endostilo. Crece en longitud curvándose y rodeando al núcleo por el lado izquierdo (Figura 19). A medida que crece, se

observan trazas de segmentación en la región apical. Este proceso, llamado estrobilación, origina los rudimentos de los futuros blastozooides. El crecimiento del estolón continúa hasta que el extremo apical distal llega a recorrer aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del camino alrededor del núcleo y en ese momento cesa de avanzar rodeando al núcleo, pero sigue su crecimiento en longitud, lo que ocasiona una curvatura en la región proximal, en forma de U invertida, que se extiende progresivamente hacia la región anterior del cuerpo del animal. En su comienzo, la segmentación origina una hilera simple de brotes que, a medida que ésta progresa, se reordena formando una doble hilera. La región en la que la hilera simple se convierte en doble se denomina “zona de despliegue”. El crecimiento es discontinuo, dando como resultado una serie de bloques, o grupos de brotes, en cada uno de los cuales todos los blastozooides tienen, aproximadamente, el mismo tamaño. Los de mayor tamaño son los del bloque distal, que son los primeros que se han formado y serán también los primeros en ser liberados. La liberación se produce a través de un agujero en la túnica por el cual saldrán todos los blastozooides, bloque por bloque. El tamaño de los blastozooides recientemente liberados es de 4-5 mm y continuarán creciendo hasta alcanzar un tamaño de, aproximadamente, 40 mm. Después de la liberación del primer bloque, el agujero por el que ha salido se constriñe y se observa una marca en la túnica con aspecto de cicatriz, cuya presencia indica que el oozooide ha liberado al menos un bloque de individuos agregados. Un estolón totalmente desarrollado presenta dos bloques totalmente diferenciados contando a partir de la zona de despliegue. Una vez liberado el primer bloque, el que le sigue ocupa el lugar del que ha salido, lo que está acompañado por una nueva estrobilación y despliegue en la zona proximal. El bloque ubicado ahora distalmente será el siguiente en ser liberado por el mismo agujero que vuelve a abrirse en la túnica. Estos cambios en el estolón están acompañados por el aumento progresivo del tamaño del oozooide, que puede llegar a alcanzar unos 88 mm, y que seguirá liberando bloques hasta que la capacidad de brotación del estolón se agote y se produzca la muerte del individuo solitario. Las observaciones de Foxton (1966), ratificadas por las nuestras (Daponte et al., 2001), permiten inferir que se producen cuatro bloques durante la vida de cada oozooide.

Hemos observado que el número de brotes por bloque fue mayor en los años con condiciones ambientales más favorables para las salpas, lo que muestra que la aparición de grandes densidades de blastozooides es directamente dependiente del número de brotes por bloque producido por cada individuo solitario y no del número de bloques formado (Daponte et al., 2001). Calculamos que la cantidad potencial de descendientes producido por un individuo solitario durante su vida puede exceder los 800 blastozooides en condiciones óptimas, de ahí los aumentos explosivos en la densidad de la población.

La tendencia a un calentamiento global, que lleva a una alta frecuencia de inviernos más cálidos y al consiguiente escaso desarrollo del hielo marino, puede promover explosiones de las poblaciones de salpas acompañadas de la disminución de las poblaciones de krill, con el resultado de efectos negativos sobre los vertebrados que se alimentan de estos crustáceos.

Otro efecto ecológico importante que merece ser considerado, es el desplazamiento en el destino del carbono fijado, el cual, en vez de llegar a los predadores a través del consumo de krill, será incorporado en mayor proporción en los pellets fecales de las salpas y, de este modo, será transportado hacia el fondo del mar donde, probablemente, será secuestrado. Se trata, por lo tanto, de un hecho positivo por su contribución a la disminución de la concentración de carbono en la atmósfera y, por consiguiente, del efecto invernadero.

# Craniata

(Myxiniiformes + Vertebrata)

---

## DIAGNOSIS

- Dos, tres o cuatro clusters parálogos de genes Hox (el resto de Metazoa tiene sólo un cluster). Aumento en el número total de genes del genoma (respecto de otros cordados basales).
- Con tejidos y áreas embrionarias especiales: la cresta neural (Gans y Northcutt, 1983) (principalmente derivadas de los rombómeros; Pennisi, 1999) (Figura 20); plácodas ectodérmicas (epidérmicas) (Figura 25); campo cardiofaríngeo (Diogo et al., 2015) (Figura 24).
- Con cartílago diferenciado (sosteniendo los radios de las aletas, y formando el neurocráneo y esqueleto visceral; Donoghue et al., 2006).
- Alto grado de cefalización con especial referencia a los órganos de los sentidos, derivados principalmente de las plácodas epidérmicas embrionarias.
- Porción anterior del cráneo presente, con su musculatura asociada (Kuratani, 2005).
- Órganos de los sentidos pares (con cápsulas olfatorias, ópticas y óticas) que permiten detección a distancia.
- Con canales sensoriales sobre la superficie de la cabeza y tronco (sistema de la línea lateral) con neuromastos. Uno o más canales semicirculares en el oído interno, que son parte del sistema de la línea lateral.
- Cerebro dividido en tres regiones (Murakami, 2005), telencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo.
- Con hipófisis.
- Con nervios craneales y espinales. Los nervios espinales con ramas ventrales y dorsales con ganglios.
- Somitos del tronco diferenciados en dermatomo, miótomo y esclerótomo; miótomos en forma de W (en lugar de en forma de V como en Cephalochordata; Gemballa et al., 2003).
- Con un corazón muscular ventral, con al menos dos cámaras: atrio (aurícula) y ventrículo.
- Con corpúsculos hematínicos (eritrocitos); con circulación cerrada, con vasos con endotelio.
- Con riñones glomerulares pares (Ditrich, 2007), con podocitos. Nefronas formadas por un corpúsculo de Malpighi (un glomérulo de capilares rodeados por la cápsula de Bowman) y el túbulo renal eferente.
- Con glándula tiroides. El endostilo sólo en larva *Ammocoetes* (durante el desarrollo se transforma en la glándula tiroides).

- Con hemibranquias en bolsas. Reducción del número de hendiduras branquiales. Con barras branquiales (externas a las hemibranquias). El aparato faríngeo es únicamente respiratorio en los adultos, no utilizado para la filtración.
- Movimiento del agua por la faringe y del alimento por el intestino accionado por musculatura branquiométrica (en lugar de por cilios). Los arcos branquiales cartilagosos son elásticos y colaboran en el bombeo de agua.
- Con hígado (quizás homólogo al ciego pilórico de Cephalochordata) y tejido pancreático.
- Digestión extracelular. Intestino con válvula espiral para aumentar la superficie de absorción.
- Con epidermis pluriestratificada.
- Aleta caudal sostenida por radios.

## SISTEMÁTICA

### CRANIATA

#### MYXINIFORMES

#### VERTEBRATA

##### PETROMYZONTIFORMES

##### CONODONTA †

##### OSTRACODERMI

##### PTERASPIDOMORPHI †

##### MYOPTERYGII

##### ANASPIDA †

##### THELODONTI †

##### GALEASPIDA †

##### OSTEOSTRACI †

##### PITURIASPIDA †

##### GNATHOSTOMATA

Craniata representa una enorme y novedosa radiación evolutiva, gracias a novedades que les permitió conquistar una variedad de nuevos nichos, como los ecológicos, morfofuncionales, genéticos, y otros. La aparición de tantas novedades evolutivas no es un hecho usual a nivel macrosistemático. El cambio de una alimentación filtradora típica de los cordados basales a una alimentación depredadora en Craniata fue acompañado por cambios en los sentidos (para detectar las presas) y la locomoción (para capturarlas) (Gans y Northcutt, 1983; Northcutt y Gans, 1983; Gans, 1989). Algunas de estas características son claves y pueden ser el origen de las restantes (Shimeld y Holland, 2000); entre estos caracteres claves resaltaremos la duplicación génica y la aparición de la cresta neural y de las plácodas epidérmicas.

La cresta neural y las plácodas tienen aspectos similares como que son derivadas del ectodermo y relacionadas a la placa neural, que ambas producen células neuronales y no neuronales, y que las células de ambas son considerablemente migradoras (Baker, 2005). Pero se diferencian en que la cresta neural se forma a todo lo largo del eje neural del embrión, mientras que las plácodas solamente aparecen en la cabeza, y que algunos tipos de derivados son producidos solamente por la cresta neural (como algunas neuronas, melanocitos, cartílago y músculo liso), y otros por las plácodas (como los receptores sensitivos ciliados, propios del olfato, oído y línea lateral) (Baker, 2005).



#### DUPLICACIÓN GÉNICA

El número total de genes de los vertebrados es mayor que el de los grupos cercanos (hay 15000 genes aproximadamente en *Drosophila* y Tunicados, mientras que se estima hasta 70000 en Vertebrata; Martin, 1999). Se postula que hubo dos instancias de duplicación genómica durante la evolución de los Craniata, la primera habría ocurrido antes de la aparición de los Craniata y la segunda antes de la aparición de los Gnathostomata (hipótesis 2R, *two rounds of duplication*; ver en Kuratani et al., 2002; Dehal y Boore, 2005; Panopoulou y Poustka, 2005; Wada y Makabe, 2006). De particular importancia es la doble duplicación de los genes Hox, aunque también se han duplicado otras familias de genes reguladores (ParaHox, En, Otx, Msx, Pax, Dlx, HNF3, bHLH), moléculas señaladoras (hh, IGF, BMP) y otras (dystrophina, colinesterasa, actina, queratina) (Shimeld y Holland, 2000; Holland et al., 2008). El mecanismo de duplicación es poco claro (poliploidía, duplicaciones múltiples de genes, errores en la recombinación homóloga y la retrotransposición).

La duplicación de genes puede ser importante por que permite que se desarrollen nuevas funciones en los genes redundantes, ya que quedan liberados de sus funciones primordiales (Ohno, 1970; Taylor y Raes, 2004); por ejemplo, los distintos tipos de colágeno que aparecen en el cartílago y el hueso se supone que provienen de modificaciones de los tipos de colágeno de invertebrados (Wada et al., 2006; Meulemans y Bronner-Fraser, 2007; Hecht et al., 2008). Se han propuesto otros eventos de duplicación génica relacionados con la diversificación de grupos de vertebrados, como por ejemplo durante la evolución de los Teleostei (Hipótesis 3R; Wagner et al., 2003; Jaiillon et al., 2004; Donoghue y Purnell, 2005; Meyer y Van de Peer, 2005; Steinke et al., 2006).

La duplicación de los genes reguladores Hox es una característica que diferencia a los Craniata del resto de los animales. La importancia de este rasgo radica en que se considera que los cambios en los genes reguladores son la causa de las mayores transformaciones evolutivas (son considerados *hot spots* evolutivos; Richardson y Brakefield, 2003); tanto es así, que este paradigma es el que guía a la escuela evolutiva llamada Evo-Devo (*Evolutionary Developmental Biology*), una combinación de los paradigmas evolutivo, genético y embriológico, que ha modificado profundamente la manera de interpretar los cambios evolutivos (Raff, 2000; Carroll et al., 2001; Arthur, 2002).

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

### CRESTA NEURAL

Las células de la cresta neural se originan en el límite entre la placa neural y el ectodermo superficial; estas células migran posteriormente para contribuir en la formación de diversas estructuras, muchas de ellas novedades evolutivas. La variedad de derivados de la cresta neural es tal que son consideradas totipotentes (LeDouarin y Dupin, 2003; Bronner y LeDouarin, 2012) y virtualmente no hay ningún órgano de los vertebrados que no contengan derivados de la cresta neural (LeDouarin et al., 2004). Es por ello que se considera que la cresta neural es una cuarta capa embrionaria, al mismo nivel que el ecto, meso y endodermo.

Los derivados de la cresta neural cumplen con tres funciones básicas (LeDouarin et al., 2004): coordinación de diversas funciones viscerales básicas, a través de la formación del sistema nervioso periférico y entérico (simpático y parasimpático) y de células productoras de hormonas (como las adrenales y de calcitonina); protección general del cuerpo por medio de células pigmentarias de la piel; y, por último, tiene un papel clave en la formación de la cabeza de los vertebrados. Algunos derivados de la cresta neural son (tomados de Gans y Northcutt, 1983; LeDouarin, 1982; Baker, 2005):

- Neurocráneo anterior y cápsulas sensoriales.
- Huesos, cartílagos (condroblastos y osteoblastos) y tejido conectivo (fibroblastos) de los arcos branquiales y estructuras craneofaciales derivadas.
- Armadura cefálica y sus derivados.
- Odontoblastos y papilas dentarias.
- Nervios simpáticos y parasimpáticos y sus respectivos ganglios.
- Células de Schwann de los nervios periféricos.
- Cromatóforos.
- Parte anterior del cerebro.
- Tejido conectivo componente de distintas glándulas (hipófisis, lacrimal, salival, tiroides, paratiroides y timo).
- Células productoras de hormonas (calcitonina, células cromafínicas del córtex adrenal).
- Paredes musculares de los arcos aórticos.
- Mesénquima de la aleta dorsal.

Las células de la cresta neural representan una novedad evolutiva de los Craniata, pero se ha planteado la hipótesis de cierto nivel de homología con el plexo nervioso epidérmico de otros deuterostomos (Gans y Northcutt, 1983). En tunicados y cefalocordados han sido encontrados varios genes que en los Craniata son reguladores de la cresta neural (Bronner y LeDouarin, 2012). Aunque es muy tentador relacionar la aparición de la cresta neural con la duplicación génica de los Craniata (Trainor et al., 2003), hay evidencia de que estos eventos fueron independientes uno de otro (Creuzet et al., 2002; Wada y Makabe, 2006).

## PLÁCODAS EPIDÉRMICAS

Las plácodas epidérmicas (o neurogénicas, o epidérmicas) son engrosamientos ectodérmicos que contribuyen a la formación de una serie de estructuras del sistema sensorial de la cabeza, en coordinación con la cresta neural. Los engrosamientos son pares y según su ubicación y destino se las denomina adenohipofísea, olfatoria, lente ocular, trigeminal, ótica, de la línea lateral y epibranquial (Baker, 2005; Graham y Shimeld, 2013). Éstas pueden ser agrupadas en plácodas sensoriales y neuronales (ver Duque-Osorio, 2003). Las sensoriales forman los órganos olfatorios (epitelio nasal respiratorio y olfativo), auditivos (aparato vestibular y oído interno), ojos y órganos accesorios (con aporte de la cresta neural y el diencéfalo; cristalino) y órganos de la línea lateral (mecano y electroreceptores). Las plácodas neuronales forman las neuronas sensitivas, ganglios craneales, como el trigémino, facial, glossofaríngeo y vago. En Tunicados se encontraron regiones posiblemente homólogas a (precuroras de) las placas adenohipofísea, olfatoria y ótica, pero no de las restantes (Graham y Shimeld, 2013).

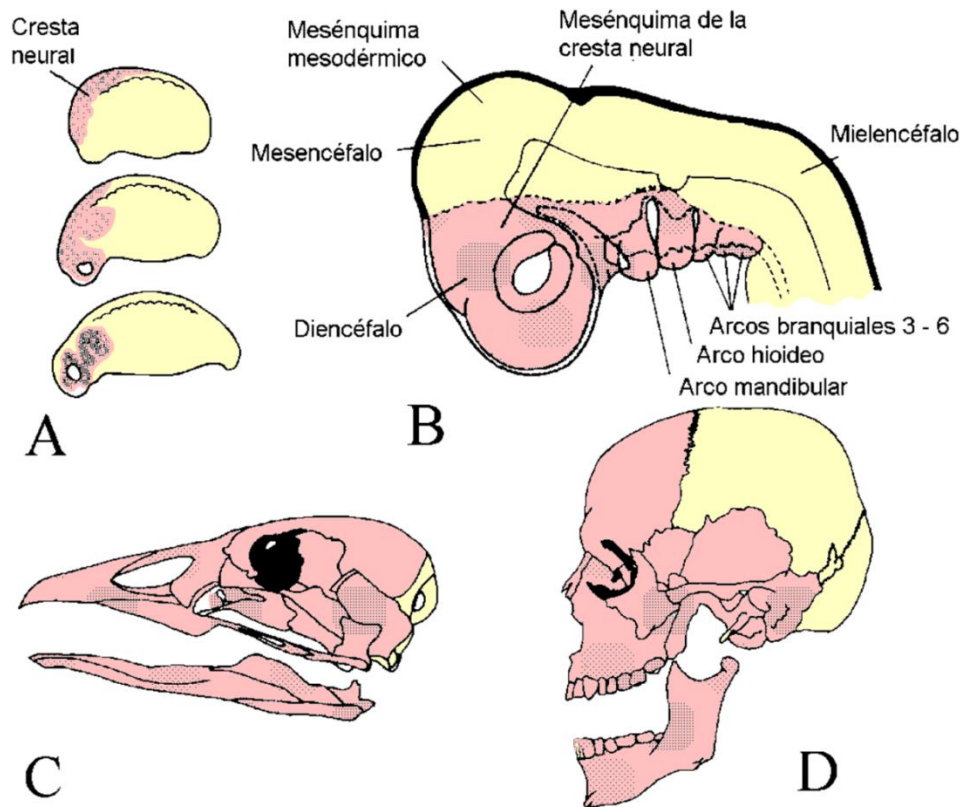


Figura 20: Contribución de la cresta neural a la formación del cráneo (Redibujado de Noden, 1983, 1984; Santagati y Rijli, 2003). A) Embrión de anfibio mostrando la migración de las células de la cresta neural. B) Posición del mesodermo y de la cresta neural (sombreada) en un embrión de gallina. C) Cráneo de ave y D) de humano, mostrando los huesos derivados de células de la cresta neural (rosados).

Petromyzontiformes está más relacionado con Gnathostomata que con Myxiniformes, formando entonces el grupo Vertebrata (Figura 21). En la gran mayoría de la literatura biológica no

especializada, este grupo es tratado como “vertebrados” en general, debido a que clásicamente no se distinguía la diferencia evolutiva entre lo que ahora diferenciamos como Craniata y Vertebrata (Figura 21).

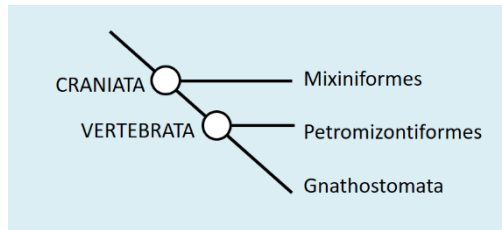


Figura 21: Filogenia de los Craniata actuales.

Aunque el Craniata actual más basal (*Myxine*, aunque no representativo de un Craniata primitivo) es marino e isosmótico, la aparición de un sistema excretor glomerular hace pensar que el ambiente donde se desarrollaron los Craniata fue el agua dulce o un ambiente por lo menos de estuario (Ditrich, 2007).

El esqueleto de Myxiniformes y Petromyzontiformes está formado por cartílago compuesto por una matriz proteica, a diferencia del cartílago de los Gnathostomata vivientes que está compuesto por una matriz de colágeno (Wright et al., 2001). Los tejidos de sostén de la región peribucal y de las barras branquiales del anfibio (así como de otros invertebrados) también está formado por una matriz proteica; así, el esqueleto de los Craniata más basales es bioquímicamente más similar al de Cephalochordata que al de Gnathostomata.

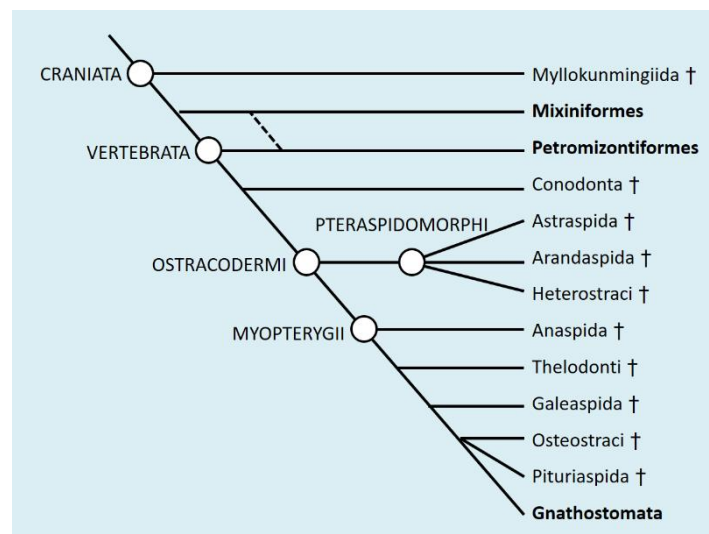


Figura 22: Filogenia de Craniata incluyendo los grupos fósiles (modificada de Benton, 2015).

La mayor diversidad de los Craniata más basales (es decir, sin considerar a Gnathostomata), es principalmente de grupos fósiles, cuyas relaciones filogenéticas todavía no están totalmente dilucidadas (Figura 22).

En relación con los fósiles, se considera que pertenecen a Craniata cuando presentan derivados de la cresta neural o de las plácodes epidérmicas (Janvier, 2005). Dado que muchos caracteres derivados de la cresta neural son tejidos duros (cartílagos, dientes, huesos), la presencia de éstos puede ayudar a la identificación de un fósil como Craniata; de la misma manera, también ayuda a definir como Craniata la presencia de derivados de las plácodes, como las cápsulas olfatorias, ópticas u óticas, y de la línea lateral (Schubert et al., 2006). Hay una serie de fósiles que

presentan características de Craniata (como notocorda y cápsulas sensoriales) de difícil interpretación. Entre ellos se destacan *Myllokunmingia* y *Haikouichthys*; éstos tienen tejidos esqueléticos como cartílago, pero no tejidos mineralizados, y son considerados como Craniata basales (Benton, 2015). Por otra parte, Conodonts tienen características similares, pero con la adición de dientes de apatita (dentina y esmalte), lo que los ubica en Vertebrata (ver más adelante).

#### **“AGNATHA “**

##### **(MYXINIFORMES + PETROMIZONTIFORMES + FOSILES AFINES)**

El grupo “Agnatha” (“sin mandíbulas”) fue considerado tradicionalmente como grupo monofilético y hermano de Gnathostomata. Sin embargo, la mayoría los caracteres que sustentaban este agrupamiento son en realidad plesiomorfías (ausencias de apomorfías que aparecen posteriormente), por lo que el taxón “Agnatha” es considerado como parafilético.

Actualmente se considera que Petromyzontiformes es el grupo hermano viviente de Gnathostomata, basándose en las varias apomorfías que caracterizan a los Vertebrata (Janvier, 1981; Mallatt, 1984; Shimeld y Holland, 2000). Por lo tanto, actualmente se considera que “Agnatha” no es un grupo natural, sino parafilético.

#### **CYCLOSTOMATA**

##### **(MYXINIFORMES + PETROMIZONTIFORMES)**

Estudios moleculares recientes han revitalizado la teoría de los Cyclostomata (Myxiniformes + Petromyzontiformes) (Mallatt y Sullivan, 1998; Furlong y Holland, 2002; Takezaki et al., 2003; Meyer y Zardoya, 2003; Mallatt y Winchell, 2007; Heimberg et al., 2010; Donoghue y Keating, 2014), pero considerando únicamente a los grupos actuales y no los fósiles.

Además de la evidencia molecular, los Cyclostomata se caracterizan por: su condición de endobranquiados (bolsas branquiales recubiertas de endodermo); aparato lingual y nasohipofisiario peculiar; con órgano olfatorio impar (pero con nervios pares); con gónadas impares, sin vías genitales, entre otros. Se diferencian de los Gnathostomata por una serie de caracteres plesiomórficos, como: ausencia de mandíbulas; con no más de dos canales semicirculares en el oído interno; ausencia de aletas pares; con mayor número de hendiduras branquiales que Gnathostomata; notocorda persistente; centros vertebrales nunca presentes; con persistencia del pronefros en los adultos; con tegumento sin escamas y secretor de abundante mucus; cartílago con matriz proteica; pigmento respiratorio (hemoglobina) y enzimas digestivas más similares a invertebrados que a Gnathostomata.

Sin embargo, no consideramos a Cyclostomata en este libro por que creemos que este agrupamiento es un artefacto producido por la atracción de ramas largas (error metodológico que agrupa a dos taxones por ser muy diferentes de un tercero; es decir agrupa a los Myxiniformes y Petromyzontiformes por ser muy diferentes de Gnathostomata).

# La “nueva” cabeza

Carl Gans

Universidad de Texas en Austin, Austin, Texas, EE.UU.

La mayoría de los Phyla animales pueden ser definidos por dos o tres caracteres diagnósticos que los diferencian de los miembros de otros grupos. Sin embargo, los vertebrados o craniados son peculiares entre los principales agrupamientos filogenéticos por tener peculiaridades diagnósticas en más de 25 sistemas de órganos (Tabla 1 y Figura 20). Tal patrón de múltiples diferencias genera interrogantes interesantes sobre el origen evolutivo del grupo, preguntando, por ejemplo, cuál puede haber sido la base selectiva para la aparición simultánea de tal número de cambios genéticos aparentemente independientes.

Hace una década, una serie de discusiones condujeron a la conclusión de que los cambios evolutivos principales que caracterizan a los vertebrados no involucran solamente una serie de diferencias morfológicas en los animales adultos. Además, se hizo evidente que los cambios son el resultado de un número menor de cambios de desarrollo durante la ontogenia. Más específica fue la aparición de un grupo de tejidos nuevos y aparentemente intermedios, principalmente la cresta neural y las plácodas epidérmicas neurogénicas, los cuales se ubican entre el neuroectodermo y el ectodermo. Un gran número de características diagnósticas de los vertebrados aparentemente deriva de la cresta neural y muchas de las restantes derivan de las plácodas. Pero no sólo esto, sino que también resultó que los anfioxos (*Branchiostoma*), miembros del Phylum Chordata, aparecieron como los intermedios ideales dado que presentan una secuencia de características que son precursoras de aquellas diagnósticas de los vertebrados que mencionamos recién. De hecho, un vertebrado puede ser representado como un anfioxo al que se le han agregado los derivados de la cresta neural y de las plácodas.

## PREGUNTAS SOBRE LOS ANFIOXOS

Los anfioxos contienen entonces características que han llevado a especular sobre sus afinidades con los vertebrados. De hecho, la reciente atención que ha suscitado el grupo demuestra que los estudios sobre éste están siendo llevados a cabo actualmente con mayor velocidad que en ningún otro momento desde la década de 1880, en la que fue el apogeo de la embriología y el análisis de la biología de los invertebrados marinos (Gans, 1996). La clave de esta renovada atención reciente ha sido la similitud entre los anfioxos y los vertebrados en cuanto a los patrones de desarrollo, como lo indican los estudios sobre la cresta neural. Más recientemente, se ha enfatizado sobre las instrucciones genéticas, tal como señalan las investigaciones de los patrones de expresión de los genes Hox. La capacidad de criar y mantener los animales en laboratorio (Stokes y Holland, 1996) ayudó al incremento de la información.

Los anfioxos contienen sólo dos géneros válidos, *Branchiostoma* y *Epigonichthyes*, con 25 y siete especies, respectivamente, que pertenecen a una única familia (Poss y Boschung, 1996). *Epigonichthyes* difiere de *Branchiostoma* en que presenta gónadas sólo en el lado derecho sobre

las metapleuras, por delante de la base de la cola. Los registros de *Branchiostoma* se encuentran en las costas de todos los continentes, desde el sur del Báltico hasta el cabo de Buena Esperanza, desde el norte de Estados Unidos hasta Argentina y la parte norte de Chile, así como desde el Golfo Pérsico hasta Japón y alrededor del norte de Australia. *Epigonichthyes* se encuentra en las costas del oeste de África, en el Mar Rojo y el Golfo Pérsico, las Maldivas y algunos lugares en Filipinas, Japón, el Pacífico y algunas áreas alrededor de Australia.

Carácter	Origen embrionario
Sistema nervioso Nervios branquioméricos Nervios octavolaterales Nervios espinales Ganglios motores periféricos Telencéfalo Área preóptica	Cresta neural, plácodas neurogénicas Plácodas neurogénicas Cresta neural Cresta neural Pliegues neurales transversos Pliegues neurales transversos
Órganos de los sentidos especiales Órgano olfatorio Estructuras oculares accesorias Electrorreceptores Oído interno Neuromastos Órganos gustativos	Pliegues neurales transversos Cresta neural, plácodas no-neurogénicas Plácodas neurogénicas Plácodas neurogénicas Plácodas neurogénicas Endodermo, ectodermo general
Estructuras faríngeas Barras branquiales Músculos branquioméricos	Cresta neural Mesodermo paraxial
Estructuras alimentarias Músculo liso del estómago Células de calcitonina Células cromafínicas	Mesodermo hipomérico Cresta neural Cresta neural
Sistema circulatorio Capilares branquiales Músculo de los arcos aórticos Corazón muscular	Mesodermo hipomérico Cresta neural Mesodermo hipomérico
Sistemas esquelético y dérmico Neurocráneo anterior Dermis cefálica anterior Cápsulas sensoriales Esqueleto dérmico Melanocitos Dientes	Cresta neural Cresta neural Cresta neural Ectodermo general, cresta neural Cresta neural Endodermo, ectodermo general, cresta neural

Tabla 1: Caracteres derivados de los Craniata (Tomado de Northcutt, 1996).

Algunas características superficiales indujeron a que se ubicara a los anfioxos entre los peces, una tradición aún mantenida en muchas citas recientes, así como por las referencias a este animal en revistas ictiológicas. Además de esto, los estudios de desarrollo sobre los cefalocordados y urocordados de Kowalevski (1866 y 1867) comenzaron a documentar que sus patrones de desarrollo eran particularmente similares al de varios vertebrados. En vista de esto, varios investigadores consideraron a uno u otro grupo como modelos de un estadio prevertebrado en la filogenia. Cuando Northcutt y Gans (1983) notaron que la presencia de cresta neural y los teji-

dos placodales eran sinapomorfías de los vertebrados, se hizo claro que, a pesar de que varias características son superficiales, los anfioxos parecen ser los precursores más apropiados (ver más adelante argumentos en favor de los urocordados).

Aunque los anfioxos parecen tener una serie de caracteres similares a los vertebrados, varios de éstos están modificados curiosamente. Por ejemplo, la notocorda, que ocupa una posición medio-dorsal en la masa muscular, está compuesta de células contráctiles apiladas, con innervación individual, que le permiten un endurecimiento regional en vez de estar compuesta por células vacuoladas que brindan una acción de soporte pasivo. La notocorda del anfioxo, además, se extiende hasta los extremos del animal, incluyendo el anterior, en vez de comenzar en la región media de la cabeza.

La masa axial de músculos segmentados es aún más diferente entre los anfioxos y los vertebrados, en su arquitectura celular e innervación. El tubo nervioso es aplanado, está ubicado dorsalmente y es hueco, como en vertebrados (aunque su porción alar es mucho más delgada que la basal). Sin embargo, no hay raíces ventrales motoras formadas por paquetes de axones eferentes. La ausencia de estas raíces refleja la citología de los músculos. Como ya había sido notado por Schneider (1873, 1880), pero había sido universalmente ignorado hasta el trabajo de Flood (1968), las células musculares del tronco de los anfioxos envían procesos cónicos hasta la superficie del tubo neural. En este lugar, su sarcolema hace sinapsis con una neurona del sistema nervioso central, con un patrón estructural común en invertebrados. Más que fusionarse en fibras polinucleares simples, los músculos del tronco forman placas mononucleares delgadas que se ubican radialmente desde la notocorda.

En contraste, los músculos subtergiales de la pared atrial, “de la tos”, que tienen sus fibras (estriados) transversales, tienen una innervación directa de los procesos de neuronas individuales de la porción basal del tubo nervioso. La emergencia de los axones de estas neuronas de la porción dorsal de la cuerda condujo a Gans y Northcutt (1985) a sugerir que ellas podían ser homólogas a las de los músculos branquioméricos de los vertebrados, los que también están involucrados en la compresión de la faringe. En algunos aspectos, los músculos pterigiales son más similares a los músculos branquioméricos de los vertebrados que las placas de la musculatura del tronco del anfioxo respecto de la musculatura axial de los vertebrados.

La cestilla branquial de los anfioxos y las hendiduras entre las barras difieren profundamente del estado vertebrado, y no sólo en el plegamiento de un pliegue ectodérmico para formar el atrio durante la metamorfosis. La cestilla y el endostilo asociado representan claramente un mecanismo de alimentación por filtración en juveniles y adultos. Por lo tanto, y a diferencia de los vertebrados, no es una “branquia” para el intercambio de gases. Las barras paralelas de su estructura esquelética son rígidas, y los puentes de tejidos blandos forman los espaciadores para las estrechas hendiduras; la cestilla branquial cartilaginosa es una sinapomorfía de los vertebrados. El patrón vascular de la faringe de los anfioxos es simple e interno, no subdividido en una capa capilar por debajo del epitelio, aunque la corriente de sangre es ventro-dorsal en ambos casos.

A diferencia de lo que ocurre en los vertebrados, el número de hendiduras branquiales no es fijo, sino que comienza bajo y se duplica por división durante la metamorfosis (las hendiduras extras resultan asociadas con células excretoras); una tercera serie de hendiduras adicionales se agrega posteriormente durante el crecimiento. Lo más sorprendente es que la primera hilera de aberturas se forma medialmente y luego migran al lado derecho; luego, una segunda hilera se forma medialmente, en un patrón distinto al de los vertebrados. Inclusive, la boca se forma desplazada hacia la izquierda (todo el animal será asimétrico) y las corrientes de alimentación cruzan la faringe para salir por la primera hendidura derecha, aunque las partículas se atrapan durante el pasaje (Gilmour, 1996).

En vez de los solenocitos de los invertebrados o los podocitos de los vertebrados, la excreción de los anfioxos involucra a unas curiosas células filtradoras, los cyrtopodocitos. Estos se encuentran en un espacio medio común (el nefridio de Hatschek) así como en los nefridios



branquiales postmetamórficos (aun su topografía está alejada de la condición de los vertebrados).

Los sistemas neurales y sensoriales son drásticamente diferentes entre los anfibios y los vertebrados. El cerebro de los anfibios sigue siendo un importante tema de debate. Los órganos de los sentidos del anfibio son relativamente simples e impares; en contraste, los órganos de los sentidos principales de los vertebrados son claramente pares. Las neuronas sensitivas aferentes están desensambladas de manera similar y a lo sumo son similares a las células Rohon-Beard que aparecen tempranamente en la embriología de los vertebrados. Lo que ha sido un interrogante ocasional es la aparición, en varios urocordados, de órganos de los sentidos altamente modificados pero impares (por ejemplo, mecanorreceptores).

En todos los sistemas de órganos, la condición de los anfibios muestra múltiples similitudes “prevertebrados”. De hecho, éstas son llamadas algunas veces como casos de “detención en la transición”. Los intentos para explicar sus causas han conducido ciertamente a múltiples especulaciones sobre las bases funcionales de esta o aquella condición.

Los datos moleculares que han explotado recientemente en nuestro conocimiento están proporcionando soluciones potenciales a preguntas sobre el desarrollo y, posiblemente, también sobre la filogenia. Sin embargo, estos también postulan varios problemas nuevos. Por ejemplo, la demostración de la expresión de un gen equivalente en tejidos de los anfibios y los vertebrados puede proveer evidencia sobre la homología de éste. Por lo tanto, las principales similitudes o diferencias en la expresión de genes Hox equivalentes en varios niveles de animales bisegmentados, pueden aportar claves a la realidad de las posibles homologías. Por ejemplo, ¿hasta qué punto prueban tales análisis la aparición de una “cabeza” en los anfibios? Detalles del sistema Hox y otros genes homeobox involucrados en la regulación del desarrollo confirman ciertamente que los anfibios son el grupo hermano de los vertebrados, y también que los urocordados, tan distintos, son como mucho un grupo hermano de los anfibios más los vertebrados.

Sin embargo, hay casos en los cuales la expresión de los genes plantea preguntas fundamentales. Por ejemplo, en los anfibios, genes tales como *Brachyury* se expresan tanto en los músculos axiales como en la notocorda. ¿Implica esto que los dos órganos son intrínsecamente homólogos, o que los genes están incluidos en un aspecto arquitectónico más fundamental? Aún más problemática es la evidencia para familias de genes “homólogas” en el desarrollo del corazón o el ojo de los mamíferos y *Drosophila*. La formación de órganos involucra instrucciones en múltiples niveles y algunos de estos son epigenéticos o facilitan acciones morfogénicas. ¿Cuándo la expresión de genes indica un rol tan simple, y cuándo ésta es asociada con aspectos específicos de sistemas de órganos? Una aproximación precisa y conservadora para comprobar el blanco de las expresiones de los genes es esencial. Debemos mantener una apreciación de cuánto la naturaleza puede haber sido conservadora o, quizás, perezosa.

# El campo cardiofaríngeo y la evolución de los vertebrados

## Ni un nuevo corazón, ni una nueva cabeza

Rui Diogo

Department of Anatomy, Howard University, College of Medicine, Washington, DC, EEUU.

Ya han pasado 35 años desde que Gans y Northcutt (1983) propusieron que la cabeza de los vertebrados es una novedad evolutiva, resultado de la aparición de la cresta neural y las plácotas cefálicas. La cresta neural forma el cráneo y los tejidos conectivos asociados, mientras que las plácotas forman los órganos de los sentidos. Sin embargo, los músculos cefálicos, un componente crucial de la compleja cabeza de los vertebrados, no son formados ni por la cresta ni por las plácotas. En este capítulo, se discutirá la evidencia que está surgiendo sobre la sorprendente relación entre la evolución de los músculos de la cabeza y el corazón cameral; ambos sistemas provienen de un mismo grupo de células progenitoras mesodérmicas incluidas en un *campo cardiofaríngeo* de los embriones de los vertebrados. Es importante notar que tanto el campo cardiofaríngeo como los músculos branquioméricos evolucionaron bastante antes que el origen de los Vertebrados, por lo que no se puede decir que los vertebrados tienen una nueva cabeza, ni un nuevo corazón.

### Introducción

En un importante trabajo titulado "*Neural crest and the origin of vertebrates: a new head*", Gans y Northcutt propusieron en 1983 que los primeros vertebrados evolucionaron de invertebrados principalmente por innovaciones en la cabeza. Estas innovaciones incluyen la muscularización del mesodermo ventrolateral (o hipómero), para formar los músculos branquioméricos y la emergencia de dos estructuras ectodérmicas novedosas: la cresta neural y las plácotas neurogénicas. Las células de la cresta neural producen la mayor parte del cartílago, hueso, dentina y otros tejidos conectivos de la cabeza de los vertebrados, mientras que de las plácotas derivan las neuronas sensitivas esenciales para la formación de los complejos sistemas sensoriales de los vertebrados (Northcutt, 2005; Graham y Shimeld, 2013; Patthey et al., 2014). La **Hipótesis de la Nueva Cabeza** propone que estas innovaciones evolutivas estaban asociadas con el cambio de una alimentación filtradora pasiva a una predación activa. El aumento de las capacidades sensoriales y una faringe muscularizada permitirían la detección y captura de presas más eficiente, así como mayores tasas de intercambio de gases respiratorios, lo que acompañaría al estilo de vida predatorio. Esta importante transición en el comportamiento y en la ecología coincidió también con la aparición de un corazón con cámaras, que presumiblemente permitió el mayor crecimiento y metabolismo que demandaba la depredación activa. Sin embargo, la Hipótesis de la Nueva Cabeza estaba principalmente

relacionada con los derivados de la cresta neural y las plácotas, que están mejor representados en el registro fósil que los tejidos blandos, como los músculos (Kuratani, 2013; Trinajstić et al., 2013).

A continuación, se realizará una revisión multidisciplinaria actualizada del origen y la evolución de los músculos de la cabeza de los vertebrados, teniendo en cuenta la sorprendente nueva evidencia de los orígenes embriológicos compartidos entre varios músculos de la cabeza y el corazón, y del antiguo origen (prevertebrado) de esta asociación.

#### GLOSARIO

**Arcos Branquiales (o faríngeos):** son expansiones de las paredes laterales de la faringe. Incluyen tejidos externos (ectodérmicos), internos (endodérmicos), mesénquima derivado de la cresta neural y una matriz mesodérmica, que forman los arcos branquiales.

**Campo Cardiofaríngeo (CCF):** área embrionaria que incluye al mesodermo lateral anterior del Primer Campo Cardíaco (PCC), junto al mesodermo faríngeo contiguo que genera las regiones derivadas del Segundo Campo Cardíaco (SCC) del corazón y los músculos branquioméricos.

**Mesodermo Faríngeo:** mesodermo craneal relacionado a la formación de la faringe y la parte anterior del tubo digestivo, que se dispersa por los arcos faríngeos y contribuye a la formación de las regiones derivadas del SCC del corazón y los músculos branquioméricos.

**Músculos Branquioméricos:** músculos formados de células progenitoras ubicadas en los arcos branquiales. En los vertebrados comprenden los músculos mandibulares (músculos del 1er arco branquial, como los músculos mandibulares), músculos hióideos (músculos del 2do arco, como los músculos de expresión facial de los mamíferos), y músculos branquiales (de los arcos posteriores, incluyendo los músculos de la laringe y faringe, y los músculos del cuello derivados del músculo cucullaris, como el trapecio y esternocleidomastoideo de los amniotas).

**Patrón Ontogenético Cardiofaríngeo:** es la progresión de identidades de un linaje de células progenitoras cardiofaríngeas, que mantienen relaciones clonales entre el primer corazón, el segundo corazón y los precursores de los músculos faríngeos, caracterizada por la expresión de determinados genes y por actividades regulatorias específicas.

**Primer Campo Cardíaco (PCC):** grupo de células progenitoras cardíacas, que aparece en el mesodermo lateral anterior, y forma el tubo cardíaco lineal y, más tarde, el ventrículo izquierdo y parte de las aurículas.

**Segundo Campo Cardíaco (SCC):** grupo de células progenitoras cardíacas que se diferencia más tardíamente; contribuye al desarrollo del corazón luego del estadio de tubo cardíaco lineal, para formar el miocardio del ventrículo derecho y el tracto excurrente, y del tracto incurrente, incluyendo partes de las aurículas.

#### Un nuevo concepto: el Campo Cardiofaríngeo embriológico

El CCF es un dominio embrionario que da lugar al corazón y a los músculos branquioméricos (ver Figura 23 y Figura 24, y el Glosario). El corazón de los amniotas está compuesto por cardiomiocitos derivados de dos poblaciones de células progenitoras, adyacentes en el embrión temprano (Meilhac et al., 2004). Las primeras células progenitoras cardíacas del PCC generan al tubo cardíaco lineal y luego forman el ventrículo izquierdo y partes de la aurícula (Tzahor y

Evans, 2011; Kelly, 2012). Posteriormente, los progenitores del SCC, localizados en el mesodermo faríngeo, producen tejido muscular cardíaco (miocardio) del tracto de salida, el ventrículo derecho y partes de la aurícula (Kelly et al., 2001; Mjaatvedt et al., 2001) (Figura 24). El SCC se puede dividir en poblaciones de células progenitoras anteriores y posteriores que contribuyen a los polos arterial y venoso del corazón, respectivamente (Kelly, 2012). Las células del mesodermo faríngeo pueden formar músculos cardíacos o esqueléticos dependiendo de las señales del endodermo faríngeo adyacente, del ectodermo superficial y de las células de la cresta neural (Tzahor y Lassar, 2001; Tirosh-Finkel et al., 2006; Rana et al., 2007; Nathan et al., 2008; Tzahor y Evans, 2011). Las células de la cresta neural desempeñan un papel importante en regular el desarrollo del CCF: son necesarias para la migración de células derivadas del SCC al polo arterial del corazón, y el mesénquima derivado de la cresta neural regula la formación del músculo branquiomérico y produce las fascias y tendones asociados (Hutson y Kirby, 2003; Noden y Trainor, 2005; Rinon et al., 2007). Los factores reguladores evolutivamente conservados mantienen un conjunto de células progenitoras cardiofaríngeas para la cardiogénesis específica de SCC y la miogénesis branquiomérica.

La confirmación de que las células progenitoras multipotentes dan lugar a músculos esqueléticos branquioméricos y regiones del corazón derivadas de SCC proviene de análisis clonales retrospectivos en ratones, un método para analizar el linaje celular en embriones intactos (Lescroart et al., 2010). Estos experimentos demostraron la existencia de una serie de progenitores cardiofaríngeos a lo largo del eje anteroposterior, que contribuyen al crecimiento del tubo cardíaco y la morfogénesis de los músculos branquioméricos. Es interesante notar que desde la anatomía comparada se sugirió, hace décadas, que los músculos branquioméricos se relacionan con los músculos derivados del mesodermo "visceral" (por ejemplo, del corazón y del intestino anterior) (Romer y Parson, 1977; Diogo y Abdala, 2010), una opinión respaldada por los recientes estudios genéticos y de desarrollo anteriormente citados. Además, los análisis clonales en ratones mostraron que hay relaciones entre regiones específicas del corazón y grupos de músculos branquioméricos, que sobrepasaron las predicciones de los primeros anatomistas comparativos. Las regiones del corazón derivadas de SCC, por ejemplo, se relacionan embriológicamente más estrechamente con los músculos branquioméricos que con las regiones del corazón derivadas de PCC (Meilhac et al., 2004; Lescroart et al., 2010). Los recientes estudios originan un nuevo paradigma para la exploración de la formación de las cámaras cardíacas y los músculos branquioméricos, que está relacionado con la evolución temprana de los vertebrados y al origen de su cabeza (Olson, 2006; Tzahor, 2009; Tzahor y Evans, 2011; Grifone y Kelly, 2007; Sambasivan et al., 2011), como se discutirá más adelante.

### **Orígenes, heterogeneidad y diversidad de las estructuras cardiofaríngeas**

La cabeza de los mamíferos, humanos incluidos, contiene más de 60 músculos (Diogo y Wood, 2012), que controlan los movimientos oculares y permiten la ingestión de alimentos, la respiración y la comunicación facial y vocal (Noden, 1983; Wachtler y Jacob, 1986; Noden y Francis-West, 2006). La cabeza humana incluye al menos siete grupos diferentes de músculos con orígenes embrionarios e historias evolutivas individuales (Romer y Parson, 1977; Wachtler y Jacob, 1986; Harel et al., 2012) (Figura 23). Esta heterogeneidad tiene enormes implicancias en el conocimiento básico y sus aplicaciones clínicas porque los conceptos de anatomía usualmente aceptados, basados principalmente en la función/fisiología del adulto (por ejemplo, músculos esqueléticos vs. cardíacos), no se corresponden con los verdaderos orígenes embrionarios y evolutivos de las estructuras anatómicas. Incluso la clasificación tradicional de los grupos de músculos cefálicos basada en relaciones topográficas enmascara la verdadera heterogeneidad de los orígenes musculares y el destino de los precursores (por ejemplo, el perfil de las moléculas y factores de transcripción que indican la determinación temprana tienen casi tanta heterogeneidad dentro de cada grupo (por ejemplo, los grupos branquial, extra-ocular, y la lengua), como entre ellos (Diogo y Wood, 2012).

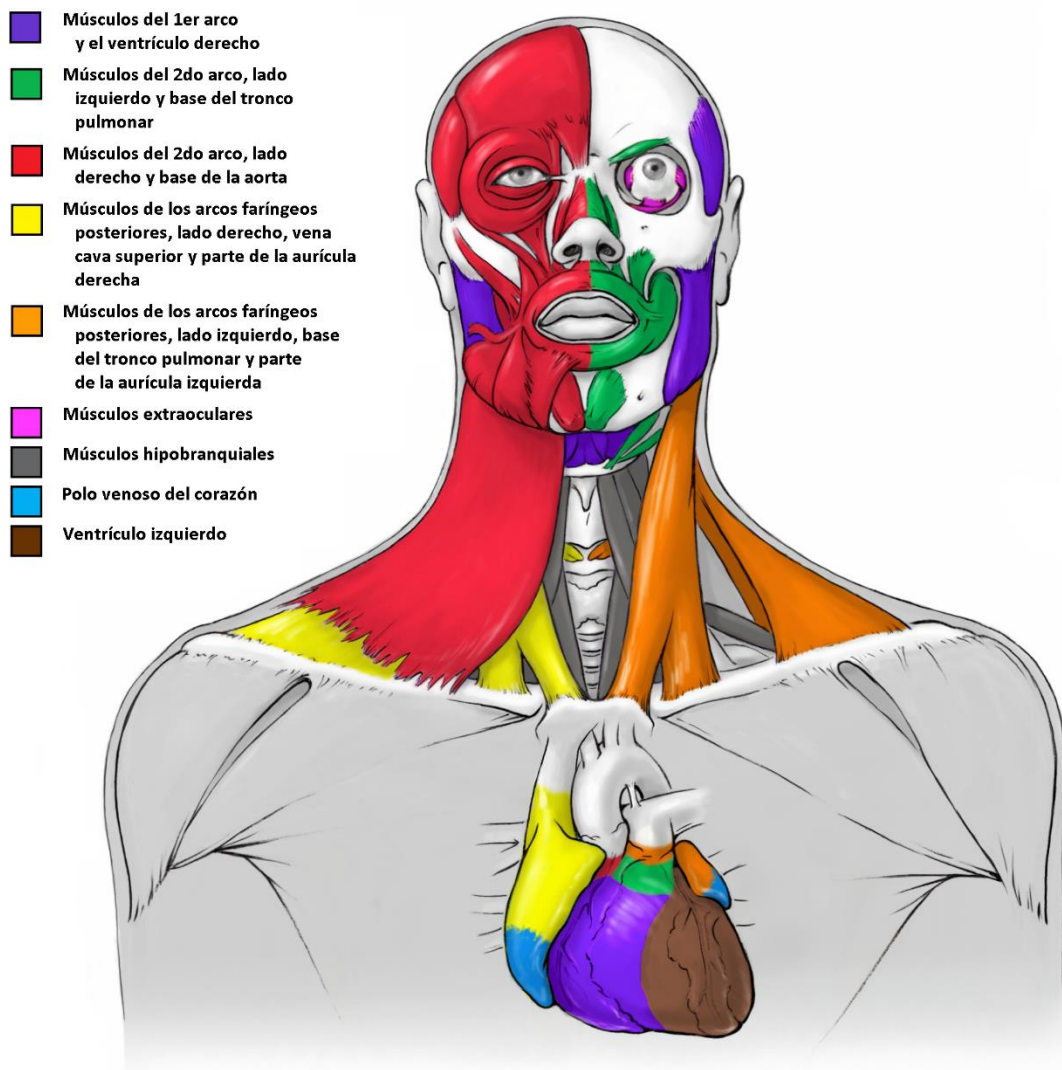


Figura 23: La sorprendente heterogeneidad de la musculatura de la cabeza humana: incluye al menos siete grupos musculares diferentes, todos provenientes del CCF y todos branquioméricos (excepto los músculos hipobranquiales, y tal vez los extraoculares). En el lado izquierdo del cuerpo (parte derecha de la figura) se eliminaron los músculos de la expresión facial para mostrar los músculos de la masticación. Los siete grupos son: 1) músculos del primer arco (o arco mandibular), que incluyen células clonalmente relacionadas con el ventrículo derecho (se muestra en violeta); 2) en la izquierda de la figura (en verde) se muestran los músculos del segundo arco (o arco hioideo), con células relacionadas con el miocardio de la base del tronco pulmonar; 3) en la derecha de la figura (en rojo) se muestran los músculos del segundo arco (o arco hioideo), relacionados con el miocardio de la base de la aorta; 4) en la izquierda de la figura (en naranja) se muestran los músculos de los arcos faríngeos posteriores, incluyendo músculos como el trapecio y esternocleidomastoideo derivados del m. cucullaris, relacionados con la base del tronco pulmonar y parte de la aurícula izquierda; 5) en la derecha de la figura (en amarillo) se muestran los músculos de los arcos faríngeos posteriores, incluyendo músculos como el trapecio y el esternocleidomastoideo derivados del m. cucullaris, relacionados con la vena cava superior y parte de la aurícula derecha; 6) músculos extraoculares (en naranja), que generalmente no se consideran branquioméricos, pero que de acuerdo con estudios embriológicos clásicos, y recientes análisis clonales retrospectivos en ratones, contienen células relacionadas con las de los músculos branquiómicos mandibulares; y 7) músculos hipobranquiales (en gris oscuro), incluyen los de la lengua e infrahioideos que derivan de los somitos y migran hacia la cabeza y el cuello (Edgeworth, 1935; Diogo y Abdala, 2010). El área venosa del corazón se muestra en azul y el ventrículo izquierdo, derivado del PCC, en marrón.

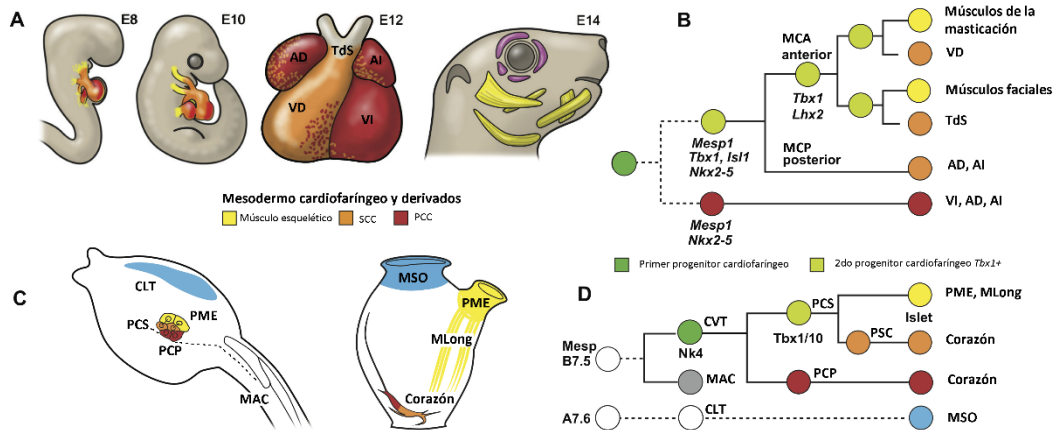
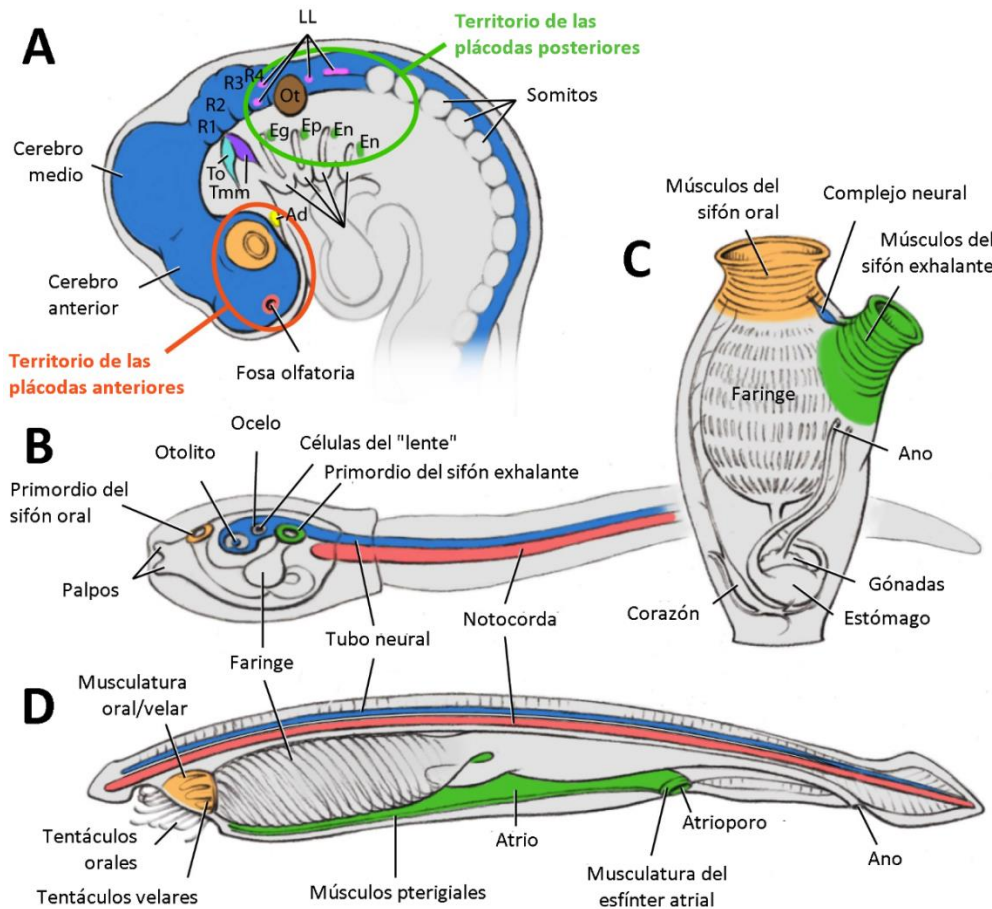


Figura 24: La continuidad evolutiva del Patrón Ontogenético Cardiofaríngeo. A) Embriones de ratón en los días embrionarios (E) 8 y 10, el corazón de ratón de cuatro cámaras en E12 y la cabeza del ratón en E14. En rojo: regiones del corazón derivadas de PCC [ventrículo izquierdo (VI), aurícula izquierda (AI), aurícula derecha (AD)]; en naranja: regiones del corazón derivadas de SCC [ventrículo derecho (VD) y tracto de salida (TdS)]; en amarillo: músculos esqueléticos branquioméricos; en púrpura: músculos extraoculares. B) Árbol de linajes celulares que representa el origen de los compartimentos cardíacos y de los músculos branquioméricos en ratones. Todas las células derivan de los mismos progenitores pancardiofaríngeos que producen el PCC (verde oscuro), los precursores del ventrículo izquierdo y las aurículas, y los segundos progenitores cardiofaríngeos *Tbx1*<sup>+</sup> (verde claro). Las líneas discontinuas indican que el progenitor inicial del PCC / SCC aún no se ha identificado en ratones. En el mesodermo cardiofaríngeo anterior (MCA), las células progenitoras activan *Lhx2*, se renuevan a sí mismas y producen el VD y TdS derivados del SCC, y los músculos branquioméricos del primer y segundo arco (incluyendo los músculos de la masticación y de la expresión facial). C) Precursores cardiofaríngeos en la larva eclosionada de *Ciona intestinalis* (a la izquierda) y sus derivados en el juvenil metamorfoseado (a la derecha). Los precursores cardíacos primarios (PCP, en rojo) y secundarios (PCS, en naranja) forman al corazón (en mezcla rojo-naranja), mientras que los precursores del músculo del sifón exhalante (PME, en amarillo) forman el sifón exhalante y los músculos longitudinales (MLong, en amarillo). Los músculos del sifón oral inhalante (a la derecha: MSO, en azul) derivan de una población heterogénea de células laterales del tronco (a la izquierda: CLT, en azul). El mesodermo cardiofaríngeo es bilateralmente simétrico respecto a la línea media (línea punteada). D) Árbol de linajes celulares que representa la relación clonal y las actividades de los genes de los precursores cardiofaríngeos de *Ciona*. Todas las células derivan de los blastómeros *Mesp*<sup>+</sup>B7.5, que generan los músculos anteriores de la cola (MAC, círculos grises; véase también en C) y las células ventrales del tronco (CVT, círculo verde oscuro). Los últimos progenitores pancardiofaríngeos expresan *Nk4* y se dividen asimétricamente para producir el PCP (círculo rojo) y los PCS secundarios, los progenitores cardiofaríngeos secundarios *Tbx1/10* (PCS secundarios, círculo verde claro). Estos se dividen nuevamente de forma asimétrica para producir precursores secundarios del corazón (PSC, círculo naranja) y precursores del sifón exhalante y los músculos longitudinales (PME y MLong, círculo amarillo). Los MSO surgen de células laterales troncales derivadas de A7.6 (CLT, círculo azul claro).



**Figura 25:** A) Ubicación de las plácodas ectodérmicas en la cabeza de los vertebrados según la hipótesis de Graham y Shimeld (2013) (anterior a la izquierda): plácoda/fosa olfativa (en rojo) en el extremo del cerebro anterior; las plácodas de la lente (en naranja) posteriormente se forman como parte del ojo; la placa adenohipofísea (Ad; en amarillo) es ventral al cerebro anterior; las plácodas del trigémino se forman al lado de la parte anterior del cerebro posterior al nivel de los rombómeros 1 y 2 (R1, R2), siendo el más anterior la plácoda oftálmica (To; en azul claro) y la más posterior la plácoda maxilo-mandibular (Tmm; en púrpura); la plácoda ótica (Ot; en marrón) se forma opuesta al dominio principal del rombencéfalo; las plácodas de la línea lateral (LL; en rosa) se forman anterior y posteriormente a la plácoda ótica; las plácodas epibránquiales (en verde) - geniculada (Eg), petrosa (Ep) y nodosa (En) - se forman como parte de las series faríngeas. En azul oscuro: prosencéfalo, mesencéfalo, R1 (R2, R3, R4) - rombómero 1 (2, 3, 4) y somitos. B) Larva renacuajo de los Urochordata (anterior a la izquierda): la notocorda en rojo y los dos primordios de sifón (en verde y naranja), con supuestas relaciones con los territorios anteriores y posteriores de la plácoda que se muestra en A. C) Urocordado adulto en el que se muestra los primordios de los sifones después de la metamorfosis. D) Cefalocordado adulto en el que se muestran las hipótesis de homología de los músculos urocordado-cefalocordado que se propone en este capítulo. Figuras modificadas de Willey (1894), de Sambasivan et al. (2011) y de Graham y Shimeld (2013).

Mediante estudios de anatomía comparada se identificaron homólogos de muchos músculos branquioméricos propios de amniotas en peces gnatóstomos (es decir, con mandíbulas) como los tiburones, lo que sugiere su origen antiguo (Diogo et al., 2008 a, b) (Figura 26). Los ciclóstomos (mixines y lampreas; Kuraku et al., 1999; Delarbre et al., 2000, 2002; Heimberg et al., 2010) carecen de algunos de estos músculos (por ejemplo, músculos derivados del cucullaris) pero, como algunos condriactios (Selachii y Holocephali), poseen un séptimo grupo adicional de músculos de la cabeza: los músculos epibránquiales, derivados de los somitos anteriores (Ziermann et al., 2014). Por lo tanto, los músculos extraoculares derivados de los somitos

(branquioméricos, hipobranquiales y epibranquiales) formaban partes de la musculatura craneal de los primeros vertebrados (Kusakabe et al., 2011; Adachi y Kuratani, 2012; Adachi et al., 2012; Kuratani et al., 2013) (Figura 26). Es interesante notar que la aparición de grupos heterogéneos de músculos cefálicos en los vertebrados basales coincidió con la aparición del corazón con cámaras (Moorman y Christoffels, 2003; Simoes-Costa et al., 2005) (Figura 26). Esta peculiar correlación sugiere que las dos innovaciones están vinculadas por su origen embrionario común en el campo cardiofaríngeo.

Los estudios indican que determinados músculos branquioméricos fueron cruciales para algunas innovaciones evolutivas, como la aparición del cuello de tetrápodos. Los músculos del cuello de los Amniota, el trapecio y el esternocleidomastoideo (Figura 23, en amarillo), derivan del cucullaris, que es un músculo que se encontró en placodermos fósiles y que probablemente apareció en los primeros gnatóstomos (Matsuoka et al., 2005; Diogo et al., 2008; Kuratani, S. 2013; Trinajstić et al., 2013; Ziermann y Diogo, 2013). Entre los gnatóstomos actuales, algunas de las características anatómicas y de desarrollo del cucullaris se comparten con los músculos branquiómicos y derivados de los somitos (Shearman y Burke, 2009; Kusakabe et al., 2011; Ziermann y Diogo, 2014). Sin embargo, la mayoría de los datos disponibles indican que el cucullaris es un músculo branquiomérico derivado de los arcos faríngeos posteriores, como sugirió Edgeworth (Edgeworth, 1935; Piotrowski y Nusslein-Volhard, 2000; Abdala y Diogo, 2010; Sambasivan et al., 2011; Minchin et al., 2013). En la mayoría de los gnatóstomos, el cucullaris, al igual que otros músculos branquioméricos, está unido a elementos tendinosos y esqueléticos derivados de la cresta neural (Edgeworth, 1935; Piotrowski y Nusslein-Volhard, 2000; Matsuoka et al., 2005; Diogo y Abdala, 2010; Ziermann y Diogo, 2013). Estos hallazgos también respaldan la hipótesis de Gegenbaur que los miembros anteriores, a los que generalmente se une el cucullaris y sus derivados, probablemente se originaron como parte integral de la cabeza (Gegenbaur, 1878; Gillis et al., 2009). Por lo tanto, la historia evolutiva de los músculos derivados cucullaris refleja la importancia de los músculos branquioméricos en favorecer la aparición de innovaciones anatómicas y funcionales durante la evolución de los vertebrados. Ahora se sabe que el lado derecho del grupo del cucullaris, que incluye los músculos trapecio y esternocleidomastoideo de los humanos, está relacionado embriológicamente con la vena cava superior y parte de la aurícula derecha, mientras que el lado izquierdo de este grupo está relacionado embriológicamente con la base del tronco pulmonar y parte de la aurícula izquierda (Figura 23).

### **El diseño embriológico del campo cardiofaríngeo en los Urochordata**

Estudios filogenéticos recientes ubican a los urocordados, y no a los cefalocordados, como el grupo hermano de los vertebrados (Delsuc et al., 2006; Putnam et al., 2008). En base a estos resultados, son los urocordados los que proporcionan información importante para la comprensión del origen de las innovaciones evolutivas de los vertebrados, particularmente desde perspectivas moleculares y embriológicas. Por ejemplo, la Hipótesis de la Nueva Cabeza proponía que la aparición de los músculos branquioméricos se produjo durante el origen de los vertebrados y estaba asociado al cambio de una filtración "pasiva" a modos de alimentación más activos (Gans y Northcutt, 1983; Gans, 1989; Northcutt, 2005; Butler, 2006; ,78,79) y con la aparición de órganos sensoriales derivados de la cresta neural y las plácodas. Sin embargo, estudios recientes han identificado células similares a la cresta neural, a las plácodas y a un CCF en las larvas de la ascidia *Ciona intestinalis*, un tunicado modelo (Figura 24; Figura 25). Por ejemplo, la región del sifón exhalante comparte extensas similitudes con las plácodas óticas de los vertebrados (Mazet y Shimeld, 2005; Mazet et al., 2005; Graham y Shimeld, 2013) (Figura 25), mientras que el primordio del sifón oral expresa genes reguladores implicados en la diferenciación de las plácodas olfatorias y adenohipofiseas de los vertebrados (Christiaen et al., 2005, 2002; Abitua et al., 2012). Estos nuevos descubrimientos sugieren la homología entre los primordios de los sifones de los urocordados y las plácodas de los vertebrados; y también sugieren que mientras alguna plácoda (la profunda, maxilo-mandibular, epibranquial y lente) evolucionaron por diversifica-



ción dentro de vertebrados (3), mientras que otras (la adenohipofisaria, olfatoria y ótica) aparecieron antes de la separación de vertebrados y urocordados (Figura 25; Figura 26).



**Figura 26:** Ubicación en el árbol filogenético de algunas sinapomorfías de Chordata, de acuerdo con nuestros propios datos y revisión de la literatura: 1) Somitos y músculos branquioméricos. 2) Plácodas, células similares a las de la cresta neural y CCF (nótese que aunque entre los invertebrados las pruebas concluyentes de estas características solo se informaron en urocordados, algunos de estos campos pueden haber estado ya presentes en el ancestro de los cordados actuales) que dan lugar al PCC, al SCC, y a los músculos branquioméricos (posiblemente no a todos; por ejemplo, la inclusión de los músculos orales o velares en el CCF podría haberse producido durante la evolución de los vertebrados: ver texto). 3) Cráneo, corazón con cámaras y diferenciación de los músculos somáticos epibranchiales e hipobranchiales. 4) Mandíbulas y diferenciación entre musculatura somática hipaxial y epaxial; miembros pares y músculos de las aletas; aparición del músculo branquiomérico cucullaris. 5) Pérdida de músculos epibranchiales; músculo cucullaris dividido en levatores arcuum branquial (que se inserta en los arcos branquiales) y protractor pectoral (que se inserta en la cintura pectoral), una exaptación que más tarde permitió la aparición del cuello en los tetrápodos. 6) En los sarcopterigios, el protractor pectoral origina a los músculos del cuello de los amniotas, trapecio y esternocleidomastoideo.

Los Ascidiacea y otros urocordados poseen un corazón pulsátil sorprendentemente sofisticado (Figura 24; Figura 25) que comparte varias características con el corazón de los vertebrados, incluyendo marcapasos que producen un ritmo regular y rítmico. El corazón de las ascidias deriva de dos células primordiales en embriones jóvenes. Estas producen cuatro células ventrales del tronco del cuerpo, y migran hacia el endodermo faríngeo (Satou et al., 2004; Davidson et al., 2005; Davidson et al., 2006; Beh et al., 2007; Christiaen et al., 2008, 2010; Ragkousi et al., 2011). Posteriormente se dividen asimétricamente para producir precursores cardíacos mediales y precursores del músculo del sifón exhalante, que migran hacia la región del sifón exhalante (Stolfi et al., 2010; Tolkin y Christiaen, 2012; Wang et al., 2013) (Figura 24; Figura 25). Por lo tanto, las células ventrales del tronco son progenitoras multipotentes, que producen tanto músculos cardíacos y faríngeos siguiendo un patrón clonal que recuerda al observado en ratones (Figura 24). Hay otros paralelismos entre los campos cardiofaríngeos de las ascidias y de los vertebrados en los circuitos génicos reguladores de la diferenciación de los músculos especializados (Figura 24). En las larvas de *Ciona intestinalis*, los precursores del músculo del sifón exhalante se asocian con los precursores de otras estructuras para formar un anillo de células en roseta (Harafuji et al., 2002; Mazet et al., 2005; Mazet y Shimeld, 2005; Stolfi et al., 2010). Estos eventos son similares a la migración en los vertebrados de los precursores de los músculos branquioméricos a los arcos branquiales, y a su asociación con células de cresta neural de la cabeza (Harel et al., 2009; Heude et al., 2010). Es notable que esta secuencia comienza con

cuatro células progenitoras, que surgen independientemente de uno de los cuatro progenitores cardiofaríngeos, siguiendo una secuencia de interacciones reguladoras conservativas en un patrón clonal estereotipado (Wang et al., 2013). Aquí llamamos a esta secuencia clonal de divisiones celulares, de expresión génica y de diferenciación celular como un diseño embriológico cardiofaríngeo (Wang et al., 2013) (Figura 24).

### **El origen de los músculos branquioméricos de los cordados**

Se estudió el origen de los músculos faríngeos de tipo branquiomérico en los primeros cordados utilizando cefalocordados (Figura 25; Figura 26). En cefalocordados, en la boca larval y en las branquias primarias impares se desarrollan cinco grupos de músculos orobranquiales (Goldschmidt, 1905; Yasui et al., 2014). Esta musculatura recuerda anatómicamente a los músculos branquioméricos de los vertebrados, pero desaparece por apoptosis durante la metamorfosis para dar lugar a los músculos orales y del velo de los adultos (Yasui et al., 2014) (Figura 25), que inclusive son más similares a los músculos branquioméricos de los vertebrados adultos. Particularmente, los músculos orales y del velo comparten similitudes anatómicas con los mismos músculos de las lampreas o los mixines (Figura 25), mientras que los músculos pterigiales tienen un patrón de innervación branquiomérico. Gans (1989) reconoció este último punto y señaló que esto podría significar que los músculos branquioméricos probablemente evolucionaron antes del último ancestro común de los vertebrados, a diferencia de la hipótesis original de la Nueva Cabeza (Gans y Northcutt, 1983). Músculos vestigiales aparecen transitoriamente durante la formación de las branquias secundarias en los anfioxos, lo que proporciona evidencia adicional de que las branquias musculares bilaterales y el patrón de segmentación de los músculos branquioméricos ya estaban presentes en el ancestro de los cordados actuales (Sambasivan et al., 2011). Sin embargo, a diferencia de los urocordados y de los vertebrados, los cefalocordados tienen vasos sanguíneos contráctiles bastante difusos y sus músculos branquiales se desarrollan aparentemente independientemente de los homólogos de los vertebrados.

Los músculos de tipo branquiomérico, como los orales, velares y pterigiales de los cefalocordados (Figura 25), probablemente son anteriores al origen de un CCF típico de los urocordados y vertebrados (Figura 26). Los estudios de anatomía comparada sugieren que los músculos pterigiales y orovelares del anfioxo adulto probablemente corresponden a los músculos del sifón exhalante y oral de los urocordados, respectivamente (Figura 25). Los músculos del sifón oral de la ascidia (Figura 25), que controlan los movimientos de la boca en animales posmetamórficos, no se derivan de precursores cardiofaríngeos (Figura 24) (Hirano y Nishida, 1997; Tokuoka et al., 2005; Stolfi et al., 2010). Esto contrasta con los músculos orales anteriores que controlan los movimientos de la boca y particularmente la apertura de las mandíbulas (es decir, los músculos del 1er/arco mandibular) en los gnatóstomos, que son derivados de CCF (Figura 24). Estudios comparativos de cordados basales, incluyendo el famoso fósil *Haikouella*, sugirieron que su serie de arcos branquiales comenzaba con el arco 2do/hioides y que solo durante el comienzo de la evolución de los vertebrados se incorporaron partes del mesodermo anterior a la serie branquial formando un nuevo 1er/arco mandibular, independiente de los genes Hox (Kuratani, 2012; Mallatt, 2008). Por lo tanto, es posible que la incorporación del arco más anterior (mandibular) en esta serie durante la evolución de los vertebrados estuvo acompañada por la integración de los músculos orales y velares asociados al CCF. Este escenario evolutivo implica que los músculos orovelares del anfioxo y los sifones orales de los urocordados pueden ser homólogos a los músculos orovelares de los ciclóstomos y a los músculos mandibulares de los gnatóstomos, lo que podría explicar por qué estos músculos se derivan del CCF solo en vertebrados.

### **El origen Bilaterio de la red cardiofaríngea**

Diogo et al. (2015) propusieron que la presencia de un CCF, con la capacidad de generar tanto músculo cardíaco y esquelético, es probablemente una sinapomorfía de los Olfactores (es

decir, una apomorfía compartida por Urochordata y Vertebrata; Figura 24 y Figura 26). Este argumento plantea la pregunta: ¿las unidades embriológicas, celulares y/o moleculares que forman la red CCF de los Olfactores tienen orígenes evolutivos aún más profundos? Ambulacria (equinodermos y hemicordados) es el grupo hermano de los cordados (Figura 26). Los hemicordados poseen hendiduras branquiales en serie bien definidas y un complejo corazón-riñón ubicado en la parte anterior del cuerpo (proboscide) (Valentine, 2004). En los hemicordados, las aberturas branquiales faríngeas dispuestas en serie tienen músculos asociados de tipo enteropneusto, pero esta musculatura parece ser embriológica, anatómica e histológicamente distinta de la musculatura branquiomérica de los cordados (Yasui et al., 2014). Nuevos estudios de los Ambulacria probarán esta hipótesis.

Entre los animales no deuteróstomos, los nemátodos carecen de un corazón y un sistema circulatorio definido, pero poseen músculos faríngeos que se contraen rítmicamente, exhibiendo una actividad eléctrica similar a los cardiomiocitos mamalianos (Tzahor y Evans, 2011; Grifone y Kelly, 2007; Sambasivan et al., 2011; Olson, 2006; Tzahor, 2009). Las moscas carecen de estructuras anatómicas comparables al aparato faríngeo de los cordados, pero en *Drosophila* los homólogos de Tbx1, Nkx2.5, Isl, Ebf y Mrf / MyoD contribuyen de distintas maneras a la diferenciación del músculo esquelético y/o visceral, tanto en la larva como en el adulto (Boukhatmi et al., 2012; 2014; Crozatier y Vincent, 1999; Enriquez et al., 2012; Mann et al., 2009; Schaub y Frasch, 2013; Schaub et al., 2012). La diversidad de las redes miogénicas que dirigen la identidad y diferenciación muscular en las moscas recuerda a la heterogeneidad de los orígenes y de los programas musculares que ocurren en la cabeza de los vertebrados. Además, en *Drosophila* los músculos larvales viscerales y dorsales se desarrollan a partir del mesodermo cercano al vaso dorsal o corazón de la mosca. Por lo tanto, es concebible que muchas características de la red genética que regula al CCF sean anteriores a la aparición de los cordados y, además, que este circuito regulatorio es anterior al surgimiento de las conocidas jerarquías miogénicas que controlan el desarrollo de los músculos somáticos de los vertebrados.

### Unidades evolutivas cardiofaríngeas

Podemos resumir los argumentos sobre el origen y la diversificación del CCF de la siguiente manera (Figura 26): Los cefalocordados, dotados de hendiduras branquiales en serie heredadas de los antepasados deuteróstomos, ya tenían músculos branquioméricos asociados a las branquias, o al menos músculos similares (Figura 25). El CCF probablemente apareció posteriormente en los Olfactores. Los vertebrados basales desacoplaron la especificación y diferenciación miogénica, aumentando así el número de células progenitoras cardiofaríngeas. Esto facilitó la aparición de las cámaras del corazón mediante la adición progresiva de células progenitoras al tubo cardíaco en desarrollo. También permitió la expansión y diversificación de los músculos branquioméricos, lo que contribuyó a una mayor muscularización del aparato faríngeo esencial para la transición a un estilo de vida predador. Esto último fue posible gracias a la asociación ancestral entre los músculos branquioméricos y las células de ectodermo Dlx + de los Olfactores. El desarrollo de esta interacción permitió la co-evolución de la musculatura branquiomérica con el novedoso esqueleto craneofacial derivado de la cresta neural, combinando los nuevos patrones esqueléticos derivados de la cresta neural con músculos branquioméricos específicos.

Diogo et al. (2015) propusieron que la red genética de los músculos del sífon cardíaco/exhalante del urocordado *Ciona* demuestra el patrón ontogenético básico que subyace a la especificación del CCF de los vertebrados (Wang et al., 2013). Propusieron también tres modos en que este plan se modificó para producir la gran diversidad de patrones cardiofaríngeos en vertebrados: 1) el patrón ontogenético podría diferenciarse en múltiples progenitores embrionarios independientes; 2) cualquier progenitor dado podría auto-renovarse, amplificándose transitoriamente antes de generar precursores musculares cardíacos o branquioméricos diferenciados; y 3) cualquier célula podría migrar y/o ser desplazada pasivamente y reanudar el

desarrollo cardiofaríngeo en diferentes lugares una vez que reciba las señales apropiadas. A diferencia de sus contrapartes en las ascidias, los progenitores cardiofaríngeos de los vertebrados *Tbx1+/Isl1+* permanecen en un estado indeterminado en el que se multiplican para producir precursores cardíacos derivados de SCC. Durante la morfogénesis de la faringe, estos precursores cardíacos surgen secuencialmente para producir cardiomiocitos del ventrículo derecho y del tracto de salida de la sangre. Es concebible que múltiples linajes cardiofaríngeos independientes, producidos en serie, puedan dirigir los destinos de células miogénicas y branquiómicas del mesodermo faríngeo. Esta hipótesis es consistente con la observación de que grupos de músculos cardíacos y branquiómicos están más estrechamente relacionados entre sí que con otros músculos del corazón y la cabeza (Lescroart et al., 2010; Lescroart y Meilhac, 2012; Lescroart et al., 2012). Nuevos experimentos determinarán si el patrón anteroposterior del CCF precede a la segmentación de la región faríngea durante la morfogénesis de los arcos branquiales.

### Conclusiones generales

El CCF es un nuevo paradigma a tener en cuenta, y debe ser considerado junto con la cresta neural y las plácotas craneales al estudiar el origen de la cabeza de los vertebrados. Es importante destacar que los novedosos estudios genéticos comparados, los estudios filogenómicos y embrionarios han evidenciado los profundos orígenes evolutivos del campo cardiofaríngeo, de los músculos branquiómicos, de las plácotas y de las células de la cresta neural. Al igual que los vertebrados, los urocordados tienen un campo cardiofaríngeo que origina a los PCC, SCC y a los músculos branquiómicos; además, aparte de las células similares a las de la cresta neural y plácotas, algunos urocordados pelágicos también tienen cerebros altamente desarrollados (Lacalli y Holland, 1998). Los datos obtenidos después de que Gans y Northcutt emitieran la Hipótesis de la Nueva Cabeza cuestionaron la gran distinción entre vertebrados y otros animales, y muestran que la "nueva" cabeza surgió por medio de la modificación de tejidos, poblaciones celulares y redes genéticas ya existentes, por medio de "retoques" evolutivos. Esta nueva visión respalda la afirmación de Gee (2001) de que la visión convencional de la evolución de los vertebrados (desde ascidiáceos filtradores, sin cerebro, por medio de un aumento progresivo en la complejidad y la aparición de varias estructuras "de novo", sin pérdidas evolutivas o reversiones) es una simplificación excesiva. Estos datos también demuestran la heterogeneidad y complejidad de la historia embrionaria y evolutiva del corazón y la cabeza de los vertebrados, haciendo menos marcada la separación del origen de los músculos de la cabeza y del tronco, de los músculos extraoculares y branquiómicos, y de los músculos cardíacos y esqueléticos. Las estructuras postcraneales de los adultos, considerando al corazón y parte de la musculatura del cuello, incluyen células derivadas del CCF (Figura 23, en colores); recíprocamente, las estructuras cefálicas, como la lengua y los músculos infrahioideos, surgen de primordios somáticos ubicados en el tronco (Figura 23, en gris oscuro). El descubrimiento del CCF proporciona, por lo tanto, una visión más completa y compleja del origen y la evolución temprana de la cabeza de los vertebrados. La disciplina del Evo-Devo ha progresado notablemente en las tres décadas desde la publicación de la Hipótesis de la Nueva Cabeza. Con estos revolucionarios descubrimientos y con los nuevos trabajos que se están desarrollando, podemos esperar que la disciplina avanzará significativamente en un futuro cercano.

### Agradecimientos

Agradezco a todos los coautores del trabajo original en el cual se basa este capítulo (R. G. Kelly, L. Christiaen, M. Levine, J. M. Ziermann, J. L. Molnar, D. M. Noden y E. Tzahor), así como a Henry Gee por invitarnos a participar en el número especial de Nature en el que se publicó ese artículo (Diogo et al., 2015).

# Myxiniformes

## DIAGNOSIS

Un canal semicircular; sin tejido óseo; cráneo formado por un tejido fibroso, que no es cartílago; sin arcualias; abertura nasohipofisiaria terminal y única rodeada por tentáculos; boca rodeada por dos pares de tentáculos; con numerosos poros glandulares a lo largo del cuerpo (de 70 a 200 glándulas; Figura 27); sólo la aleta caudal, sin aleta dorsal; con un canal nasohipofisiario que se abre en la faringe; de cinco a 15 bolsas branquiales, que desembocan internamente a la faringe, y que pueden desembocar al exterior independientemente o confluir en un único canal; ojos atrofiados, subcutáneos en el adulto; aparato pineal ausente o muy reducido; sin metamorfosis; corazón sistémico con cámaras (seno venoso, aurícula y ventrículo); el sistema vagal hace aumentar el ritmo cardíaco (a diferencia del resto de Craniata, en los que lo hace disminuir); cavidad pericárdica conectada al celoma; con corazones suplementarios en las venas cardinales, porta y caudales; hermafroditas, pero sólo un tipo de gónadas es funcional en cada individuo, por lo que no son autofecundantes; isosmóticos; exclusivamente marinos.



Figura 27: Mixynidae (Modificado de Nelson, 2006).

Los Myxiniformes tienen un solo canal semicircular vertical, que contiene dos máculas sensoriales, por lo que posiblemente representa la fusión de dos canales semicirculares (Mazan et al., 2000).

Se los denomina comúnmente como anguilas viscosas por su capacidad de producir grandes cantidades de mucus. Cuando un predador los ataca, el mucus se libera como un líquido viscoso y blanco que se expande y cuagula en contacto con el agua, llenando las branquias del predador al que sofoca o espanta (Zintzen et al., 2011). También lo producen en pequeñas cantidades cuando se alimentan de carcazas, posiblemente para evitar la competencia con otros individuos. Este mucus proteico ha sido estudiado para producir fibras y tejidos tan resistentes como los de seda de arañas (Negishi et al., 2012).

Una especie de mixino (*Eptatretus burgeri*) tiene nódulos cartilaginosos en la cola, ubicados en la parte ventral de la notocorda; los más posteriores rodean a la aorta dorsal. Estos nódulos han sido interpretados como homólogos a los arcos hemales de las vértebras de Gnathostomata (Ota et al., 2011), pero esta interpretación ha sido puesta en duda (Miyashita y Coates, 2015).

Se conoce un solo fósil relacionado indubitablemente con Myxiniformes, *Myxinikela* del Carbonífero superior; algunos paleontólogos utilizan el nombre *Hyperotreti* para referirse a Myxiniformes + *Myxinikela* (por ejemplo, Janvier, 1995). La idea de que los ojos están atrofiados pre-

supone que el ancestro tenía ojos bien desarrollados, lo que se sustenta en el hecho que se supone que *Myxini* los tenía.

Su alimentación es principalmente depredadora, de vermes y crustáceos, pero también carroñeros de restos de vertebrados que caen al fondo marino. En la boca de los Myxiniformes hay una placa dental sobre la lengua que lleva dos series de “dientes” queratinosos, en forma de libro. Los poderosos músculos linguales tiran de la parte media de la placa, haciendo que esta se pliegue y produzca el pinzamiento del alimento, a modo de primitivas mandíbulas (Clark y Summers, 2007). Cuando se alimentan, muchas veces hacen un nudo con el cuerpo para arrancar trozos de carne de las carcasas de animales muertos (ver Figura 28). También tienen un único diente palatino en la parte posterior del techo de la boca que le permite anclarse con más fuerza para tirar de la presa (Clark y Summers, 2007), o sostener la presa viva entre bocados.

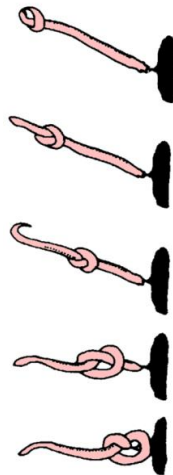


Figura 28: Myxiniformes. Comportamiento de “nudo” para arrancar un pedazo de una presa.

**MYXINIDAE.**— Aproximadamente 60 especies en un único grupo actual, dividido en dos en función de cómo desembocan las aberturas branquiales al exterior: **Myxininae** (las aberturas se reúnen en un solo conducto y desembocan en un poro por cada lado; *Myxine*, *Neomyxine*, *Nemamyxine* y *Notomyxine*) y **Eptatretinae** (las aberturas desembocan independientemente; *Eptatretus*, *Paramyxine* y *Quadratus*). Sin embargo, algunos autores consideran que son cuatro los grupos incluidos (Wisner, 1999).

Habitán aguas frías (de menos de 22 °C) y profundas (hasta al menos los 2 500 m de profundidad), principalmente en las plataformas continentales de casi todo el mundo (Figura 29); son bentónicos y viven enterrados en cuevas del fondo marino, y sus poblaciones pueden llegar a ser muy numerosas. En Argentina se los encuentran en las costas patagónicas.

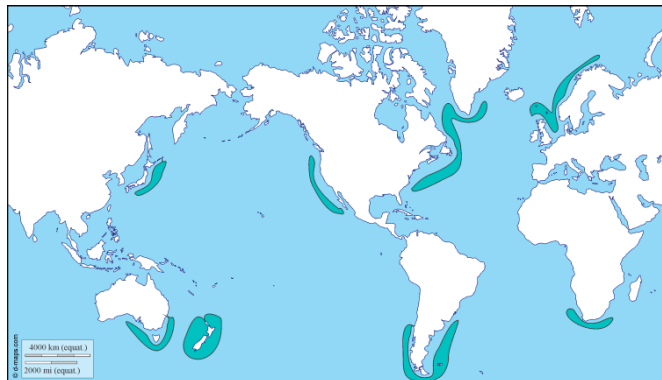


Figura 29: Distribución de Myxiniformes (Redibujado de Hardisty, 1979).

Aunque su biología es relativamente poco conocida, se supone que cumplen un papel crucial en la ecología del bentos marino reciclando nutrientes (Sower et al., 2003). Se conoce muy poco sobre la reproducción y embriología de Myxiniformes (Powell et al., 2005; Ota y Kuratani, 2006), y es relativamente reciente la descripción de sus embriones (Ota et al., 2007).

En Corea y Japón sirven como alimento. Su piel es utilizada en la industria del cuero, por lo que en varias partes del mundo (costas de Asia y de América del Norte) se los pesca activamente (Sower et al., 2003), inclusive hasta el punto de hacer desaparecer poblaciones enteras (McMillan y Wisner, 2004; Powell et al., 2005). La gran producción de mucus que tienen estos animales provoca inconvenientes durante la pesca de otros peces, por lo que son considerados generalmente como una peste.

# Vertebrata

(Petromyzontiformes + Gnathostomata)

---

## DIAGNOSIS

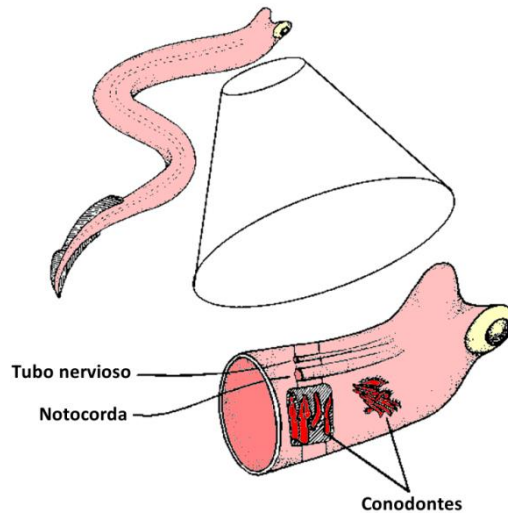
- Presencia de arcualias o sus derivados (vértebras).
- Capacidad fisiológica de formar hueso pericondral en la dermis. Con matriz extracelular esquelética formada por colágeno de tipo II (Zhang et al., 2006).
- Caja craneal con paredes laterales.
- Dos o tres canales semicirculares, cada uno con una ampolla sensitiva.
- Ojos bien desarrollados con musculatura extrínseca.
- Cola asimétrica.
- Con ojo pineal.
- Órganos de la línea lateral en un canal sensorial con neuromastos.
- Con electrorecepción; órganos en ampolla o ampulares, derivados de la plácoda de la línea lateral (Gillis et al., 2012; Baker et al., 2013).
- Con sistema inmune adaptativo, con linfocitos con receptores variables (en Gnathostomata cambia a un sistema de inmunoglobulinas y receptores de linfocitos T) (Müller et al., 2017).
- Sin corazones accesorios.
- Con inervación autonómica del corazón. el sistema vagal hace decrecer el ritmo cardíaco.
- Con válvula espiral (tiflosol) en el intestino.
- Fluidos corporales hiposmóticos en relación con el agua de mar (o isosmóticos por retención de urea, caso de Chondrichthyes); pronefros no persistente en el adulto. con ductos renales colectores en los riñones.
- Con dimorfismo sexual (Benton, 2005).
- Cavidad pericárdica cerrada.
- Características histológicas de la adenohipófisis; composición de aminoácidos del colágeno y de la hemoglobina.

## CONODONTA †

Los conodontes son microfósiles marinos que están distribuidos en todo el mundo. Se diversificaron entre el Cámbrico tardío hasta el Triásico tardío. Este grupo era conocido únicamente por “dientes”, pequeñas espinas o estructuras combinadas de apatita (estructura cristalina de carbonato y fosfato de calcio propia de los tejidos duros de los Vertebrata); sin embargo, la homología de los tejidos calcificados de Conodontata con los de vertebrados ha sido rechazada, y posiblemente se trate de un caso de convergencia (Murdock et al., 2013; Donoghue y Keating, 2014).



Se estudiaron desde hace mucho tiempo por ser fósiles guías (fósiles de amplia distribución que permiten la datación de estratos, debido a que son particulares o exclusivos de una determinada época de la historia geológica). Sin embargo, recién en 1983 se descubrieron impresiones de los animales que contenían estas estructuras (*Clydagnathus*, Briggs et al., 1983), confirmando la presencia de notocorda, miómeros, aletas caudales con radios y ojos sostenidos por cartílago y con musculatura externa (posiblemente también cápsulas óticas; Aldridge et al., 1993). Los elementos de apatita resultaron ser parte de canastas de filtración de estructura compleja (Purnell y Donoghue, 1997; Figura 30), pero también con función masticatoria (Purnell, 1995; Jones et al., 2012).



**Figura 30: Conodontes (Redibujado de Kardong, 1998). Reconstrucción de un Conodontóforo y detalle de la faringe mostrando el aparato conodonto.**

La posición filogenética de Conodonta es todavía incierta. Ha sido interpretado como Phylum (Conodontophora), clase, etc. (Turner et al., 2010); es muy posible que sea polifilético (algunos relacionan a los vertebrados solamente con el grupo Euconodonta; Janvier, 1993). La posesión de cápsulas óticas y óticas son evidencia de que son Craniata, y posiblemente estén relacionados con primitivos Craniata, como los fósiles *Myllokunmingia* (Shu et al., 1999), *Yunnanozoon* y *Haikouella* del Cámbrico inferior (Chen et al., 1995, 1999). Se ha sugerido que son el grupo hermano de Vertebrata, o que son verdaderos Vertebrata (Zimmer, 2000); otros los consideran mucho más evolucionados (Benton, 2005) e inclusive los relacionan directamente con Gnathostomata (Ver Donoghue et al., 2000).

# Petromyzontiformes

## DIAGNOSIS

Canal nasal termina en la parte superior de la cabeza; boca sin tentáculos, pero con numerosos cirros, adaptada a la succión; infundíbulo bucal con un cartílago anular y numerosos dientes córneos; sin hueso en el esqueleto; una o dos aletas dorsales; sin aletas pares (que sí están presentes en *Myopterygii* fósiles); siete bolsas branquiales que se comunican interiormente al acueducto y directamente al exterior; saco naso-hipofiseal conectado únicamente al exterior, no se comunica con la faringe; con válvula espiral en el intestino; ojos bien desarrollados en el adulto; con metamorfosis (larva *Ammocoetes*: filtradora y de agua dulce); con aparato pineal bien desarrollado; tienen el mayor número de cromosomas entre los Vertebrados (hasta 164 y 180) (Robinson y Potter, 1981).

Los Petromyzontiformes tienen elementos esqueléticos cartilagosos pares (arcualias) que rodean a la notocorda; caudalmente, estos elementos se fusionan en una placa que está conectada con los radios de las aletas caudales. Estas arcualias son dorsales a la notocorda y derivan del esclerótomo como las vértebras de Gnathostomata; debido a estas características las arcualias han sido homologadas a los arcos neurales de Gnathostomata (Donoghue y Sansom, 2002; Christ et al., 2004). La homología de las arcualias con los nódulos cartilagosos de Myxiniformes es incierta (Miyashita y Coates, 2015).

Hay 9 especies anádromas (vida marina, pero se reproducen en agua dulce) y parásitas, y las otras 35 especies pasan todo su ciclo de vida en agua dulce (Moser et al., 2015), siendo parásitas 9 y no parásitas 26 (Maitland et al., 2015). La mayoría de las especies no parásitas (hay 23 especies) son derivadas de especies parásitas (de las que hay 18 especies) (Potter et al., 2015).

Los Petromyzontiformes tienen una boca en forma de embudo con la que se adhieren a rocas (el nombre deriva del griego y significa “chupador de piedras”, en relación a fijarse a rocas en torrentes) o peces. Algunas especies son parásitas. El pistón lingual sirve tanto como émbolo para la ventosa, como para raspar la piel del hospedador con “dientes”, haciéndola sangrar para alimentarse. En el hemisferio norte son comunes las especies restringidas a lagos, las cuales generalmente se presentan como pares de especies, de las cuales una es parásita y la otra no. Las especies no parásitas siempre son de agua dulce, y se supone que son derivadas de especies parásitas (Sower y Silver, 2003); por lo general, las especies no parásitas no se alimentan luego de la metamorfosis y tienen dientes romos no adecuados para parasitar. La mayoría de las especies no parásitas son del hemisferio norte.

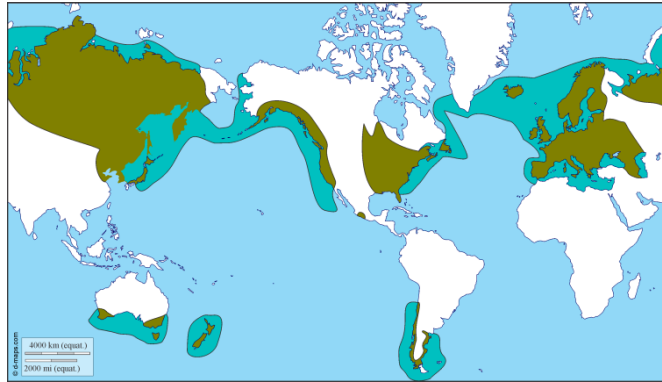


Figura 31: Distribución de Petromyzontiformes (Redibujado de Potter et al., 2015).

Se reconocen de nueve a diez géneros (Janvier, 1997; Froese y Pauly, 2006; Potter et al., 2015), en por lo menos tres grupos: Petromyzontidae es del hemisferio norte y es monofilética (Gil et al., 2003); los otros dos grupos se distribuyen en el hemisferio sur (América del Sur, Australia y Nueva Zelanda) (Figura 31).

El fósil cámbrico *Tullimonstrum* tiene un aparato bucal muy peculiar (proyectado en una prosbosis), y ojos ubicados en el extremo de pedúnculos; ha sido asociado al clado Petromizonti-formes (McCoy et al., 2016). Hay fósiles asociados más directamente con Petromyzontiformes, agrupados en un cuarto grupo (Mayomyzontidae), como *Hardistiella*, *Mayomyzon* y *Pipiscius*, del Carbonífero superior (Janvier, 1995), *Mesomyzon* del Cretácico (Chang et al., 2006) y *Priscomyzon* del Devónico (Gess et al., 2006).

**PETROMYZONTIDAE.**— Aproximadamente 37 a 40 especies reconocidas, de zonas frías del hemisferio norte; anádromos y de agua dulce; con aletas dorsales continuas o contiguas (Figura 32). Gill et al., (2003) reconocen cuatro subgrupos.

**MORDACIIDAE.**— Tres especies de Australia, Tasmania y sur de Chile; anádromos y de agua dulce; aletas dorsales separadas; larva con un divertículo bien desarrollado en el intestino; con 76 cromosomas; parásitas y no parásitas.

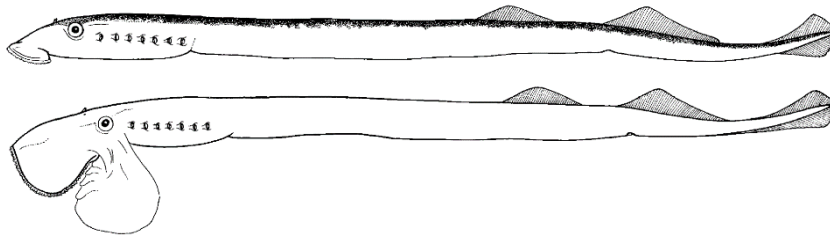


Figura 32: *Geotria australis*, adulto prereproductivo y macho reproductivo (Modificado de Neira, 1984).

**GEOTRIIDAE.**— Una sola especie, *Geotria australis* (Figura 32), de Australia, Tasmania, Nueva Zelanda, Chile y Argentina; con dos divertículos en el intestino de la larva; aleta caudal y la segunda dorsal bien separadas, al igual que las dos dorsales; ejemplares en reproducción con una bolsa gular por detrás del disco oral, más desarrollada en machos (Figura 32), de función desconocida; con hasta 180 cromosomas; parásitas.

Posiblemente las poblaciones argentinas y de Georgias del Sur pertenezcan a una especie diferente ya que se ha señalado que la larva ammocoetes es morfológicamente distinta, y los adultos tienen la cloaca en una posición más posterior que las poblaciones de Chile y de Australasia (Neira et al., 1988; Renaud, 2011).

Esta especie anádroma se encuentra en Argentina (incluyendo Islas Malvinas y Georgias del Sur), pero mucho de lo que se conoce de su biología ha sido estudiado principalmente en Nueva Zelanda y Australia. Los adultos están en el mar durante unos dos años y son parásitos de otros peces; alcanzan tamaños de hasta 50 cm (Potter et al., 1979). Algunos géneros de Petromyzontidae se alimentan principalmente de sangre mientras que otros, incluido *Geotria*, se alimentan de la carne de las especies hospedadoras. Los ojos de *Geotria* están relativamente bien desarrollados y sus retinas tienen más tipos celulares del tipo cono que el resto de Petromyzontiformes (Collin y Trezise, 2004). La migración contra la corriente puede durar 16 meses y la freza se realiza en agua dulce; los adultos dejan de alimentarse en el agua dulce y mueren poco después de la freza (Froese y Pauly, 2006). Las larvas permanecen enterradas en el fondo de ríos, en estado *Ammocoetes*, por más de cuatro años (Potter y Hilliard, 1986). La metamorfosis es regulada por la hormona tiroidea (Youson y Potter, 1979). La migración tiene lugar sobre todo en las noches lluviosas en las que los niveles del agua se incrementan, con temperaturas de entre 12 y 14,5 °C, y en las que hay cubierta extensa de nubes o durante la fase oscura de la luna (Froese y Pauly, 2006).

**DESARROLLO ONTOGÉNICO DE *GEOTRIA AUSTRALIS***  
(según Nani, 1950)

**Estado 1: Ammocoetes.**

Ojos subcutáneos, poco visibles. Dos cavidades, una bucal y otra faríngea. Presentan tentáculos dendriformes. Piel hundida en la región branquial. Aletas indivisas. Cuerpo de 44 a 85 mm de longitud. Se encuentran en ríos patagónicos; raros en Río de la Plata y Paraná. Viven semienterradas en la arena de los ríos, alimentándose por filtración. Pueden permanecer en este estadio por varios años (de tres a siete) antes de comenzar la metamorfosis y la migración al mar.

**Estado 2: Plateia.**

Ojos visibles y grandes. Una sola cavidad, la bucal. Dos aletas dorsales separadas. Conductos branquiales abren al exterior. Sin dientes. Cuerpo de 77 a 86 mm de longitud.

**Estado 3: Macrophthalmia.**

Durante este estadio se desarrollan los dientes (Azpelicueta et al., 2001). Gónadas no desarrolladas completamente. Posiblemente en este estadio migren hacia el mar y comiencen a parasitar peces.

**Estado 4: Velascia.**

Bordes del embudo con papilas y cirros. Cuerpo grande y robusto. Aberturas branquiales en forma de ojales. Individuos sexualmente maduros. Se encuentran en el mar epicontinental argentino, se alimentan por parasitismo. Para reproducirse migran a los ríos.

**Estado 5: Geotria.**

Presentan bolsa gular más desarrollada en los machos. Los dentículos córneos desaparecen. El sistema digestivo está semiatrofiado y posiblemente en los machos los testículos no sean funcionales. Presentes tanto en el mar como en agua dulce.

En algunos lagos patagónicos se encuentran los cinco estados.

# Ostracodermi

## DIAGNOSIS

- Con esqueleto dérmico mineralizado. Primitivamente con hueso acelular (aspidina) y luego celular.
- Se diferencian tubérculos (odontoides) dérmicos con una base de hueso y un capuchón de dentina y esmalte.
- Con armadura ósea en forma de una caja anterior.
- Con escamas o placas en la parte posterior del cuerpo.
- Con bulbos olfatorios conectados por un tracto olfatorio al cerebro y de cerebelo en la parte posterior del encéfalo (estas últimas características comprobadas por impresiones de las partes blandas sobre los escudos dorsales).

Myxiniformes y Petromyzontiformes carecen de esqueleto dérmico, tienen los bulbos olfatorios incorporados a la parte anterior del cerebro y carecen de cerebelo (Pough et al., 2005).

Los grupos fósiles se los encuentra predominantemente en agua dulce. Los odontoides dérmicos posiblemente sean homólogos a los dientes de Gnathostomata (Fraser et al., 2010; Murdock et al., 2013).

El término "Ostracodermi" es utilizado generalmente por los paleontólogos como un grupo informal (no monofilético) que incluye varios linajes fósiles que presentan una armadura dérmica ósea, generalmente como un caparazón anterior (aunque algunas veces la armadura se reduce a pequeños escudos o escamas como en Thelodonti). En esta denominación informal se incluye se incluía a grupos de Gnathostomata fósiles, como Placodermi (Donoghue y Keating, 2014), pero no a los Gnathostomata actuales (Chondrichthyes y Osteichthyes). Por lo tanto, utilizado de esta manera informal, este grupo es indudablemente parafilético (por ese motivo se lo mencionaba entre comillas).

Aquí proponemos redefinir el término Ostracodermi para que el grupo sea monofilético, definiéndolo como todos los grupos más relacionados al *crown group* Gnathostomata que a los Petromyzontiformes (Figura 22). Representa un grupo total que incluye a Gnathostomata, y por lo tanto lo mencionamos sin las comillas. Una redefinición de este tipo, para hacer un grupo monofilético, también ha sido aplicada a términos anteriormente parafiléticos como Osteichthyes y Reptiles. El grupo (nodo) ha sido reconocido en distintas filogenias, pero sin nombrarse como Ostracodermi (por ejemplo ver: Donoghue et al., 2006; Donoghue y Keating, 2014; Nelson et al., 2016).

Los Heterostraci (Pteraspidomorphi) son los primeros vertebrados con un esqueleto dérmico mineralizado; Anaspida y Thelodonti tienen el esqueleto dérmico, pero también presentan intestino diferenciado; Galeaspida tienen el neurocráneo mineralizado; en Osteostraci el neurocráneo está compuesto por hueso celular pericondral, el esqueleto dérmico por hueso acelular, tienen cola heterocerca y aletas pectorales pares (Donoghue y Keating, 2014; Nelson et al., 2016). Sin embargo, es tema de debate las relaciones filogenéticas entre estos grupos, que va-

rían en función de las distintas interpretaciones de la evidencia fósil o del descubrimiento de nuevos especímenes.

### ¿CUÁN HOMÓLOGO ES EL ESQUELETO ENTRE DIFERENTES VERTEBRADOS?

Daniel García López

El esqueleto de los vertebrados ha recibido mucha atención incluso desde antes del desarrollo del concepto de evolución. Este hecho se vio acentuado por el buen potencial de preservación de la mayor parte de los tejidos esqueléticos (a excepción del cartílago) y la propiedad de los mismos de reflejar importantes aspectos funcionales y fisiológicos del animal.

En lo que respecta al origen y evolución temprana de los cuatro Tejidos Esqueléticos Principales (TEP) -es decir, **cartílago**, **dentina**, **esmalte** y **hueso**- existen principalmente dos puntos de vista opuestos referentes a su aparición en los grupos basales de vertebrados. La primera postura establece que, a pesar de que los esqueletos primitivos de vertebrados muestran una amplia variedad de tejidos que son difíciles de clasificar, los tipos principales emergieron tempranamente en la filogenia de vertebrados y, por lo tanto, el espectro completo de tejidos esqueléticos se explica con los TEP. La postura opuesta sugiere que la evolución temprana del esqueleto mineralizado implicó un lapso de plasticidad y “experimentos evolutivos” y que los TEP no emergieron hasta tiempo después (Donoghue et al., 2006).

La información que brindan las formas actuales de vertebrados es crítica en cuanto a la evolución del esqueleto y los TEP. Los “agnatos” actuales, es decir, mixines y lampreas, solo presentan unas pocas estructuras cartilaginosas no mineralizadas. Por otra parte, los vertebrados más basales con tejidos esqueléticos mineralizados -tiburones y peces óseos basales- poseen un esqueleto que, más allá del detalle, es similar al de otros taxones más derivados dentro del grupo. Sin embargo, por su posición filogenética los “agnatos” fósiles se ubican como intermedios entre estos “grados de esquelización”. Estos grupos de la parte baja del Paleozoico presentaban escudos dérmicos cefalotorácicos, sumados a elementos de endoesqueleto. Estos elementos presentaban en algunos casos hueso acelular, mientras que en otro ya se observaba hueso celular asociado a dentina, como antecedente de la aparición del módulo de desarrollo odontoide, expresado en primera instancia asociado al viscerocranium. A partir de la evolución posterior de estructuras como las mandíbulas la adaptación de tejidos esqueléticos surgió en respuesta a nuevas demandas ambientales, utilizando la propiedad de las células esqueléticas primordiales (escleroblastos) de modular sus actividades sintéticas en diferentes caminos de desarrollo.

Esta diversidad temprana en formas fósiles y asociada a un alto grado de homología respecto a grupos actuales ha llevado a varios autores a volcarse por el primer escenario evolutivo, considerando que los TEP pueden identificarse para toda la variación de tejidos que se documentan en vertebrados basales fósiles (Hall, 2005; Donoghue et al., 2006). Entonces, aunque los tiempos de aparición filogenética de diferentes tejidos esqueléticos es discutida aún, se ha concluido que los TEP se establecieron tempranamente en la filogenia de los vertebrados.

### PTERASPIDOMORPHI †

Con dos o tres canales semicirculares; con hueso acelular (aspidina); con armadura ósea de grandes placas articuladas sobre la parte anterior del cuerpo; abertura nasohipofisiaria doble o simple pero comunicada a la faringe; cola hipocerca. Se incluye a Heterostraci, Arandaspida y Astraspida (Figura 22).

Algunos desarrollaron proyecciones laterales del escudo dérmico en forma de alerones (Figura 33), que pueden haber servido para estabilizar la natación. La naturaleza acelular del hueso en este grupo (Nian-Zhong et al., 2006) parece ser una plesiomorfía y no una apomorfía (reversión secundaria) como en algunos peces gnathostomados.

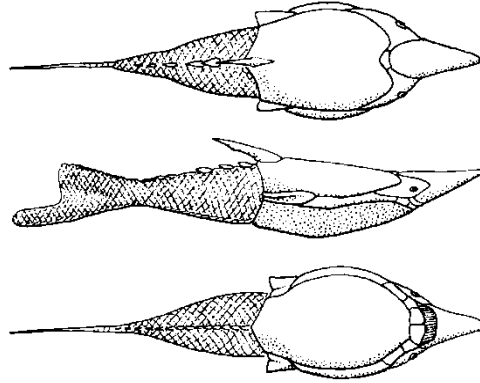


Figura 33: *Pteraspis rostrata* (Pteraspidomorphi) (Redibujado de Pough et al., 1999).

### MYOPTERYGII

Con verdaderas aletas dorsales y anales (con radios y muscularización); aletas pectorales pares con radios y musculatura desarrolladas de una placa lateral que se extiende por detrás de las branquias hasta la región de la cloaca (perdidas en Galeaspida); ojos grandes con musculatura extrínseca; dos canales semicirculares; algunos presentan regiones dérmicas con células óseas (hueso celular pericondral; Donoghue et al., 2006).

Myopterygii incluye a Gnathostomata y también a fósiles como Anaspida †, Galeaspida †, Thelodonti † y Osteostraci † (Figura 22).

Aunque hay fósiles (Anaspida, Thelodonti y Osteostraci) que presentan expansiones laterales en forma de aletas pectorales (inclusive con endoesqueleto; Janvier et al., 2004), éstas no están asociadas a cinturas, como sí lo hacen en Gnathostomata. Los programas genéticos que actúan en el desarrollo de las aletas pares son similares a los de las aletas impares; se postuló que estos mecanismos aparecieron primero en la línea media del cuerpo y que el desarrollo de las aletas pares implicó una aplicación de dichos mecanismos en la placa mesodérmica lateral (Freitas et al., 2006).

El término Cephalaspidomorpha o Monorhina incluía a la mayoría de los representantes de Myopterygii excluyendo a Gnathostomata; por lo tanto, los dos términos se referían a grupos parafiléticos.

**RESUMEN**

- Los Craniata se caracterizan por caracteres claves como la duplicación génica y la aparición de la cresta neural y de las plácodas epidérmicas; también tienen cráneo y cápsulas olfatorias, ópticas y óticas desarrolladas.
- Los Mixiniformes son marinos e isosmóticos; tienen ojos reducidos y glándulas epidérmicas que producen un mucus particular.
- Los Vertebrata tienen arcualias o vértebras, línea lateral, electrorepción y son hiposmóticos.
- Los Petromizontiformes tienen arcualias, son anádromos y tienen una fase larval prolongada.
- Caracteres moleculares apoyan la relación entre los Mixiniformes y Petromizontiformes en un grupo Cyclostomata.
- Los Ostracodermi tienen hueso, y en una secuencia de grupos fósiles aparecen el hueso celular, las aletas pectorales pares, el neurocráneo óseo y la cola heterocerca.

**SISTEMÁTICA**

Craniata  
  Myxiniformes  
  Vertebrata  
    Petromyzontiformes  
    Ostracodermi  
      Myopterygii  
      Gnathostomata

**Literatura recomendada**

- Ax, P. 2003. Multicellular Animals: Order in Nature-System Made by Man (Vol. 3). Springer Science & Business Media.
- Benton, M. J. 2015. Vertebrate palaeontology, 4th ed. WileyBlackwell, Chichester, UK.
- Pough, H.; Janis, C. M. 2018. Vertebrate Life (10<sup>th</sup> ed.). Sinauer Associates/Oxford University Press.
- Hardisty, M. W. 1979. Biology of the Cyclostomes. London: Chapman & Hall.
- Docker, M. F. (Ed.). 2015. Lampreys: Biology, Conservation and Control (Vol. 1). Springer.
- Renaud, C. B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 5. Rome, FAO. 109 pp.



# Gnathostomata

---

(Chondrichthyes + Osteichthyes)

## DIAGNOSIS

### Caracteres craneales:

- Con mandíbulas.
- Con dientes recubiertos por dentina.
- Con trabéculas pares (constituyen la base del cráneo).
- El cráneo está ensanchado anteriormente con una fontanela precerebral.
- Parte posterior alargada que incorpora uno o más arcos neurales.
- Desarrollo de un proceso postorbital que separa el ojo de la musculatura de las mandíbulas.
- Con musculatura intrínseca del ojo para la acomodación del cristalino.
- Las branquias están cubiertas por ectodermo, que contienen rastrillos branquiales (branquispinas) que retienen el paso del alimento a las branquias.
- Los arcos branquiales están compuestos por basibranchial, hipobranchial, ceratobranchial, epibranchial y faringobranchial, de posición interna respecto de las hemibranchias.
- La musculatura hipobranchial permite la inhalación y la alimentación por succión.
- La primera hendidura branchial forma el espiráculo entre los arcos mandibular e hioideo.

### Caracteres anatómicos internos:

- Con vértebras con centros (alrededor de la notocorda) y costillas.
- Con cinturas pares (pectoral y pélvica).
- Con aletas pélvicas pares (Zhu et al., 2012), con aleta anal.
- Adición del cono arterioso en el corazón (entre el ventrículo y la aorta ventral).
- Con un septo horizontal de tejido conectivo que divide a la musculatura del tronco en epaxial (dorsal) e hipaxial (ventral) (Kusakabe y Kuratani, 2005).
- Con dos proteínas actínicas distintas (una específica del músculo estriado y otra del liso) (en grupos anteriores sólo un tipo de actina).
- Con sistema porta-renal.
- Bazo desarrollado.
- Con páncreas con funciones tanto endócrina como exócrina.
- Adultos con mesonefros (o metanefros en Amniotas).
- Las gónadas masculinas están unidas por conductos al ducto excretor.
- Las gónadas femeninas con conductos (oviductos) independientes de los ductos excretorios.
- Con aleta caudal heterocerca.

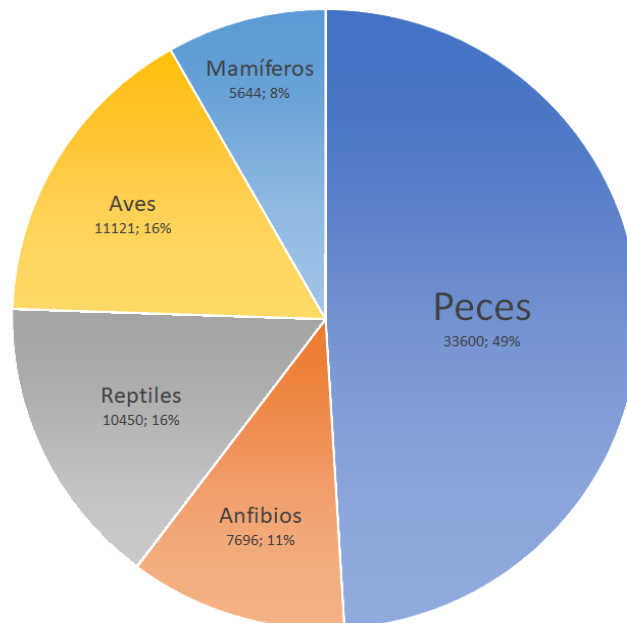
**Caracteres sensoriales:**

- Con nervios mielinizados.
- Con cerebelo.
- Tienen dos tractos olfatorios que se unen a bulbos olfatorios también pares (asociados con sacos nasales y narinas pares).
- Con tres canales semicirculares en el oído interno incluso en Placodermi (Nelson et al., 2016) (adición del canal horizontal, controlado por el gen Hox Otx1; Mazan et al., 2000).
- Presencia de otolitos.
- Las raíces espinales dorsales y ventrales unidas para formar nervios espinales compuestos.
- Hay un patrón cefálico de los canales de la línea lateral conservativo (perdido en anfibios adultos y amniotas).
- La línea lateral del tronco está flanqueada o rodeada por escamas especializadas (ausente en anfibios adultos y amniotas).

**Otros caracteres:**

- Con hueso celular.
- Aparición de un sistema inmune de complemento (Shimeldy Holland, 2000; Nair et al., 2005). Sistema de defensa innato inespecífico con células T y B con receptores variables (Müller et al., 2017).
- Las aletas dorsal y anal están completamente diferenciadas (Mabee et al., 2002).
- Las aletas pélvicas tienen modificaciones para la fecundación interna (cláspers) (Long et al., 2009).
- La aleta caudal es heterocerca.

Hay aproximadamente 68.511 especies de Gnathostomata en total (IUCN, 2017), de las cuales 33600 son de peces, 7696 son de anfibios, 10450 son de reptiles, 11121 son de aves, y 5644 especies son de mamíferos (IUCN, 2017) (Figura 34).



**Figura 34: Número absoluto y proporción (%) de especies de los grandes grupos de Gnathostomata (datos de IUCN, 2017).**

El grupo está compuesto por dos grandes linajes con representantes actuales (*Crown Group*), Chondrichthyes y Osteichthyes; la monofilia del Crown Group nunca fue puesta en duda (Irisarri et al., 2017). Los fósiles Placodermi representan los grupos más basales, formando parte del *Stem Group* de Gnathostomata (Figura 35).

Se ha planteado la hipótesis que la declinación de “Ostracodermi”, que estaba muy diversificado y dominó los mares principalmente en el Silúrico y Devónico, fue provocada por la aparición en el Devónico de Gnathostomata que ganó la competencia evolutiva por ser los principales predadores. Sin embargo, “Ostracodermi” y Gnathostomata convivieron durante 70 millones de años, por lo que es más posible que la desaparición de “Ostracodermi” se haya debido a cambios de hábitat más que a competencia (Janvier, 1995).

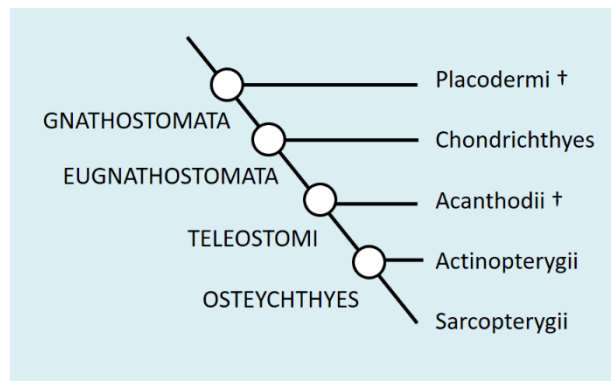


Figura 35: Filogenia de Gnathostomata (basada en Zhu et al., 1999; Nelson et al., 2016).

Las aletas pares han sido señaladas para algunos Myopterygii fósiles: las aletas pectorales aparecen en algunos osteostráceos y las pélvicas (junto a la aleta anal) en algunos thelodóntidos. Por lo tanto, las aletas pares han aparecido antes que las mandíbulas en Gnathostomata. Teniendo en cuenta que muchos Craniata fósiles tienen expansiones laterales pares (“flaps”) (expansiones del escudo cefálico en Osteostraci y Anaspida), se postuló que esos pliegues se podrían haber fragmentado para dar lugar a numerosas aletas (con la ventaja de poder manejarlas independientemente y no como una sola estructura), paso que estaría representado en acantodios; posteriormente, desaparecieron las aletas de la parte media, y quedaron en el resto de los gnatóstomos sólo las de los extremos anterior y posterior (aletas pectorales y pélvicas, respectivamente). Algunos fósiles (como *Myllokunmingia*; Shu et al., 1999) y la expresión de algunos genes reguladores apoyan esta teoría (Tanaka et al., 2002). Esta hipótesis indicaría que los acantodios estarían relacionados al origen de gnatóstomos. Sin embargo, otras hipótesis (Zhu et al., 1999) relacionan a acantodios con Osteichthyes (ver Figura 35).

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. En el caso de Sarcopterygii (que incluye a Tetrapoda), se pierden el pro y mesopterigio (Mabee, 2000), y quedan solamente el metapterigio y una serie de elementos centrales en los que se insertan los radios. En Tetrapoda, el esquema se complica más con la aparición de los dígitos.

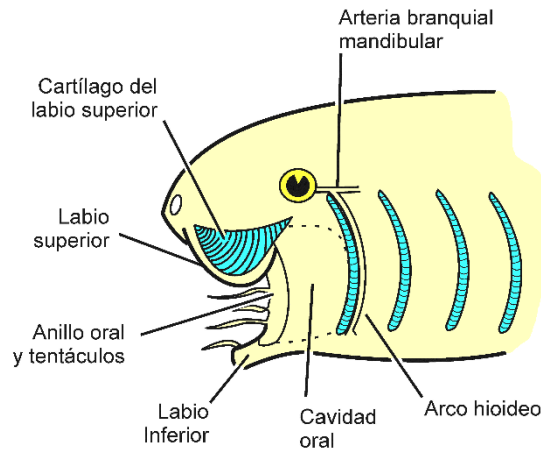


Figura 36: Reconstrucción de la cabeza de un ancestro de Gnathostomata.

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* (ver citas en Manzanares y Nieto, 2003); cuando estos genes se expresan experimentalmente se inhibe la formación de la mandíbula (Crezuet 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 (Crezuet 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).

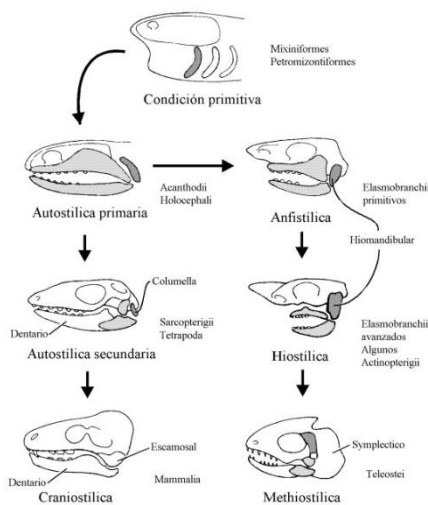


Figura 37: Suspensiones mandibulares en Gnathostomata (basadas en Kardong, 1998). La nueva teoría del origen de mandíbulas propone que en la condición primitiva el primer arco branquial derivaría en el arco hioideo, y que las mandíbulas serían una neoformación anterior a esos arcos.

Generalmente se considera que la suspensión mandibular más primitiva es la autostílica, en la que la mandíbula inferior se une al neurocráneo sin intervención del arco hioideo. La condición autostílica puede ser primaria (cuando hay un cartílago palatoc cuadrado único), y es propia de placodermos, acantodios, holocéfalos y dipnoos (Figura 37); o es 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 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 (*Cobelodus* del Carbonífero, por lo que es posible que ésta sea la más primitiva; Benton, 2005) y algunos actinopterigios. Cuando la mandíbula inferior se une solamente al hiomandibular se denomina suspensión hioestílica, y se la encuentra en algunos elasmobranquios y actinopterigios; una derivación de esta última condición, es la aparición del simpléctico en teleósteos (Figura 33).

## SISTEMÁTICA

### GNATHOSTOMATA

#### PLACODERMI †

#### EUGNATHOSTOMATA

#### CHONDRICHTHYES

#### TELEOSTOMI

#### ACANTHODII †

#### OSTEICHTHYES

### PLACODERMI †

Placodermi incluye a peces fósiles, del Silúrico y Devónico, con armadura cefálica y torácica bien desarrolladas; la armadura torácica forma un anillo alrededor del cuerpo (Goujet y Young, 2004; Apesteguía y Ares, 2010; Nelson et al., 2016); escudo de cabeza generalmente articulado (móvil o no) con el escudo del tronco, mediante una articulación cervical doble; tienen cláspers pélvicos que permiten fertilización interna (Long et al., 2009). También la musculatura mandibular se ubica internamente a las mandíbulas, al contrario del resto de Gnathostomata en los que la musculatura es externa a las mandíbulas (Janvier, 1997). Algunos placodermos alcanzaron tamaños de entre 9 a 10 metros de largo (*Dunkleosteus*) (Arthrodireiformes).

Se ha confirmado que representantes de los dos grupos filogenéticos más importantes de Placodermi (Arthrodira y Pycnodontida) eran vivíparos y sus embriones tenían cordones umbilicales relacionados con la madre (Long et al., 2008; 2009).

La mayoría de los Placodermi no tenían dientes, sino placas dentarias óseas (ver Smith y Johanson, 2003), por lo que se supone que los dientes no aparecieron al mismo tiempo que las mandíbulas (en Gnathostomata) sino posteriormente en el ancestro de Chondrichthyes y Osteichthyes, luego de la divergencia de Placodermi (Kawasaki et al., 2005). Uno de los más antiguos placodermos completos descubiertos *Entelognathus*, es posiblemente uno de los fósiles más importantes encontrados en el siglo pasado (Long, 2016). *Entelognathus* tenía un complejo conjunto de huesos que forman la mandíbula inferior (dentario e infradentario) y la mandíbula superior formada por el premaxilar y maxilar. Este patrón de mandíbula es típico de los primeros Osteichthyes y muchos Tetrapoda. *Entelognathus* es considerado como el más derivado de todos los placodermos (Long, 2016). Rücklin et al. (2012) estudiando una serie de desarrollo de *Compagopiscis croucheri* (Arthrodira) encontraron que las mandíbulas de Placodermi están compuestas de distintos cartílagos y osificaciones gnatales y un elemento dérmico en la mandíbula inferior (la osificación gnatale es un compuesto de dientes distintos que se desarrollaron sucesivamente, comparables a las familias de dientes y están compuestos de dentina y hueso). Esta evidencia indica que *Compa-*

*gopiscis* y otros artrodires poseían dientes, pero éstos no evolucionaron de forma convergente entre los grupos actuales y extintos de los primeros vertebrados, sino más bien, los dientes evolucionaron dentro del linaje de Gnathostomata poco después del origen de las mandíbulas.

Se ha sugerido que Placodermi podría ser el grupo hermano de Chondrichthyes (por compartir características de la musculatura extrínseca del ojo y, posiblemente, los cláspers pélvicos), o de Osteichthyes (por compartir la presencia del parasfenoides en el paladar).

El consenso actual es que representa el grupo más basal de Gnathostomata (Janvier, 1997; Goujet y Young, 2004; Carr et al., 2009; Long et al., 2015; Nelson et al., 2016), hermano de todo el resto de Gnathostomata (Eugnathostomata, incluyendo Chondrichthyes, †Acanthodii, y Osteichthyes). Sin embargo, un trabajo reciente (Qiao et al., 2016) mediante estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos, presenta una hipótesis alternativa y controversial, en la que los placodermos son parafiléticos; que “acantodios” es un grupo parafilético de condriictios, que *Entelognathus* es un gnathostomado basal, y que el linaje *Guiyu* (*Guiyu*, *Psarolepis* y *Achoania*) se agrupa con los sarcopterygios basales.

## EUGNATHOSTOMATA

Este grupo incluye a Chondrichthyes (tiburones y rayas) y a Teleostomi (Acanthodii fósiles, y Osteichthyes, incluyendo todos Tetrápodos) (Nelson et al., 2016).

## TELEOSTOMI

Osteichthyes está relacionado con los Acanthodii del Silúrico (Lauder y Liem, 1983), formando el grupo **Teleostomi** (grupo hermano de Chondrichthyes), debido a la presencia de escamas óseas planas (no placoides como Chondrichthyes), quijada formada por premaxilar y maxilar, dientes con dentina y que se insertan en huesos dermales de la mandíbula, aletas con radios blandos dérmicos (lepidotricos), esqueleto osificado (al menos en parte), aparato opercular con radios branquiostegos, presencia de 3 otolitos en el oído interno (Nelson et al., 2016), y numerosos caracteres del cráneo, mandíbulas y esqueleto postcraneal (Arratia y Schultze, 1991; Arratia et al., 2001). Sin embargo, la posición filogenética de Acanthodii ha sido discutida, habiéndose también relacionado con el origen de los gnatóstomos (Benton, 2015), con placodermos o con condriictios (Qiao et al., 2016), o inclusive como un grupo parafilético (ver Nelson et al., 2016) o polifilético (Benton, 2015).

Los Acanthodii (Figura 38; fósiles del Ordovícico al Pérmico) se caracterizan por presentar series de espinas dérmicas delante de todas las aletas. Tienen pequeñas escamas que crecen en capas; huesos dérmicos y pericondrales (pero no endocondrales); mandíbula superior formada por premaxilar, maxilar, palatocuadrado; aleta caudal heterocerca. Los ojos grandes podrían indicar que se alimentaban en aguas profundas; se encontraron tanto en ambientes marinos como de agua dulce.

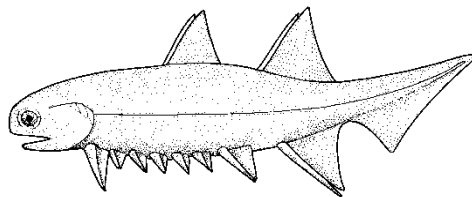


Figura 38: Acanthodii.

# Zoogeografía de los peces marinos

**Roberto C. Menni**

**Universidad Nacional de La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina.**

## **I. Introducción**

La distribución y ecología de los peces marinos de la Argentina, están claramente relacionadas con las dos provincias zoogeográficas que se reconocen en el Atlántico Suroccidental. Son la Provincia Magallánica al Sur, que corresponde a la costa de Patagonia (y continúa sobre la costa chilena del Pacífico), y la Provincia Argentina, al Norte, con el límite entre ellas hacia los 42°S, abriéndose hacia fuera de la costa en dirección NNE (Figura). Los nombres de las provincias provienen de la malacología y ya estaban establecidos a fines del siglo XIX. La gran mayoría de autores locales y los extranjeros mejor familiarizados con la fauna local han usado este esquema. En este nivel, la distribución de los peces coincide en gran parte con la de otros organismos, en particular con la de moluscos, crustáceos y equinodermos.

Para la Provincia Argentina se han usado también los nombres Provincia templada del Atlántico occidental y Sudamericana Oriental. En el Atlántico, la Provincia Magallánica incluye sólo el Distrito Patagónico, y abarca toda la plataforma argentina al sur de los 43°S, incluyendo las aguas alrededor de las Islas Malvinas y el Banco Burdwood y continúa a profundidades del talud hasta aproximadamente la latitud del Río de la Plata y aún algo más al norte según las condiciones oceanográficas. La Provincia Argentina se extiende desde el límite mencionado hasta Río de Janeiro, en Brasil, a los 23°S. Incluye una sección Norte, el Distrito Surbrasileño, y una Sur, el Distrito Bonaerense. El límite entre ellos se ha situado entre los 30° y 34°S.

La definición de las provincias es facilitada por el carácter templado frío (subantártico) de las aguas magallánicas, y el templado cálido (subtropical), de las de la Provincia Argentina, correspondientes respectivamente a las corrientes de Malvinas y de Brasil. Las especies pueden, y son, caracterizadas según su pertenencia a estas provincias y distritos, de manera que los adjetivos “magallánica” o “bonaerense”, implican información inmediata sobre el organismo tratado, en particular sobre rangos de temperatura, salinidad, profundidad y características biológicas.

Los principales patrones de distribución de los peces marinos de la Argentina están bien establecidos, y los trabajos recientes han detallado el comportamiento de muchas especies y la presencia de comunidades bien caracterizadas, sin afectar el patrón general, del que se conocen varios de los factores ecológicos que lo motivan. Numerosos datos se han analizado con criterios modernos y son consistentes con el esquema zoogeográfico, pero no se han realizado análisis de endemismos. Sí se dispone de muchos trabajos orientados ecológicamente a la determinación de unidades menores, consideradas asociaciones o comunidades, que muestran buena concordancia con el esquema general. La biología pesquera contribuye con macropatrones y detalles de distribución y de las variaciones estacionales de los desplazamientos de las especies. Las variaciones de la diversidad en tiempo y espacio también se han estudiado.

Asociaciones de vertebrados marinos similares a las de la Provincia Argentina se han hallado en el Mioceno, pero semejantes a las de la Provincia Magallánica no antes del Pleistoceno.

En un modelo reciente de la zoogeografía marina, el área correspondiente a la Argentina comprende las Provincias Tierra del Fuego, Argentina Sur e Islas Malvinas de la Región Sudamericana (en el grupo de regiones de aguas templado frías y polares del hemisferio sur), pero se indica que no hay provincialidad en los peces. La Provincia Argentina de la Región Atlántico Occidental se extendería de Santa Catarina en Brasil hasta la Península Valdés (en el grupo de regiones de aguas cálidas).



Figura 39: División zoogeográfica del litoral sudamericano (Según López, 1963).

## II. Provincia Magallánica

La fauna magallánica ocupa la plataforma patagónica y parte del talud continental hasta la latitud del Río de La Plata o algo más al Norte. Tradicionalmente se considera que son típicas de la Provincia Magallánica las especies locales de las familias Nototheniidae y Zoarcidae. El único zoarcido conocido de Brasil es una especie magallánica común, *Iluocoetes fimbriatus*, que alcanza Rio Grande do Sul. Son magallánicas la merluza *Merluccius hubsii*, los abadejos del género *Genypterus* y la merluza negra *Dissostichus eleginoides*, que son de importancia económica. Más costeros son la sardina fueguina *Sprattus fuegensis* y el róbalo *Eleginops maclovinus*.

Algunos autores consideran que hay dos secciones del Distrito Patagónico, con el límite en Cabo Blanco y varios trabajos muestran que es posible diferenciar grupos ecológicos o asociaciones, (grupos de especies que tienden a estar juntas porque tienen preferencias de hábitat similares o porque interactúan biológicamente), con sus propios rangos de temperatura y profundidad. Considerando los peces en conjunto (condrictios + osteíctios) del área geográfica de la provincia, excepto parte de la plataforma frente al Golfo San Jorge, se identifican una asociación de Fauna Magallánica Principal y otra de Especies de amplia distribución, que alcanza latitudes más septentrionales, especialmente a favor de condiciones favorables en la plataforma profunda y el talud. La Fauna Magallánica Principal no se encuentra en la parte meridional del Distrito Bonaerense, en la que se identificaron una Fauna Bonaerense estricta, que sólo se distribuye en



esa zona y la de amplia distribución ya mencionada. La Fauna Magallánica Principal de encontró a profundidades de 51 a 941 m y temperaturas del agua de 2.3 a 8 °C. La Fauna de amplia distribución a profundidades de 22 a 941 m y temperaturas de agua de fondo 2.3 a 10.5 °C. No mencionamos la distribución de algunas especies raras ni los grupos de peces de profundidad. Se ha mostrado que estas asociaciones persisten en el tiempo con composiciones específicas semejantes. Según numerosos datos, son especies magallánicas las rayas *Bathyrāja griseocauda*, *B. scaphiops*, *B. macloviana*, *B. magellanica*, *B. multispinis*, *Bathyrāja papilionifera*, *B. albomaculata* y los osteíctios *Micromesistius australis*, *Merluccius australis*, *Macrourus holotrachys*, *Dissostichus eleginoides*, *Sprattus fuegensis* y *Eleginops maclovinus*.

También lo son las rayas *Bathyrāja brachyurops*, *Amblyrāja doellojuradoi* y *Zearaja flavirostris*, especies que tienen una distribución más amplia, llegando al Distrito Bonaerense, y la última al Sur de Brasil. También es magallánico el tiburón *Schroederichthys bivius*.

La Fauna magallánica de amplia distribución incluye a los condríctios *Squalus acanthias*, *Bathyrāja brachyurops*, *Zearaja flavirostris*, *Bathyrāja macloviana*, *Schroederichthys bivius* y a los osteíctios *Congiopodus peruvianus*, *Merluccius hubbsi*, *Genypterus blacodes*, *Salilota australis*, *Macruronus magellanicus*, *Cottoperca gobio*, *Schedophylus griseolineatus* y *Patagonotothen ramsayi*. Estas especies se distribuyen, con menor abundancia, en áreas de la Fauna Bonaerense.

El análisis de muestreos de condríctios que abarcan en latitud las dos provincias consideradas, muestra como especies exclusivas de la Provincia Magallánica a cuatro de las especies de rayas citadas más arriba, más *Amblyrāja doellojuradoi* y *Dipturus trachydermus* y el tiburón *Schroederichthys bivius*.

Dentro de la provincia los condríctios muestran dos asociaciones principales. Una ocupa aguas de la plataforma argentina y algunas estaciones alrededor de las Islas Malvinas y sobre el Banco Burdwood y son especies exclusivas (respecto a otras dos áreas dentro de la provincia) *Carcharhinus signatus*, una especie de *Squalus*, *Mustelus canis*, *M. schmitti*, *Discopyge tschudii*, una especie de *Myliobatis* y *Sympterygia bonapartei*. Otra área, al Este de la anterior, abarca aguas profundas a lo largo del talud y alrededor de las Malvinas con sólo tres especies exclusivas, *Bathyrāja papilionifera*, *Dipturus trachydermus* y *Lamna nasus* y comparte diez especies con el área anterior. *Bathyrāja albomaculata*, *B. macloviana* y una especie de *Squalus* forman una tercera asociación presente en las tres áreas. Las especies compartidas, pero con diferentes abundancias en cada asociación, indican una segregación por profundidad.

### III. Provincia Argentina

La Provincia Argentina o Provincia Templada del Atlántico Suroccidental corresponde a la plataforma y parte del talud desde Río de Janeiro hasta aproximadamente Península Valdés. En 2010 se analizó la distribución de los condríctios considerando por primera vez datos que cubren todo el rango latitudinal de la provincia. Aunque no se dispuso de muchas estaciones costeras en la parte brasileña, los resultados confirman la presencia continua de una fauna templada cálida a lo largo de la costa sur de Brasil, Uruguay y el norte de Argentina, con dieciséis especies exclusivas (que se hallaron en solo una y no en las demás áreas resultantes del método utilizado): *Atlantoraja castelnaui*, *A. cyclophora*, *A. platana*, *Carcharhinus plumbeus*, *Dasyatis sayi*, *Gymnura altavela*, *Galeorhinus galeus*, *Heptrancias perlo*, *Myliobatis freminvillei*, *Notorynchus cepedianus*, *Pseudobatos horkelii*, *Scyliorhinus haeckeli*, *Squaliolus laticaudus* y *Sphyrna lewini*.

Aunque hay mucha información disponible, las diferencias entre los distritos Bonaerense y Surbrasileño aún no se han establecido con claridad y se han propuesto como límites la boca del Río de la Plata y los 34°S. Frente a la costa uruguaya o el sur de Brasil está el límite de distribución de muchos grupos de peces de aguas cálidas, a saber: *Ginglymostomatidae*, (condríctios) y *Elopidae*, *Albulidae*, *Muraenidae*, *Argentinidae*, *Antennariidae*, *Ogcocephalidae*, *Bregmacerothidae*, *Belonidae*, *Holocentridae*, *Lophotidae*, *Peristediidae*, *Centropomidae*, *Grammistidae*, *Lutjanidae*, *Pempheridae*, *Ephippiidae*, *Chaetodontidae*, *Opisthognathidae* y *Callionymidae* y *Pomacanthidae* (osteíctios).

La fauna del Distrito Bonaerense es bien conocida. Se han identificado varias asociaciones, que en parte confirman el esquema zoogeográfico general y por otra indican la presencia de movimientos y reagrupamientos de las especies.

Según varios autores, componen la Fauna Bonaerense los condríctios *Galeorhinus galeus*, *Atlantoraja castelnaui*, *A. platana*, *Squatina argentina*, *Myliobatis goodei*, y los osteéctios *Cheilodactylus bergi*, *Prionotus nudigula*, *Triathalassotia argentina*, *Porichthys porosissimus*, *Trachurus lathami*, *Cynoscion guatucupa*, *Micropogonias furnieri*, *Pseudopercis semifasciata*, *Conger orbignyanus*, *Pagrus pagrus*, *Percophis brasiliensis*, *Zenopsis conchifer*, *Austroatherina smitti*, *Thirsytops lepidopodea*, *Oncopterus darwini* y *Paralichthys isosceles*.

En la parte Sur del Distrito Bonaerense se han distinguido dos asociaciones, una Fauna Bonaerense y una Fauna Mixta de la Plataforma Interna. La primera ocupó estaciones desde el Sur de la Provincia de Buenos Aires hasta algo al Sur de Península Valdés, con profundidades de 22 a 67 m y temperaturas de 8,7 a 11 °C. La segunda ocupó también una serie de estaciones en una franja al Este de la anterior (ambas orientadas de SW a NE), a profundidades de 84 a 105 m con temperaturas de 5 a 8 °C. En tanto la primera ocupó sólo el primer grupo de estaciones, la segunda ocupó la primera serie en un 71,4 a 100%, y la segunda serie de 11,1 a 25%. Estas asociaciones, así como las magallánicas, se han observado consistentemente con datos de varios cruceros.

La composición específica de la Fauna Bonaerense es la indicada más arriba. La Fauna mixta de la Plataforma Interna comprende especies más eurióticas, incluyendo bonaerenses (B), bonaerenses de mayor distribución meridional (MDM), magallánicas (M) o de más amplia distribución (AD). Son *Squalus acanthias*, *Polyprion americanus*, *Galeorhinus galeus* (AD), *Xystreuris rasile*, *Rioraja agassizi*, *Myliobatis goodei*, *Squatina argentina*, *Mustelus schmitti*, *Acanthistius patachonicus*, *Atlantoraja cyclophora*, *Pseudopercis semifasciata*, *Percophis brasiliensis* y *Cheilodactylus bergi* (B), *Paralichthys patachonicus*, *Discopyge tschudii*, *Callorhynchus callorhynchus*, *Serirolella punctata* (M), *Parona signata*, *Stromateus brasiliensis* y *Engraulis anchoita* (MDM).

La información brasileña muestra que serían exclusivas del distrito Surbrasileño las siguientes especies: *Cathorops agassizi*, *Genidens planifrons* (Ariidae), *Triathalassotia lambaloti* (Batrachoididae), *Membras dissimilis*, *Odontesthes bicudo*, *O. iguapensis*, *O. ledae*, *O. piquava* (Atherinopsidae), *Pontinus corallinus* (Scorpaenidae), *Lonchophistus meadi*, *Opistognathus brasiliensis* (Opistognathidae), *Parablennius pilicornis* (Blennidae), *Sphyrna tome* (Sphyrnaeidae) y *Pseudopercis númida* (Pinguipedidae).

Independientemente de los distritos, los datos de distribución muestran agrupaciones consistentes con otros datos biológicos y poblacionales. En los batoideos se han reconocido asociaciones de especies bonaerenses, brasileñas, del Norte de Brasil y un grupo de profundidad. Hay especies que se mueven estacionalmente o de acuerdo a condiciones oceanográficas particulares. Por ejemplo, se consideran inmigrantes al Distrito Bonaerense desde el Norte a los batoideos *Pseudobatos horkelii*, *Bathytoshia centroura*, *Pristis pectinata*, *Narcine brasiliensis*, *Atlantoraja cyclophora* y *Mobula hypostoma*. También *Atlantoraja platana*, *Gymnura altavela*, *Carcharhinus plumbeus* y *Mustelus canis* son especies que ocasionalmente o estacionalmente alcanzan la Argentina. En cambio, los condríctios *Rhizoprionodon porosus*, *Sphyrna lewini*, *Pteroplatytrygon violácea* y *Mobula birostris*, no pasan del Sur de Uruguay. *Benthobatis krefftii*, *Gurgesiella dorsalis*, *D. mennii* y *Rajella sadowskii* se distribuyen entre las latitudes del Distrito Sur Brasileño, pero a profundidades fuera de la plataforma.

#### IV. Factores ambientales

Numerosos trabajos muestran con considerable detalle la relación entre la temperatura, la profundidad y la salinidad con la composición de las asociaciones o comunidades de peces identificadas en los distritos Patagónico y Bonaerense. En el área total considerada para los condríctios, la combinación de latitud y profundidad muestra el mayor coeficiente de correlación con la distribución de las especies. En la Provincia Magallánica en particular, la profundidad y la tem-

peratura del agua de fondo tuvieron la correlación más elevada con la composición específica. Coeficientes menores se obtuvieron para la salinidad, latitud y longitud.

Especies magallánicas y argentinas que se encuentran a profundidades similares, se segregan por la temperatura. La fauna magallánica está restringida a temperaturas más bajas y sus especies se segregan por la profundidad.

Un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), muestra los dos ejes más importantes en la segregación de las faunas de condriktios de las provincias Argentina y Magallánica. La temperatura y la latitud están significativamente relacionadas con el primer eje y la profundidad y longitud con el segundo.

# Chondrichthyes

(Elasmobranchii + Holocephali)

## DIAGNOSIS

- 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).
- Con escamas placoides.
- Ausencia de suturas craneales en formas actuales.
- Dientes generalmente no fusionados a las quijadas y se reemplazan en serie (modificados en placas en Holocephali).
- Con cartílagos labiales (más desarrollados en Chimaeriformes, y menos en Elasmobranchii; Lund y Grogan, 1997).
- Aletas de base ancha con radios blandos no segmentados de origen epidérmico (ceratotricos)
- Aberturas nasales simples (imperfectamente divididas por válvulas) y más o menos ventrales.
- Mandíbula superior formada por el palatocadrado
- Machos con clásperes pélvicos que favorecen la fecundación interna (aunque es posible que también los presenten los Placodermi fósiles)
- Embriones encapsulados en membrana coriácea; con altas concentraciones de urea y óxido de trimetil-amina en sangre (que es un metabolito del amoníaco) que eleva la presión osmótica del medio interno.

Otras características incluyen: canal endolinfático presente; válvula espiral en el intestino bien desarrollada.; sin vejiga gaseosa ni pulmones; fertilización interna (con los mayores períodos de gestación entre los vertebrados, de hasta dos años); ovíparos o vivíparos (con desarrollo o no de placenta); es probable que la viviparidad sea el modo más primitivo en condriictios (Grogan y Lund, 2005; Musick y Ellis, 2005).

## SISTEMÁTICA

### GNATHOSTOMATA

#### CHONDRICHTHYES

CLADOSELACHIMORPHA †

CTENACANTHIMORPHA †

XENACANTHIMORPHA †

HOLOCEPHALI

HOLOCEPHALIMORPHA

### CHIMAERIFORMES

CALLORHINCHIDAE

RHINOCHEMAERIDAE

CHIMAERIDAE

ELASMOBRANCHII

SELACHII

GALEOMORPHI

HETERODONTIFORMES	ETMOPTERIDAE
HETERODONTIDAE	SOMNIOSIDAE
ORECTOLOBIFORMES	OXYNOTIDAE
PARASCYLLIIDAE	DALATIIDAE
BRACHAELURIDAE	SQUALIDAE
ORECTOLOBIDAE	SQUATINIDA
HEMISCYLLIIDAE	ECHINORHINIFORMES
GINGLYMOSTOMATIDAE	ECHINORHINIDAE
STEGOSTOMATIDAE	SQUATINIFORMES
RHINCODONTIDAE	SQUATINIDAE
LAMNIFORMES	PRISTIOPHORIFORMES
MITSUKURINIDAE	PRISTIOPHORIDAE
ODONTASPIDIDAE	BATOMORPHI
PSEUDOCARCHARIIDAE	TORPEDINIFORMES
ALOPIIDAE	TORPEDINIDAE
MEGACHASMIDAE	NARCINIDAE
CETORHINIDAE	RAJIFORMES
LAMNIDAE	RAJIDAE
CARCHARINIFORMES	PRISTIFORMES
SCYLIORHINIDAE	“RHINOBATIDAE”
PROSCYLLIIDAE	RHINIDAE
PSEUDOTRIAKIDAE	RHYNCHOBATIDAE
LEPTOCHARIIDAE	PRISTIDAE
TRIAKIDAE	MYLIOBATIFORMES
HEMIGALEIDAE	PLATYRHINIDAE
CARCHARHINIDAE	ZANOBATIDAE
SPHYRNIDAE	PLESIOBATIDAE
SQUALOMORPHI	UROLOPHIDAE
HEXANCHIDA	HEXATRYGONIDAE
HEXANCHIFORMES	DASYATIDAE
CHLAMYDOSELACHIDAE	POTAMOTRYGONIDAE
HEXANCHIDAE	GYMNURIDAE
SQUALIDA	UROTRYGONIDAE
SQUALIFORMES	MYLIOBATIDAE
CENTROPHORIDAE	

Existe un consenso general sobre la monofilia de este grupo, que se basa, entre otros caracteres, en la calcificación prismática del endoesqueleto y los cláspers pélvicos (Grogan y Lund, 2004) y datos moleculares (Arnason et al., 2001; Mallatt y Winchell, 2007). El hecho de que el osteíctio *Latimeria* tenga elevadas concentraciones de urea en sangre, similar a Chondrichthyes, junto con algunos caracteres de la suspensión mandibular, ha sustentado una hipótesis (actualmente descartada) sobre la estrecha relación filogenética de estos dos grupos (ver Arnason et al., 2001; Ditrich, 2007).

Hay numerosos fósiles de Chondrichthyes; *Cladoselache*, del Devónico tardío, es considerado generalmente como el condríctio más primitivo, previo a la separación entre Holocephali y Elasmobranchii; otros grupos fósiles importantes incluyen a Symmoriidos, Xenacanthos, Hybodontidos, que desaparecieron durante la extinción masiva Permo-Triásica, o durante el Triásico (Massey, 1984).

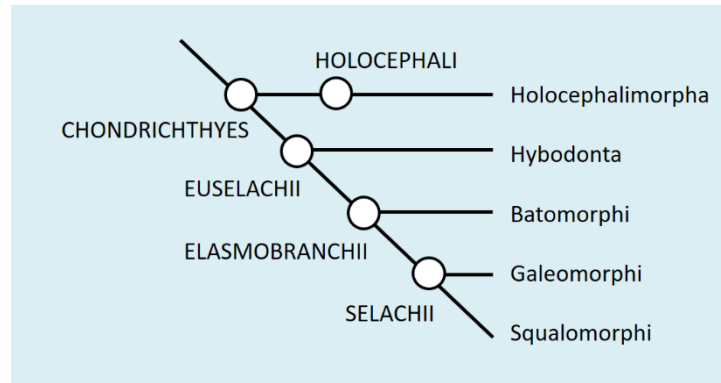


Figura 40: Filogenia de Chondrichthyes (basada en Nelson et al., 2016).

Tradicionalmente, el esqueleto cartilaginoso fue considerado como la condición plesiomórfica en gnatóstomos (dado que embriológicamente aparece antes que el óseo: Ley de la recapitulación de Haeckel); en ese contexto, los condriictios 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.

Sólo el 40% de las especies son ovíparas, mientras que el 60% restante son especies vivíparas; el viviparismo ha surgido independientemente en múltiples instancias (Dulvy y Reynolds, 1997). La alimentación de los embriones dentro de la madre es muy diversa (Reynolds et al., 2002; Musick y Ellis, 2005) e incluye desde la exclusiva dependencia del vitelo, la ingestión de "leche uterina" (secreciones de la pared del útero materno), la ingestión de ovocitos, el canibalismo de otros embriones, hasta la nutrición placentar. En condriictios son reconocidos dos linajes monofiléticos principales: Holocephali y Euselachii (Nelson et al., 2016).

### HOLOCEPHALI

Cuatro hendiduras branquiales cubiertas por un falso opérculo (la quinta ha involucionado); palatoc cuadrado generalmente fusionado al cráneo; la mandíbula inferior se une al palatoc cuadrado sin intervención del arco hioideo (suspensión autostílica primaria u holostílica, Figura 33); arco hioideo completo (con faringohial presente); esqueleto branquial casi totalmente por debajo del neurocráneo; espiráculo ausente; dientes de reemplazo tardío y modificados como placas de regeneración y desgaste en los vivientes y en muchas formas fósiles; costillas ausentes; cloaca ausente (aberturas urogenital y anal separadas); estómago ausente; cuerpo desnudo y sin escamas en adultos (aunque hay dentículos especializados y escamas en muchas formas fósiles); escamación reducida a ciertas áreas especializadas y sexualmente dimórfica (Lund y Grogan, 1997); machos con *tenaculum* frontal; con agarraderas prepélvicas (primer radio de la aleta pélvica muscularizado, de movimiento independiente, que tiene función prensil; Lund y Grogan, 1997), además de los cláspers pélvicos en las formas vivientes; ovíparos. La dieta consiste principalmente en invertebrados bénticos (usan las placas dentarias para aplastar el cuerpo duro de los cangrejos, almejas y equinodermos) (Didier, 2003); los principales predadores de los holocéfalos son los tiburones y seres humanos; algunas especies de quimeras tiene importancia comercial para el consumo humano, particularmente en el hemisferio del sur (Didier, 2003).

Los Holocephali actuales carecen de calcificación prismática del cartílago, aunque puede haber cierta calcificación de otro tipo (Lund y Grogan, 1997. Con numerosas formas fósiles (su diversidad se redujo en forma pronunciada a partir del Pérmico). La clasificación de este grupo está basada, en parte, sobre trabajos de filogenia de Grogan y Lund (2000, 2004) pero detalles

de la composición de algunos taxones están basados en Stahl (1999), quien da diferentes puntos de vista en cuanto a las relaciones de los grupos. Otros trabajos de filogenia son los de Didier (1995, 2004). Nelson (2006) entiende que las relaciones filogenéticas de este grupo son inciertas. Ginter et al. (2010) revisaron y organizaron muchos taxones fósiles antiguos conocidos principalmente a partir de dientes.

### HOLOCEPHALIMORPHA

Con dientes en forma de pocas placas trituradoras. Suspensión mandibular autostílica primaria u holostílica (Figura 33). Espina de la primera aleta dorsal generalmente presente. Esta diagnosis no es completa ya que algunos miembros de este grupo, son conocidos solamente por placas dentales aisladas (Nelson et al., 2016).

### CHIMAERIFORMES (Quimeras)

Dos aletas dorsales, la primera eréctil de base corta precedida por una espina y la segunda no eréctil y de base ancha; boca ventral por lo menos en los representantes actuales; con fecundación interna en las formas vivientes; los huevos depositados se encuentran en una cápsula marrón; el agua para la respiración proviene principalmente de las fosas nasales. Desde el Jurásico temprano al presente (Nelson et al., 2016). Estudios recientes, morfológicos (Didier et al., 2012) y mtDNA (Inoue et al., 2010) sugieren que Callorhinchidae es el grupo hermano de los otros Chimaeriformes existentes.

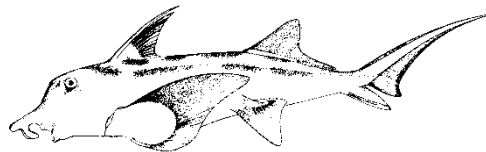


Figura 41: *Callorhynchus callorynchus* (pez gallo) (Modificado de Cousseau y Perrotta, 1998)

**CALLORHINCHIDAE.**— Marinos del hemisferio sur; ojos pequeños; hocico provisto de una prolongación en forma de azada; región frontal del cráneo del macho provisto de un apéndice corto y grueso “tenaculum”, incluido en una fosita, con la parte externa lisa y la interna cubierta de pequeñas escamas placoideas espinosas; los machos tienen además agarraderas prepélvicas, situadas a ambos lados de la cloaca, alojadas en fositas y cubiertas de escamas; cola heterocerca con el lóbulo superior que finaliza en un largo filamento; línea lateral de poros situada próxima al perfil dorsal, que se conecta anteriormente con el sistema de canales sensoriales cefálicos; cápsulas ováricas, grandes y ovoideas. Una especie, *Callorhynchus callorynchus* (En Argentina pez elefante, en Chile pez gallo; Figura 41), presente en aguas argentinas desde el Río de la Plata y litoral patagónico hasta el Canal de Beagle (López et al., 2000), es trituradora por excelencia alimentándose de invertebrados y peces pequeños. De importancia comercial (Cousseau y Perrotta, 2013). Es explotado para este fin en la plataforma continental argentina y en las zonas costeras patagónicas (Río Negro, Chubut y Santa Cruz).

**RHINOCHIMAERIDAE.**— Marinos del Atlántico, Indico y Pacífico. Son comúnmente conocidas como chimaeras de hocico largo, ya que este es excepcionalmente largo, cónico o en forma de paleta y no en forma de gancho. El hocico tiene numerosas terminaciones nerviosas sensoriales y se usa para encontrar alimento, como pequeños peces. La primera aleta dorsal presenta una espina venenosa, utilizada en la defensa.

**CHIMAERIDAE.**— Marinos del Atlántico y Pacífico. El hocico redondeado, corto y carnoso. Con glándula de veneno asociada a la espina dorsal (el veneno es doloroso para los seres humanos).

## EUSELACHII

Incluye tiburones, rayas y fósiles relacionados con éstos. Comprende peces predadores que utilizan la vista y el olfato para obtener su alimento. Hay dos hipótesis con respecto a las relaciones filogenéticas de los Euselachii, una basada en evidencia morfológica y la otra en evidencia molecular. Según Compagno (1977), tiburones y rayas formarían un grupo monofilético; las rayas y Pristiophoriformes serían grupos hermanos pertenecientes al clado Squalomorphi (Shirai, 1996; de Carvalho, 1996; Compagno, 2001). Estudios filogenéticos citogenéticos y moleculares apoyan la monofilia de tiburones (sin las rayas) (Schwartz y Maddock, 2002; Arnason et al., 2001; Douady et al., 2003; Winchell et al., 2004; Maisey et al., 2004; Naylor et al., 2005). A una conclusión similar llegaron Maisey et al., (2004) basada en datos fósiles y moleculares, y por Naylor et al., (2005, 2012) sobre la base de secuencias de ADN mitocondrial. Nelson et al. (2016) consideran que la evidencia paleontológica es más consistente con la hipótesis de que los tiburones y las rayas son grupos hermanos y de igual antigüedad.

### DIFERENTES MIRADAS

Hay dos hipótesis principales que expresan las relaciones filogenéticas de tiburones y rayas:

(I) En la hipótesis Hipnosqualea, los Batomorphi (rayas) es el grupo hermano de Pristiophoriformes y ese clado (llamado Pristiorajea por De Carvalho, 1996) es grupo hermano de los Squatiniformes (siendo Hypnosqualea el clado resultante), todos ellos comparten un descendiente común con los Squaliformes.

(II) La otra hipótesis es la Selachii / Batomorphi (tiburones / rayas). Los tiburones, como están definidos convencionalmente, son monofiléticos sin la inclusión de las rayas. Ambos grupos son hermanos y de igual antigüedad. Si esto fuera correcto, las características morfológicas utilizadas para defender la hipótesis hipnosqualea monofilética, tendría que ser el resultado de convergencia. Esta es la hipótesis que adoptaron Nelson et al. (2016).

## ELASMOBRANCHII (=NEOSELACHI)

Diagnosis: cinco a siete hendiduras branquiales que se abren directamente al exterior; palatocuadrado no fusionado al neurocráneo (suspensión anfistílica o hiostílica); esqueleto branquial por detrás del neurocráneo; espiráculos generalmente presentes; dientes numerosos y de reemplazo relativamente rápido; algunas costillas usualmente presentes; con cloaca; estómago presente; escamas placoides generalmente presentes; machos sin *tenaculum* ni agarraderas prepélvicas.

Los elasmobranquios son peces predadores que utilizan tanto la vista como el olfato para obtener su alimento. Aunque Elasmobranchii es principalmente marino, algunas especies pueden encontrarse en agua dulce. Hay especies que frecuentan el agua salobre y pueden internarse en agua dulce esporádicamente. Otros son estrictamente dulceacuícolas, principalmente Dasyatidae y Potamotrigonidae, aunque también hay un género de tiburón de agua dulce (Charchariidae, *Glyphis*, en India, Borneo y Australia).

Incluye los tiburones y rayas actuales. Después de Maisey (2012), los Neoselachii de Compagno (1977) se consideran sinónimo de Elasmobranchii de Bonaparte (1838). Se reconocen dos clados de elasmobranquios, Selachii (tiburones) y Batomorphi (rayas) usualmente llamado Batotoidea. Selachii se divide a su vez en dos grandes clados, Galeomorphi y Squalomorphi. Existen así tres clados principales ((Galeomorphi, Squalomorphi), Batomorphi). La disposición de los



clados utilizados aquí trata a los galeomorfos primero y rayas después, como fue usado convencionalmente en clasificaciones pasadas. Esto tiene la ventaja secundaria de colocar a las rayas inmediatamente después (pero no como los parientes más cercanos) de los tiburones squalomorfos más parecidos a las rayas (Squatiniformes y Pristiophoriformes).

El registro fósil de los elasmobranquios comienza en el Jurásico temprano. Neoselachii sufrió una diversificación rápida a lo largo del Jurásico y Cretácico. El registro fósil del Mesozoico está principalmente compuesto de dientes aislados, con restos de esqueletos articulados (Underwood, 2006). Se produjeron extinciones sumamente importantes de tiburones y batoideos entre el Cretácico-Terciario, más severas entre los últimos, ya que desaparecieron numerosas especies (Kriwet y Benton, 2004).

Algunos autores (Nelson et al., 2016) consideran que Elasmobranchii contienen dos clados monofiléticos: Selachii (=Pleurotremata) y Batomorphi (=Hypotremata) (Tabla 2).

SELACHII (=Pleurotremata)	BATOMORPHI (=Hypotremata)
Cuerpo comprimido	Deprimido
Aletas pares separadas de la cabeza	Unidas a la cabeza y con fusión de los elementos basales
Hendiduras branquiales laterales	Ventrales
Cola heterocerca	Heterocerca y díficercas
Dientes generalmente filosos (predadores)	Dientes generalmente con base y corona, en placas (durófagos)
Escamas placoides numerosas y bien desarrolladas	Escamas poco desarrolladas en el cuerpo, pero bien desarrolladas en la línea media del cuerpo
El agua para la respiración generalmente entra por la boca	Generalmente entra por los espiráculos
Generalmente predadores de vertebrados o comedores de plancton (tiburón ballena)	De hábitos bénticos, predadores de invertebrados de fondo y planctófagos (manta-rayas)

**Tabla 2: Diferencias entre Selachii y Batomorphi (Nelson et al., 2016).**

## SELACHII

Aberturas branquiales laterales principalmente; aleta pectoral separada de la cabeza; cintura pectoral no unida dorsalmente (escapulocoracoides fusionados ventralmente en tiburones y rayas); aleta anal presente o ausente.

Los tiburones son explotados en Argentina fundamentalmente para la producción de pescado seco y salado o “bacalao criollo”, para la obtención de aceite de hígado, además de su comercialización en fresco o congelado. Los tiburones son especies altamente vulnerables debido a su largo período de gestación, baja fecundidad, baja tasa de crecimiento y gran longevidad (*Carcharhinus plumbeus*, que habita en el Golfo de México, llega a la madurez a los 16 años), lo que los hace un recurso pesquero de lenta recuperación. Al estar en la cima de las cadenas alimentarias, sus poblaciones son relativamente reducidas.

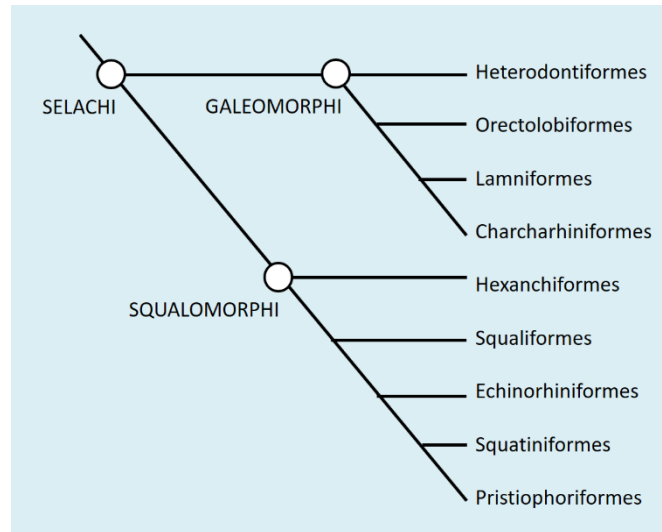


Figura 42: Filogenia de Selachii (Basada en Nelson et al., 2016).

Selachii (= Selachimorpha, Pleurotremata) contiene dos grandes clados: Galeomorphi, con cuatro grupos, y Squalomorphi con cinco. Estudios moleculares recientes apoyan esta división rechazando la hipótesis hipnosqualeana que coloca a las rayas dentro de los tiburones (Vélez-Zuazo y Agnarsson, 2011). Estos autores ofrecen algunas de las primeras aclaraciones de las relaciones filogenéticas entre clados de Squaliformes, un grupo que hasta ahora ha recibido relativamente poca atención filogenética.

### GALEOMORPHI

Las sinapomorfias incluyen: Canales de línea lateral cerrados; Región etmoidal del neurocráneo curvado hacia abajo; Fosa hiomandibular localizada anteriormente en la región ótica; El músculo suborbital se origina en la pared preorbital superior; Inserción del músculo suborbital directamente sobre la mandíbula, anterior al aductor mandibular; Ranura nasal presente; Lámina faringobranquial presente.

Otros caracteres: Cabeza y tronco cilíndricos, o levemente deprimidos; cráneo con cavidad precerebral pequeña; cartílagos rostrales simples, dobles o triples; boca ventral; cinco aberturas branquiales, laterales o dorsolaterales que pueden sobrepasar el nivel de las aletas pectorales; no hay una línea media dorsal de denticulos agrandados; generalmente dos aletas dorsales con o sin espinas; aleta anal presente (Squalomorphi carecen de aleta anal excepto Hexanchiformes); aleta caudal heterocerca (en algunos dificerca); esqueleto de las aletas pectorales con propterigio pequeño o grande y metapterigio grande; ovovivíparos, ovíparos o vivíparos. De muy pequeños (24 cm) a gigantes (12 metros).

Galeomorphi es un grupo monofilético (Compagno, 2001). Este grupo fue llamado Galea (Shirai, 1996) y Galeomorphi (Compagno, 2001; Nelson, 2006), ambos con la misma composición de cuatro clados. Heterodontiformes son los Galeomorphi más primitivos y el grupo hermano de los otros tres clados, mientras que Orectolobiformes es el grupo hermano de los Lamniformes y Charcharhiniformes (de Carvalho, 1996; Goto, 2001; Musick y Ellis, 2005).

Dentro de Galeomorphi existen dos órdenes no representados en aguas argentinas. **Heterodontiformes**, tiburones de boca pequeña y espiráculos pequeños; narinas conectadas con la boca por un surco profundo; aletas dorsales con espinas; en Sudamérica se distribuye por el Pacífico desde California a las Islas Galápagos y Perú. **Orectolobiformes**, tiburones generalmente con unas notorias ranuras en región nasal (ranuras de conexión de los orificios nasales a la boca), boca pequeña terminal o subterminal; barbillas características en el borde interno de las

narinas; aletas dorsales sin espinas y la primera ubicada muy posteriormente. Representantes de *Ginglymostomatidae* pueden ser encontrados por el Atlántico oeste, desde el norte de Estados Unidos al sur de Brasil.

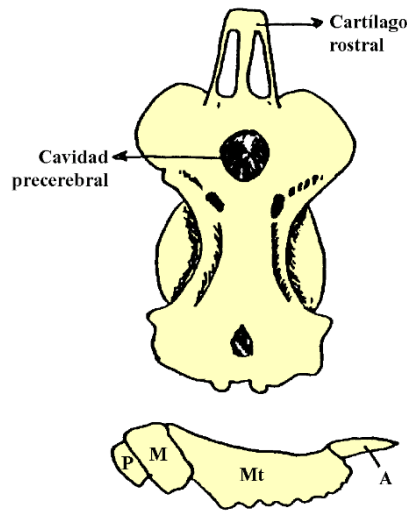


Figura 43: Vista dorsal del cráneo y esqueleto de la aleta pectoral de un Galeomorphi. P: protoptergio; M: mesoptergio; Mt: metapterigio.

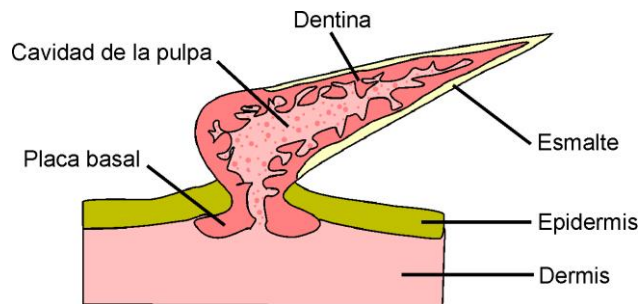


Figura 44: Corte longitudinal de una escama placóide.

### LAMNIFORMES

Cartílago rostral triple; ojos laterales (dorsolaterales en *Carcharias*) y sin membrana nictitante; boca muy grande, llega detrás de los ojos; dientes generalmente triangulares, unicuspidados; espiráculos generalmente presentes, pequeños y localizados detrás de los ojos; cinco aberturas branquiales anchas cuya posición con respecto a las aletas pectorales es variable según los grupos; dos aletas dorsales sin espinas; aleta anal presente; válvula intestinal anular; vivíparos; grandes tiburones pelágicos de mares cálidos y templados; se alimentan principalmente de otros peces. Es novedoso el canibalismo intrauterino que practican (los embriones se alimentan de sus hermanos y de huevos fertilizados durante un período prolongado antes del nacimiento).

**ODONTASPIDIDAE.**— Aberturas branquiales amplias y situadas por delante de la base de las pectorales; ojos relativamente pequeños; aleta caudal heterocerca (Figura 45). Una sola especie en aguas argentinas *Carcharias taurus* (escalandrún) (Menni y Lucifora, 2007). Este tiburón practica embriofagia (canibalismo).

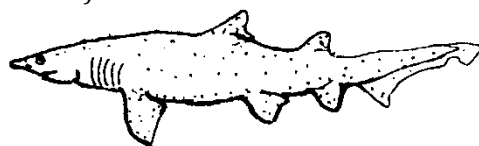


Figura 45: *Odontaspis* (Basado en Nelson, 2006).

**PSEUDOCARCHARIIDAE.**— Ojos excepcionalmente grandes; las aberturas branquiales se extienden sobre la superficie dorsal de la cabeza; aleta caudal asimétrica con lóbulo inferior de moderado tamaño (Figura 46); longitud máxima 1.1 m. Una especie, *Pseudocarcharias kamoharui* (Tiburón cocodrilo). Son marinos, se distribuyen en el Atlántico occidental (Brasil), Atlántico oriental (Cabo Verde a Sudáfrica), y Occidental (sobre todo el sur de África), partes del este de la India, en el Pacífico desde Japón al norte de Australia, Isla Norte de Nueva Zelanda y Hawaii; gran parte del Pacífico abierto (desde Hawaii América del Norte y del Sur) y Pacífico oriental (Baja California a Perú).



Figura 46: *Pseudocarcharias* (Tomado de Nelson et al., 2016).

**ALOPIIDAE.**— Tercera a quinta aberturas branquiales sobre las aletas pectorales; ojos grandes y boca pequeña; lóbulo superior de la aleta caudal, enormemente alargado, curvado y termina en punta (Figura 47); vértebras caudales muy numerosas, desde 282 hasta cerca de 477. En Argentina, *Alopias vulpinus* (tiburón zorro) (Menni y Lucifora, 2007; Cousseau et al., 2010); se alimenta de bancos de peces, usa la cola a modo de látigo que sacude de un lado a otro para rodear o herir a sus presas.

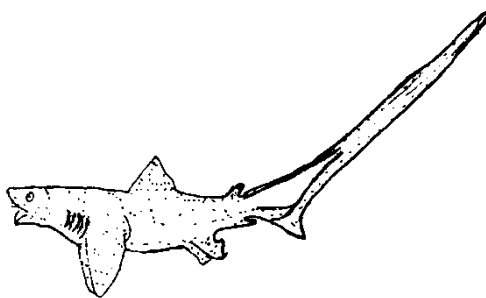


Figura 47: *Alopias*.

**MEGACHASMIDAE.**— Boca excepcionalmente grande y terminal; Hocico corto y ampliamente redondeado; Abertura de las branquias se extienden moderadamente sobre la superficie dorsal de la cabeza y las dos últimas sobre la base de la aleta pectoral; Dientes pequeños, en numerosas filas; Longitud máxima el cuerpo 5.5 m.

Una especie, *Megachasma pelagios* (tiburón boca grande), marino, de aguas tropicales a templada cálida, probablemente circuntropical; Atlántico (Brasil y Senegal), Índico (Australia Occidental) y Pacífico (Japón, Filipinas, Indonesia, Islas Hawaianas y el sur de California). Es una de las tres especies de tiburones gigantes de alimentación filtradora.

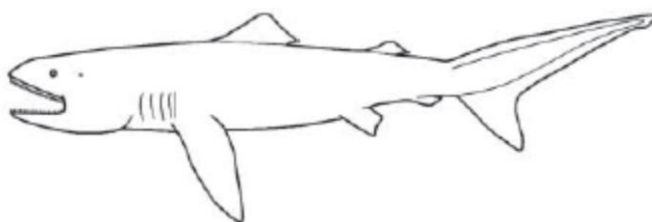


Figura 48: *Megachasma* (Tomado de Nelson et al., 2016).

**CETORHINIDAE.**— Quinta abertura branquial anterior a las pectorales; todas las aberturas están enormemente alargadas y sirven para filtrar plancton; aleta caudal externamente isocerca; boca grande con dientes pequeños, unicuspidados y numerosos (poco utilizados); llegan a medir 15 m de longitud. En Argentina *Cetorhinus maximus* (tiburón peregrino; Figura 49) (Menni y Lucifora, 2007); se mueve muy lentamente, nada con la boca abierta hasta hacerla redonda, en las masas de plancton, y filtra el agua a través de las grandes branquias después de haber dejado el alimento que contenía (principalmente pequeños crustáceos) en el filtro formado por las branquitectnias, de donde pasa al esófago (Cousseau et al., 2010).

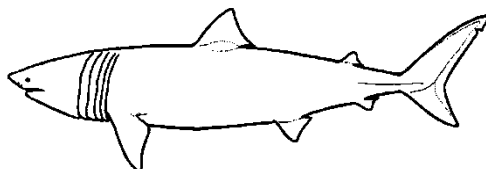


Figura 49: *Cetorhinus maximus* (Modificado de Nelson, 2006).

**LAMNIDAE.**— Quinta abertura branquial anterior a las pectorales; aleta caudal externamente isocerca; pedúnculo caudal con una quilla lateral; dientes triangulares y afilados, semejantes a una daga; ojos circulares. Aparentemente todas las especies son de sangre caliente (endotérmicos, y posiblemente homeotérmicos), lo que les permite ser muy activos en aguas frías. Los géneros *Charcharodon* e *Isurus* están implicados en muchos ataques a personas y botes. Habitan en todos los mares, en Argentina encontramos raramente a: *Carcharodon carcharias* (tiburón blanco; Figura 50), *Isurus oxyrinchus* (mako o marrajo) y *Lamna nasus* (tiburón sardinero) (Menni y Lucifora, 2007). La carne de *L. nasus* es utilizada fresca o seca y salada para consumo humano. Se utilizan sus aletas, se extrae aceite de su hígado y las carcazas son usadas para la elaboración de harina (Compagno, 1984). *Isurus oxyrinchus* es muy combatido por lo que es buscado por los pescadores deportivos y su carne blanca es muy apreciada.

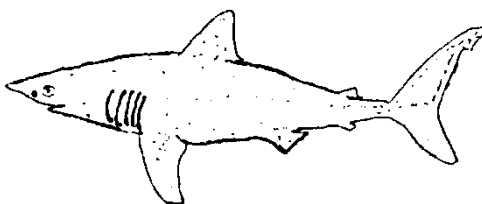


Figura 50: *Carcharodon* (Modificado de Nelson, 2006).

El tiburón blanco tiene una amplia distribución. A pesar de que raramente puede ser visto en áreas costeras, a menudo se topa con botes de pesca y buceo y es conocido por su curiosidad: alza a menudo su cabeza sobre el agua y, lo más preocupante para los seres humanos que estén en el agua, es que explora con mordiscos los objetos que no le son familiares. Muchos ictiólogos creen que los ataques a personas son el resultado de una conducta exploratoria, que puede ser accidentalmente fatal debido a sus dientes afilados y a la fuerza de su mandíbula; son responsables del mayor número de ataques fatales a seres humanos, particularmente entre surfistas y buzos; la población está disminuyendo, por lo que ahora están protegidos por la ley en muchas partes del mundo. A pesar de esto, aún son capturados regularmente y ha crecido un gran mercado ilegal que comercia con los dientes y mandíbulas.

### CARCHARHINIFORMES

Cartílagos rostrales triples; ojos laterales o dorso-laterales con membrana nictitante; boca grande que se extiende por detrás de los ojos; los dientes varían de pequeños y puntiagudos o aplanados, hasta grandes y en forma de cuchilla; espiráculos generalmente ausentes; quinta abertura branquial se abre sobre o detrás del origen de las aletas pectorales; aletas dorsales sin

espinas, la primera generalmente más grande y ubicada a la mitad de la distancia entre las pectorales y pélvicas; con aleta anal; válvula intestinal espiral o anular; ovíparos y vivíparos (únicos condriictios con placentación); de mares cálidos y templados, principalmente pelágicos costeros o bentónicos (pocos).

Los Carcharhiniformes se pescan tanto como alimento como en forma recreativa (se obtienen como trofeos las mandíbulas y dientes). La carne se comercializa congelada, fresca, secada y salada, ahumada, enlatada para el consumo humano. La piel se utiliza para la confección de productos de cuero, sus aletas para la sopa de aleta y su hígado para extraer vitamina A. Los períodos de gestación largos y camadas moderadas en número han llevado a que hayan especies en peligro de extinción. Se han implicado los tiburones tigre (*Galeocerdo cuvier*) y tiburones toro (*Carcharhinus leucas*) en más del 50% de los ataques de tiburones en el mundo (esta proporción es esperada debido al número alto de especies de Carcharhiniformes y su predominio en aguas poco profundas) (de Carvalho, 2003). Los tiburones tigre ocupan el segundo lugar, después del tiburón blanco, en los ataques perpetrados contra seres humanos (muchos fatales); su gran tamaño, naturaleza curiosa y sus hábitos de alimentación indiscriminados lo convierten en un peligroso predator. El tiburón toro, debido a sus incursiones habituales por desembocaduras de ríos y bahías, es más propenso que otras especies peligrosas de tiburones a encontrarse con personas, y por lo tanto es visto como una seria amenaza en varias partes del mundo.

**SCYLIORHINIDAE.**— Primera aleta dorsal pequeña, ubicada a nivel o por detrás de las pélvicas (Figura 51); membrana nictitante rudimentaria; espiráculos presentes; intestino con válvula espiral; dientes pequeños, numerosos, pluricuspidados, excepto en adultos de algunas especies; se alimentan principalmente de crustáceos y moluscos; principalmente ovíparos; bentónicos costeros o abisales. En Argentina la especie reconocida es *Schroederichthys bivius* (pintarrojas) (Menni y Lucifora, 2007), su distribución comprende desde Chile central hasta el Estrecho de Magallanes y la Argentina.

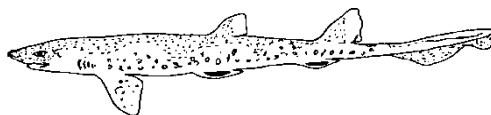


Figura 51: Scyliorhinidae (Modificado de Nelson, 2006).

**TRIAKIDAE.**— Primera aleta dorsal más grande, ubicada entre las pectorales y pélvicas (Figura 52); dientes de corona baja, pequeños, redondeados, con tres o más cúspides, salvo *Mustelus* que tiene los dientes pavimentosos sin bordes cortantes; principalmente vivíparos; costeros bentónicos que se alimentan de moluscos, crustáceos y pequeños peces. En Argentina: *Mustelus* (gatujo) (se lo comercializa en las pesacaderías como lomos de atún) con 3 especies: *M. canis*, *M. fasciatus* y *M. schmitti* y *Galeorhinus galeus* (cazón) (Menni y Lucifora, 2007; Cousseau et al., 2010). *Mustelus schmitti* se distribuye desde el norte de Rio de Janeiro (Brasil) hasta el sur de la Patagonia (Chiaramonte y Pettovello, 2000); *G. galeus* es típico del hemisferio sur, en América del Sur se encuentra desde el sur de Brasil, Uruguay y Argentina. En Argentina el cazón pescado en las aguas del Océano Atlántico Sur suele ser desecado hasta adquirir aspecto del bacalao desecado, con el que se prepara diferentes platos que son principalmente consumidos durante la semana santa debido a lo tradicional, nutritivo y apetitoso de los mismos.

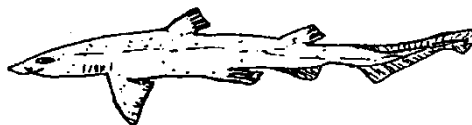


Figura 52: Triakidae (Modificado de Nelson, 2006).

**CARCHARHINIDAE.**— Primera aleta dorsal ondulada y grande, ubicada por detrás de las pectorales (Figura 53); dientes unicuspidados de filo muy cortante; espiráculos ausentes; intestino

con válvula anular; la mayoría de las especies son vivíparas y sus crías nacen totalmente desarrolladas. Incluye varias especies peligrosas. Existen formas pelágicas costeras muy voraces y capaces de llegar hasta mares fríos, otras son capaces de penetrar en estuarios y remontar agua dulce aclimatándose a la vida en riberas y lagos. En Argentina: *Carcharhinus* (bacota), con *C. brachyurus*, *C. plumbeus* y *C. leucas*; *Prionace glauca* (tiburón azul) y *Galeocerdo cuvier* (tiburón tigre) (Chiaramonte, 1998; Menni y Lucifora, 2007). *Prionace glauca* es pelágico, cosmopolita; se alimenta básicamente de peces, calamares y aves marinas, puede ser agresivo con los humanos si se siente amenazado, generalmente caza en pareja o grupos pequeños para dispersar los cardúmenes (Stevens, 2009). *Galeocerdo cuvier* es un superdepredador, teniendo fama de engullir cualquier cosa que flote en el agua; es capturado por deporte, para consumo y obtención de algunos productos como aceite de hígado, y aletas para la obtención de sopa y cuero.

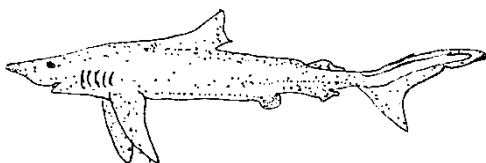


Figura 53: *Charcharhinus leucas* (Modificado de Nelson, 2006).

**SPHYRNIDAE.**— Primera aleta dorsal muy grande y de posición media con respecto a las aletas pectorales y pélvicas; dientes cuspidados muy afilados; cartílagos rostrales preorbitales y postorbitales muy desarrollados que alargan el rostro lateralmente donde se ubican las aberturas nasales y los ojos (Figura 54); espiráculos ausentes; vivíparos; pelágicos costeros, realizan grandes migraciones e incluso penetran en los puertos. En general se alimentan de peces, rayas, cefalópodos y crustáceos; raramente suelen atacar al ser humano, prefieren presas más pequeñas, sin embargo, algunas especies pueden ser peligrosas, con ataques fatales a seres humanos. La población del tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) se encuentra en riesgo ya que se enfrenta al “aleteo”, una práctica común entre los pescadores, que consiste en quitarle las aletas y regresarlo al mar donde se desangra y muere asfixiado ya que la falta de movimiento les impide tomar el oxígeno del agua. En Argentina un género: *Sphyrna* (pez martillo), con 3 especies (*S. lewini*, *S. tudes* y *S. zygaena*) (Menni y Lucifora, 2007). *Sphyrna zygaena* puede atacar a los humanos.

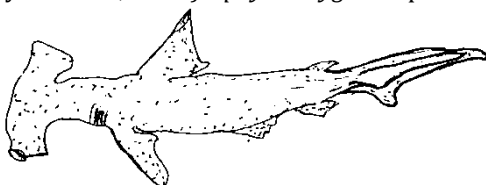


Figura 54: *Sphyrna*.

## SQUALOMORPHI

Cuerpo comprimido, en sección cilíndrica o triangular; cráneo con cavidad precerebral grande y cartílago rostral; boca terminal o ventral; cinco a siete pares de aberturas branquiales laterales y anteriores a las aletas pectorales; los dentículos de las escamas no forman una línea media dorsal diferenciada; una o dos aletas dorsales con o sin espinas; aleta anal ausente, excepto Hexanchiformes donde está presente; aleta caudal heterocerca o díficercas; ojos sin membrana nictitante; esqueleto de las aletas pares con propterigio pequeño, mesopterigio grande y un largo metapterigio (puede haber fusión de estos elementos); vivíparos.

## HEXANCHIDA

Estudios de mtDNA y filogenéticos obtenidos a partir de secuencias nucleares, consideran a Hexanchida grupo hermano de todos los demás Squalomorphi (Vélez-Zuazo y Agnarsson, 2011; Naylor et al., 2012).

## HEXANCHIFORMES

Ojos laterales sin membrana nictitante; seis a siete aberturas branquiales; espiráculos pequeños presentes ubicados detrás de los ojos; aleta dorsal única sin espinas; aleta anal presente. Cuerpo moderadamente alargado y fornido; boca terminal o ventral que presenta dientes con coronas multicuspidadas; cláspers cubiertos por una expansión interna del margen de las aletas pélvicas. Abisales y semiabisales en su mayoría. Se encuentran en el Atlántico, Índico y Pacífico, en aguas tropicales y subtropicales. Algunas especies de Hexanchiformes se pescan comercialmente, aunque no en cantidades significativas. Se consume la carne de por lo menos una especie (*Notorynchus cepedianus*). La piel de estos tiburones se usa como cuero (particularmente en China). No se consideran estrictamente peligrosos; se les atribuyen algunos pocos ataques a seres humanos (de Carvalho, 2003).

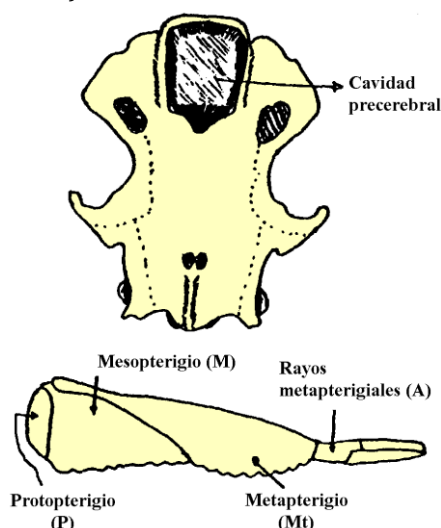


Figura 55: Vista dorsal del cráneo y esqueleto de la aleta pectoral de un Squalomorphi.

**HEXANCHIDAE.**— Con seis o siete hendiduras branquiales; boca ventral (Figura 56), con dientes diferentes en ambas mandíbulas; se alimentan de peces relativamente grandes, incluidos otros tiburones, así como de crustáceos y restos de animales muertos). En aguas argentinas: *Hexanchus griseus*, (tiburón gris), *Heptanchrias perlo* (tiburón de siete branquias, de aguas abiertas) y *Notorynchus cepedianus* (gato pardo, de aguas costeras) (Menni y Lucifora, 2007; Cousseau et al., 2010). *Notorynchus cepedianus* tiene coloración gris con marrón y manchas, una sola aleta dorsal sostenida con una cresta en el lomo y la boca con numerosos dientes pequeños, para cazar tiburones, rayas, peces, focas.

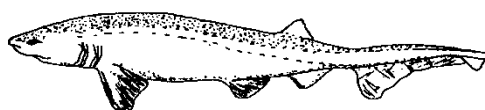


Figura 56: *Hexanchus*.

## SQUALIDA

Este taxón es grupo hermano de la Serie Squatinida (Naylor et al., 2012). Un solo clado actual.



**SQUALIFORMES**

Ojos laterales; cinco aberturas branquiales; espiráculos pequeños a muy grandes; dos aletas dorsales (con o sin espinas); aleta anal ausente; muchas especies habitan en aguas profundas. En este grupo se encuentran los tiburones con las más bajas tasas reproductivas: especies con la madurez sexual más tardía (en algunos casos superior a los 20 años); tienen el mayor período de gestación que cualquier otro vertebrado (24 meses) y son vivíparos; muchos son bioluminiscentes (presentan órganos luminosos); se encuentran en todo tipo de hábitats, desde estuarios y aguas someras próximas a la costa hasta las aguas más profundas y gélidas de las altas latitudes cercanas a los polos. Tuvieron y tienen una gran importancia, ya que se han utilizado para alimento, tanto de seres humanos como de animales domésticos; el aceite de sus hígados ha servido como medicina y como combustible para linternas; se han utilizado en cosmética y como lubricantes de ametralladora; la piel como papel de lija; sus dientes en arte ceremonial y como herramientas cortantes; una especie ha sido modelo para estudios de la fisiología de vertebrados (Benz, 2003).

**SOMNIOSIDAE.**— Aletas dorsales generalmente sin espinas (cuando están presentes en algunas especies son pequeñas y en ambas aletas) (Figura ); cresta sobre el abdomen entre la aleta pectoral y la pélvica; órganos luminosos presentes en la mayoría de las especies. Marinos del Ártico al subantártico, algunos oceánicos (Atlántico, Índico y Pacífico). En Argentina: *Centroscymnus cryptacanthus* y *C. macracanthus*; *Somniosus antarcticus* (tiburón dormilón) (Díaz de Astarloa et al., 1999; Menni y Lucifora, 2007). *Somniosus antarcticus* es naturalmente lento, se alimenta principalmente de cefalópodos, peces, mamíferos marinos y aves. Su bajo metabolismo y lento ritmo de vida permite una extremada longevidad de estos animales, habiéndose datado edades de más de 500 años (alcanzan la madurez sexual alrededor de los 150 años), por lo que son los vertebrados más longevos (Nielsen et al., 2016).



Figura 18: Somniosidae (Basado en Nelson, 2006).

**DALATIIDAE.**— Aletas dorsales sin espinas, excepto *Squaliolus* que tiene una espina en la primera dorsal; órganos luminosos presentes que aparecen como puntos negros en el vientre; sus cuerpos tienen forma de cigarro con un hocico cónico y una cabeza estrecha. Marinos del Atlántico, Índico y Pacífico. En Argentina: *Squaliolus laticaudus* (tiburón pigmeo, es uno de los más pequeños que se conocen, llegando a lo sumo a 25 cm de largo total); presente en el Atlántico sudoccidental (Menni y Lucifora, 2007; Cousseau et al., 2010).

**SQUALIDAE.**— Aletas dorsales precedidas por espinas subcutáneas (Figura 57). En Argentina: *Squalus acanthias* (cazón espinoso), *S. mitsukurii* y *S. cubensis* (Menni y Lucifora, 2007). *Squalus acanthias* es un pequeño tiburón que alcanza 1,25 metros de longitud aproximadamente, con espinas venenosas muy afiladas en las aletas dorsales, el tóxico que inyecta en la piel produce un intenso dolor de la zona, tumefacción y rubor; en Argentina se lo encuentra en aguas patagónicas.

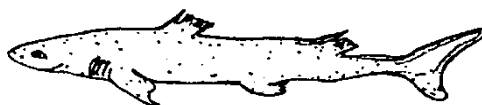


Figura 57: *Squalus*.

**SQUATINIDA**

La siguiente relación filogenética (Squatinae (Echinorhinidae, Pristiophoridae) fue sugerida por Vélez-Zuazo y Agnarsson (2011). El grupo contiene tres grupos actuales y uno fósil.

**ECHINORHINIFORMES**

**ECHINORHINIDAE.**— Aletas dorsales pequeñas ubicadas posteriormente y no precedidas por espinas; presentan espinas conspicuas esparcidas en la piel; son vivíparos. Se encuentran en aguas templadas y tropicales de todos los océanos. En Argentina *Echinorhinus brucus* (tiburón de hebillas; Figura 58) (Menni y Lucifora, 2007).



Figura 58: *Echinorhinus brucus* (Modificado de Nelson, 2006).

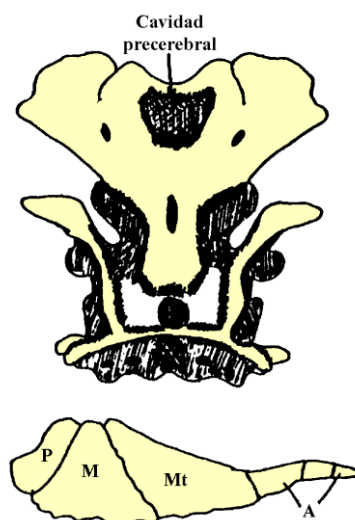


Figura 59: Vista dorsal del cráneo y esqueleto de la aleta pectoral de un Squatiniformes.

**SQUATINIFORMES**

**SQUATINIDAE.**— Único grupo con un género *Squatina* (con 22 especies). Ojos dorsales; cabeza y cuerpo deprimidos; cartílago rostral pequeño; boca terminal con barbillas; cinco aberturas branquiales ventrolaterales anteriores a las aletas pectorales; espiráculos grandes; algunos con una línea media dorsal con denticulos prominentes; dos aletas dorsales insertadas sobre la cola; aleta anal ausente; aleta caudal con lóbulo ventral más desarrollado (hipocerca; Figura 60); esqueleto de las aletas pectorales con un propterigio proporcionalmente dilatado, mesopterigio grande y metapterigio largo. Vivíparos (con conexión placentaria entre el embrión y la madre). Habitan en las plataformas del Atlántico, sudoeste del Índico y Pacífico, donde cazan al acecho. Aunque son habitantes de fondo y parecen inofensivos, pueden producir laceraciones dolorosas, debido a sus poderosas mandíbulas y dientes afilados; también puede morder si un buceador se acerca a la cabeza o agarra algún ejemplar de la cola. Posiblemente más relacionado con las rayas que con los tiburones.

Son consumidos por el hombre como alimento sobre todo en el Pacífico occidental (*Squatina japonica*), Australia (principalmente *S. australis*) y en el Pacífico oriental (*S. californica*); la piel se usa para pulir madera y como cuero (piel seca con denticulos) (de Carvalho, 2003). En Argentina *Squatina argentina*, *S. guggenheim*, *S. occulta* (todos llamados pez ángel) (Menni y Lucifora, 2007; Estalles et al., 2016). *Squatina guggenheim* habita aguas costeras y de la plataforma in-

termedia, hasta el norte patagónico alimentándose de peces bentónicos como pelágicos (Cous-seau et al., 2010).

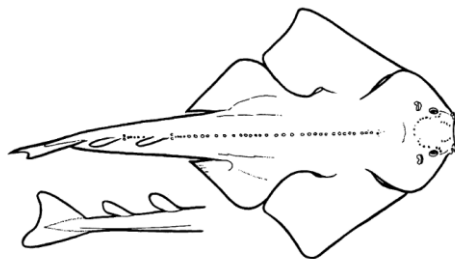


Figura 60: *Squatina*, con detalle de la cola hipocerca (Basado en Nelson et al., 2016).

### PRISTIOPHORIFORMES

Ojos dorsolaterales; con proyección rostral alargada con dientes a cada lado que alternan entre grandes y pequeños y un par de largas barbillas; cinco a seis aberturas branquiales; espiráculos muy grandes (con válvulas); dos aletas dorsales sin espinas (en algunos rudimentos de ellas); anal ausente. Obtienen su alimento revolviendo en el fondo con su sierra, aturden a su presa y la cortan con bruscos movimientos de su sierra. Tienen una distribución restringida en aguas tropicales y caluroso-templadas del Océano Pacífico (Filipinas, Japón y China); Sudáfrica, Australia y también en el Atlántico Norte (Bahamas, y entre Cuba y Florida). La mayoría de las especies son pescadas comercialmente y su carne se considera de excelente calidad. Se consumen como alimento en Japón (*Pristiophorus japonicus*) y en Australia (*P. cirratus*); no constituyen una potencial amenaza para los seres humanos (por su distribución en profundidad marina) (de Carvalho, 2003). No se encuentran representantes en la plataforma argentina.

### BATOMORPHI

Cuerpo y cabeza muy deprimidos; cráneo con cavidad precerebral alargada en forma de tubo; membrana nictitante ausente; cartílago rostral único o ausente, boca ínfera con dientes pequeños con coronas de agudeza variada o pavimentosos para romper las conchas de especies submarinas como caracoles, almejas, ostras y crustáceos de los que se alimentan (las mantarayas se alimentan de plancton); cinco aberturas branquiales (seis en *Hexatrygon*) de posición ventral (no confluyentes con las pectorales); ojos y espiráculos (con válvulas) dorsales; con espinas en algunos casos formando una línea media dorsal; aletas pectorales con metapterigio y propterigio agrandado y a veces segmentado; una, dos o ninguna aleta dorsal; espinas de las aletas dorsales ausentes en los actuales; aleta anal ausente; aleta caudal heterocerca o difercerca. Grupo monofilético (McEachran y Aschliman, 2004).

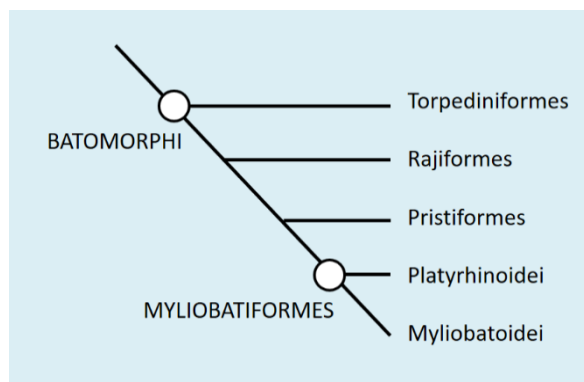
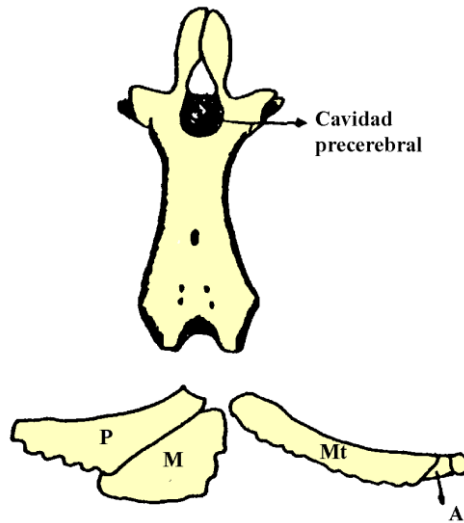


Figura 61: Filogenia de Batomorphi (Basada en Nelson et al., 2016).

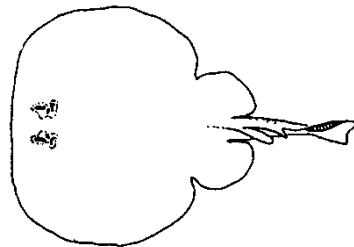


**Figura 62:** Vista dorsal del cráneo y esqueleto de la aleta pectoral de un Batomorphi.

Los Batomorphi son ovíparos o vivíparos (los huevos de todos los batoideos, excepto de Rajidae, se incuban dentro de la hembra y nacen vivos); los huevos están en una cápsula córnea y muchas veces sus restos se pueden observar en las playas; mayormente marinos y bentónicos, aunque pueden vivir en estuarios y pocos están restringidos al agua dulce; algunas rayas tienen la capacidad de generar descargas eléctricas. La monofilia de los batoideos está bien establecida pero las relaciones entre los grupos internos son muy inciertas (McEachran y Aschliman, 2004; Nelson, 2006; Nelson et al., 2016). Están morfológicamente bien caracterizados y tienen un excelente registro fósil, aunque actualmente no hay consenso sobre las interrelaciones de los taxa familiares. Una filogenia batoide utilizando genomas mitocondriales, genes nucleares y fósiles fue dada por Aschliman et al., 2012. Los batoideos no se alimentan de seres humanos, pero los chuchos pueden infligir una picadura extremadamente dolorosa.

### TORPEDINIFORMES

Disco circular con aletas pectorales muy grandes; ojos pequeños o reducidos (muchas especies son ciegas); cartílagos rostrales laterales y cortos; piel desnuda; dos paquetes musculares inmediatamente detrás de la cabeza están transformados para generar la corriente (son utilizados para alimentación y defensa, y pueden generar en ocasiones entre 220 voltios y 1 amperio de tensión); una, dos o ninguna aleta dorsal; viven en fondos arenosos; tienen el cuerpo aplanado, ancho y con cola robusta. Se alimentan de organismos del bentos. Son considerados monofiléticos y como el grupo basal de batoideos (McEachran y Aschliman, 2004).



**Figura 63:** Torpedinidae.

**TORPEDINIDAE.**— Comprenden a las rayas eléctricas (sus órganos eléctricos se ubican en la base de la aleta pectoral). Disco truncado o emarginado anteriormente (Figura 63); rostro reducido; mandíbulas extremadamente delgadas; sin cartílago labial. Alcanzan hasta dos metros. Vivíparos. De mares cálidos y templados. Viven en zonas de marea, pero algunos son abisales. En

Argentina: *Torpedo puelcha* (torpedo argentino) (Menni y Lucifora, 2007; Bellegia et al., 2008). Se encuentra en Argentina, Brasil y Uruguay, siendo su hábitat natural el mar abierto.

**NARCINIDAE.**— Disco redondeado anteriormente (Figura 64); rostro presente; con cartílago labial. Presentan órganos eléctricos en su cabeza utilizados para ubicar a sus presas. Las descargas son menores que las de *Torpedo* (Torpedinidae) y varían entre 8 y 37 voltios. Se encuentran en casi en todo el mundo en aguas templadas y tropicales continentales y continentales insulares; son estrictamente marinos, algunos abisales. Vivíparos. En Argentina se encuentran las rayas eléctricas: *Discopyge tschudii* y *Narcine brasiliensis* (Menni y Lucifora, 2007; Cousseau et al., 2010).

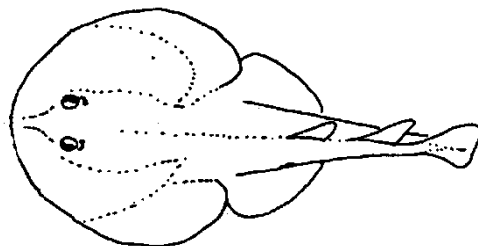


Figura 64: Narcinidae (Modificado de Nelson, 2006).

## RAJIFORMES

Disco formado por cabeza y aletas pectorales unidas (pequeñas o grandes); cuerpo, en general, muy deprimido, en la mayoría las mandíbulas son proyectables y los dientes aplanados; el agua para respirar ingresa principalmente a través de los espiráculos en vez de por la boca (a excepción de aquellos que no viven en el fondo); ojos y espiráculos en la superficie dorsal; cartílago rostral alargado formando un rostro muy prominente o ausente; la mayoría con espinas en la piel (derivados de las escamas placoides), a menudo formando una fila en la línea media del cuerpo; dos o ninguna aleta dorsal; cola fornida hasta extremadamente delgada, a veces con órganos eléctricos caudales; algunas especies presentan un aguijón venenoso en la cola, siendo su punta sumamente afilada y los lados aserrados, el aguijón es reemplazado por otro cada cierto tiempo; el veneno del aguijón es producido por un tejido glandular situado en dos surcos paralelos ubicados detrás del aguijón; aleta anal ausente; cláspers largos, delgados y deprimidos; generalmente ovíparos (huevos en una cápsula córnea), y algunas vivíparas. Ciertas especies son consumidas como alimento; la piel se usa como cuero; las asas de las espadas de los samurai pueden cubrirse con los cueros de los peces guitarra; grupos étnicos del Pacífico Indio-oriental usan los dientes y espinas dentadas como armas; los nativos de Amazonas y Río Orinoco capturan rayas de agua dulce para comida y usan sus espinas dentadas para las puntas de flecha. Algunas rayas enterradas en la arena de las playas son peligrosas para los bañistas ya que pueden ocasionar heridas con el aguijón venenoso de la cola (McEachram, 2003). Con un grupo actual (Rajidae) y uno fósil (Nelson et al., 2016).

**RAJIDAE.**— Disco pectoral muy grande, de aspecto rómbico que se corta bruscamente en la parte posterior (Figura 65); 2 aletas dorsales reducidas; aleta caudal muy reducida o ausente; cola extremadamente delgada; órganos eléctricos derivados de músculos caudales; la mayoría con dentículos en la piel formando una línea media; ovíparos con los huevos en una cápsula córnea rectangular con apéndices en los 4 ángulos. Son bentónicos y se distribuyen por todos los océanos y a todas las profundidades, desde el litoral hasta la región abisal; algunas especies penetran en aguas salobres, son raros en aguas tropicales someras o cerca de los arrecifes de coral. Alcanzan hasta los 2,5 m de longitud. En Argentina ocho géneros: *Amblyraja* (cuatro especies), *Atlantoraja* (tres especies), *Bathyraja* (11 especies), *Dipturus* (cuatro especies), *Rioraja* (una especie), *Psammobatis* (seis especies), *Sympterygia* (dos especies) y *Zearaja chilensis* (Menni y Lucifora, 2007; Díaz de Astarloa et al., 2008).

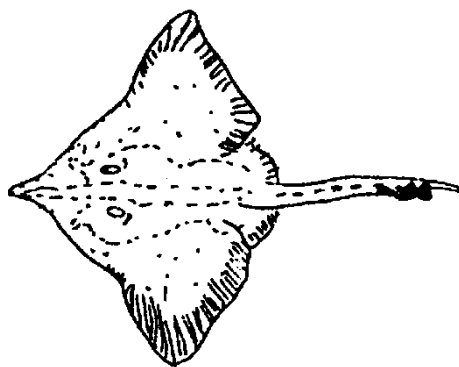


Figura 65: Rajidae.

### PRISTIFORMES

Disco pequeño con cabeza y aletas pectorales diferenciadas (pectorales poco expandidas); cartílago rostral muy pronunciado y reforzado por tubos calcáreos longitudinales provistos en sus bordes de dientes de igual tamaño; el hocico está cubierto con poros sensibles al movimiento y a la electricidad, que les permite detectar el movimiento e incluso los latidos cardíacos de presas enterradas en el sedimento marino; el hocico también sirve como herramienta excavadora para desenterrar crustáceos, y también lo utilizan como arma de defensa contra tiburones, delfines y buzos; piel cubierta con dentículos en el adulto, pero desnuda en jóvenes; dos aletas dorsales; respiran por dos espiráculos localizados detrás de sus ojos que conducen el agua a las branquias; generalmente prefieren bocas de río y sistemas de agua dulce.

**“RHINOBATIDAE”.**— Disco pectoral pequeño a moderado que se extiende a los costados de la cabeza y se suelda a ella (Figura 66); cuerpo intermedio entre un tiburón y una raya; cola robusta; aletas dorsales y caudal bien desarrolladas (origen de la primera dorsal por detrás de las pélvicas); pélvicas no expandidas lateralmente; dentículos de la parte dorsal del cuerpo pueden formar una fila en la línea media; cola sin agujón. Las rayas guitarra se alimentan de invertebrados y peces pequeños, y se encuentran generalmente en suelos arenosos o fangosos. Frecuentemente se entierran para descansar. Se distribuyen en mares tropicales y templados, desde suelos costeros hasta profundidades de 370 m, raramente entran en estuarios y aguas dulces. Se las considera inofensivas. En lugares costeros son importantes comercialmente. En Argentina: *Rhinobatos horkelii* (guitarra grande) y *Zapterix brevirostris* (guitarra chica) (Menni y Lucifora, 2007).

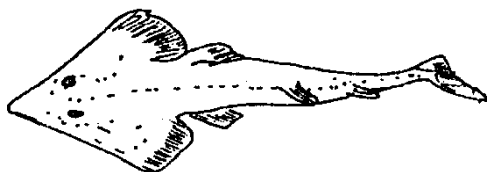


Figura 66: Rhinobatidae.

La monofilia de este grupo es poco probable según filogenias recientes (por ejemplo, Aschliman et al., 2012a, b, Claeson et al., 2013), y aún no existe un consenso sobre las relaciones de la mayoría de sus miembros.

**PRISTIDAE.**— De mares cálidos, en las proximidades de costas fangosas y arenosas de donde extraen su alimento al introducir su rostro en el suelo (Figura 67); caudal heterocerca, de eje muy elevado y lóbulo ventral muy desarrollado. Tendencia a penetrar en ríos tropicales. Alcanzan hasta nueve metros. Vivíparos. En Argentina: *Pristis pectinatus* (pez sierra) (Menni y Lucifora,

ra, 2007). Es demersal, y vive tanto en agua dulce como en salobres y marinas hasta una profundidad de 10 m; es común en bahías, lagunas, estuarios, desembocaduras de ríos y lagos.

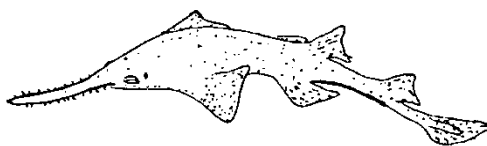


Figura 67: *Pristis*.

### MYLIOBATIFORMES

Disco romboidal o circular, con aletas pectorales grandes; cartílago rostral reducido o ausente; piel desnuda o con denticulos (algunos con agujones espinosos); dientes en pavimento; generalmente con mandíbulas protusibles; una o ninguna aleta dorsal; aleta caudal generalmente ausente; aleta anal ausente; cinco pares de aberturas branquiales (en Hexatrygonidae seis); la mayoría de las especies son marinas de aguas tropicales y subtropicales pero algunas entran en las aguas salobres o dulces; Potamotrygonidae (exclusivos de agua dulce) ha perdido la habilidad de osmorregulación en el mar; generalmente vivíparos (algunas especies secretan una proteína “leche uterina” para proporcionar la nutrición fetal antes del nacimiento), en otras el útero forma miles de hilos nutritivos largos (trofonemas) que entran en embriones en vías de desarrollo a través del espiráculo. Dentro de este grupo están incluidos algunos de los más grandes y notorios batoideos como la mantaraya (*Manta birostris*) que mide hasta 7 m y se alimenta de plancton; algunos son moradores de fondo que se alimentan de moluscos enterrados y crustáceos, otros son pelágicos. Los nativos del Amazonas y el Orinoco capturan rayas de agua dulce para comida y usan sus espinas dentadas como puntas de flecha.

Son monofiléticos (Lovejoy, 1996; McEachran et al., 1996). Potamotrygonidae y Dasyatidae comprenden la mitad de los elasmobranquios de agua dulce (Martin, 2004). La estructura de superfamilias propuesta por Nelson (2006) queda sin efecto porque no es consistente con las filogenias moleculares actuales (Nelson et al., 2016).

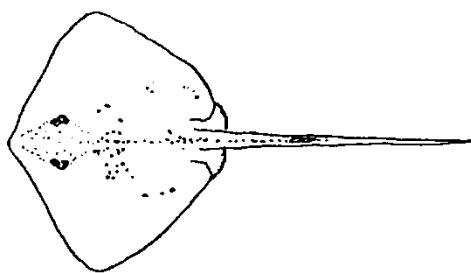


Figura 68: *Dasyatis* (Modificado de Nelson, 2006).

**DASYATIDAE.**— Disco romboidal no más de 1,3 veces tan ancho como largo (Figura 68); aleta dorsal y caudal ausentes; cola larga tipo látigo, con una o dos espinas largas (aguijón) y venenosas; marinos o dulceacuícolas. El aguijón tiene forma de flecha retroserrada bilateralmente y según la especie puede llegar a medir de 2 hasta 37 centímetros, está compuesto de adentro hacia fuera por: la espina, dermis, glandulas de veneno, epidermis y funda integumentaria, además de contar con dentina y esmalte para darle mayor dureza; el veneno esta compuesto de proteínas, nitrógeno y carbohidratos, es de color claro grisáceo, alcalino, termolábil y soluble en agua. Tiene efecto cardiovascular y respiratorio. El mecanismo de la lesión se da principalmente cuando el humano al adentrarse a aguas poco profundas accidentalmente pisa a alguna mantaraya, la misma como mecanismo de defensa reacciona en forma de reflejo con un movimiento de látigo de su aguijón, causando laceraciones y heridas, siendo mayor el daño cuando el aguijón

sale de la herida ya que la anatomía de la espina retroserrada causa un gran daño tisular (Field-Cortazares y Calderón-Campos, 2009). Estudios filogenéticos sobre especies de *Dasyatis* son los de Rosenberger, 2001. Las dasiátidos fósiles aparecieron en el Cretácico temprano (Nelson et al., 2016). En Argentina dos géneros, *Dasyatis* con 2 especies (*D. centroura*, *D. hipostigma*) y *Pteroplatytrygon violacea* (Menni y Lucifora, 2007; Cousseau et al., 2010; Nelson et al., 2016).

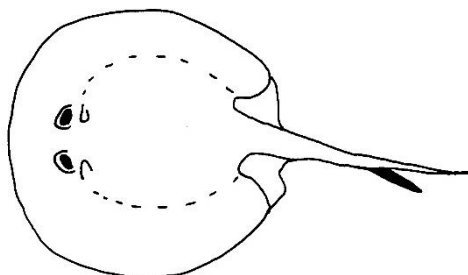


Figura 69: *Potamotrygon brachyura* (Basado en Monasterio de Gonzo, 2003).

**POTAMOTRYGONIDAE.**— Disco redondeado. Rayas estrictamente duceacuícolas de América del Sur (las dos terceras partes de los potamotrigónidos son endémicos de desembocaduras de ríos al Atlántico) (Martin, 2005). Tienen varias especializaciones para vivir en agua dulce, como la baja concentración de urea en fluidos corporales, reducción de la glándula rectal y la modificación (reducción) de las ampollas de Lorenzini para que puedan funcionar en agua dulce (Lovejoy, 1996; Nelson, 2006). Son vivíparas y los embriones se alimentan por medio de vellos uterinos que segregan una “leche uterina”; algunos de estos vellos penetran por el espiráculo del embrión. Aunque tienen un aguijón caudal venenoso, el que los torna entre los peces de agua dulce más temidos en la región Neotropical, los individuos no son peligrosos a menos que sean pisados. Los integrantes de este grupo presentan baja fecundidad, madurez sexual tardía, y crecimiento lento, lo que las hace muy vulnerables a la extinción. Algunos países como Alemania, Estados Unidos y varios asiáticos ya están reproduciendo estas especies para el comercio de animales ornamentales.



Figura 70: Distribución de Potamotrygonidae.

Es el único grupo de Chondrichthyes que se ha diversificado en agua dulce (Lovejoy, 1996). Se conocen fósiles del Eoceno de este grupo; de Carvalho et al., (2004) y Brito y Deynat (2004) plantearon la hipótesis de que el grupo surgió en el Cretácico. Cuatro géneros con 26 especies. En Argentina un solo género: *Potamotrygon* con *P. amandae*, *P. brachyura* (Figura 69), *P. falkneri*, *P. hyxtrix*, *P. motoro* y *P. schuhmacheri* (Menni y Lucifora, 2007; Lucifora et al., 2016 y 2017). Es un género de escasa importancia económica.



**GYMNURIDAE.**— Disco romboidal y extremadamente ancho (1/5 más ancho que largo; Figura 71); cola pequeña; sin aleta caudal; aleta dorsal y espinas de la cola presentes y venenosas o ausentes. Viven en mares tropicales y plataforma continental. Los fósiles más antiguos del grupo son del Paleoceno tardío (Nelson et al., 2016). En Argentina un género: *Gymnura* (*Gymnura alta-vela*, raya mariposa) (Menni y Lucifora, 2007).

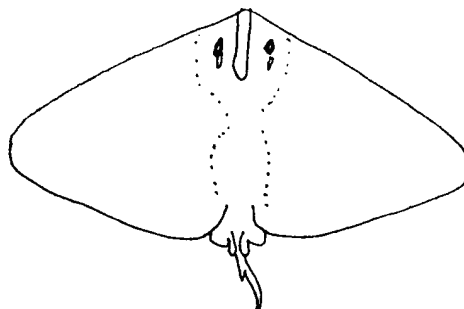


Figura 71: Gymnuridae (Modificado de Nelson, 2006).

**MYLIOBATIDAE.**— Cabeza que sobresale del disco (Figura 72); dientes dispuestos en mosaico como la raya águila que se alimenta de moluscos y crustáceos, aplastando sus conchas con sus dientes aplanados, otras como la raya diablo y la manta raya filtran el plancton del agua; aleta dorsal pequeña presente; la mayoría de las especies con una o más espinas venenosas en la cola; sin aleta caudal; ojos y espiráculos laterales en la cabeza; cola muy larga, más que el disco y cuerpos romboidales bien definidos. Viven en el océano abierto y no en el fondo del mar. Son excelentes nadadores, algunas especies son no torias por su habilidad de dar saltos muy altos sobre el agua (Nelson et al., 2016). Este grupo es monofilético (Aschliman et al. 2012a; Naylor et al. 2012). En Argentina dos géneros: *Myliobatis* (*Myliobatis goodei*, chuchó; *M. ridens*, chuchóñato) y *Mobula hypostoma* (raya diablo) (Menni y Lucifora, 2007; Ruocco et al., 2012).

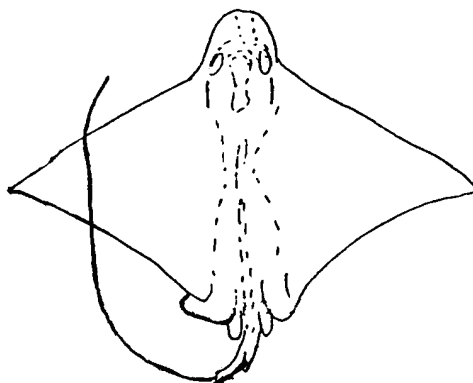


Figura 72: Myliobatidae (Modificado de Nelson, 2006).

**RESUMEN**

- Los Chondrichthyes, son vertebrados acuáticos conocidos como peces cartilaginosos, denominación que hace referencia a que su esqueleto es de cartílago. frecuentemente con calcificación prismática pericondral, muy raramente osificado.
- Incluye a los Holocephali (quimeras) y los Elasmobranchii (=Neoselachii) (tiburones, rayas).
- Los dientes no están fusionados a la mandíbula y los van reemplazando por otros nuevos de forma continua y rápida. Existen dientes aserrados, con función cortadora; dientes afilados, con función agarradora y dientes planos (en muchas rayas) para moler el alimento.
- No poseen opérculo, por lo que es necesario que naden para mantener el flujo de agua a través de las branquias; carecen también de una vejiga natatoria, en su lugar poseen un hígado con altas concentraciones de lípidos que facilita su flotación en las columnas de agua.
- Hay aproximadamente 810 spp. de Elasmobranchii (=Neoselachii) en contraste con las 30 spp. de Holocephali vivientes.

**SISTEMÁTICA**

Chondrichthyes  
 Holocephali  
 Euselachii  
 Elasmobranchii (=Neoselachii)  
 Selachii  
 Galeomorphi  
 Squalomorphi  
 Hexanchida  
 Squalida  
 Squatinida  
 Batomorphi

**Literatura recomendada**

- Ax, P. 2003. Multicellular Animals: Order in Nature-System Made by Man (Vol. 3). Springer Science Business Media.
- Cousseau, M. B.; Díaz de Astarloa, J. M.; Ehrlich, M. D.; Fabr , N. N.; Figueroa, D. E. 2010. Ictiolog . Aspectos Fundamentales. La Vida de los Peces Sudamericanos. Mar del Plata: Editorial Universitaria de Mar del Plata (EUDEM). 670 pp.
- Cousseau, M. B.; Perrotta, R. G. 2013. Peces marinos de Argentina: biolog , distribuci n, pesca. 4a. ed. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigaci n y Desarrollo Pesquero INIDEP. 193 p.
- Nelson, J. S.; Grande, T. C.; Wilson, M. V. H. 2016. *Fishes of the World* (5th Ed.). John Wiley and Sons, Hoboken, NJ. 701 pp.

**Links de Inter s**

- [Tiburonpedia](#) – Caracter sticas generales de los tiburones.
- [International Shark Attack File](#) – Sitio sobre ataques de tiburones a humanos.

# Condriictios de Argentina. Ecología y Distribución

Juan M. Díaz de Astarloa<sup>1</sup>  
Daniel Enrique Figueroa<sup>2</sup>  
Ezequiel Mabragaña<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Biotaxonomía Morfológica y Molecular de Peces (BIMOPE),  
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC),  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata-CONICET.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Marinas,  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata.

El Mar Argentino es transicional, con aguas templado cálidas al norte y templado frías al sur. La influencia de la Corriente Fría de Malvinas es notoria en el sur, sobre la plataforma patagónica, y por la región del talud hasta frente a la Provincia de Buenos Aires. Estas características ambientales afectan la composición y distribución de los condriictios. El número de especies es moderado (apenas supera el centenar), si se compara con la gran diversidad exhibida en los mares tropicales y subtropicales del mundo.

En el Atlántico suroccidental (entre los 34° y 55° S) entre la costa y las aguas profundas más allá del talud continental se distribuye un total de 37 especies de tiburones, los cuales pueden dividirse en dos grandes grupos: los pertenecientes a la fauna patagónica y los correspondientes a la fauna bonaerense. Los tiburones patagónicos están comprendidos en la Provincia biogeográfica Magallánica, caracterizada principalmente por aguas templadofrías, frías y profundas, y corresponden a Squalidae (tiburones galludos), Scyliorhinidae (pintarrojas), Somniosidae (dormilones) y Etmopteridae (espinosos). Los tiburones de la región bonaerense forman parte de la Provincia biogeográfica Argentina, y son típicos de aguas templado-cálidas y subtropicales e integran las Familias Triakidae (cazones y gatuzos), Carcharhinidae (tintoreras y bacotas), Sphyrnidae (martillos) y Odontaspidae (tiburones toro). Los batoideos que están presentes en el Mar Argentino están comprendidos por siete clados: los torpedos o rayas eléctricas (Torpedinidae y Narcinidae), los peces sierra (Pristidae), las guitarras (Rhinobatidae), las rayas (Arhynchobatidae y Rajidae), y las águilas de mar o chuchos (Dasyatidae). En total abarcan aproximadamente 44 especies. Algunos géneros de Arhynchobatidae y Rajidae presentan una gran diversidad, como *Bathyraja* con 11 especies, y *Psammobatis* con 6. Algunas tienen una amplia distribución en la plataforma continental argentina, como *Zearaja chilensis*, *Bathyraja brachyrops* o *Psammobatis normani*; otras, en cambio, están circunscriptas sólo a la región bonaerense (*Psammobatis bergi*, *Sympterygia acuta*) o patagónica (*Bathyraja magellanica*, *Psammobatis rudis*), e incluso con una especie que sólo vive en la interfase de las dos Provincias (*Psammobatis lentiginosa*; Figueroa et al., 1999; Mabragaña et al., 2012).

En las aguas continentales de Argentina, dentro de la cuenca parano platense, se encuentran las rayas de río (6 especies, Menni y Lucifora, 2007; Lucifora et al., 2017a), pertenecientes a Potamotrygonidae, de abolengo marino y endémicas de América del Sur. Poseen poderoso aguijón en la

cola, relacionado con glándulas venenosas, similares a las de los miliobátidos. Algunos ejemplares pueden superar el metro de ancho de disco. Se desconocen muchos aspectos de su biología. Este grupo ha sufrido una gran disminución en la abundancia de varias de las especies, principalmente por la degradación de hábitats y la sobrepesca (Lucifora et al., 2017b).

El holocéfalo que habita las aguas frías de la plataforma continental argentina es el pez gallo o pez elefante (*Callorhynchus callorhynchus*) (Figura 73), pertenece a Callorhynchidae, endémica del hemisferio sur. Con su típica proboscis detecta invertebrados que habitan en el bentos y con sus dientes en mosaico (Figura 70)) muele las partes duras de sus exoesqueletos. Presentan importancia comercial, aunque el volumen explotado es bajo. En el Golfo San Matías su captura es sostenida (Di Giácomo y Perier, 1991).

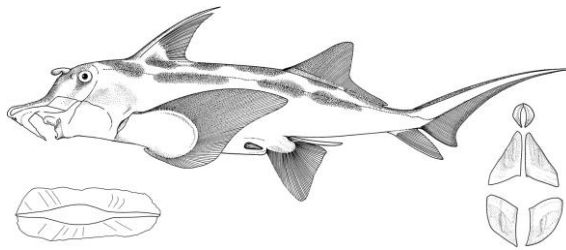


Figura 73: Pez gallo o elefante, Callorhynchidae, *Callorhynchus callorhynchus*. Nótese el detalle de la cápsula ovárica a la izquierda y los dientes en mosaico a la derecha.

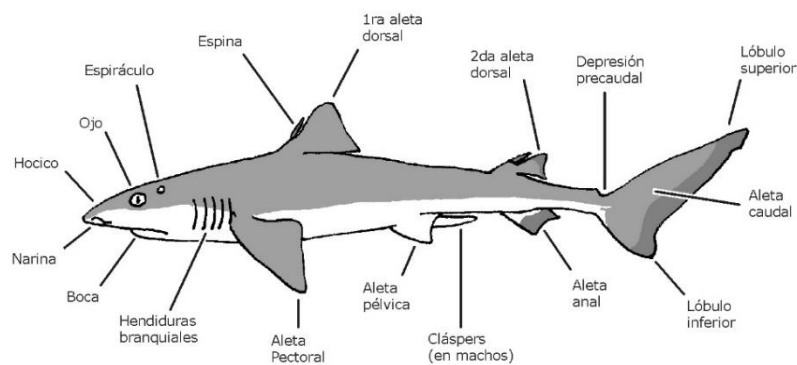


Figura 74: Diagrama de las características externas de un tiburón.

Los elasmobranquios Pleurotremata, o con forma de tiburón (Figura 74), conforman dos grandes grupos monofiléticos, los Squalomorphi (con aleta anal ausente) y los Galeomorphi (con aleta anal presente).

Entre los Galeomorphi, los miembros de Squalidae son los llamados tiburones espinosos, por la espina que precede a las aletas dorsales. Tienen amplia distribución dentro de aguas templado frías, son migradores, de hábitos demersal (de fondo) o pelágicos y amplio espectro trófico. Las dos especies más frecuentes en las capturas comerciales de altura en la Patagonia son *Squalus acanthias*, que posee manchas (Figura 75) y *Squalus mitsukurii*, que carece de ellas.

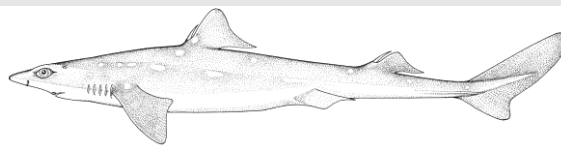
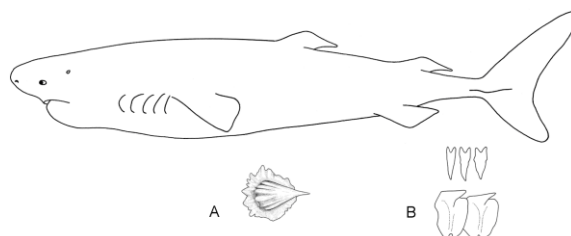


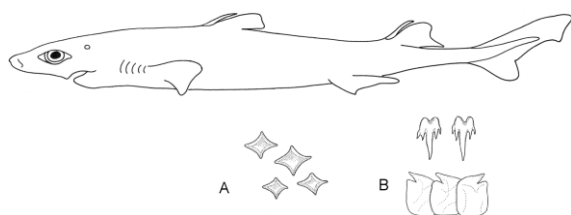
Figura 75: Tiburón espinoso o espineto, Squalidae, *Squalus acanthias*.

Otro clado de tiburones Squalomorphi es la Somniosidae, propia de aguas del talud continental. En el Atlántico Sudoccidental se encuentra el tiburón dormilón (*Somniosus antarcticus*) (Figura 76). Sorprende por su porte (supera los 4 m) y su lentitud; la corona de las escamas placoides que cubren su cuerpo son de forma cónica (Figura 74A) y presentan heterodoncia entre las mandíbulas superior e inferior (Figura 74B). Es de aguas profundas, pero capturado esporádicamente por la flota merluquera, cuando asciende a alimentarse de los cardúmenes de merluza frente a la Provincia de Buenos Aires (Cione, 1998; Díaz de Astarloa et al., 1999).



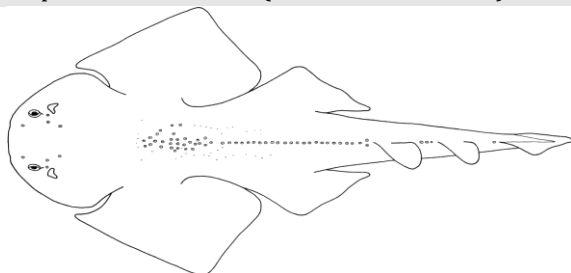
**Figura 76: Tiburón dormilón, Somniosidae, *Somniosus antarcticus*. A) escama placoides; B) heterodoncia entre los dientes de la mandíbula superior e inferior.**

Los tiburones linterna (Etmopteridae), desprovistos de aleta anal, también habitan aguas del talud continental, son negros, tienen fotóforos, un conspicuo órgano pineal entre los ojos, heterodoncia dentaria entre mandíbulas y sus escamas placoides tienen la corona chata. La especie que ha aparecido en campañas de evaluación en aguas profundas es *Etmopterus pussilus* (Figura 77).



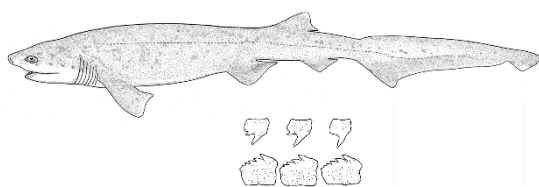
**Figura 77: Tiburón linterna, Etmopteridae, *Etmopterus pussilus*. A) Escamas placoides; B) heterodoncia entre los dientes de la mandíbula superior e inferior.**

Squatinae está integrada por tiburones bentónicos sin aleta anal, deprimidos dorsoventralmente, con la parte anterior de las aletas pectorales no soldadas a la cabeza, por lo que a veces son considerados formas de transición entre los pleuro y los hipotremados. Son peces voraces que se mantienen al acecho para cazar sus presas. Frente a la Provincia de Buenos Aires es pescado frecuentemente por la flota costera el pez ángel *Squatina guggenheim* (Figura 78). Recientes estudios han demostrado que esta especie necesita tres años para completar su ciclo reproductivo, cualidad que la vuelve muy vulnerable a la explotación comercial (Colonello et al., 2006).



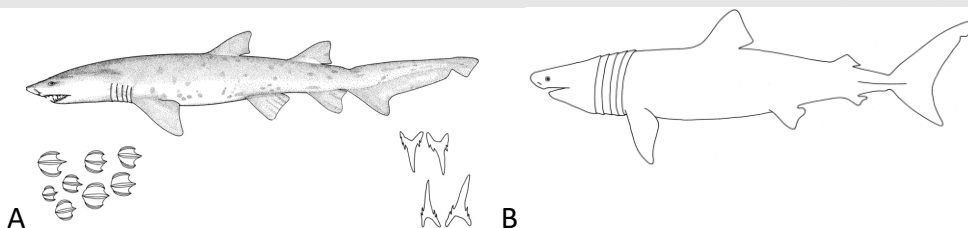
**Figura 78: Pez ángel, Squatinidae, *Squatina guggenheim*.**

El grupo de tiburones que presenta aleta anal está representado por varios clados en aguas argentinas. Hexanchidae está integrado por tiburones primitivos, con un representante en aguas costeras, el gatopardo (*Notorynchus cepedianus*) (Figura 79). Es un tiburón de gran porte, con siete pares de hendiduras branquiales, que sobrepasa los tres metros de largo, predador y carroñero, con heterodoncia conspicua entre ambas mandíbulas (Figura 76). Presenta ejemplos de tácticas colectivas para capturar lobos marinos (Ebert, 2003) y es la única especie en esta región potencialmente peligrosa para el hombre, aunque no se han registrado casos de ataques.



**Figura 79: Gatopardo, Hexanchidae, *Notorynchus cepedianus*. Nótese la heterodoncia entre los dientes de la mandíbula superior e inferior.**

Otro grupo de tiburones con aleta anal son los lamniformes, que son los tiburones considerados más evolucionados. En las aguas templado cálidas del litoral bonaerense se captura regularmente el escalandrún (*Carcharias taurus*, Odontaspidae); puede superar los 2 metros de longitud total, los embriones de las hembras grávidas practican el canibalismo. Como una forma peculiar de mantener la flotabilidad neutra tragan aire en la superficie, cuando son capturados expulsan este aire con violencia, produciendo un sonido que les valió el mote de “tiburón toro”. Otro curioso tiburón lamniforme ocasionalmente observado en aguas templadas de Argentina es el tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*, Cetorhinidae) (Figura 80), que alcanza los 9 metros de longitud total; es pelágico, se alimenta de pequeños organismos por filtración, para lo cual posee grandes aberturas branquiales.



**Figura 80: A: Escalandrún, Odontaspidae, *Carcharias Taurus*, nótese los detalles de las escamas placoides (izquierda) y de los dientes (derecha); B: tiburón peregrino, Cetorhinidae, *Cetorhinus maximus*.**

Lamnidae incluye a los tiburones más conocidos a nivel mundial, pero que son raramente registrados en nuestras aguas (Siccardi et al., 1981; Lucifora, 2001; Mabragaña et al., 2015), como el blanco (*Carcharodon carcharias*), el mako (*Isurus oxyrinchus*), el tiburón sardinero (*Lamna nasus*), y el martillo *Sphyrna zigaena* (Menni y García, 1985) (Figura 81). Los bacotas *Carcharhinus plumbeus* y *C. leucas* (Chiaromonte, 1998) y más raramente especies epipelágicas oceánicas como el marrajo *Isurus oxyrinchus* (Siccardi et al., 1981). Un ejemplar macho juvenil (provisoriamente determinado como marrajo) de poco más de un metro de longitud y hallado varado en las costas de Mar del Plata fue identificado como *Lamna nasus* a través de la metodología del Código de Barras Genético (Mabragaña et al., 2015) (ver box).

## BARCODES

Históricamente, los métodos de identificación y clasificación de peces han sido basados, principalmente, en características morfológicas visibles. No obstante, un enfoque integrado de la taxonomía es necesario, debido a la complejidad de la biología de las especies que requiere que las fronteras a nivel específico sean estudiadas desde perspectivas multidisciplinarias y complementarias.

Los códigos de barras genéticos (DNA-Barcodes) son secuencias cortas de una porción estandarizada del genoma que se utilizan como una herramienta complementaria a la taxonomía tradicional para la identificación y descubrimiento de nuevas especies. En 2003 se propuso el uso de un marcador molecular, el gen citocromo oxidasa subunidad I (COI) del ADNm como un sistema global para la bioidentificación de organismos animales. La eficacia del uso del COI para la identificación de especies, y como base de un sistema global de bioidentificación de animales ha sido demostrada y validada en un amplio grupo de animales, tanto invertebrados como vertebrados.

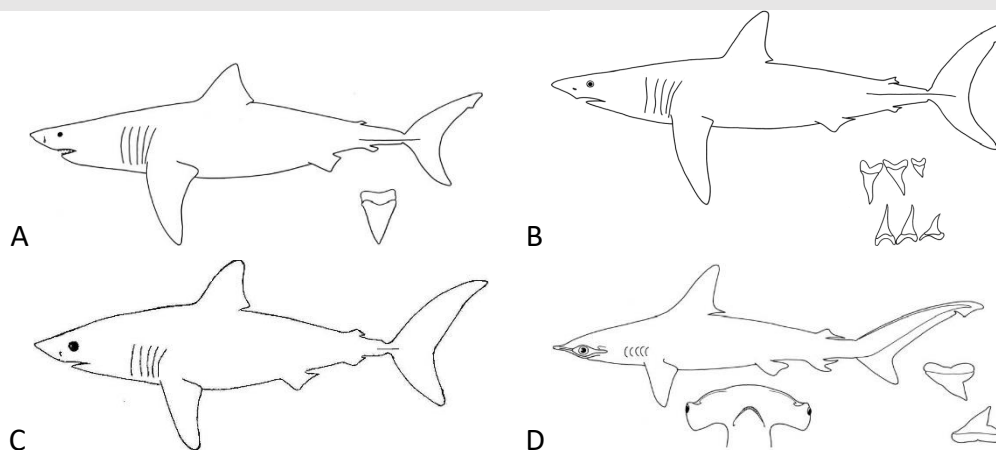


Figura 81: Lamnidae. A) tiburón blanco, Lamnidae, *Carcharodon carcharias* (nótese el detalle de un diente); B) marrajo o mako, *Isurus oxyrinchus*; C) Tiburón sardinero, *Lamna nasus*; D) tiburón martillo, *Sphyrna zigaena*.

También presenta aleta los integrantes de Triakidae, con las dos especies de mayor importancia comercial en Argentina, el gatuzo (*Mustelus schmitti*) y el cazón (*Galeorhinus galeus*) (Figura 82). *Mustelus* es de hábitos bentopelágicos costeras y de plataforma que alcanzan tallas máximas de hasta 120 cm, tiene dentición en mosaico, acorde con su alimentación predominantemente de invertebrados del fondo (principalmente cangrejos, seguido de los anélidos poliquetos y en tercer lugar peces pequeños). El cazón, *Galeorhinus*, alcanza tallas máximas de hasta dos metros, tiene hábitos migradores, utilizando el litoral argentino como área de cría (Tricas et al., 1998); el ciclo reproductivo en las hembras es trianual: 1 año de gestación y 2 de maduración del folículo ovárico (Lucifora, 2003). El cazón es una especie severamente amenazada, en el pasado fue capturado por su aceite y la vitamina A de su hígado y actualmente es muy valorado por su carne.

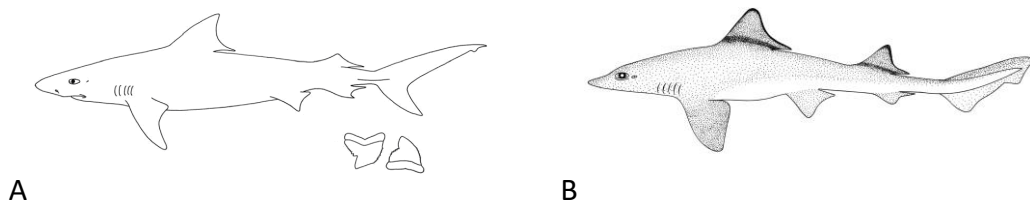


Figura 82: Triakidae. A) gatuzo, *Mustelus schmitti*; B) cazón, *Galeorhinus galeus*.

Otros dos clados con aleta anal (Galeomorphi), bien representadas en Argentina, son Carcharhinidae y Scyliorhinidae. Dentro de la primera sin lugar a dudas el más buscado por la pesca recreativa es el bacota (*Carcharhinus brachyurus*), esbelto tiburón ictiófago, de gran tamaño (Figura 83). Otros bacotas de gran tamaño son *Carcharhinus plumbeus* y *C. leucas* (Chiaramonte, 1998). A Scyliorhinidae pertenece la pintarroja (*Schroederichthys bivius*; Figura 83), que habita en la plataforma patagónica (Figura 83), es el único tiburón ovíparo del Mar Argentino. Presenta por otra parte un dimorfismo sexual poco frecuente entre los condriactos: los machos, que no superan el metro, son más grandes que las hembras.

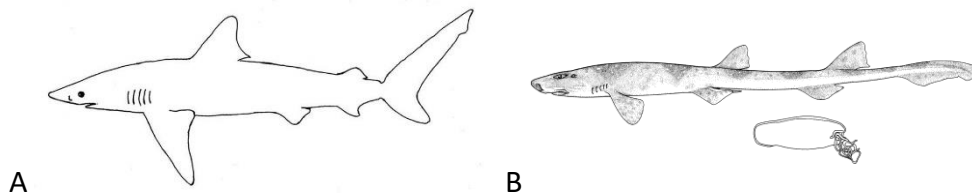


Figura 83: A) Bacota, Carcharhinidae, *Carcharhinus brachyurus*; B) Pintarroja, Scyliorhinidae, *Schroederichthys bivius* (nótese el detalle de la cápsula ovárica).

Los condriactos elasmobranquios Hypotremata, o con forma de raya, son deprimidos dorsoventralmente, con las aletas pectorales expandidas hacia adelante y hacia atrás, quedando las aberturas branquiales en posición ínfera. Se pueden agrupar en tres tipos principales: formas de transición, rayas típicas, rayas eléctricas y chuchos.

Las formas hipotremadas de transición, si bien tienen las aberturas branquiales ínferas, la parte posterior del tronco es robusta como la de los tiburones y las aletas dorsales son distinguibles a simple vista. Se los conoce con el nombre de guitarras, están agrupados en Rhinobatidae. El más conocido en el litoral bonaerense es la vistosa guitarra chica *Zapteryx brevirostris* (Figura 84), que alcanza una talla de 65 cm de longitud total, se alimenta de invertebrados, con una proporción significativa de anfioxos (Barbini, 2006); el ciclo reproductivo en las hembras dura tres años (Colonello, 2009).

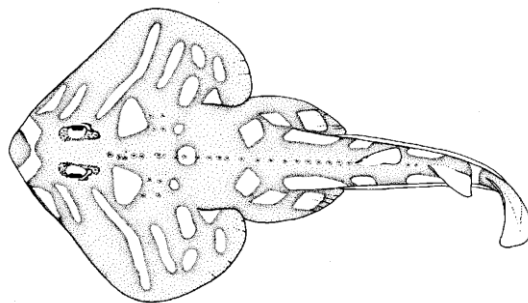


Figura 84: Guitarra chica, Rhinobatidae, *Zapteryx brevirostris*.



Las rayas típicas de Arhynchobatidae y Rajidae, presentan su mayor diversidad a nivel mundial en mares templados; en el Mar Argentino está representada con 24 especies (Cousseau et al., 2007; Díaz de Astarloa et al., 2008), por lo cual es la Familia de condriictios con mayor número de especies en el área, desde las formas más pequeñas a nivel mundial, la rayita sin orlas (*Psammobatis rutrum*, con una talla máxima observada de 32 cm) (Figura 85) hasta una de las especies más grandes, la raya de vientre áspero (*Dipturus trachyderma*, con una talla máxima observada de 242 cm). El alto grado de endemismo de las rayas a nivel genérico en el Mar Argentino sólo es compartido con Oceanía, y estudios recientes están demostrando un nivel de especialización en el espectro trófico no registrado en otros lugares del mundo.

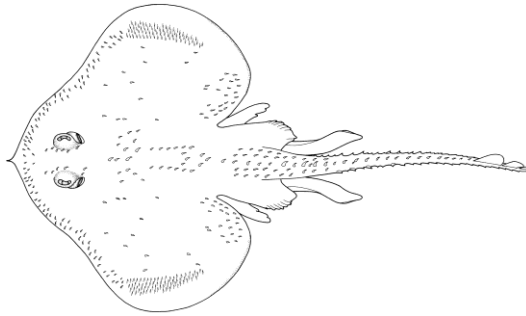


Figura 85: Rayita sin orlas, Rajidae, *Psammobatis rutrum*.

Las rayas eléctricas (Torpediniformes) se denominan así, porque tienen la posibilidad de producir descargas a partir de musculatura especializada en las aletas pectorales, el efecto resulta muy desagradable cuando se toca el dorso de estos peces estando vivos. En el litoral argentino el más conocido es el torpedo chico (*Discopyge tschudii*, Narcinidae) (Figura 86). Como en el caso de la pintarroja, los machos, que pueden superar los 50 cm de longitud total, son más grandes que las hembras. Presentan una marcada especialización trófica a la anelidofagia (Spath, 2014).

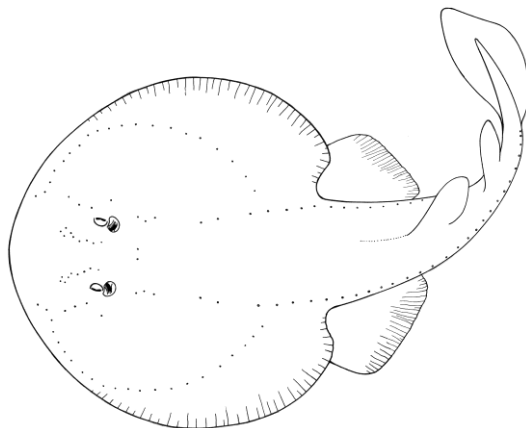


Figura 86: Torpedo chico, Narcinidae, *Discopyge tschudii*.

Los elasmobranquios hipotremados tipo chuchos (Myliobatiformes) se caracterizan en general por tener un fuerte aguijón con bordes aserrados retrorsos, que puede causar graves heridas a sus atacantes, muy dolorosas a causa de toxinas liberadas por las glándulas venenosas presentes en el epitelio que rodea al aguijón (Christiansen y Cousseau, 2005). La mayor diversidad de este grupo es alcanzada en regiones tropicales y subtropicales, por lo que el número de especies en el Mar Argentino es modesto. El chucho más conocido en el litoral bonaerense es el hocicudo, *Myliobatis goodei* (Myliobatidae) (Figura 87), que llegar a tener 90 cm de ancho de disco; su dentición en

mosaico sirve para moler exoesqueletos y conchillas de organismos del bentos (Ruocco, 2012). Sin embargo, recientemente fue descrita una nueva especie de chucho para las costas de la Provincia de Buenos Aires sobre la base de metodologías morfológicas y moleculares (Ruocco et al., 2012)

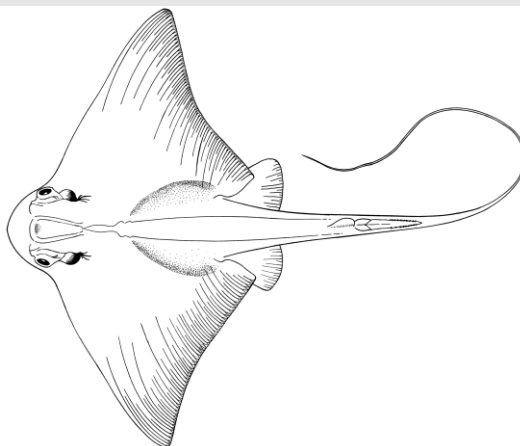


Figura 87: chucho hocicudo, Myliobatidae, *Myliobatis goodei*.

#### Comportamiento de captura de la presa y biomecánica alimenticia de los tiburones

Contrariamente a una extendida creencia, los tiburones no son los carroñeros de las profundidades, que se alimentan de basura o de todo lo que se cruce en su camino. Son carnívoros que ocupan todos los niveles tróficos y los grandes tiburones como el blanco, bacota y marrajo son los predadores tope en todas las redes alimenticias marinas (Cortés, 1999). La dieta de la mayoría de los tiburones incluye peces óseos y para muchas especies el contenido de peces en los estómagos excede el 90 % de presencia de peces, particularmente para especies del género *Carcharhinus*, martillos (Sphyrnidae), tiburón sardinero (*Lamna nasus*) (Figura 81). La dieta de los grandes tiburones como el tigre, marrajo o tintoreras incluye una gran variedad de vertebrados como peces, tortugas y aves marinas. Grandes mamíferos marinos como focas, lobos marinos y delfines son devorados por el tiburón blanco adulto y por otros escualos como el tiburón dormilón *Somniosus antarcticus* (Díaz de Astarloa et al., 1999).

Una de las particularidades del mecanismo alimentario de los elasmobranquios en general, y de los tiburones en particular, es la notable diversidad funcional a pesar de la simplicidad morfológica del aparato masticador (Motta, 2004). Comparando el esqueleto de un pez óseo, en el cual hay 63 huesos están involucrados en la alimentación, el aparato masticador de un tiburón está constituido por sólo 10 elementos cartilagosos. Además, los tiburones carecen, a diferencia de la mayoría de los osteíctios, de elementos faríngeos que ayuden en el procesamiento del alimento. Sin embargo, esta ausencia no impide que los tiburones efectúen un asombroso despliegue de diversos mecanismos alimentarios y de comportamiento. Los tiburones pueden capturar a sus presas por diversos métodos (golpes con el hocico, mordiscos, succión, filtración) y los convierte en predadores muy especializados y eficientes.

Algunas de las diferencias anatómicas más importantes entre los tiburones y muchos peces óseos se encuentran en la construcción de las mandíbulas, en el modo en que éstas están suspendidas en el cráneo y especialmente en la organización y mecánica del crecimiento de los dientes (Figura 37). Tanto la mandíbula superior como la inferior llevan una serie completa de dientes dispuesta en hileras. Cuando algunos de los dientes de la hilera más externa se pierden durante el ataque, éstos son reemplazados por nuevos dientes que se forman en las hileras más internas de la boca.

El comportamiento predatorio de los tiburones en general es poco conocido en comparación con el de los peces óseos, y la razón es inherente a la dificultad de estudiar a los tiburones en su hábitat natural. Los grandes tiburones pelágicos y oceánicos probablemente sean los menos cono-

cidos, si bien recientemente el uso de cámaras submarinas y estudios telemétricos (Motta, 2004) han arrojado luz sobre los patrones de alimentación en tiburones. Cómo los tiburones se aproximan a su presa y luego la cazan es uno de los aspectos del comportamiento alimentario menos conocido. En general cazan al acecho, aproximándose a su presa lentamente. El tiburón blanco ocupa gran parte de su tiempo nadando alrededor de su presa antes de interceptarla y eventualmente capturarla. Por ejemplo, algunos tiburones pueden ser vistos cerca de potenciales presas incluso durante 2 horas y sin siquiera morderla (Motta, 2004). La mordedura es el método de captura más común observado en tiburones. Suelen efectuar mordiscos y se retiran. Cuando su víctima se desangra o está débil, vuelven a atacarla hasta matarla totalmente. Engulle a su presa completa o la secciona en pedazos más pequeños. El tiburón dormilón (*Somniosus antarcticus*) de aguas profundas de más de 500 m de profundidad, presenta un comportamiento alimentario particular. Los dientes de la mandíbula superior son largos y puntiagudos, muy distintos a los de la mandíbula inferior, que son oblicuos, afilados y próximos entre sí (Díaz de Astarloa, et al., 1999) (Figura 76B); estos dientes le permiten “excavar” grandes trozos de carne de cetáceos muertos y probablemente arrancan rápidamente la cabeza de focas y lobos marinos antes de alimentarse de sus cadáveres.

### **Estructura, mecánica de crecimiento y funcionalidad de los dientes**

Los dientes se disponen en hileras ordenadas sobre ambas mandíbulas. Una corona de esmalte forma el borde cortante principal del diente. A lo largo de los bordes posteriores se desarrollan nuevas hileras de dientes que migran hacia delante a medida que aumentan de tamaño. Este suministro constante de dientes es para sustituir aquéllos desgastados o perdidos durante el uso. En algunos tiburones como los gatuzos (*Mustelus* spp.), y en la mayoría de los batoideos (rayas y afines) los dientes forman placas dentarias planas pavimentosas de función trituradora.

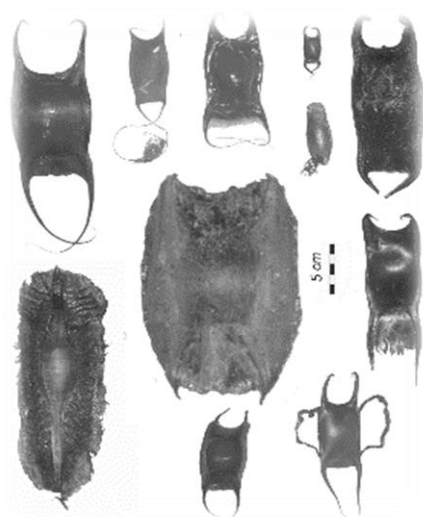
El reemplazo de los dientes se produce a intervalos regulares y la tasa de reemplazo varía según la especie, y es afectada por la edad, dieta, cambios estacionales y temperatura del agua. Para la mayoría de las especies unos pocos dientes son reemplazados cada vez, y la tasa de reemplazo se mide por el tiempo de movimiento de un diente de la hilera lingual (la más interna) a la hilera funcional (la más externa) y varía de 9 a 12 días para el tiburón leopardo (*Triakis semifasciata*) hasta 50 a 70 días para otras especies. Los dientes de los grandes tiburones predadores son unicuspidados, de bordes lisos y cortantes (marrajo) (Figura 81B). Existe heterodoncia sexual en muchas especies, siendo los dientes de machos adultos de formas diferentes a los de las hembras o machos inmaduros. Este dimorfismo pareciera estar más relacionado con el cortejo sexual, en el que los machos sujetan a las hembras con sus dientes, más que a diferencias en la dieta (Wetherbee y Cortés, 2004). La diversidad de formas en las cúspides dentarias es atribuida a distintos roles funcionales en la masticación: captura, desgarrar, corte, molienda. Los dientes con cúspides largas, puntiagudas y delgadas como el escalandrún (Figura 80A), el marrajo o mako son aptos para desgarrar. Los del tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) cambiar por *Carcharodon* o *Lamna nasus* (Figura 81) en cambio, presenta dientes con bordes aserrados y en forma de cresta de gallo que, combinados con la fuerza de las mandíbulas, son apropiados para perforar y cortar. Distintos ángulos de inserción de los dientes del escalandrún sugieren un mecanismo funcional diferente de ambas mandíbulas, probablemente relacionados con una función inicial de sujeción de la presa seguido de la perforación por parte de los dientes superiores (Lucifora et al., 2001).

### **Modalidades reproductivas de condricios del Mar Argentino**

El éxito evolutivo de los condricios puede atribuirse en parte, a las complejas estrategias reproductivas que ha desarrollado. De acuerdo al tipo de parición, los condricios pueden clasificarse en ovíparos (desarrollo externo al cuerpo de la madre) o vivíparos (desarrollo en el interior del cuerpo de la madre y parición de crías vivas). A su vez, según el aporte de nutrientes que recibe el embrión, se pueden clasificar en lecitotróficos (el desarrollo del embrión depende ex-

clusivamente del vitelo) o matrotroáficos (el desarrollo es suplementado por aporte adicional de nutrientes) (Carrier et al., 2004).

El oviparismo es un modo lecitotrófico, que consiste en la producción de huevos fertilizados que son envueltos en una cápsula coriácea y liberados al fondo marino. Estas son producidas en la glándula oviductal (exclusiva de los condriictos), ubicada en la primera porción del tracto reproductivo de las hembras. El proceso de formación de la cápsula es muy rápido (12-24 hs) permaneciendo un corto período en el útero, para ser luego liberada al exterior (Hamlett y Koob, 1999). El desarrollo posterior del embrión hasta su eclosión ocurre dentro de la cápsula y puede tener una duración de unos pocos meses a varios años de acuerdo con las especies y el hábitat; y es un período durante el cual el embrión se alimenta del vitelo y obtiene agua y minerales del medio externo (Berestovskii, 1994; Jañez y Sueiro, 2007; Mabragaña et al., 2015b). Las cápsulas presentan características morfológicas que permiten distinguirlas entre sí (Figura 88; Ebert and Davis 2007; Mabragaña et al., 2011). De este modo pueden proveer información sobre relaciones filogenéticas (Fischer et al. 2014), distribución y biología reproductiva de las especies, permitiendo identificar sitios y épocas de oviposición (Vazquez et al., 2016), y conocer sobre su fertilidad y período de incubación (Mabragaña et al., 2015). En el Atlántico Sudoccidental (ASO) esta modalidad reproductiva se observa en todas las rayas verdaderas (Rajiformes), el tiburón pintarroja *Schroederichthys bivius* y el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*.



**Figura 88:** Cápsulas de huevo de diferentes especies de condriictos ovíparos del Mar Argentino.

Las especies vivíparas retienen sus embriones en el útero durante todo el período de desarrollo. Eso hace que el embrión nace totalmente desarrollado como una copia en miniatura del adulto. Dependiendo del tipo de nutrición de los embriones encontramos 4 modalidades reproductivas:

**(1) Viviparidad lecitotrófica:** dentro de este grupo se encuentran aquellos cuyos embriones dependen solamente del vitelo depositado en el huevo al comienzo de la ovulación. Los embriones son retenidos en el útero solamente como protección, pero no reciben ningún suplemento en su nutrición por parte de la madre durante la gestación. Consecuentemente, al igual que en las formas ovíparas, las crías al nacer son de pequeño tamaño, debido a la cantidad finita de nutrientes disponible en el saco vitelino. En general el proceso de gestación en las especies que tienen este modo reproductivo es relativamente largo (por ejemplo, en *S. acanthias* puede durar entre 18 y 20 meses; en el cazón *Galeorhinus galeus* 2 años, Lucifora, 2003). Un cuarto de las especies actuales de condriictos utilizan esta modalidad reproductiva. Ejemplos en el ASO: El espineto *Squalus acanthias*, el cazón *Galeorhinus galeus*, el pez angel *Squatina guggenheim*, la

guitarra grande *Rhinobatos horkelii*, la guitarra chica *Zapterix brevirostris* y los torpedos (Narcinidae y Torpedinidae).

**(2) Viviparidad histotrófica:** es una forma de reproducción matrotrofica, común en Myliobatiformes. Una región del epitelio uterino forma largos filamentos denominados trofonemata. Estos filamentos secretan una leche uterina nutritiva (histótrofo) rica en proteínas y lípidos que es ingerido por los embriones. El resultado es que los embriones alcanzan una talla relativamente grande dentro del útero (20 cm ancho del disco en *M. goodei*, Ruocco, 2012) un crecimiento del 1600 al 5000% en contenido orgánico. La histotrofia lipídica es bien diferente de la histotrofia limitada o incipiente que consiste en la secreción uterina de una mucosa rica en polisacáridos que es ingerida por los embriones. Esta modalidad se ha registrado en el gatuzo *Mustelus schmitti* (Orlando et al., 2015).

**(3) Oofagia:** es una forma de viviparidad matrotrofica en la cual luego de la nutrición inicial a partir del saco vitelino, los embriones se alimentan de huevos no fertilizados para desarrollarse. Como resultado los neonatos son muy grandes en algunas especies (> 100 cm). La oofagia es el modo reproductivo en todos los Lamniformes y evolucionó en sólo una pequeña familia dentro de los Carchariniformes (Pseudotriakidae). La adelfofagia (o canibalismo intrauterino) es una forma de oofagia en la cual los embriones más desarrollados en cada útero consumen a los embriones más pequeños y luego depende de los huevos no fertilizados que la madre va produciendo. En el Atlántico Sudoccidental esta modalidad se observa en *Lamna nasus* y en *Carcharias taurus*.

**(4) Viviparidad placentaria:** este tipo de reproducción tiene lugar solo en el 10% de las especies conocidas. En todos los casos, la primera etapa del desarrollo embrionario es similar a la de los otros modos matrotrofos, en la cual los embriones están encapsulados en alguna forma de cápsula y crecen a expensas de los nutrientes aportados por el vitelo almacenados en el saco vitelino. A partir de la mitad de la gestación las secreciones uterinas aumentan mientras declinan las reservas vitelinas y en el tercer y último periodo se forma la placenta que es en realidad, el saco vitelino transformado en una placenta epiteliocorial. Las especializaciones uterinas son concomitantes con la placentación. En algunas especies el cordón umbilical desarrolla vellosidades externas que pueden servir como áreas de absorción paraplacentarias. La envoltura terciaria es reducida en grosor demostrando cambios en la funcionalidad de la glandula oviductal. La envoltura de estos embriones no es una cápsula sino una membrana delgada y transparente que se mantiene durante toda la gestación. En la mayoría de las especies, todo el intercambio metabólico entre el útero y el embrión se realiza a través de la envoltura del huevo. La placenta persiste hasta que la gestación finaliza. En el Atlántico Sudoccidental esta modalidad reproductiva se ha registrado en el tiburón azul *Prionace glauca* cuya gestación es de 9 a 13 meses, produciendo alrededor de 30 embriones (Stevens, 2009).

# Osteichthyes

(Sarcopterygii + Actinopterygii)

## DIAGNOSIS

- Con hueso endocondral (esponjoso y celular) y dérmico. Cráneo y cinturas recubiertas por grandes huesos dérmicos.
- Con escamas óseas en el cuerpo y aletas.
- Neurocráneo con suturas marcadas.
- Quijada superior formada por maxilar y premaxilar.
- Dientes generalmente fusionados a los huesos.
- Aberturas nasales (narinas) dobles y más o menos dorsales.
- Desarrollo de un aparato opercular dérmico (con la peculiar cintura pectoral asociada) y branquiostegos (huesos largos y finos, en la 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; Johanson et al., 2005; Benton, 2015). 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; Neyt et al., 2000).
- Con pulmón (o su derivado, la vejiga natatoria, que puede estar unida, en los peces fisóstomos, o no, en los fisoclistos, al tubo digestivo; Figura 89).
- Ausencia de soportes endoesqueléticos externos a las branquias.
- Presencia de dientes en el paladar (Maisey, 1988).
- Ojos con anillo esclerótico formado por cuatro osículos. Presencia de conos dobles en la retina (posteriormente se pierden sólo en Eutheria; Rowe, 2000), 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.

Los caracteres apomórficos de Osteichthyes no incluyen la mera presencia de hueso ya que éste había aparecido anteriormente (hueso pericondral) en grupos devónicos como en los Craniata fósiles más basales, en placodermos y acantodios (Donoghue et al., 2006). Si bien el hueso celular es típico de los grupos basales de Osteichthyes, en la mayoría de Euteleostei (excepto Ostariophysi), el hueso es acelular (Kranenbarg et al., 2005). Los grupos basales tienen válvula espiral en el intestino (ausente en los más derivados).

La presencia de pulmones es un carácter ancestral en peces, siendo la vejiga natatoria un derivado especializado del pulmón (definiéndolo a éste como un derivado de la parte ventral de la faringe). La respiración de aire en peces ha aparecido independientemente múltiples veces (entre 38 y 67 eventos independientes; Graham, 1997).

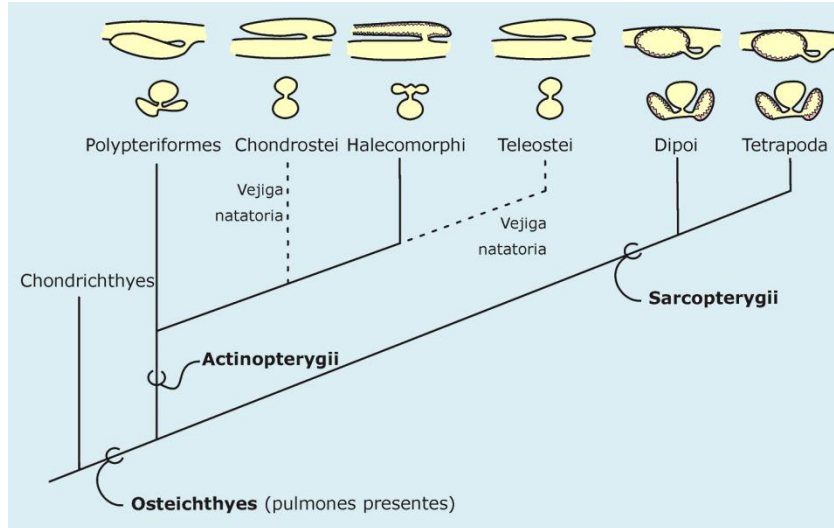


Figura 89: Evolución de los pulmones; en línea de puntos la modificación en vejiga natatoria (Basado en Kardong, 1998).

El nombre Osteichthyes fue usado por mucho tiempo para designar al grupo parafilético formado por Actinopterygii y Sarcopterygii, pero excluyendo a Tetrapoda. Actualmente el término comprende a todos sus descendientes, incluyendo a Tetrapoda (Figura 90). Hay dos grandes clados, Actinopterygii y Sarcopterygii (Figura 90; Tabla 3).

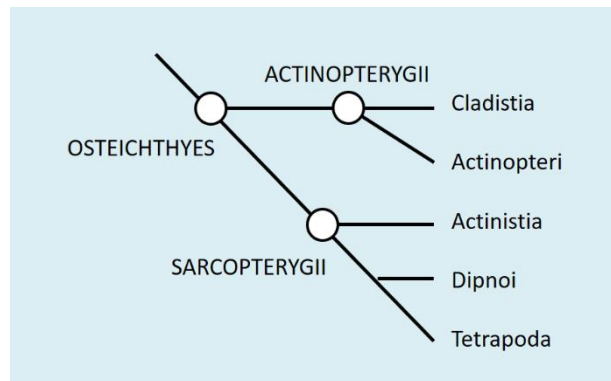


Figura 90: Filogenia de los grupos actuales de Osteichthyes.

Hemos adoptado, con muy pequeñas modificaciones, la sistemática de Nelson et al. (2016) porque este libro es un referente en la sistemática de Osteichthyes. Este libro brinda mucha información sobre el estado actual de la sistemática y filogenia de cada grupo. Para el tratamiento de la fauna argentina hemos utilizado principalmente los libros de Casciotta et al. (2005), Liotta (2005), Menni (2004), Monasterio de Gonzo (2003), López et al. (2003), Cousseau y Perrota (1998), Casciotta et al. (2005), Cousseau et al. (2010), Mirande y Koerber (2015), Koerber et al. (2017).

	ACTINOPTERYGII	SARCOPTERYGII
Aletas pares	Ictiopterigio	Arquipterigio
Aletas pares	Membranosas	Carnosas y lobuladas
Aletas pares	Movimiento sincrónico	Movimiento alternado
Escamas	Ganoides	Cosmoides
Aleta dorsal	Única (con reversiones)	Doble
Lóbulo dorsal de la aleta caudal	Puede faltar	Presente
Huesos operculares	Sin escamoso	Con escamoso
Suspensión Mandibular	Hiostflica	Autostflica secundaria
Anillo esclerótico	Cuatro o menos osículos	Más de cuatro osículos

**Tabla 3: Comparación de caracteres entre Actinopterygii y Sarcopterygii.**

## SISTEMÁTICA

OSTEICHTHYES	SERRIVOMERIDAE
ACTINOPTERYGII	CHLOPSIDAE
CLADISTIA	COLOCONGRIDAE
POLYPTERIFORMES	CYEMATIDAE
POLYPTERIDAE	DERICHTHYIDAE
ACTINOPTERI	HETERENCHELYIDAE
CHONDROSTEI	MONOGNATHIDAE
ACIPENSERIFORMES	MORINGUIDAE
ACIPENSERIDAE	MYROCONGRIDAE
POLYDONTIDAE	NETTASTOMATIDAE
NEOPTERYGII	PROTANGUILLIDAE
HOLOSTEI	SYNAPHOBRANCHIDAE
AMIIFORMES	OSTEOGLOSSOMORPHA
AMIIDAE	HIODONTIFORMES
LEPISOSTEIFORMES	HIODONTIDAE
LEPISOSTEIDAE	OSTEOGLOSSIFORMES
TELEOSTEI	GYMNARCHIDAE
ELOPOMORPHA	MORMYRIDAE
ELOPIFORMES	NOTOPTERIDAE
ELOPIDAE	OSTEOGLOSSIDAE
MEGALOPIDAE	PANTODONTIDAE
ALBULIFORMES	CLUPEOCEPHALA
ALBULIDAE	OTOMORPHA
NOTACANTHIFORMES	CLUPEI
HALOSAURIDAE	CLUPEIFORMES
NOTACANTHIDAE	DENTICIPITIDAE
ANGUILLIFORMES	CHIROCENTRIDAE
ANGUILLIDAE	ENGRAULIDAE
CONGRIDAE	PRISTIGASTERIDAE
EURYPHARYNGIDAE	DUSSUMIERIIDAE
MURAENESOCIDAE	ALEPOCEPHALIFORMES
MURAENIDAE	ALEPOCEPHALIDAE
NEMICHTHYIDAE	PLATYTROCTIDAE
OPHICHTHIDAE	OSTARIOPHYSI
SACCOPHARYNGIDAE	ANOTOPHYSA



GONORYNCHIFORMES	LORICARIIDAE
GONORYNCHIDAE	NEMATOGENYIDAE
CHANIDAE	TRICHOMYCTERIDAE
KNERIIDAE	SCOLOPLACIDAE
OTOPHYSA	DIPLOMYSTIDAE
CYPRINIFORMES	AKYSIDAE
BOTIIDAE	AMBLYCIPITIDAE
CATOSTOMIDAE	AMPHILIIDAE
COBITIDAE	ANCHARIIDAE
CYPRINIDAE	ARIIDAE
GYRINOCHEILIDAE	AUCHENIPTERIDAE
NEMACHEILIDAE	BAGRIDAE
BALITORIDAE	CETOPSIDAE
BARBUCCIDAE	CHACIDAE
ELLOPOSTOMATIDAE	CLARIIDAE
PSILORHYNCHIDAE	CLAROTEIDAE
SERPENTICOBITIDAE	CRANOGLANIDIDAE
VAILLANTELLIDAE	DORADIDAE
CHARACIPHYSAE	HEPTAPTERIDAE
GYMNOTIFORMES	HETEROPNEUSTIDAE
GYMNOTIDAE	HORABAGRIDAE
APTERONOTIDAE	ICTALURIDAE
RHAMPHICHTHYIDAE	MALAPTERURIDAE
STERNOPYGIDAE	MOCHOKIDAE
CHARACIFORMES	PANGASIIDAE
CITHARINIDAE	PIMELODIDAE
DISTICHODONTIDAE	PLOTOSIDAE
ACESTRORHYNCHIDAE	PSEUDOPIMELODIDAE
ALESTIDAE	SCHILBEIDAE
BRYCONIDAE	SILURIDAE
CHALCEIDAE	SISORIDAE
CHARACIDAE	ASPREDINIDAE
CHILODONTIDAE	AUSTROGLANIDIDAE
CRENUCHIDAE	ERETHISTIDAE
CTENOLUCIIDAE	LACANTUNIIDAE
CYNODONTIDAE	EUTELEOSTEOMORPHA
ERYTHRINIDAE	LEPIDOGALAXIIFORMES
GASTEROPELECIDAE	LEPIDOGALAXIIDAE
HEMIODONTIDAE	GALAXIIFORMES
HEPSETIDAE	GALAXIIDAE
LEBIASINIDAE	ARGENTINIFORMES
PARODONTIDAE	ARGENTINIDAE
PROCHILODONTIDAE	BATHYLAGIDAE
SERRASALMIDAE	MICROSTOMATIDAE
TRIPORTHEIDAE	OPISTHOPROCTIDAE
ANOSTOMIDAE	SALMONIFORMES
CURIMATIDAE	SALMONIDAE
IGUANODECTIDAE	ESOCIFORMES
SILURIFORMES	ESOCIDAE
ASTROBLEPIDAE	UMBRIDAE
CALLICHTHYIDAE	STOMIATIFORMES

DIPLOPHIDAE	OREOSOMATIDAE
GONOSTOMATIDAE	STYLEPHORIFORMES
PHOSICHTHYIDAE	STYLEPHORIDAE
STERNOPTYCHIDAE	GADIFORMES
STOMIIDAE	MACROURIDAE
OSMERIFORMES	STEINDACHNERIIDAE
OSMERIDAE	GADIDAE
PLECOGLOSSIDAE	GAIDROPSARIDAE
RETROPINNIDAE	LOTIDAE
SALANGIDAE	MERLUCCIIDAE
NEOTELEOSTEI	MORIDAE
ATELEOPODIFORMES	PHYCIDAE
ATELEOPODIDAE	BREGMACEROTIDAE
AULOPIFORMES	EUCLICHTHYIDAE
AULOPIDAE	MELANONIDAE
PSEUDOTRICHONOTIDAE	MURAENOLEPIDIDAE
SYNODONTIDAE	POLYMIXIIFORMES
PARAULOPIDAE	POLYMIXIIDAE
ALEPISAUROIDAE	BERYCIFORMES
BATHYSAURIDAE	ANOMALOPIDAE
CHLOROPHTHALMIDAE	ANOPLOGASTRIDAE
EVERMANNELLIDAE	BARBOURISIIDAE
GIGANTURIDAE	BERYCIDAE
IPNOPIDAE	CETOMIMIDAE
NOTOSUDIDAE	DIRETMIDAE
PARALEPIDIDAE	MELAMPHAIDAE
SCOPELARCHIDAE	MONOCENTRIDAE
SUDIDAE	RONDELETIIDAE
BATHYSAUROIDIDAE	STEPHANOBERYCIDAE
BATHYSAUROPSIDAE	TRACHICHTHYIDAE
MYCTOPHIFORMES	GIBBERICHTHYIDAE
MYCTOPHIDAE	HISPIDOBERYCIDAE
NEOSCOPELIDAE	HOLOCENTRIFORMES
LAMPRIDIFORMES	HOLOCENTRIDAE
LAMPRIDIDAE	OPHIDIIFORMES
LOPHOTIDAE	CARAPIDAE
REGALECIDAE	OPHIDIIDAE
TRACHIPTERIDAE	APHYONIDAE
RADIICEPHALIDAE	BYTHITIDAE
VELIFERIDAE	BATRACHOIDIFORMES
PARACANTHOMORPHACEA	BATRACHOIDIDAE
PERCOPSIFORMES	KURTIFORMES
AMBLYOPSIDAE	KURTIDAE
APHREDODERIDAE	APOGONIDAE
PERCOPSIDAE	GOBIIFORMES
ZEIFORMES	ODONTOBUTIDAE
PARAZENIDAE	ELEOTRIDAE
ZEIDAE	GOBIIDAE
ZENIONIDAE	KRAEMERIIDAE
CYTTIDAE	RHYACICHTHYIDAE
GRAMMICOLEPIDIDAE	SCHINDLERIIDAE

THALASSELEOTRIDIDAE	NEMATISTIIDAE
XENISTHMIDAE	RACHYCENTRIDAE
SYNGNATHIFORMES	PLEURONECTIFORMES
AULOSTOMIDAE	PSETTODIDAE
CENTRISCIDAE	ACHIRIDAE
FISTULARIIDAE	BOTHIDAE
SYNGNATHIDAE	CITHARIDAE
PEGASIDAE	CYNOGLOSSIDAE
SOLENOSTOMIDAE	PARALICHTHYIDAE
DACTYLOPTERIDAE	PLEURONECTIDAE
CALLIONYMIDAE	POECILOPSETTIDAE
DRACONETTIDAE	RHOMBOSOLEIDAE
MULLIDAE	SAMARIDAE
SCOMBRIFORMES	SCOPHTHALMIDAE
ARIOMMATIDAE	SOLEIDAE
ARRIPIDAE	PARALICHTHODIDAE
BRAMIDAE	OVALENTARIA
CARISTIIDAE	CICHLIFORMES
CENTROLOPHIDAE	CICHLIDAE
CHIASMODONTIDAE	PHOLIDICHTHYIFORMES
GEMPYLIDAE	PHOLIDICHTHYIDAE
ICOSTEIDAE	ATHERINOMORPHAE
NOMEIDAE	ATHERINIFORMES
POMATOMIDAE	ATHERINIDAE
SCOMBRIDAE	ATHERINOPSIDAE
SCOMBROLABRACIDAE	BEDOTIIDAE
STROMATEIDAE	ISONIDAE
TRICHIURIDAE	MELANOTAENIIDAE
AMARSIPIDAE	PHALLOSTETHIDAE
SCOMBROPIDAE	PSEUDOMUGILIDAE
TETRAGONURIDAE	TELMATHERINIDAE
SYNBRANCHIFORMES	DENTATHERINIDAE
MASTACEMBELIDAE	NOTOCHEIRIDAE
CHAUDHURIIDAE	BELONIFORMES
INDOSTOMIDAE	ADRIANICHTHYIDAE
SYNBRANCHIDAE	BELONIDAE
ANABANTIFORMES	EXOCOETIDAE
ANABANTIDAE	HEMIRAMPHIDAE
HELOSTOMATIDAE	ZENARCHOPTERIDAE
OSPHRONEMIDAE	CYPRINODONTIFORMES
CHANNIDAE	APLOCHEILIDAE
BADIDAE	CYPRINODONTIDAE
NANDIDAE	FUNDULIDAE
PRISTOLEPIDIDAE	POECILIIDAE
ISTIOPHORIFORMES	ANABLEPIDAE
ISTIOPHORIDAE	GOODEIDAE
XIPHIIDAE	PROFUNDULIDAE
CARANGIFORMES	VALENCIIDAE
CARANGIDAE	MUGILIFORMES
CORYPHAENIDAE	MUGILIDAE
ECHENEIDAE	BLENNIIFORMES

GOBIESOCIDAE	TRIACANTHIDAE
BLENNIIDAE	DIODONTIDAE
CHAENOPSIDAE	TETRAODONTIDAE
CLINIDAE	MOLIDAE
DACTYLOSCOPIIDAE	BALISTIDAE
LABRISOMIDAE	MONACANTHIDAE
TRIPTERYGIIDAE	ARACANIDAE
EUPERCARIA	OSTRACIIDAE
URANOSCOPIFORMES	TRIODONTIDAE
AMMODYTIDAE	ACANTHURIFORMES
CHEIMARRICHTHYIDAE	ACANTHURIDAE
PINGUIPEDIDAE	LUVARIDAE
URANOSCOPIIDAE	ZANCLIDAE
LABRIFORMES SENSU STRICTO	PEMPHERIFORMES
LABRIDAE	ACROPOMATIDAE
ODACIDAE	BANJOSIDAE
LOBOTIFORMES	CREIDIIDAE
DATNIOIDIDAE	EPIGONIDAE
LOBOTIDAE	GLAUCOSOMATIDAE
EPHIPPIIFORMES	HOWELLIDAE
DREPANEIDAE	LATEOLABRACIDAE
EPHIPPIDAE	OSTRACOBERYCIDAE
SPARIFORMES SENSU AKAZAKI	PEMPHERIDAE
LETHRINIDAE	PENTACEROTIDAE
SPARIDAE	PERCOPHIDAE
NEMIPTERIDAE	POLYPRIONIDAE
CENTRACANTHIDAE	LEPTOSCOPIIDAE
CHAETODONTIFORMES	CENTRARCHIFORMES
CHAETODONTIDAE	CENTRARCHIDAE
LEIOGNATHIDAE	ELASSOMATIDAE
LOPHIIFORMES	ENOPLOSIDAE
LOPHIIDAE	SINIPERCIDAE
ANTENNARIIDAE	CHEILODACTYLIDAE
BRACHIONICHTHYIDAE	CIRRHITIDAE
LOPHICHTHYIDAE	PERCICHTHYIDAE
TETRABRACHIIDAE	GIRELLIDAE
CHAUNACIDAE	KUHLIIDAE
OGCOEPHALIDAE	KYPHOSIDAE
CERATIIDAE	OPLEGNATHIDAE
GIGANTACTINIDAE	TERAPONTIDAE
HIMANTOLOPHIDAE	
MELANOCETIDAE	PERCIFORMES
ONEIRODIDAE	APISTIDAE
CAULOPHRYNIDAE	APLOACTINIDAE
CENTROPHRYNIDAE	CONGIOPODIDAE
DICERATIIDAE	ESCHMEYERIDAE
LINOPHRYNIDAE	GNATHANACANTHIDAE
NEOCERATIIDAE	NEOSEBASTIDAE
THAUMATICHTHYIDAE	PATAECIDAE
TETRAODONTIFORMES	PERRYENIDAE
TRIACANTHODIDAE	PLECTROGENIIDAE

ZANCLORHYNCHIDAE  
BEMBROPIDAE  
HOPLICHTHYIDAE  
PLATYCEPHALIDAE  
SERRANIDAE  
NIPHONIDAE  
PERCIDAE  
TRACHINIDAE  
ARTEDIDRACONIDAE  
BATHYDRACONIDAE  
BOVICTIDAE  
CHANNICHTHYIDAE  
ELEGINOPSIDAE  
HARPAGIFERIDAE  
NOTOTHENIIDAE  
PSEUDAPHRITIDAE  
SCORPAENIDAE  
SEBASTIDAE  
SETARCHIDAE  
SYNANCEIIDAE  
TETRAROGIDAE  
BEMBRIDAE  
PARABEMBRIDAE  
PERISTEDIIDAE  
TRIGLIDAE  
ANOPLOPOMATIDAE  
AULORHYNCHIDAE  
GASTEROSTEIDAE  
HYPOPTYCHIDAE  
ANARHICHADIDAE  
BATHYMASTERIDAE  
CRYPTACANTHODIDAE  
STICHAEIDAE  
PHOLIDAE  
ZAPRORIDAE  
ZOARCIDAE  
PTILICHTHYIDAE  
SCYTALINIDAE  
HEXAGRAMMIDAE  
ZANIOLEPIDIDAE  
AGONIDAE  
COTTIDAE  
CYCLOPTERIDAE  
LIPARIDAE  
PSYCHROLUTIDAE  
SCORPAENICHTHYIDAE  
TRICHODONTIDAE  
JORDANIIDAE  
EREUNIIDAE  
NORMANICHTHYIDAE  
RHAMPHOCOTTIDAE  
SARCOPTERYGII  
COELACANTHIMORPHA (= ACTINISTIA)  
COELACANTHIFORMES  
LATIMERIIDAE  
DIPNOTETRAPODOMORPHA  
DIPNOMORPHA  
CERATODONTAE  
CERATODONTIFORMES  
NEOCERATODONTIDAE  
LEPIDOSIRENIDAE  
PROTOPTERIDAE  
TETRAPODOMORPHA

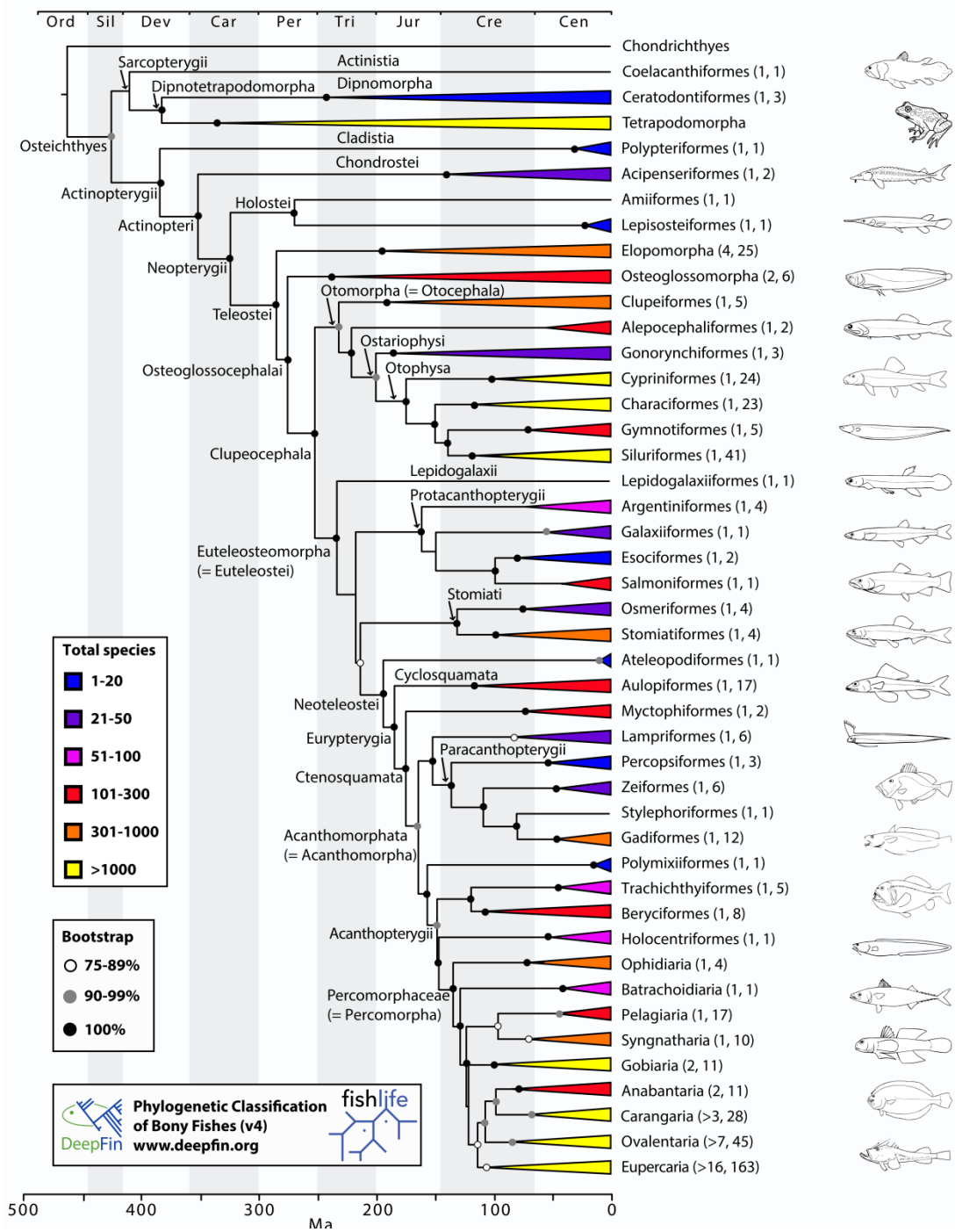


Figura 91: Filogenia de Osteichthyes (Figura de Betancur-R et al., 2017; con permiso).

# Actinopterygii

---

## DIAGNOSIS

- Aletas pares con más de un elemento basal “en abanico”. Hay pro- meso- y metapterigio.
- Elementos de la cintura pectoral agrandados (metapterigios).
- 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; revertido en Acanthopterygii; Mabee et al., 2002) (Revertido en Acantopterygii).
- Escamas de tipo ganoideas con una capa de esmalte (tradicionalmente llamada 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 hiostílica.
- Dientes con un capuchón de acrodina (Gayet et al., 2002); 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 (Ax, 2003).
- Canal laterosensorial en el dentario (Gardiner et al., 2003).

Otros caracteres, no diagnósticos, incluyen la frecuente ausencia de espiráculo; coanas internas ausentes; narinas usualmente en posición alta en la cabeza; espiráculo usualmente ausente; aleta caudal heterocerca en los grupos basales que se modifica en difercerca u homocerca en los más derivados (Gemballa, 2004).

Este grupo no está diagnosticado por muchos caracteres derivados, pero no hay mayores 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 92). Está compuesto por 72 grupos, y más de 30500 especies (Nelson et al., 2016; Betancur-R et al., 2017). Hay muchos grupos fósiles basales en esta radiación (e.g. Palaeonisciformes, Perleidiformes, etc.).

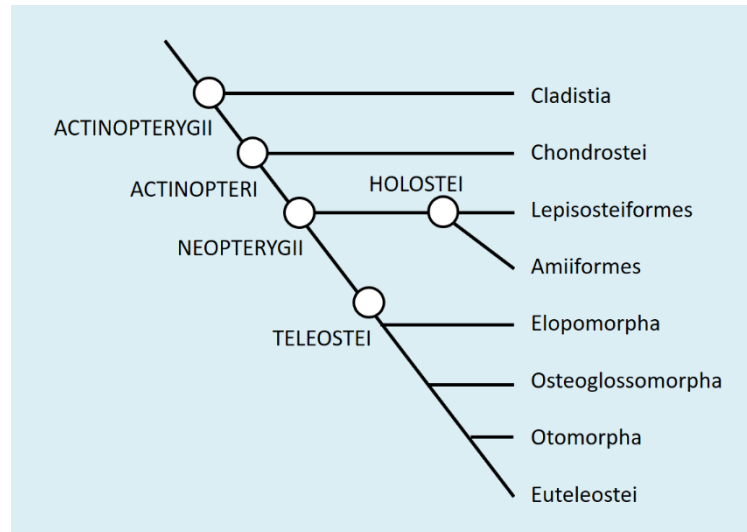


Figura 92: Filogenia de Actinopterygii (Basada en Mirande, 2017; Nelson et al., 2016).

### CLADISTIA (Brachiopterygii)

Diagnosis: Aletas pares con braquiapterigio (los radios de las aletas están sostenidos por radiales que se insertan en una placa basal, y dos barras cartilagosas que a su vez se insertan en la escápula y el coracoides; Figura 93); aleta dorsal formada por cinco a 18 aletillas, sostenidas por espinas; aleta caudal hemihomocerca; cráneo platibásico, en gran parte cartilaginoso; cuatro arcos branquiales por detrás del arco hioideo (posiblemente el quinto arco perdido).

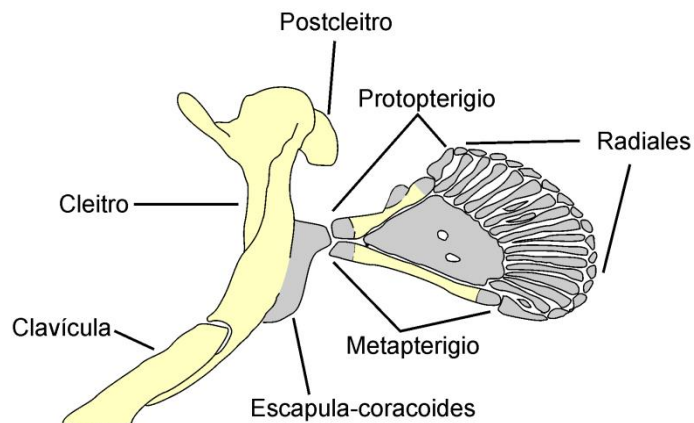


Figura 93: Esquema de aleta pélvica de tipo braquiapterigio.

### POLYPTERIFORMES

Sólo en agua dulce de África (aunque hay fósiles en África y América del Sur). *Polypterus* (bichir; Figura 94), con 13 especies. *Erpetoichthys* carece de aletas pélvicas y es alargado con aspecto anguiliforme. Habitan en aguas poco oxigenadas y respiran aire atmosférico. Son peculiares en el sentido de que usan su espiráculo, ubicado dorsalmente, para respirar aire (Graham et al., 2014).

Tienen muchos caracteres plesiomorficos como las escamas romboidales, ganoideas tipo paleoniscoides; notocorda persistente; espiráculo funcional; con pulmones pares utilizados en la



respiración (el derecho más grande que el izquierdo); con válvula espiral, pero poco desarrollada; las aletas pares tienen una base muscular cubierta de escamas.



Figura 94: *Polypterus*.

Características tales como la larva con filamentos branquiales y pulmones pares similares a los de Dipneusti (de Carvalho y Schelly, 2003), llevaron a considerarlos durante mucho tiempo dentro de Sarcopterygii. Actualmente la posición basal de este grupo dentro de Actinopterygii ha sido confirmada con técnicas moleculares (Venkatesh et al., 2001; Chiu et al., 2004; Mirande, 2017). Cladistia tienen un solo grupo actual (Polypteriformes, Polypteridae), con dos géneros y 16 especies.

## ACTINOPTERI

Diagnosis: Aletas pares sin sección muscular en la base; con divertículo dorsal del esófago impar (vejiga o pulmón), con función principalmente hidrostática (Ax, 2013).

Otras características incluyen: Suspensión mandibular hioestílica en la mayoría; notocorda con diferentes grados de reducción, escamas ganoides o elasmoides (tanto cicloides como ctenoides), algunos desnudos o con placas óseas; aleta dorsal única o dividida; aleta caudal heterocerca en los grupos basales y homocerca en los más derivados; espiráculo y válvula espiral generalmente ausentes; aletas pares siempre con ictiopterigio, las pectorales unidas al complejo escapulo-coracoides; narinas externas usualmente en la región superior de la cabeza; maxilares y premaxilares presentes; sin articulación móvil entre la región anterior y posterior del cráneo; cloaca ausente.

A este grupo pertenecen más del 98% de los “peces” actuales (100% = 25 000 especies de Lampreas + Condríctios + Osteíctios). Han conquistado casi todos los hábitats marinos y de agua dulce. Hay tres grupos principales, Chondrostei, Holostei y Teleostei (ver Figura 92).

## CHONDROSTEI

Esqueleto en su mayoría cartilaginoso (reducción del esqueleto óseo típico de Osteichthyes); escamas generalmente ganoides y romboidales o bien placas óseas en hileras; aleta caudal heterocerca; aletas pares de base amplia, con pro-, meso- y metapterigio (en un arreglo similar al de Chondrichthyes; Davies et al., 2004); interopercular ausente; espiráculo generalmente presente; notocorda persistente, aunque reducida; intestino con válvula espiral. Dos grupos actuales, 6 géneros y 27 especies.

## ACIPENSERIFORMES

Con hocico alargado con barbillas sensoriales; aleta dorsal simple; aletas pectorales de inserción muy baja; con válvula espiral; vejiga natatoria impar fisóstoma; escamas ganoideas a veces dispuesta en hileras de placas; aleta caudal heterocerca.

**ACIPENSERIDAE.**— De aguas dulces y salobres (algunos anádromos), del hemisferio norte; comprenden a los esturiones, con cuatro géneros actuales y 24 especies. Puede ser identificado por tener boca ventral, sin dientes, cuatro barbillas en la boca, cinco hileras de placas de hueso sobre el cuerpo y aleta caudal heterocerca (Figura 95). *Huso huso*, del mar Caspio, llega a longitudes mayores que los 8,6 m (Mills, 2003), por lo que es el pez más grande que se puede encontrar en agua dulce. Las hembras de esta especie (o Beluga) pueden producir hasta siete millones

de huevos, pero se reproducen una vez cada 5 a 7 años; los huevos ováricos son consumidos como alimento (caviar). Se los pesca activamente, para carne y caviar, y muchas poblaciones están en peligro (Mills, 2003). En el Río de la Plata se ha encontrado *Acipenser baerii*, especie proveniente del norte de Rusia, posiblemente escapados de criaderos de Uruguay (Azpelicueta et al., 1999; Menni, 2004; Mirande y Koerber, 2015).



Figura 95: Esturión (*Huso*).

**POLYODONTIDAE.**— Con una gran espátula rostral alargada. Cuerpo casi desnudo, con algunos parches de escamas; con sólo dos pares de barbillas sensoriales; mandíbulas con dientes pequeños. Dulceacuícolas, de extraña distribución geográfica (América del Norte y China); dos especies actuales. *Polyodon spathula* (Figura 96), del Mississippi, tiene rastrillos branquiales muy largos para la filtración del plancton. *Psephurus gladius*, de China, es picívoro.



Figura 96: *Polyodon spathula*.

## NEOPTERYGII

Grupo compuesto por Holostei y Teleostei. Se caracteriza por la presencia de placas faríngeas con dientes (Figura 97), que se complementan con las mandíbulas, formando uno de los aparatos tróficos más complejos entre los vertebrados (Hulsey et al., 2005). Los espermatozoides carecen del acrosoma típico de vertebrados. Con hueso simpléctico que se desarrolla del cartílago hiomandibular. La cola es homocerca (externamente simétrica, pero internamente el final de la columna dirigido dorsalmente). Se pierde el espiráculo. Tienen un mejor control de las aletas dorsales y anales, lo que les permite mejorar su natación. Se pierde la electrorecepción (desaparecen los órganos ampulares), pero se readquiere posteriormente por lo menos en Osteoglossomorpha y Ostariophysii (Baker et al., 2013).

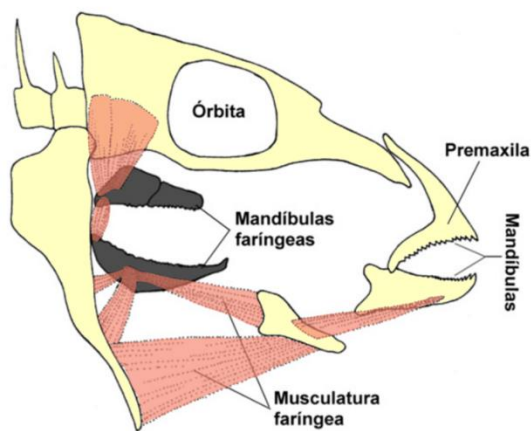


Figura 97: Esquema de la ubicación y musculatura de las placas faríngeas de Neopterygii.

## HOLOSTEI

Tienen el esqueleto cartilaginoso recubierto por una capa de hueso; escamas ganoideas; con vejiga natatoria (impar y dorsal) vascularizada con funciones respiratorias e hidrostáticas.

La sistemática clásica reconocía a Holostei (Amiiformes + Lepisosteiformes + varios fósiles) como un grado intermedio entre Chondrostei y Teleostei, posición corroborada por datos moleculares (Normark et al., 1991; Kikugawa et al., 2005; Mirande, 2017), que sugieren que *Lepisosteus* y *Amia* forman un clado monofilético holósteo.

### LEPISOSTEIFORMES

Comprende un solo grupo actual, Lepisosteidae. Se conocen fósiles, desde el Cretácico, de América del Norte, América del Sur, Europa e India. Por lo tanto, la distribución del grupo era mucho más amplia que la de los grupos actuales.

**LEPISOSTEIDAE.**— Dos géneros (*Lepisosteus* y *Atractosteus*) con siete especies, restringido a América del Norte y América Central continental y Cuba; de aguas dulces y salobres. Con hocico alargado (por lo que se los llama “pejelagartos”, por su extraña forma); aleta caudal heterocerca abreviada; vejiga natatoria vascularizada con funciones respiratorias; escamas ganoideas. De hábito predador, llegan a medir hasta 3 m.

### AMIIFORMES

Actualmente restringido a una sola especie, pero con una historia fósil muy diversa que incluye varios grupos, desde el Jurásico, con una distribución mucho más amplia (América del Norte y del Sur, Europa, África y Asia) que la actual.

**AMIIDAE.**— Una especie actual (*Amia calva*; Figura 98) de agua dulce, endémica del este de América del Norte. Con aleta caudal heterocerca abreviada; la vejiga natatoria puede tener funciones respiratorias; aleta dorsal muy larga. Pueden llegar a medir hasta un metro de largo y tener 9 kg de peso.

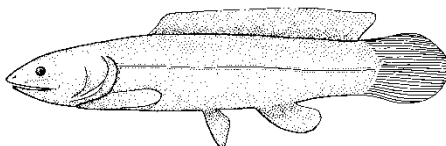


Figura 98: *Amia calva*.

## TELEOSTEI

Diagnosis: Esqueleto completamente osificado; premaxila móvil que le permite protruir la boca; mandíbulas faríngeas con una placa dentígera impar basibranchial; aleta caudal siempre homocerca con huesos uroneurales (arcos neurales elongados de las últimas vértebras caudales, que sostienen los radios de la aleta caudal).

Otro carácter sinapomórfico de Teleostei es que se ha duplicado su genoma en relación al resto de Gnathostomata (Kuraku y Meyer, 2009; Martin y Holland, 2014); por ejemplo, tienen más clusters de genes reguladores Hox (hasta ocho) que en el resto de Vertebrados (cuatro clusters) (Crow et al., 2005; Kuraku y Meyer, 2009). Se plantea la hipótesis que hubo un evento de duplicación génica en el ancestro del grupo (Prince, 2002; Powers y Amemiya, 2004; Jaillon et al., 2004; Donoghue y Purnell, 2005; Meyer y Van de Peer, 2005; Steinke et al., 2006). Este evento de duplicación génica se denomina 3R (Kuraku y Meyer, 2009), para diferenciarlo de los dos eventos de duplicación previos que hubo en Craniata y Gnathostomata.

Teleostei también tiene la suspensión mandibular de tipo metiostílica (hiostílica con interacción del simpléctico); notocorda reemplazada por vértebras anficélicas; escamas elasmoides

(cicloides o ctenoides), con la capa de ganoína completamente reducida (aunque algunos fósiles sí la presentan); aletas pares de base estrecha de posición muy variable; espiráculo siempre ausente; vejiga natatoria de función principalmente hidrostática (secundariamente respiratoria), fisóstoma o fisoclista. La reproducción es altamente variable, aunque la condición más generalizada es la fecundación externa. Generalmente sin cuidados parentales de huevos y crías y sin metamorfosis (excepto Elopomorpha).

Es el grupo de peces más diverso con 40 grupos, y 4 278 géneros. Los principales grupos de Teleostei son Elopomorpha, Osteoglossomorpha, Otomorpha y Euteleostei (Figura 92). Otomorpha y Euteleostei conforman el grupo **Clupecocephala** (Nelson et al., 2016), soportado tanto por caracteres morfológicos como moleculares.

Teleostei generalmente es considerado un grupo modelo para la aplicación de métodos cladísticos y fue uno de los primeros grupos zoológicos en ser tratados con esta metodología. Teleostei es el clado más grande de actinopterigios, altamente corroborados como grupo monofilético (Mirande, 2017) con al menos 27 sinapomorfías conocidas de varios sistemas anatómicos (Gardiner et al., 1996; de Pinna, 1996), así como por caracteres moleculares. La exacta composición de Teleostei es materia de discusión, relacionada con la inclusión o no de ciertos fósiles basales, que determinan los límites del grupo y sus sinapomorfías (Arratia, 2001). Generalmente se considera a Teleostei como el *stem group* que contiene a varios fósiles y al clado compuesto de todos los teleosteos recientes (*crown group*, llamados Teleocephala por de Pinna, 1996, compuesto por Elopomorpha, Osteoglossomorpha, Otomorpha y Euteleostei). La monofilia de Teleocephala está apoyada por caracteres anatómicos y moleculares (Venkatesh et al., 2001).

## ELOPOMORPHA

Con larva leptocéfala; morfología espermática peculiar; osículos prenatales presentes. Además, presentan vejiga natatoria no conectada con el oído; radios branquiostegos numerosos; huesos hipurales con tres o más centros. Marinos, de mares tropicales y subtropicales exclusivamente, excepto los Anguillidae que pasan parte de su vida en agua dulce. La mayoría de aspecto anguilliforme, muchos grupos abisales. Existen cuatro grupos (**Elopiiformes, Albuliformes, Notacanthiformes, Anguilliformes**), con 156 géneros y 856 especies.

La larva leptocéfala es de vida libre en la superficie de aguas abiertas, totalmente diferente del adulto (Figura 99); esta diferencia es tal que muchas veces es difícil determinar cuál larva corresponde a cuál adulto. Tiene forma acintada, con una cabeza pequeña y un cuerpo muy largo, generalmente translúcida, con los miótomos en forma de W claramente visibles, con dientes agudos y prominentes; puede llegar a ser más grande que el adulto (hasta 2 m de largo). Se metamorfosean en adulto luego de un período que varía desde 6 meses a tres años; los cambios en la metamorfosis incluyen: reducción de la masa corporal (hasta el 90%; los juveniles son más pequeños que la larva), cambio de la forma del cuerpo de acintada a cilíndrica, pérdida de los dientes y melanóforos larvales, cambio de la posición de la aleta dorsal (Romero, 2003). El estado larval puede llegar a durar hasta 10 años en algunas especies.

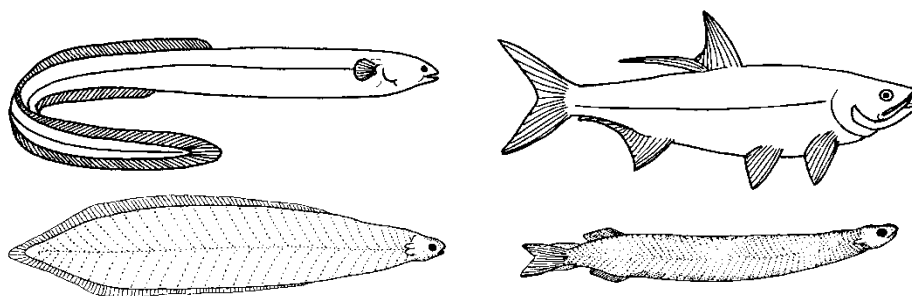


Figura 99: Dos Elopomorpha adultos con sus respectivas larvas leptocéfalas.

Los estudios más recientes (Betancur-R et al., 2017; Mirande, 2017) coinciden en que Elopomorpha es monofilético y es el grupo más basal de Teleostei. La filogenia de los grupos de Elopomorpha está discutida (Nelson, 2016). Sin embargo, hay alguna evidencia de que Elopomorpha podría ser más basal que Osteoglossomorpha (Arratia, 2000). Inclusive hay discusión sobre la monofilia de este grupo, que se basa principalmente en la posesión de larva leptocéfala.

### NOTACANTHIFORMES

Peces anguiliformes, marinos de aguas profundas. La cola se regenera cuando se pierde. Algunos tienen fotóforos. La larva leptocéfala puede llegar a ser muy larga, de hasta 2 m, y con más de 100 miómeros antes de la metamorfosis.

**NOTACANTHIDAE.**— Anguilas espinosas; no tienen aleta dorsal sino una hilera de espinas. Cuerpo desnudo. En Argentina se encuentra *Notacanthus chemnitzii*.

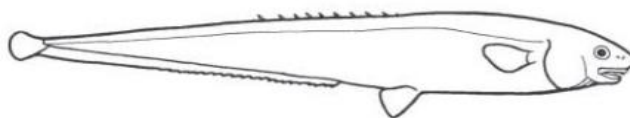


Figura 100: *Notacanthus*.

### ANGUILLIFORMES

Son las verdaderas anguilas. Con aletas pélvicas ausentes y una mandíbula superior modificada (formada por la fusión de premaxilar, vómer y etmoides); aletas dorsal y anal confluentes con la caudal; escamas generalmente ausentes; generalmente fisóstomos. Comprende 19 grupos, y 938 especies. Marinas; muchas son catádrovas; hay solo 6 especies exclusivamente de agua dulce.

**ANGUILLIDAE.**— Son catádrovas. La larva leptocéfala, marina, se metamorfosea al llegar a las costas y regresan al agua dulce; alcanzan la adultez en agua dulce y vuelven a reproducirse en el mar. Anguilas del Atlántico Norte y Océano Índico. No se encuentran en el Atlántico Sur.

**MURAENIDAE.**— Son marinos. Muchas con sustancias tóxicas, producto de la alimentación de peces que consumen dinoflagelados con toxinas; dientes con glándulas venenosas en la base. Cerca de 200 especies. Una especie de Argentina (*Gymnothorax conpersus*).

**CONGRIDAE.**— Son marinos. Cuerpo desnudo. Aletas pectorales bien desarrolladas. En el Atlántico, Índico y Pacífico. En Argentina encontramos especies de los géneros *Conger*, *Bassanago*, y *Gnatophis*. *Conger orbignyanus* llega a tener 1,3 m de longitud, y se lo pesca comercialmente (Cousseau et al., 2010).

**NEMICHTHYIDAE.**— Son marinos, de ambientes bati y mesopelágicos. Cuerpo extremadamente largo y con las mandíbulas que no cierran completamente. Tienen grandes ojos. En Argentina se encuentran los géneros *Avocettina*, *Labichthys* y *Nemichthys*.

## OSTEOGLOSSOMORPHA

Con mordida entre la lengua y el parasfenoides: tienen un elemento óseo en la lengua que lleva dientes, lo mismo que el basibranchial inmediatamente posterior (Hilton, 2001); estos elementos interactúan con el parasfenoides, también dentado, en el techo de la boca, para producir la mordida (Camp et al., 2009). Dulceacuólicas, predominantemente tropicales, de forma y tamaño corporales muy diversos; en su mayoría son insectívoros o piscívoros. La mayoría con cuidado parental de las crías y con el ovario derecho ausente.

Osteoglossomorpha es un grupo de Teleostei geológicamente antiguos, tanto que tiene mayor diversidad de especies fósiles que actuales (Hilton, 2003). Aunque sus relaciones con otros clados teleósteos no están resueltas, la monofilia de Osteoglossomorpha está apoyada por varios caracteres. Potencialmente representan un interesante caso para el estudio del efecto de los

movimientos de continentes en la radiación y distribución de organismos de agua dulce y de la importancia de los fósiles en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas (Kumazawa y Nishida, 2000); hay endemismos continentales (Hiodontidae en América del Norte, Mormyroidea y Pantodontidae en África) y gondwánicos (Osteoglossidae). Dos órdenes actuales: Hiodontiformes y Osteoglossiformes. **Hiodontiformes**, de América del Norte, externamente es similar a Clupeidae.

### OSTEOGLOSSIFORMES

Paraesfenoides y huesos linguales con dientes (cuando muerden hacen una “mordida lingual”; Hilton, 2001; 2004); parte anterior del intestino pasa a la izquierda del esófago y estómago (en la mayoría de los gnatóstomos pasa a la derecha) (Li y Wilson, 1998). Incluye 5 grupos: Pantodontidae es la más basal, y Osteoglossidae es el grupo hermano de Notoperoidei (Notopteridae, Mormyridae y Gymnarchidae; pero todavía está en discusión; ver Nelson, 2016). Algunos reconocen al grupo Arapaimidae, pero otros la consideran dentro de Osteoglossidae.

**OSTEOGLOSSIDAE.**— De América del Sur, África, Australia y SE de Asia; ejemplo de distribución típicamente gondwánica. *Arapaima gigas* (Figura 101) del Amazonas es uno de los teleósteos de agua dulce más grande alcanzando 2,5 m de largo y tiene la vejiga natatoria modificada como un pulmón; lleva las crías en la boca.

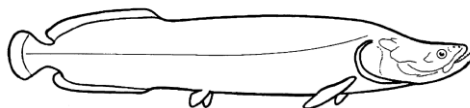


Figura 101: *Arapaima gigas* (Modificado de Nelson, 2006).

#### UN GIGANTE DEL RÍO

*Arapaima gigas* (pirarucú, paiche) llega a medir tres metros de largo y 250 kg de peso; es el teleósteo de agua dulce más grande (el esturión, que no es un teleósteo, llega a medir más de 5 m y pesar 600 kg). Es el predador tope de las llanuras inundadas (o varzea) de la cuenca del Amazonas.

Como vive en aguas relativamente estancadas y pobres en oxígeno, respira aire atmosférico utilizando su vejiga natatoria altamente vascularizada; cuando baja el nivel del agua se entierra en el lodo, dejando la cabeza afuera para respirar. Pone los huevos en nidos, pero hay fuerte cuidado parental de los alevinos, inclusive secretando un fluido lechoso de glándulas cefálicas (“leche de arapaima”), para la alimentación de las crías (Torati et al., 2017). Tiene escamas peculiarmente duras (que resisten hasta la mordedura de pirañas; Zimmermann et al., 2013), tanto que se las utiliza como lima de uñas. La lengua tiene un hueso con dientes, que forman una superficie áspera, tanto que se lo utiliza para raspar madera (pero también tiene usos en la medicina tradicional).

Se consume su carne (en la región amazónica y también es exportada; García-Dávila y Renno, 2017) y es considerada una delicia, alcanzando precios elevados en el mercado; la pesca es intensiva, pero actualmente se está comenzando a practicar acuicultura de la especie (García-Dávila y Renno, 2017). Fue introducido para la pesca en Tailandia y Malasia, pero también en la cuenca amazónica de Bolivia (Carvajal-Vallejos et al., 2017).

**MORMYRIDAE.**— De África tropical y Río Nilo. Boca de forma altamente variable. Tienen el cerebelo más grande que cualquier pez; la relación del tamaño del cerebro respecto del peso corporal es equivalente a la que se observa en el hombre; además tienen una gran capacidad para aprender. Readquieren la capacidad de electrorecepción (perdida en Neopterigii), con órganos ampulares no homólogos a los del resto de los Vertebrata (Baker et al., 2013). Tienen órganos eléctricos ubicados en el pedúnculo caudal, con los que se comunican por medio de pulsos. En sistemáticas anteriores este grupo se incluía en un grupo independiente, Mormyriiformes.

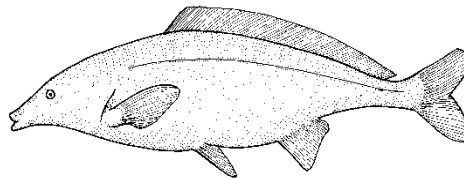


Figura 102: Mormyridae.

## OTOMORPHA

La estrecha relación filogenética entre Clupeomorpha y Ostariophysii (Figura 103) está apoyada tanto por caracteres morfológicos como moleculares (Lecointre y Nelson, 1996; Johnson y Patterson, 1996; Arratia, 1999; Nelson, 2006). Aunque las apomorfías que soportan esta relación son muy específicas, se puede decir que en ambos grupos han evolucionado especializaciones de la vejiga natatoria relacionadas con la audición; los dos grupos tienen alguna conexión entre la parte anterior de la vejiga natatoria y el oído interno, ya sea por proyecciones anteriores de la vejiga (Clupeomorpha) o a través del aparato de Weber (Otophysi). Este grupo también ha sido denominado Otocephala y Ostarioclupeomorpha. En realidad, la evidencia molecular (Betancur-R et al., 2013; Mirande, 2017) evidencia un tercer grupo, Alepocephali (Figura 103), que antes estaba incluido en Argentiniformes.

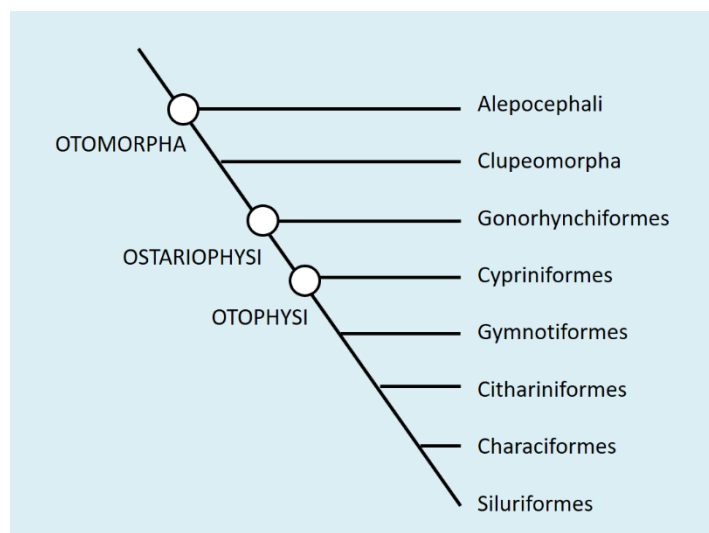


Figura 103: Filogenia de Otomorpha (Basada en Mirande, 2017).

## CLUPEOMORPHA

Con conexión otofísica que involucra un par de divertículos anteriores de la vejiga natatoria que penetran en el cráneo hasta tocar el oído interno; la vejiga, además, conectada al estómago (fisóstoma); quijadas no protrusibles; cuerpo comprimido; menos de 15 radios branquiostegos;

la mayoría marinos, aunque un quinto de las especies es de agua dulce. Comprende a un grupo fósil, Ellimmichthyiformes, y uno actual, Clupeiformes.

### CLUPEIFORMES

Con un receso lateral en la conexión otofísica (cámara en la región ótica del neurocráneo donde confluyen varios canales sensoriales; carácter exclusivo del grupo). La vejiga natatoria se extiende anteriormente y contacta con el utrículo. Esta condición permite incrementar su sensibilidad a sonidos de baja frecuencia (menos de 1 000 Hz), particularmente los producidos por los movimientos de natación de otros peces (tres a 20 Hz). Casi todos de aguas abiertas, pelágicos, planctónicos. Forman grandes cardúmenes y son de gran importancia comercial. Hay cinco grupos y cerca de 405 especies.

**CLUPEIDAE.**— Sardinas. Son marinos, algunos de agua dulce y anádromos, de amplia distribución. Géneros argentinos: *Rhamnogaster* (sardina), *Brevoortia* (saraca), *Sardinella*, *Sprattus* (sardina fueguina).

**PRISTIGASTERIDAE.**— Principalmente marinos (Atlántico y Pacífico) pero también en agua dulce (principalmente en América del Sur y en el sudeste de Asia). En ríos de Argentina se encontró *Pellona flavipinnis*.

**ENGRAULIDAE.**— Anchoas. Son marinos, ocasionalmente dulceacuícolas (la mayoría en América del Sur). La mandíbula superior se extiende posteriormente hasta detrás del ojo; son zooplanctívoros, las anchoas más grandes alcanzan un metro y se distribuyen por los mares templados del hemisferio sur. Especies argentinas: *Lycengraulis grossidens* (anchoa de río, en el Paraná), *Anchoa marinii* (anchoa), y *Engraulis anchoita* (anchoita). *Engraulis anchoita* está sometida a una fuerte presión de pesca comercial y se las comercializa como "sardinas" (aunque en realidad son anchoas).

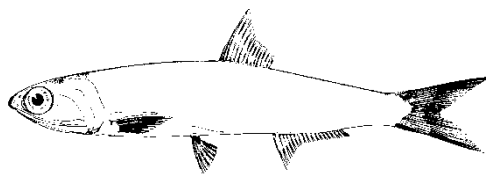


Figura 104: *Engraulis anchoita* (Tomado de Cousseau y Perrotta, 1998).

### OSTARIOPHYSI

Vejiga natatoria siempre presente y dividida en dos cámaras, una pequeña anterior (cubierta por una túnica peritoneal plateada) y una posterior más grande, con el conducto neumático que penetra cerca de la aposición de ambas cámaras; vértebras cervicales modificadas sosteniendo el peritoneo de la cámara anterior de la vejiga natatoria. Con proyecciones córneas unicelulares (*unculi*) presentes en la región de la boca y la superficie ventral de las aletas pares (carácter exclusivo de Ostariophysi); con proyecciones córneas multicelulares (tubérculos nupciales) con recubrimientos queratinosos bien desarrollados.

Todos los ostariofisos tienen una sustancia (una feromona: *Schreckstoff*) de alarma que liberan al ser atacados (al ser lastimada la piel) y provocan la huida de los de su misma especie o a veces también de especies relacionadas. Esta reacción está ausente en Loricariidae y Gymnotiformes; tampoco tienen esta reacción predadores como las pirañas, que atacan a otros peces que liberan esta sustancia.

Aletas pares de condición abdominal; generalmente con radios en forma de espinas en las aletas (ausentes en Characiformes y Gymnotiformes); generalmente con escamas cicloideas, pocos con ctenoideas, a veces con placas óseas o piel desnuda; frecuentemente con aleta adiposa.

Son predominantemente dulceacuícolas, de distribución mundial, con excepción de Oceanía. Se reconocen cinco órdenes (Figura 103) que comprenden 80 grupos, y alrededor de 10400



especies. Cyprinidae, Characidae y Loricariidae son los grupos con mayor número de especies (alrededor del 50% de las especies de agua dulce). Muy pocas especies marinas, principalmente algunos Gonorynchiformes y los Siluriformes Aridae.

### ANOTOPHYSI

Sin aparato de Weber típico; las tres primeras vértebras están especializadas y asociadas con una o más costillas cefálicas (esto representa un aparato de Weber primitivo). Con un órgano epibranchial consistente en bolsas laterales en la parte posterior de la cámara branquial; sin dientes en las mandíbulas. Hay un único grupo actual, Gonorynchiformes, con 37 especies en cuatro clados marinos indopacíficos y dulceacuícolas africanas; una sola especie presente en las costas americanas del Pacífico.

### OTOPHYSI

Parte anterior de la vejiga natatoria con conexión otofísica por medio del aparato de Weber; este aparato consiste en una serie de huesecillos móviles, derivados de las vértebras (Pinna y Grande, 2003), y ligamentos asociados que transmiten los sonidos y vibraciones del agua al oído interno (Figura 105). Caracteres morfológicos y moleculares soportan la monofilia del grupo.

Comprenden cuatro órdenes (Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes y Gymnotiformes) con alrededor de 10350 especies. Hay consenso en que Cypriniformes es el grupo más basal; sin embargo, la posición de Gymnotiformes es discutida: si bien la morfología indica su relación con Siluriformes (Grupo Siluriphysi; Figura 106), las moléculas indican la relación con Characiformes (ver Figura 103). Gymnotiformes y Siluriformes readquieren la capacidad de electrorecepción (perdida en Neopterigii), con órganos ampulares no homólogos a los del resto de Vertebrata (Baker et al., 2013); independientes de los de Osteoglossomorpha.

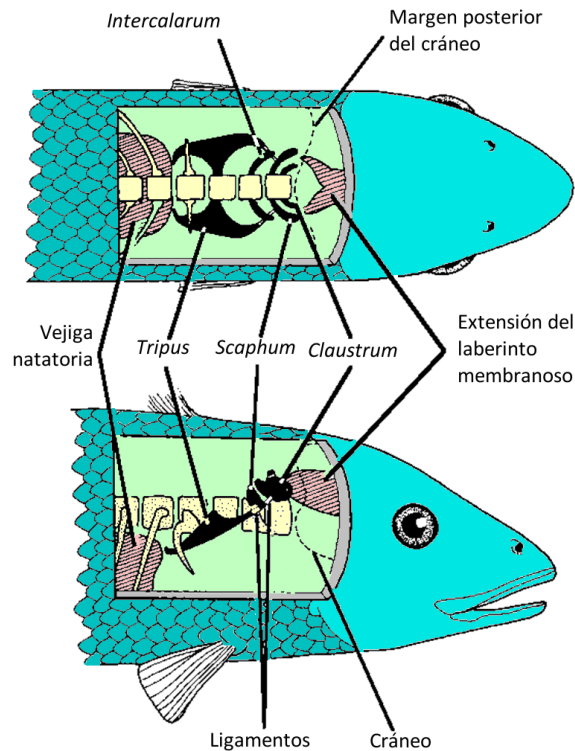


Figura 105: Aparato de Weber de los Otophysi.

**CYPRINIFORMES**

Sin aleta adiposa; cabeza casi sin escamas; con un hueso particular (kinetmoides) entre los premaxilares. Boca muy protráctil; sin dientes en las mandíbulas, pero con notable dentición faríngea. Utilizan despliegues visuales en la comunicación (Liu, 2003). La mayoría de las especies son herbívoras.

Es el grupo más diverso de Ostariophysa con 13 grupos y alrededor de 4205 especies, muchas muy populares en acuarios. Zoogeográficamente son más diversos en el sudeste de Asia, seguido por África, América del Norte y Europa. En América del Sur los ciprínidos, que están ausentes, son reemplazados ecológicamente por Characiformes. Algunos ciprínidos tienen cromosomas poliploides, condición inusual entre los peces.

**CYPRINIDAE.**— Son de agua dulce, de América del Norte, África y Eurasia. Con más de 3000 especies, es el grupo más diverso de peces de agua dulce y, con excepción de Gobiidae, la mayor familia de Vertebrados. La mayor diversidad en el sudeste de Asia. Ausentes en América del Sur, donde dominan los Characiformes. Incluye a las carpas (*Cyprinus carpio*, muy utilizadas en control de maleza acuática e introducida en Argentina para piscicultura), el danio o *zebrafish* (*Danio rerio*, muy conocido como animal de laboratorio para estudios genéticos y embriológicos), el pez dorado de peceras (*Carassius auratus*, proveniente de China, introducido en Argentina).

**CHARACIFORMES**

Aleta adiposa generalmente presente; cuerpo con escamas y nunca con placas óseas (excepto las mojarras desnudas de la patagonia *Gymnocharacinus bergii*, que las pierden en la ontogenia); dientes bien desarrollados que se reemplazan sincrónicamente en muchas especies; barbillas ausentes.

Se reconocen 24 grupos que contienen cerca de 2300 especies. Son exclusivamente de agua dulce, se distribuyen en África, América Central y del Sur; son dominantes en América del Sur.

Es un grupo muy diverso en morfología y ecología. Aunque la mayoría son carnívoros, también incluye especies zooplanctívoras, comedoras de escamas, detritívoras y herbívoras (se alimentan de semillas, hojas y frutos). Pueden encontrarse en aguas superficiales, de media agua o bentónicas. El tamaño varía desde muy pequeños (13 mm) hasta grandes (1,4 m).

Este grupo tan diverso ha sido subdividido en dos clados (Citharinoidei y Characoidei) y varias subclados (Buckup, 1998; Nelson et al., 2016). Mirande (2017) considera que Citharinoidei debería reconocerse como un grupo independiente, Cithariniformes, que serían el grupo hermano de Characiformes + Siluriformes. **Citharinoidei** comprende dos grupos, Distichodontidae y Citharinidae (*Xenocharax*, *Distichodus*, *Citharinus*), de agua dulce de África. Los restantes grupos se incluyen en **Characoidei**.

**ACESTRORHYNCHIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Ocho géneros de hábitos micropredadores o ictiófagos. En Argentina habita *Acestrorhynchus pantaneiro*.

**ANOSTOMIDAE.**— De América del Sur. Generalmente herbívoros o detritívoros. Boca pequeña, no protráctil. Con pocos dientes agrandados en las mandíbulas (incisiviformes). Muchas especies nadan cabeza abajo, en un ángulo de 45°. En Argentina encontramos *Leporinus*, *Megaleporinus* (boga), *Leporellus*, *Abramites*, *Pseudanos* y *Schizodon*.

**CHARACIDAE.**— Desde el sur de Estados Unidos, y por toda América del Sur hasta el norte de la Patagonia argentina. Dientes cónicos caniniformes o multicuspidados; frecuentemente con dimorfismo sexual evidente por ganchos óseos en los radios pélvicos y anales de los machos. La composición de este grupo ha variado mucho en años recientes (por ejemplo, se han separados los grupos africanos, y otros grupos se han separado como Serrasalminidae). Hay numerosos subgrupos que posiblemente representan clados monofiléticos (Mirande, 2010; Nelson et al., 2016). El género *Astyanax* (con alrededor de 210 especies) es uno de los más grandes. Algunos apreciados como alimento, acuarismo o pesca deportiva. Todos ovíparos, pero algunos con inseminación interna. Son los más diversos de la fauna argentina; algunos géneros son: *Oligosarcus*

(dientado), *Salminus* (dorado), *Astyanax*, *Bryconamericus*, *Hyphessobrycon*, *Cheirodon* (mojarra), etc.

**CRENUCHIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Género argentino: *Characidium* (mariposita).

**CTENOLUCIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Carnívoros. No están presentes en Argentina (Mirande y Koerber, 2015).

**CURIMATIDAE.**— De agua dulce, desde Costa Rica al centro de Argentina. Únicos Characiformes sin dientes en las mandíbulas; son micrófagos detritívoros. En Argentina: *Steindachnerina*, *Potamorhina*, *Psectrogaster*, *Curimatella* y *Cyphocharax*.

**CYNODONTIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Con caninos bien desarrollados (especialmente en *Raphiodon*); aletas pectorales relativamente grandes. En Argentina: *Rhaphiodon* (chafalote, pez perro). A veces considerado subgrupo de Characidae (Mirande y Koerber, 2015).

**ERYTHRINIDAE.**— De agua dulce, sudamericanos. Cuerpo cilíndrico; boca grande con dientes muy desarrollados (caniniformes), muchos en el paladar; generalmente predadores; sin aleta adiposa; aleta caudal redondeada. Algunos pueden respirar aire y moverse por tierra entre charcos. Géneros argentinos: *Hoplias* (tararira), *Hoplerythrinus* y *Erythrinus*.

**TARUMANIIDAE.**— De agua dulce, Sudamericanos. De cuerpo anguiliforme y hábitos fosoriales. Una sola especie, *Tarumania walkerae* (de Pinna et al., 2017). Aunque está relacionada a la familia Erythrinidae, esta especie tiene características inusuales que hacen que se clasifique como una nueva familia (de Pinna et al., 2017). Por ejemplo, en la cabeza tiene escamas con imbricación invertida; la vejiga natatoria está dividida en 11 compartimentos que se extienden a lo largo de la mayor parte del cuerpo.

**GASTEROPELECIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur y Panamá. Cuerpo muy comprimido y con región torácica frecuentemente agrandada formando una quilla. Aletas pélvicas diminutas. Pueden saltar del agua y hacer pequeños vuelos. *Thoracocharax stellatus* es muy común en el Paraná.

**HEMIODONTIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Con mandíbula inferior pequeña que generalmente carece de dientes. Cuerpo generalmente fusiforme con aleta caudal muy ahorquillada; son rápidos nadadores. Género argentino: *Hemiodus*.

**LEBIASINIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Boca pequeña. Sin aleta adiposa. Colores vistosos, apreciados en acuarismo. Especie argentina: *Pyrhulina australis*.

**PARODONTIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur; bentónicos. Boca ventral con dientes modificados en la mandíbula superior, generalmente expuestos, para raspar algas de las rocas. Sin dientes en el borde anterior de la mandíbula inferior, que tiene forma de pala. Géneros argentinos: *Parodon* y *Apareidon*.

**PROCHILODONTIDAE.**— De agua dulce, sudamericanos. Con numerosos dientes, pero reducidos y adheridos a los labios. Boca protractil formando un disco suctor (labios ensanchados). Forman cardúmenes muy grandes que migran por los ríos, reproduciéndose en la parte alta de la cuenca. Su pesca es importante en las economías regionales. Este grupo se considera relacionado a Curimatidae, y comparten adaptaciones para la alimentación micrófaga y detritívora. El sábalo, *Prochilodus lineatus* es considerada una especie clave en la cuenca del Paraná, siendo la especie más abundante.

**SERRASALMIDAE.**— Pirañas y Pacúes; mientras que las pirañas son carnívoras, los pacús son herbívoros. En Argentina: *Serrasalmus*, *Pygocentrus* (pirañas), *Metynnis*, *Myleus*, *Mylossoma*, y *Piaractus*; *Mylossoma*, *Piaractus* (pacú). El fósil argentino *Megapiranha* (Cione et al., 2009) medía casi un metro de diámetro, y se piensa que podría representar un grupo intermedio entre las pirañas y los pacúes.

## PECES SUBTERRÁNEOS

Luis Fernández

Los vertebrados representan un grupo pequeño de la fauna subterránea o hipogea. Todos los peces estegófilos (o sea no exclusivos de aguas subterráneas) y estegobiontes (confinadas a ellas) pertenecen a los Teleostei, que constituye el grupo de vertebrados más diversificado comprendiendo más de 25000 especies donde hay más de 140 especies de teleósteos que están restringidas a cavernas y un número mucho menor a acuíferos (Fernández et al., 2017). Debido a las modificaciones que sufren los peces estegobiontes, muchas veces fueron descritos en géneros monotípicos como fue el caso de especies de los bagres *Rhamdia* y de las mojarra *Astyanax*. Aunque los peces que habitan en cavernas superan largamente las 100 especies, los peces hallados en los acuíferos de Sud América (capturadas en pozos artesianos) llegan a solo cinco especies descritas hasta el momento, de los géneros *Stygichthys* (Characidae), *Silvinichthys* (Trichomycteridae), y *Phreatobius* (Heptapteridae).

Para desarrollar su ciclo de vida en estos ambientes subterráneos en los cuales no llega la luz, el alimento disponible es limitado y los espacios intersticiales son reducidos, requiere de notables modificaciones morfológicas. Las modificaciones relacionadas a la vida subterránea son reducciones o pérdidas y adquisiciones. Por ejemplo, hay reducciones de estructuras, como la reducción de ojos, de canales sensoriales de la cabeza, de pigmentación, la pérdida de la cintura pélvica, el acortamiento de aletas pectorales y ocasionalmente ausencia de una o ambos pares de aletas, la reducción en el número de radios pectorales, la menor cantidad de odontoides operculares e interoperculares, el estrechamiento de huesos neurocráneo y de la cintura pectoral. Por otra parte, algunas estructuras aumentan, como el alargamiento de las barbillas sensoriales con aumento en el número de papilas sensoriales, y el incremento de tejido adiposo, especialmente en el pedúnculo caudal y base de las aletas dorsal y anal.

Hay conexión entre los ríos superficiales con los acuíferos, por lo que pudo migrar fauna entre estos ambientes. Algunas especies epigeas (de superficie) tienen el comportamiento de ocultarse bajo piedras o enterrarse en la arena; estas pueden haber derivado en grupos que quedaron confinados en acuíferos. Algunas veces esas especies superficiales se extinguen quedando solo las hipogea; y hasta algún autor postuló que algunas especies superficiales derivan de otras subterráneas. Los peces hipogeos de los acuíferos son encontrados accidentalmente en los pozos artesianos, a veces a varios kilómetros de distancia del río superficial siguiendo la extensión y dirección de las aguas o ríos subterráneas. También puede ocurrir que el río en superficie se desplace quedando aislada la fauna hipogea bajo el paleocauce. Estos ambientes subterráneos son frágiles y están expuestos a fuertes presiones ambientales, como el uso del agua del acuífero para consumo doméstico o de fábricas, sobre todo en zonas cercanas a poblaciones, o por contaminantes de diversos tipos, incluso orgánicos, que pueden llegar a los acuíferos. El control y regulación de estos ambientes es difícil ya que hay poca legislación al respecto de las aguas subterráneas.

## SILURIFORMES

Cuerpo desnudo o cubierto de placas óseas; boca con barbillas maxilares, nasales y/o mentonianas o modificadas en ventosa (con cartílagos y músculos peculiares; Diogo y Chardon, 2000); las barbillas tienen corpúsculos gustativos y táctiles; algunos con órganos de respiración de aire; ojos pequeños; aletas dorsal y pectoral generalmente precedidas por una espina (en la aleta dorsal en realidad son dos espinas, la primera muy corta que forma un mecanismo de traba para la segunda espina más grande); aleta adiposa generalmente presente; por lo general bentónicos. Entre los rasgos más comunes se incluye la fusión, reducción o pérdida de huesos del cráneo. Algunos son ponzoñosos o venenosos; las espinas están cubiertas de células glandulares epidérmicas. Llegan a más de 3 m de largo (e.g. *Silurus glanis*).

Los siluriformes son conocidos de todos los continentes, incluyendo la Antártida durante el Oligoceno. Alcanzan su mayor diversidad en América del Sur con dos grupos grandes: Loricariidae con 684 especies y Pimelodidae con 300 especies. Se postula que el origen del grupo es sudamericano, con una posterior dispersión por Gondwana y luego por el resto del mundo (Diogo, 2004; pero ver Saitoh et al., 2003); los grupos más basales son exclusivamente sudamericanos (Figura 106); una de las especies más basales es un fósil del Mioceno de la Patagonia argentina (Azpelicueta et al., 2015). La mayoría de agua dulce (Arridae y Plotosidae son casi exclusivamente marinos).

Hay tres grandes grupos filogenéticos dentro de Siluriformes (Figura 106): Diplomystoidei, Siluroidei y Loricarioidei (Sullivan et al., 2006; Mirande, 2017), siendo los más basales Diplomystidae del sur de Argentina y Chile. Aproximadamente 40 grupos y 3730 especies. Desarrollamos solamente los grupos con representantes en Argentina.

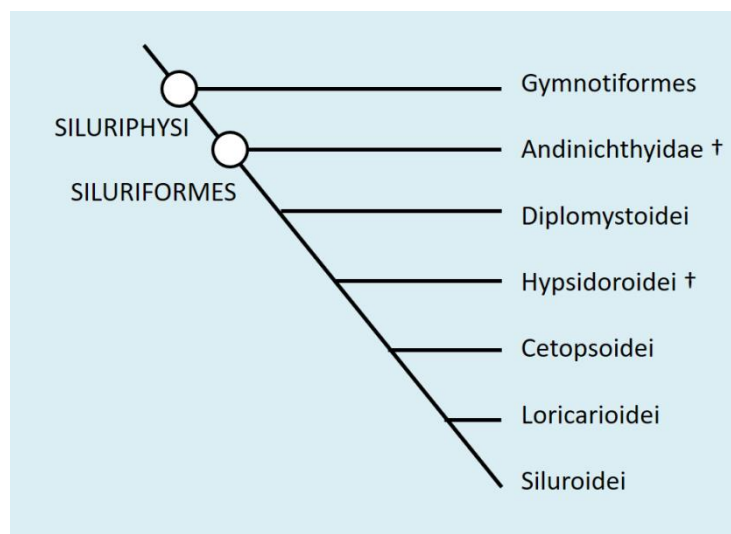


Figura 106: Filogenia de Siluriphysi (Basada en Nelson et al., 2016).

**DIPLOMYSTIDAE.**— Endémica del sur de Argentina y Chile (Figura 107). Único grupo de Siluriformes sudamericanos con dientes en el maxilar; piel cubierta por papilas, sin placas. Es el grupo más basal entre los Siluriformes actuales (Figura 106). No hay consenso si en Argentina hay tres especies del género *Diplomystes* (Menni, 2004; Muñoz-Ramírez et al., 2014; Mirande y Koeber, 2015), o si éstas serían subespecies de un género monotípico, *Olivaichthys viedmensis* (Arratia y Quezada-Romegialli, 2017).



Figura 107: Distribución de Diplomistidae (basada en Arratia y Quezada-Romegialli, 2017).

**CETOPSIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Con aleta adiposa reducida o ausente; cuerpo desnudo; aletas sin espinas. En Argentina dos especies de *Cetopsis*.

**TRICHOMYCTERIDAE.**— De agua dulce, en América Central y del Sur (desde Costa Rica hasta Patagonia) (Fernández, 2018). Cuerpo desnudo; sin aleta adiposa; con odontoides (en forma de espinas) sobre el borde del opérculo. Hay más de 240 especies agrupadas en seis grupos monofiléticos (Trichomycterinae, Sarcoglanidinae, Glanapteryginae, Tridentinae, Stegophilinae, y Vandelliinae; Fernández, 2018). Trichomycterinae es un grupo de vida libre y habitan arroyos de altura de agua límpida y fría; Vandelliinae vive en las cavidades branquiales de otros peces sujetándose con las espinas operculares y alimentándose de sangre o penetran ocasionalmente por la uretra de bañistas (*Vandellia*); otros (Stegophilinae) son semiparásitos y se alimentan de la mucosidad y las escamas de otros peces. Un análisis de tres genes mitocondriales y uno nuclear confirma la monofilia de los subgrupos Vandelliinae y Stegophilinae y a su vez como grupos hermanos (Fernandez y Schaefer, 2009). Trichomycteridae incluye a los únicos peces de Argentina, llamados “yuscas”, que habitan a 4000 m de altura en la cordillera andina. *Silvinichthys bortayro* vive únicamente en aguas subterráneas de la provincia de Salta, y se encuentra amenazado (Fernández y de Pinna, 2005). Géneros argentinos: *Trichomycterus* (yusca, generalmente en arroyos de altura), *Hatcheria* (generalmente patagónica), *Homodiaetus* (raspa-raspa), *Paravandellia* (candirú), *Silvinichthys*, etc.

**CALLICHTHYIDAE.**— De agua dulce, en América Central y del Sur. Cuerpo con dos filas de placas óseas en cada flanco; boca ventral y pequeña; uno o dos pares de barbillas. Algunos pueden moverse por trayectos cortos sobre tierra y respirar aire. Muchos con cuidado parental de los huevos. Géneros argentinos: *Callichthys* (cascaruda), *Corydoras* (limpia fondo), *Hoplosternum* y *Lepthoplosternum*.

**LORICARIIDAE.**— De aguas dulces de América Central y del Sur. Con más de tres hileras de placas óseas en cada flanco; boca en forma de un disco suctor; con dientes tegumentarios (odontodes) por sobre el cuerpo; aleta adiposa, cuando presente, precedida por una espina anterior; intestino relativamente largo. El iris es muy peculiar, denominado “omega” (Figura 108), porque la entrada de luz se regula por la expansión de su borde dorsal (opérculo) sobre la pupila (Douglas et al., 2002). Es el grupo más diverso dentro de Siluriformes, con varios subgrupos reconocidos (Armbruster, 2004). En Argentina, alrededor de 27 géneros: *Loricaria*, *Hypostomus*, *Otocinclus*, etc.

## VERTEBRADOS ARGENTINOS: EL CANDIRÚ

Luis Fernández

Entre los vertebrados en el mundo hay dos grupos que se alimentan de sangre, los murciélagos y los candirús. Los candirús (también conocidos como chupa-chupa, chupa sangre, carnero o pez vampiro) son Siluriformes, Trichomycteridae (Vandelliinae), que en Argentina están representados por una sola especie, *Paravandellia oxyptera*, en las cuencas de los ríos Paraná y Uruguay. Los Stegophilinae, también presente en Argentina, suelen confundirse con los candirús, pero estos se alimentan del mucus y escamas que recubre el cuerpo.

Los candirús son de hábitos nocturnos que nadan cerca de los grandes peces e incluso los acompañan en las migraciones. Estos bagres totalmente hematófagos son frecuentemente encontrados alimentándose de peces atrapados en las redes. Cuando se los saca del agua, segregan abundante mucus adhesivo, lo que podría estar relacionado con el hábito de alimentación. Por lo general, nadan cerca de los flancos de su víctima y, cuando son estimulados por el flujo que producen en los grandes peces la apertura y cierre del opérculo, se introducen en las cámaras branquiales. Se fijan a las branquias ayudados por los odontoides del interopérculo y el opérculo. Perforan principalmente la arteria aorta con sus puntiagudos dientes superiores, y la sangre emanada entra rápidamente por la presión sanguínea al tubo digestivo. Algunas veces pueden permanecer dentro de la cavidad branquial por tiempo prologado y migrar junto a su hospedero. Es conocido el caso de piscicultura en embalses donde los peces confinados a jaulas son frecuentemente parasitados por los candirús.

Existen algunos registros ocasionales en los que especies de Vandelliinae penetran por la uretra de los bañistas, cuando estos oran en los ríos. Se cree que este comportamiento se debe al estímulo mecánico que el candirú confunde con el agua expulsada por el opérculo de un pez, antes que a un estímulo químico de la composición de la orina.

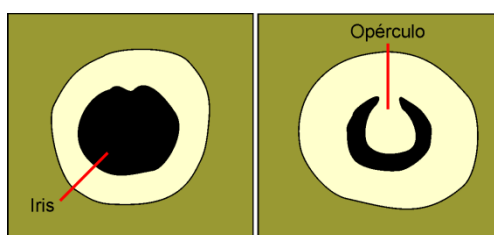


Figura 108: Cerramiento de la pupila en Loricariidae: iris omega; izquierda: pupila dilatada en condiciones de poca luz; derecha: pupila contraída en condiciones de mucha luz (dibujado de Douglas et al., 2002).

**DORADIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur (principalmente en Brasil y Perú). Con una hilera de fuertes placas óseas con espinas (de ahí el nombre común de “armados”); algunos con barbillas ramificadas. Pueden producir sonidos por movimientos de las aletas pectorales o haciendo vibrar la vejiga natatoria. Pueden desplazarse por tierra con ayuda de las aletas pectorales. Géneros argentinos: *Doras*, *Anadoras*, *Pterodoras*, etc.

**AUCHENIPTERIDAE.**— De agua dulce, en América del Sur. Cuerpo desnudo; la aleta dorsal está en una posición muy adelantada, cercana al cráneo; aleta adiposa pequeña; con un surco debajo

de los ojos que aloja las barbillas maxilares. Con fertilización interna. Géneros argentinos: *Glani-dium*, *Trachelyopterus*, *Auchenipterus*, etc.

**ARIIDAE.**— Marinos eurihalinos, cosmopolitas. Cuerpo desnudo; los machos llevan los huevos en la boca hasta el nacimiento de los embriones. Son peculiares entre los Siluriformes por ser principalmente marinos, aunque muchas especies pueden vivir en aguas salobres, e inclusive ser totalmente dulceacuícolas. Géneros argentinos: *Genidens* (marinos y en el Río de la Plata), *Cathorops*.

**HEPTAPTERIDAE.**— De agua dulce, desde México a América del Sur. Cuerpo desnudo; con tres pares de barbillas. Este grupo está estrechamente relacionado con Pimelodidae y es difícil separarlos solamente por caracteres externos. En Argentina *Heptapterus* (bagre anguila, yusca), *Rhamdia*, *Pimelodella*.

**PIMELODIDAE.**— De agua dulce, en América Central y del Sur. Cuerpo desnudo; aleta adiposa larga; tres pares de barbillas. Cerca de 16 géneros argentinos: *Pseudoplatystoma* (surubí), *Zungaro* (manguruyú), *Pimelodus* (bagre), *Luciopimelodus* (patí), etc.

**PSEUDOPIMELODIDAE.**— De América del Sur. Tienen boca muy grande y barbillas cortas. En Argentina *Microglanis* y *Pseudopimelodus*.

**ASPREDINIDAE.**— De América del Sur. Cuerpo desnudo y muy deprimido, con tubérculos en hileras longitudinales; sin aleta adiposa; abertura opercular reducida a una hendidura; sin mecanismo de traba de las espinas. En Argentina: *Bunocephalus*, *Amaralia* y *Xylophius*.

## GYMNOTIFORMES

Cuerpo anguiliforme y comprimido; aletas pélvicas ausentes; aleta anal muy larga (utilizada para moverse hacia delante y atrás); aleta dorsal ausente y caudal reducida en diferentes grados; ano bajo la cabeza o apenas detrás de ella; sin aleta adiposa. Tienen la capacidad de regenerar la parte posterior del cuerpo si ésta es cortada. Con órganos eléctricos que pueden ser derivados de células musculares (miogénicos) o de células nerviosas (neurogénicos, en Apterontidae); *Electrophorus electricus*, del Amazonas y Orinoco, puede emitir descargas de hasta 800 voltios. Además de poder emitir descargas fuertes, todas las especies emiten descargas débiles (10 voltios) utilizadas en la electrolocación.

Son de hábitos nocturnos y todos de agua dulce. El grupo completo es endémico de América Central y del Sur (Figura 109). Forman, junto a Siluriformes, el grupo Siluriphysi (Figura 110). Con cinco grupos y aproximadamente 208 especies.



Figura 109: Distribución de Gymnotiformes (Basada en Arcila et al., 2017).

**APTERONOTIDAE.**— De América del Sur. Órganos eléctricos neurogénicos; con aleta caudal pequeña y no unida a la anal. En Argentina, tres especies de *Apteronotus*.

**STERNOPYGIDAE.**— De América del Sur. Boca terminal, dientes en forma de vellos. Carga eléctrica débil. En Argentina: *Eigenmannia* (banderita, morenita), *Sternopygus*.



**GYMNOTIDAE.**— De América Central y del Sur. *Electrophorus electricus* con carga eléctrica fuerte (hasta 700 voltios, aunque con bajo amperaje); en los ríos Orinoco y Amazonas. *Gymnotus* con carga eléctrica débil (cuatro especies en el litoral argentino, llamadas morenas).

**HYPOPOMIDAE.**— De América del Sur. Dientes ausentes o reducidos y filiformes; hocico corto. En Argentina, tres especies de *Brachyhypopomus*.

**RHAMPHICHTHYIDAE.**— De América del Sur. Dientes ausentes; hocico alargado. En Argentina: *Rhamphichthys hahni* y *Gymnorhamphichthys britskii*.

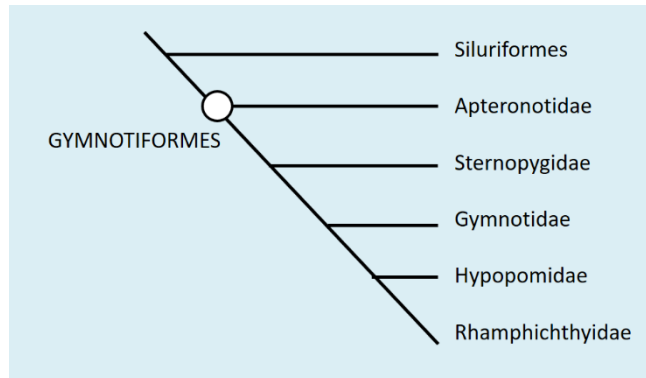


Figura 110: Filogenia de Gymnotiformes (Basada en Arcila et al., 2017).

## EUTELEOSTEI

La monofilia de Euteleostei está bien sustentada molecularmente y por algunas sinapomorfías morfológicas. Actualmente está restringido a Protacanthopterygii y Neoteleostei (Paracanthopterygii, Acanthopterygii y otros grupos menores) (Figura 111). Contiene el 75% (22000) de las especies de teleósteos en 50 órdenes. Las relaciones entre los grupos no son muy claras.

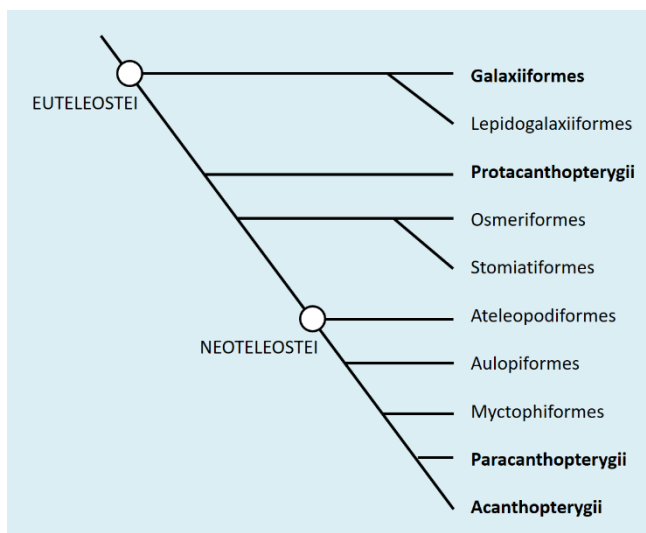


Figura 111: Filogenia de Euteleostei (Basada en Mirande, 2017), que continúa la filogenia de la Figura 92. En negrita los grandes grupos que se desarrollan en el texto.

**GALAXIIFORMES**

Son peces de agua dulce del hemisferio sur. Su posición filogenética es muy discutida: mientras algunos los relacionan a Lepidogalaxiiformes (de Australia), como el grupo más basal de Euteleostei (Figura 111; Mirande, 2017), otros los relacionan a Protacanthopterygii (Betancur-R et al., 2016), o a Osmeriformes y grupos relacionados (Nelson et al., 2016).

**VERTEBRADOS ARGENTINOS: LOS GALAXIIDAE****Luis Fernández**

Entre los peces de aguas continentales, *Galaxias maculatus* es el de más amplia distribución en el mundo (sin considerar las especies introducidas por el hombre); la misma especie se encuentra en el sur de América del Sur, este y oeste de Australia, Nueva Zelanda y sur de África (Figura 112).

Para explicar tal distribución disyunta, diferentes autores postularon básicamente dos hipótesis: vicarianza y dispersión. En 1978, Rosen sostenía que la distribución de los galáxidos era resultado de un evento de vicarianza producido por la fragmentación del continente Gondwana durante el Mesozoico. Por otra parte, McDowall (1978) encontraba más parsimonioso explicar por una reciente dispersión oceánica, ya que se trata de una especie diádroma, con un estadio larval marino y un adulto que retorna a aguas continentales. Estudios moleculares recientes encuentran sorprendentemente poca variación genética entre las distintas poblaciones intercontinentales de *G. maculatus*, lo que podría llevar a apoyar más a la hipótesis de dispersión oceánica antes que a la de un evento de vicarianza.

En la Argentina, los Galaxiidae cuenta con dos grupos Aplochitoninae y Galaxiinae y cuatro especies. Ejemplares adultos de galáxidos han sido encontrados en ambientes salobres en el Canal de Beagle y Tierra del Fuego.

Lamentablemente los galáxidos son predados y hasta compiten por el alimento con los salmónidos introducidos, principalmente la trucha arco iris. Así este grupo de gran valor biogeográfico se encuentra actualmente amenazado por las especies introducidas, tanto en Australia y Nueva Zelanda como en Argentina ya que comparten ambientes similares a las truchas.

**GALAXIIDAE.**— De distribución gondwánica, en el sur de América del Sur, Australia, Nueva Zelanda y sur de África (más diversos en Australia y Nueva Zelanda) (Figura 112). Habitan en aguas dulces frías, como los arroyos de alta montaña o de altas latitudes; están amenazados por la introducción de salmones y truchas. Los galáxidos como grupo han sufrido numerosas extinciones como resultado de introducciones de especies. Algunos son diádromos, es decir que la larva es arrastrada al mar y luego vuelve como juvenil a completar su desarrollo en agua dulce (a diferencia de los salmónidos, que vuelven al agua dulce solo para reproducirse). En Argentina, en Patagonia e Islas Malvinas: *Galaxias* y *Aplochiton*. *Galaxias maculatus* es un pequeño pez diádromo con distribución disyunta en arroyos y ríos de la Patagonia Argentina, Australia, Nueva Zelanda y algunas islas oceánicas. Han sido postuladas hipótesis de vicarianza y dispersión para explicar esta extraña distribución (Rosen, 1978; Mc Dowell, 1978; Berra et al., 1996).

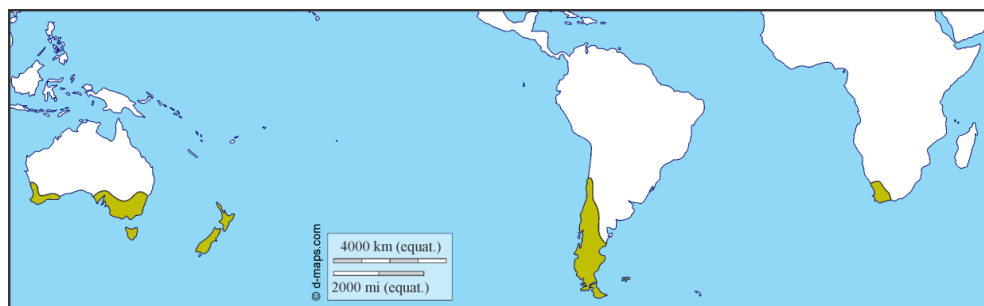


Figura 112: Distribución de Galaxiidae (Basada en Waters et al., 200; BurrIDGE et al., 2012).

### PROTACANTHOPTERYGII

Marinos o de agua dulce, casi todos se reproducen en agua dulce (anádromos). El contenido del grupo ha cambiado mucho en los últimos años; en la definición que seguimos aquí (Mirande, 2017), incluye los órdenes Argentiniformes, Esociformes, y Salmoniformes. Son principalmente del hemisferio norte.

### SALMONIFORMES

Es un grupo importante, tanto comercial como ecológicamente. Restringido actualmente a un solo grupo.

**SALMONIDAE.**— Anádromos y de agua dulce. Del hemisferio norte (América del Norte y Eurasia). Las truchas y salmones tienen gran importancia comercial, deportiva y turística; por esto han sido introducidos en numerosos lugares en el mundo. Las truchas pasan la mayor parte de su vida (o toda) en agua dulce. *Salmo trutta* (trucha marrón), *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris) y especies de *Salvelinus*, han sido introducidos en Argentina, con graves perjuicios para el ambiente (Fernández y Fernández, 1998).

### NEOTELEOSTEI

Neoteleostei incluye a varios grupos especializados para la vida pelágica en mares profundos que no vamos a desarrollar aquí. Neoteleostei es considerado monofilético sobre la base de caracteres de cráneo y mandíbula, como que el principal hueso con dientes es la premaxila en lugar de la maxila, y que la maxila sirve de palanca rotatoria para la protrusión de la premaxila, por la presencia de un músculo particular de las mandíbulas faríngeas (Benton, 2015), así como la presencia de testículos lobulares (en lugar de tubulares; Parenti y Grier, 2004); también está bien soportado por caracteres moleculares (Davesne et al., 2016; Betancur-R. et al., 2017; Mirande, 2017).

Paracanthopterygii y Acanthopterygii son los más diversos y están incluidos en el grupo **Acanthomorpha** (Alfaro et al., 2018) por que poseen verdaderas espinas en las aletas (huecas y no segmentadas como los radios de las aletas) que se pueden retraer durante la natación. Los Acanthomorpha comprenden más de 18 000 especies que se diversificaron explosivamente luego de la extinción del Cretácico-Paleogeno (Evento K-Pg) (Alfaro et al., 2018). Incluyen grandes radiaciones de peces como los cíclidos, pero también grupos importantes comercialmente como los atunes y lenguados, y muchos peces de arrecifes.

## PECES INTRODUCIDOS

## SEAMOS XENÓFOBOS, PERO SOLO EN ECOLOGÍA. CARPAS Y TRUCHAS

Luis Fernández

La introducción de especies exóticas es considerada por muchos autores como una categoría de contaminante, con el agravante que una vez establecido no puede ser eliminado del medio ambiente como ocurre con otros tipos de polución, como por ejemplo los producidos por una industria o fábrica. Las especies introducidas tienen dos ventajas sobre las autóctonas: carecen de su predador natural que controle sus poblaciones y las especies autóctonas sobre las que preda no están evolutivamente preparadas.

En la Argentina se introdujeron diversas especies de peces exóticos de aguas continentales, muchas a propósito y algunas accidentalmente. Se introdujeron especies de Cypriniformes (*Cyprinus carpio*, *Ctenopharyngodon idellus*, *Carassius auratus*) por diversos motivos como pesca deportiva, control de maleza acuática u ornamentales. También son conocidos los casos de Cyprinodontiformes (*Gambusia affinis*), Perciformes (*Oreochromis* sp y *Tilapia* sp), Acipensiformes (*Acipenser* cf. *baerii*), y entre los más difundidos en el mundo los Salmoniformes (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, *S. salar*, *Salvelinus fontinalis*, *Oncorhynchus kisutch*, *O. tshawytscha* y *O. nerka*).

El impacto de la trucha sobre los ecosistemas nativos está ampliamente documentado, sea este por predación o competencia con la ictiofauna nativa. En particular la trucha arco iris es sembrada y resemebrada en muchos ríos y arroyos de la Argentina dada su gran capacidad para aclimatarse a los ambientes de montaña. Muchos son los estudios de salmónidos donde se observa superposición en su dieta de macroinvertebrados acuáticos con la dieta de los peces nativos; por ejemplo, en la Argentina hay varios estudios para la Patagonia, como también en arroyos del noroeste argentino. La trucha también se alimenta de otros vertebrados como los anfibios del género *Telmatobius* de la cordillera.

El interés deportivo para la introducción de especies exóticas en Argentina parece poco fundamentado, dada la existencia de una variedad de especies con los mismos atributos como el dorado, pacú, boga o sábalo, e incluso el surubí. En Argentina, el consumo de peces de aguas continentales es poco significativo, por lo que el interés comercial tampoco es una razón valedera. Aun así, las secretarías de fauna de las provincias fomentan y destinan recursos humanos y económicos en la protección de las especies exóticas, ya sea con legislaciones de pesca o con el mantenimiento de estaciones de piscicultura destinadas a la siembra y resiembra en arroyos de altura, donde generalmente no se tiene un seguimiento del estado de las poblaciones y mucho menos el costo-beneficio que representa tal actividad. Mientras tanto, poco se conoce de la ictiofauna nativa en muchos arroyos de la cordillera, principalmente por la dificultad de llegar a dichos ambientes. Es mucho más fácil continuar aplicando la biotecnología desarrollada para las especies exóticas, que desarrollar o mejorar las técnicas para especies nativas, más cuando es más rentable extraerlas directamente de los ríos sin medir las consecuencias que puede llevar a la extinción de poblaciones naturales. Es conocido que la introducción de especies llevará a la disminución de la biodiversidad, y en especial de las endémicas, llevando a la homogenización de los ecosistemas.

**PARACANTHOPTERYGII**

Hay muchas dudas sobre la validez de este grupo. Posiblemente parafilético o polifilético, no hay una definición rigurosa del grupo (Davesne et al., 2016; Alfaro et al., 2018). Muchos son bentónicos, marinos y nocturnos o viven en aguas permanentemente oscuras como los batipelágicos de mares profundos o en cavernas.

Según Davesne et al. (2016) incluye cinco grupos: Polymixiiformes, Percopsiformes, Zeiformes y Gadiformes, de los cuales solo desarrollaremos el último.

**GADIFORMES**

Con escamas cicloides; si tienen aletas pélvicas son torácicos o yugulares; fisoclistos. Generalmente piscívoros, de aguas frías y templadas. Grupo importante comercialmente, llegan a constituir casi un cuarto de la pesca comercial mundial, y gran parte de la pesca en la plataforma argentina. Llegan a medir 1,8 m y pesar 90 kg. Hay 613 especies aproximadamente, sólo una de agua dulce.

**MERLUCCIIDAE.**— Marinos, del atlántico sur y sur del Pacífico y el Índico. Con dos aletas dorsales y una anal; sin barbillas; boca terminal o súpera; viven en mar abierto, en aguas profundas; durante el día descansan en el fondo y van a superficie en busca de sus presas (como sardinas); son muy voraces. En el mar epicontinental argentino sigue las migraciones verticales de las sardinas y ocupan zonas ecológicas distintas: una cálida superficial, correspondiente a la corriente del Brasil, y otra fría y profunda, correspondiente a la corriente de las Malvinas (Bezzi y Dato, 1995). Especies argentinas: *Merluccius hubbsi* (merluza, que se la consume principalmente como filet) y *Macruronus magallanicus* (merluza de cola, que se la consume principalmente procesada como surimi o kanikama) (Cousseau y Perrota, 1998).

**GADIDAE.**— Marinos, principalmente holárticos pero también algunos representantes en el Atlántico sur como *Micromesistius australis*.

**MORIDAE.**— Marinos, de todos los mares. En Argentina se pescan *Notophycis marginata* (Brótola), *Salilota australis* (Bacalao austral).

**PHYCIDAE.**— Marinos, de aguas profundas del Atlántico, como *Urophycis brasiliensis* (brótola, que se la consume en filet y entera, tanto en el mercado interno como para exportación; Cousseau y Perrota, 1998).

**MACROURIDAE.**— Llamados granaderos o cola de rata por la desproporcionada parte caudal. Se los encuentra en el hemisferio sur, son abisales. En Argentina se encuentra *Coelorinchus fasciatus* (granadero), por fuera de la plataforma continental, entre los 400 y 800 m de profundidad.

**ACANTHOPTERYGII**

Este grupo comprende una serie de grupos diversos y una gran serie **Percomorpha** (Figura 113); la mayoría son marinos, pero un cuarto de las especies es de agua dulce. La gran diversidad de peces de este grupo hace que su definición sea difícil. Tienen una mayor movilidad de la mandíbula superior, que se puede desplazar más hacia delante, que en otros teleósteos, debido a la presencia de un proceso ascendente de la premaxila bien desarrollado (reducido secundariamente en algunos). Generalmente con dos aletas dorsales (reversión del carácter propio de Actinopterygii; Mabee et al., 2002), con espinas verdaderas en las regiones anteriores de las aletas medias (por espinas verdaderas se entiende a radios sólidos no segmentados; otros teleósteos, como Siluriformes, pueden tener radios engrosados en forma de espinas, pero son segmentados; Mabee et al., 2002). Otros caracteres diagnósticos son (McEachran, 2003): con los dientes faríngeos sólo en los arcos branquiales anteriores; el músculo de deglución (*retractor dorsalis*) se inserta en el segmento dorsal del tercer arco branquial; el ligamento que soporta la cintura pectoral se une a la base del cráneo. La natación es principalmente propulsada por la cola, más que por la flexión de todo el cuerpo.

La filogenia de este enorme grupo de peces (con alrededor de 34 órdenes y cerca de 18000 especies) está siendo estudiada desde el punto de vista molecular (Alfaro et al., 2018) y es muy posible que habrá muchos cambios en su concepto.

## PERCOMORPHA

Tienen la cintura pélvica en una posición muy anterior y conectada a la cintura pectoral por un ligamento. La definición y composición de este clado está muy discutida. Compuesto por 31 órdenes y 13173 especies; se han propuesto varios grupos monofiléticos, como Ophidiaria, Batrachoidaria, Gobiaria, Syngnatharia, Anabantaria, Carangaria, Ovalentaria, Eupercaria (Figura 113) (Mirande, 2017; Alfaro et al., 2018).

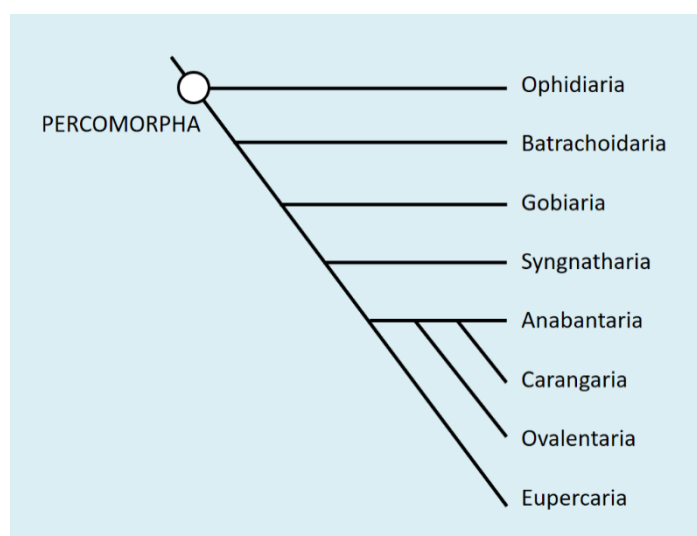


Figura 113: Filogenia de Percomorpha (Basada en Mirande, 2017).

### OPHIDIIFORMES

Marinos. Cuando hay aletas pélvicas, de posición yugular o mental. Usualmente con las aletas dorsal, caudal y anal unidas. Están dentro del gran grupo Ophidiaria (Mirande, 2017).

**OPHIDIIDAE.**— El ano y el origen de la aleta anal justo por detrás de las aletas pectorales. En Argentina se pesca comercialmente, usualmente para exportación, a *Genypterus blacodes* (aba-dejo).

### BATRACHOIDIFORMES

Cuerpo generalmente sin escamas; cabeza grande con ojos dorsales; aletas pélvicas de posición yugular (por delante de las pectorales). Tienen un excelente camuflaje. Son bentónicos marinos, con ojos ubicados altos en la cabeza. Producen una gran variedad de sonidos con su vejiga natatoria. Algunos tienen poderosos venenos en las espinas dorsales y operculares en convergencia con “Scorpaeniformes”. Un solo grupo con 78 especies aproximadamente. Están dentro del gran grupo Batrachoidaria (Mirande, 2017) (Figura 113).

**BATRACHOIDIDAE.**— Marinos, excepto dos especies; bentónicos, predadores. Las especies de *Porichthys* tienen fotóforos en la parte inferior del cuerpo (una de las pocas especies de aguas poco profundas que tienen órganos luminiscentes). En Argentina: *Porichthys porosissimus* (pejesapo o lucerna) tiene alrededor de 600 a 800 fotóforos laterales alineados en un patrón complejo, sin glándulas venenosas.

## SYNGNATHIFORMES

Son marinos, raramente de agua dulce. Boca pequeña terminada en forma de tubo, no protractil; aletas pélvicas, si están presentes, abdominales; forma del cuerpo muy variable, incluye a los hipocampos, dragones marinos y peces trompeta, pero también a las trillas o peces cabra. Tienen muchas especializaciones reproductivas. Están dentro del grupo Syngnatharia de Miranda (2017) (Figura 113), junto a Gasterosteiformes, relacionados a Scombriformes. Se reconocen dos grupos filogenéticos dentro de Syngnathiformes, diferenciados por la presencia de una armadura de placas óseas en uno de ellos, mientras que en el otro está ausente. Compuesto por ocho grupos y cerca de 338 especies. En Argentina hay representantes de Mullidae, Fistulariidae, Centriscidae y Syngnathidae.

**SYNGNATHIDAE.**— Incluye a los caballitos de mar y a los peces aguja. Con pedúnculo caudal prensil; aberturas branquiales pequeñas; ovíparos. Los peces aguja nadan propulsados por la cola, pero los caballitos de mar propulsados por las aletas dorsal y pectorales. Las hembras tienen un aparato ovipositor que permite transferir los huevos a la bolsa incubatriz de los machos donde se fertilizan e incuban hasta su eclosión (Masonjones y Lewis, 1996; Monteiro et al., 2002). Si bien son principalmente marinos, hay varias especies eurihalinas y algunas restringidas al agua dulce. Generalmente son de aguas cálidas, aunque algunas especies llegan hasta Tierra del Fuego. En Argentina encontramos *Hippocampus patagonicus* e *H. reidi* (caballito de mar; Piacentino, 2008), *Syngnathus acus* (aguja).

### ¿QUÉ HAY EN LAS LATAS DE ATÚN?

Hay distintas variedades de atunes (del género *Thunnus*), pero son peces escasos, difíciles de atrapar, y su carne puede alcanzar precios exorbitantes (el atún de aleta azul llegó a pagarse un precio record de casi 8000 dólares el kg). Por lo tanto, lo que usualmente se comercializa como “atún” en lata, es cualquier otra cosa menos atún.

En Argentina muchas de las latas que se comercializan son de origen tailandés, ecuatoriano o brasileño. Las latas con peces locales generalmente son de bonito (*Sarda sarda*), aunque también se llega a envasar caballa (*Scomber japonicus*) y jurel (*Trachurus lathami*). Los lomitos de atún, generalmente son de pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*).

Por otra parte, en Argentina las latas de sardinas no contienen sardinas sino anchoas (*Engraulis anchoita*), que resultaron un buen sucedáneo de las sardinas europeas.

## SCOMBRIFORMES

Incluye las especies mejor nadadoras del mundo (como los peces espada y atunes, que alcanzan los 100 km/h en cortas distancias). Algunos grandes predadores, son caracterizados por tener boca no protractil y dientes anquilosados. Algunos han desarrollado la endotermia (como los atunes). Las barracudas (Sphyraenidae) son consideradas miembros primitivos del grupo.

**SCOMBRIDAE.**— Marinos, incluye al atún y la caballa. Dos aletas dorsales, con aletillas entre la segunda dorsal, caudal y anal. Son endotérmicos, produciendo calor por el metabolismo muscular, y manteniéndolo gracias a mecanismos de contracorriente y comportamiento; el cuerpo tiene temperaturas de 10 °C más alta que su entorno (habiéndose registrado una diferencia de más de 21 °C respecto al agua circundante). Comercialmente importantes; son de mar abierto, pueden desplazarse en aguas frías para alimentarse. Entre 50 cm a cuatro m y 500 kg de peso. Forman cardúmenes. En Argentina: *Scomber japonicus* (caballa), *Sarda* (bonito), *Thunnus thynnus* (atún de aleta azul).

**STROMATEIDAE.**— Marinos. Cuerpo comprimido (similares en aspecto a Carangidae); aletas pélvicas ausentes en el adulto; aleta dorsal continua; son de contorno redondo o elíptico, con aleta caudal ahorquillada. Ejemplo: *Stromateus* (pámpano).

#### SYNBRANCHIFORMES

Cuerpo alargado; las branquias confluyen en una cámara branquial ventral con orificio único; sin aletas pélvicas; sin vejiga natatoria; ano posterior. Tienen suspensión mandibular anfibranchial, no conocida en otros teleósteos. Algunas especies son hermafroditas. Se encuentran en el grupo Anabantaria (Figura 113). De agua dulce y salobre, raramente marinos. Aproximadamente 117 especies. De importancia comercial.

**SYNBRANCHIDAE.**— De América Central y del Sur, África, Asia. Muy especializados en muchos aspectos: branquias reducidas, capaces de respiración bucofaríngea de aire; sin aletas pectorales ni pélvicas; cuerpo desnudo; ojos pequeños o por debajo de la piel; muchos hermafroditas protóginos; muchos con hábitos cavadores. En Argentina solamente se encuentra *Synbranchus marmoratus* (anguila criolla).

#### PLEURONECTIFORMES

Adultos comprimidos sin simetría bilateral; con ambos ojos sobre el lado derecho (dextrales) o sobre el lado izquierdo (sinestrales); algunas especies pueden tener individuos dextrales y sinestrales. Sin vejiga natatoria. La larva es bilateralmente simétrica y durante el desarrollo un ojo migra al otro lado del cuerpo. Los ojos pueden protruirse sobre la superficie del cuerpo, permitiendo que el pez vea cuando descansa en el fondo, gracias a un receso orbital que se llena de flúidos. Marinos, algunas pocas especies de agua dulce; zonas templadas y tropicales; bentónicos y carnívoros, viven en lugares oscuros a profundidad moderada. Muchos importantes comercialmente. Se encuentran en el grupo Carangaria (Figura 113; Mirande, 2017). Es un grupo monofilético (Harrington et al., 2016) que comprende alrededor de 772 especies en 14 grupos. Psettodidae (que tiene 3 especies) es de posición filogenética incierta.

**PARALICHTHYIDAE.**— Marinos. La mayoría sinestrales. En Argentina de importancia comercial, se los consume como filet: tres especies de *Paralichthys* (lenguado), con tamaños de hasta 1,5 m de largo y 30 k de peso; *Xystreurys*, *Thysanopsetta* y *Achiropsetta* también son denominados lenguados.

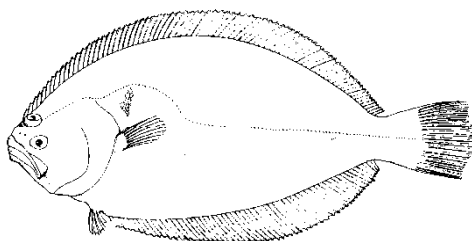


Figura 114: *Paralichthys patagonicus* (Tomado de Cousseau y Perrotta, 1998).

**ACHIRIDAE.**— Marinos y de agua dulce. Dextrales. En Argentina: *Catathyridium* (lenguado de río, en el Paraná y del Plata); *Achirus*.

#### CARANGIFORMES

**CARANGIDAE.**— Marinos. Escamas de la línea lateral modificadas en escudos espinosos; aleta caudal muy ahorquillada, pedúnculo caudal delgado. Importante comercialmente. En Argentina: *Parona* (palometa de mar), *Seriola* (pez limón).

**ECHENEIDAE.**— Marinos. Son las rémoras, con un disco adhesivo sobre la cabeza (aleta dorsal modificada) con el que se adhieren a condriictios, osteictios, tortugas y mamíferos marinos. En Argentina hay *Remora remora*.



**OVALENTARIA**

Tienen huevos pegajosos (de ahí proviene el nombre “Ovalentaria”) con filamentos coriónicos. El grupo tiene un fuerte soporte de caracteres moleculares. Comprende, entre otros, a Mugiliformes, Cichliformes, Atheriniformes, Beloniformes, Cyprinodontiformes.

**MUGILIFORMES**

Ojos cubiertos parcialmente por tejido adiposo en forma de párpado. Huevos de superficie lisa, sin filamentos adhesivos. Con escamas ctenoideas. La posición filogenética del único grupo está muy discutida; aunque la evidencia molecular indica su relación con Ovalentaria, anteriormente se los clasificaba dentro de Perciformes.

**MUGILIDAE.**— Marinos y algunos de agua dulce. Con aletas pélvicas de posición torácica o subabdominal; aleta caudal truncada o en media luna profunda. Aproximadamente 75 especies; género argentino: *Mugil* (lisa).

**ATHERINIFORMES**

Aleta dorsal doble, línea lateral reducida o ausente; sin gonopodios (excepto Phallostethidae); la mayoría de color plateado; forman cardúmenes. Cerca de 350 especies (212 en agua dulce) en 11 grupos (Campanella et al., 2015). Atherinopsidae incluye a los pejerreyes del Nuevo Mundo, y Atherinidae a los del Viejo Mundo.

**ATHERINOPSIDAE.**— Marinos y de agua dulce, de América del Norte, Central y del Sur. Con estola lateral plateada; premaxila y maxila altamente protrusibles. Introducidos en muchos embalses, principalmente en Argentina, Chile, Perú y sur de Brasil. En Argentina hay cuatro especies de *Odontesthes* (pejerreyes), tanto marinos como en agua dulce y salobre. *Odontesthes incisa* es el cornalito, exclusivamente marino.

**BELONIFORMES**

Principalmente marinos, pero también de agua dulce. Con mandíbula fija o no protrusible, debido a la pérdida secundaria del proceso ascendente del premaxilar. Muchos con el lóbulo inferior de la aleta caudal más desarrollado que el superior. Incluye a los peces voladores Exocoetidae, que pueden planear sobre el agua casi por 400 m y hasta 8 m de altura. Son atraídos por fuentes de luz en la noche. Se reconocen seis grupos, con 283 especies.

**BELONIDAE.**— Peces aguja. Marinos y de agua dulce. Mandíbulas alargadas con numerosos dientes pequeños, que crecen alométricamente luego del nacimiento. En Argentina: *Potamorhaphis* y *Pseudotylorus* que pertenecen a un clado endémico de ríos sudamericanos; *Scomberosaurus* es marino.

**CYPRINODONTIFORMES**

Aleta caudal truncada o redondeada, con esqueleto simétrico; aleta dorsal única; desarrollo embrionario relativamente largo. Marcado dimorfismo sexual, con machos a menudo muy coloridos, por lo que son frecuentemente criados por acuaristas. De agua dulce aunque toleran aguas salinas e hipersalinas. También toleran temperaturas variables. Algunas especies viven en ambientes extremos como lagunas de desiertos o alta montaña (*Orestias*, de Perú, Bolivia y Chile hasta los 4570 m). El grupo, de distribución mundial, es de origen gondwánico y hay varios ejemplos de vicarianza entre América y África (Lazara, 2003). Varios grupos vivíparos, no directamente relacionados entre sí, todos endémicos de América. Aproximadamente 1257 especies en 10 grupos.

**RIVULIDAE.**— De agua dulce, americanos desde Florida al norte de Argentina. Algunos son considerados “anuales” en el sentido de que los adultos, que viven sólo unos meses, ponen huevos resistentes en charcas temporarias que se desarrollan en la siguiente estación de lluvias. *Rivulus marmoratus*, del norte de América del Sur y el Caribe, es el único vertebrado hermafrodi-

ta autofecundante (Lazara, 2003). En Argentina: *Austrolebias*, *Neofundulus*, *Pterolebias*, *Trigonectes*, *Papiliolebias* y *Melanorivulus*.

**ANABLEPIDAE.**— De agua dulce del sur de América del Sur. Gonopodio tubular formado por los radios de la aleta anal; fertilización interna y vivíparos. Incluye a los peces de cuatro ojos (*Anableps*), como los de Springfield (Matt Groening, 1999), que pueden enfocar simultáneamente imágenes tanto por arriba como por debajo del agua. En Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay hay 14 especies de *Jenynsia* (Aguilera et al., 2013).

**POECILIIDAE.**— De agua dulce y salobre, desde América del Norte hasta el noreste de Argentina y África. Muy comunes en acuarios. Muchos vivíparos con machos que tienen los radios 3ro a 5to muy alargados y expandidos formando un gonopodio no tubular, para la fertilización interna. En Argentina: *Phallotorynus*, *Phalloceros*, *Cnesterodon* y *Gambusia affinis* (introducido en Argentina para combatir el paludismo).

### CICHLIFORMES

Grupo compuesto por Cichlidae y Pholidichthyidae. Tradicionalmente considerados como Perciformes, la evidencia molecular los agrupa dentro de Ovalentaria (Betancur-R. et al., 2013; Mirande, 2017); las relaciones precisas de este grupo son todavía inciertas.

**CICHLIDAE.**— De agua dulce de América Central y del Sur, África, Madagascar, Israel, Siria e India. Con línea lateral interrumpida; más de tres espinas en la aleta anal. Forma del cuerpo muy variada; son muy comunes en acuarios; han tenido una gran radiación adaptativa y especialización, principalmente en los grandes lagos africanos. Presentan una gran variedad de adaptaciones en la alimentación y reproductivas (monogamia, cuidado parental, cría en la boca, construcción de nidos, secreción de sustancias alimenticias para los juveniles, etc.). Cichlidae es el grupo más diverso en agua dulce aparte de Ostariophysi. Comprenden alrededor de 1762 especies y su clasificación y filogenia es objeto de intenso estudio; los grupos neotropicales y africanos parecen ser monofiléticos. Ejemplos de géneros en Argentina: *Astronotus*, *Apistogramma*, *Cichlasoma* (chanchita), *Crenicichla*, *Gymnogeophagus*; *Oreochromis niloticus* (tilapia nilótica) y *Coptodon rendalli* son especies africanas introducidas en Argentina (Menni, 2004; Mirande y Koerber, 2015).

### EUPERCARIA

Incluye un gran número de órdenes (por lo menos 13) muy diversos, de los cuales solo vamos a desarrollar unos pocos: Tetraodontiformes, Labriformes, Trachiniformes, y Perciformes. Contiene 16 grupos principales (Betancur-R et al., 2017).

### TETRAODONTIFORMES

El nombre del grupo se refiere al patrón común de cuatro dientes en la mandíbula. Se caracterizan por un alto grado de fusión o pérdida de huesos en la cabeza y cuerpo; aletas pélvicas generalmente ausentes y menos de 16 vértebras. Escamas modificadas en espinas, escudos o placas. Pueden producir diversos sonidos rechinando los dientes mandibulares o faríngeos, o haciendo vibrar la vejiga natatoria. Generalmente se alimentan de esponjas y corales; algunos son predadores de invertebrados bentónicos sésiles, otros de zooplancton. Diodontidae, Triodontidae y Tetraodontidae no tienen dientes en los adultos; en realidad son picos formados por los huesos mandibulares que están separados por suturas que le dan aspecto de dientes. Pueden aumentar su volumen por ingestión de agua en divertículos del estómago (particularmente en Tetraodontidae y Diodontidae). Muchas especies pueden concentrar una poderosa toxina, la tetraodotoxina, en sus vísceras que puede causar la muerte a seres humanos. Molidae es el grupo más derivado. Tetraodontiformes comprende 435 especies en 10 grupos.

**TETRAODONTIDAE.**— Marinos y algunos de agua dulce. Cuerpo desnudo o con pequeñas espinas anteriores; pueden inflar el cuerpo; cuatro placas dentales; contienen tetraodotoxina en

músculos y especialmente en las vísceras, que es un alcaloide muy venenoso. Varias especies de *Tetraodon* (pez globo) en agua dulce. Se ha realizado la secuenciación preliminar del genoma de *Tetraodon* (Jaillon et al., 2004). En Argentina llega el pez loro, *Lagocephalus laevigatus*, que es relativamente frecuente en las costas de Brasil.

**DIODONTIDAE.**— Marinos. Cuerpo cilíndrico con espinas bien desarrolladas; tienen dos placas dentales fusionadas a las mandíbulas; cuerpo inflable. En Argentina se encuentra *Chilomycterus spinosus*.

**MOLIDAE.**— Marinos. Con dos dientes fusionados; sin pedúnculo caudal, el final del cuerpo truncado, reducido a un flap de piel (*clavus*); aletas dorsal y anal muy grandes que producen la mayor parte de la fuerza natatoria. El pez luna, *Mola mola*, llega hasta Argentina; puede tener hasta dos metros y pesar una tonelada; se ha estimado que puede producir hasta 300 millones de huevos.

### LABRIFORMES

Tienen una serie de especializaciones en la región faríngea, particularmente en las mandíbulas faríngeas, para el procesamiento del alimento. Son predominantemente tropicales y marinos, con grupos muy especiados.

**LABRIDAE.**— Al menos con 500 especies en el Atlántico, Índico y Pacífico. Es un grupo muy diversas en formas, colores y tamaños. En Argentina únicamente *Coris julis*.

### TRACHINIFORMES

Principalmente bentónicos y marinos.

**PERCOPHIDAE.**— Marinos. Cabeza deprimida; aleta dorsal blanda que puede estar precedida por una espinosa: En Argentina: *Percophis brasiliensis* (pez palo).

### CENTRARCHIFORMES

**PERCICHTHYIDAE.**— De agua dulce, en Argentina, Chile y Australia. Opérculo con dos espinas redondeadas; línea lateral completa y continua. *Percichthys* (perca criolla) en Argentina.

**CHEILODACTYLIDAE.**— Marinos, principalmente del hemisferio sur. En Argentina: *Nemadactylus* (castaneta).

### PERCIFORMES

Es el grupo más diversificado, con más de 2200 especies; dominante en todos los mares y en varios cuerpos de agua dulce; mandíbula superior formada sólo por premaxilar; con 17 o menos radios principales en la aleta caudal; nunca aleta adiposa; todos con inserción de las aletas pélvicas en posición torácica o yugular. Fisoclistos.

Este grupo tan diverso es “el arbusto en la punta” de la filogenia de los peces (“*bush at the top of the tree*”; como lo definió Nelson, 1994), donde se incluían todos los grupos que no podían ser asignados a grupos monofiléticos definidos y contenía más de 160 grupos; era por lo tanto un agrupamiento artificial, polifilético. Actualmente se ha restringido a Perciformes a unos 60 grupos (Sanciango et al., 2016), haciéndolo presumiblemente monofilético, incluyendo a Scorpanoidei (que anteriormente se los consideraba un grupo independiente, Scorpaeniformes).

**SERRANIDAE.**— Marinos. Hermafroditas pero no autofecundantes. Con opérculo con tres espinas. Con 475 especies es una de los grupos más diversos. En Argentina: *Acantisthius* (mero).

**POMATOMIDAE.**— Marinos. Aleta caudal ahorquillada. Grupo monotípico. *Pomatomus saltatrix* (anchoa, anchoa de banco) habita en Argentina. Son voraces predadores que pueden matar más peces de los que pueden consumir.

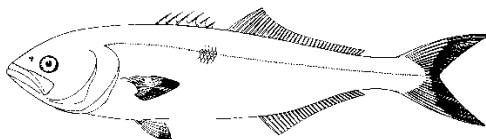


Figura 115: *Pomatomus saltatrix* (Tomado de Cousseau y Perrotta, 1998).

**SCIAENIDAE.**— Marinos y de agua dulce (particularmente en América del Sur). Con aleta dorsal en "V"; otolitos excepcionalmente grandes; vejiga natatoria ramificada; pueden producir sonidos con ella. En Argentina hay marinos: *Cynoscion* (corvina), *Pogonias* (corvina negra), *Macrodon* (pescadilla); y de agua dulce: *Pachyurus* (corvina de río), *Plagioscion*.

#### **SCORPAENOIDEI**

Cabeza y cuerpo con tendencia a la posesión de espinas y/o placas óseas; aletas pectorales y caudal generalmente redondeadas. Predominantemente marinos, con un solo grupo de agua dulce. Comprenden los peces más venenosos del mundo, que contienen sustancias tanto neurotóxicas como hemotóxicas. La sistemática del grupo es controvertida y compleja, antes considerado un grupo independiente, Scorpaeniformes. Alrededor de 2100 especies.

**SEBASTIDAE.**— Marinos. Con glándulas venenosas en la base de las aletas dorsal, anal y pélvicas; generalmente con fecundación interna y algunos vivíparos. Muchas especies importantes comercialmente. En Argentina: *Sebastes* (escorpión), *Helicolenus*.

**TRIGLIDAE.**— Marinos, bentónicos. Sin glándula de veneno; cabeza muy osificada formando un casquete; los primeros radios de las aletas pectorales libres utilizados para la detección de alimento; producen sonidos. En Argentina: *Prionotus* (testolín).

**CONGIPODIDAE.**— Marinos, bentónicos, del hemisferio sur. Cuerpo desnudo. En Argentina: *Congiopodus*.

**RESUMEN**

- Los Osteichthyes se caracterizan, entre otras cosas, por tener hueso endocondral, aletas pares flexibles, pulmón, y piel con glándulas mucosas.
- Hay dos grandes grupos, los Actinopterygii y los Sarcopterygii.
- La mayor radiación de peces actinopterygios es la de los Teleostei, que han duplicado su genoma (duplicación 3R). Comprenden unos 67 órdenes, casi 500 familias y cerca de 30000 especies actuales.
- Los Elopomorpha se caracterizan por tener una larva leptocéfala; los Osteoglossomorpha por tener los huesos linguales con dientes; los Otomorpha por tener especializaciones relacionadas con la audición; los Euteleostei agrupa a los restantes grupos de teleósteos.
- Los Ostariophysi incluyen a la mayor parte de la fauna de agua dulce (junto con los Cichliformes).
- Los Perciformes es el orden más diverso de vertebrados, con más de 16000 especies.

**SISTEMÁTICA**

Osteichthyes  
 Actinopterygii  
 Cladistia  
 Chondrostei  
 Holostei  
 Teleostei  
 Elopomorpha  
 Osteoglossomorpha  
 Otomorpha  
 Clupeomorpha  
 Ostariophysi  
 Euteleostei

**Literatura recomendada**

- Aparicio, G.; Laita, H. 2005. 100 Peces Argentinos. Editorial Albatros.
- Betancur-R, R.; Wiley, E. O.; Arratia, G.; Acero, A.; Bailly, N.; Miya, M.; ... Ortí, G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 162.
- Mirande, J. M. 2017. Combined phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) and the use of morphological characters in large-scale analyses. *Cladistics*, 33: 333-350.
- Nelson, J. S.; Grande, T. C.; Wilson, M. V. H. 2016. *Fishes of the World* (5th ed.). John Wiley and Sons, Hoboken, NJ. 701 pp.

**Links de Interés**

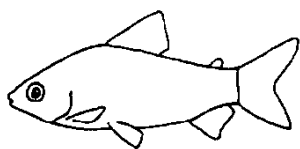
- [Deepfin](#) – Sitio muy actualizado sobre la clasificación y filogenia de Osteichthyes.
- [Fishbase](#) – Base de datos con información variada sobre peces (en su sentido más amplio, vertebrados no tetrápodos). Contiene información de más de 33500 especies, como taxonomía, distribución geográfica, biometría y morfología, comportamiento y hábitats, ecología y dinámica poblacional, así como datos reproductivos, metabólicos y genéticos.
- [Peces Criollos](#) – Lista de peces de agua dulce de Argentina, Paraguay y Uruguay.
- [Ictiología Argentina](#) – Página en la que hay bibliografía, historia, tesis, etc. De la Ictiología Argentina.

# Comentarios ecológicos sobre los peces óseos de Argentina

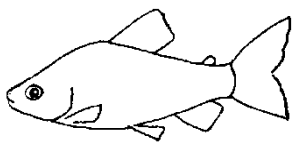
Luis A. Fernández

CONICET, Fundación Miguel Lillo, Tucumán y Cátedra Diversidad Animal II, Facultad Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Catamarca, Catamarca, Argentina.

## CHARACIFORMES



***Prochilodus lineatus***: (n.v. Sábalo) hasta 550 mm. Alimentación iliófaga, aprovechando restos de vegetación, vermes y microorganismos, especialmente diatomeas. Cuenta con modificaciones del aparato digestivo. Los ejemplares de ambientes reducidos, como en Tucumán y Salta, suelen tener características similares de carencia de alimento, con disminución de altura y grosor del cuerpo. Habitan en aguas con vegetación sumergida. Prefieren ambientes lénticos, de aguas tranquilas o remansos de ríos con fondo fangoso. Se encuentra también en aguas estancadas de tipo eutróficas, de poca profundidad, con una extensa banda de vegetación litoral. El sábalo es una especie migratoria, en el verano los ejemplares se acumulan y llegan a formar enormes cardúmenes en el río Paraná, correspondientes a varias poblaciones. Los desplazamientos están ligados esencialmente a la actividad reproductiva, pero combinados con estímulos térmicos y tróficos. Esta especie es muy predada por surubíes y dorados. El sábalo constituye más de la mitad de la ictiomasa registrada en los ambientes lénticos permanentes del Paraná medio. El total de esta ictiomasa puede exceder los 1000 kg ha<sup>-1</sup>. Esta especie migratoria puede recorrer más de 1000 km de distancia antes de alcanzar un lugar apropiado para la reproducción. La distancia que puede migrar está relacionada, entre otros factores, con las reservas acumuladas durante el período sedentario y activo de alimentación. La especie puede ser utilizada para el tratamiento de aguas semipoluídas. Muy importante comercialmente, incluso para exportación con 14 a 15 mil toneladas entre 2016 y 2017. Distribución Parano-Platense, incluyendo Bermejo, Pilcomayo, Juramento, Salí y Dulce.

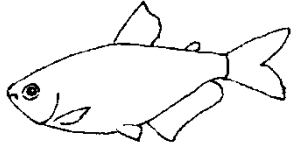


***Megaleporinus obtusidens***: (n.v. Boga) hasta 450 mm, es de dieta omnívora integrada por granos y otros vegetales, peces pequeños, caracoles, almejas, cangrejos y larvas de insectos. La boga predomina en los últimos meses de primavera y verano y prefiere las aguas profundas. Alcanza un tamaño de alrededor de 3 kg, especialmente los machos. De hábito sedentario; no tienen cuidado parental. Habitan los amplios espacios de los grandes ríos junto con los sábalos son predados por los surubíes y dorados. Muy buscados por pescadores deportivos. Se puede mantener en acuarios alimentándolos con frutas y cereales. Distribución cuenca Parano-Platense.



***Characidium borellii***: (n.v. Mariposita, tritolo) hasta 70 mm, con bandas transversales en número de ocho. Viven en ambientes del tipo rhitron, son bentónicos de hábitos diurnos. En el contenido estomacal están representados microcrustáceos y larvas de insectos acuáticos especialmente dípteros. Preferentemente se desplazan contra corriente, con mo-

vimientos desiguales típicos de la especie o incluso haciendo “climbing” contra corriente ayudado por sus aletas pectorales y pélvicas. Los machos de cuerpo algo más robusto y las aletas ligeramente más largas que las hembras. Recientemente se reportó un nuevo dimorfismo en la especie que consiste en la presencia de odontoides en la aleta pélvica. Recomendable para acuarios mixtos por su carácter tranquilo, pero necesitan de alimento vivo. Comercialmente tiene escasa importancia, sólo para acuarismo y algunos lo consideran como especies indicadoras. Estado de conservación desconocido. Distribuido en la cuenca Parano-Platense.



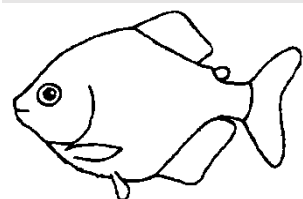
***Astyanax abramis***: (n.v. Mojarra, mojarra pacusa) hasta 140 mm. Vive en aguas tranquilas de arroyos y ríos y en ambientes cerrados. Los ejemplares pequeños frecuentan aguas someras vegetadas. El alimento principal son los insectos, camarones, microcrustáceos (cladóceros y copépodos) y secundariamente restos vegetales. Presentan escasa importancia comercial. En algunos embalses los pescadores deportivos los emplea como carnada. Distribución cuenca del Plata.



***Salminus brasiliensis***: (n.v. Dorado) hasta 770 mm, con una edad máxima registrada para la especie de 14 años; los ejemplares de 109 a 151 mm corresponden a un año de edad, de 151 a 240 mm a dos años, entre 240 y 280 mm a tres años y entre 280 a 329 mm a cuatro años. Las gónadas comienzan a madurar en agosto y a mediados de noviembre están listos para el desove. Se reproducen una sola vez al año con un desove que se produce una vez al año de manera total. Son de hábitos migratorios, los desplazamientos parecen estar condicionados por la temperatura y el desarrollo gonadal. Presentan migraciones regulares entre el Paraná medio e inferior, el Río de la Plata y en ríos de las cuencas donde vive. Los dorados remontan el curso del río en octubre y noviembre, con movimientos tumultuosos, después de fuertes lluvias en la cuenca superior. Al realizarse la migración reproductiva o “piracema”, las hembras emergen verticalmente del agua hasta un tercio de su largo, acompañadas por tres a cinco machos y en ese momento expelen sus óvulos siendo fecundados por éstos. Cuando viven en estanques, el crecimiento de los dorados es muy rápido, si la temperatura es elevada y se alimentan bien. La larva come protozoos y algas unicelulares, a los cinco o seis días ingiere microcrustáceos (Cladocera y Copepoda) y a los 15 días, con 50 mm, Copépodos y larvas de insectos. El adulto tiene una dieta ictiófaga que incluye peces de todo tipo como mojarra, bogas, bagres y dientudos, pero especialmente sábalo. Cuando se cría en estanques puede ser caníbal. En los ríos, su presa favorita son los sábalos tanto pequeños como medianos. Este activo predador puede alcanzar 100 cm de longitud y un peso de 25 kg. Así, este carnívoro es el mayor pez predador de nuestra región. El dorado puede ser “transplantado” y reproducido en ambientes naturales cerrados; por eso es favorable para ser introducido en ambientes que antes ocupaba. De gran importancia comercial y deportiva. Distribución Parano-Platense.

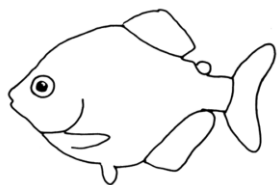


***Oligosarcus jenynsii***: (n.v. Dientudo) hasta 224 mm. Predador zoófago, microanimalívoro y mesoanimalívoro con mayor tendencia a la ictiofagia y secundariamente a la ingestión de pseudoneuston y bafón. Puede engullir presas enteras y, tal vez, en ingestión frontal, con seccionamiento caudal. Su dieta incluye crustáceos e insectos, además de pejerreyes y mojarra. Es una especie adaptable a la disponibilidad existente en el ambiente. Escasa importancia comercial y se desconoce su estado de conservación. Ocupa dos tipos de hábitats, aguas costeras vegetadas y aguas abiertas en Rio Grande do Sul Brasil, Uruguay y Paranaense Argentina.

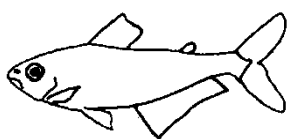


***Serrasalmus maculatus***: (n.v. Piraña) hasta 270 mm, estos peces son los más agresivos y carnívoros de toda la fauna sudamericana. Habita en ríos principalmente y en lagunas de desbordes. La hembra deposita los huevos cuidadosamente sobre plantas acuáticas y el macho se encarga del cuidado. Las pirañas son más agresivas al

comienzo de la estación lluviosa, cuando los machos están cuidando los huevos. De hábito gregario, atacan en conjunto a otros peces o mamíferos. Importancia comercial sólo para acuarismo. Cuando en lagunas de desbordes alcanzan elevada densidad pueden causar daños a las patas del ganado. Estado de conservación desconocido. Distribuido en las cuencas Amazónica y Paraná-Parguay Argentina.



**Piaraactus mesopotamicus:** (n.v. Pacú) hasta 400 mm, puede llegar a pesar 20 kg. De hábitos omnívoros, se encuentran cerca de árboles para alimentarse de las semillas que caen al agua. De carne muy apetecida en gastronomía, por lo que se los cría artificialmente (piscicultura), y también se lo pesca deportivamente. Distribución en la cuenca del río Paraguay-Paraná.



**Acrobrycon ipanquianus:** (n.v. Mojarra) hasta 115 mm. Presenta una glándula en el lóbulo inferior del pedúnculo caudal que sirve para comunicarse. Habita preferentemente en ríos siempre cerca de la superficie. Fácil de mantener en acuarios. Distribución en el sur de Bolivia y norte de Argentina.



**Hoplias malabaricus:** (n.v. Tararira) hasta 630 mm, especie muy común tanto en la cuenca Paraná-Plata como en el río Salado. Prefiere ambientes lénticos, frecuentando aguas poco profundas y vegetadas donde se refugia y construye el nido. Allí permanece durante el invierno en letargo hasta que pasan los meses fríos. En

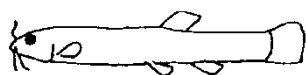
los meses de calor se hace activa y nadadora y se alimenta abundantemente de otros peces. La tararira es ictiófaga y predadora cuando adulta, se alimenta de pejerrey, dientudo, sabalito y chanchita, además de camarón de río. En las primeras etapas de vida se alimenta de microcrustáceos, algas, insectos acuáticos, entre otros. Recién al año pasa a ser estrictamente ictiófaga. La reproducción de esta especie se cumple entre los meses de septiembre y octubre. Entonces busca un sitio de poca agua de entre 20 o 30 cm de profundidad, entre el juncal tupido próximo a la costa y con ayuda de las aletas cava un hoyo de unos 15-20 cm de profundidad y 30 cm de diámetro. Construido el nido, proceden a desovar y permanecen sobre éste mientras se desarrollan los huevos hasta que las crías comienzan a nadar. El macho se ubica sobre los huevos y los ventila moviendo las aletas. Esta especie, por su abundancia, tamaño y cualidades de su carne, es objeto de explotación. Se pesca durante primavera, verano y otoño. En horas de sol y calor las tarariras se aproximan a la orilla y permanecen quietas. Para cazar, permanecen inmóviles al acecho y cuando pasa la presa se lanza a gran velocidad y la toma generalmente por el medio del cuerpo. Es apreciado por pescadores deportivos. Distribución desde Costa Rica hasta Argentina en la mayoría de las cuencas, incluyendo Parano-Platense.

## SILURIFORMES



**Diplomystes cuyanus:** (n.v. Bagre aterciopelado, otuno) hasta 320 mm. Presenta los caracteres más primitivos de los siluriformes. De hábitos bentónicos, generalmente se lo encuentra en ríos, aunque también en lagos. Su alimentación consiste en larvas de insectos,

crustáceos, moluscos y anélidos. Comercialmente fue importante en la Patagonia hasta la introducción de la trucha y otras especies, su valor se debió a su tamaño y la escasa diversidad de peces en la región. Hay registros de que se los transportaba en canastos sellados con barro. Las poblaciones de otuno se han visto reducidas notablemente en la actualidad. Distribución Patagónica.



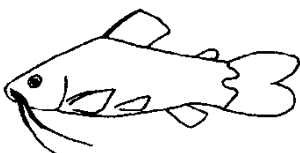
**Trichomycterus corduvensis:** (n.v. Bagre de montaña, yuska, torillo) hasta 136 mm. Habitan en arroyos de aguas transparentes y frías, de fuerte corriente, con un sustrato pedregoso, arenoso, barroso o mixto y que está relacionado específicamente con diferentes momentos de la vida de



estos peces. Huyen de la luz y se acomodan contra la corriente. La alimentación consiste en macroinvertebrados bentónicos; de comportamiento gregario pueden observarse en el fondo del río las huellas que dejan al desplazarse. También pueden adherirse a las piedras con las espinas interoperculares. Esta especie pertenece a la familia Trichomycteridae que incluye un grupo muy diverso desde aguas termales, alta montaña arriba de 4 000 m altura, cavernas y acuíferos (ver recuadro: Peces subterráneos) hasta el conocido candirú (Vandelliinae) que puede introducirse accidentalmente por la uretra. Los vandellines junto a los estegofilines son parásitos y semi- de otros peces, alimentándose de la sangre y tegumento de otros peces (ver recuadro: Vertebrados argentinos el candirú). Dentro de candirú suele también mencionarse a otro bagre *Cetopsis* (Cetopsidae). Distribución en ríos y arroyos de Argentina y Bolivia.



***Corydoras paleatus*:** (n.v. Limpia fondo, tachuela) hasta 80 mm, de hábito bentónico, es muy apreciado por los acuaristas de todo el mundo; fueron llevados a Europa en 1876 y se les otorgó un alto valor comercial. Sus aletas dorsal y pectoral presentan espinas puntiagudas que pueden causar heridas al manipularlos. El alimento más frecuente está constituido por microcrustáceos Copepoda y Cladocera. En menor frecuencia consume larvas de dípteros y algas. Vive sobre el bentos, ocultándose debajo de piedras y troncos. De comportamiento gregario. Distribuidos en la cuenca Paraná y ríos de Uruguay y Brasil.

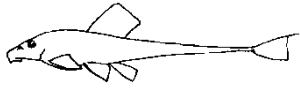


***Hoplosternum littorale*:** (n.v. Güipo, cascarudo, apretador) hasta 190 mm. Es el más común de los cascarudos y se encuentra durante todo el año preferentemente en esteros. Respira aire atmosférico y en épocas de sequía puede recorrer la distancia entre dos charcas, utilizando para ello las áreas de vegetación húmeda en el amanecer. El órgano respiratorio es la pared intestinal. Su reproducción es muy interesante, el macho realiza un nido flotante con burbujas de secreción y hojas de vegetales de unos 35 cm de diámetro, en el centro de dicho nido depositan los huevos que son cuidados por el macho hasta la eclosión y las larvas no se apartan del nido hasta que desaparece el vitelo. Se alimenta de plantas acuáticas blandas. De importancia comercial en acuarismo, esta especie no está amenazada. Hay algunos registros de haber sido introducida en Florida, Estados Unidos. Distribución se la encuentra en la mayoría de las cuencas de Sudamérica.

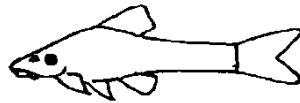


***Hypostomus paranensis*:** (n.v. Vieja de agua, limpia vidrio) hasta 560 mm, vive en lugares de aguas tranquilas, sobre fondos lodosos o de piedra. Se alimenta del contenido orgánico del fango y resiste una exposición prolongada fuera del agua. No nadan habitualmente, sino que permanecen adheridos a las piedras y plantas a través de los labios. Viven en huecos o hendiduras de los bancos arenosos, troncos y raíces. Acuden con frecuencia a la superficie del agua para tragar aire que utilizan en la respiración intestinal. Prefieren agua de más de 20 °C y soportan un máximo de 34 °C. Se reproducen desde la primavera, puesto que se encuentran ejemplares de poco más de 10 mm a partir de fines de noviembre hasta febrero. Al año de vida alcanzan unos 70 mm de largo; el crecimiento posterior es muy irregular y puede detenerse durante largo tiempo en relación con la alimentación deficitaria. Los ejemplares grandes son usados como alimento en algunas regiones de nuestro país. Su alimentación en base a algas y detritos las hace muy buscadas para acuarios, sobre todo los animales jóvenes. En algunos ríos de montaña pueden verse en las piedras las marcas que dejan al alimentarse de algas. Estado de conservación desconocido. Distribución en cuencas de los ríos Bermejo, Salí-Dulce, Primero, Segundo y Paraná medio. Desde su introducción en México y en Florida, los géneros de loricáridos *Hypostomus* y *Pterygoplichthys* se han expandido alarmantemente en pocos años desde 1995 causando una profunda erosión en los márgenes de ríos, modificando además los hábitats bentónicos y amenazando las comunidades acuáticas nativas. También se suma al daño que causan al engancharse en las redes de pequeños pescadores. Aún es difícil cuantificar el impacto en un sistema natural complejo, pero la amenaza ambiental es una combinación del modo de

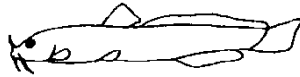
vida atribuible especialmente a los comportamientos de alimentación y reproducción de las viejas de agua.



**Rineloricaria catamarcensis:** (n.v. Vieja de agua, limpia vidrio) hasta 130 mm, con el cuerpo cubierto de placas. De hábitos similares a *Hypostomus*, también son utilizadas por los acuaristas. Considerados como torrentícolas, habitan preferentemente en arroyos y ríos y se ubican en las partes de rhitron, adheridas a las rocas o debajo de ellas por medio de la ventosa de la boca. Se alimenta principalmente de algas y microcrustáceos, además de larvas de Chironomidae. Se las ubica como consumidores de bentos relacionado secundariamente con el plancton. También es considerada como especie algófaga y microanimalívora de fondo, detritívora y mesoanimalívora. Para reproducción, la pareja realiza un cortejo que dura varios días y limpian el sitio de desove. Una vez realizado éste, el macho se encarga de cuidarlo. Distribución Parano-Platense.



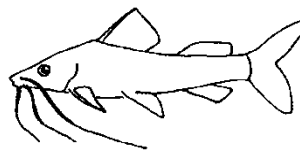
**Otocinclus vittatus:** (n.v. Limpiavidrios) hasta 80 mm, se alimenta de restos vegetales y tolera temperaturas de 22 °C a 29 °C. De comportamiento gregario, se ubican sobre el fondo, preferentemente sobre piedras o troncos sumergidos. Habita principalmente en ríos y arroyos. De interés para el acuarismo dado el escaso tamaño que alcanzan los adultos. Distribución en las cuencas Amazónica, Orinoco, Paraná y Paraguay.



**Heptapterus mustelinus:** (n.v. Bagre anguila) hasta 280 mm, se encuentra preferentemente en ríos de montaña o de fuerte corriente; de hábitos gregarios, durante el día se ocultan debajo de las piedras o los márgenes vegetados y salen a alimentarse de noche. De régimen carnívoro. En algunas localidades de Bolivia se utiliza para consumo humano. No tiene importancia comercial y no se encuentra amenazado. Distribuido en las cuencas Parano-Platense, Uruguay y sur de Brasil.



**Pimelodus albicans:** (n.v. Moncholo) hasta 600 mm, prefiere fondos fangosos y con vegetación a las aguas abiertas y torrentosas; es de régimen omnívoro y, según el hábitat y la época del año, tienden a alimentarse de moluscos, crustáceos, insectos, peces pequeños y hasta materia orgánica del fango que ingieren con algas y microcrustáceos. Su peso puede sobrepasar los 2 kg y su edad máxima es de 10 años. Se pesca comercialmente en el Paraná medio, junto con el bagre amarillo. Típicamente bentónicos, en gran medida sedentarios y poco migradores. Distribución cuenca del Paraná en Argentina, Bolivia, Paraguay y Uruguay.



**Pseudoplatystoma corruscans:** (n.v. Surubí) hasta 1900 mm. Es uno de los mayores peces en longitud de la cuenca del Plata y puede llegar a pesar 90 kg o más. Se alimenta de otros peces como sábalos y bogas. De hábito migratorio, prefiere cauces grandes y profundos. De importancia comercial y deportiva. Como muchos de los grandes peces migradores de valor económico sus poblaciones descendieron no solo por la sobrepesca sino también por las represas que además de convertirse en barreras, aún con escalas o canales para su pasaje, modifican sus ambientes. Distribución cuencas Parano-Platense y del San Francisco en Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay.

**GYMNOTIFORMES**

***Eigenmannia virescens***: (n.v. Morenita, cuchillo, banderita, ratona) hasta 420 mm, de régimen carnívoro, los ejemplares jóvenes se alimentan principalmente de crustáceos entomostráceos y de insectos pequeños. Los adultos comen dípteros, otros insectos y oligoquetos limícolas. Presentan órganos eléctricos reducidos y un apéndice caudal muy largo que puede regenerarse. Los órganos caudales (que corresponden a la musculatura) mantienen un campo eléctrico que rodea al pez y así sus alteraciones por posibles presas o predadores son detectadas. Los pulsos producidos son de 300 por segundos. Viven en los remansos de los ríos con vegetación sumergida y en lagunas de desbordes. Importancia comercial para acuarismo y estado de conservación desconocido. Distribuido al este de los Andes desde la cuenca del Orinoco hasta la Parano-Platense.



***Gymnotus carapo***: (n.v. Morena, morena pintada) hasta 1000 mm o más, produce descargas de frecuencia media (alrededor de 50 o 65 pulsos por segundo). Como la especie anterior, se impulsa con las ondulaciones de la aleta anal y mantiene la columna vertebral rígida para generar los campos sin distorsiones. De hábitos nocturnos y carnívoros, los juveniles se alimentan de pequeños insectos y crustáceos, moluscos y los adultos incluso de peces pequeños. La dieta puede incluir materia vegetal y detritos. Prefiere aguas turbias y con poca corriente. De importancia comercial menor, para acuarismo y como carnada para pesca deportiva, lo que la convierte en una especie amenazada junto a otras de gimnotiformes, que son pescadas y vendidas por docenas en Chaco y Corrientes. Distribuidos al sur de México hasta Paraguay y Argentina.

**OSMERIFORMES**

***Galaxias maculatus***: (n.v. Puyen) hasta 160 mm, de importancia biogeográfica con distribución circunantártica; son dulceacuícolas, de estuarios y marinos. Tienen una conducta migratoria anual asociada con las fases reproductivas. En primavera migran río abajo hasta los estuarios sin llegar al mar para reproducirse. Los adultos se alimentan de insectos terrestres principalmente y de crustáceos. Las poblaciones fueron sobreexplotadas por los pescadores artesanales, sumada a la competencia y predación por parte de las especies exóticas como las truchas arco iris y marrón (Ver recuadro: Peces introducidos).

**PECES INTRODUCIDOS**

Las introducciones de peces tienen graves consecuencias sobre la diversidad de la fauna nativa. Son muchos los ejemplos en el mundo. Alternativas a ello son el desarrollo de piscicultura con especies autóctonas como se vienen desarrollando en el Pacú.

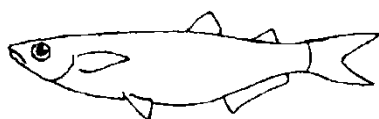
Otro de los impactos negativos sobre la fauna íctica es la construcción de embalses en ríos con peces migradores, sin tener en cuenta los pasajes para éstos y mucho menos el caudal mínimo. El volcado de efluentes, minería o la agricultura también afectan a la fauna de peces; para ello se buscan especies indicadoras o comunidades que permitan predecir los cambios futuros.

Pero nada se podría realizar sin colecciones científicas y sin el conocimiento previo de la Taxonomía de las especies para su posterior uso en filogenias y biogeografía para establecer así las áreas prioritarias de conservación.

**SALMONIFORMES**

***Oncorhynchus mykiss***: (n.v. Trucha arco iris) hasta 650 mm es una especie exótica introducida en la Argentina, con un importante valor deportivo y turístico para los ríos de montaña. De los salmónidos introducidos, es la especie más difundida, así como la más resistente, pues tolera fácilmente temperaturas

mayores de 20 °C. La temperatura máxima que puede soportar es de 30 °C, siempre que el agua esté muy oxigenada; sin embargo, en ambientes naturales y en verano, la temperatura no debe subir más de 20 °C. Vive muy bien en ambientes cerrados lénticos, en donde también se reproduce. La alimentación es variada, ingiere organismos de diferente biomasa de acuerdo con el ambiente; incluye elementos de origen animal, vegetal y mineral. Las Secretarías de Recursos Naturales de la Argentina realizan la siembra de esta especie en numerosos ríos de la cordillera principalmente. Es responsable de la reducción de numerosas poblaciones de peces nativos, como de los bagres andinos desde Mendoza hasta Jujuy, o de la mojarra desnuda endémica del arroyo Valcheta en Río Negro.

**ATHERINIFORMES**

***Odontesthes bonariensis***: (n.v. Pejerrey, matungo, flecha de plata) hasta 720 mm. Prefiere las aguas frescas, no calientes en el verano, de alrededor de 17 °C. Su área natural de distribución está hoy muy incrementada por las numerosas

siembras de huevos y alevinos, como se ha realizado en Tucumán y varias provincias del NOA, en cuerpos de agua lento tanto naturales como artificiales. Se alimenta principalmente de plancton y de microbentos, también de algas arraigadas y otros vegetales. En los primeros estadios de su desarrollo son planctófagos, luego es frecuente el canibalismo. La primavera es la mejor época para la reproducción. Puede haber segunda freza antes del fin del verano. Entre estos pejerreyes existen casos de hermafroditismo relativo en machos, ya que en sus gónadas tienen espermatozoides y óvulos maduros. Desovan en lugares tranquilos, sobre fondos de tosca; pocos lo hacen en zonas de juncos u otra vegetación. En la postura intervienen varios machos para fecundar cada postura de la hembra. Cada huevo tiene una corona de filamentos pegajosos, por lo que éstos se liberan unidos en forma de racimos. Esta especie es explotada tanto deportiva como comercialmente, se cría también en forma artificial para sembrar alevinos en represas y cuencas naturales.

**CYPRINODONTIFORMES**

***Jenynsia obscura***: (n.v. Madrecita de río) hasta 90 mm. Habita en aguas de poca profundidad, incluso con abundante vegetación acuática. Esta especie incluso fue encontrada en elevada altura a los 3000 m elevación e incluso en aguas termales. El género *Jenynsia* está ampliamente distribuido, tolera concentraciones salinas

elevadas y puede llegar a vivir en agua de mar. Se alimentan básicamente de algas, anfípodos, microcrustáceos, fragmentos de insectos adultos, Diptera de familia Chironomidae. El género es de importancia para la lucha biológica, ha sido utilizada para el control de la proliferación de larvas de mosquitos que crecen en aguas estancadas. También debido a su fácil crianza (ovovíparas) y a que es muy prolífica, es utilizada como especie de laboratorio. Distribuido en cuenca endorreica de Córdoba, pero recientemente fue encontrado también en arroyos del noroeste argentino.



***Cnesterodon decemmaculatus***: (n.v. Madrecita de agua) hasta 38 mm; tiene amplio rango de distribución en Argentina. Se alimenta principalmente de larvas y algas. Reproducción ovovi-

vípara. Habita preferentemente en charcas, arroyos y cursos menores superficiales. Se la cría, al igual que *Jenynsia*, como forraje de otras especies mayores, en laboratorios, debido a la fácil reproducción y por ser ovovivíparas. Se ha dispersado por antropocoria, intencional o no.



***Pterolebias longipinnis***: (n.v. Anuales, "killifish") hasta 55 mm; viven en lagunas temporarias. Desovan en el sustrato algunos centímetros por debajo de la superficie, antes que éste se seque; luego, al llenarse la laguna con las lluvias, eclosionan. La incubación dura

3 meses; el embrión se desarrolla completamente durante la desecación. La alimentación consiste en insectos y crustáceos. Es posible mantenerlos en acuario con facilidad, por lo que se los explota para acuarismo (particularmente otros géneros de anuales que tienen mayor variedad de colores). Distribuidos en Brasil, Bolivia, Paraguay y norte de Argentina (Chaco y Formosa).

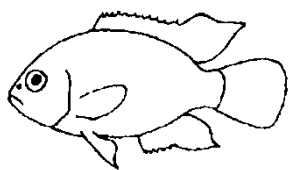
### SYNBRANCHIFORMES



***Synbranchus marmoratus***: (n.v. Anguila criolla) hasta 1100 mm. Un género que cuenta con solo tres especies neotropicales. Branquias reducidas con una sola membrana branquial y respiran aire atmosférico. No tienen vejiga natatoria. Pueden salir del agua y desplazarse por el suelo hasta otros cuerpos de agua. De hábitos

nocturnos se alimenta de presas vivas como crustáceos, moluscos y peces. En la época de sequía, se entierran en los fondos barrosos hasta una profundidad de 40-50 cm, allí pueden pasar mucho tiempo, incluso cuando en la superficie del suelo ya pueden encontrarse vegetales y está cuarteado por falta de agua. Cuando llueve, abandonan estos refugios con movimientos serpenteantes y vuelven a los cuerpos de agua. Los huevos son depositados en depresiones excavadas en el fondo de pantanos y las larvas en su primera etapa tienen aletas pectorales configuradas anatómicamente y fisiológicamente como branquias externas. Además de la respiración branquial, tiene respiración bucofaríngea e intestinal. La carne de anguila generalmente tiene aceptación para el consumo humano y como carnada. Fácil de mantenerse en acuario. Fue introducida intencionalmente en embalses de Catamarca. Distribución amplia en Centro y Sudamérica, incluyendo cuenca Parano-Platense.

### PERCIFORMES



***Cichlasoma dimerus***: (n.v. Chanchita) hasta 120 mm, pertenece a una familia Cichlidae de peces territoriales y con cuidado parental que tuvieron una gran radiación adaptativa en los lagos de África. Habita en ambientes lóticos y lénticos, preferentemente con vegetación sumergida. Vive asociada con la vegetación flotante formada

principalmente por masas de *Eichhornia salvinia*. *Cichlasoma dimerus* se cría fácilmente en cautividad, aunque su carácter territorial y su voracidad no la hace recomendable para acuarios mixtos. De todas maneras, es muy interesante su reproducción, ya que la pareja hace nido y cuidan de las crías; por este motivo es muy utilizada en estudios de comportamiento. Distribuida en cuencas del Paraná y Paraguay.



***Percichthys trucha***: (n.v. Perca criolla) hasta 260 mm. Habita en ríos y lagos del sur de Argentina y Chile. Compite con los salmónidos introducidos y se cree que sobreviven por su alta fecundidad, las espinas en las aletas y el desovar en ambientes lénticos. Como los

restantes representantes del género, se adapta al agua salada y tiene gran resistencia respiratoria. Apreciada por su valor deportivo y excelente carne. Fue introducida en algunos ríos de montaña, incluso en Tucumán con poco éxito. Se encuentra protegida en parques nacionales y reservas del sur, excepto en algunos lugares como Laguna Blanca donde fue introducida y presenta una importante sobrepoblación. Distribución en cuencas patagónicas de Argentina y Chile.

**PLEURONECTYFORMES**

***Catathyridium jenynsii***: (n.v. Lengüado de río) hasta 250 mm. Viven sobre el fondo blando principalmente en plataformas marinas, aunque algunas especies como esta habitan aguas continentales. De cuerpo planos y asimétricos; descansan sobre el lado que es ciego y desprovisto de pigmentación; los ojos se ubican en el lado opuesto. La metamorfosis lleva modificaciones del esqueleto cefálico y la migración de uno de los ojos al otro lado. El orden tiene importancia comercial. Distribución en cuencas del Río Paraná y Uruguay en Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay.

**LEPIDOSIRENIFORMES**

***Lepidosiren paradoxa***: (n.v. Lepidosirena, loloch, pira-cururu, piramboia, pulmonado) hasta 1300 mm. Habitan en lagunas o arroyos de poca corriente. Pueden sobrevivir con

bajos niveles de oxígeno y durante períodos de sequía pueden enterrarse hasta 30 cm en el barro, dejando perforaciones para la entrada de aire. Son omnívoros y pueden alimentarse de vertebrados acuáticos pequeños, invertebrados como caracoles y crustáceos e incluso algas. La reproducción comienza en los períodos de lluvia y construyen nidos. Fácil de mantenerse en acuarios. Distribuido en las cuencas del Amazonas, Paraguay y Paraná.

**ALGUNOS PECES MARINOS ARGENTINOS****CLUPEIFORMES**

***Engraulis anchoita***: (n.v. Anchoita) hasta 150 mm. Es un carnívoro primario, zooplanctófago. Por su abundancia constituye la principal fuente de alimento para los carnívoros secundarios como la merluza e incluso predadores pelágicos como la caballa, el bonito y varios mamíferos y aves. La larva se alimenta de huevos y la *nauplius* de copépodos, principalmente calanoides. Los juveniles se alimentan de fitoplancton y los adultos de zooplancton y muestran indicios de canibalismo. Se encuentra desde la costa del estado brasileño de San Pablo hasta el Golfo San Jorge en aguas de la plataforma argentina. En la noche los cardúmenes se concentran cerca de la superficie y de día descienden a media agua o cerca del fondo. En los meses de verano forman cardúmenes en alta mar, sobre la región externa de la plataforma continental y se acercan a la costa y se reproducen entre agosto y noviembre. Sus huevos pelágicos alcanzan concentraciones de más de mil por metro cuadrado de superficie durante el mes de noviembre, en la boca del Río de la Plata. Si bien tiene valor comercial, lo más importante es que constituye el forraje de otras especies.

**ANGUILLIFORMES**

***Conger orbignyanus***: (n.v. Congrio) hasta más de un metro, en general solo las hembras alcanzan la máxima longitud total. En la plataforma argentina la familia Congridae incluye seis especies distribuidas en cinco géneros. Dieta bastante variada, se alimenta de peces, camarones, cangrejos y pequeños moluscos. Ano más cerca del hocico que del extremo caudal. Viven cerca de la costa, más comúnmente en aguas poco profundas hasta 40 m y son explotados comercialmente. Al igual que otros Anguilliformes se reproducirían una sola vez migrando a áreas más profundas.

**GADIFORMES**

***Merluccius hubbsi***: (n.v. Merluza común) hasta 900 mm. La proporción de sexos es 1:2 a favor de las hembras. El máximo de edad y talla para los machos fue de seis años y 680 mm, respectivamente, mientras que para las hembras nueve años y 950 mm. En el sector bonaerense se ali-

menta principalmente de peces, crustáceos pelágicos y cefalópodos, y presentan variaciones individuales y estacionales. Los adultos prefieren cefalópodos y peces. Los cardúmenes se distribuyen sobre la plataforma y el talud continental; tanto en época estival como invernal desarrollan su vida en aguas de 5 a 8 °C y de 33,5 a 34,1% de salinidad. Presenta desplazamientos estacionales y diurnos o verticales; los primeros son reproductivos y los segundos tróficos. La merluza es la especie que más intensamente se explota en Argentina. Los mayores rendimientos se lograron entre los 300 y 500 m de profundidad. A 800 m el rendimiento disminuye, aunque el tamaño de los ejemplares aumenta. Se la suele pescar con redes de arrastre sobre el borde de la plataforma continental en invierno. La otra especie de la plataforma argentina es *M. australis*.

#### BATRACHOIDIFORMES

***Porichthys porosissimus***: (n.v. Pejesapo, bagre sapo, lucerna) hasta 320 mm. Tiene numerosos fotóforos (alrededor de 700) dispuestos de manera ordenada, principalmente en la región ventral de la cabeza y el cuerpo. La bioluminiscencia parece ser usada durante la época de reproducción y como aviso a los predadores. Además, por la similitud del patrón con los ctenóforos, puede que sea para mimetismo. Vive en el fondo del barro y arena; tiene hábitos nocturnos y durante el día se entierra. Se alimenta de pequeños crustáceos y peces. Hace nido debajo de rocas, contra el fondo, y utiliza el aparato luminoso en el cortejo. Desova en aguas costeras. Los huevos son grandes y numerosos. La larva no pasa por un estado pelágico como ocurre con la mayoría de los peces. Viven en aguas poco profundas en la plataforma argentina y algunos son encontrados hasta los 180 m de profundidad.

#### PERCIFORMES

***Scomber japonicus***: (n.v. Caballa, atún) hasta 470 mm. De acuerdo al tamaño y aguas que habitan se reconocen dos grupos: pequeña talla entre los que está esta especie, mientras en el segundo los atunes que alcanzan hasta 4 m (*Thunnus thynnus* atún aleta azul). El hábitat trófico se superpone en gran parte con el área de crianza de anchoas. Caracterizan por ser activos predadores y veloces nadadores ayudados por la forma del cuerpo hidrodinámica. La musculatura roja del tronco alcanza un gran desarrollo. Los límites térmicos oscilan entre 12 y 22 °C. La permanencia de la caballa se ve afectada por factores como la temperatura y el alimento. La proporción de sexos presenta dominancia alternada. Se la captura comercialmente entre cuatro y siete meses al año.

#### SYNGNATHIFORMES

***Hippocampus patagonicus*** (n.v. Caballito de mar) hasta 140 mm. Las aletas dorsal y pectoral le permiten limitados desplazamientos, mientras que la cola prensil en espiral le permite fijarse a sustratos. El comportamiento a fijarse a sustratos flotantes le permite derivar con las corrientes marinas. Hay registros de ejemplares a 100 m de profundidad. La estructura de la boca en forma de tubo le permite succionar las presas. Es conocido que el macho es el que incuba los huevos durante el desarrollo. En el mundo las poblaciones están disminuyendo por la pesca accidental, ya que no son de importancia para la pesquería o la degradación del ambiente donde vive. Está distribuida en aguas litorales de la Argentina, Brasil y Uruguay.

# Sarcopterygii

---

## DIAGNOSIS

- Aletas pectorales y pélvicas lobuladas, con un solo elemento basal “húmero”, y con una hilera de elementos (tipo arquiptergio o “en plumero”) y músculos basales asociados. El elemento basal que permanece es el metapterigio.
- Escamas cosmoideas (con una capa de dentina, tradicionalmente llamada cosmina, caracterizada por presentar una red de canales en la dentina; Zhu et al., 2006). Escamas sobre la base de las aletas.
- Con esmalte verdadero cubriendo toda la superficie de los dientes (Satchell et al., 2000).
- Caracteres únicos de la mandíbula, doble articulación del hiomandibular con el cráneo, arcos branquiales, cintura pectoral y patrón característico de la línea lateral.
- Más de cuatro osículos escleróticos en el ojo.
- Tanto *Latimeria* como Dipneusti y Tetrapoda mueven los miembros en forma alternada (se adelantan juntos los miembros anterior izquierdo y posterior derecho, y luego los miembros anterior derecho y posterior izquierdo; Balon, 2003).

Como plesiomorfías destacables podemos mencionar la presencia de dos aletas dorsales, aleta caudal heterocerca, suspensión mandibular autostílica secundaria.

El arquiptergio de las aletas pares experimentó transformaciones desde el tipo sencillo con simetría bilateral (arquiptergio) hasta el tipo que tiene un elemento basal muy grande y elementos axiales distales reducidos, en los que sólo un lado lleva radios (arquiptergio modificado).

Los sarcopterygios son clasificados en tres grupos actuales (Actinistia, Dipnoi y Tetrapoda, Figura 90) y cinco taxones paleozoicos extintos (Onychodontida, Porolepiformes, Rhizodontida, Osteolepiformes y Elpistostegalia) (Figura 116). Tuvieron una amplia radiación en el Devónico, siendo en ese momento más diversificados que Actinopterygii. En el tradicional concepto de Romer, excluía a Tetrapoda, pero actualmente se lo ha redefinido, incluyendo a este grupo, para que sea monofilético en un sentido cladista.

Los sarcopterygios actuales tienen alrededor 30500 especies, aunque si excluimos a Tetrapoda, quedan sólo 8 especies de “peces”. Actinistia tiene una posición basal respecto a Dipnoi; sin embargo, Actinistia también ha sido relacionado con Chondrichthyes, hipótesis que a primera vista parece muy extraña, pero que tiene bases tanto morfológicas como moleculares (Mallatt y Winchell, 2007).



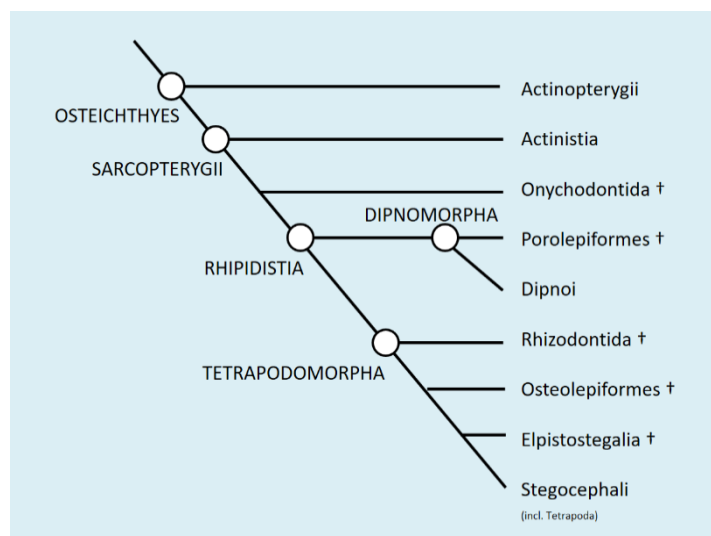


Figura 116: Filogenia de Sarcopterygii (Basada en Nelson et al., 2016).

## ACTINISTIA

Sin coanas (pero sí con narinas externas); con articulación intracraneal completamente funcional (que permite elevar la parte anterior del cráneo aumentando la abertura de la boca y creando un poderoso mecanismo de succión; Balon, 2003); aleta caudal dificerca (del tipo gefirocerca, con tres lóbulos); en los actuales con pulmón impar y reducido (Cupello et al., 2017); en fósiles y actuales el pulmón está rodeado por placas óseas (Cupello et al., 2015); con válvula espiral en el intestino bien desarrollada; lepidotricos nunca ramificados. El nombre *Coelacanthus* (espina hueca) se refiere a que tienen los arcos neurales y hemales en forma de tubo en las vértebras que sostienen la aleta caudal (Modisaken et al., 2006).

Incluye un solo grupo, **Coelacanthiformes**, que es muy antiguo, muy diversificado desde el Devónico hasta el Cretácico superior (Friedman y Coates, 2006); no hay fósiles conocidos de los últimos 75 millones de años, hasta el descubrimiento de la actual *Latimeria* en 1938. Con ocho grupos fósiles y sólo uno que incluye especies fósiles y actuales.

**LATIMERIIDAE.**— Marinos; con un sistema de retención de urea en sangre muy similar al de Chondrycties (Ditrich, 2007); vivíparos (característica evidenciada en numerosos fósiles y actuales). Tienen grandes cantidades de lípidos en los músculos, notocorda, en el cráneo alrededor del cerebro y en un órgano graso alrededor del pulmón (la flotabilidad por lípidos es otra convergencia con Chondrycties). Únicas especies vivientes *Latimeria chalumnae* (de la costa oriental de Sudáfrica y el archipiélago de las Islas Comores al NO de Madagascar; Figura 117) y *L. menadoensis* (de Indonesia).

Los celacantos (o gombessas) se pensaban extintos hasta que *L. chalumnae* fue capturada en 1938 en las costas de Comoro. La población actual de *L. chalumnae* se estima en menos de 500 individuos y es reconocida como especie amenazada. Esta especie ha sobrevivido 400 millones de años y comienza a extinguirse 80 años después de ser descubierta por el hombre. Tanto la morfología como el análisis del genoma de *L. chalumnae* (Amemiya et al., 2013) soportan la posición basal del grupo entre los Sarcopterygii.

*Latimeria menadoensis* fue descubierta en 1997 en un mercado de pescados de Indonesia, y una población natural fue encontrada en 2000. Las dos especies viven en cavernas subterráneas en profundidades (generalmente entre 100 y 200 m), por lo que tienen adaptaciones para la visión con poca luz.

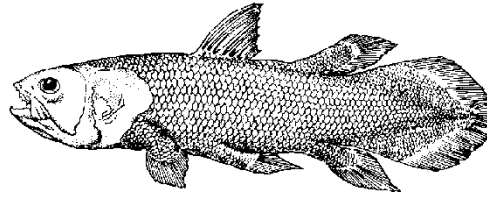


Figura 117: *Latimeria chalumnae*.

## RHIPIDISTIA

Grupo formado por dos grandes clados, **Dipnomorpha** y **Choanata** o Tetrapodomorpha (Figura 116); estos clados incluyen a los actuales Dipneusti + Tetrapoda, además de una serie de grupos fósiles relacionados, como Porolepiformes y Osteolepiformes.

## POROLEPIFORMES †

Pectorales insertadas relativamente altas en el cuerpo; con escamas cosmoideas gruesas; dientes con numerosos plegamientos de la dentina. Devónicos.

## DIPNOI (DIPNEUSTI)

Palatoc cuadrado (o sus reemplazos, maxilar y premaxilar) fusionado al neurocráneo inferior (no fusionado en otros Osteichthyes); narinas internas que se confunden con coanas por su migración posterior bajo la mandíbula superior; escamas cosmoideas reducidas en las formas actuales; notocorda persistente; vértebras aspóndilas; aletas pares con arquipterio; aleta caudal heterocerca en las formas primitivas, difercerca en las actuales; cráneo autostílico con reducción de premaxilar y maxilar; dientes modificados como placas para trituración; respiración branquial y pulmonar con reducción de branquias (los pulmones pares son divertículos ventrales del esófago); espiráculo y placas gulares persistentes en los fósiles, ausente en los actuales; válvula espiral presente; con etapas larvales. Primitivamente marinos, los actuales restringidos al agua dulce. El grupo es muy antiguo (desde el Devónico temprano) y muy diversificado como fósiles (Schultze, 2001; Johanson y Ahlberg, 2011); incluye cinco grupos fósiles y uno actual. En el Devónico tuvieron su momento de mayor diversidad, inclusive mayor que la de Actinopterygii (Johanson y Ahlberg, 2011; Benton, 2015).

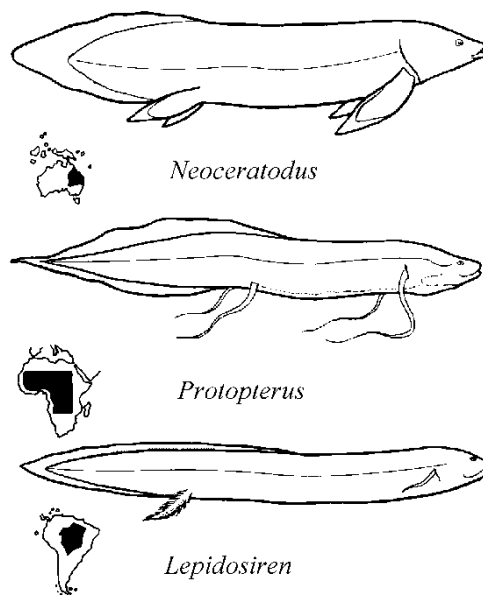


Figura 118: *Neoceratodus forsteri* (arriba); *Protopterus* sp. (medio); *Lepidosiren paradoxa* (abajo).

### CERATODONTIFORMES

Sin branquiostegos; escamas sin cosmina (dentina); aletas impares continuas con la caudal que es difierca; pulmón funcional; reducción en el número de huesos, mayor reemplazo por cartílago; espiráculo ausente. Los tres grupos actuales de este grupo se encuentran cada uno en un continente separado (Figura 118); sin embargo, se han encontrado juntos fósiles de *Ceratodus* y *Lepidosiren* en Bolivia y fósiles de *Ceratodus* en África. Lepidosirenidae y Protopteridae se suponen más relacionados (Mallatt y Winchell, 2007) formando el grupo **Lepidosirenoidei**, mientras que Neoceratodontidae y otros tres grupos fósiles forman **Ceratodontoidei**.

**NEOCERATODONTIDAE:** Cuerpo comprimido, con escamas grandes; aletas pectorales y pélvicas musculares semejantes a paletas; larvas sin branquias externas; adultos no estivan. Pulmón impar conectado ventrolateralmente al esófago y dividido en dos cámaras; si bien pueden respirar aire ocasionalmente, respiran principalmente por las branquias. Habitan aguas dulces del noreste de Australia. Único representante actual: *Neoceratodus forsteri* (Figura 118). El grupo contiene fósiles desde el Triásico temprano, distribuidos por todo el mundo; *N. forsteri* es la especie de vertebrados más antigua conocida, con fósiles desde el Cretácico temprano (cerca de 100 millones de años; de Carvalho, 2003a).

### LEPIDOSIRENOIDEI

Escamas reducidas y hundidas en la piel; cuerpo cilíndrico; aletas pectorales y pélvicas filiformes y sin radios (de función principalmente sensitiva más que natatoria); narinas ubicadas por debajo del labio superior; pulmones pares, alveolados, que se conectan ventralmente al esófago; respiración principalmente pulmonar; con canales sensoriales en la cabeza muy marcados, que se extienden por todo el cuerpo; larvas con branquias externas y órganos fijadores (glándulas de cemento); adultos estivan en la estación seca (*Lepidosiren* puede llegar a permanecer en un habitáculo de barro y mucosidad por más de tres años). En África y América del Sur (Figura 118).

**PROTOPTERIDAE:** Con seis arcos branquiales. Habitan aguas dulces del centro de África (Figura 118). Hay cuatro especies de *Protopterus*.

**LEPIDOSIRENIDAE:** Con cinco arcos branquiales; las branquias están reducidas en los adultos y no son funcionales, por lo que respiran aire obligadamente. Grupo monotípico (*Lepidosiren paradoxo*, pero se piensa que puede haber más de una especie; de Carvalho, 2003b). Endémico de América del Sur, en aguas pantanosas de Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay y en Argentina en la región chaqueña (Figura 119).



Figura 119: Distribución de *Lepidosiren paradoxo* (basada en varias fuentes, como Fonseca de Almeida-Val et al., 2011; y comunicación personal del Dr. William E. Bemis).

## TETRAPODOMORPHA

(= Choanata; = Osteolepimorpha)

Con coanas (Zhu y Ahlberg, 2004); aleta caudal dificerca o heterocerca; lepidotricos ramificados; dientes de tipo laberintodonte (con plegamientos de esmalte en la base del diente). Este grupo incluye a una serie de fósiles basales (Porolepiformes, Onychodontida, Rhizodontida, Tristichopteridae y Panderichthyida) y a Osteolepiformes (que incluyen a Stegocephali).

Los peces óseos más basales tienen dos pares de narinas, una anterior incurrente y otra posterior excurrente, que hacen que el agua pase por el aparato olfatorio. En Tetrapodomorpha, la narina posterior migra al interior de la boca, y se transforma en la coana; de esa manera, el agua que baña el aparato olfatorio se descarga dentro de la boca. Las narinas internas de los dipnoos se consideran un ejemplo de evolución paralela.

El arquipterio de las aletas pares está modificado y los huesos que lo constituyen son homólogos a los del quiridio de Stegocephali. A pesar de que todo el grupo tiene un brazo diferenciado (estilópodo y zeugópodo), la distalmente tienen radios (lepidotricos); el segmento distal (autopodio) y los dedos aparecen recién en Stegocephali.

## OSTEOLEPIFORMES †

Aletas pectorales usualmente con inserción baja en el cuerpo. Del Devónico medio al Pérmico inferior. *Eusthenopteron* (Figura 120) es uno de los fósiles relacionados con los primeros tetrápodos y se conoce en profundidad por la gran cantidad de ejemplares encontrados en Canadá.

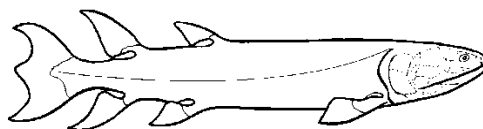


Figura 120: *Eusthenopteron*.

## ELPISTOSTEGALIA (=PANDERICHTHYIDAE = ELPISTOTEGIDAE)

Incluye a *Panderichthys* que se suponía el grupo hermano de Stegocephali. *Panderichthys* tiene modificaciones radicales del espiráculo que hacen suponer que la aparición del oído medio de Stegocephali estuvo primariamente relacionada con la respiración espiracular (inhalación por el espiráculo para evitar incorporar detritos del sustrato) (Brazeau y Ahlberg, 2006); cráneo deprimido y ojos de posición dorsal; pérdida de la aleta dorsal anterior.

*Tiktaalik* es un fósil del Devónico tardío de Canadá, y presenta una serie de peculiaridades en sus extremidades que indican su proximidad filogenética con Stegocephali. Sin embargo, la edad del fósil es posterior a la aparición de los primeros tetrápodos con dígitos (Niedźwiedzki et al., 2010). La cintura pectoral ya está separada del cráneo, por lo que tiene cuello. Las extremidades anteriores tienen la articulación del hombro que permite a la aleta girar de manera similar a la de tetrápodos; además tiene las articulaciones del codo y la muñeca (Shubin et al., 2006). La cintura pélvica es mucho más robusta que la de otros Elpistostegalia, pero no está articulada a la columna (Shubin et al., 2014).

Las modificaciones del aparato espiracular, que se transformará en el oído medio de Stegocephali, es un claro ejemplo de exaptación (característica de un taxón que es beneficiosa y funcional en el ambiente actual, pero que inicialmente tenía una función diferente, generalmente en un ambiente distinto; Coates et al., 2000).

Actualmente se piensa que *Elpistostege* está más relacionado con Tetrapoda que *Panderichthys* (Clack, 2006), y *Tiktaalik* es, entre los fósiles conocidos hasta ahora, el grupo hermano de Stegocephali (Daeschler et al., 2006; Shubin et al., 2006).

## STEGOCEPHALI

Stegocephali incluye varios grupos fósiles que tienen quiridio + Tetrapoda (Figura 121). Las sinapomorfías del grupo incluyen (Laurin, 2006): cuatro miembros musculares con dactilia (quiridio); pérdida de varios huesos craneales que unían el cráneo con la cintura pectoral, formándose el cuello (con posibles funciones para la locomoción cuadrúpeda); pérdida del opérculo óseo que cubre las branquias (*Ichthyostega* conserva todavía un subopérculo; *Acanthostega* conserva un anocleitro; Coates y Clack, 1991); reducción de la notocorda; vértebras formadas por intercentros y pleurocentros (Danto et al., 2017); aparición de zigapófisis en los arcos neurales de las vértebras que brindan solidez a la columna (la notocorda de *Ichthyostega* y *Acanthostega* se extiende todavía dentro de la caja craneal y la mayoría de sus vértebras caudales carecen de zigapófisis); la flexión de la columna cambia de principalmente lateral a dorsoventral (Ahlberg et al., 2005); con una vértebra sacra que conecta el esqueleto axial con la cintura pélvica (conexión poco definida en *Acanthostega*); pérdida de los radios de las aletas (*Ichthyostega* y *Acanthostega* tienen lepidotricos en la cola, lo que indica la presencia de aleta caudal). Aparición de un oído medio (que se suma al oído interno de los demás vertebrados), que implica la presencia de *fenestra ovalis*, estableciendo la comunicación entre el oído medio y el oído interno (Figura 123), la modificación del tracto espiracular transformándose en un espacio más amplio, y la presencia de estapes o columela (huesecillo del oído medio homólogo al hiomandibular de los peces), uno de cuyos extremos contacta con la *fenestra ovalis*. Es posible que *Acanthostega* haya tenido branquias internas (Coates y Clack, 1991).

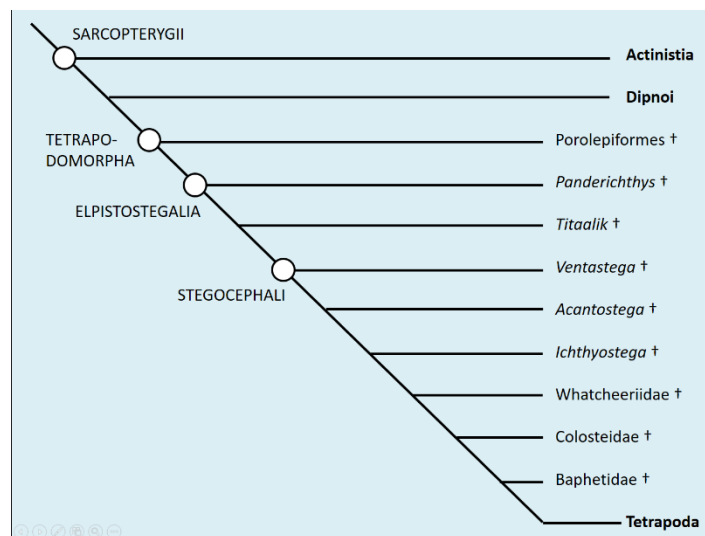


Figura 121: Filogenia de Stegocephali (Basada en Swartz, 2012).

El quiridio de Stegocephali está compuesto por un elemento único en el segmento proximal (estilopodio), dos elementos en el segmento medio (zeugopodio) y varios elementos distales (carpo/tarso y dígitos: autopodio) (Wagner y Chiu, 2001). Los miembros anteriores se flexionan hacia adelante en la articulación del codo, mientras que los posteriores se flexionan hacia atrás en la rodilla. Miembros anteriores con radio y ulna separados y paralelos entre sí; ambos elementos articulan con los huesos carpales. Con carpo, tarso y dactilia. Hombro con articulación rotatoria. Miembros posteriores con tibia y fibula separadas y paralelas entre sí; ambos elementos articulan con los huesos tarsales. Algunos de los elementos del quiridio ya habían aparecido antes de Stegocephali: el estilopodio es equivalente a la base de las aletas de Gnathostomata y el zeugopodio aparece en Sarcopterygii; el autopodio es la modificación de los radiales de las aletas. Por lo tanto, el elemento distintivo de Stegocephali es la diferenciación del autopodio, con la

aparición de la articulación de la muñeca y de los dedos. Los distintos segmentos del quiridio están regulados durante la embriogénesis por diferentes genes Hox. Se han identificado tres fases en el desarrollo de los miembros: fase I (aparición del primordio del miembro y del estilopodio, regulada por los HoxD-9 y HoxD-10), fase II (aparición del zeugopodio, regulada por los HoxD-9 al HoxD-13) y fase III (aparición del autopodio, regulada por los HoxD-10 a HoxD-13). Las fases I y II han sido observadas en el desarrollo de teleósteos, pero la fase III parece ser exclusiva de Tetrapoda (Benton, 2005).

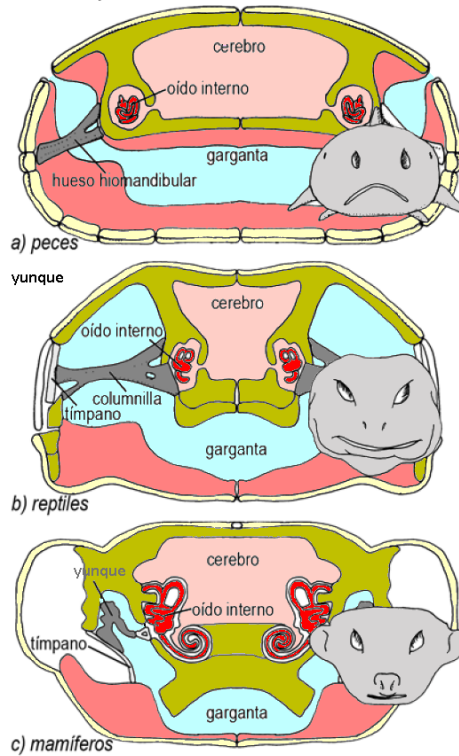


Figura 122: Evolución del oído en Peces, Tetrapoda y Mammalia (Modificado de Apesteguía y Ares, 2010).

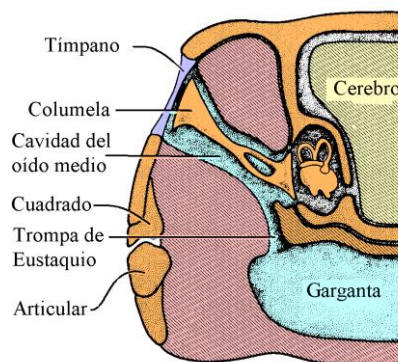


Figura 123: Corte transversal del cráneo de un anfibio mostrando el oído medio (Redibujado de Romer, 1945).

Los primeros grupos fósiles presentaban polidactilia, seis (*Tulerpeton*), siete (*Ichthyostega*), llegando hasta ocho dedos en cada mano (*Acanthostega*); el número de dedos se estabiliza en cinco en Tetrapoda (Clack, 2002; 2006). Es posible que esta estabilización esté relacionada con que hay sólo cinco dominios de expresión del gen Hox-4, responsable de la diferenciación e

identidad de los dedos; en esta hipótesis, la polidactilia se debería a la repetición de algunos dedos (Tabin, 1992).

La condición de tetrapodia, la capacidad de caminar y la conquista del medio terrestre fueron eventos bastante separados (Clack, 2002): los Stegocephali devónicos fueron semiacuáticos y polidáctilos, mientras que el primer fósil verdaderamente terrestre es *Crassigyrinus* (Long y Gordon, 2004). La evolución independiente de distintos caracteres se muestra en la Tabla 4.

	Hábitat	Apéndices	Respiración	Alimentación
Sarcopterygii Tetrapodomorpha <i>Panderichthys</i>	Acuático	Aletas	Branquias y pulmones	Succión
“Proto-tetrápodo” <i>Tiktaalik</i>	Acuático	Miembros con articulación	Branquias y pulmones	Succión
“Tetrápodo acuático” <i>Acanthostega</i>	Acuático	Miembros con dedos (polidactilia)	Branquias, pulmones y piel	Succión
Stegocephali <i>Ichthyostega</i>	Acuático y Terrestre	Miembros con dedos (polidactilia)	Branquias, pulmones y piel	Succión
“Tetrápodo terrestre” Tetrapoda	Terrestre	Miembros con dedos (pentadactilia)	Pulmones y piel	Mordida

**Tabla 4: Momentos de aparición de algunas características relacionadas con el paso a la vida terrestre. Las características relacionadas con la vida acuática se destacan en celeste, mientras que las relacionadas con la vida terrestre en marrón. Nótese que la condición de tetrapodia (cuatro miembros con articulaciones y dedos) no está estrictamente relacionada con el cambio de hábitat.**

Si se aplicase una definición de Tetrapoda basada en la presencia de quiridio, entonces ese nombre debería asignarse a este nodo (Stegocephali); de hecho, los paleontólogos utilizan esta definición (basada en sinapomorfías), mientras que los neontólogos utilizan la que hemos adoptado aquí (*crown group*, es decir para aquellos nodos que contengan dos o más grupos actuales, y para todos los fósiles que estén incluidos en estos nodos; Gauthier et al., 1989; Laurin, 2006) (ver la interesante discusión de ambas posturas en Laurin y Anderson, 2004). La definición adoptada aquí implica la paradoja de que hay grupos que tienen cuatro patas y no están incluidos en Tetrapoda.

Muchas son las teorías que se han postulado para explicar las ventajas adaptativas del paso de la vida acuática a la terrestre durante el Devónico tardío y el Carbonífero. Algunas de las razones que se han propuesto incluyen (Carroll et al., 2005; Retallack, 2011): la adquisición de quiridio permite trasladarse entre charcas durante épocas de condiciones áridas; miembros aparecidos inicialmente para cavar en el barro; miembros aparecidos inicialmente para el amplexo en el agua; por competencia con otras formas acuáticas; permitió escapar de aguas con poco oxígeno; facilita la alimentación de fuentes terrestres o semiterrestres (Ver Box de la hipótesis “Buena Vista”); permitió aumentar la temperatura corporal, de manera de incrementar la tasa de digestión y acelerar los tiempos de desarrollo; le permitió poner los huevos en ambientes húmedos en la tierra. Seguramente, un cambio evolutivo tan importante no fue dirigido por sólo una ventaja adaptativa sino por una combinación de muchas de ellas.

#### LA HIPÓTESIS "BUENA VISTA"

Siempre se ha sugerido que la invasión del ambiente terrestre por parte de los vertebrados fue impulsada por la aparición del quirididio que les habría permitido la locomoción terrestre. Sin embargo, estudios recientes (MacIver et al., 2017) encontraron que antes de la aparición del quirididio hubo cambios en el sistema visual que posiblemente hayan sido el motor principal en la colonización del ambiente terrestre.

Tanto los Osteolepiformes como los Stegocephali (Elpistostegalia) tienen los ojos y los espiráculos ubicados dorsalmente, por lo que se cree que eran nadadores de superficie cerca de la costa, pudiendo respirar por los espiráculos (MacIver et al., 2017), de manera similar a lo que hacen los Polypteridae actualmente (Graham et al., 2014). Estos peces también tienen sus órbitas agrandadas (casi tres veces el tamaño que sus antecesores; se supone que esto sería un indicador del desarrollo de los ojos), y muchos con los ojos en prominencias óseas del cráneo, como una adaptación a la visión en aire.

Aparentemente estos peces tuvieron un estilo de vida similar al de los codrilos, nadando cerca de la superficie y detectando y capturando presas cerca de la costa (los invertebrados, como insectos y arácnidos, ya habían colonizado el ambiente terrestre 55 millones de años antes; Shear y Ed-gecombe, 2010). La transparencia del aire, junto a la visión mejorada, les habría permitido detectar presas a distancias mucho mayores que en el agua. Los miembros habrían aparecido primero facilitando pequeñas incursiones sobre la tierra, y posteriormente permitiendo la permanencia en este ambiente nuevo para los vertebrados. Esta hipótesis propone que el mejoramiento de la visión en el aire jugó un papel importante en la subsecuente evolución de los Tetrapoda.



**RESUMEN**

- Los Sarcopterigii tienen aletas lobuladas de tipo arquipectigio, escamas cosmoideas y suspensión mandibular autostílica secundaria.
- Los Actinistia están representados actualmente por dos especies de *Latimeria*. El pulmón impar está reducido.
- Los Dipnoi comprenden a los Ceratodontiformes (de Australia, sin estivación y respiración principalmente branquial) y los Lepidosirenoidei (de África y América del Sur, con estivación y respiración principalmente pulmonar).
- Los Tetrapodomorpha o Choanata incluyen una serie de fósiles que representan la transición de la vida acuática a la terrestre y a los Stegocephali.
- En los Stegocephali aparece el quiridio. La adquisición de miembros es previa e independiente de la conquista del medio terrestre.
- El paso a la vida terrestre posiblemente ha sido impulsado por numerosas ventajas adaptativas.

**SISTEMÁTICA**

Sarcopterigii  
 Actinistia  
 Dipneusti  
 Tetrapodomorpha  
 Stegocephali  
 Tetrapoda

**Literatura recomendada**

- Apesteguía, S.; Ares, R. 2010. Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica. Vázquez Mazzini Editores.
- Benton, M. 2015. Vertebrate palaeontology. John Wiley Sons.
- Jorgensen, J. M.; Joss, J. (Eds.). 2011. The biology of lungfishes. CRC Press.
- Nelson, J. S.; Grande, T. C.; Wilson, M. V. H. 2016. Fishes of the World (5th ed.). John Wiley and Sons, Hoboken, NJ. 701 pp.
- Shubin, N. 2008. Your inner fish: a journey into the 3.5-billion-year history of the human body. Vintage.

**Links de interés**

[Lifemap – The tree of life](#) – Aplicación para Android para explorar el árbol de la vida. Señala grupos, relaciones filogenéticas, mapea el ancestro común de dos grupos, etc. (De Vienne, 2016).

# Tetrapoda

---

(Batrachomorpha + Reptiliomorpha)

## DIAGNOSIS

Los siguientes caracteres se encuentran en todos los tetrápodos vivientes (Amphibia + Amniota):

- Quiridio con cinco dedos o menos.
- Capa de células epidérmicas córneas muertas (queratinocitos; Alibardi, 2003) que reducen la pérdida de agua por evaporación. La epidermis mucogénica de los peces solo se mantiene en las larvas de anfibios.
- Ojo con párpados. Glándula de Harder en la parte anterior del ojo, que posibilita la lubricación.
- Lengua muscular bien desarrollada con glándulas (sin embargo, algunos anfibios, por ejemplo, *Xenopus*, tienen sólo una lengua primaria como los peces; una lengua primaria es simplemente un pliegue del epitelio del piso de la boca que carece de músculos intrínsecos y, por ende, tiene movilidad restringida).
- Órgano de Jacobson (o vomeronasal), de funciones olfatorias accesorias, principalmente para detectar feromonas volátiles (Grus y Zhang, 2006); está ubicado en el paladar o en la cavidad olfatoria (Figura 124), pero está ausente en la mayoría de las tortugas, cocodrilos, aves, algunos murciélagos, primates y mamíferos acuáticos (Kardong, 1998).
- Pérdida de las branquias internas (las branquias externas presentes en varios anfibios acuáticos y larvas son nuevas estructuras no homólogas a las branquias internas de los peces).
- Pérdida de aletas impares (excepto las larvas de los anfibios, pero su homología es incierta).
- Con glándulas paratiroides, involucradas en el control del nivel de calcio en la sangre.
- Con un solo cóndilo occipital (modificado en Amphibia).
- Vértebras formadas a partir de un único centro de osificación; en Amphibia provienen del desarrollo del intercentro y en Amniota del pleurocentro.
- Corazón con un septo interauricular. Con doble circulación, sistémica y pulmonar.

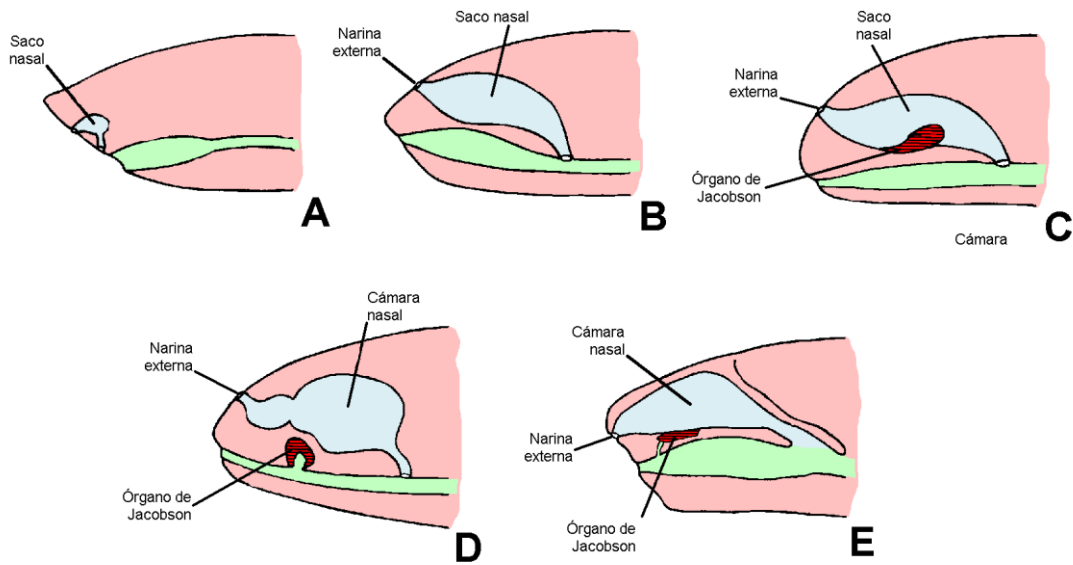


Figura 124: Evolución de la cavidad nasal y del órgano de Jacobson en diferentes grupos de Gnathostomata. A) Teleostei; B) Choanata; C) Amphibia; D) Squamata; E) Mammalia. (Redibujado de Kardong, 1998).

Comprende dos grupos con representantes actuales, Amphibia y Amniota, más un conjunto diverso de grupos fósiles (Figura 121). Como la mayoría de las características de la diagnosis no son fácilmente fosilizables, es muy posible que éstas hayan aparecido en grupos anteriores al nodo Tetrapoda, aunque todavía no hay evidencia directa de esto.

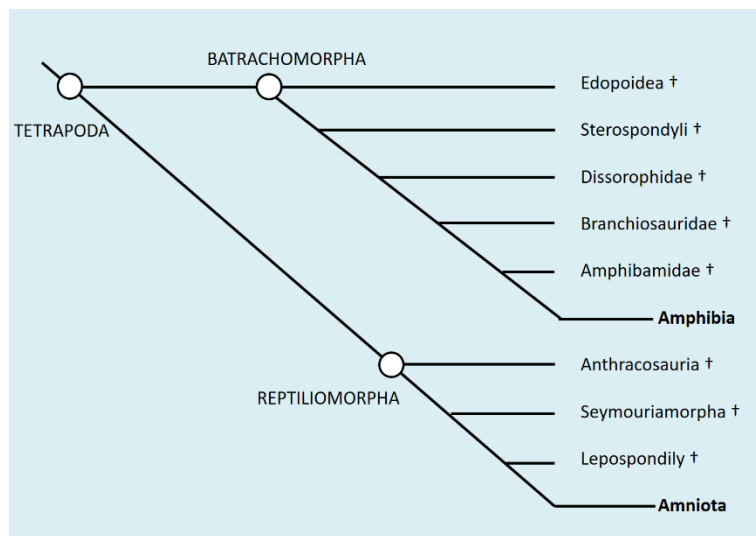


Figura 125: Filogenia de Tetrapoda (Modificado de Schoch, 2014).

La estructura de las vértebras de los tetrápodos primitivos ha sido utilizada en la reconstrucción de la historia evolutiva de los grupos fósiles (Danto et al., 2017). Aunque no hay completa seguridad en la homología de los pleurocentros e intercentros de anfibios y peces, se postula que la condición plesiomórfica es que ambos elementos tienen igual tamaño; además, el pleurocentro se desarrolla de dos centros de osificación dorsales (esta condición se presenta en Stegocephali, excepto Reptiliomorpha; Danto et al., 2017). En los tetrápodos se desarrollan dos linajes evolutivos: en uno el intercentro aumenta de tamaño y el pleurocentro se reduce (Batrachomorpha, Temnospondily: primariamente acuáticos, relacionados con el origen de Amphibia); en

el otro ocurre una situación inversa, desarrollándose principalmente el pleurocentro, que además se desarrolla de centros de osificación ventrales (Reptiliomorpha, Anthracosauria: principalmente terrestres, relacionados con el origen de Amniota; Danto et al., 2017). Ni los Lepospondyli (posiblemente polifiléticos), ni Amphibia (grupos actuales), pueden ser insertados en este esquema ya que sus vértebras están compuestas por un único elemento que no puede homologarse ciertamente ni a un intercentro ni a un pleurocentro; sus relaciones filogenéticas, por lo tanto, son dudosas, pero se tiene la certeza de que son ramas colaterales del linaje que daría origen a los amniotas.

#### **“AMPHIBIA”**

Según la clasificación clásica, que aún se refleja en numerosos libros de texto, la clase Amphibia incluía tanto a Lissamphibia como a todos los tetrápodos anamniotas fósiles (=Stegocephali sin incluir a Amniota).

Esta definición hacía a este grupo parafilético (al no incluir a Amniota) que no podía ser diagnosticado más que por plesiomorfías: vertebrados gnatóstomos, poiquilotermos, tetrápodos anamniotas, con dos cóndilos occipitales, corazón con tres cámaras, con pulmones desarrollados, cuerpo sin escamas epidérmicas, ni pelos ni plumas, oído medio con columela. La clasificación clásica dividía a los “Amphibia” parafiléticos en tres subclases: Laberintodontia (Anthracosauria, Temnospondyli e Ichthyostegalia), Lepospondyli (Aistopoda, Microsauria y Nectridea) y Lissamphibia (Anura, Urodela y Gymnophiona). En este esquema, el origen de Amniotas estaba relacionado con Anthracosauria.

Sin embargo, a la luz de las teorías actuales, esta clasificación no refleja la historia evolutiva del grupo y muchos grupos fósiles serían parafiléticos. Dado que el nombre Amphibia está tan arraigado en la taxonomía, se debió redefinir el significado de este nombre (con el sentido que utilizamos en este libro, es decir solamente incluyendo al linaje que contiene a los anfibios actuales), para darle un verdadero sentido cladista.

### **CONQUISTA DEL MEDIO TERRESTRE**

El cambio del medio acuático al medio aéreo terrestre es drástico. Muchas adaptaciones a la vida en un medio terrestre involucran numerosos pasos evolutivos. Aunque en algunos casos se puede tener alguna certeza sobre el momento evolutivo en las que aparecieron, en la mayoría el orden y el tiempo de aparición es incierto. En un medio aéreo tienen que resolverse problemas de soporte esquelético, locomoción, intercambio gaseoso, desecación, alimentación, reproducción, funcionamiento de órganos sensitivos, etc. Entre las adaptaciones más conspicuas mencionamos:

- Las proporciones del cráneo cambian, teniendo los ojos más atrás que los peces y el hocico más alargado.
- Aparece el cuello gracias a que la cintura pectoral se separa del cráneo y desaparecen los huesos operculares.
- La columna se hace más rígida por la aparición de articulaciones intervertebrales (pre- y post-zigapófisis), que hacen que la columna no se torsione ni se comprima, permitiendo sostener el peso de las víceras.
- Las cinturas se conectan con la columna vertebral para sostener el peso del cuerpo con los miembros. La cintura pectoral se conecta con la columna y las costillas por medio de ligamentos y músculos. La cintura pélvica se articula firmemente con las

vértebras sacras, ya que la mayor parte de la fuerza para caminar proviene de los miembros posteriores.

- Los miembros se ubican con el segmento proximal horizontal y el distal es vertical.
- La musculatura axial está más desarrollada que en peces e interviene tanto en la locomoción como en la respiración.
- El modo de alimentación cambia de succión a mordida. La lengua se transforma en muscular y juega un rol importante en la deglución de las presas; está conectada al aparato hioideo. Aparecen las glándulas salivales.
- La olfacción se complementa con el órgano de Jacobson.
- El oído se adapta para la captación de vibraciones del aire gracias a la aparición del oído medio, derivado del espiráculo de los peces. Aparece el tímpano cerrando la cavidad. El hiomandibular se transforma en el estapes (o columella) para la transmisión del sonido desde el tímpano hasta el oído interno.
- Los ojos tienen párpados y glándulas lacrimales para la lubricación. El enfoque de la imagen en la retina cambia de ser producido por el movimiento del cristalino como es en peces, a ser producido por la deformación del cristalino por músculos intra-oculares.
- Desaparecen las branquias internas (las branquias de los anfibios no son homólogas), y la respiración se realiza solamente por pulmones y piel.
- Hay una doble circulación, con arterias notablemente modificadas por la desaparición de las branquias y el aumento de la circulación pulmonar.
- Aparece la vejiga como reservorio del sistema excretor.

Algunos caracteres necesarios para la vida terrestre ya habían aparecido con anterioridad, pero sus características cambiaron (son exaptaciones).

- Los pulmones, que ya habían aparecido en Osteichthyes, adquirieron una mayor capacidad para expeler dióxido de carbono. Los pulmones de peces permiten un buen intercambio de oxígeno, pero no de dióxido de carbono (que se expelen principalmente por las branquias).
- Las coanas, que ya habían aparecido en Tetrapodomorpha, permitieron la respiración con la boca cerrada y la olfacción del aire respirado.
- La locomoción se realiza por movimientos alternados de los miembros. Esta característica ya está en Actinistia y Dipnoi, pero también en algunos Chondrichthyes. En Teleostei las aletas se mueven en sincronía.

## BATRACHOMORPHA

Con cuatro dedos en el miembro anterior (posiblemente relacionado con la falta de un gen Hox; Mannaert et al., 2006); exoccipitales suturados directamente con los postparietales (en la condición plesiomórfica se observa que los exoccipitales están separados de los postparietales por los opistóticos); ausencia de hendidura ótica en el escamosal (la hendidura ótica de *Lissamphibia* no es homóloga a la de los primeros tetrápodos); vacuidades interpterigoideas presentes, al menos de modo incipiente, y paraesfenoides con proceso cultriforme que se extiende hasta alcanzar el margen anterior de esas vacuidades (Milner, 1993).

**DIFERENCIAS ENTRE EL MEDIO ACUÁTICO Y TERRESTRE**

El medioambiente que provee el agua y el aire son esencialmente distintos (modificado de Apesteguía y Ares, 2010).

- La disponibilidad de gases en el agua (difusión del oxígeno y dióxido de carbono) es baja, siendo 8 000 veces mayor en el aire. Esto beneficia al nivel de la tasa de metabolismo.
- La difusión de gases hacia el interior del organismo (respiración) requiere de una interfase húmeda. El mantenimiento de estas superficies húmedas es problemático en el medio aéreo debido a la evaporación del agua.
- Los residuos del metabolismo (como el amoníaco) se difunden 700 veces más fácilmente en el agua. Esto fuerza a cambios en la forma de excreción de estos desechos (el sistema renal y digestivo).
- El agua es 60 veces más viscosa y 800 veces más densa que el aire. Esto tiene efectos sobre la forma de respiración, la estructura del esqueleto, las estrategias de movimiento, la lucha contra la gravedad, etc. La flotabilidad en el agua (por el principio de Arquímedes) provoca que el peso de un animal en el agua sea casi nulo, mientras que en el aire es casi igual a su masa.
- La velocidad del sonido es cuatro veces mayor en el agua, pero se absorbe también cuatro veces más rápido. También la luz se absorbe doce veces más rápido en el agua. Esto afecta a los sentidos de la vista y oído y a las conductas de caza y apareamiento.
- El agua propaga la electricidad con ochenta veces menor resistencia que el aire, lo que limita el sentido de electro-recepción en el aire.
- Las moléculas químicas tienen diferente solubilidad en el agua y volatilidad en el aire. Lo que afecta a los sensores químicos del cuerpo.
- El calor se disipa veinticuatro veces más rápido en el aire que en el agua y ésta tiene 3.500 veces más capacidad de acumular calor que el aire. Esto afecta a la temperatura corporal, el ciclo de actividad diaria y anual y al control endotérmico.

Batrachomorpha comprende a varios grupos fósiles (principalmente agrupados en Lepospondyli y Temnospondyli) y a los Amphibia actuales (Figura 121). La filogenia y sistemática de los grupos relacionados con Amphibia está muy discutida actualmente (Marjanovic y Laurin, 2007; Schoch, 2014), sin un consenso sobre la monofilia de Lepospondyli y Temnospondyli (Ruta et al., 2007; Anderson 2008), ni sobre la posición de Amphibia. La mayoría de los autores consideran que Amphibia está incluido en Temnospondyli (por ejemplo ver: Ruta et al., 2003, Benton, 2005; Ruta y Coates, 2007; Anderson et al., 2008; Schoch, 2014; Benton, 2015), particularmente relacionados con Amphibamidae (Anderson, 2008; Fröbisch y Reisz, 2008). Sin embargo, hay hipótesis alternativas que proponen que estaría incluido en Lepospondyli (Laurin, 1998), e inclusive que Amphibia no es un grupo monofilético (Lee y Anderson, 2006; Carroll, 2007; Fröbisch et al., 2007; Anderson et al., 2008; Anderson, 2008). Sin embargo, hay bastante consenso sobre la gran antigüedad de la diversificación de los Amphibia actuales, remontándose al Devónico o Carbonífero (entre 300 y 400 millones de años; San Mauro et al., 2005; Zhang et al., 2005).

Algunos denominan a lo que aquí llamamos Batrachomorpha como Amphibia, definiéndolo como el *stem group* de los representantes actuales y sus antecesores más directos (ver Carrol, 1988; Milner, 1993; Pough et al., 1999; Vallin y Laurin, 2004).

## REPTILIOMORPHA

Este grupo comprende varios fósiles (Anthracosauria, Seymouriamorpha y Diadectomorpha) y a Amniota. Algunos autores (como Ruta y Coates, 2007; Fröbisch, et al., 2007) incluyen en este grupo a Lepospondyli (Microsauria, Lysorophia, Nectridea y Aistopoda) (Figura 125), mientras que otros los relacionan con Batrachomorpha.

Las costillas de Reptiliomorpha son curvadas hacia adentro, lo que puede ser un indicio de respiración por músculos intercostales típica de Amniota; el cuerpo es alargado con más de 30 vértebras; las vértebras están formadas principalmente por el pleurocentro. Algunos grupos fósiles como Anthracosauria y Seymouriamorpha son acuáticos o semiacuáticos; algunos retienen la línea lateral en los adultos y se conocen estadios larvales acuáticos (pero sin la profunda metamorfosis de Amphibia).

### RESUMEN

- El nombre Tetrapoda se aplica al *Crown Group* que incluye a Amphibia y Amniota.
- Los tetrápodos han conquistado el medio terrestre gracias a numerosas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento, que han aparecido a lo largo de una extensa historia evolutiva desde el Devónico hasta la actualidad.
- Algunas características necesarias para la vida terrestre ya estaban presentes en los ancestros, pero cambiaron para ser más eficientes en el medio aéreo (exaptaciones).

### SISTEMÁTICA

Tetrapoda  
 Amphibiomorpha  
 Amphibia  
 Reptiliomorpha  
 Amniota

## Literatura recomendada

- Benton, M. J. 2015. Vertebrate palaeontology, 4th ed. WileyBlackwell, Chichester, UK.
- Pough, H. F.; Andrews, R. M.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D.; Brandley, M. C. 2017. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer Associates.
- Pough, H.; Janis, C. M. 2018. Vertebrate Life (10<sup>th</sup> ed.). Sinauer Associates/Oxford University Press.
- Schoch, R. R. 2014. Amphibian evolution: the life of early land vertebrates. John Wiley Sons.
- Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2013. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press.

# Amphibia

## DIAGNOSIS

Aunque hay numerosos caracteres, tanto de partes duras como blandas, que diagnostican a los anfibios actuales, listamos a continuación los más relevantes:

- Piel con glándulas mucosas que la mantienen húmeda y con glándulas granulares venenosas. Muchos Stegocephali paleozoicos tienen armaduras dérmicas, que están ausentes en Amphibia. El prefijo *liss-* significa liso, en referencia a la piel sin escamas.
- Músculo levator bulbi: es un músculo laminar y delgado que se encuentra por debajo del ojo (Diogo y Abdala, 2010). Su contracción protruye el ojo hacia afuera, aumentando la cavidad bucal. Ventral a las órbitas hay fenestras interpterigoideas que permiten la retracción de los ojos, por medio del M. retractor bulbi, para auxiliar en la deglución al empujar a las presas al esófago. Estas vacuidades interpterigoideas también se encuentran en el cráneo de fósiles Temnospondily (Witzmann y Werneburg, 2017).
- Oído medio con columela (carácter plesiomórfico, aparecido en Stegocephali; capta las vibraciones de alta frecuencia) y un segundo elemento, el *operculum* (carácter exclusivo; capta las vibraciones de baja frecuencia). El *operculum* es un elemento cartilaginoso u óseo que ocluye parcialmente a la *fenestra ovalis*. Está en relación con la porción basal de la columela y en él se inserta el músculo *opercularis*, originado en la cara ventral de la suprascápula (Figura 126).
- Los anfibios postmetamórficos presentan en el oído un sistema de recepción de sonidos de baja frecuencia que no se encuentra en ningún otro grupo de vertebrados. Tienen dos áreas sensoriales en el oído interno: la papila *basilaris* (propia de todos los vertebrados; capta los sonidos por arriba de los 1 000 hertz) y la papila *amphibiorum* (capta los sonidos por debajo de los 1 000 hertz). El sonido es transmitido desde el sustrato vía miembros anteriores y cintura pectoral, de allí continúa por medio del músculo *opercularis* hasta el opérculo, y luego, por movimientos de fluidos, a la papila *amphibiorum* en el sáculo del oído interno. Este sistema está ausente en Gymnophiona, posiblemente debido a la reducción de los miembros.
- Cuerpos grasos que se desarrollan de los mismos precursores embrionarios que las gónadas (crestas germinales); este origen embrionario es único entre los tetrapodos.
- Glándulas intermaxilares que secretan una sustancia pegajosa que se deposita en la punta de la lengua para la captura de presas, y posiblemente también para ayudar en la



deglución. Estas glándulas están alojadas en cavidades de la parte anterior del paladar (que han sido también observadas en Temnospondilos fósiles, por lo que es posible que este carácter ya haya aparecido en grupos basales).

- Ciclo de vida complejo, que en una gran mayoría implica la metamorfosis de una larva acuática en un adulto terrestre (Reiss, 2002). Existe una gran diversidad de modos reproductivos en el grupo (Haddar y Prado, 2005; Crump, 2015).
- La respiración es bucofaríngea, con una bomba bucal que infla los pulmones. El intercambio gaseoso se lleva a cabo en gran parte a través de la piel permeable.
- Dientes formados por dos partes, corona y pedicelo, con un área de material fibroso entre ellas (Figura 126) (Vasil'eva y Smirnov, 2001). En algunas salamandras neoténicas y en algunos anuros, como *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus*, esta condición no está claramente presente, pero se tratarían de especializaciones secundarias. La ausencia de dientes, frecuente en Lissamphibia (en la fauna argentina, *Rhinella* y *Melanophryniscus*, entre otros), es considerada como una especialización secundaria. Esta condición también se observa en los juveniles de algunos temnospondilos fósiles (Dissorophidae), por lo que en los anfibios puede representar la retención de una condición juvenil (pedomorfosis).
- Con costillas reducidas o ausentes. Cuando están presentes, son cortas, estrechas, rectas y no se extienden más allá de los músculos vertebrales ni penetran en la musculatura de los flancos.
- Tienen dos cóndilos occipitales que articulan con la primera vértebra (atlas).

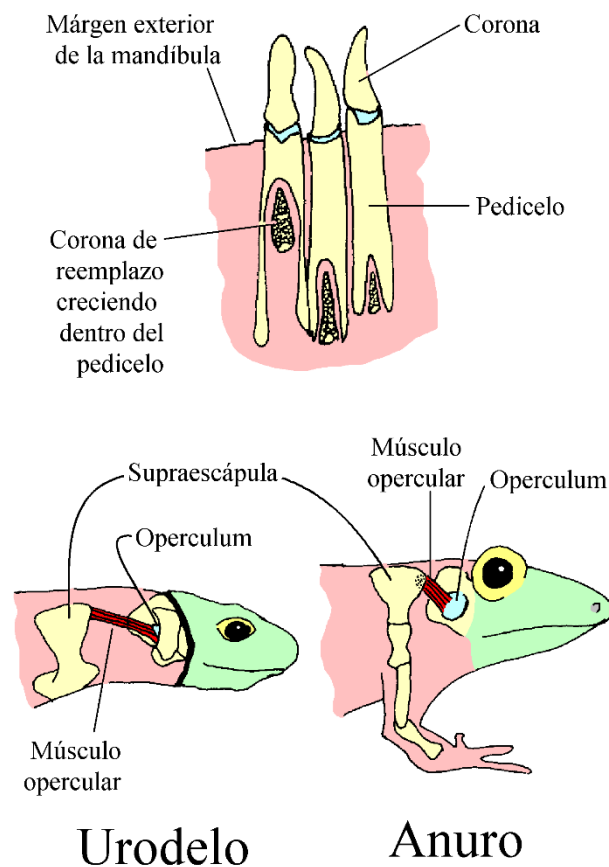


Figura 126: Dientes pedicelados y complejo opercular en anfibios (Lissamphibia).

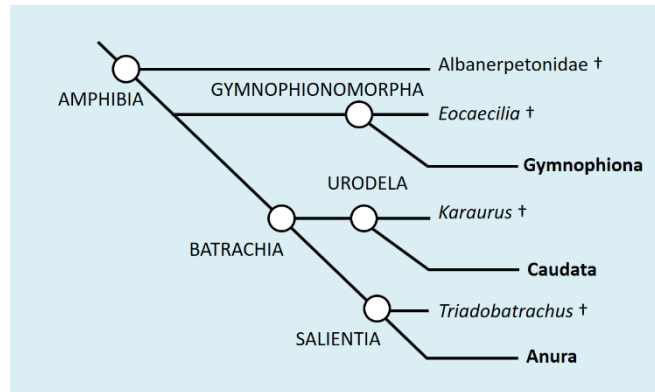


Figura 127: Relaciones filogenéticas de Amphibia (Basadas en Marjanović y Laurin, 2014).

Los anfibios actuales comprenden 78430 especies (IUCN, 2017; Frost, 2018) (Figura 34), correspondiendo unas 6900 especies de anuros, unas 700 de salamandras y unas 200 de gimnofiones (Jetz y Pyron, 2018). A pesar de que hay hipótesis alternativas (por ejemplo, Anderson, 2001; Carroll, 2007; Fröbisch, et al., 2007; Anderson et al., 2008), las evidencias disponibles indicarían que Amphibia es una entidad monofilética (por ejemplo: Bolt, 1991; Duellman y Trueb, 1986; Laurent, 1986; Milner, 1988; Pough et al., 1999; Trueb y Cloutier, 1991; Marjanović y Laurin, 2007; Sigurdson y Green, 2011; Jetz y Pyron, 2018). La posición filogenética del grupo fósil *Albanerpetonidae* es problemática (Blackburn y Wake, 2011) y posiblemente es un grupo comparable a los grupos de anfibios vivientes (Figura 127), relacionada con Urodela (Anderson et al., 2008) o relacionados con el origen de Gymnophiona (Ruta y Coates, 2007).

El origen de los tres grandes grupos se remonta al Paleozoico (San Mauro et al., 2005), pero la gran explosión de su diversidad ocurrió luego de la gran extinción K-Pg (Feng et al., 2017; Jetz y Pyron, 2018).

#### DECLINACIÓN MUNDIAL DE ANFIBIOS

Se ha detectado que las poblaciones de muchas especies de anfibios, particularmente anuros, han disminuido en número, e inclusive se han extinguido; la tasa de declinación es mayor en los anfibios que en aves o mamíferos (más del 30% de las especies de anfibios están amenazadas ambientalmente; Stuart et al., 2004). Este fenómeno es a nivel global y en todo tipo de ecosistemas, tanto degradados como prístinos, aunque la región neotropical está afectada particularmente. Las causas no siempre pueden atribuirse a la acción antrópica directa (aunque sí indirecta): fragmentación y destrucción del hábitat, cambio climático global, aumento de la radiación ultravioleta, enfermedades emergentes (Quitridiomycosis, Ranavirus, Tremátodos), introducción de especies exóticas, contaminantes químicos (como herbicidas, insecticidas, etc.) (Lavilla, 2001). La acción sinérgica de varias de estas causas puede potenciar los efectos deletéreos.

## SISTEMÁTICA

TETRAPODA	NOBLEOBATRACHIA
TEMNOSPONDYLI	ALLOPHRYNIDAE
AMPHIBIA	ALSODIDAE
GYMNOPHIONA	AROMOBATIDAE
CAECILIIDAE	ASCAPHIDAE
CHIKILIDAE	BATRACHYLIDAE
DERMOPHIIDAE	BRACHYCEPHALIDAE
HERPELIDAE	CRAUGASTORIDAE
ICHTHYOPHIIDAE	ELEUTHERODACTYLIDAE
INDOTYPHLIDAE	BUFONIDAE
RHINATREMATIDAE	CENTROLENIDAE
SCOLECOMORPHIDAE	CERATOPHRYIDAE
SIPHONOPIDAE	CYCLORAMPHIDAE
TYPHLONECTIDAE	DENDROBATIDAE
BATRACHIA	HEMIPHRACTIDAE
CAUDATA	HYLIDAE
SIRENIDAE	HYLODIDAE
CRYPTOBRANCHOIDEA	LEPTODACTYLIDAE
CRYPTOBRANCHIDAE	NASIKABATRACHIDAE
HYNوبيIDAE	ODONTOBATRACHIDAE
SALAMANDROIDEA	ODONTOPHRYNIDAE
AMBYSTOMATIDAE	PELODRYADIDAE
AMPHIUMIDAE	PHRYNOBATRACHIDAE
PLETHODONTIDAE	PHYLLOMEDUSIDAE
PROTEIDAE	RHINODERMATIDAE
RHYACOTRITONIDAE	SOOGLOSSIDAE
SALAMANDRIDAE	TELMATOBIIDAE
ANURA	RANOIDEA
LEIOPELMATIDAE	ARTHROLEPTIDAE
RHINOPHRYNIDAE	BREVICIPITIDAE
PIPIDAE	CERATOBATRACHIDAE
ALYTIDAE	HEMISOTIDAE
BOMBINATORIDAE	HYPEROLIIDAE
PELOBATIDAE	MANTELLIDAE
PELODYTIDAE	MICRIXALIDAE
MEGOPHRYIDAE	MICROHYLIDAE
SCAPHIOPODIDAE	NYCTIBATRACHIDAE
NEOBATRACHIA	PETROPEDETIDAE
HELEOPHRYNIDAE	PTYCHADENIDAE
HYLOIDEA	PYXICEPHALIDAE
AUSTRALOBATRACHIA	RANIDAE
CALYPTOCEPHALELLIDAE	RANIXALIDAE
LIMNODYNASTIDAE	RHACOPHORIDAE
MYOBATRACHIDAE	

Amphibia, tal como lo definimos aquí, reúne a los tres clados de anfibios vivientes: Gymnophionomorpha, Caudata y Salientia, y a un conjunto de fósiles, entre los que se incluye *Eocaecilia*, *Karaurus* y *Triadobatrachus* (Sanchiz, 1998); Marjanović y Laurin (2014) proponen la siguiente clasificación:

- Gymnophionomorpha = Gymnophiona + *Eocaecilia*.
- Urodela = Caudata + *Karaurus*.
- Salientia = Anura + *Triadobatrachus*

Estudios morfológicos (Trueb y Cloutier, 1991; Ruta y Coates, 2007), embriológicos (Müller et al., 2005), como moleculares (Frost et al., 2006; Pyron y Wiens, 2011) consideran a los tres grupos como monofiléticos y a la topología (Gymnophiona (Caudata + Anura)) como la más plausible (Figura 127); Caudata + Salientia forman un grupo denominado Batrachia (Trueb y Cloutier, 1991; Frost et al., 2006; Ruta y Coates, 2007; Anderson et al., 2008; Anderson, 2008; Pyron y Wiens, 2011).

La sistemática tradicional de los anfibios se ha visto revolucionada por la aparición de varios estudios moleculares que analizaron la filogenia general del grupo, proponiendo una nueva taxonomía que contempla grupos monofiléticos (Faivovich et al., 2005; Frost et al., 2006; Grant et al., 2006; Pyron y Wiens, 2011; Jetz y Pyron, 2018).

## GYMNOPHIONOMORPHA

Incluye al grupo fósil Eocaeciliidae y a los Gymnophiona actuales (Figura 128) (Marjanović y Laurin, 2014). A veces denominado Apoda (Schoch, 2014).

**EOCAECILIIDAE.**— Fósil del Jurásico temprano de América del Norte. Con miembros diminutos. Dientes bicuspidados. Vértebras con intercentro pequeño; cuerpo vertebral formado por pleurocentro. Ojos bien desarrollados y con sistema *operculum-opercularis* presente, por lo que posiblemente no haya sido de vida subterránea (Jenkins et al., 2007). Una sola especie: *Eocaecilia micropodia*.

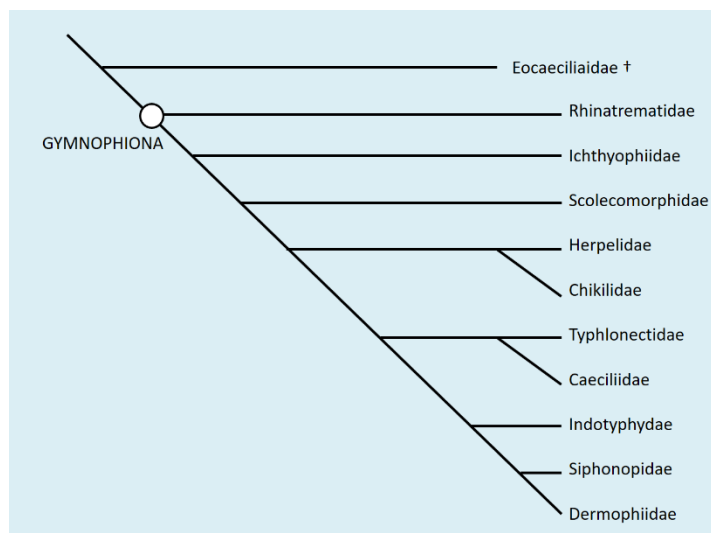


Figura 128: Filogenia de Gymnophionomorpha (Basada en Wilkinson et al., 2011; Kamei et al., 2012; San Mauro et al., 2014).

## GYMNOPHIONA

Anfibios vermiformes, con cuerpo anillado por surcos externos. Sin miembros ni cinturas. Cola rudimentaria o ausente. Tegumento puede tener escamas dérmicas imbuidas en la piel. Ojos reducidos y típicamente cubiertos por piel pigmentada o por huesos del cráneo. Con un

órgano sensorial tentacular único, que de la cavidad craneal pasa al exterior a través de la órbita o de un orificio propio, y se ubica entre las narinas y el ojo. Este órgano, generalmente muy pequeño, se protruye por el flujo de sangre a un seno interior, y se retrae por acción de un músculo retractor, homólogo al *m. retractor bulbi* de salamandras y anuros. Huesos frontal y parietal no fusionados; cráneo altamente osificado, adaptado como órgano cavador (Figura 129). Típicamente con pulmón izquierdo reducido y el derecho como un saco cilíndrico (reducción similar a la que ocurre en ofidios). Machos con órgano copulador cloacal protrusible (*phalodeum*); fertilización interna. Sin espermateca. El 75% de las especies son vivíparas; en las ovíparas puede haber cuidado parental por parte de la hembra.

Los Gymnophiona actuales no tienen el sistema *operculum-opercularis*; posiblemente la pérdida de este carácter distintivo de los Amphibia está relacionada con la reducción de la cintura pectoral en los Gymnophiona actuales (Jenkins et al., 2007).

Gymnophiona está distribuido en las regiones cálidas del globo, excepto Madagascar y región australiana. En Argentina encontramos representantes de Siphonopidae y Typhlonectidae. Se reconocen 10 grupos actuales de Gymnophiona (Wilkinson et al., 2011; Kamei et al., 2012; San Mauro et al., 2014; Frost, 2018).

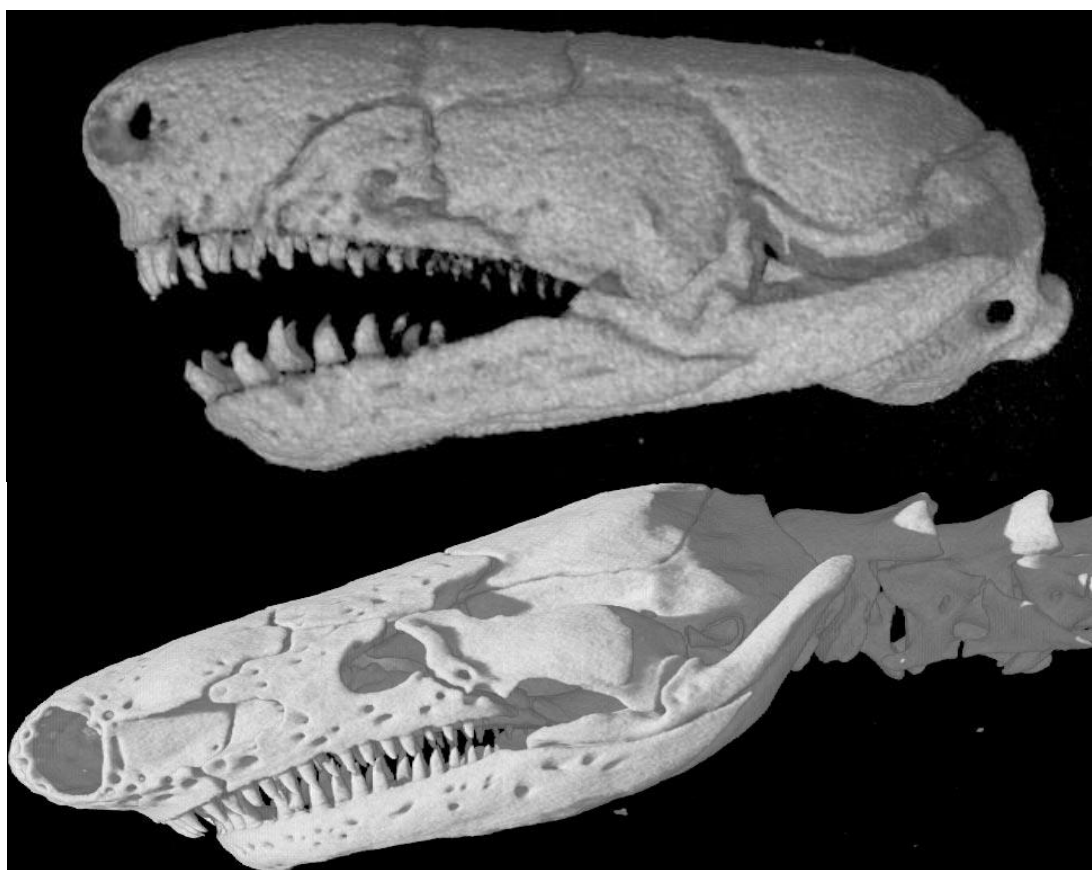


Figura 129: Izquierda: vista lateral del cráneo de *Microcaecilia iwokrama* (Siphonopidae). Derecha: vista lateral del cráneo de *Typhlonectes natans* (Typhlonectidae). Imágenes con permiso de Digimorph.Org.

**RHINATREMATIDAE.**— Con cola verdadera. Boca terminal. Con numerosas escamas en los anillos. Dos géneros en amazonía y norte de América del Sur (Figura 130).



Figura 130: Distribución de Rhinatrematidae.

#### CUIDADO PARENTAL EN CECILIAS

Los Gymnophiona tienen fertilización interna gracias a que los machos tienen un órgano copulador, que es una modificación de la cloaca, el phalodeum. Pueden ser ovíparas, ya sea con larvas de vida libre o desarrollo directo, o vivíparas. En las especies ovíparas se sabe que las hembras cuidan los huevos enrollándose alrededor de ellos para evitar predación y desecación. En las vivíparas, las larvas son retenidas en el oviducto y, cuando el vitelo es totalmente consumido, se alimentan de un material lipídico secretado por el oviducto.

Las hembras de dos especies de Herpelidae (*Boulengerula taitanus*; Kupfer et al., 2006; 2008; *Herpele squalostoma*; Kouete et al., 2012) y de dos especies de Siphonopidae (*Siphonops annulatus* y *Microcaecilia dermatophaga*; Wilkinson et al., 2008; 2013) alimentan a los recién nacidos produciendo capas de piel, particularmente nutritiva por inclusión de lípidos, que los juveniles raspan y comen (Dermatofagia). Los juveniles tienen una dentición especializada que les permiten raspar la piel de la madre.

**ICHTHYOPHIIDAE.**— Con cola verdadera. Boca terminal o subterminal. Tentáculo cercano al ojo o a la narina. Tres géneros en India y sudeste de Asia.

**SCOLECOMORPHIDAE.**— Cráneo sin órbitas. Ojos vestigiales ubicados en la punta de tentáculos. Ovíparos y vivíparos. Dos géneros de África.

**HERPELIDAE.**— Los juveniles de *Boulengerula taitanus* son dermatófagos (Kupfer et al., 2006). Dos géneros de África.

**CHIKILIDAE.**— Grupo descrito hace pocos años (Kamei et al., 2013). Ovíparos. Cuatro especies del noreste de India.

**CAECILIIDAE.**— Incluye solo dos géneros, *Caecilia* y *Oscacaecilia*, que se distribuyen desde Costa Rica hasta Bolivia (Figura 131).



Figura 131: Distribución de Caeciliidae.

**TYPHLOTECTIDAE.**— (Figura 129). Larvas con branquias laminares. Tiene hábitos completamente acuáticos (tanto larvas como adultos), pero algunas también semiacuáticos. Con pulmón traqueal (órgano de respiración accesorio). *Atretochoana eiselti*, de Brasil, es el tetrápodo más grande que carece de pulmones, y tiene las coanas selladas (Hoogmoed et al., 2011). Todas las especies son vivíparas. Cinco géneros en América del Sur (Figura 132); en Argentina *Chthonerpeton indistinctum*, a lo largo del sistema Paraná-Plata, desde Misiones hasta Buenos Aires.

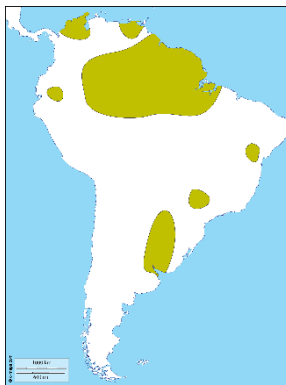


Figura 132: Distribución de Typhlonectidae.

**INDOTYPHLIDAE.**— Ovíparos o vivíparos. Siete géneros de África, India y Seychelles.

**SIPHONOPIDAE.**— Ovíparos. *Siphonops annulatus* y *Microcaecilia dermatophaga* alimentan a los juveniles por dermatofagia (Wilkinson et al., 2008; 2013). Una especie sin pulmones, *Caecilita iwokramae* de Guyana (Figura 129; Wake y Donnelly, 2009). Siete géneros de América del Sur (Figura 133); en Argentina se encuentran *Siphonops paulensis* y *S. annulatus* (terrestres, en Misiones y Corrientes, consideradas como vulnerables; Lavilla et al., 2000), *Luetkenotyphlus brasiliensis* (en Misiones).



**Figura 133: Distribución de Siphonopidae**

**DERMOPHIIDAE.**— Son vivíparos con anillos secundarios y escamas anulares. Cuatro géneros distribuidos en África, América del Sur y Central.

**BATRACHIA**

Este grupo incluye a Caudata y Salientia (Figura 127). El hecho que estos dos grupos sean más filogenéticamente cercanos entre sí que con los ápodos está apoyado tanto por evidencias paleontológicas (Anderson et al., 2008), morfológicas y moleculares (Frost et al., 2006). El fósil pérmico *Gerobatrachus* (Anderson, 2008; Anderson et al., 2008) tiene un mosaico de características intermedio entre los dos grupos actuales, por lo que se lo postula como el miembro más basal de Batrachia.

Batrachia se caracteriza por la ausencia de escamas óseas, la retina con bastones verdes, la presencia del músculo opercular (Figura 126), la ausencia de la mácula neglecta (un grupo de células sensoriales del oído interno de peces, que también está presente en Gymnophiona y Amniota) (Schoch, 2014), y tiene el pronefros modificado que es utilizado para el transporte de esperma.

Los bastones verdes en la retina están ausentes en Gymnophiona; captan longitudes de onda más corta (azules) que los bastones rojos propios de todos los vertebrados (más sensibles a la luz roja). Estos fotoreceptores con sensibilidad diferenciada permitirían tener visión dicromática en situaciones de baja intensidad lumínica en las que los conos no son funcionales (Yovanovich et al., 2017). El nombre de bastones verdes no tiene que ver con el tipo de luz que captan (azul), sino con el color con que se los observa al microscopio (Govardovskii y Reuter, 2014).

**URODELA**

**KARAURIDAE.**— Grupo fósil del Jurásico de Inglaterra y Asia, considerado grupo hermano de los Urodela actuales (Marjanović y Laurin, 2014).

**CAUDATA**

Anfibios lacertiformes, con cola (tanto en larvas como adultos), y con cuerpo sin surcos externos. Los miembros posteriores (cuando están presentes) tienen igual longitud que los anteriores (Figura 134). Radio y ulna no fusionados. Tibia y fíbula no fusionados. Huesos tarsales no alargados. Cola bien desarrollada en el adulto, con vértebras postsacras libres. Costillas presentes. Huesos frontal y parietal no fusionados; cráneo con algunas fenestraciones. Dientes presentes en ambas mandíbulas. Tegumento sin escamas dérmicas. Ojos relativamente pequeños, pero siempre funcionales; con o sin párpados. Sin tímpano ni cavidad del oído medio. Sin órgano tentacular. Línea lateral bien desarrollada en larvas y adultos acuáticos. Pulmón izquierdo más pequeño que el derecho, pero siempre funcional, excepto en Plethodontidae (y algunas especies de Hynobiidae), que carecen de pulmones. Macho sin órgano cloacal protrusible. Fecundación generalmente interna por espermatóforo (externa en Cryptobranchoidea). Ovíparos o vivíparos.



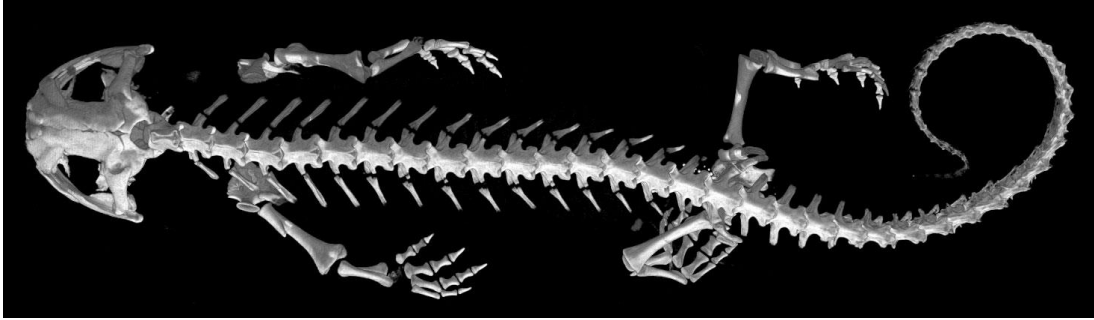


Figura 134: Vista dorsal del esqueleto de *Ambystoma tigrinum* (Ambystomatidae). Imagen con permiso de Digimorph.Org.

El grupo está compuesto por 720 especies incluídas en diez grupos actuales (Figura 135). Caudata está distribuido en Eurasia, África del Norte, América del Norte, Central y del Sur. Sin representantes en Argentina.

Si bien Urodela es uno de los grupos de anfibios más conocidos, su filogenia se ve complicada por la presencia de pedomorfosis en varios linajes (Sirenidae, Cryptobranchidae, Proteidae, y varios Ambystomatidae y Salamandridae) (Wiens et al., 2005). Sin embargo, las relaciones entre los grupos (Figura 135) son bastante consensuadas entre varios trabajos independientes (Larson y Dimminck, 1993; Wiens et al., 2005; Frost et al., 2006; Roelants et al., 2007; Pyron y Wiens, 2011; Shen et al., 2013).

Los Cryptobranchoidea tienen fertilización de los huevos externa, mientras que los Salamandroidea tienen fertilización interna por medio de espermátforo, y las hembras tienen espermateca. Los enigmáticos Sirenidae tienen fertilización externa y su posición filogenética es incierta: para algunos resulta basal a todos los Caudata (Frost et al., 2006; Pyron y Wiens, 2011), mientras que para otros estaría relacionado con Salamandroidea (Shen et al., 2013).

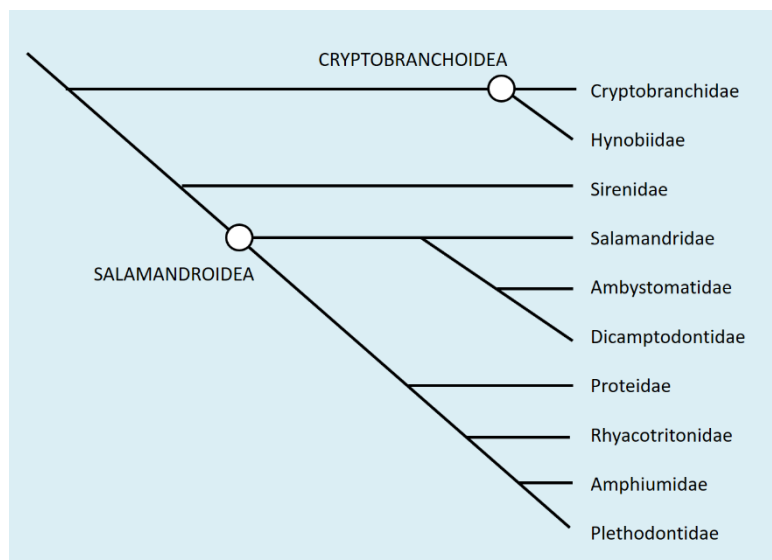


Figura 135: Relaciones filogenéticas de Caudata (Basadas en Pyron y Wiens, 2011).

**SIRENIDAE.**— Neoténicos, con modo de fecundación externa (Reinhard et al., 2013) y huevos puestos de manera independiente, sin sacos ovígeros. Sin miembros ni cinturas posteriores. Vértebras anficelas; nervios espinales intervertebrales, surgen de la mitad posterior de cada vértebra, salvo el primero y el segundo. Con costillas bicipitales. Dientes no pedicelados, pavimentosos adaptados para consumir crustáceos, gasterópodos y bivalvos; también parcialmente

herbívoros (con simbiosis en el intestino). Región cloacal del macho sin papilas; región cloacal de la hembra sin espermateca. El modo de fecundación es externa, por lo que no tienen espermateca. El modo de postura de los huevos es similar al de formas con fecundación interna. Resisten a la desecación de sus hábitats haciendo un cocón y aletargándose, de manera similar a los dipnoos. De América del Norte, con dos géneros actuales.

#### PEDOMORFOSIS EN URODELA

La pedomorfosis es un cambio heterocrónico que provoca la presencia de caracteres propios de estadios juveniles de especies ancestrales en el adulto de especies derivadas; implica distintos tipos de procesos, incluyendo la neotenia, progénesis, hiper morfosis, etc. (Fabrezi, 2012). En Urodela, es relativamente común la neotenia (larvas con madurez sexual), y el ejemplo más conocido son los ajolotes del género *Ambystoma* (Ambystomatidae), pero también se produce en Sirenidae, *Necturus* (Proteidae), y Plethodontidae. Las larvas (generalmente acuáticas y con branquias externas) desarrollan gónadas maduras y pueden reproducirse. Algunas especies presentan plasticidad (neotenia facultativa), y dependiendo de las condiciones ambientales (desecación de cuerpos de agua, competencia intraespecífica, predación) pueden reproducirse como larvas o como adultos metamorfoseados.

#### CRYPTOBRANCHOIDEA

Con fecundación externa. Huevos puestos en sacos ovígeros gelatinosos. Nasales contiguos. Vértebrales anficelas; nervios espinales intervertebrales, salvo el primero. Costillas con una cabeza articular. Región cloacal del macho sin papilas; región cloacal de la hembra sin espermateca. Incluye dos grupos: Hynobiidae, Euroasiática, y Cryptobranchidae, con representantes en Asia y América del Norte.

#### REGENERACIÓN EN URODELOS

Las salamandras y los tritones son capaces de regenerar extremidades, cola y órganos internos (como la córnea, retina y partes del corazón). Son capaces de reconstruir la extremidad completa si es necesario, pero también puede reconstruir solo las partes faltantes. En amniotas la capacidad de regenerar extremidades es limitada, como por ejemplo en el caso de la autotomía caudal. En Urodela la regeneración se produce por medio de un blastema que contiene células indiferenciadas, que pueden producir todos los tejidos especializados del miembro, tales como el músculo, nervios y vasos sanguíneos.

#### SALAMANDROIDEA

Con fecundación interna por medio de un espermátforo absorbido por la cloaca de la hembra. Huevos no puestos en sacos ovígeros gelatinosos. Con costillas bicipitales. Angular y prearticular de la mandíbula inferior fusionados.

Este grupo incluye a **Rhyacotritonidae**, exclusivo de América del Norte; Proteidae, con representantes en Europa y América del Norte; **Salamandridae**, con representantes en Europa, Asia, África del Norte y América del Norte; **Ambystomatidae** (Figura 134), exclusivo de América del Norte; **Dicamptodontidae**, exclusivo de América del Norte; **Amphiumidae**, exclusivo de

América del Norte; y **Plethodontidae**, con representantes en América del Norte y del Sur (Figura 136).

**PLETHODONTIDAE.**— Todos los miembros del grupo carecen totalmente de pulmones (respiración completamente cutánea). Con surco nasolabial de función olfatoria. Sin cartílago ipsiloide (cartílago de la cintura pélvica). Con surco costal lateral. Generalmente sin estadio larval acuático.

Es el grupo más diverso de salamandras, tanto en número de especies como en variaciones morfológicas y ecológicas. La mayoría de pequeño tamaño, son de hábitos acuáticos a terrestres, inclusive arborícolas y cavadores. Su distribución geográfica es muy peculiar: el grupo aparentemente surgió en América del Norte; un género (*Hydromantes*) tiene una especie en California y otra en el sur de Europa; recientemente se encontró una especie en Corea (Min et al., 2005); un grupo (Bolitoglossinae o Hemidactyliinae) invadió América Central y del Sur, produciendo una extraordinaria radiación (Figura 136); *Bolitoglossa altamazonica* llega hasta el norte de Bolivia. Bolitoglossinae tiene una característica única en la lengua, que se puede proyectar hacia delante con una velocidad extraordinaria. Todo el grupo, pero particularmente los Bolitoglossinae, han sido afectados por chytridiomycosis, por lo que están en algún grado de peligro de conservación.

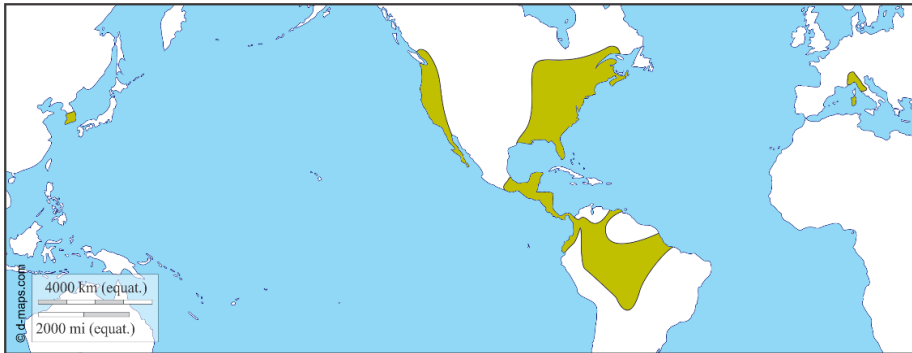


Figura 136: Distribución de Plethodontidae. Recientemente se ha descubierto una especie en Corea (Min et al., 2005).

#### TETRAPODOS SIN PULMONES

La respiración cutánea de los anfibios puede llegar a ser tan importante que hay algunos que carecen totalmente de pulmones: todas las salamandras del clado Plethodontidae, algunos géneros de Hynobiidae (Nussbaum y Wilkinson, 1995) y de Rhyacotritonidae, una especie de rana de Borneo de Bombinatoridae (Bickford et al., 2008), y dos especies de Gymnophiona (Wake y Donnelly, 2009; Hoogmoed et al., 2011). Las ranas del Titicaca (*Telmatobius culeus*, Telmatobiidae), tienen pulmones reducidos y poco vascularizados; compensan el intercambio gaseoso por medio de amplios pliegues de piel que aumentan la superficie respiratoria y altos niveles de hemoglobina, por lo que en condiciones naturales no necesitan respirar aire atmosférico (Hutchison et al., 1976).

#### SALIENTIA

Incluye a Triadobatrachidae y Anura. Con dentario sin dientes. Columna con 14 vértebras o menos. El fósil más antiguo relacionado con el origen de Anura (Salientia) es *Triadobatrachus*. Otros Salientia anteriores a Anura provienen del Jurásico de la provincia de Santa Cruz (Argen-

tina), como *Vierella* y *Notobatrachus* (Báez y Basso, 1996), o de América del Norte, como *Prosalirus* (Shubin y Jenkins, 1995).

**TRIADOBATRACHIDAE.**— Grupo fósil que contiene únicamente a *Triadobatrachus massinoti* del Triásico temprano de Madagascar. Tiene caracteres tan primitivos para Anura que algunos lo ubican en un grupo independiente (Proanura), como por ejemplo numerosas (14) vértebras presacras, posesión de costillas libres, vértebras caudales no fusionadas en un urostilo, entre otras.

## ANURA

Diagnosis (basada en Frost et al., 2006): Anfibios con cuerpo acortado, sin surcos externos. Con adaptaciones para el salto: miembros posteriores más largos que los anteriores (Figura 138); huesos tarsales alargados (forman un segmento suplementario en las patas posteriores); fusión de radio y ulna, y de tibia y fibula. Reducción a 9 o menos vértebras presacras. Cola ausente en adultos. Vértebras postsacras fusionadas, formando el urostilo. Ilión elongado y dirigido hacia adelante. Con frontal y parietal fusionados (frontoparietal). Dentario sin dientes. Ausencia de lacrimal. Costillas unicapitadas. Fusión de los elementos del hioides en una placa hioidea. Presencia de espacios linfáticos subcutáneos amplios en la piel, que hacen a la piel relativamente suelta respecto al cuerpo. Lengua con el extremo anterior fijo en el piso de la boca y el posterior libre. Con larvas adaptadas a la alimentación filtradora (excepto cuando hay desarrollo directo), con piezas bucales córneas (numerosas otras apomorfías relacionadas con la larva; Hass, 2003).

Además: Tegumento sin escamas dérmicas. Ojos grandes, con párpados móviles. Sin órgano tentacular. Cráneo notablemente fenestrado. Pulmones derecho e izquierdo presentes y de igual tamaño. Fecundación generalmente externa; sin espermateca; ovíparos; con una amplia variedad de modos reproductivos (Zamudio et al., 2016).

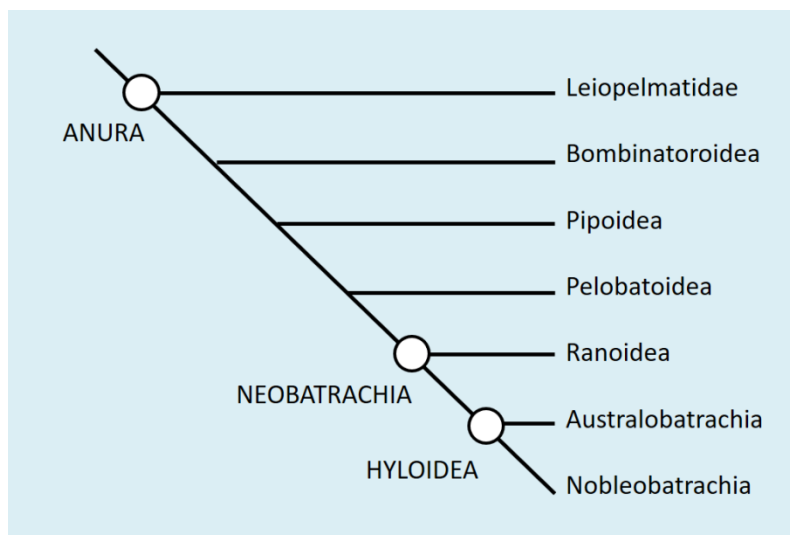


Figura 137: Filogenia de Anura (Basada en Pyron y Wiens, 2011; Marjanović y Laurin, 2014; Feng et al., 2017).

La historia paleobiogeográfica de los anuros sugiere que tuvieron una distribución original en toda la Pangea en el Triásico (Pyron, 2014; Feng et al., 2017). Los restantes grupos se diversificaron luego de la ruptura entre Laurasia y Gondwana, quedando Discoglossoidea y Pelobatoidea en el Laurasia, y Pipoidea y Neobatrachia en el este de Gondwana (la actual América del Sur). Neobatrachia divergió en dos grupos, centrándose la diversificación de Ranoidea en África

(y desde allí dispersándose por Laurasia principalmente), mientras que Hyloidea tuvo sus centros de diversificación en Australia (Australobatrachia) y otro en América del Sur (Nobleobatrachia). Los Nobleobatrachia se dispersaron en el Neártico (y el resto del mundo) en épocas relativamente recientes (Eoceno o posterior).

Los grandes grupos de Anura se diversificaron explosivamente durante la transición entre el Cretácico y el Paleogeno, es decir luego del evento de extinción masiva del K-Pg (hace unos 66 millones de años) (Feng et al., 2017; Jetz y Pyron, 2018); en ese momento se diversificó explosivamente Hyloidea y algunos grupos de Ranoidea (Microhylidae y Natatanura). Este evento de diversificación explosiva es similar al ocurrido en Squamata (Longrich et al., 2012), Neoaves (Ksepka et al., 2017), y en Mammalia (Meredith et al., 2011; Wilson, 2014).

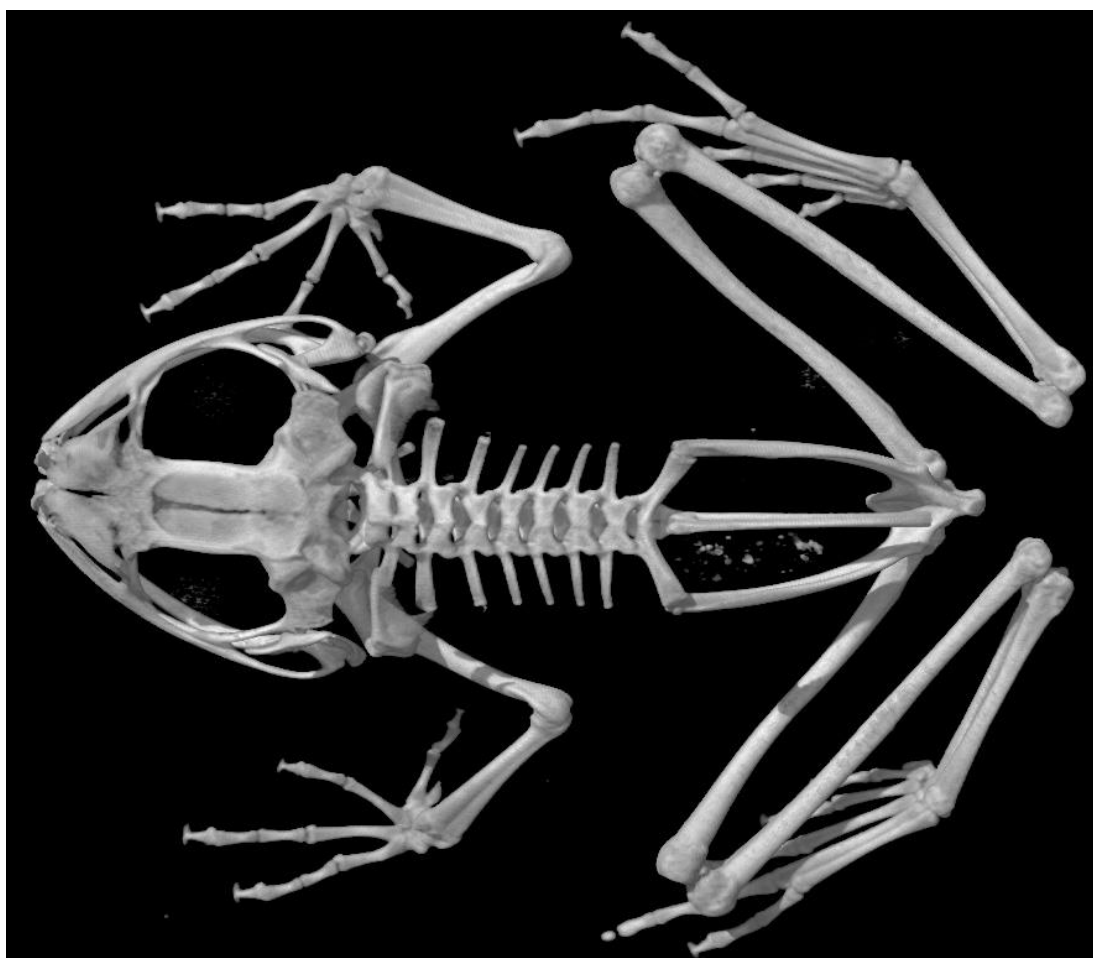


Figura 138: Vista dorsal del esqueleto de *Pristimantis pulvinatus* (Craugastoridae). Imagen con permiso de Digimorph.Org.

#### GRUPOS BASALES DE ANURA (Figura 137)

**Leiopelmatidae** presenta una distribución disyunta en el noreste de Estados Unidos y en Nueva Zelanda. Bombinatoroidea (**Bombinatoridae**, **Alytidae** y **Discoglossidae**) se distribuye en Europa, noroeste de África y este de Asia. Pelobatoidea (**Scaphiopidae** y **Pelodytidae**) se distribuye en América del Norte y Europa.

**PIPIDAE.**— Únicos anuros sin lengua y con dientes no pedicelados. Cintura firmisterna modificada. Adultos totalmente acuáticos, con patas palmeadas y la mayoría conservan la línea lateral. Con amplexo inguinal. Tres géneros africanos (*Xenopus*, *Hymenochirus* y *Silurana*) y uno sudamericano (en Amazonía: *Pipa*; Figura 140) (distribución en Figura 139).

*Xenopus laevis* es uno de los animales más ampliamente utilizado en laboratorio, especialmente en biología del desarrollo, experimental y molecular. Los huevos fertilizados de *Pipa* se pegan a la espalda de la madre y son incluidos en la piel donde se incuban hasta el desarrollo de los juveniles.

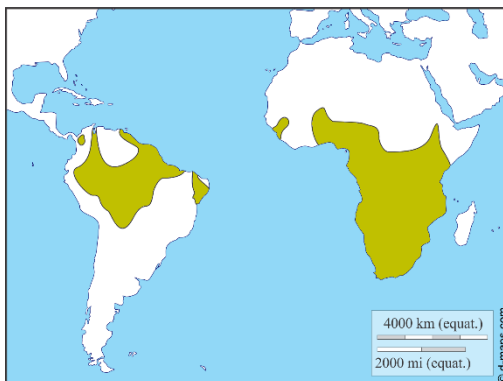


Figura 139: Distribución de Pipidae.

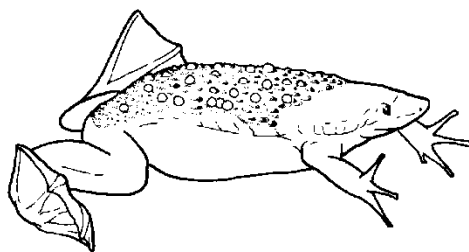


Figura 140: *Pipa carvalhoi*, hembra con huevos en el dorso.

### NEOBATRACHIA

Grupo monofilético que incluye a la mayoría (96%) de los anuros. Ganglios de los nervios trigémino y facial fusionados, formando el ganglio proótico. Pérdida de los huesos parahioideos. Costillas ausentes. Músculo sartorio completamente diferenciado del semitendinoso. Con ocho vértebras presacras generalmente procelas (la octava puede ser anficela), sin discos intervertebrales libres. Fusión del tercer carpal distal a los otros carpales. Amplexo axilar en la mayoría.

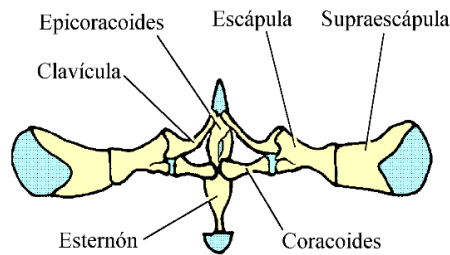
La monofilia de Neobatrachia fue corroborada tanto con caracteres morfológicos como moleculares. El origen de Neobatrachia es gondwánico, y su evolución está relacionada con la partición del supercontinente (Feng et al., 2017). Heleophrynidae (endémica de áreas montañosas de Sudáfrica), es el grupo más basal, y se reconocen dos grandes linajes: Hyloidea y Ranoidea. La separación entre estos dos grupos está relacionada con la partición de Gondwana, principalmente por la aparición del Atlántico entre Sudamérica y África (Frazão et al., 2015; Feng et al., 2017). Ranoidea (junto a Sooglosidae y Nasikabatrachidae, grupo denominado Indianura) se diversificó originalmente en África, Madagascar e India, mientras que Hyloidea (o Atlantanura) se diversificó desde América del Sur.

### HYLOIDEA

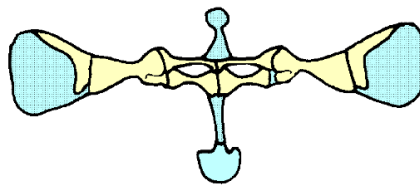
Este grupo está fuertemente soportado por caracteres moleculares, pero no tiene sinapomorfías morfológicas. Muchas de sus características son plesiomórficas, como la cintura pectoral arcífera (Figura 141; con varias excepciones como Dendrobatidae), o la presencia de cuernos epicoracoides cartilagineos bien desarrollados (no mostrados en la Figura 141; Frazão et al.,

2015). En el muslo, el tendón del semitendinoso pasa por encima del *gracilis* o entre el *gracilis major* y el *gracilis minor*.

Grupo casi exclusivamente del hemisferio sur (excepto Hylidae y Bufonidae que son cosmopolitas). Comprende a dos grandes grupos, Australobatrachia y Nobleobatrachia, soportados por caracteres moleculares. Australobatrachia incluye a los grupos australianos Myobatrachidae y Limnodynastidae y al grupo del sur de Chile, Calyptocephalellidae (Figura 143). Nobleobatrachia comprende al resto de los grupos de Hyloidea, que se diversificó en el Cretácico tardío en América del Sur y desde allí se dispersó por el resto del mundo (Frazão et al., 2015).



Cintura arcífera (Leptodactylidae)



Cintura firmisterna (Ranidae)

Figura 141: Cinturas pectorales arcífera y firmisterna.

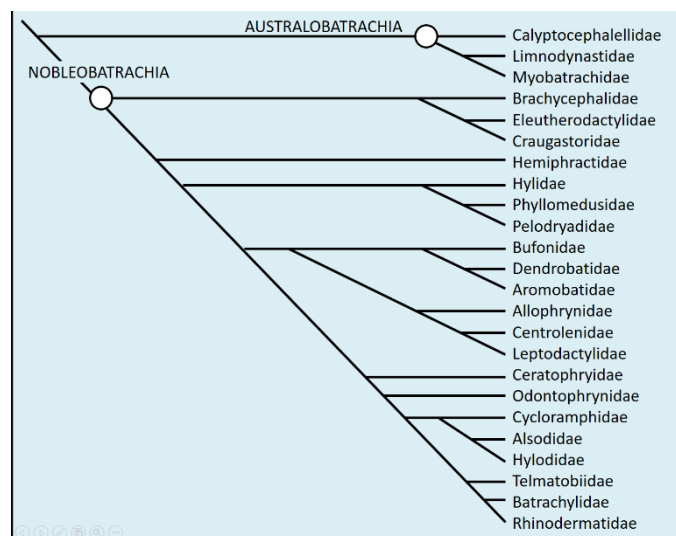


Figura 142: Filogenia de Hyloidei (Basada en Pyron y Wiens, 2011).

### MUCHAS MANERAS DE SER RENACUAJO

Los renacuajos son las larvas de los anuros, y son completamente diferentes a las larvas o adultos de cualquier otro vertebrado (Elinson, 2001). Tienen un cuerpo globoso adosado a una cola. Las mandíbulas del renacuajo no son homólogas a la de los adultos o el resto de los Gnathostomata, sino que están formadas por cartílagos del pico y tienen dientes y pico de queratina (el cartílago de Meckel que forma la mandíbula inferior es corto y se desarrolla durante la metamorfosis). Las branquias son cubiertas por un pliegue opercular, y la cámara branquial así formada se comunica al exterior por medio de un espiráculo. La propulsión de los renacuajos es exclusiva de la cola, que no tiene cartílagos vertebrales y en la que persiste la notocorda. La profunda metamorfosis transforma al renacuajo en un juvenil con características similares al adulto; está regulada por la hormona tiroidea.

Muchos de ellos tienen vida libre y se desarrollan en el agua. Existe una gran variación morfológica en los renacuajos, en función de distintos tipos de modos reproductivos. Una clasificación muy general distingue cuatro tipos de renacuajos de vida libre (Orton):

Tipo I: Los labios no poseen dentículos ni picos queratinizados; hay dos espiráculos. Típicos de Pipidae.

Tipo II: Las bocas son complejas, aunque no poseen picos queratinizados; hay un solo espiráculo central. Típicos de Microhylidae.

Tipo III: Bocas queratinizadas, dentículos y picos; hay un espiráculo central. Típicos de Anuros basales como Leiopelmatidae.

Tipo IV: Bocas con dentículos y picos queratinizados; hay un espiráculo en el lado izquierdo. Típicos de grupos como Hylidae, Ranidae o Bufonidae.

Sin embargo, hay numerosas especializaciones a modos de vida especial, como por ejemplo bocas dirigidas hacia arriba para la alimentación de la biota del neuston (la película de agua que separa el agua de la atmósfera); bocas enormes para la alimentación carnívora de Ceratophrydae; etc.

**CALYPTOCEPHALELLIDAE.**— Comprende dos géneros (*Calyptocephalella* y *Telmatobufo*), endémicos del centro de Chile (Figura 143). Está más relacionado con Australobatrachia (*Myobatrachidae* y *Limnodynastidae*), que con otros grupos de América del Sur. Esta relación entre el sur de Chile con Australia se repite en otros grupos como en los marsupiales *Australidelphia*, o la flora de los árboles de *Nothofagaceae* o de los musgos *Weymouthia*.

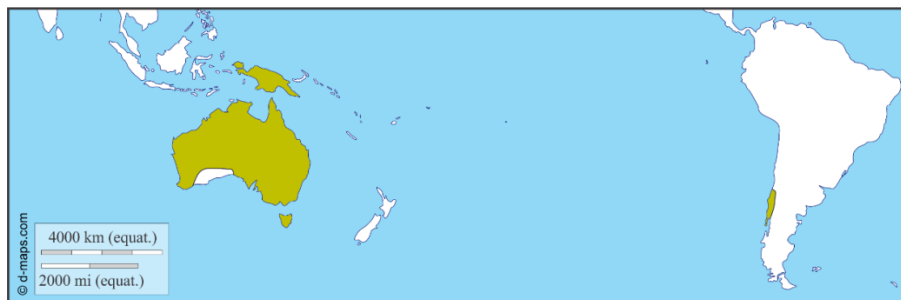


Figura 143: Distribución de Australobatrachia. Myobatrachidae y Limnodynastidae en Australia y Nueva Guinea; Calyptocephalellidae en el centro de Chile.



**TERRARANAE o BRACHYCEPHALOIDEA**

Este enorme grupo (1066 especies) incluye a las ranas con desarrollo directo que se distribuyen desde el sur de América del Norte, Antillas y América del Sur (hasta el norte de Argentina) (Figura 143). Comprende cinco grupos independientes: **Ceuthomantidae**, **Eleutherodactylidae** (particularmente diversa en las Antillas y América Central), **Brachycephalidae** (del sudeste de Brasil), **Craugastoridae** (Figura 145; particularmente diversa en América Central), y **Strabomantidae** (Heinicke et al., 2018).

Se caracterizan por tener desarrollo directo y poner los huevos en tierra; tienen un “diente de huevo” que le permite rasgar la membrana del huevo para eclosionar (Hedges et al., 2008); las falanges terminales de los dedos terminan en forma de “T”; varias características relacionadas con los sistemas muscular, reproductivo y circulatorio (Taboada et al., 2013). El género *Pristimantis* es uno de los más grandes entre los vertebrados, con más de 500 especies. En Argentina se encuentran, *Ischnocnema henselii* (Brachycephalidae) en Misiones, *Oreobates discoidalis* y *O. barituensis* (Strabomantidae) en las yungas del noroeste del país.

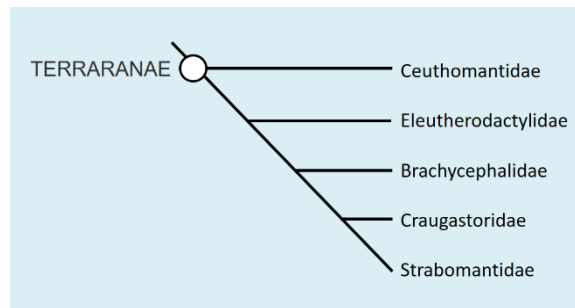


Figura 144: Filogenia de Terraranae (basada en Heinicke et al., 2018).

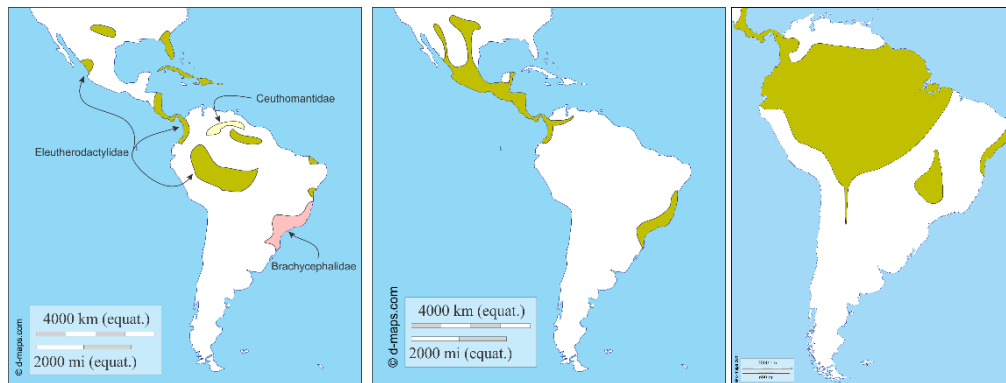


Figura 145: Distribución de Ceuthomantidae, Eleutherodactylidae y Brachycephalidae (izquierda), Craugastoridae (centro), y Strabomantidae (derecha) (basadas en Heinicke et al., 2018).

**DESARROLLO DIRECTO EN ANFIBIOS**

Aunque generalmente todos los anfibios tienen una etapa de desarrollo larval, hay muchos grupos que han perdido secundariamente esta etapa, y tienen desarrollo directo. Ejemplos de esto encontramos en la mayoría de salamandras o en anuros Brachycephaloidea: Brachycephalidae (64 sp.), Craugastoridae (785 spp.) y Eleutherodactylidae (217 spp.). Si bien el número de especies con desarrollo directo en Anura es considerable, todas se encuentran en un mismo clado.

*Eleutherodactylus coqui* (de Puerto Rico) es la rana de desarrollo directo más estudiada; si bien el embrión tiene algunas características propias de las larvas (como una cola, branquias cubiertas por un pliegue opercular, etc.), un juvenil con todas las características de un adulto se desarrolla dentro de las membranas del huevo (corion).

Algunas especies de Anura tienen renacuajo (por lo tanto, no son de desarrollo directo), pero el renacuajo no es de vida libre y se desarrolla dentro de las membranas del huevo, o en sitios de incubación (*Pipa*: piel de la madre; *Gastrotheca*: bolsa incubatriz; *Rhinoderma*: en los sacos bucales; *Rheobatrachus*: en el estómago de la madre; etc.).

**CENTROLENIDAE.**— Grupo exclusivamente neotropical (Figura 146), arborícola, con ventosas en los dedos. La piel del vientre de muchas especies es transparente y deja ver los órganos internos como las vísceras, corazón e hígado; vísceras generalmente recubiertas por iridóforos de color blanco o plateados; algunas especies con huesos de color verde (por acumulación de biliverdina) (Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2007). Los ojos están dirigidos hacia adelante (el lugar de lateralmente como muchos Hylidae). En Argentina solamente una especie, *Vitreorana uranoscopa*, en Misiones.



Figura 146: Distribución de Centrolenidae.

**ALLOPHRYNIDAE.**— Solamente tres especies de la región de Guayana. Caracterizadas por un cráneo fuertemente osificado.

### CANTOS: EL OÍDO MUSICAL DE LAS RANAS

Los anuros tienen aparatos fonadores que les permiten emitir cantos para el reclamo de parejas o defensa del territorio (por ejemplo, en *Phyllomedusa sauvagii*). Además de contar con verdaderas cuerdas vocales, la mayoría tienen sacos vocales que amplifican el sonido; el sistema auditivo también tiene peculiaridades, como la presencia de la papila amphibiorum en el oído interno, que les permite potenciar este medio de comunicación intraespecífica. Los machos suelen formar coros cerca de los cuerpos de agua para atraer a las hembras; en los coros a menudo el tiempo de los cantos está ajustado para que no haya interferencias entre individuos cercanos.

Los cantos son complejos y estereotipados, y cada especie tiene características particulares; tanto es así, que varias especies crípticas (morfológicamente similares) se diferencian solamente por el canto (por ejemplo, el par de especies argentinas *Leptodactylus latrans* y *L. chaquensis*). Los cantos de cada especie se caracterizan por las notas (frecuencias y armónicos), pulsos, tasa de repetición del canto y de las notas, etc. Inclusive, muchas especies tienen diferente repertorio que se utilizan en distintos contextos de comportamiento; por ejemplo, canto de advertencia, canto de cortejo, canto de liberación (producido por hembras no receptivas), cantos agresivos (para la defensa del territorio), cantos de amenaza o agonía (vocalizaciones indicando amenazas o predación) (se han detectado 28 tipos de cantos en una especie de rana de Madagascar; Narins et al., 2000).

**TELMATOBIIDAE.**— Ranas casi totalmente acuáticas de regiones de altura de los andes de Ecuador, Perú, Bolivia, y Argentina (Barrionuevo, 2016) (Figura 147). Tienen varias especializaciones para la vida acuática, incluyendo palmaduras en las patas y pliegues dérmicos para incrementar la respiración cutánea (*Telmatobius culeus*, la rana del Titicaca, tiene los pulmones reducidos). En Argentina, varias especies de *Telmatobius* se encuentran en alguna categoría de amenaza (Vaira et al., 2012).

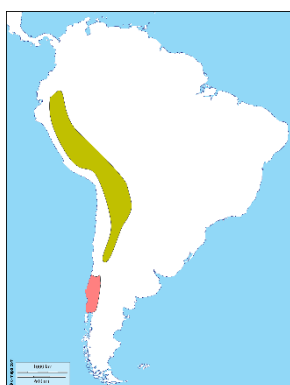


Figura 147: Distribución de Telmatobiidae (verde) y Rhinodermatidae (rosa).

**RHINODERMATIDAE.**— Grupo de tres especies en dos géneros, restringidas al sur de América del Sur en los bosques andinos de Chile y una pequeña área en Argentina (Figura 147). Tienen una proboscis carnosa en la punta del hocico. La característica y exclusiva forma de reproducción de *Rhinoderma* la hace sumamente peculiar: el macho traga los huevos embrionados y los incuba en los sacos bucales y libera renacuajos (*Rhinoderma rufum*) o juveniles ya metamorfoseados (*R. darwini*, Figura 148). *Insuetophrynus*, el otro género del grupo, pone los huevos en el

agua. La destrucción de sus hábitats y las peculiaridades reproductivas motivaron su catalogación como especie amenazada en Argentina (Vaira et al., 2012).

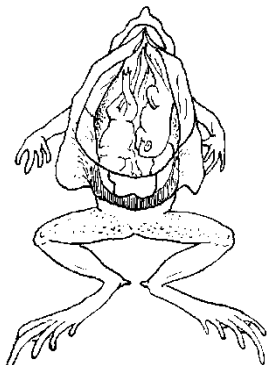


Figura 148: Macho de *Rhinoderma darwini* con el saco vocal abierto para mostrar los embriones en desarrollo (Redibujado de Noble, 1927).

#### VERTEBRADOS ARGENTINOS: *RHINODERMA DARWINI*

Esta especie habita principalmente en Chile, pero hay algunas poblaciones argentinas en Neuquén y Rio Negro. Tiene la particularidad de que el macho cuida las puestas de huevos durante dos semanas; cuando los embriones comienzan a moverse dentro del huevo, el macho los traga y los acumula en el saco bucal donde los incuba por aproximadamente dos meses. Los embriones eclosionan dentro de la bolsa incubatriz, y las larvas finalmente se metamorfosean. Los juveniles completamente formados salen de la bolsa por medio de una abertura por debajo de la lengua del macho. La especie hermana, *Rhinoderma rufum* del sur de Chile, incuba los huevos hasta liberar renacuajos en cuerpos de agua, donde terminan su desarrollo en vida libre. Ambas especies están catalogadas como en peligro de extinción (Úbeda et al., 2010), ya que sus poblaciones están en franco declive.

**ODONTOPHRYNIDAE.**— Falsos escuerzos, que se distribuyen en el este y sur de América del Sur (Figura 149). Hay tres géneros: *Macrogenioltus*, *Odontophrynus* y *Proceratophrys*; la filogenia molecular del grupo fue estudiada por Dias et al. (2013) y la morfológica por Bloto et al. (2017). De comportamiento fosorial. En Argentina encontramos especies de *Odontophrynus* y *Proceratophrys*. *Odontophrynus americanus* es tetraploide con machos y hembras (todos los anfibios poliploides son bisexuales) (Rosset et al., 2006).



Figura 149: Distribución de Odontophrynidae.

**LEPTODACTYLIDAE.**— Son potentes saltadoras. La mayoría de las especies ponen los huevos en nidos de espuma (De Sá et al., 2014), y muchas presentan algún tipo de cuidado parental. Generalmente son abundantes en ambientes alterados antrópicamente, tales como desmontes, áreas agrícolas y ganaderas, e inclusive en áreas urbanas. Actualmente este grupo está restringido a tres subgrupos (Leiuperinae, Leptodactylinae y Paratelmatoibiinae), pero anteriormente incluía a otros grupos ahora independientes (Alsodidae, Batrachylidae, Ceratophryidae, Ceuthomantidae, Craugastoridae, Cycloramphidae, Eleutherodactylidae, Hylodidae, Odontophrynidae y Telmatobiidae; Grant et al., 2006). Distribuido en América del Sur, Central y sur de América del Norte (Figura 150). En Argentina hay varios géneros presentes, siendo los más comunes *Leptodactylus* (14 especies; *L. chaquensis* y *L. ocellatus* son utilizadas en la gastronomía regional), *Physalaemus* (9 especies) y *Pleurodema* (10 especies) (Vaira et al., 2012).



Figura 150: Distribución de Leptodactylidae.

**VERTEBRADOS ARGENTINOS: VENGAN A MI NIDO: *LEPTODACTYLUS BUFONIUS***

Los machos de esta especie construyen un nido excavado en el barro, en las cercanías de cuerpos de agua (Pisanó et al., 1993). El nido tiene una cámara incubatriz subterránea, que se comunica al exterior por una abertura superior en la punta de un cono de barro. El macho se ubica en la abertura donde canta atrayendo a la hembra. El amplexo ocurre dentro del nido, donde la pareja deposita entre 300 y 1000 huevos dentro en una matriz de espuma; los nidos son sellados por la hembra (Reading y Jofré, 2003). El desarrollo embrionario continúa hasta cierto punto en el cual las larvas detienen su desarrollo (Pisanó, 1962). Cuando ocurren grandes lluvias, el nido se destapa y las larvas son arrastradas a cuerpos de agua, donde terminan su desarrollo en vida libre.

**HYLODIDAE.**— Tres géneros distribuidos en el sudoeste de Brasil, Uruguay y este de Argentina. En Argentina se encuentran dos especies de *Crossodactylus* (Vaira et al., 2012).

**ARBORANAE**

Este taxón monofilético (creado por Duellman et al., 2016; ver Faivovich et al., 2018 por una posición contraria) comprende a tres grupos de ranas arborícolas (que anteriormente eran consideradas como parte de Hylidae *sensu lato*; Faivovich et al., 2005; Wiens et al., 2010): **Hylidae** (*sensu stricto*, ranas con ventosas), **Pelodryadidae** (ranas arborícolas de Australia y Nueva Guinea), y **Phyllomedusidae** (ranas mono de América del Sur). Aunque el sustento de este taxón es principalmente molecular, entre sus características morfológicas pueden mencionarse la cintura

pectoral arcífera, ocho vértebras presacras, calcaneo y astragalo separados, con elementos intercalares en la base de las falanges terminales que son arqueadas (Duellman et al., 2016).

**HYLIDAE.**— Son ranas arborícolas cosmopolitas (Figura 152), que tienen ventosas en los dedos que sirven para pegarse en superficies verticales; la mayoría saltadores. Pupila elíptica horizontal. Comprende un gran número de especies (más de 700; Frost, 2018) de distribución en toda América, Europa, extremo nortoste de África, Este de Asia.

En Argentina encontramos 33 especies en once géneros, como por ejemplo *Boana* (Figura 151), *Scinax*, *Dendropsophus* y *Pseudis*. *Pseudis paradoxus* es notable porque los adultos son principalmente acuáticos (en lugar de arborícolas) y porque su renacuajo puede llegar a ser más grande que el adulto (llega a medir más de 25 cm de largo y se metamorfosea en un adulto que no pasa de 12 cm). Anteriormente se consideraba que *Pseudis* y *Lysapsus* pertenecían a un grupo independiente (Pseudidae), pero actualmente se han sinonimizado ambos géneros y se asignan a Hylidae (Hass, 2003; Faivovich et al., 2005; Aguiar et al., 2007; Duellman, 2016). *Boana punctata*, una rana que se distribuye por toda América del Sur, y en Argentina a lo largo de los ríos Paraguay y Paraná, es uno de los pocos vertebrados terrestres que es fluorescente (sólo se conocía fluorescencia en loros; Hausmann et al., 2003), gracias a un compuesto único en el reino animal (Taboada et al., 2017a); pese a ser una condición aparentemente rara, la fluorescencia se ha encontrado también en la rana brasilera *Boana atlántica* (Taboada et al., 2017b). Recientemente se ha propuesto que el género *Hypsiboas* debería denominarse *Boana* (Dobois, 2017), lo que ha sido adoptado por Frost (2017) en su sitio web.

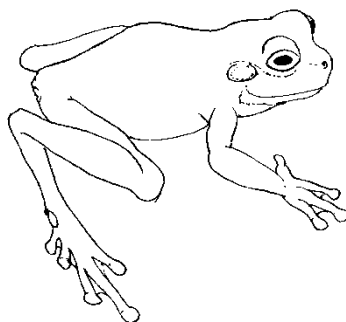


Figura 151: *Boana* (Modificado de Duellman, 1970).

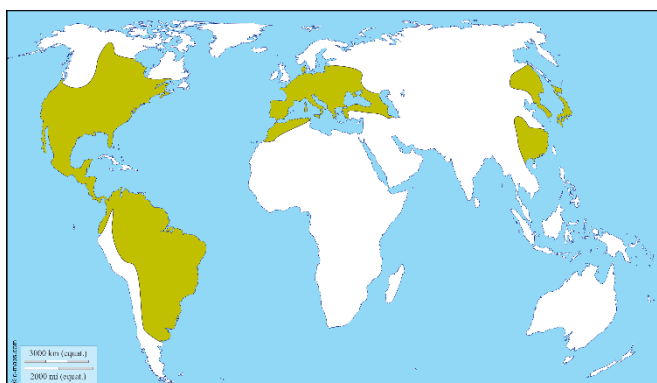


Figura 152: Distribución de Hylidae.

**PHYLLOMEDUSIDAE.**— Ranas arborícolas caminadoras, exclusivamente neotropicales, con pupila elíptica vertical, sin ventosas en los dedos, con pulgar oponible que les permite agarrarse de las ramas, entre otros caracteres. Los huevos son puestos fuera del agua (en grietas de rocas, ramas, hojas abiertas, o en nidos de hojas cuidadosamente dobladas), pero los renacuajos completan su desarrollo en agua (Faivovich et al., 2009). Algunas especies de *Agalychnis* y *Cruziohyla* pueden planear gracias a palmaduras en las patas. Piel de algunas especies recubiertas por cera

que evita la pérdida de agua; las *Phyllomedusa* excretan nitrógeno en forma de ácido úrico (en lugar de amoníaco o urea como el resto de los anfibios) (Faivovich et al., 2009). Se distribuyen desde México hasta Argentina (Figura 153); en Argentina encontramos tres especies del género *Phyllomedusa* (Monachesi et al., 2016) y una de *Pithecopus*, principalmente en el Chaco y Yungas (Vaira et al., 2012).



Figura 153: Distribución de Phyllomedusidae.

**HEMIPHRACTIDAE.**— Se caracterizan por transportar los huevos y renacuajos en la espalda, ya sea expuestos o dentro de una bolsa dorsal de piel. Algunos con desarrollo directo. Se distribuyen desde Costa Rica y por América del Sur en las laderas orientales de los Andes y la mata atlántica (Figura 154). Hay tres grandes grupos de especies, a veces clasificados como clados independientes: Amphignathodontidae (*Flectonotus*, *Gastrotheca*), Cryptobatrachidae (*Cryptobatrachus*, *Stefania*), y Hemiphractidae (*Hemiphractus*). En Argentina solo hay tres especies de *Gastrotheca*, todas en las Yungas del noroeste.

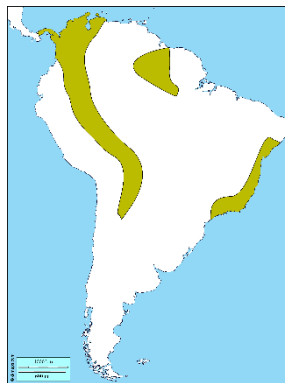


Figura 154: Distribución de Hemiphractidae.

**AROMOBATIDAE.**— Grupo neotropical, hermano de Dendrobatidae pero no son venenosas (Grant et al., 2006). Transportan a los renacuajos en la espalda.

**DENDROBATIDAE.**— Ranas de colores vivos (aposemáticos; Summers y Clough, 2001) y proverbial toxicidad (máxima en *Phyllobates terribilis*). Cintura pectoral firmisterna. Amplexo cefálico. Dedos recubiertos dorsalmente por un par de escudos dérmicos.

Las secreciones de la piel pueden llegar a ser altamente venenosas ya que contienen gran cantidad de alcaloides (más de 450), como la batracotoxina (una de las toxinas más potentes conocidas) o la epibatidina (analgésico 200 veces más potente que la morfina). Conocidas como ranas dardo-venenosas, por el uso que le daban los pueblos originarios para envenenar sus flechas. Las ranas no producen estas toxinas, sino que son capaces de acumularlas selectivamente

a partir de insectos de la dieta (Dumbacher et al., 2004; Darst et al., 2005) (por esa razón, cuando son mantenidas en cautividad con dietas estándares, pierden la toxicidad). Las ranas Aromobatidae (grupo hermano de Dendrobatidae) no tienen la capacidad de acumular alcaloides (Grant et al., 2006).

Se distribuyen desde Nicaragua hasta Bolivia y el sudeste de Brasil, con una alta diversidad en el norte de América del Sur (Figura 155). La filogenia de este grupo (y de su grupo hermano Aromobatidae) fue estudiada en detalle por Grant et al. (2006; 2017). Hay cerca de 250 especies, ninguna de ellas en Argentina.



Figura 155: Distribución de Dendrobatidae.

#### UNA FARMACIA EN LA PIEL DE LOS SAPOS

Los anfibios han sido utilizados por la medicina de muchas culturas para el tratamiento de diversas enfermedades. Las secreciones de la piel de *Phylllobates* es utilizada para envenenar las flechas por pueblos originales de la amazonía. Ahora se conoce que este uso tradicional está relacionado con la gran variedad de compuestos bioactivos, provenientes de las glándulas mucosas y granulosas de la piel, como aminas, péptidos, proteínas, esteroides y alcaloides. Algunos de los alcaloides no son producidos por el animal, sino que son secuestrados (acumulados) provenientes de artrópodos de su dieta (hormigas, escarabajos, milpiés, etc.), o de organismos simbioses. Particularmente, Bufonidae (Rodríguez et al., 2017) y Dendrobatidae (Grant et al., 2006) han sido estudiadas en profundidad, pero las sustancias bioactivas se encuentran en todas las ranas. La utilidad de estas sustancias para los anfibios puede ser antipredatoria, pero también antibiótica para evitar la proliferación de hongos y bacterias en la húmeda piel de los anfibios. Compuestos obtenidos de la piel de anfibios han demostrado tener propiedades antimicrobianas, insecticidas, anticancerígenas, reguladoras de la presión arterial, antivirales, anestésicas, antiparasitarias, antiinflamatorias (Wu y Lai, 2015; Rodríguez et al., 2017), así como alucinógenas y tóxicas; se las estudia para el tratamiento del Alzheimer, cáncer, Parkinson, etc. En Argentina se están estudiando particularmente los compuestos de la piel de *Phyllomedusa* (Gebhard et al., 2004), *Melanophryniscus* (Garrafo et al., 2012; Hantak et al., 2013) e *Hypsiboas*.

**CYCLORAMPHIDAE.**— Grupo exclusivamente del sudeste de Brasil. Compuesta por tres géneros, *Cycloramphus*, *Thoropa* y *Zachaenus* (Pyron y Wiens, 2011).



**CERATOPHRYIDAE.**— Grupo exclusivamente de América del Sur, que incluye a los verdaderos escuerzos, que tienen cabezas anchas y bocas muy grandes. Son fosoriales, activos solamente durante la estación lluviosa; durante las sequías se entierran formando un cocón de capas de piel. Con escudos dérmicos dorsales (Quinzio y Fabrezi, 2012). Algunas especies octoploides. La filogenia del grupo fue estudiada por Faivovich et al. (2011). En Argentina están representados los tres géneros: *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus* y *Chacophrys*. Los escuerzos del género *Ceratophrys* son altamente carnívoros, con un comportamiento agresivo notorio; inclusive las larvas son predatoras de otros vertebrados y tienen un corto periodo de desarrollo (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011; Fabrezi y Cruz, 2014).



Figura 156: Distribución de Ceratophryidae.

**BUFONIDAE.**— Grupo de sapos presentes en todos los continentes excepto Australia y Antártida, altamente diversificado (con alrededor de 600 especies; Frost, 2018). Músculo depresor de la mandíbula insertado en otoccipital y escamosal; cintura pectoral arcífera, con elemento prezonal típicamente ausente; falanges terminales simples; intercalares ausentes; dientes totalmente ausentes; machos con órgano de Bidder, que es un ovario rudimentario que se desarrolla en la parte anterior de los testículos de los machos (Piprek et al., 2014), que produce estradiol (Scaia et al., 2013), ausente en algunas especies de *Melanophryniscus*, *Truebella* y *Nectotophrynoides* (Piprek et al., 2014); diapósis sacras expandidas. En general, la piel es seca y granulosa, con glándulas parotoideas que secretan numerosos alcaloides, denominados generalmente como bufotoxina. La mayoría de las especies son terrestres y caminadoras más que saltadoras. La mayoría depositan los huevos en cordones gelatinosos en el agua.

El origen del grupo se ha determinado en América del Sur, en el Cretácico superior (Pramuk, 2006; Pramuk et al., 2008), y desde allí se ha distribuido por el resto del mundo (Figura 157). En Australia fueron introducidos en 1935 y actualmente son plaga (Phillips et al., 2007; Greenlees et al., 2007).

El género *Bufo* tradicionalmente contenía casi todas las especies del grupo; sin embargo, actualmente se dividió este enorme grupo de especies en 51 nuevos géneros (Frost, 2018). Es de esperar que cuando se estudie más a fondo este grupo, ocurran numerosos cambios taxonómicos (como los de Pramuk et al., 2007; 2008). En Argentina hay 17 especies del género *Rhinella* (anteriormente clasificados como *Bufo*; ejemplos: *Rhinella arenarum*, el sapo común; *R. spinulosa*, *R. schneideri*, el rococo; entre otras), 11 de *Melanophryniscus* y una de *Nannophryne* (Frost, 2018).

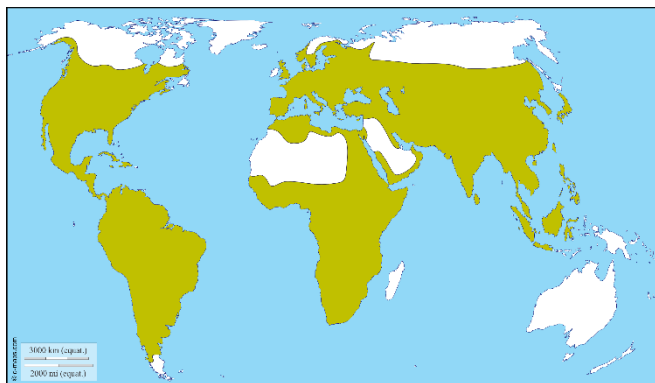


Figura 157: Distribución de Bufonidae.

**ALSODIDAE.**— Grupo endémico de la Patagonia argentina y sur de Chile, con dos géneros: *Alsodes* y *Eusophus* (Blotto et al., 2012) (algunos incluyen a *Limnomedusa* en este grupo, que es propia del sur de Brasil y noreste de Argentina).

**BATRACHYLIDAE.**— Grupo endémico de la Patagonia argentina y sur de Chile, con cuatro géneros. Posiblemente relacionados con Rhinodermatidae (Pyron y Wiens, 2011).

#### VERTEBRADOS ARGENTINOS: HOUSSAY Y *RHINELLA ARENARUM*

Los anfibios, particularmente los anuros, son usados en muchos laboratorios del mundo como animal modelo de experimentación para numerosos campos: fisiología, embriología, toxicología, etc. Son relativamente fáciles de criar en laboratorio, ponen numerosos huevos sin cáscara, tienen gran sensibilidad de larvas y adultos a cambios en el medioambiente. Desde la década de 1930, el anfibio utilizado como modelo en casi todo el mundo fue *Xenopus laevis* por su facilidad de cría en cautiverio. Sin embargo, el premio Nóbel argentino Bernardo Houssay eligió una especie autóctona para sus estudios en fisiología: *Bufo arenarum* (actualmente *Rhinella arenarum*). Este modelo animal permitió el estudio de la fisiología de la hipófisis (Houssay, 1936; 1949), en especial en la regulación de la glucosa (Houssay y Anderson, 1949), lo que derivó en el otorgamiento del premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1947. A partir de entonces, el sapo común fue adoptado como animal de laboratorio en Argentina, y fue estudiado desde diferentes puntos de vista, como fisiológico, embriológico, toxicológico, ecológico, como indicador medioambiental, en distintos aspectos de la biología de la reproducción, etc.

#### RANOIDES

Grupo fuertemente sustentado por caracteres moleculares y algunos morfológicos. Cintura escapular firmisterna, es decir con los cartílagos epicoracoides fusionados; sin cuernos epicoracoides (Figura 141). En el muslo el tendón del músculo semitendinoso pasa por debajo del *gracilis*.

Ranoides es la contrapartida de Hyloides, en el sentido que la mayoría de sus grupos son más diversos en el Viejo Mundo (a diferencia de la mayor diversidad en América de Hyloides), y que muchas de sus especies son morfológica y ecológicamente convergentes (vicariantes) con especies americanas de Hyloides. Grupo compuesto por 15 grandes clados, aquí solamente desarrollaremos a los que están presentes en América del Sur (Microhylidae y Ranidae):

**MICROHYLIDAE.**— Grupo extremadamente diverso (más de 650 especies; Frost, 2018). En el muslo, el tendón del músculo *semitendinosus* pasa dorsal al *gracilis*. Larvas de tipo II, caracterizadas por la ausencia de picos y dentículos córneos y por la presencia de un espiráculo anterior, ventral y medio. Tienen el cuerpo macizo, la mayoría son fosoriales y se especializan en comer hormigas y termitas. Hay una gran variedad de tamaños y formas, y representa una diversidad de hábitos (fosoriales, terrestres o arbóreos) y hábitats (desde desiertos a selvas húmedas).

Microhylidae se distribuye en América del Norte y del Sur, sur de África, India, sudeste de Asia y norte de Australia (una distribución típicamente gondwánica, a excepción de Norteamérica, donde podrían haber llegado por dispersión desde Sudamérica) (Figura 158). Se han descrito once subgrupos (Frost, 2018), dos de los cuales, Gastrophryinae y Otophryinae, son exclusivos de América (Van der Meijden et al., 2007; de Sá et al., 2012) y posiblemente monofiléticos (Tu et al., 2018). En Argentina hay dos especies en la región chaqueña, *Dermatonotus muelleri* y *Elachistocleis bicolor*, y una en las Yungas, *E. skotogaster* (Lavilla et al., 2003).

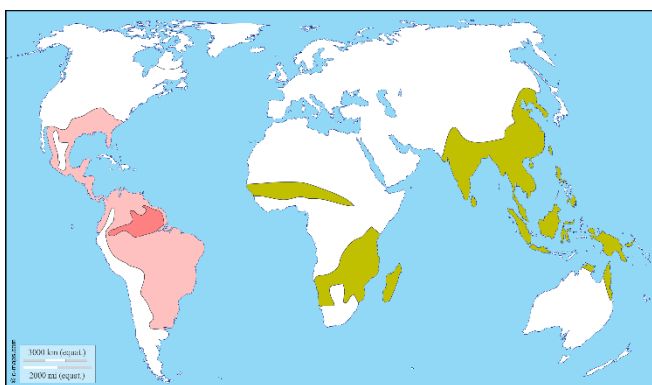


Figura 158: Distribución de Microhylidae (basada en Tu et al., 2018). En rosa claro la distribución de Gastrophryinae y en rosa oscuro la de Otophryinae.

**RANIDAE.**— Tienen cintura firmisterna y vértebras procelas. La mayoría presenta amplexo axilar. Tienen miembros posteriores potentes para el salto, con palmaduras en las patas (ya que son altamente acuáticas) Se distribuye en Europa, Asia, África, norte de Australia, América del Norte y llegan al norte de América del Sur (invasores recientes) (Figura 159). El concepto de este grupo ha ido restringiéndose a medida que se detectaban grupos monofiléticos independientes; especies que alguna vez fueron consideradas en este agrupamiento se asignan actualmente a Arthroleptidae, Dicoglossidae, Hyperoliidae, Mantellidae, Nyctibatrachidae, Petropedetidae, Phrynobatrachidae, Ptychadenidae, Pyxicephalidae, y Rhacophoridae, que para algunos autores conforman un grupo monofilético dentro de Ranoides, Natatanura (Bocxlaer et al., 2006; Roelants et al., 2007). De las más de 700 especies que tradicionalmente contenía este grupo, actualmente sólo comprende 315.

Solamente dos especies se encuentran en la parte norte de América del Sur (llegando tan al sur como Bolivia): *Lithobates palmipes* y *L. vaillanti*. En el mismo género se encuentra la Rana Toro (*Lithobates catesbeianus*), oriunda de América del Norte, que se cría artificialmente para gastronomía y fue exportada a muchas otras partes del mundo. En Argentina ya se han informado poblaciones ferales (asilvestradas) de *Lithobates catesbeianus* en San Juan (Sanabria et al., 2005), Misiones (Pereyra et al., 2006), Buenos Aires (Barraso et al., 2007) y Córdoba (Akmentis et al., 2009). Estas poblaciones posiblemente provienen de escapes de criaderos; el gran peligro para la ecología local es que, por su gran capacidad reproductiva, adaptabilidad, voracidad y ausencia de predadores naturales, esta especie puede causar un enorme impacto en detrimento de la ecología local.

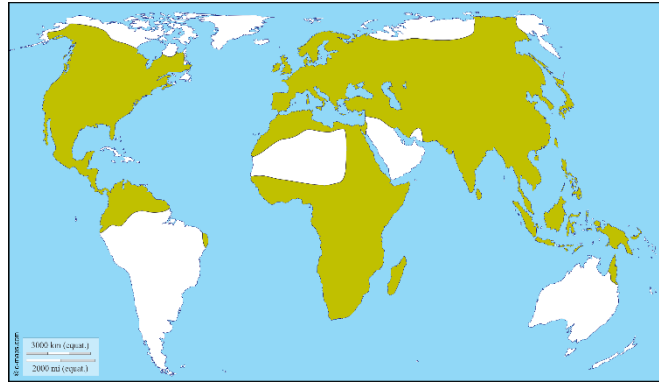


Figura 159: Distribución de Ranidae.

#### RESUMEN

- Hay más de 7600 especies en tres grandes grupos: Gymnophiona (cecidias), Urodela (salamandras) y Anura (ranas y sapos). Se distribuyen en todo el mundo excepto Antártida.
- Tienen especializaciones en el sistema auditivo, son de ciclo de vida complejo con larva generalmente acuática, y tienen respiración pulmonar y cutánea, piel con numerosas glándulas, etc.
- Las cecilias no tienen miembros, tienen el tegumento del cuerpo anillado, y el cráneo está adaptado para un modo de vida cavador; tienen caracteres únicos entre los anfibios, como un tentáculo sensitivo en la cabeza y un órgano copulador intromitente. Muchas especies tienen cuidado parental de las crías.
- Las salamandras tienen miembros de igual tamaño y cola bien desarrollada. Se distribuyen principalmente en el hemisferio norte, pero un grupo (Plethodontidae) ha invadido América del Sur. Tienen espermatóforos; las larvas, generalmente acuáticas, son superficialmente similares a los adultos. Muchas especies son pedomórficas.
- Los anuros están adaptados a la locomoción saltatoria y los adultos no tienen cola. El origen del grupo es gondwánico, pero actualmente son cosmopolitas. Es notable la gran cantidad de estrategias reproductivas que tienen los anuros. Las larvas (renacuajos) son notoriamente diferentes de los adultos y tienen una profunda metamorfosis; hay muchas especies con desarrollo directo.

#### SISTEMÁTICA

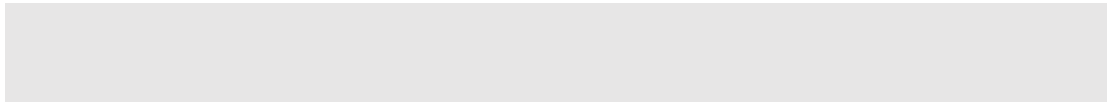
Amphibia  
 Gymnophiona  
 Urodela  
 Cryptobranchoidea  
 Salamandroidea  
 Anura  
 Neobatrachia  
 Hyloidea  
 Ranoidea

## Literatura recomendada

- Heatwole, H. (Ed.). 1994 – 2015. Amphibian biology. Volumen 1-14.
- Hutchins, M.; Duellman, W. E.; Schlager, N. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 6, Amphibians. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Pough, H. F.; Andrews, R. M.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D.; Brandley, M. C. 2017. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer Associates.
- Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2013. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press.
- Wells, K. D. 2010. The ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press.

## Links de interés

- [Amphibian Species of the World](#) – Base de datos muy bien actualizada de la taxonomía de todo el grupo.
- [AmphibiaWeb](#) – Sitio con información sobre declinación, historia natural, conservación y taxonomía de anfibios.
- [Froglog](#) – Revista digital sobre conservación de anfibios de la The Amphibian Survival Alliance.
- [Amphibian in the Tree of Life](#) – El árbol de la vida (Tree of life) referido a Anfibios.
- [Wikipedia: Anfibios](#)– Sitio Wiki sobre anfibios.
- [Asociación Herpetológica Argentina](#) – Sitio oficial de la Asociación.
- [Cuadernos de Herpetología](#) – Revista argentina de herpetología, la más antigua de América del Sur.
- [South American Journal of Herpetology](#) – Revista periódica de Herpetología.



# Reproducción y desarrollo en anuros argentinos

**Esteban O. Lavilla**

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

A pesar de ser uno de los grupos más reducidos de vertebrados (algo menos de 7000 especies informadas a escala mundial), los anuros presentan la mayor diversidad de modos de reproducción y desarrollo en el Reino Animal. Además, son los vertebrados más “avanzados” que conservan larvas de vida libre. La existencia de ciclos de vida complejos genera, en muchos casos, una “ontogenia expuesta”, lo que permite realizar estudios holomorfológicos que son difíciles o imposibles de llevar a cabo en otros tetrápodos.

Entre los anuros que habitan en la República Argentina (más de 150 especies), se han registrado hasta el momento 16 modos de reproducción y desarrollo (algunos con más de una variante) (Lavilla y Rougès, 1992), y nos ocuparemos de ellos brevemente. Desde la madurez sexual de una pareja hasta la madurez sexual de su primera descendencia se suceden una serie de etapas, que pueden resumirse en el modelo de la Figura 160.

La migración pre-reproductiva es la primera manifestación externa del comienzo de la estación reproductora y normalmente es emprendida primero por los machos. Puede ser realizada de manera individual o en grupos, y va desde el lugar de hibernación hasta el sitio de canto, que es especie-específico. Llegados al sitio de canto se forman los coros, que son un conjunto de machos pertenecientes a la misma especie que pueden cantar siguiendo una secuencia organizada o hacerlo aleatoriamente, dependiendo de los grupos. El canto es crucial en la reproducción de anuros dado que es el único elemento del que disponen para el reconocimiento de parejas, al menos en nuestra fauna. Atraída la hembra por el canto de un macho coespecífico, éste salta sobre ella y se produce el abrazo sexual o amplexo, y en estas condiciones la pareja se dirige al sitio de oviposición, que puede ser coincidente o no con el sitio de canto. Llegados al sitio de reproducción se produce la puesta de huevos, uno de los puntos centrales de este análisis. Finalmente, los ejemplares que ya se han reproducido se alejan de las áreas de oviposición; esto es la llamada disgregación postreproductiva y no sabemos con certeza qué ocurre con ellos hasta el comienzo de la próxima estación de reproducción. La nueva generación ha de pasar por diversas etapas, y un ciclo reproductor que incluya huevos, embriones, larvas y juveniles es considerado típico, aunque veremos más adelante que existen numerosas variaciones al esquema general.

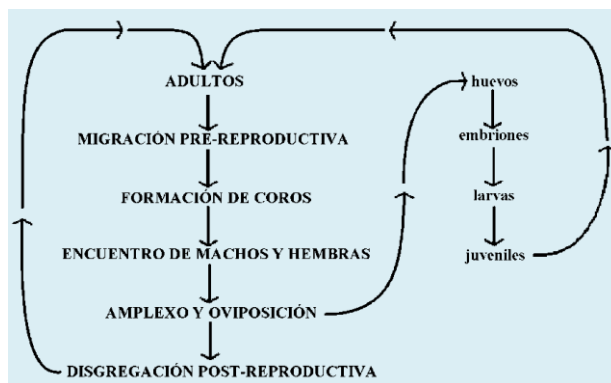


Figura 160: Ciclo reproductivo tipo en anuros.

Nuestro conocimiento de gran parte de este ciclo reproductor es limitado, y de la mayoría de las etapas que lo integran tenemos datos aislados, casi anecdóticos, y para un número restringido de especies. Es por eso que el presente ensayo de caracterización de los modos de reproducción y desarrollo de anuros argentinos está basado en la integración de sólo seis variables, sobre las que disponemos de mayor información. Ellas son:

- 1 - El tipo de amplexo
- 2 - Los ambientes de oviposición
- 3 - Los modos de oviposición
- 4 - Las características del desarrollo embrionario y la eclosión
- 5 - La existencia de larvas típicas, modificadas o la supresión del estado larval y
- 6 - La existencia o no de cuidado parental.

La integración final de estas variables se realizará basándose en el esquema taxonómico generalmente aceptado para la batracofauna argentina.

### MODOS DE AMPLEJO

Con el amplexo se produce la unión efectiva del macho con la hembra, y en nuestra fauna hemos detectado:

- a) Amplexo lumbar, registrado para algunas especies de *Batrachyla*.
- b) Amplexo fugaz en *Rhinoderma darwinii*, en el que machos y hembras se colocan cloaca contra cloaca y allí se produce la oviposición y fertilización.
- c) Amplexo axilar con adhesión del macho a la hembra en *Elachistocleis bicolor*, y
- d) Amplexo axilar para las demás especies. Es casi innecesario aclarar que este último modo, compartido por más de 140 especies en nuestra fauna es un concepto demasiado amplio, en el que sabemos que existen variaciones, aunque todavía no están cuantificadas.

### AMBIENTES Y MODOS DE OVIPOSICIÓN

En principio, es posible delimitar dos ambientes generales de oviposición: agua y no-agua, pero en ambos macroambientes las puestas son colocadas en diversos hábitats (Tabla 5).

Cada especie tiene un modo fijo de oviposición, aparentemente establecido genéticamente, y hasta el momento no existen datos que nos permitan suponer la existencia de alguna plasticidad en este sentido. Pero esto es sólo parte de la historia. Conocemos o intuimos mucha información que aún no ha sido cuantificada, y sería muy valioso profundizar algunos otros aspectos. Por ejemplo:

- a - La gran variedad de comportamientos específicos por parte de las parejas en amplexo. Tengamos en cuenta que con frecuencia el sitio de canto (lugar donde se produce el amplexo) y el sitio de reproducción no son coincidentes, por lo que la pareja debe desplazarse. Por otra parte, el comportamiento en una especie que pone huevos individuales en el agua no es el mismo que el de aquella que los pone en una masa de espuma ni en un nido construido con hojas.

b - Las diferencias estructurales y fisiológicas en las vías genitales de hembras de diversas especies.

c - Las diferentes propiedades tanto físicas como químicas de las membranas de los huevos y la ganga relacionada. En este sentido cabe recordar que el hecho que un huevo flote o se hunda, mantenga su independencia o forme parte de un conjunto colectivo (cordón o masa gelatinosa, masa de espuma, etc.), se adhiera a objetos o no, y demás propiedades, se debe fundamentalmente a las características fisicoquímicas de las membranas.

d - Las características fisiológicas de los huevos de diferentes especies, sobre todo las relacionadas con procesos de intercambio gaseoso. El hecho que existan huevos capaces de desarrollarse en el seno del agua y en ambientes prácticamente anóxicos, y otros que si se sumergen mueren por asfixia sirven para apoyar esta afirmación.

e - Finalmente, la simple morfología de los huevos no ha sido formalmente descripta, aunque conocemos la existencia de mucha variabilidad estructural.

I - HUEVOS EN EL AGUA	II - HUEVOS FUERA DEL AGUA
A - En el seno del agua	A - En tierra
1 - Individuales	1 - Individuales
a - en el fondo	2 - En masa de espuma
b - adheridos a objetos sumergidos	
2 - En masa gelatinosa	B - En hojas de árboles
a - en el fondo	1 - Sobre la lámina
b - adheridos a objetos sumergidos	2 - En nidos
3 - En cordones gelatinosos	
B - En la película superficial	C - En bolsa incubatriz de la hembra
1 - En monocapa	
2 - En masa gelatinosa	
3 - En masa de espuma	

**Tabla 5: Modo de oviposición de anuros**

### DESARROLLO EMBRIONARIO Y ECLOSIÓN

Para este análisis restringimos el concepto de embrión a aquella porción de la ontogenia que se lleva a cabo dentro de las membranas del huevo y se extiende desde el primer clivaje hasta la eclosión. Normalmente, el lugar donde se produce el desarrollo embrionario y la eclosión están determinados por el ambiente de puesta, aunque aquí también existen excepciones. Hemos considerado dos estados para este carácter, según la eclosión se lleva a cabo en ambientes similares o diferentes al de la puesta. Aquí también son más las preguntas que se abren que las que estamos en condiciones de responder. Un conjunto de datos aislados nos permite inferir la existencia de variaciones notables en aspectos relacionados con:

a - Los diversos modos de clivaje.

b - Los mecanismos de eclosión.

c - Los caracteres morfológicos y fisiológicos del organismo en el momento de la eclosión, y

d - La existencia de cambios ambientales para facilitar la eclosión.

### ESTADO LARVAL Y DESARROLLO DIRECTO

Todos los anuros conocidos presentan un estadio embrionario en el sentido que hemos dado aquí a este término, es decir, un período de vida intracapsular. Al eclosionar se pueden dar al menos tres situaciones:

a - El surgimiento de una larva exotrófica que se desarrolla en el agua,



b - El surgimiento de una larva endotrófica que se desarrolla en el agua o en situaciones peculiares, y

c - El surgimiento de un juvenil, que es una réplica a escala de los adultos.

Las larvas exotróficas son individuos de vida libre, que se desarrollan en el agua y obtienen sus nutrientes del ambiente circundante. Las larvas endotróficas son individuos que muestran una diversidad más o menos amplia en cuanto a modos de vida y ambientes de desarrollo, pero que tienen en común el hecho de no alimentarse activamente, dado que obtienen sus nutrientes de reservas de vitelo.

Finalmente, los embriones de desarrollo directo son aquellos en los que todo el desarrollo se lleva a cabo en el interior de las membranas del huevo, y en la eclosión surge un juvenil que es una réplica a escala de los adultos respectivos.

### EL CUIDADO PARENTAL

El cuidado parental es otro de los grandes temas no analizados con profundidad con relación a la biología de la reproducción de anuros. A la definición amplia de cuidado parental, que entiende por esto cualquier acción llevada a cabo por los progenitores para incrementar el éxito en la supervivencia de la progenie, se la ha restringido con frecuencia a las acciones del macho, la hembra o de ambos luego de la oviposición. De acuerdo con los postulados clásicos, en este análisis he limitado su aplicación al concepto restringido.

### LA INTEGRACIÓN DE LOS RESULTADOS

Basándose en las seis variables comentadas se pueden definir los siguientes modos de reproducción y desarrollo de los anuros argentinos (ver Lavilla y Rougès, 1992, y literatura contenida allí):

#### A - HUEVOS PUESTOS EN EL AGUA

**Modo 1:** Los huevos son puestos individualmente, en el fondo del cuerpo de agua; el desarrollo larval y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. De acuerdo con características larvales se pueden reconocer dos categorías:

a - Formas con larvas exotróficas: Se verifica en *Atelognathus*, *Ceratophrys*, *Chacophrys*, *Lepidobatrachus*, *Odontophrynus* y *Limnomedusa*.

b - Formas con larvas endotróficas: Se verifica en *Eupsophus*. El ciclo completo se lleva a cabo en pequeños reservorios de agua en turberas, generalmente cubiertos por musgos.

**Modo 2:** Los huevos son puestos individualmente, adheridos a la vegetación sumergida; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en *Pseudis*.

**Modo 3:** Los huevos son puestos formando una capa continua en la superficie del agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se reconocen dos categorías, según exista o no cuidado parental:

a - Sin cuidado parental: Se verifica en *Trachycephalus*, *Elachistocleis* y *Dermatonotus*. En el caso de *Elachistocleis* se ha informado anexo adherente.

b - Con cuidado parental: Se verifica en *Boana faber*. En este caso, al ingresar en la estación reproductora los machos construyen una "represa" circular, poco profunda, en los márgenes de los cuerpos de agua; el agua (intersticial o de lluvia) llena esta cavidad, y allí se produce la puesta. Los machos permanecen en las proximidades protegiendo el nido de predadores eventuales y, en caso que la capa de huevos se sumerja, los lleva nuevamente a superficie. Luego de la eclosión y por inundación del reservorio, las larvas pasan al cuerpo de agua mayor.

**Modo 4:** Los huevos son puestos formando una masa globosa que flota en la superficie del agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en algunas especies de *Dendropsophus* y *Boana*.

**Modo 5:** Los huevos son puestos formando una masa que se deposita en el fondo del cuerpo de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en algunos *Melanophryniscus*.

**Modo 6:** Los huevos son puestos formando una masa globosa que se adhiere a objetos sumergidos; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en *Scinax*, *Pseudopaludicola*, en algunas especies de *Melanophryniscus* y *Pleurodema* (masa adherida a vegetación sumergida), en algunas especies de *Boana* y *Dendropsophus* (masa adherida a vegetación semi-sumergida) y en *Alsodes* y *Telmatobius* (masa adherida a piedras).

**Modo 7:** Los huevos son puestos incluidos en cordones gelatinosos que se depositan en el fondo del cuerpo de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Los cordones gelatinosos que revisten los huevos son producto de secreciones de la región posterior del oviducto. Se verifica en *Boana* y *Dendropsophus* y algunas especies de *Pleurodema*.

**Modo 8:** Los huevos son depositados en una masa de espuma que flota en la superficie del agua; el desarrollo embrionario, la eclosión y en algunos casos los primeros estadios de la etapa larval se llevan a cabo en el nido. Presentan larva típica. El nido de espuma se forma por la secreción de sustancias albuminosas producidas por la región posterior del oviducto, que es batida con los miembros posteriores por el macho o por ambos miembros de la pareja durante el amplexo; a medida que se produce la espuma, se van incluyendo en ella a los huevos, que de este modo pierden contacto directo con el agua. Se reconocen dos categorías, según exista o no cuidado parental:

a - Sin cuidado parental: *Physalaemus* y algunas especies de *Leptodactylus* y *Pleurodema*.

b - Con cuidado parental: Vaz-Ferreira y Gehrau (1975) informaron cuidado parental en *Leptodactylus ocellatus*, y algunas observaciones aisladas sugieren que lo mismo ocurre en *Leptodactylus chaquensis*. El nido de espuma, de forma globosa, presenta un orificio central donde se ubica la hembra, que protege la puesta atacando a predadores potenciales; una vez producida la eclosión, las larvas forman un cardumen que es cuidado por la madre hasta el fin de la metamorfosis.

#### B - HUEVOS PUESTOS FUERA DEL AGUA

**Modo 9:** Los huevos son colocados directamente en tierra, asociados con las raíces de la vegetación y en las proximidades de los cuerpos de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión pueden llevarse a cabo en tierra o en el agua, dependiendo de si las lluvias han arrastrado o no a la puesta hacia cuerpos de agua mayores. Existe larva típica. Se verifica en *Batrachyla* e *Hylorina*.

**Modo 10:** Los huevos, escasos en número, proporcionalmente grandes y con abundante vitelo, son puestos directamente en tierra en lugares húmedos y protegidos; el desarrollo embrionario se verifica en el mismo ambiente y en el momento de la eclosión surge una larva modificada, terrestre y poco móvil, que permanece en el lugar de la puesta. Se verifica en *Adenomera*, aunque las poblaciones argentinas de este género no han sido estudiadas en este sentido.

**Modo 11:** Los huevos, escasos en número, proporcionalmente grandes y con abundante vitelo, son puestos directamente en tierra en lugares húmedos y protegidos; presentan desarrollo directo que se completa en el mismo ambiente de puesta. Se verifica en *Oreobates* e *Ischnocnema*.

**Modo 12:** Los huevos son colocados directamente en tierra, y el macho permanece en las proximidades del lugar de puesta; las primeras etapas del desarrollo embrionario se llevan a cabo en el mismo ambiente, pero en el momento en que los embriones presentan respuesta muscular el macho los ingiere, y pasan a ubicarse en el saco vocal, donde se produce la eclosión y el desarrollo larval hasta completar la metamorfosis. Finalizada ésta, el macho regurgita individuos juveniles. Existe una larva modificada, y aunque se ha informado la existencia de un sistema de intercambio pasivo de elementos entre la larva y el saco vocal, en este caso transformado en una cámara incubatriz (Goicoechea et al., 1986), el principal elemento para la nutrición es el vitelo contenido en el intestino larval. Se verifica en *Rhinoderma*.

**Modo 13:** Los huevos son colocados en nidos de espuma en tierra, en depresiones, grietas o estructuras especialmente construidas con barro y, por lo general, se ubican en áreas anegadizas o en las proximidades de cuerpos de agua. El desarrollo embrionario, la eclosión y las primeras etapas del desarrollo larval pueden llevarse a cabo en el lugar de puesta o en el agua, dependiendo del momento en que las lluvias inunden el nido o lo arrastren hacia cuerpos de agua mayores. Existe una larva típica. Se verifica en las especies de *Leptodactylus* del grupo *fuscus*.

**Modo 14:** Los huevos son colocados en masa, adheridos al envés de hojas de árboles que cuelgan sobre cuerpos de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se producen en el mismo ambiente, y en algún momento posterior a ésta las larvas caen al agua. Existe larva típica. Se verifica en *Vitreorana*. Aunque la biología reproductora de la única especie de este género registrada para Argentina es aún desconocida, se puede predecir un modo de oviposición y desarrollo como el señalado, común a las restantes especies del género. En este grupo se ha informado también cuidado parental de la masa de huevos por parte del macho, quien la defiende activamente de predadores potenciales, especialmente insectos.

**Modo 15:** Los huevos son colocados en árboles, en nidos construidos con hojas que cuelgan sobre cuerpos de agua. La forma del nido parece depender de las características del árbol, y es así que pueden estar construidos con una sola hoja grande, que se pliega aproximadamente por la nervadura central, o por numerosas hojas pequeñas; en cualquier caso, la o las hojas son aglutinadas por secreciones adhesivas del oviducto. Junto con los huevos (reconocibles por su color blanco cremoso) se depositan pequeñas esferas transparentes que mantienen la humedad del nido y aportarían nutrientes a los embriones en desarrollo (Pucci Alcaide et al., 2011), y se ha visto que la extracción de estas esferas ha resultado en la muerte de los embriones (Pyburn, 1980). El desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en ese ambiente, y en algún momento posterior a ella las larvas caen, por movimientos activos, al cuerpo de agua. Existe una larva típica. Se verifica en *Phyllomedusa* y *Pithecopus*.

**Modo 16:** Durante la reproducción los huevos son colocados en una bolsa incubatriz dorsal de la hembra, formada por una especialización del tegumento. El desarrollo embrionario, la eclosión y primeras etapas del desarrollo larval se llevan a cabo en dicha estructura, y se reconocen dos variantes de acuerdo al lugar donde se realiza la metamorfosis:

a - La hembra, de hábitos arborícolas, va al agua y expulsa larvas típicas que completarán su desarrollo en este nuevo ambiente. Se verifica en *Gastrotheca gracilis* y *Gastrotheca chrysosticta*.

b - Todo el desarrollo larval y la metamorfosis se llevan a cabo en el interior de la bolsa incubatriz de la hembra, de la que surgen juveniles. La larva está altamente modificada. Se verifica en *Gastrotheca christiani*.

# Declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos

Esteban O. Lavilla

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Los anfibios están sufriendo, desde mediados de la década de 1980, procesos sostenidos de disminuciones poblacionales y extinciones con una tasa más alta que la de cualquier otro grupo de vertebrados. Estos preocupantes eventos pueden, en muchos casos, ser atribuidos a causas concretas, pero en otros las desapariciones ocurren en forma súbita y sin razones aparentes (aunque quizás estén relacionadas con los actuales procesos de cambio climático y el surgimiento de patologías producidas por infecciones fúngicas, virales y bacterianas). La escala de estas declinaciones es planetaria y la percepción de que cada vez se ven menos anfibios se da en lugares tan distantes como Canadá y Australia. La República Argentina, lamentablemente, no escapa a esta situación y recientemente se ha informado la extinción de dos especies del género *Telmatobius* (*Telmatobius ceiorum* y *T. laticeps*, Barrionuevo y Ponsa, 2008).

Se reconocen como causas de las declinaciones poblacionales y extinciones de anfibios a un conjunto de factores, que incluyen, por mencionar únicamente los que se perciben como más importantes:

- a - La expansión de la frontera agropecuaria
- b - La aparición de enfermedades emergentes
- c - El auge de los desarrollos mineros
- d - Las actividades petroleras
- e - Diversos factores relacionados con el contexto social, y
- f - Factores relacionados con el cambio climático global.

La expansión de la frontera agropecuaria es la causa de mayor impacto, si se tiene en cuenta la rapidez con la que se produce, las superficies en las que se registra y los diversos factores asociados que involucra, incluyendo deforestación y empleo de agroquímicos (fertilizantes, herbicidas y plaguicidas especiales). Dejando de lado a los plaguicidas, esto es, productos tóxicos que matan directamente, analicemos brevemente lo que ocurre con los otros dos tipos de agroquímicos cuyos efectos no siempre quedan claros con relación a los anfibios. El lavado de los fertilizantes por las lluvias acelera los procesos de eutrofización y distrofización de ambientes lénticos y el exceso de algas verdes y azul-verdes reduce el oxígeno disponible, aumenta la concentración de los tóxicos naturales y todo esto resulta en la mortandad masiva de renacuajos. También se ha demostrado que esas colonias de algas sirven de sustrato al desarrollo de diversos tipos de nemátodos que parasitan anfibios y son responsables de deformidades, como la presencia de miembros suplementarios, que acarrear grandes desventajas para su supervivencia. Por su parte, muchas semillas transgénicas, en especial las de soja (el cultivo que ocupa la mayor extensión en Argentina), tienen un gen introducido artificialmente que hace a las plantas inmunes al herbicida de mayor empleo en el mundo, el Glifosato, que es ampliamente publicitado como un elemento de baja toxicidad ambiental. Esto es una falacia con relación a los anfibios, ya que se ha demostrado fehacientemente que tanto el principio activo como los detergentes empleados para vehicularlo interfieren con la respiración de diversos organismos acuáticos, en especial de las larvas de anuros.

Se ha informado de infecciones con el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* en especies de alta montaña del noroeste (*Telmatobius atacamensis* y *T. pisanoi*, Barrionuevo y Mangione, 2006) y de la llanura bonaerense (*Leptodactylus ocellatus*, Herrera et al., 2005), mientras que en *Atelognathus patagonicus* de Neuquén se detectaron tanto el hongo como un virus altamente patógeno, del grupo de *Ranavirus* (Fox et al., 2006). Se pensaba que estas enfermedades fúngicas se restringían a lugares fríos, de latitudes extremas o de alta montaña, dado que los hongos se desarrollan mejor a bajas temperaturas, pero su hallazgo en una rana de Posadas (provincia de Misiones) durante los meses de verano nos da muchas razones para preocuparnos (Arellano et al., en prensa).

La minería tiene también efectos deletéreos múltiples. Las grandes explotaciones en la Cordillera de los Andes se realizan generalmente en minas a cielo abierto, que producen remociones en masa de sólidos, alteran el paisaje, modifican cuencas, agotan acuíferos, contaminan suelo, agua y aire y decenas de efectos directos o indirectos más sobre una fauna especialmente frágil, de poblaciones muy poco numerosas y con un elevado grado de endemismo.

La explotación de hidrocarburos es otro problema que se percibe como grave con relación a los anfibios y los impactos se producen tanto en las áreas de explotación como a lo largo de los oleoductos.

En el contexto social, en Argentina prácticamente no existen comunas o municipios que hayan planificado su evolución, y el desarrollo descontrolado de pueblos y ciudades impacta de manera directa sobre los ambientes naturales. El desarrollo de pueblos y ciudades implica ocupación del espacio físico, fragmentación de hábitats, impermeabilización y contaminación de suelos, contaminación del aire y de aguas superficiales y subterráneas, trasvasamiento de cuencas, drenado y secado de humedales, generación de residuos orgánicos e inorgánicos (sólidos y líquidos), desertificación periurbana, entre otros, y actúan también como importantes centros de dispersión de especies exóticas. Los efectos sobre la biota circundante van desde escalas pequeñas, como los “peladares” chaqueños registrados alrededor de cada casa debido a la extracción de leña, sobrepastoreo, compactación de suelos, y otras causas, hasta muy grandes, con el caso culminante del crecimiento de la ciudad de Buenos Aires; en este último caso el resultado fue la desaparición de tres tipos de bosques y de la sabana de cina cina.

Al pasar mencioné que las ciudades actúan como importantes centros de dispersión de especies exóticas, y ello es válido fundamentalmente para plantas y fauna terrestre. A ese desastre debe sumarse la introducción *ex profeso* de animales en ambientes acuáticos, como la rana toro o los salmónidos en ríos y arroyos de montaña y en lagos patagónicos, entre muchos ejemplos más. Los salmónidos son voraces comedores de crustáceos y, cuando estos se terminan, ingieren larvas y adultos de anfibios, que a su vez se encuentran entre los más raros de América del Sur. Una especie, *Telmatobius atacamensis*, está considerada casi extinguida y otras más, *Somuncuria somuncurensis*, única especie de un género monotípico de Patagonia, se encuentra fuertemente amenazada por esta causa.

La introducción de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*) implica la potencialidad de un desastre de gran magnitud. En el país ya se han escapado de criaderos y se han establecido poblaciones ferales de este anfibio voraz, que se alimenta de pequeños vertebrados (incluyendo especialmente a otras ranas), al menos en Misiones, San Juan, Buenos Aires y en Córdoba.

Otro factor de amenaza lo constituyen los diversos usos que el hombre hace de los anfibios. En los grandes centros urbanos se da, entre los pobladores de mayor poder adquisitivo, la moda del mascotismo. Ranas y sapos, con frecuencia con coloridos y formas exóticas, son animales de compañía ideales: son pequeños, ocupan poco espacio y normalmente no salen de sus terrarios. Aunque existen algunas especies que están siendo criadas en cautiverio para su venta posterior, como los escuerzos del género *Ceratophrys*, la mayoría aún es extraída directamente de la naturaleza. Y al problema de la extracción de fauna nativa se suma el de la introducción de especies exóticas con ese propósito.

Siguen en esta lista de amenazas las alteraciones registradas en los patrones climáticos, resultados indirectos de las actividades industriales. Se trata de cambios locales de variables ambientales, como temperatura, humedad, precipitaciones, entre otras, que actúan de maneras diversas sobre las poblaciones de anfibios, incluyendo (a) cambios en los rangos de distribución de especies, en particular aquellas que viven en gradientes altitudinales restringidos en áreas montañosas debido a cambios en temperatura y precipitaciones; (b) desajustes entre la disponibilidad de agua en el ambiente y el comienzo de la estación reproductora, y (c) la rápida evaporación de cuerpos de agua antes que las larvas hayan completado su metamorfosis, entre muchas otras. Las sequías prolongadas, especialmente las registradas entre 1994 y 1998, parecen estar correlacionadas con la desaparición de dos especies de ranas del género *Telmatobius*.

Otra causa, aunque todavía con resultados un tanto contradictorios, es la acción de los rayos ultravioletas. Es cierto que las radiaciones UV-B se han visto incrementadas por la ampliación del agujero de ozono y que estudios experimentales en diversas regiones del mundo le atribuyen efectos mutagénicos sobre embriones de anfibios, pero experiencias de campo en Patagonia, justo debajo del fatídico agujero, no dieron resultados significativos. Aún más, todavía no existen estudios sobre la capacidad filtradora a los rayos UV de las membranas de los huevos, ni la acción que la turbidez del agua tiene sobre éstos.

Con todo esto actuando de manera sinérgica sobre la fauna, veamos cuál es la situación constatada sobre la batracofauna argentina. Hasta el 31 de agosto de 2017 se habían registrado en el país 175 taxones en dos órdenes. Según los parámetros utilizados por Vaira et al. (2012), adoptados por la Ley de Fauna 22.421/81 y el decreto regulatorio 1055/13), existen 8 taxa *En Peligro*, 11 *Amenazadas*, 32 *Vulnerables*, 21 *Insuficientemente Conocidas* y 103 *No Amenazadas*. Según dicha categorización, en la República Argentina tenemos:

ESPECIES AMENAZADAS: 10. (5,7%)

*Alsodes gargola neuquensis*, *Rhinella achalensis*, *Rhinoderma darwini*, *Telmatobius atacamensis*, *Telmatobius contrerasi*, *Telmatobius hauthali*, *Telmatobius oxycephalus*, *Telmatobius pisanoi*, *Telmatobius schreiteri*, *Telmatobius stephani*.

EN PELIGRO: 8 (4,6%).

*Alsodes pehuenche*, *Atelognathus patagonicus*, *Gastrotheca christiani*, *Gastrotheca chrysosticta*, *Gastrotheca gracilis*, *Pleurodema somuncurensis*, *Telmatobius ceiorum*, *Telmatobius laticeps*.

VULNERABLES: 33 (18,8%).

*Alsodes australis*, *Alsodes gargola gargola*, *Argenteohyla siemersi siemersi*, *Atelognathus nitoi*, *Atelognathus praebasalticus dobeslawi*, *Atelognathus praebasalticus luisi*, *Atelognathus reverberii*, *Atelognathus salai*, *Batrachyla antartandica*, *Batrachyla fitzroya*, *Ceratophrys ornata*, *Eupsophus emiliopugini*, *Hylorina sylvatica*, *Leptodactylus labyrinthicus*, *Leptodactylus laticeps*, *Melanophryniscus aff. montevidensis*, *Melanophryniscus cupreuscapularis*, *Odontophrynus achalensis*, *Oreobates barituensis*, *Oreobates discoidalis*, *Phyllomedusa boliviana*, *Physalaemus henselii*, *Pleurodema kriegi*, *Rhinella arenarum mendocinus*, *Rhinella gallardoi*, *Rhinella rubropunctata*, *Rhinella rumbolli*, *Telmatobius hypselocephalus*, *Telmatobius marmoratus*, *Telmatobius pinguiusculus*, *Telmatobius platycephalus*, *Telmatobius rubigo*, *Telmatobius scrocchii*.

NO AMENAZADOS: 103 (58,9%).

*Aplastodiscus perviridis*, *Argenteohyla siemersi pedersenii*, *Batrachyla leptopus*, *Batrachyla taeniata*, *Boana albopunctatus*, *Boana caingua*, *Boana cordobae*, *Boana curupi*, *Boana faber*, *Boana marianitae*, *Boana pulchellus*, *Boana punctatus rubrolineatus*, *Boana raniceps*, *Boana riojanus*, *Ceratophrys cranwelli*, *Chacophrys pierottii*, *Crossodactylus schmidtii*, *Dendropsophus minutus*, *Dendropsophus nanus*, *Dendropsophus sanborni*, *Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis bicolor*, *Elachistocleis skotogaster*, *Eupsophus calcaratus*, *hysalaemus aff. gracilis*, *Itapotihyla langsdorffii*,

*Lepidobatrachus asper*, *Lepidobatrachus laevis*, *Lepidobatrachus llanensis*, *Leptodactylus bufonius*, *Leptodactylus chaquensis*, *Leptodactylus diptyx*, *Leptodactylus elenae*, *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus gracilis*, *Leptodactylus latinasus*, *Leptodactylus latrans*, *Leptodactylus mystacinus*, *Leptodactylus plaumanni*, *Leptodactylus podicipinus*, *Limnomedusa macroglossa*, *Melanophryniscus atroluteus*, *Melanophryniscus devincenzii*, *Melanophryniscus klappenbachi*, *Melanophryniscus krauczuki*, *Melanophryniscus rubriventris*, *Melanophryniscus stelzneri stelzneri*, *Nannophryne variegata*, *Odontophrynus americanus*, *Odontophrynus barrioi*, *Odontophrynus cordobae*, *Odontophrynus lavillai*, *Odontophrynus occidentalis*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Phyllomedusa tetraploidea*, *Physalaemus albonotatus*, *Physalaemus biligonigerus*, *Physalaemus cuqui*, *Physalaemus cuvieri*, *Physalaemus fernandezae*, *Physalaemus riograndensis*, *Physalaemus santafecinus*, *Pithecopus azureus*, *Pleurodema borellii*, *Pleurodema bufoninum*, *Pleurodema cinereum*, *Pleurodema cordobae*, *Pleurodema guayapae*, *Pleurodema marmoratum*, *Pleurodema nebulosum*, *Pleurodema thaul*, *Pleurodema tucumanum*, *Proceratophrys avelinoi*, *Pseudis limellus*, *Pseudis minutus*, *Pseudis platenensis*, *Pseudopaludicola boliviana*, *Pseudopaludicola falcipes*, *Pseudopaludicola mystacalis*, *Trachycephalus typhonius*, *Rhinella arenarum arenarum*, *Rhinella azarai*, *Rhinella bergi*, *Rhinella dorbignyi*, *Rhinella fernandezae*, *Rhinella icterica*, *Rhinella major*, *Rhinella ornata*, *Rhinella schneideri*, *Rhinella spinulosa papillosa*, *Rhinella spinulosa spinulosa*, *Scinax acuminatus*, *Scinax aromothyella*, *Scinax berthae*, *Scinax fuscomarginatus*, *Scinax fuscovarius*, *Scinax granulatus*, *Scinax nasicus*, *Scinax perereca*, *Scinax similis*, *Scinax squalirostris*, *Scinax uruguayus*, *Trachycephalus dibernardo*, *Alsodes australis*, *Alsodes gargola gargola*, *Argenteohyla siemersi siemersi*, *Atelognathus nitoi*, *Atelognathus praebasalticus dobeslawi*, *Atelognathus praebasalticus luisi*, *Atelognathus reverberii*, *Atelognathus salai*, *Batrachyla antartandica*, *Batrachyla fitzroya*, *Ceratophrys ornata*, *Eupsophus emiliopugini*, *Hylorina sylvatica*, *Leptodactylus labyrinthicus*, *Leptodactylus laticeps*, *Melanophryniscus aff. montevidensis*, *Melanophryniscus cupreuscapularis*, *Odontophrynus achalensis*, *Oreobates barituensis*, *Oreobates discoidalis*, *Phyllomedusa boliviana*, *Physalaemus henselii*, *Pleurodema kriegi*, *Rhinella arenarum mendocinus*, *Rhinella gallardoi*, *Rhinella rubropunctata*, *Rhinella rumbolli*, *Telmatobius hypselocephalus*, *Telmatobius marmoratus*, *Telmatobius pingiculus*, *Telmatobius platycephalus*, *Telmatobius rubigo*, *Telmatobius scrocchii*.

INSUFICIENTEMENTE CONOCIDOS: 21 (12%).

*Alsodes verrucosus*, *Atelognathus praebasalticus agilis*, *Atelognathus praebasalticus praebasalticus*, *Atelognathus solitarius*, *Boana varelae*, *Chaltenobatrachus grandisonae*, *Chthonerpeton indistinctum*, *Crossodactylus dispar*, *Eupsophus vertebralis*, *Ischnocnema henselii*, *Leptodactylus furnarius*, *Luetkenotyphlus brasiliensis*, *Melanophryniscus estebani*, *Melanophryniscus fulvoguttatus*, *Melanophryniscus stelzneri spegazzini*, *Proceratophrys bigibbosa*, *Rhinella bernardo*, *Rhinella gnustae*, *Siphonops annulatus*, *Siphonops paulensis*, *Vitreorana uranoscopa*.

En lo personal tengo algunas fuertes discrepancias con la lista presentada más arriba, en particular con la categorización de las especies pertenecientes al género *Telmatobius*. Pese a lo establecido en la categorización de Vaira et al. (2012), más allá de la inclusión de una nueva especie (*Telmatobius rubigo*) a la lista, la situación no ha cambiado en nada para las restantes poblaciones, por lo que estimo conveniente, por una cuestión de precaución al menos, volver al status presentado en la edición anterior de este libro. Además, fuera de las categorías oficiales, oportunamente propusimos incluir a un grupo de especies “Insuficientemente Conocidos” en la categoría “Atención Especial” (Lavilla et al., 2002), dado que a pesar de estar representadas en colecciones no habían sido registradas nuevamente en por lo menos 30 años. Este conjunto está integrado por siete especies, que representan el 4% del total de los anfibios argentinos, e incluyen a *Crossodactylus dispar*, *Eupsopus vertebralis*, *Boana varelae*, *Luetkenotyphlus brasiliensis*, *Melanophryniscus stelzneri spegazzinii* y *Rhinella gnustae*.

Un hecho muy auspicioso fue que la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación incorporó a la legislación vigente esta categorización, por medio del decreto regulatorio

1055/13. No obstante, la tarea está lejos de haber concluido. Por una parte, casi un quinto de las especies argentinas se encuentra en la categoría “Insuficientemente Conocidos” o “Atención Especial”, donde entran todas aquellas especies sobre la que carecemos de información. Es de suponer que aquí, como en un verdadero cajón de sastre, se incluyen tanto formas no amenazadas como en peligro crítico, y es fundamental que los herpetólogos inviertan tiempo y esfuerzo en tratar de dilucidar su estado.

También, las poblaciones de anfibios, como las de cualquier otro grupo de organismos, son entidades dinámicas y se encuentran en constante cambio. Así como se le atribuye a Heráclito de Éfeso el haber dicho que nadie se baña dos veces en el mismo río, los zoólogos no vemos dos veces la misma población. Esto significa que poblaciones que hoy se consideran saludables mañana pueden estar amenazadas.

Cabe ahora preguntarnos si los anfibios tienen alguna chance y, como es de esperar, no hay respuestas unívocas ni directas a esta pregunta. Desde la esperanza sería fantástico responderla afirmativamente; desde la razón, las incertidumbres son muchas. Si fuéramos empresarios diríamos que la conservación de la naturaleza es una empresa que está en bancarrota, ya que la relación entre los recursos invertidos y los resultados obtenidos es negativa. Seguir transitando los mismos caminos solamente nos llevará a repetir frustraciones, por lo que es imprescindible realizar un cambio radical de perspectivas.

Aunque nos duela, tenemos que tomar conciencia que los biólogos somos imprescindibles, pero adolecemos de graves limitaciones para llevar a cabo esta tarea individualmente. Ya sea por vocación, deformación profesional o simple ignorancia, frecuentemente aislamos los problemas de conservación del complejo contexto social, cultural, político y económico en el que están inmersos nuestros países. Además, generalmente no nos ponemos en el lugar de los políticos y economistas, quienes deberían ser los ejecutores de nuestras propuestas, ignoramos sus razones y los códigos de comunicación son diferentes. Y lo que es más grave aún, partimos de escalas temporales y de necesidades inmediatas diferentes. Mientras nosotros hablamos a escalas generacionales o multigeneracionales, el tiempo de los economistas se termina en el próximo balance, el de los políticos en la siguiente elección y el de muchísima gente a fin de mes. Hay que reconocer, entonces, que enfrentar el problema con herramientas surgidas de la biología jamás será suficiente para disminuir el deterioro ambiental. Para lograr algún resultado favorable los cambios deberán venir de la economía y de los modelos de país que establezcan nuestros políticos.

Debemos considerar también que, sin un esfuerzo de gran magnitud para fortalecer la educación, que abarque a todos los estratos sociales y desde el niño de la escuela pública hasta el presidente de la república, no lograremos absolutamente nada. Estadísticas de UNESCO indican que en América del Sur la inversión en investigación para todas las ramas del saber, no solamente para la biología, ronda en promedio el 0,5% del producto bruto interno, y no me animo a estimar cuál es el porcentaje dedicado a planes de estudio de anfibios..

Otro punto que debe quedarnos claro es que, asociado con el concepto de Biodiversidad, existen enormes intereses gubernamentales, comunitarios y de industrias poderosas, como las farmacéuticas, agroquímicas y alimentarias, y en Argentina debería ser una “política de estado” la preservación y capitalización de esta riqueza. Ligado a esto, resalta el hecho de que hoy las acciones destructivas a las que asistimos no se deben a la falta de desarrollos teóricos y de gestión adecuados. La razón de la pérdida de biodiversidad se debe a la existencia de una serie de políticas nacionales e internacionales interconectadas que permiten o fomentan que ello suceda y que es preciso revertir.

Para concluir, vuelvo a la pregunta inicial: ¿Hay alguna esperanza para los anfibios?

No lo sé. Creo que es nuestro deber intentarlo todo y lo único que debemos prohibirnos es caer en la desesperanza.



# Amniota

(Synapsida + Sauropsida)

## DIAGNOSIS

- Huevo amniota (aparición de amnios y alantoides, Figura 161). Permite la independencia del medio acuático al tener una cavidad amniótica, y la acumulación de los desechos metabólicos en el alantoides. Huevos ricos en vitelo con segmentación meroblástica. Pérdida de un estado larval de vida libre.
- Huevos con cáscara producida por el oviducto, que es porosa y permite la respiración (cáscara coriácea o calcárea; se pierde en grupos vivíparos como mamíferos Theria y en algunos Squamata). Embriones con diente de huevo con el que rompen la cáscara al eclosionar.
- Fecundación interna; machos con órgano intromitente impar (Sanger et al., 2015).
- Piel altamente queratinizada (con  $\alpha$ -queratina), con estrato córneo bien desarrollado por acumulación de capas de células muertas por muerte celular programada (Alibardi, 2003), que produce escamas, pelos y plumas (Wu et al., 2004); con muda del estrato córneo, por eliminación de células muertas, individualmente o en parches (muda sincrónica en Lepidosauria).
- Riñón metanéfrico con alta densidad de túbulos renales. Excreción de urea o ácido úrico. Gran tamaño de los intestinos que reabsorben gran cantidad de agua.
- Pulmones eficientes que realizan casi todo el intercambio gaseoso (excepto algunas tortugas acuáticas); pérdida de la respiración epidérmica. Los pulmones se llenan por presión negativa producida por los músculos costales (en anfibios se llenan por la presión positiva de la bomba bucal) (Gans, 1970; Brainerd y Owerkowicz, 2006). La tráquea tiene anillos cartilagosos que le brindan una estructura incompresible (en anfibios hay una tráquea corta que tiene algunos nódulos cartilagosos y el único que forma de anillo es el cricoides). Costillas unidas al esternón y desarrollo de los músculos intercostales utilizados en la respiración (excepto en tortugas).
- Por lo menos dos pares de vértebras sacras (en lugar de un par como en los anteriores Tetrapoda).
- Con hueso astrágalo en lugar de huesos separados (tibial, intermedio y central proximal).
- Los nervios Espinal Accesorio (XI par) e Hipogloso (XII par) se incorporan al bulbo raquídeo, en adición a los 10 pares de nervios craneales ya presentes en anfibios.

- Con membrana nictitante (tercer párpado, que se mueve horizontalmente; presente también en algunos tiburones). Glándulas lacrimales y glándulas de Harder bien desarrolladas con secreciones antibacterianas.
- Con uñas córneas que facilitan enterrar los huevos.
- Pérdida completa de la línea lateral (todavía presente en los renacuajos y en algunos anfibios adultos).
- Pérdida de los dientes de tipo laberintodonte (Gauthier, 1994).

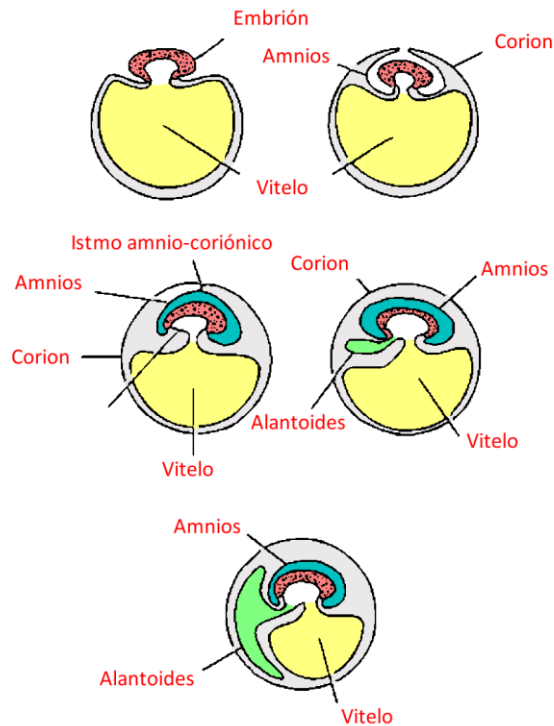


Figura 161: Formación de las membranas de un huevo amniota en desarrollo.

Amniota se origina como un grupo dentro del clado de tetrápodos Diadectomorpha (Figura 125). Se lo define como el “*crown group*” compuesto por el más reciente ancestro de Mammalia y Reptilia, más todos sus descendientes (ver Gauthier et al., 1988; Reisz, 1997) (Figura 163).

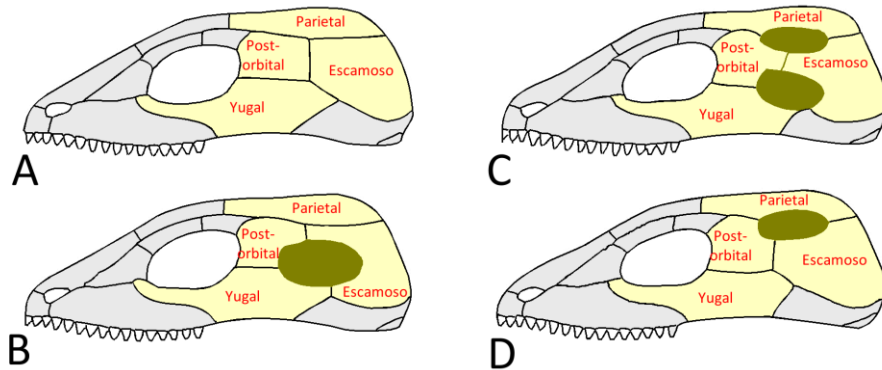


Figura 162: Tipos de cráneos de Amniota, en los que se indican los huesos relacionados con la fenestración. a) Cráneo anápsido; b) cráneo sinápsido; c) cráneo diápsido; d) cráneo euriápsido.

Amniota se divide en dos grandes clados: Synapsida (mamíferos y todos los fósiles relacionados con ellos) y Sauropsida (reptiles actuales más un grupo de fósiles relacionados, Parareptilia) (Hill, 2005) (Figura 163). Estos clados, al ser *stem groups*, están definidos por caracteres fosilizables. Sauropsida se caracteriza por la presencia de un único coronoides en la mandíbula y por la presencia de un único central en el tarso. Synapsida, por el contrario, tiene dos huesos coronoides y dos centrales.

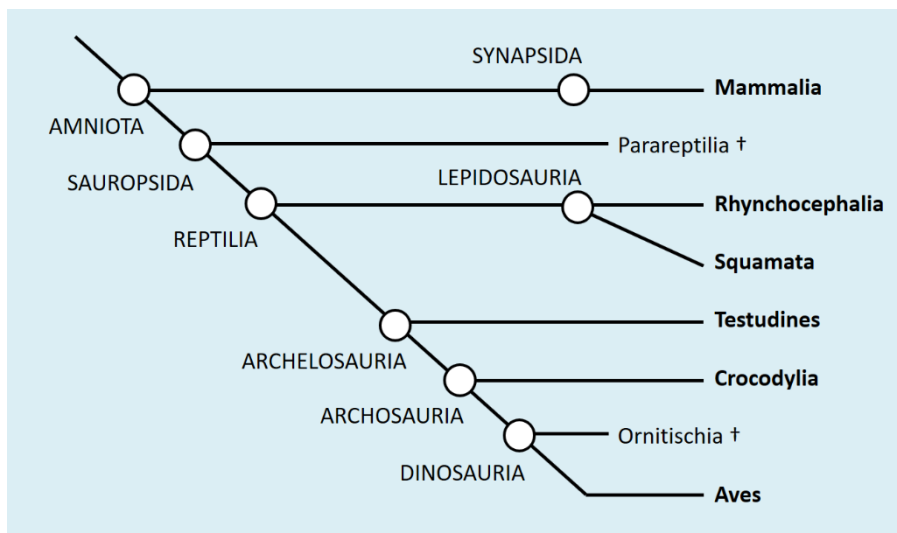


Figura 163: Filogenia de los principales grupos de Amniota.

El tipo de fenestración del cráneo ha sido, y es, utilizado para la definición de los grupos de amniotas (Figura 162). El cráneo “anápsido” no tiene fenestraciones, y es posiblemente el tipo ancestral, típico del grupo Anapsida. El cráneo “sinápsido” tiene una fenestra inferior y es típico de Synapsida, modificado en Mammalia. El cráneo “diápsido” tiene dos fenestras, una superior y otra inferior, y es típico del taxón Diapsida que incluye a Lepidosauria y Archosauria, aunque modificado secundariamente en Squamata, Testudines y Aves. El cráneo “euriápsido” es una variación del diápsido y tiene una fenestra superior y es típico de Euryapsida, reptiles marinos del Mesozoico.

La presencia de un huevo cleidoico implica que todos los amniotas tienen que tener fertilización interna y previa a la formación de la cáscara (que es secretada por el oviducto), dado que los espermatozoides no pueden penetrarla. Los machos de casi todos los Amniota tienen órgano intromitente, pero su homología en los distintos grupos está discutida (Kelly, 2002). No tienen órgano intromitente los Sphenodontia (Sanger et al., 2015) y la mayoría de las Aves. El pene de Mammalia es único, contiene dos cuerpos cavernosos separados, derivados de tejido que no es parte de la cloaca. El pene de tortugas y cocodrilos también es único, pero contiene un solo cuerpo cavernoso y es derivado de la pared ventral de la cloaca. El pene en las aves (cuando existe) es muy similar al de los cocodrilos, pero, por lo menos en algunas, el sistema de erección es linfático en lugar de vascular. Los hemipenes de Squamata son pares, desarrollados de la pared lateral de la cloaca, y posiblemente el sistema de erección es tanto vascular como linfático. Pese a todas estas diferencias, es muy posible que el órgano intromitente de Amniota tenga un origen evolutivo único (Sanger et al., 2015).

### COMPARACIÓN ENTRE LOS GRUPOS ACTUALES DE REPTILES Y MAMÍFEROS

Esta comparación de caracteres se refiere a generalidades en los grupos. No son necesariamente sinapomorfías de los grupos.

REPTILIA	MAMMALIA
Craneo diápsido.	Cráneo sinápsido.
Mandíbula inferior varios huesos (dentario, esplenial, articular, coronoides, angular, etc.)	Mandíbula inferior solo dentario.
Suspensión mandibular entre el cuadrado y el articular.	Suspensión mandibular entre el dentario y el temporal (craniostilica).
Dientes generalmente unicuspidados.	Dientes multicuspidados.
Dientes con una sola raíz.	Múltiples raíces (en molares).
Polifiodontes.	Difiodontes (en molares).
Generalmente homodontes.	Generalmente heterodontes.
Visión en color, tricrómica o tetracrómica (diurnos, con algunas excepciones como gecos, lechuzas, kiwi, etc.).	Visión en blanco y negro (nocturnos) o dicrómica (excepto Primates, algunos marsupiales, algunos Rodentia, etc.).
Células de la retina con gotas de aceites coloreados que filtran la luz.	Sin gotas de aceites en la retina.
Con conos dobles en la retina.	Sin conos dobles.
Con varios tipos de cromatóforos en la piel: xantóforos (amarillo), eritróforos (rojo), iridóforos (Reflectivos), leucóforos (blancos), melanóforos (negro o marrón).	Con un solo tipo de célula pigmentada: melanocito o melanóforo.
Piel con $\beta$ -queratina que se deposita por sobre la capa de $\alpha$ -queratina, reforzando la cornificación	Solo $\alpha$ -queratina.
Con escamas o plumas.	Con pelo.
Pocas glándulas epidérmicas: preanales, femorales, uropigial, glándulas mentales en tortugas.	Con numerosas glándulas epidérmicas: sebáceas y sudoríparas (las glándulas mamarias son una modificación).
Ovíparos (vivíparos).	Vivíparos (ovíparos).
Metabolismo bajo (excepto Aves).	Metabolismo alto (excepto la rata topo desnuda).
Ectotermos (excepto Aves).	Endotérmicos.
Poiquilotermos (excepto Aves y varios grupos que regulan la temperatura por comportamiento).	Homeotermos.
Corazón con tres cámaras (excepto Aves).	Corazón con cuatro cámaras.
Con dos arcos aórticos (excepto Aves que conservan solo el derecho).	Con un solo arco aórtico (el izquierdo).
Sin diafragma.	Con diafragma.
Pulmones con favéolos o parabronquios.	Pulmones con alvéolos.

Ventilación de favéolos de tipo continua o unidireccional ( <i>flow ventilation</i> ).	Ventilación de alvéolos de tipo cíclica o bidireccional ( <i>tidal ventilation</i> ).
Oído medio con un solo hueso (columela).	Oído medio con tres huesos (columela, articular, cuadrado).
Oído interno sin órgano de Corti.	Oído interno con órgano de Corti.
Narinas independientes.	Narinas unidas.
Sin paladar secundario (excepto Cocodrilos).	Con paladar secundario.
Cóndilo occipital único.	Cóndilo occipital doble.
Miembros a los costados del cuerpo (excepto Dinosauria y otros grupos fósiles).	Miembros por debajo del cuerpo.
Escápula plana.	Escápula con espina pronunciada.
Región lumbar con costillas.	Región lumbar sin costillas.
Región abdominal protegida por costillas (gastralia)	Región abdominal desprotegida
Huesos pélvicos separados.	Pelvis fusionada.

### SAUROPSIDA

Grupo compuesto por los fósiles Parareptilia y Diapsida (que incluyen a los Reptilia actuales). Al ser *n Stem group* está diagnosticado por caracteres fosilizables únicamente: Tabular pequeño o ausente; foramen suborbital presente; cresta anterior del supraoccipital presente; coronoides único; con un solo elemento central en el tarso (Benton, 2015).

#### EL NOMBRE DE REPTILIA

Tradicionalmente se utilizó el término Reptiles para denominar a los amniotas no aves ni mamíferos; se argumentaba que las aves y los mamíferos alcanzaron “grados evolutivos” distintos y que por lo tanto debían considerarse como grupos independientes. En esta definición de “Reptiles” se incluían a los Synapsida basales fósiles (no Mammalia) como “reptiles mamíferoides”. Si bien esta definición aparece en muchos libros de texto, su uso científico es actualmente nulo. Según la concepción moderna de la sistemática, los reptiles, así definidos, constituyen un grupo parafilético debido a que no incluyen a parte de sus descendientes (Aves y Mamíferos) y sólo podrían definirse por plesiomorfías (amniotas sin pelos ni plumas). Actualmente, el término Reptilia se utiliza para definir al clado compuesto por los tradicionalmente conocidos como “reptiles” vivientes más las aves, y es un clado independiente de Synapsida. Es decir, en la concepción válida actual, las aves son reptiles.

#### PARAREPTILIA †

Diagnosis (Hill, 2005): Sin aberturas temporales en los costados del cráneo (cráneo de tipo anápsido); quinto tarsal distal ausente; foramen orbitonasal presente; articulación mandibular anterior al occipucio.

Grupo enteramente fósil, que posiblemente sea parafilético, o inclusive polifilético, al incluir a varios grupos fósiles vinculados con el origen de los amniotas (“Cotilosaurios”) de relaciones poco claras: Captorhinidae, Procolophonidae, Pareiasauridae, Bolosauridae, Millerettidae, Mesosauridae, y otros (Benton, 2015). Por ejemplo, es posible que los Mesosauridae, reptiles marinos, sean el grupo basal a todo Reptiles (Piñeiro et al., 2012), y que Captorhinidae esté más relacionado con Diapsida (formando el grupo de los Eureptilia) que con el resto de los entonces Parareptilia (Müller y Reisz, 2006; Benton, 2015).

Este grupo se denominaba Anapsida cuando contenía también a las tortugas. Actualmente las tortugas son consideradas relacionadas a Archosauria dentro del grupo Archelosauria (aunque hay una visión alternativa que las incluye en Lepidosauriomorpha).

#### RESUMEN

- Los amniotas incluyen a los reptiles y mamíferos actuales. Los reptiles incluyen a lepidosaurios, tortugas y arcosaurios (cocodrilos y aves).
- El amnios y el alantoides son las membranas que caracterizan al huevo amniota; el amnios protege al embrión de los golpes y evita su desecación, mientras que el alantoides acumula los desechos nitrogenados y facilita la respiración. El huevo está cubierto por una cáscara coriácea (que se pierde en mamíferos y se calcifica en arcosaurios).
- La respiración exclusivamente pulmonar y producida por los músculos intercostales. La fecundación es interna.
- Varias adaptaciones para evitar la desecación: la piel es impermeable, riñón metanéfrico con alta densidad de túbulos renales, excreción de urea o ácido úrico.
- La estructura del cráneo y el número de fenestras temporales son diferencias claves entre los grupos: los anápsidos no tiene fenestras temporales, los sinápsidos tiene una, y los diápsidos tienen dos.

#### SISTEMÁTICA

Amniota  
Mammalia  
Reptilia

# Reptilia

(Lepidosauria + Archelosauria)

## DIAGNOSIS

- Cráneo con dos aberturas en la región temporal (tipo diápsido). Arcada temporal superior formada por huesos escamoso y postorbital trirradiados.
- Gastralias presentes (perdidas secundariamente en Squamata).
- Bulbos olfatorios siempre anteriores a los ojos.
- Cricoides compuesto por dos o más anillos traqueales.
- Visión en color (en algunos mamíferos también hay visión en color alcanzada por convergencia; ver Jacobs, 1993). Conos con gotas de aceite coloreadas que actúan como microlentes y para la filtración diferencial de colores (Stavenga y Wilts, 2014). Músculos de los iris estriados (en los demás amniotas son lisos). Con osículos esclerales que son finas placas óseas que recubren externamente el ojo, dejando un espacio para la pupila (Figura 165).
- Embriones con menos de tres arcos branquiales.
- Excreción principalmente compuesta por ácido úrico.
- Piel no glandular, con  $\beta$ -queratina que se deposita por sobre la capa de  $\alpha$ -queratina, reforzando la cornificación (Wu et al., 2004).

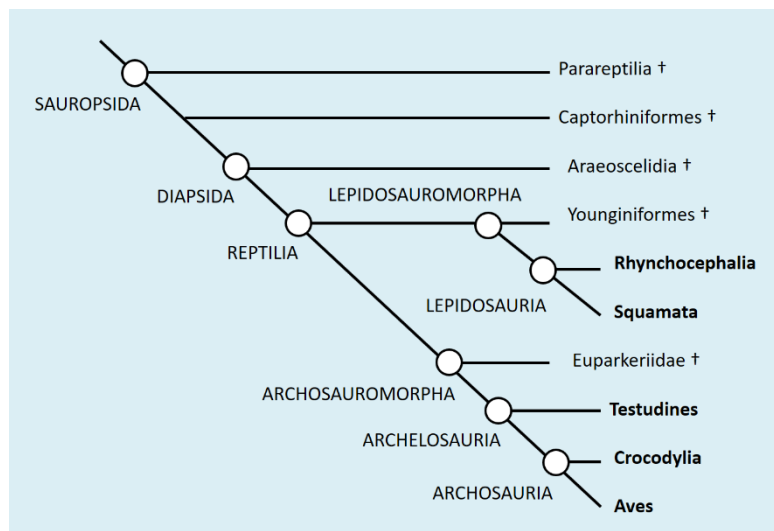


Figura 164: Filogenia de Sauropsida.

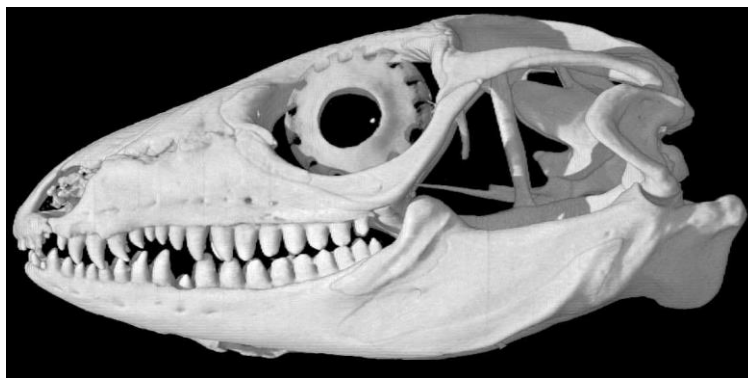


Figura 165: Cráneo de *Tupinambis teguixin*, donde se observan los osículos esclerales en la órbita. (Tomado de The Deep Scaly Project, 2006, "Tupinambis teguixin" (On-line), Digital Morphology. Accessed March 23, 2017 at [http://digimorph.org/specimens/Tupinambis\\_teguixin/](http://digimorph.org/specimens/Tupinambis_teguixin/))

Los fósiles de Araeoscelidae y Younginiformes están estrechamente relacionados al *Crow group* Reptilia, y ya presentaban cráneo diápsido; por lo tanto el taxón Diapsida incluye a estos grupos más Reptilia (=Sauria, Gauthier et al., 1988; =Neodiapsida, Benton, 2015) (Figura 164). La condición diápsida del cráneo es posible que se haya perdido y readquirido a lo largo de la historia de los distintos grupos de Reptilia; hay evidencia morfológica y ontogenética de que la presencia del arco temporal inferior en Rhynchocephalia es adquirida en forma secundaria (Müller, 2003). Dentro de Diapsida hay muchos grupos con el cráneo modificado en este sentido, como Squamata y Aves.

Si consideramos los fósiles relacionados con estos grupos actuales, Reptilia comprende dos grandes grupos: Lepidosauromorpha (que incluyen a los actuales Lepidosauria más los fósiles Sauropterygia) y Archosauromorpha (incluyendo a los actuales Archosauria y Testudines y a los fósiles Prolacertiformes, Rhynchosauria y Trilophosauria). Los únicos grupos con representantes actuales son Lepidosauria, Archosauria, y Testudines (Figura 164).

La posición filogenética de algunos grupos fósiles conspicuos como Ichthyosauria (del Triásico al Cretácico medio, que comprenden reptiles altamente especializados para la vida marina, de forma externa muy similar a los actuales tiburones y delfines) son poco claras todavía. Otro grupo peculiar es Plesiosauria (del Triásico medio a fines del Cretácico), reptiles marinos, tanto de cuello largo como de cuello corto, con miembros modificados como paletas. La posición de estos grupos fósiles es controvertida (ver Müller y Reisz, 2006). Por ejemplo, algunos autores (como Holman, 2003) agrupan dentro del taxón Euryapsida a los fósiles notosaurios, plesiosaurios, placodontes e ictiosaurios; otros autores (como Benton, 2015) consideran que notosaurios, plesiosaurios y placodontes están relacionados con Lepidosauria (con los que forman el grupo Lepidosauromorpha).

## SISTEMÁTICA

AMNIOTA

REPTILIA

LEPIDOSAURIA

RHYNCHOCEPHALIA

SQUAMATA

ARCHELOSAURIA

TESTUDINES

ARCHOSAURIA

CROCODYLIA

AVES



# Lepidosauria

(Rhynchocephalia + Squamata)

## DIAGNOSIS

Considerando en Lepidosauria a los taxones vivientes, este grupo está diagnosticado por numerosas sinapomorfías que lo distinguen de Archosauria (Evans, 2003) y Archelosauria. Entre ellas mencionamos:

- Abertura cloacal transversal.
- Las presas pequeñas son tomadas con la lengua (atributo llevado al extremo por camaleones); carácter perdido en Autarchoglossa.
- Ecdisis (cambio de piel) regular y sincrónica en todo el cuerpo (la ecdisis es irregular o por sectores en el resto de los amniotas; Maderson et al., 1998); en Lepidosauria la piel tiene tanto alfa como beta queratinas, y esta mezcla favorece a la muda (Alibardi, 2003).
- Postparietal y tabular ausentes.
- Implantación dentaria superficial (primitivamente pleurodonte, pero en algunos modificada en acrodonte; Figura 166; Jenkins et al., 2017), no en alvéolos ni en surcos.



Figura 166: Cortes transversales de la mandíbula mostrando los tipos de implantación dentaria en Amniota.

- Con articulaciones suplementarias (zigantros y zigosfenos) en las vértebras (paralelismo con Saurischia, donde se desarrollan hipósfenos e hipantros).
- Con septo autotómico caudal (autotomía caudal) y regeneración parcial de la cola (con excepciones como Amphisbaenia y Serpentes) (Clause y Capaldi, 2006; Bateman y Fleming, 2009).
- Con fenestra tiroidea en la cintura pélvica (amplia abertura entre el pubis y el isquion).

- Vértabras primitivamente anficelas, pero procelas en los más avanzados.
- Lengua con una escotadura en la punta; es muy poco pronunciada en Iguania y Gekkota, y es profunda en Autarchoglossa, particularmente en Varanidae y Serpentes. La escotadura está ausente en Dibamidae y Chamaleonidae.

En general, la locomoción de los Lepidosauria se lleva a cabo por ondulaciones laterales de la columna vertebral (desarrolladas al máximo en los ofidios) y tanto por la posición como por los movimientos laterales de los miembros, como los primeros amniotas. Este tipo de locomoción contrasta con el de Archosauria, en los cuales la ondulación lateral es limitada o ausente y los miembros tienen una posición más ventral respecto del tronco (Holman, 2003). Asimismo, tienen un esternón de mayor tamaño para la inserción de las costillas y músculos. La necesidad de ondular el cuerpo para la locomoción implica una restricción para la respiración (las lagartijas no pueden respirar mientras corren, por lo que deben interrumpir la carrera de tiempo en tiempo para hacerlo), de manera que la inspiración se complementa, en parte, con la ayuda de bombeo bucal (Brainerd y Owerkowicz, 2006).

La autotomía caudal es la capacidad de soltar la parte distal de la cola, y es típica de los Lepidosauria. Hay dos tipos de autotomía: intravertebral (en la que el cuerpo de algunas vértebras caudales tiene un plano de fractura), o intervertebral (en la que la separación se produce entre dos vértebras adyacentes). La intravertebral es la más antigua y más generalizada en los Lepidosauria (está en 17 de 20 clados; Clause y Capaldi, 2006; Bateman y Fleming, 2009); sin embargo, se ha reportado también en otros grupos fósiles como en los Mesosauridae y Captorhynidae (LeBlanc et al., 2018). La intervertebral se presenta solamente en algunos Agamidae y algunas Serpentes, y parece ser una derivación independiente desde una condición no-autotómica. La autotomía caudal, y la subsecuente regeneración de la cola, es una estrategia anti-predadora; la porción cortada de la cola continúa moviéndose, distrayendo la atención del predador y permitiendo escapar al individuo.

El término Lepidosauromorpha fue introducido por Gauthier et al. (1988) para el *stem group* que incluye a algunos grupos fósiles relacionados con Lepidosauria (como Ichthyosauria, Placodontia, Nothosauria, Plesiosauria; Benton, 2015).

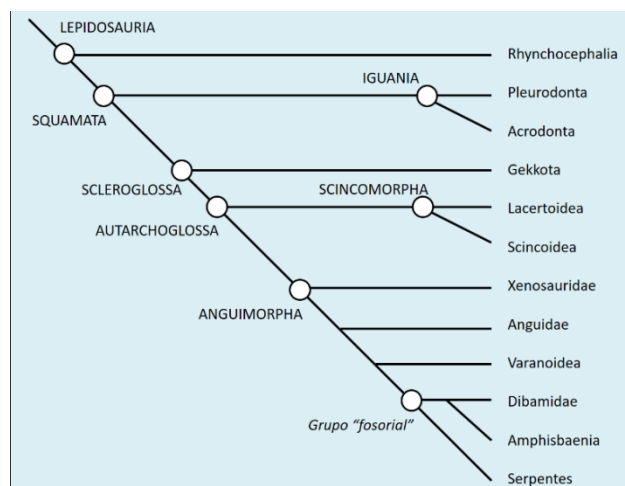


Figura 167: Filogenia morfológica de Lepidosauria (Basada en Gauthier et al., 2012).

**CAMBIA EL PELO, PERO NO LAS MAÑAS: LA ECDISIS.**

La renovación de la epidermis es una característica común en todos los Tetrapoda y se denomina muda o ecdisis. No es clara la función de la ecdisis, pero se supone que tiene que ver con la renovación de las células de las capas más externas de la piel, que están expuestas a la abrasión o daño de agentes externos. En el caso de los anexos tegumentarios, como plumas, pelos, cuernos, etc., la muda renueva las estructuras para repararlas o para cambiar su estructura (por ejemplo, cambiar a pelaje invernal; cambiar de plumaje juvenil a adulto, etc.). También la muda puede servir para eliminar parásitos externos como garrapatas.

En el caso de los Amphibia, la muda se hace sincrónicamente en todo el cuerpo y la muda es generalmente consumida por el individuo; en el caso de los anfibios que se entierran y forman cocón, como *Lepidobatrachus* y *Ceratophrys*, las sucesivas mudas se acumulan como capas aislantes que cubren al individuo.

En los Amniota, la ecdisis se produce en todo el cuerpo, pero no necesariamente de manera sincrónica. Las células de la piel de los mamíferos se descaman continuamente. En tortugas y cocodrilos la muda de los escudos dérmicos se realiza por zonas. En los Lepidosauria la muda es sincrónica en todo el cuerpo. El casi todos los grupos, esta muda se hace por regiones (parches) que se desprenden del cuerpo.

En algunos grupos de lagartijas de pequeño tamaño (como algunos Gekkonidae y Gymnophthalmidae) y en las Serpientes el cambio de piel se realiza en una sola pieza. En el momento previo a la muda, la piel vieja se desprende de todo el cuerpo; inclusive el brillo se desprende, y hasta el momento de la muda el animal tiene su visión disminuída, por lo que es más vulnerable frente a predadores. El desprendimiento comienza en la cabeza, y la muda se da vuelta como un guante; finalmente queda como una pieza (en el caso de las lagartijas quedan intactas hasta la punta de los dedos).

La periodicidad de la muda depende de muchos factores, como la alimentación, la tasa metabólica, la temperatura ambiente, la humedad, la carga de ectoparásitos, hongos de la piel, las hormonas, las fenomonas, el ciclo reproductivo, etc. Puede variar entre algunas semanas entre mudas, a una o dos veces por año. Se sabe que algunas poblaciones de serpientes pueden sincronizar los ciclos de muda entre todos los individuos (Lillywhite y Sheehy, 2016). Por ejemplo, estas variaciones hacen que no sea posible determinar la edad de una serpiente de cascabel por el número de cascabeles (cada artejo del cascabel está formado por la muda de la última escama de la cola), como se cree en el folclore; además de las variaciones en la periodicidad, algunos de los artejos pueden desprenderse.

**SISTEMÁTICA**

LEPIDOSAURIA	HELODERMATIDAE
RHYNCHOCEPHALIA	LANTHANOTIDAE
SPHENODONTIDAE	VARANIDAE
SQUAMATA	DIBAMIDAE
IGUANIA	AMPHISBAENIA
PLEURODONTA	AMPHISBAENIDAE
CORYTOPHANIDAE	BIPEDIDAE
CROTAPHYTIDAE	BLANIDAE
DACTYLOIDAE	CADEIDAE
HOPLOCERCIDAE	LEPOSTERNIDAE
IGUANIDAE	RHINEURIDAE
LEIOCEPHALIDAE	TROGONOPHIDAE
LEIOSAURIDAE	SERPENTES
LIOLAEMIDAE	SCOLECOPHIDIA
OPLURIDAE	ANOMALEPIDIDAE
PHRYNOSOMATIDAE	LEPTOTYPHLOPIDAE
POLYCHROTIDAE	GERRHOPILIDAE
TROPIDURIDAE	XENOTYPHLOPIDAE
ACRODONTA	TYPHLOPIDAE
AGAMIDAE	ALETHINOPHIDIA
CHAMAELEONIDAE	ANILIIDAE
SCLEROGLOSSA	TROPIDOPHIIDAE
GEKKOTA	XENOPHIDIIDAE
GEKKONIDAE	BOLYERIIDAE
CARPHODACTYLIDAE	BOIDAE
DIPLODACTYLIDAE	ANOMOCHILIDAE
EUBLEPHARIDAE	CYLINDROPHIIDAE
PHYLLODACTYLIDAE	UROPELTIDAE
SPHAERODACTYLIDAE	XENOPELTIDAE
PYGOPODIDAE	LOXOCEMIDAE
AUTARCHOGLOSSA	PYTHONIDAE
SCINCOMORPHA	ACROCHORDIDAE
CORDYLIDAE	COLUBROIDES
GERRHOSAURIDAE	XENODERMATIDAE
LACERTIDAE	PAREIDAE
SCINCIDAE	VIPERIDAE
XANTUSIIDAE	ATRACTASPIDIDAE
ALOPOGLOSSIDAE	LAMPROPHIIDAE
GYMNOPHTHALMIDAE	PSAMMOPHIIDAE
TEIIDAE	ELAPIDAE
ANGUIMORPHA	HOMALOPSIDAE
ANGUINOIDEA	NATRICICIDAE
ANGUIDAE	CALAMARIIDAE
DIPLOGLOSSIDAE	PSEUDOXENODONTIDAE
ANNIELLIDAE	COLUBRIDAE
XENOSAURIDAE	DIPSADIDAE
SHINISAURIDAE	
VARANOIDEA	

## GENOTIPO VS FENOTIPO

Las filogenias moleculares (por ejemplo, la de Zheng y Wiens, 2016; Figura 168. Ver también Rest et al., 2003; Townsend et al., 2004; Vidal y Hedges, 2005; 2009; Kumazawa, 2007; Wiens et al., 2012; Pyron et al., 2013; Tonini et al., 2016; Streicher y Wiens, 2017), e inclusive las de evidencia total (Wiens et al., 2010; Reeder et al., 2015) brindan un panorama de la evolución de los Lepidosauria, distinto al que brindan las basadas en caracteres no moleculares, principalmente morfológicos (Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012; Figura 167). En los trabajos moleculares (Figura 168) se observa:

- El grupo basal de los Squamata es Gekkota o Dibamidae, en lugar de los Iguania.
- No se reconocen como monofiléticos los clados Scleroglossa y Autarchoglossa; tampoco se reconocen Anguimorpha, Scincomorpha y Lacertoidea.
- Lacertidae y Amphisbaenia son grupos hermanos.
- Los Varanoidea (Helodermatidae, Lanthanotidae y Varanidae) no forman un clado monofilético.
- Aparece el grupo de Toxicofera, que incluye a Iguania, Anguimorpha y Serpentes (Grupo no sustentado por el análisis molecular de Goicoechea et al., 2016).

Para Toxicofera se han encontrado algunas sinapomorfias morfológicas: que el dentario tiene un escalón subdental, la posición del septo de autotomía caudal, la fenestración de la clavícula y su expansión proximal, el número de escamas internasales, etc. (Reeder et al., 2015); otros, por el contrario, dudan que los genes que los caracterizan tengan que ver con el sistema de veneno (Hargreaves et al. 2014).

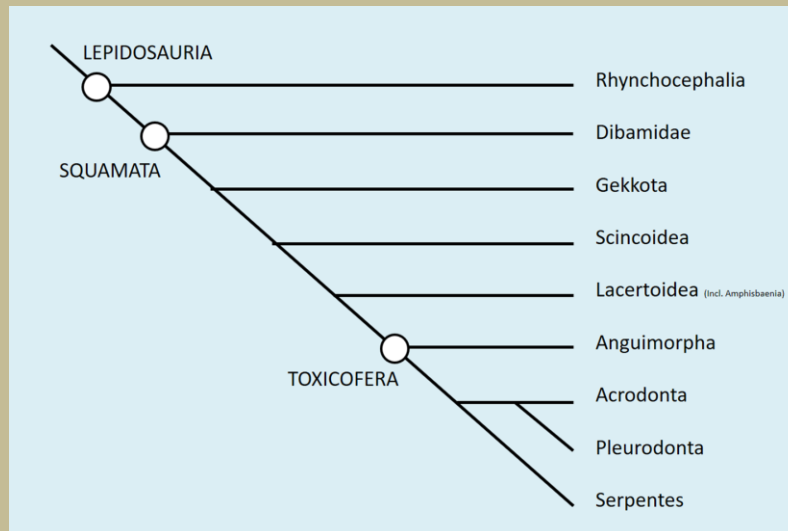


Figura 168: Filogenia molecular de Lepidosauria (Basada en Zheng y Wiens, 2016; Streicher y Wiens, 2017).

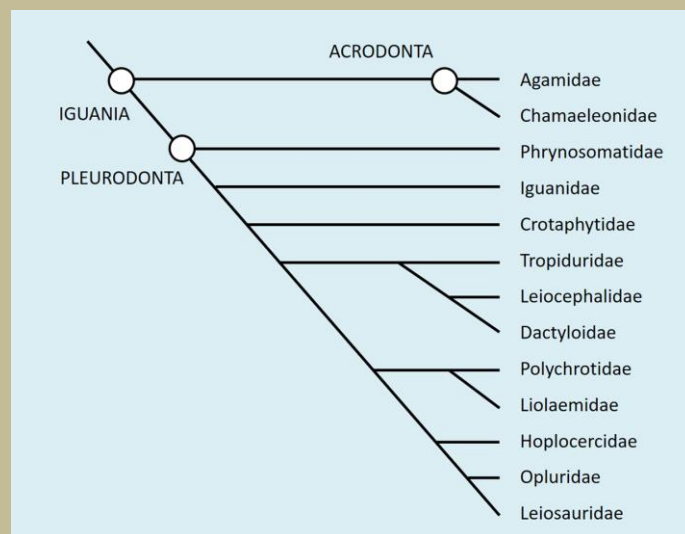
(Continúa...)

**GENOTIPO VS FENOTIPO**  
(CONTINUACIÓN)

Las críticas a las hipótesis filogenéticas de los Lepidosauria basadas en morfología se basan principalmente en que, debido a la gran diversidad de formas cavadoras y con reducción de miembros, muchos caracteres de los miembros se pierden y provocan incertidumbre en la ubicación de estos taxa (el grupo “fosorial”: Serpentes, Amphisbaenia, Dibamidae; Figura 160) (Lee, 1998; Reeder et al., 2015). Otros dicen que las hipótesis morfológicas están sesgadas por el peso de la historia (Koludarov et al., 2017).

Sin embargo, se encontró que los caracteres moleculares, en algunos grupos (como Iguania y Serpentes), tienen tasas de evolución muy altas, por lo que la señal filogenética de ramas profundas se pierde, produciendo un “ruido” filogenético que enmascara y hace que los Iguania aparezca erróneamente en los Toxicofera (Mongiardino Koch y Gauthier, 2018).

El caso de los Iguania es otro ejemplo de las diferentes hipótesis filogenéticas obtenidas en base a caracteres moleculares (Streicher et al., 2016; Figura 162) o morfológico (Daza et al., 2012; Figura 173). Aunque coinciden en los clados más basales (Acrodonta y Pleurodonta), las relaciones entre las familias de Pleurodonta son notablemente distintas.



**Figura 169: Filogenia molecular de Iguania (Basada en Streicher et al., 2016).**

Las filogenias moleculares no tienen aceptación universal, sobre todo entre los paleontólogos, etólogos y morfólogos debido a que muchos de los clados que están sustentados solamente por caracteres moleculares. Sin embargo, son las filogenias moleculares las que están siendo adoptadas en los trabajos recientes (inclusive en libros de texto como el “*Herpetology*” de Pough et al., 2016, o sitios como “*The reptile database*”). Esta aceptación es en parte debida a que los trabajos basados en morfología son relativamente escasos en relación a los moleculares. En este libro decidimos adoptar la filogenia y sistemática morfológica debido, principalmente, a la preferencia personal de los autores. Sin embargo, debemos aclarar que no hay razones de peso, ni teóricas ni empíricas, para descartar las filogenias moleculares, y que su uso es cada vez más extendido en la literatura científica.

## RHYNCHOCEPHALIA

Ambos arcos temporales presentes (el inferior desarrollado secundariamente); sin lacrimal, tabular ni esplenial. Cuadrado fijo, y cráneo relativamente acinético. Mandíbula de movimiento propalinal. Premaxilares en forma de pico. Implantación primitivamente pleurodonte, pero acrodonte en *Sphenodon* (Jenkins et al., 2017); con dientes caniniformes sucesionales en la parte anterior de la maxila y mandíbula y dientes palatinos agrandados y ubicados paralelos a los de los maxilares; los dientes de la premaxila son reemplazados durante la ontogenia por procesos descendentes del hueso, formando un par de estructuras afiladas en los adultos. Vértebras anficélicas. Machos sin órgano copulador intromitente (fecundación por aposición de cloacas). Ojo parietal bien desarrollado, con lente y retina, en la parte dorsal de la cabeza. Con gastralias (costillas abdominales, presentes también en Crocodylidae) y procesos uncinados en las costillas.

La posición basal de este grupo dentro de los Lepidosauria ha sido confirmada tanto por caracteres morfológicos como moleculares (Jones et al., 2013). El grupo estuvo ampliamente representado durante el Jurásico, momento en que Lepidosauria era dominante, pero declinó en el Cretácico, principalmente en el hemisferio norte, mientras que mantuvo una fuerte presencia en el sur; para comenzar su declive tras la extinción K/P; tuvo distribución cosmopolita y sus representantes fósiles incluían formas tanto terrestres como marinas, animalívoras, insectívoras y herbívoras, con numerosos representantes fósiles en Argentina (Apesteguía y Novas, 2003; Apesteguía et al., 2012).

**SPHENODONTIDAE.**— Una sola especie actual, *Sphenodon punctatus*; insectívoros y animalívoros nocturnos. El tuatara (*Sphenodon*) es activo a temperaturas mucho menores que el resto de Lepidosauria (la temperatura preferida es de 12 °C), lo que permite un comportamiento nocturno, por que se ha propuesto como un linaje periantártico (Apesteguía y Jones, 2012).

*Sphenodon* estaba ampliamente distribuido por las dos islas principales de Nueva Zelanda, pero fueron extirpadas por la llegada del hombre a fines del siglo XVIII, que trajo ratas y animales domésticos. Actualmente habita las islas e islotes cercanos a Nueva Zelanda. Está en discusión si hay una sola especie con amplia variación genética (Cree, 2014), o hay una segunda especie, reconocida desde hace más de 100 años, *Sphenodon guntheri* (Daugherty et al., 1990). Esta distinción es importante para tomar medidas de conservación.

## SQUAMATA

Diagnosis: Arco zigomático inferior ausente, por lo que la fenestra temporal inferior está abierta ventralmente. El cuadrado se articula en forma móvil con el cráneo (estreptostilia); además articulaciones intracraneales (cinetismo craneal). Con glándulas femorales y preanales. Con hemipenes evertibles (Figura 170 y Figura 171); hembras con hemiclitoris. Desembocadura del conducto lacrimal asociada con el órgano de Jacobson. Ojo con conus capillaris (estructura vascularizada de la retina, que tiene función de nutrir el ojo, homólogo al pecten de las Aves; Shimizu et al., 2009). Ovarios saculares (no sólidos). Premaxilar impar (secundariamente par en Gekkota y Scincidae). Parietales fusionados en los embriones. Dientes vomerinos ausentes. El diente de huevo es un verdadero diente premaxilar, dirigido anteriormente, presente solo en el neonato. Vértebras procelas (numerosas reversiones en distintos grupos). Gastralias ausentes.

La pérdida del arco zigomático inferior, la estreptostilia y articulaciones internas del cráneo que permiten los movimientos entre distintos segmentos (cinetismo craneal), brindan ventajas tales como la mayor velocidad en la apertura y cierre de las mandíbulas, una mayor apertura bucal y una mayor fuerza en la mordida, lo que facilita la captura de las presas (Pianka, 2003). El cinetismo craneal se evidencia en tres puntos de articulación dentro del cráneo: **Estreptostilia**: articulación móvil entre el extremo dorsal del cuadrado con los huesos de la caja craneal (supratemporal+ escamosal+ proceso paroccipital del exoccipital). **Mesocinesis**: plano de articulación en el medio del cráneo, que permite su flexión ventral; dorsalmente hay un plano de articulación

entre el frontal y el parietal, y ventralmente entre el pterigoides y el basiesfenoides. **Metacinesis:** articulación en la parte posterior del cráneo, entre el dermatocráneo y el segmento occipital, entre el parietal y el supraoccipital y el supratemporal. **Procinesis:** articulación entre el frontal y el nasal, que permite la flexión ventral del hocico (propios de Serpentes, pero también aparece en algunas aves, como Psittaciformes). No todos los puntos de cinetismo craneal aparecen en un mismo individuo; la mesocinesis aparece en Scleroglossa; Varanidae tiene uno de los cráneos más cinéticos, presentando estreptostilia, mesocinesis y metacinesis al mismo tiempo.

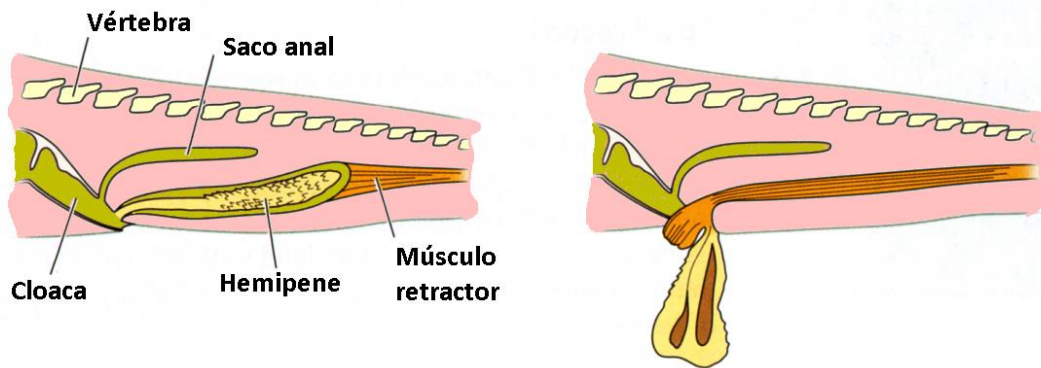


Figura 170: Estructura de los hemipenes *in situ* y evertidos de los Squamata (Redibujado de Pough et al., 2016).

En la mayoría de los grupos Squamata se ha producido la reducción o inclusive pérdida de miembros (asociadas con un alargamiento general del cuerpo): Pygopodidae, Scincidae, Dibamidae, Amphisbaenidae, Trogonophidae, Rhineuridae, Bipedidae, Gymnophthalmidae, Anguidae y Serpentes. Se han detectado más de 26 casos independientes dentro de Squamata (Wiens et al., 2006; Kohlsdorf y Wagner, 2006).

La viviparidad ha evolucionado independientemente en muchos grupos (por lo menos en 115 ocasiones independientes en Squamata; Pyron y Burbrink, 2014; Griffith y Wagner, 2017); en todos los casos hay por lo menos una placentación rudimentaria (que puede llegar a ser muy elaborada en grupos como los Scincidae; Jerez y Ramírez-Pinilla, 2003). Varios grupos han desarrollado además partenogénesis (en donde todos los individuos son hembras), como Liolaemidae (Abdala et al., 2016), Agamidae, Gekkonidae, Lacertidae, Xantusiidae, Teiidae.

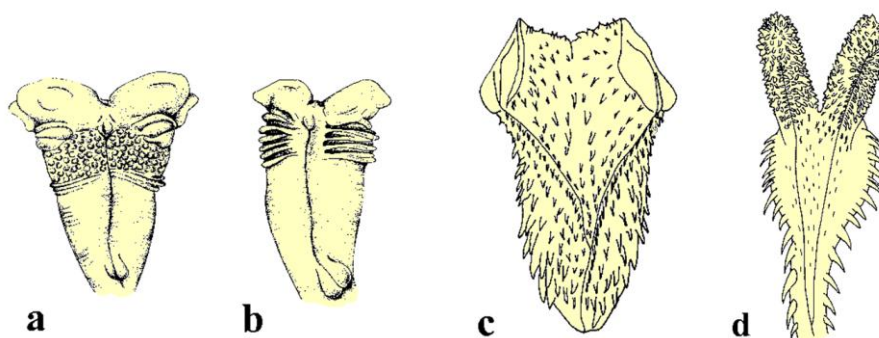


Figura 171: Estructura de los hemipenes de algunos Squamata: a) *Liolaemus chiliensis*; b) *Liolaemus chacoensis*; c) *Liophis ceii*; d) *Psomophis genimaculatus*. (a y b tomados de Lobo, 2000; c y d de G. Scrocchi).

La mayoría de los Squamata actuales son de pequeño a mediano tamaño (excepto el Dragón de Komodo, un varánido que llega a medir 3 metros de largo y tener 150 kg de peso); sin em-



bargo, algunos fósiles llegaron a presentar tallas muy grandes, como Mosasauridae (lagartos cretácicos adaptados a la vida marina, que llegaron a medir cerca de 10 m), o varánidos como Megalania (lagartos terrestres del Pleistoceno de Australia, que llegaron a medir 7 m) (Holman, 2003).

En la mayoría de los libros de texto se considera que Squamata incluye a tres subórdenes de igual nivel: los Amphisbaenia, los Serpentes y los "Sauria". Esta división ha sido defendida como una hipótesis filogenética por algunos autores como Rage (1982). Ahora es ampliamente aceptada la parafilia de Sauria (aunque ver Douglas et al., 2006; Zhou et al., 2006) y que tanto los ofidios como los Amphisbaenia son grupos particulares de Squamata; o sea, en otras palabras, simples lagartijas sin patas.

Hay consenso general acerca de la monofilia de los grupos Iguania, Gekkota, Scincomorpha y Anguimorpha (Figura 172), así como de Amphisbaenia y Serpentes. Sin embargo, las relaciones entre estos grupos son mucho más controvertidas, así como las relaciones entre los subgrupos que los componen. Son particularmente conflictivas las relaciones filogenéticas de Amphisbaenia, Serpentes y Dibamidae. Dos grandes grupos han sido reconocidos ampliamente en la literatura (ver Evans, 2003; Conrad, 2008), Scleroglossa (Gekkota + Autarchoglossa) y Autarchoglossa (Scincomorpha + Anguimorpha), aunque actualmente las filogenias moleculares los están cuestionando.

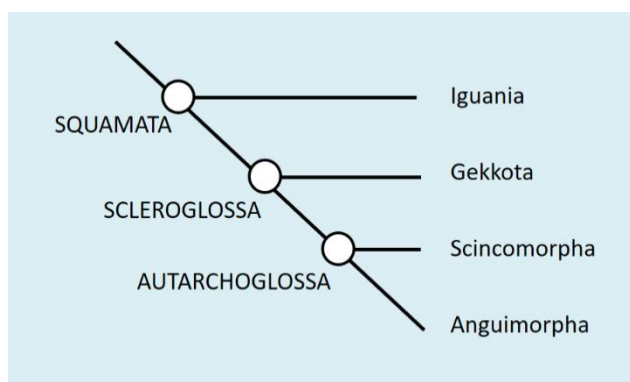


Figura 172: Principales grupos de Squamata.

## IGUANIA

Diagnosis (Según Estes et al., 1988; Conrad, 2008): premaxilar impar (fusionados); frontales fusionados; con prefrontales presentes; con proceso angular de la mandíbula digitiforme; la línea de autotomía caudal pasa por detrás de los procesos transversos de las vértebras caudales.

Otros caracteres incluyen: arco superior presente; foramen pineal generalmente presente; dientes pleurodotes (acrodotes en Agamidae y Chamaeleonidae); lengua carnosa no dividida (Figura 188). Es el único grupo de Squamata en el cual no se ha registrado ningún integrante con reducción de miembros. Distribuidos en todo el mundo, incluida Australia, excepto en muchas islas de Oceanía.

Iguania tiene dos grupos (Figura 173) diferenciados, entre otros caracteres, por el tipo de implantación dentaria (Figura 166). Pleurodonta (también denominados Iguanoidea), conserva la típica dentición de la mayoría de los Squamata (aunque este carácter es una plesiomorfía, están caracterizados por al menos otras seis apomorfías morfológicas; Daza et al, 2012); la distribución de este grupo (Figura 174) es principalmente americana (aunque Opluridae es de Madagascar y hay un género de Iguanidae en las islas Fiji), aunque su larga y compleja historia mundial es atestiguada por buenos fósiles en Asia (del Cretácico al Oligoceno del Gobi). Acrodonta, en cambio, tiene una dentición peculiar entre los Squamata (paralelismo con Rhincho-

cephalia, Trogonophidae, y con las serpientes Alethinophidia; Montero y Gans, 2008; Gauthier et al., 2012); se distribuyen en África, Asia y Australia (Figura 174).

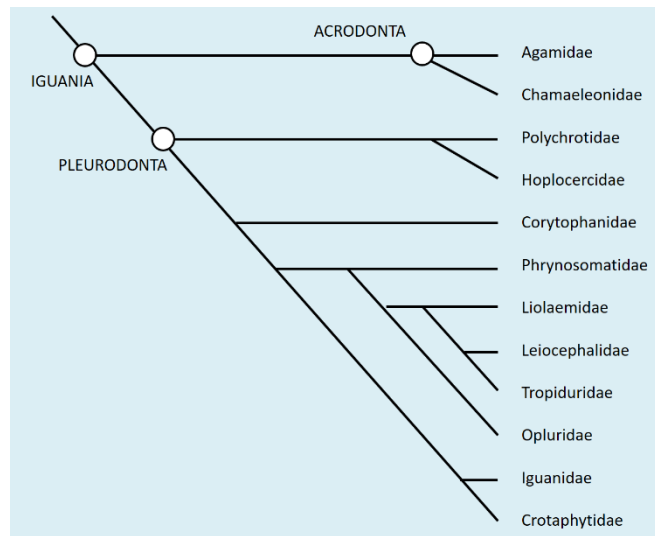


Figura 173: Filogenia de Iguania (basada en Daza et al., 2012).

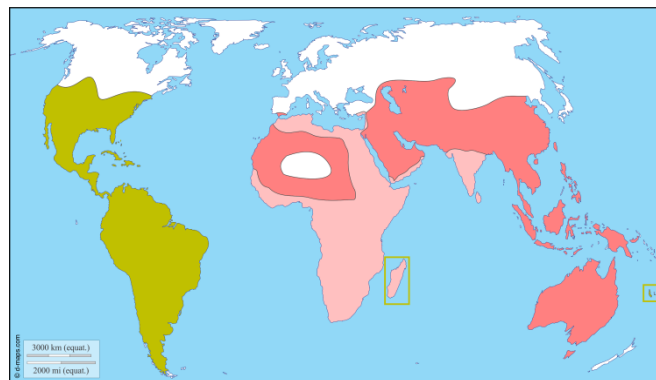


Figura 174: Distribución de Pleurodonta (en verde) y Acrodonta (Chamaeleonidae y Agamidae en rosa claro, y Agamidae en rosa oscuro).

### ACRODONTA

Conforman un grupo monofilético bien establecido. Dentición acrodonte, sin dientes palatinos ni pterigoides; cráneo con rugosidades; sin autotomía caudal. Los dientes se reemplazan desde atrás hacia adelante en el maxilar, por lo que los dientes más viejos están en la parte anterior y los más nuevos están hacia atrás (Gauthier et al., 2012). Se conocen desde el Jurásico y Cretácico tanto del hemisferio norte (China), como del sur (India, África y América del Sur) (Apesteguía et al., 2016). El grupo incluye formas insectívoras (agámidos) y herbívoras (uromasticinos y camaleones).

**AGAMIDAE.**— En África, Asia y Oceanía y Australia (Figura 174). Diurnos, con miembros siempre bien desarrollados; escamas a menudo modificadas para formar crestas, membranas (*Chlamydosaurus*) o espinas (*Moloch*). El género *Draco*, del sudeste asiático, es capaz de un vuelo planeado gracias a las membranas de piel que se extienden por costillas muy móviles. Este es el grupo hermano de Chamaeleonidae.

**CHAMAELEONIDAE.**— Incluyen a los muy conocidos camaleones de África, cercano oriente hasta India y sur de Europa (Figura 174). La cabeza es particular en el sentido que tiene un gran desarrollo de cascos, cuernos y crestas. Cambian de color, aunque no es una habilidad única

entre las lagartijas (lo tienen otros como *Anolis* y *Polychrus*). Pies zigodáctilos con dedos fusionados. Los ojos pueden moverse independientemente, y utilizan la distancia focal para estimar la distancia de un objeto (en lugar de la triangulación que utilizan el resto de los vertebrados), aunque la peculiar posición de sus ojos les permite cierta visión binocular. El tipo de pata, la cola prensil y el cuerpo comprimido son adaptaciones para la vida arborícola. La lengua es extremadamente alargada y el aparato hioideo permite su espectacular y muy rápida proyección.

### PLEURODONTA

Grupo soportado por caracteres moleculares y por lo menos seis caracteres morfológicos (Figura 173; Daza et al., 2012). Este grupo es denominado Iguanoidea por Daza et al. (2012).

**POLYCHROTIDAE.**— Desde el sur de América del Norte hasta Nicaragua (Figura 175). Este grupo incluye un solo género, *Polychrus*, con siete especies. *Polychrus* es altamente arborícola, se mueven muy lentamente y tienen colas muy largas y prensiles (sin autotomía); son parecidos a primera vista a los camaleones africanos y a *Anolis* (Dactyloidae). En Argentina: *Polychrus acutirostris* en las provincias de Chaco, Formosa, Jujuy y Salta (esta especie también en Paraguay, centro de Brasil y región baja de Bolivia) (Abdala et al., 2012).



Figura 175: Distribución de Polychrotidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**HOPLOCERCIDAE.**— Del norte y centro de América del Sur; llegan hasta la amazonía boliviana. Son solamente 3 géneros y 19 especies. Son lagartijas de cola achatada, muy dura y con fuertes espinas, que usan para tapar la entrada a las hendiduras donde se esconden en caso de peligro.



Figura 176: Distribución de Hoplocercidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**CORYTOPHANIDAE.**— Basiliscos de América Central y norte de América del Sur (Figura 177). Tienen característicamente cascos y crestas en la cabeza. Tres géneros y 9 especies; en este grupo se encuentra *Basiliscus*, famoso por su habilidad de correr en dos patas por la superficie del agua.



Figura 177: Distribución de *Corytophanidae* (Modificado de Pough et al., 2016).

**DACTYLOIDAE.**— Es un grupo muy diverso ya que contiene alrededor de 424 especies (Uetz y Hošek, 2017). Se diagnostican por la presencia de almohadillas adhesivas subdigitales y un abanico gular extensible. Las setas subdigitales son similares a *Gekkonidae* (aunque más simples) que les sirven para trepar. Tienen un abanico gular, generalmente muy pigmentado y llamativo, que se expande por movimiento de los ceratobranquiales del esqueleto hioideo. Se distribuyen desde el sudeste de los Estados Unidos, por América Central y el Caribe, hasta América del Sur hasta la latitud de Bolivia y Paraguay (no llega a Argentina) (Figura 178). Es un grupo muy estudiado, principalmente en el Caribe, como un modelo de radiación adaptativa (Losos, 2009); se conoce mucho su comportamiento, ecología, dieta, etc.

La asignación de géneros para la taxonomía de las 424 especies es muy discutida: mientras que la sistemática tradicional las incluye a todas en el género *Anolis* (por ejemplo, Poe et al., 2017), otros las dividen en hasta 8 géneros (*Anolis*, *Norops*, *Dactyloa*, *Deiropyx*, *Xiphosurus*, *Audantia*, *Chamaelinorops*, y *Ctenonotus*; Nicholson et al., 2012). Hay dos grandes clados diferenciados (Poe et al., 2017): *Dactyloa*, está principalmente en la parte continental de América del Sur (Castañeda y de Queiroz, 2013; Prates et al., 2015); el otro clado, *Digilimbus*, se distribuye en el resto de la distribución (Antillas, América Central y del Norte).



Figura 178: Distribución de *Dactyloidae* (Modificado de Nicholson et al., 2012).

**PHRYNOSOMATIDAE.**— Desde el sur de Canadá hasta Panamá. Lagartijas muy espinosas, propias de zonas desérticas. *Phrynosoma* tiene la peculiaridad de que cuando es amenazado proyecta chorros de sangre por senos vasculares de las órbitas. Dada su distribución en América del Norte y la facilidad de su estudio debido a su biología, la ecología y citogenética de estas lagartijas han sido muy investigadas, particularmente del género *Sceloporus*.

**LIOLAEMIDAE.**— Comprende una gran radiación de lagartijas del cono sur de América del Sur (Figura 179). Solo tiene tres géneros, pero 301 especies, de las cuales 258 corresponden al género *Liolaemus*. En Argentina se encuentran especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* (Abdala et al.,

2012). Muchas especies están adaptadas a ambientes áridos y a la altura; altitudinalmente se distribuye desde las costas de los océanos Atlántico y Pacífico hasta los 5176 m s.n.m., en la Cordillera de los Andes (Abdala y Quinteros, 2014). La mayoría de las especies de *Phymaturus* tienen un marcado endemismo, que en algunos casos constituyen microendemismos muy evidentes. El género *Liolaemus* es activamente estudiado respecto a diversos aspectos, como su taxonomía, anatomía, biogeografía, desarrollo, ecología y fisiología. *Liolaemus parthenos* es particular dentro de Iguania, por ser partenogenética (Abdala et al., 2016).



Figura 179: Distribución de Liolaemidae (Modificado de Abdala y Quinteros, 2014).

**LEIOCEPHALIDAE.**— Es un grupo que contiene a un solo género (*Leiocephalus*) que se distribuye en el Caribe, principalmente en Cuba e Hispaniola. Se caracteriza por curvar la cola dorsalmente cuando se sienten amenazados.

**TROPIDURIDAE.**— Grupo exclusivamente de América del Sur (Figura 177); algunos endémicos de Galápagos. Habitan un amplio rango de habitats, desde selvas ecuatoriales hasta desiertos. Son todos diurnos y principalmente insectívoros. Incluye unas 140 especies agrupadas en 8 géneros. En Argentina hay 9 especies de *Tropidurus* y *Sternocercus* (Abdala et al., 2012; Ávila et al., 2013).



Figura 180: Distribución de Tropiduridae (Modificado de Pough et al., 2016).

**OPLURIDAE.**— De Madagascar e islas Comores. Dos géneros. La distribución tan disyunta con el resto de Pleurodonta es muy peculiar, y posiblemente refleje la antigüedad del grupo.

**IGUANIDAE.**— Desde el suroeste de América del Norte, América Central y Caribe, hasta sur de Brasil y Paraguay (Figura 181). Contiene a *Amblyrhynchus*, la iguana marina de Galápagos, que se alimenta de algas marinas y tiene glándulas nasales para excretar sal. Los iguánidos son primariamente herbívoros, siendo una condición inusual entre los Squamata; el colon tiene divertículos que sirven para albergar la flora intestinal que ayuda a la digestión de la celulosa. El género

*Brachylophus* es peculiar por el hecho que se distribuye en las Islas Fiji. La conocida *Iguana iguana*, que se distribuye desde México hasta Paraguay, es arborícola y puede llegar a tener 1,5 m de longitud; se ha descubierto que tiene ventilación de los pulmones unidireccional (Cieri et al., 2014) similar a la de Varanidae y Archosauria.



Figura 181: Distribución de Iguanidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**CROTAPHYTIDAE.**— Del suroeste de América del Norte. Dos géneros, *Crotaphytus* y *Gambelia*. Algunos son voraces predadores de pequeños vertebrados, como otras lagartijas, roedores y serpientes.

**LEIOSAURIDAE.**— Incluyen 33 especies de América del Sur (Figura 182), agrupadas en dos grandes clados: Leiosaurinae (*Diplolaemus*, *Leiosaurus* y *Pristidactylus*) y Enyaliinae (*Anisolepis*, *Enyalius* y *Urostrophus*) (Pyron et al., 2013; Morando et al., 2015). Son todas ovíparas. En Argentina hay especies de *Diplolaemus* (4), *Leiosaurus* (4) y *Pristidactylus* (6), *Anisolepis* (2), y *Urostrophus* (1) (Ávila et al., 2013).



Figura 182: Distribución de Leiosauridae (Modificado de Pough et al., 2016).

## SCLEROGLOSSA

El nombre significa “lengua dura”, en referencia a la lengua achatada y queratinizada que caracteriza al grupo, que contrasta con la lengua carnosa y muscular de los Iguania y los Rhinchocephalia (Schwenk, 1988; Mongiardino Koch y Gauthier, 2018). Comprende a Gekkota + Autarchoglossa (Figura 172). Este grupo aparece consistentemente en las filogenias morfológicas (Estes et al., 1988; Evans, 2003; Sánchez-Martínez et al., 2007; Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012). Scleroglossa ya no captura las presas con la lengua (como Rhinchocephalia e Iguania), sino que las toman con las mandíbulas; en este sentido, la aparición de la mesocinesis (articulación entre el frontal y el parietal) contribuye a la apertura de las mandíbulas. También cambia el comportamiento de alimentación, que en Iguania es principalmente del tipo “sit and wait” (espe-

ran quietos a que las presas pasen cerca), a ser predadores activos. Mientras que Iguania es principalmente visual, Scleroglossa es principalmente químico, buscando las presas por medio del olfato (Gekkota) o el órgano vomeronasal (Autarchoglossa).

## GEKKOTA

Diagnosis: Algunas de las características osteológicas que definen el grupo son: Cráneo generalmente deprimido; sin arco temporal superior ni inferior; frontales fusionados dorsal y ventralmente; premaxilares pares en algunas formas; lacrimales ausentes; dientes pleurodontes, pequeños (Figura 184); la órbita no se cierra posteriormente; foramen pineal del parietal ausente.

Otras características: La cola sirve a menudo como reserva de grasas; cola fuertemente autotómica, pero de regeneración rápida. Algunos desprenden la piel como mecanismo de defensa, de manera análoga a la autotomía (e.g. Scherz et al., 2017). Lengua carnosa escasamente dividida (Figura 188); con comportamiento de limpiarse la cara con la lengua (*wiping behavior*, carácter compartido con Xantusidae). Típicamente ovíparos (1 o 2 huevos). Huevos con cáscara correa (como casi todos los Squamata), pero en algunos grupos hay cáscara calcárea (Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae, Gekkonidae) (convergencia con Archosauria). Algunos con determinación del sexo genética y otros por temperatura (Gamble, 2010). Los ojos grandes, aptos para la visión crepuscular y nocturna. Con pupila vertical diversamente escotada. Con brillo (fusión de párpados, que se hacen transparentes para poder mirar a través de ellos), revertido en Eublepharidae (que tienen párpados móviles) (Daza et al., 2014). Con vocalizaciones (excepto algunos Eublepharidae). Muchas características pueden considerarse como pedomórficas, como los ojos enormes, dientes pequeños y la no formación de las paredes laterales de cráneo.

Este clado es el tercero más diverso entre las lagartijas, alcanzando unas 1714 especies (Kluge, 2001; Bauer, 2002; Uetz y Hošek, 2017), en dos grandes clados (Figura 183). Los Pygopodomorpha están restringidos a Oceanía (Australia, Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda).

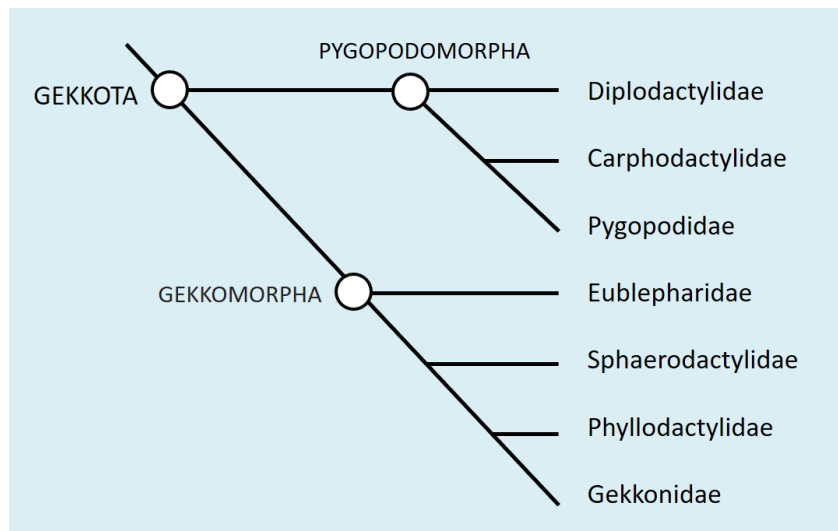


Figura 183: Filogenia de Gekkota (Según Gamble et al., 2015).

### ¿CÓMO TREPA UN GECKO?

Algunas especies presentan la habilidad de adherirse a superficies por medio de almohadillas, una característica que se ha desarrollado independientemente en tres grupos de lagartijas (en los Dactyloidae, en los Gekkota y en un género de Scincidae, *Prasinochaema*), el diseño de los Gekkota parece ser el más efectivo (Irschick et al., 2006). Pese a que es una característica que requiere de varios elementos anatómicos específicos para que pueda ser viable, desde el nivel molecular hasta de anatomía gruesa, esta habilidad ha sido adquirida independientemente en numerosas oportunidades dentro del linaje de los geckos (Gamble et al., 2012).

Las almohadillas adherentes de los geckos están formadas por numerosas microvellosidades que, aprovechando la fuerza molecular de Van der Waals y fuerzas de fricción, permiten adherirse a superficies completamente lisas como el vidrio (Autumn et al., 2000; 2002; 2006; 2014; Russell, 2002; Sun et al., 2005; Tian et al., 2006). Además, tienen la capacidad de autolimpiarse para evitar que se les adhieran partículas de polvo (Hansen y Autumn, 2005).

Cada dedo tiene la parte ventral de la última falange expandida, formando una almohadilla. Cada almohadilla está compuesta por hileras ordenadas de setas, que son estructuras en forma de pelos, cuyas puntas están ramificadas en cientos de prolongaciones denominadas espátulas. Cada individuo puede tener millones de setas y miles de millones de espátulas (Pianka y Sweet, 2005). Algunos han desarrollado setas en la base de la cola también (Bauer, 1998).

Se ha podido extraer una seta aislada y medir la fuerza de adhesión que produce (Autumn et al., 2002), siendo coherentes con las fuerzas de Van der Waals (fuerzas de atracción dipolar mutua entre moléculas no polares). Estas fuerzas son tan débiles que requieren un íntimo contacto entre las espátulas y la superficie de adhesión. La suma de estas diminutas fuerzas le permite a los geckos adherirse a superficies hidrofóbicas tan lisas como el vidrio. Para desprenderse deben doblarla punta de los dedos (hiperextensión) en un ángulo de unos treinta grados, lo que produce la separación sucesiva de grupos de setas.

Es uno de los pocos grupos entre los reptiles que son principalmente nocturnos; sin embargo, muchos grupos retornaron a la vida diurna de manera independiente (Pygopodidae, y algunas especies de Sphaerodactylidae y Gekkonidae) (Gamble et al., 2015). Uno de los grupos (Pygopodidae) con reducción o pérdida de miembros. Gekkota contiene a los fósiles más antiguos de todo Squamata (del Jurásico tardío; Daza et al., 2014). De distribución tropicopolitas.

**DIPLODACTYLIDAE.**— Consiste de unas 150 especies y se encuentra distribuido en Australia, Nueva Zelanda y Nueva Caledonia. Algunas especies de este grupo presenta lamelas adhesivas en la punta de la cola (Bauer, 1998).

**CARPHODACTYLIDAE.**— Consiste de unas 30 especies y se encuentra solamente en Australia (Bauer, 1990a). Algunas formas presentan la cola en forma de picaporte (manija de puerta). No tienen laminillas adhesivas en los dedos. El grupo se caracteriza por presentar la premaxilar no fusionado, un carácter compartido con Diplodactylidae.

**PYGOPODIDAE.**— Es un grupo muy peculiar porque presentan cuerpo alargado, serpentiforme con más de 100 vértebras, y ausencia de miembros y cinturas anteriores (pero con vestigios de las cinturas y miembros posteriores). Muchos son diurnos (característica peculiar entre los Gekkota). Se los encuentra en superficie, entre la hojarasca o en sitios de pastos; estos hábitos



son similares a *Ophiodes* (Anguidae). Este grupo contiene unas 46 especies y es exclusivo de Australia y Nueva Guinea (Jennings et al., 2003; Oliver y Sanders, 2009).

**EUBLEPHARIDAE.**— Este grupo se distingue por presentar los espacios interdientales casi inexistentes; Figura 184), parietales fusionados (presentes también en *Lialis burtonis* y *Phelsuma madagascariensis*), vértebras procelas. Son nocturnos, con ojos con párpados móviles bien desarrollados; sin almohadillas adherentes en los dedos; con voces fuertes. Las aproximadamente 40 especies tienen una distribución peculiar, pues tienen representantes aislados en varias regiones desérticas del mundo (*Coleonyx* en California y México; *Holodactylus* en Somalía; *Hemithelyconyx* en Somalía y África occidental; *Eublepharis* al sur de Asia) (Jonniaux y Kumazawa, 2007), pero no están presentes en América del Sur. Muchos terraristas crían *Eublepharis macularius* (Figura 184), propio del medio oriente, que se ha transformado en una mascota bastante frecuente.



Figura 184: Cráneo de *Eublepharis macularius*, el gekko leopardo. Nótese la ausencia de arcos temporales. (Tomado de The Deep Scaly Project, 2006).

**SPHAERODACTYLIDAE.**— Este grupo tiene aproximadamente 220 especies y se distribuye en casi todos los continentes excepto en Norte América y Oceanía. Está presente en Centroamérica, América del Sur, el Caribe, Norte de África, sur de Europa, oriente medio y el centro de Asia (Figura 185). En este grupo se encuentran los amniotas más pequeños del mundo, un gekko diminuto de República Dominicana que el adulto mide solo 14 milímetros desde el hocico hasta la cloaca (Hedges y Thomas, 2001). Estos gekkos miniturizados presentan un interesante patrón de solapamiento de huesos en el hocico, carácter convergente Pygopodidae (Daza et al., 2008). La mayoría de las especies son diurnas (Gamble et al., 2015).

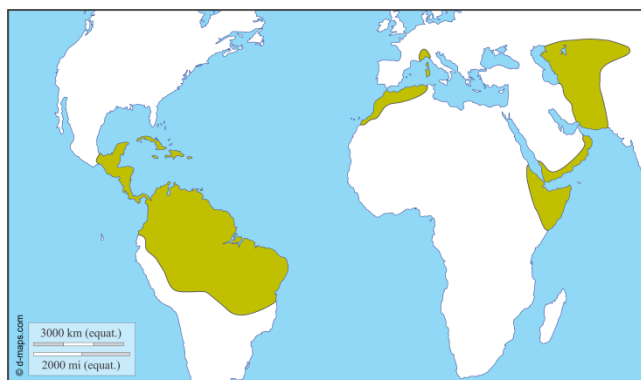


Figura 185: Distribución de *Sphaerodactylidae* (Modificado de Pough et al., 2016).

**PHYLLODACTYLIDAE.**— Contiene unas 140 especies del norte de África, el Oriente Medio, América y el Caribe (Gamble et al., 2008b) (Figura 186). En Argentina hay dos géneros, *Phyllo-*

*pezus* y *Homonota*. Hay ocho especies de *Homonota* en Argentina, dos de las cuales fueron descritas recientemente (*Homonota williamsii*, Ávila et al., 2012; *Homonota taragui*, Cajade et al., 2013); hay tres grupos de especies de *Homonota*: grupo *fasciata*, grupo *borelli* y grupo *whitii* (Morando et al., 2014). *Homonota horrida* alcanza la distribución más austral entre los gekos, llegando hasta Puerto Deseado en la provincia de Santa Cruz (Abdala, 1995; Ibargüengoytía y Casalins, 2007; Vitt y Caldwell, 2008; Abdala et al., 2012; Cacciali et al., 2017). *Tarentola mauritanica* es un gekko propio del Mediterráneo, ha sido introducido ampliamente en América y Asia; en América del Sur se han encontrado en Argentina (en Buenos Aires, Rosario, Santa Fe y Tucumán; Cabrera y Guerra, 2006) y Uruguay (Baldo et al., 2008).

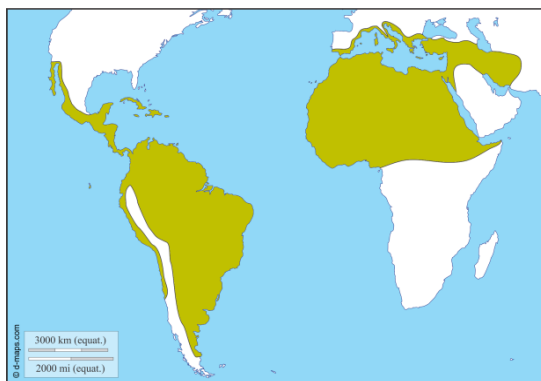


Figura 186: Distribución de Phyllodactylidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**GEKKONIDAE.**— Esta es el grupo más numeroso de gekos con más de 1160 especies (Uetz y Hošek, 2018). Se encuentran distribuidos en áreas tropicales en todo el planeta. Algunas de las características más importantes son: ojos con pupila vertical, sin párpados (fusionados en un brillo); extremidades bien desarrolladas y a menudo con almohadillas adherentes en los dedos, buenos trepadores (Autumm et al., 2000); son nocturnos (pero algunos diurnos, como *Phelsuma*; Gamble et al., 2015); pueden emitir sonidos. Comprenden numerosas especies de amplia distribución circumtropical (Figura 187): *Hemidactylus mabouia*, gekko originario de África, se está dispersando por todo el mundo por antropocoria (transporte por el hombre); en América del Sur se ha informado su reciente introducción en varias localidades de Argentina, Montevideo, Chile y Bolivia (Baldo et al., 2008).

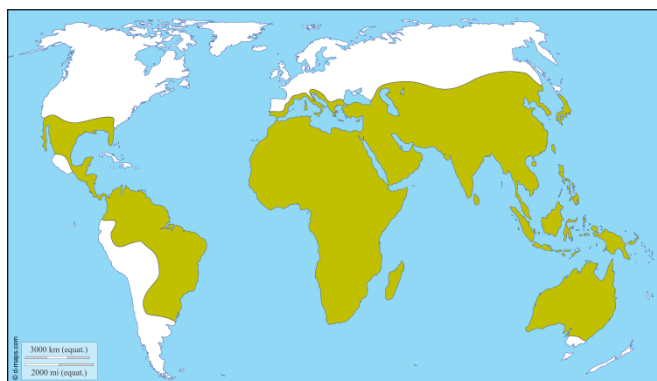


Figura 187: Distribución de Gekkonidae (Modificado de Pough et al., 2016).

## AUTARCHOGLOSSA

Grupo compuesto por Scincomorpha y Anguimorpha, corroborado en muchas filogenias (e.g. Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012), aunque no en todas y tiene menos soporte que el clado

Scleroglossa. El nombre del grupo significa “lengua libre”; la lengua de estos grupos tiende a ser dividida distalmente (“lengua viperina”, Figura 188), y se utiliza para llevar olores al órgano vomeronasal (de Jacobson) que está notablemente desarrollado (órgano de quimiorrecepción). Tienen la cara dérmica del frontal y del parietal con esculturaciones; el jugal tiene un proceso posteroventral.

#### PERFUME DE ATRACCIÓN: ÓRGANO VOMERONASAL

**Mario Ruiz Monachesi**

La transición desde un ambiente acuático hacia uno terrestre favoreció el desarrollo de nuevos sistemas sensoriales que debieron modificarse, como los de percepción química.

En Tetrapoda existen tres órganos quimiorreceptores principales (Simon 1983, Font 1996): a)- los botones gustativos, implicados en el sentido del gusto; b)- el sistema olfativo principal, relacionado a la olfacción y c)- el órgano vomeronasal (OVN) u órgano de Jacobson. Este último es un órgano par, imbuido en el interior de la cavidad nasal, que se conecta a la cavidad bucal por medio de una ventana del paladar. En Squamata el OVN se encuentra separado de la cavidad nasal (Schwenk 1995). Cada órgano se encuentra en posición ventromedial a la cavidad nasal y forma una esfera hueca con su cara anteromedial invaginada por una estructura cartilaginosa llamada cuerpo fúngico o cuerpo de hongo (*mushroom body* en inglés). Dorsalmente se encuentra el epitelio sensitivo, con células receptoras que envían la información recibida al nervio olfatorio accesorio hacia el bulbo olfatorio. El máximo desarrollo del OVN se observa en los Autarchoglossa, como los teídos, varanos, dragones de Komodo y serpientes; en estos grupos la punta de la lengua es bifurcada y sirve para la recolección de las moléculas del entorno y su transporte hasta el lumen del OVN.

El órgano vomeronasal está implicado en la recepción de moléculas pesadas, como las feromonas, que participan en el reconocimiento sexual, social (entre individuos del mismo sexo) y heterospecífico (congéneres, presa, predadores). Los individuos captan las moléculas cuando realizan extrusiones linguales o lamidos, y las depositan en las ventanas del paladar; allí se disuelven en el fluido del lumen de OVN y son captadas por el área sensitiva (Mason 1992), produciendo la despolarización de las células sensitivas (Labra et al. 2005). Eventualmente se produce una respuesta comportamental, en función del tipo de mensaje que lleven las feromonas recibidas.

#### SCINCOMORPHA

Cráneo usualmente largo y estrecho, con incipiente paladar secundario (bien desarrollado en muchos Gymnophthalmidae), con abertura temporal superior generalmente presente, que puede estar cubierta por osteodermos o expansiones de los parietales; dientes pleurodentes; lengua con escamas o plicas (pequeñas láminas) con división incipiente (Figura 188). Varios linajes dentro del grupo tienden a reducir los miembros y tener cuerpo serpentiforme. Cosmopolitas.

Hay dos grandes clados: Lacertoidea y Scincoidea (Figura 189). Lacertoidea está compuesto por Lacertidae (Viejo Mundo, equivalentes ecológicos de Teiidae), Teiidae (Nuevo Mundo) y Gymnophthalmidae (América del Sur, muchos con reducción de miembros). En Scincoidea la reducción de miembros es aún más frecuente; este grupo compuesto por Scincidae (cosmopoli-

tas), Cordylidae (África subsahariana, con reducción de miembros), Xantusiidae (América del Norte y Central, similares en varios aspectos a Gekkota).

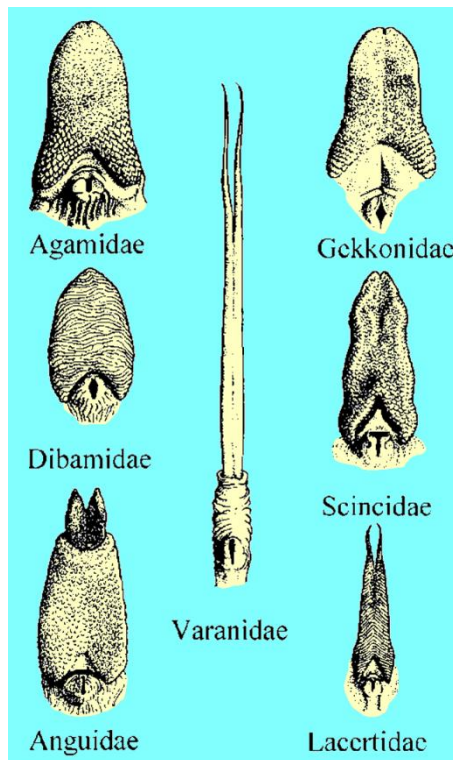


Figura 188: Tipos de lenguas en algunos Lepidosauria (Modificado de Smith, 1931).

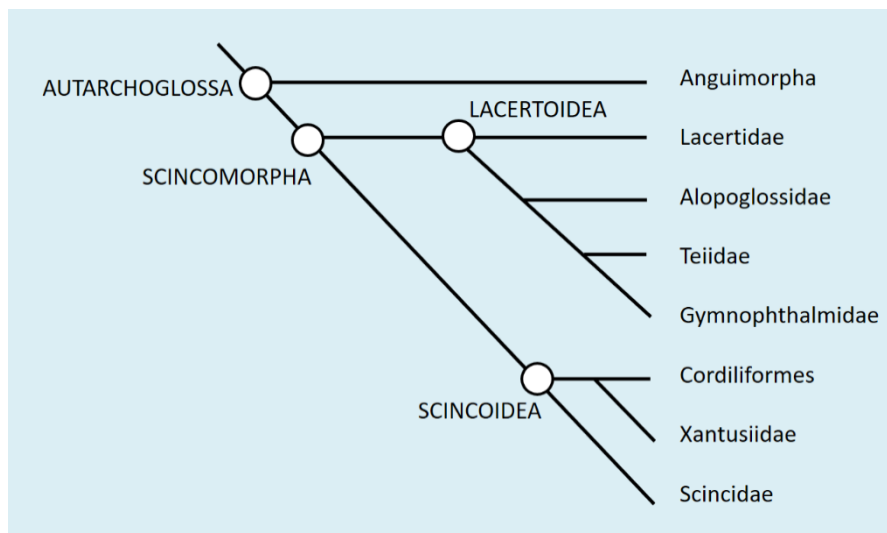


Figura 189: Filogenia de Scincomorpha (Basada en Gauthier et al., 2012 y en Goicoechea et al., 2016).

### LACERTOIDEA

Este grupo no tiene apomorfias morfológicas evidentes, pero tiene un fuerte soporte molecular.

**LACERTIDAE.**— Lagartijas diurnas, del Viejo Mundo (Europa, Asia y África); alrededor de 320 especies reconocidas (Mayer y Pavlicev, 2007; Uetz y Hošek, 2017). Algunas especies de *Lacerta*

son partenogénicas por hibridización interespecífica. Muchas especies muy similares externa y ecológicamente a los Teiidae americanos (vicarianza ecológica).

**ALOPOGLOSSIDAE.**— Son 22 especies en dos géneros (*Alopoglossus*, con escamas quilladas en los miembros anteriores, y *Ptychoglossus*, con escamas lisas; Torres-Carvajal y Lobos, 2014) que se caracterizan por tener un hueso frontal tubular (Goicoechea et al., 2016), que recubre los lóbulos olfatorios del cerebro. Tienen páspados móviles y la lengua con plicas anteromediales. Se distribuyen desde Costa Rica hasta Bolivia, pero es particularmente diversa en Colombia (Figura 190). Anteriormente este grupo estaba incluido en Gymnophthalmidae (Pellegrino et al., 2001; Goicoechea et al., 2016).



Figura 190: Distribución de Alopoglossidae.

**TEIIDAE.**— Con patrón regular de escamas en la cabeza; escamas nasales en contacto entre sí; escamas ventrales rectangulares; frecuente autotomización de la cola (Casas et al., 2016). La mayoría tiene más de 7 cm de largo del cuerpo, y pueden llegar a más de 1 metro (*Salvator*, *Tupinambis*, *Dracaena*), por lo que se los solía llamar “macroteidos” en oposición a los pequeños “microteidos”, los actuales Gymnophthalmidae. Aunque el grupo se conoce del Paleógeno de Brasil, como gran grupo se conocen bien del Cretácico de América del Norte (*Prototeius*, *Chamops*) y Asia (*Mimeosaurus*). Varias especies de *Cnemidophorus*, *Teius* y *Kentropix* son partenogénicas, en general por hibridización interespecífica (Harvey et al., 2012). Principalmente sudamericanos, excepto la radiación de *Aspidoscelis* que llega a América del Norte (Figura 191). En Argentina: *Ameiva*, *Ameivula*, *Aurivela*, *Contomastix*, *Teius*, *Kentropyx*, y *Salvator* (Abdala et al., 2012).



Figura 191: Distribución de Teiidae (Modificado de Pough et al., 2016). En verde claro la distribución del género *Aspidoscelis*.

**GYMNOPHTHALMIDAE.**— Antes considerados como “microteidos”, ahora se considera como grupo hermano de Teiidae (Pellegrino et al., 2001; Goicoechea et al., 2016). Pequeños, con tendencia a la miniaturización en varios linajes (Montero et al., 2003; Guerra y Montero, 2008). Con tendencia al alargamiento del cuerpo y pérdida de miembros, lo que ha ocurrido paralelamente

en varias ocasiones (por lo menos en 6 eventos independientes dentro del grupo; ejemplos representativos: *Bachia*, *Calyptomatus*; Pellegrino et al., 2001; Kohlsdorf y Wagner, 2006). Algunos con estilo de vida semiacuático (*Neusticurus*, *Gelanesaurus*, *Potamites* y *Echinosaura*; Marques-Souza et al., 2018). Las escamas nasales están separadas por una o dos frontonasales; sin párpados. Desde el sur de México hasta Argentina (Figura 192), el grupo tiene numerosas especies (alrededor de 235). En Argentina: *Cercosaura*, *Proctoporus* y *Vanzosaura* (Abdala et al., 2012; Ávila et al., 2013).



Figura 192: Distribución de Gymnophthalmidae (Modificado de Pough et al., 2016).

## SCINCOIDEA

Este grupo está compuesto por tres clados relativamente pequeños (Cordylidae, Gerrhosauridae y Xantusiidae) y el enorme grupo de Scincidae (que tiene 1600 especies) (Figura 189); Cordylidae y Gerrhosauridae están reunidos en un grupo monofilético denominado Cordyliformes (Odierna et al., 2002), que se caracterizan, entre otras cosas, por tener numerosos osteodermos por debajo de las escamas.

**CORDYLIDAE.**— Exclusivamente del sur de África. Caracterizados por escamas fuertemente quilladas y dispuestas en círculos alrededor del cuerpo y colas espinosas; con osteodermos. Generalmente viven en ambientes rocosos; cuando son perseguidos y se introducen en grietas, inflan el cuerpo anclándose entre las rocas. El género *Chamaesaura* tiene algunas especies con reducción de miembros y cuerpo serpentiforme.

**GERRHOSAURIDAE.**— Exclusivamente de África subsahariana y Madagascar. Tienen osteodermos bajo las escamas, pero éstas son generalmente lisas y no desarrollan espinas propias de Cordylidae. Algunos grupos con reducción de miembros. De hábitos terrestres, fosoriales y semiacuáticos.

**XANTUSIIDAE.**— Propios del sur de América del Norte, América Central y Cuba. A menudo nocturnos, otros diurnos, pero de vida secretiva bajo la hojarasca; algunos partenogenéticos. Ojos cubiertos por un brillo (fusión de párpados). La posición de este grupo es muy discutida y ha sido relacionado tanto con Gekkota como con Scincomorpha; su posición entre Scincoidea está sustentada fundamentalmente por caracteres moleculares.

**SCINCIDAE.**— Con escamas cicloides, lisas, con osteodermos subyacentes; poros femorales ausentes; cola fácilmente autotomizable, pero rápidamente regeneradavarios grupos con paladar secundario bien desarrollado. Hay muchos géneros con tendencia a la reducción de miembros, hasta perderlos totalmente en algunos casos (como en Acontinae).

En Scincidae ha evolucionado el viviparismo en varios linajes (pero mucho más frecuentemente que en otros grupos de lagartijas), con algunos mamotróficos (embrión alimentado por una secreción del útero materno; Fleming y Branch, 2001), mientras que otros han desarrollado una placenta alantoidea o corioalantoidea (análoga a la de mamíferos; Jerez y Ramirez-Pinilla, 2001; Blackburn y Vitt, 2002).

Son cosmopolitas, muy diversificados (más de 1600 especies en 115 géneros), particularmente en Australia, la región oriental y África (Figura 193). Hay mucha controversia sobre la filogenia del grupo (Hedges y Conn, 2012; Hedges, 2014; Lambert et al., 2015; Pinto-Sánchez et al., 2015; Karin et al., 2016): algunos reconocen solamente tres grupos (Lambert et al., 2015), mientras que otros nueve clados (Acontinae, Egerniinae, Eugongylinae, Lygosominae, Mabuyinae, Sphenomorphinae, Scincinae, Ristellinae y Ateuchosaurinae; Hedges, 2014).

En América Neotropical (América Central, Antillas y América del Sur) hay una única radiación (de miembros cortos, con escamas cicloideas y vivíparas) que se originó de especies africanas (Karin et al., 2016), posiblemente llevadas por balsas de vegetación arrastradas por las corrientes marinas (*rafting*) provenientes de África (Carranza y Arnold, 2003), o saltando a lo largo de una serie de islas volcánicas que otrora atravesaron el Atlántico (Karin et al., 2016). Las especies americanas (antes incluidas en un único género *Mabuya*) fueron divididas en 16 géneros, restringiéndose el género *Mabuya* a las especies de las Antillas (Hedges y Conn, 2012). En Argentina encontramos solamente dos especies, *Aspronema dorsivittata* y *Notomabuya frenata* (Abdala et al., 2012).

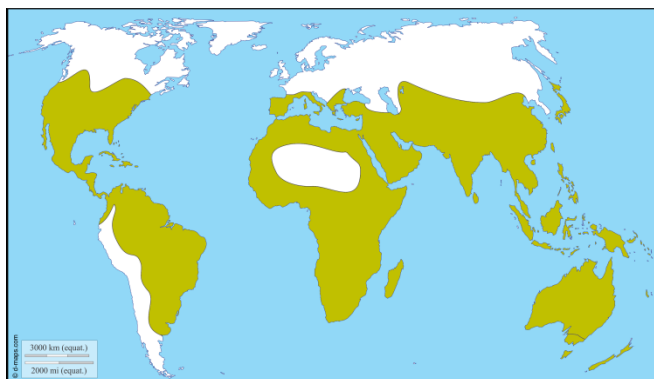


Figura 193: Distribución de Scincidae (Modificado de Pough et al., 2016).

## ANGUIMORPHA

Cráneo con arco superior generalmente presente, pero a veces incompleto; epipterigoides reducidos; lengua bífida extensible, formada por una porción basal, carnosa y elástica, separada por un pliegue de la distal, inelástica; reemplazo dentario posterolingual y alternado, con una pequeña foseta de reabsorción presente.

Comprende a Xenosauridae, y los clados Diploglossa, Varanoidea y el grupo fosorial de Dibamidae + Amphisbaenia + Serpentes (Gauthier et al., 2012) (Figura 194); el grupo fosorial (llamado “Krypteia”, “los que están ocultos”, en Gauthier et al., 2012) también ha sido relacionado con Scincomorpha, más particularmente dentro de Scincidae (Conrad, 2008). Diploglossidae, Anniellidae y Anguidae forman un grupo monofilético, Diploglossa, pero muchos autores los consideran dentro de un único grupo Anguidae (e.g. Pough et al., 2016); nosotros seguimos la propuesta de considerarlos grupos independientes (Vitt y Caldwell, 2013) porque así se destaca el grupo Neotropical (Diploglossidae), que es evidentemente monofilético.

**XENOSAURIDAE.**— Con cuerpo y cabeza muy deprimidos, posiblemente como adaptación a sus hábitats rocosos; cráneo con osteodermos fusionados a los huesos. Con dos géneros poco conocidos, *Xenosaurus* de México y *Shinisaurus* del sur de China (Notar la distribución de *Alligator* y algunos Urodela Cryptobranchidae). Algunos autores (Macey et al., 1999) ubican a *Shinisaurus crocodilurus* (de China) en un grupo independiente (Shinisauridae).

**ANNIELLIDAE.**— Serpentiniformes, sin miembros; de vida subterránea. Con el párpado inferior móvil, con una ventana transparente. Hay solamente un género y dos especies, de California y

Baja California (Figura 196). Gauthier et al. (2012) encontraron que este grupo estaría relacionado con Krypteia.

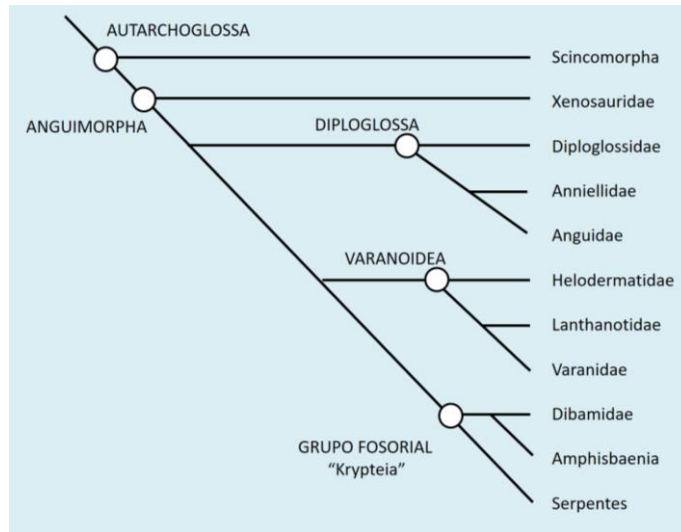


Figura 194: Filogenia de Anguimorpha (Basada en Gauthier et al., 2012; Vitt y Caldwell, 2013).

**ANGUIDAE.**— Con osteodermos en el cuerpo; las escamas son usualmente lisas y poco imbricadas. Incluye formas con miembros bien desarrollados y muchas con miembros reducidos y cuerpo serpentiforme (Wiens y Slingluff, 2001); *Anniella* ha perdido completamente los miembros. La cola es generalmente mucho más larga que el cuerpo y su fragilidad, que se autotomiza fácilmente, ha dado a este grupo el nombre de lagartijas de cristal. De amplia distribución holártica, en América del Norte y Eurasia (Figura 195).

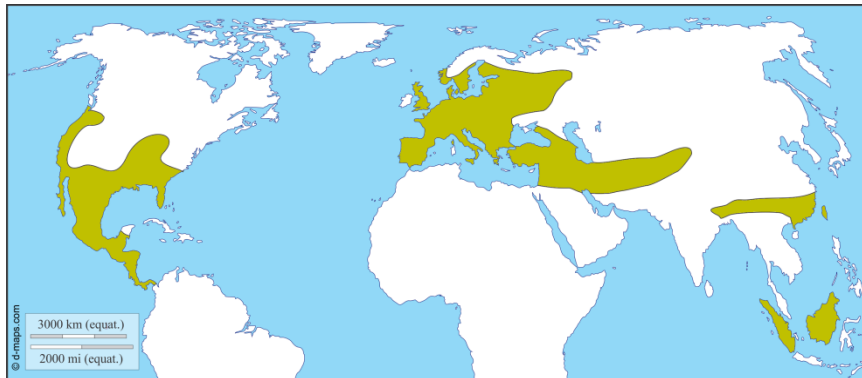


Figura 195: Distribución de Anguidae (modificado de Vitt y Caldwell, 2013).

**DIPLOGLOSSIDAE.**— Son elongados con miembros reducidos, pero presentes; *Ophiodes* presenta únicamente miembros posteriores en forma de una escama. La cola es fácilmente autotomizable. Tres géneros: *Celestus* y *Diploglossus* están distribuidos en América Central, y *Ophiodes* en América del Sur (Figura 196). *Ophiodes* comprenden seis especies (Cacciali y Scott, 2015; Machado Entiauspe-Neto et al., 2017), de las cuales por lo menos tres hay en Argentina (Abdala et al., 2012); se desplazan rápidamente entre la vegetación herbácea y son vivíparos.





Figura 196: Distribución de Diploglossidae, en verde, y Anniellidae, en rosa (modificado de Vitt y Caldwell, 2013).

### VARANOIDEA

Formas de tamaño moderado a grande; mandíbulas adaptadas a la ingestión de presas grandes con cierto cinetismo; sin autotomía caudal; con una gran glándula seromucosa en la mandíbula inferior (venenosa en el caso de *Heloderma*); con dientes plicidentes (es decir con capa de dentina plegada hacia el interior (Kearney y Rieppel, 2006). No representada en Argentina, incluye a *Lanthanotus* (Lanthanotidae), de Borneo; *Varanus* (Varanidae) de África, del sur de Asia y Australia; y *Heloderma* (Helodermatidae) de México, suroeste de Estados Unidos y Guatemala. Algunas clasificaciones consideran en este grupo a Xenosauridae (de México) y Shinisauridae (del norte de China). Conocidos desde principios del Cretácico, incluyen a los fósiles Necrosauridae, Dolichosauridae, Aigualosauridae y Mosasauridae, con representantes marinos cosmopolitas de 10 metros de longitud.

**HELODERMATIDAE.**— Son de cuerpo macizo, recubierto de osteodermos, que llegan a alcanzar casi un metro de longitud. La cola, corta y gruesa, no es autotómica y actúa como reservorio de grasas. Actualmente incluye sólo a dos especies (*Heloderma horridum* y *H. suspectum*), que viven en regiones semidesérticas y boscosas, desde el suroeste de Estados Unidos hasta Guatemala. Las glándulas venenosas de *Heloderma* están en la mandíbula inferior y son no muscularizadas (a diferencia de lo que ocurre en ofidios); su función es principalmente defensiva.

**LANTHANOTIDAE.**— Una sola especie, *Lanthanotus borneensis*, de Borneo. Se lo conoce como varano sin oídos y es de hábitos bastante acuáticos.

**VARANIDAE.**— Saurios que miden desde unos 25 cm hasta más de tres metros (largo de *Varanus komodensis*, el lagarto más grande en la actualidad); una especie del Pleistoceno de Australia, *Varanus (Megalania) prisca*, se estimó en siete metros de largo y dos toneladas de peso (Hecht, 1975; Holman, 2003; Pianka, 2003). Se caracterizan por tener el cuello largo.

De acuerdo al tamaño, las especies de varánidos se alimentan desde insectos hasta grandes vertebrados. Algunos varánidos tienen veneno, inductor de shock y anticoagulante, provenientes de glándulas mandibulares homólogas a las de *Heloderma* (Fry et al., 2006; 2009; Koludarov et al., 2017). Son predadores activos con altas tasas metabólicas; para ello han desarrollado la ventilación de los pulmones unidireccional (Schachner et al., 2013a), de manera similar a la de Iguania (Cieri et al., 2014) y Archosauria (cocodrilos y aves) (Schachner et al., 2013b; Cieri y Farmer, 2016). Actualmente sólo se encuentra el género *Varanus* con casi 80 especies, que viven en África, sur de Asia y Oceanía.

### “KRYPTeia” (GRUPO FOSORIAL)

Comprende a grupos serpentiformes, con miembros reducidos o ausentes, con el cráneo sólido (revertido en muchas Serpentes), sin arcos temporales, ojos reducidos y cubiertos con brillo, columela gruesa (posiblemente relacionada a la transmisión de sonido por el sustrato más que aérea). Muchas de estas características están relacionadas con la fosorialidad del grupo. Se

hipotetiza que al menos los ancestros de Serpentes han tenido una etapa de vida fosorial; los ojos de las serpientes parece que se habrían reducido en esta etapa y luego habrían readquirido funcionalidades, pero con muchas características no similares a la de los ojos de otros Tetrapoda.

Dibamidae, Amphisbaenia y Serpentes aparecen en un mismo clado en muchas filogenias morfológicas. En Conrad (2008) este grupo aparece relacionado a Scincidae, mientras que en Gauthier et al. (2012) está relacionado a Anguimorpha. Se discute si este agrupamiento es realmente debido a la filogenia, o quizás sea un artefacto debido a la convergencia de caracteres relacionados a la vida fosorial (Lee, 1988; Gauthier et al., 2012). La pérdida de algunos caracteres filogenéticamente informativos podría producir este artefacto. Las filogenias moleculares no recuperan este grupo, sino que lo consideran polifilético; en algunas Dibamidae aparece como el grupo más basal de Squamata, Amphisbaenia aparece relacionados a Lacertidae, y Serpentes está relacionada con Iguania y Varanoidea en el grupo Toxicofera (Zheng y Wiens, 2016).

**DIBAMIDAE.**— Grupo de animales serpentiformes, con miembros reducidos y ojos vestigiales, de hábitos cavadores. El cráneo, adaptado como herramienta cavadora, es muy compacto y sin arcos temporales. Comprenden dos géneros: *Anelytropsis* (en México) y *Dibamus* (en el sudeste de Asia, Indonesia, Filipinas y Nueva Guinea). Aunque su distribución es completamente disyunta, la monofilia del grupo ha sido corroborada tanto por caracteres moleculares como morfológicos. Las relaciones de este grupo dentro de los Squamata han sido muy discutidas; han sido ubicados en la base de Squamata (Zheng y Wiens, 2016), con Gekkota (Jonniaux y Kumazawa, 2007), Amphisbaenia (Hallermann, 1998) y Serpentes (Townsend et al., 2004).

#### VARANIDOS: PREDADORES INTELIGENTES

Los varanidos son animales muy inteligentes. Su fisiología altamente especializada, como la alta tasa metabólica y la eficiencia de sus sistemas circulatorio y respiratorio, les permiten predar activamente sobre una variedad de presas (Manrod et al., 2008), como insectos, otros saurios, peces, anfibios, aves, mamíferos, huevos de aves y reptiles, carroña, etc. (Pianka y King, 2004).

Se ha demostrado en varias especies que tienen la habilidad de contar hasta seis; se los acostumbraba a recibir una comida de distinto número de caracoles, y los ejemplares pudieron distinguir cuando alguno faltaba (Pianka y Vitt, 2003). Quizás esta habilidad haya evolucionado como consecuencia de predar sobre nidos de reptiles, aves y mamíferos, que tienen por lo general alrededor de seis crías (Pianka y King, 2004).

Son capaces también de aprender distintos comportamientos y objetos para obtener un premio comestible (experimentos de Gordon M. Burghardt; Manrod et al., 2008).

Se ha observado cooperación entre individuos para predar sobre nidos de cocodrilos; mientras un individuo distrae a la madre para separarla del nido, otro abre el nido para alimentarse, y luego deja que el primero se alimente también (Pianka y King, 2004).

Dragones de Komodo mantenidos en cautiverio reconocen a sus cuidadores, y también parecen tener personalidades individuales; además, en la naturaleza, cooperan para cazar presas grandes (Pianka y King, 2004).

# Amphisbaenia

---

## DIAGNOSIS

- Cuerpo serpentiforme. Escamas formando anillos que rodean al cuerpo. La piel se mueve independientemente del tronco (conectada por músculos), permitiendo locomoción por concertina interna (similar a Serpentes Uropeltidae) dentro de los túneles; pueden avanzar con la misma facilidad hacia adelante o hacia atrás (lo que les da el nombre, Amphisbaenia: doble camino).
- De hábitos fosoriales, construyen sus propios túneles utilizando la cabeza como ariete (Gans, 1974; Barros-Filho et al., 2008; Hohl et al., 2014).
- Cráneo sólido, con unión interdigitada entre huesos (Figura 197; Montero y Gans, 1999; Gans y Montero, 2008), que resiste las fuerzas de excavación.
- El crecimiento ventral de los frontales y parietal determina una caja craneal casi completamente cerrada.
- Con un gran diente premaxilar impar; dientes pleurodontes excepto en Trogonophidae que tiene dientes acrodontes.
- Con tabulosfenoides (osificación particular de la base de la caja craneal, no homólogo al orbitoesfenoides del resto de Squamata).
- Extracolumella llega hasta el dentario, formando un aparato auditivo único (Figura 201) (excepto en *Blanus* y *Bipes*).
- Ambos arcos temporales ausentes.
- Pérdida de varios huesos en los actuales (postfrontal, postorbital, supratemporal y yugal).
- Cintura pectoral y pélvica reducidas (Kearney, 2002; Urban et al., 2014). Ausencia de miembros anteriores y posteriores; algunos autores sugieren que en *Bipes* el miembro anterior pentadáctilo re-evolucionó a partir de ancestros ápodos (Kley y Kearney, 2007; Brandley et al., 2008; Gauthier et al., 2012).
- Vértebras procelas, en número de 85 a 156. Con una sola vértebra autotómica, con un plano de ruptura intravertebral (los demás Squamata tienen varios planos de posible autotomía). No hay regeneración de la cola autotomizada.
- Con pulmón derecho y arco aórtico correspondiente reducidos; arco aórtico izquierdo dominante (al contrario de la mayoría de otros serpentiformes).

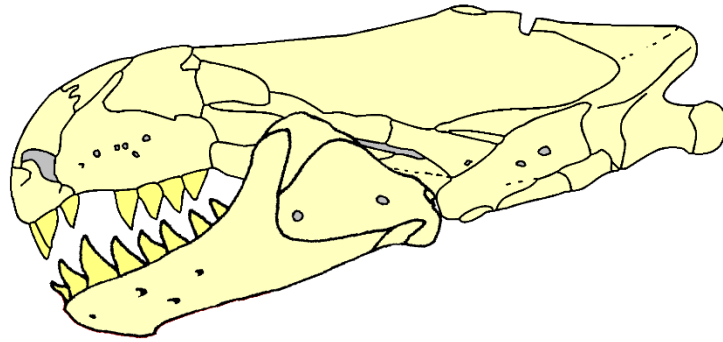


Figura 197: Cráneo de *Amphisbaena alba* (modificado de Montero y Gans, 1999). Obsérvese la solidez e interdigitación de huesos, la ausencia de órbita cerrada, la pérdida de arcos temporales, la extensión anterior del cuadrado.

Amphisbaenia se distribuye en el sur de América del Norte, en América Central y del Sur, África, España y Península Arábiga. Esta distribución sugiere un origen del grupo previo al desmembramiento de Pangea (Hembree, 2006; Montero, 2007), lo que los hace un grupo particularmente interesantes de estudiar biogeográficamente. En América del Sur están muy diversificado en número de especies, siendo Brasil el país con mayor diversidad, sobre todo en la franja tropical. En Argentina son relativamente pocas las especies del grupo (solamente diez especies citadas; Montero, 1994; Abdala et al., 2012; Ávila et al., 2013).

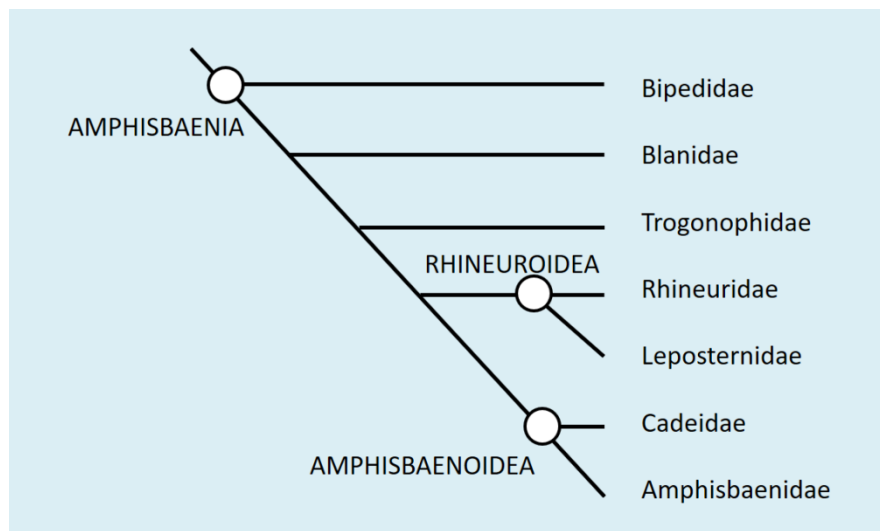


Figura 198: Filogenia de Amphisbaenia (Basada en Montero y Gans, Ms.).

Si bien la monofilia de Amphisbaenia está bien sustentada, la posición del grupo dentro de Squamata es todavía incierta. Se han propuesto relaciones con Serpentes (Rieppel y Zaher, 2000a; 2000b; Douglas et al., 2006), Dibamidae (Hallermann, 1998; Kearney, 2003), Teiidae (Wu et al., 1996), Lacertidae (Townsend et al., 2004; Vidal y Hedges, 2005; Zheng y Wiens, 2016), Gekkonidae (Reynoso, 1998; Caldwell, 1999; Lee, 2000; Zhou et al., 2006), y otras.

Actualmente se reconocen alrededor de 200 especies (Gans, 2005; Uetz y Hošek, 2018) en los grupos Bipedidae, Blanidae, Trogonophidae, Rhineuridae, Leposternidae, Cadeidae y Amphisbaenidae. Las relaciones entre los grandes grupos de Amphisbaenia han sido estudiadas por medio de caracteres morfológicos y moleculares, pero hay discrepancias entre las hipótesis, como por ejemplo en que las filogenias morfológicas consideran como el grupo más primitivo a

Bipedidae (Kearney, 2003; Figura 195), mientras que las moleculares consideran a Rhineuridae (Kearney y Stuart, 2004; Vidal y Hedges, 2005; Macey et al., 2004; Douglas et al., 2006; Zhou et al., 2006).

La posición de algunos géneros con el hocico en forma de pala (*Leposternon*, *Dalophia*, *Monopeltis*) es discutida. Gans (1978, 2005) los incluye en Amphisbaenidae, sobre la base de caracteres de lepidosis, cromosomas y hemipenes. Sin embargo, otros autores, basándose en caracteres principalmente osteológicos, los relacionan con Rhineuridae (Vanzolini, 1951; Kearney, 2003), o inclusive proponen un grupo independiente (Leposternidae; este trabajo).

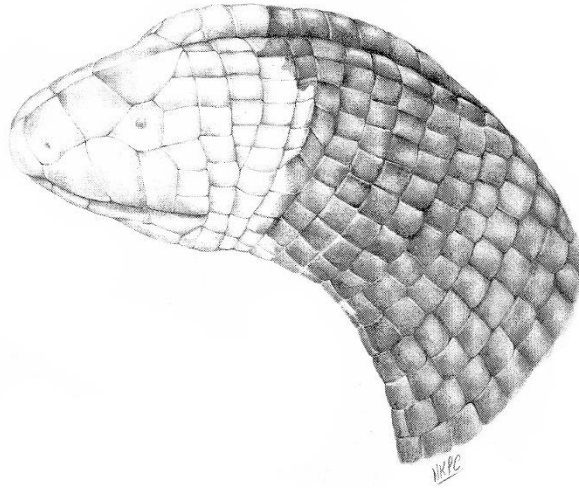


Figura 199: *Amphisbaena bolivica*.

**BIPEDIDAE.**— Dentición pleurodonta; sin epipterigoides; sin extracolumela. Un único género, *Bipes* (distribuido al este de México; Papenfuss, 1982; Figura 200). Es el único grupo de Amphisbaenia que conserva los miembros anteriores (otros grupos sólo tienen la cintura pectoral reducida o ausente; Kearney, 2000). Utilizan los miembros para cavar.

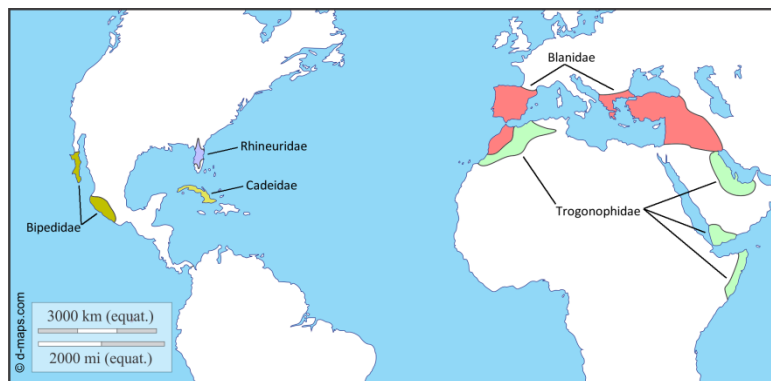


Figura 200: Distribución de Bipedidae, Rhineuridae, Cadeidae, Trogonophidae y Blanidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**BLANIDAE.**— Dentición pleurodonta; sin miembros pero con cinturas pectoral y pélvica bien desarrolladas; con epipterigoides; sin extracolumela. Tiene un anillo de escamas por cada vértebra (mientras que en el resto de Amphisbaenia hay dos anillos por cada vértebra). El género *Blanus* tiene una distribución disyunta alrededor del Mediterráneo (Figura 200): en el oeste está

en España y Marruecos, y en el oeste está en Turquía; sin embargo, hay fósiles del Pleistoceno que revelan que se distribuía en todo el sur de Europa y cercano oriente.

**TROGONOPHIDAE.**— Dentición acrodonta; cuerpo relativamente corto, de sección triangular; con epipterigoides (sólo en el género *Trogonophis*); sin autotomía caudal. Viven en zonas desérticas y tienen un modo de excavación particularmente adaptado para cavar en la arena (Gans, 1974). Distribuidos en Marruecos, Somalia y cercano oriente (península Arábiga hasta Irán) (Figura 200). Géneros *Trogonophis*, *Agamodon*, *Diplometopon* y *Pachycalamus*.

#### ¿CÓMO CAVAN LAS ANFISBENAS?

Hay tres tipos morfológicos en la forma de la cabeza de los Amphisbaenia, que se asocian a formas de cavar particulares (Gans, 1974, 1978; Gans y Montero, 2008):

- Un grupo tiene el hocico deprimido, con una **quilla horizontal** y un plano frontal (Figura 201), en forma de pala (por ejemplo, *Rhineura*, *Leposternon*, *Monopeltis*), y al cavar introducen la quilla en el sustrato con un fuerte impulso del cuerpo, y luego levantan la cabeza y comprimen el suelo contra el techo del túnel.
- Otro grupo tiene el hocico comprimido formando una **quilla vertical** (por ejemplo, *Anops*, Figura 203; *Baikia*), y al cavar, luego de insertar la quilla en el sustrato, mueven la cabeza lateralmente y comprimen el suelo a los costados del túnel.
- El tipo más generalizado, en cuanto al número de especies que lo presentan, tiene el **hocico redondeado** o cónico (por ejemplo, *Amphisbaena*, *Blanus*; Figura 199).
- Algunos miembros de Trogonophidae (*Agamodon*, *Diplometopon*, *Pachycalamus*), que vive en ambientes desérticos arenosos, tiene un tipo particular de excavación. Dado que la arena es incompresible, cavan sus túneles gracias a que tienen, a los lados de la cabeza, escamas con bordes afilados; **rotan la cabeza de manera oscilante** y con ese movimiento desgranar la arena (que la acumulan en el espacio cóncavo debajo de sus cuerpos).

Hay algunos tipos morfológicos (no necesariamente filogenéticos) intermedios entre los antes definidos (por ejemplo, *Cercolophia* y *Mesobaena* son intermedios entre los de quilla vertical y redondeado; *Amphisbaena frontalis*, *Aulura anómala* son intermedios entre los de quilla horizontal).

#### RHINEUROIDEA

Este grupo comprende especies con el hocico en forma de pala, con quilla horizontal. No tienen autotomía caudal (como en Trogonophidae y algunos Amphisbaenidae). El cráneo tiene una fuerte angulación craniofacial ente el parietal y los frontales (Figura 201); los huesos del hocico forman un ancho plano. Los músculos nucales están particularmente desarrollados para ejercer fuerza al levantar la cabeza durante la excavación. La región pectoral está modificada, presentando escamas agrandadas que no forman anillos, y que posiblemente sirvan como punto de apoyo para elevar la cabeza.

**RHINEURIDAE.**— Dentición pleurodonta; sin miembros; sin epipterigoides; hocico espatulado, con plano frontal (no tan marcado como Leposternidae) y quilla horizontal. La única especie actual es *Rhineura floridana* de Florida (EE.UU.) (Figura 200); sin embargo, el registro fósil en América del Norte desde el Eoceno es abundante (Hembree, 2007).

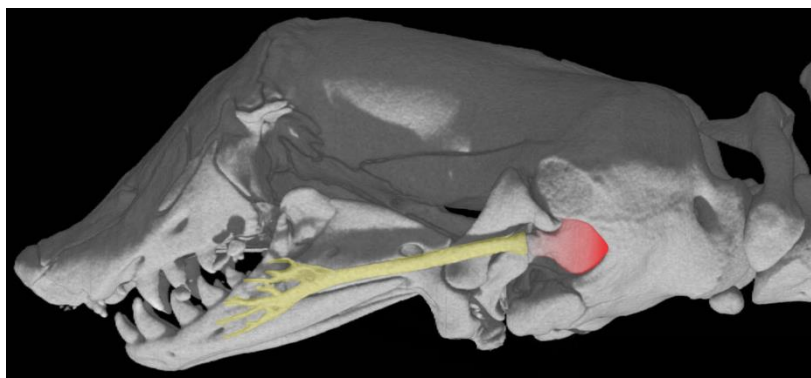


Figura 201: Cráneo de *Leposternon microcephalum*. Se resaltan la columela (en rojo) y la extracolumela (en amarillo) (Modificado de Digimorph.org).

**LEPOSTERNIDAE.**— Parte anterior de la cabeza con quilla horizontal y un plano frontal muy marcado; escamas de la región pectoral modificadas; sin autotomía caudal. Dos grupos de especies: uno en América del Sur (nueve especies del género *Leposternon*, una en Argentina), y otro en África subsahariana (géneros *Monopeltis* y *Dalophia*) (Figura 202). Este grupo no está considerado en la sistemática tradicional (Vanzolini, 1951; Gans, 1978; 2005; Kearney, 2003), y es una propuesta que realizamos aquí. En Argentina solamente *Leposternon microcephalum* (en mesopotamia y norte del chaco) (Montero, 1996; Abdala et al., 2012).

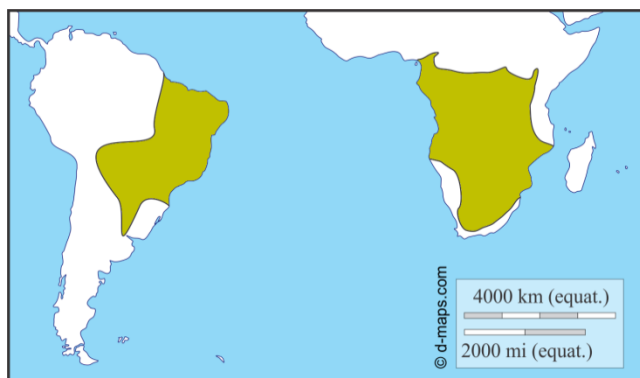


Figura 202: Distribución de Leposternidae.

### AMPHISBAENOIDEA

Este grupo comprende especies con el hocico redondeado, aunque muchos grupos se apartan de este patrón. La cintura pectoral está muy reducida, quedando a lo sumo solo pequeños vestigios cartilagosos. Sin epipterigoides.

**CADEIDAE.**— Comprende dos únicas especies de Cuba (Figura 200). Sin autotomía caudal. Algunos autores (Gans, 2005) los incluyen dentro de Amphisbaenidae, con quienes tiene una estrecha relación filogenética.

**AMPHISBAENIDAE.**— Dentición pleurodonta; sin miembros; sin epipterigoides; con autotomía caudal. Distribuida en América del Sur, Antillas y África subsahariana (Figura 204). Comprende casi 180 especies en 13 géneros, siendo el grupo más diverso en Amphisbaenia, el más ampliamente distribuido geográficamente, y el más diverso morfológicamente. Incluye grupos con cabeza redondeada (tal como *Amphisbaena*, *Bronia*, y los africanos *Zygaspis* y *Chirindia*), con cabeza comprimida (tal como *Anops*, Figura 203, *Mesobaena* y los africanos *Baikia* y *Ancylocranium*), y con cabeza con un plano frontal poco desarrollado (*Amphisbaena frontalis*, *Aulura*). En Argentina hay 12 especies: *Amphisbaena* (nueve especies; desde el norte hasta Chubut), *Anops*

(una especie; en el noreste, hasta Chubut) y *Cercolophia* (una especie en yungas) (Montero, 1996; Abdala et al., 2012; Montero, 2016).

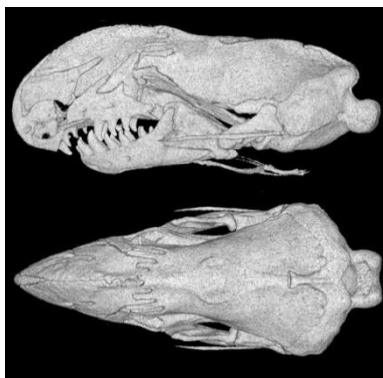


Figura 203: Cráneo de *Anops kingii*. (Modificado de Digimorph.org).

Tal como está definido actualmente (Gans, 2005), el género *Amphisbaena* es parafilético si no incluye al resto de los géneros del grupo (Montero, 1999; Mott y Vieites, 2009). La parafilia del género *Amphisbaena* respecto a los demás géneros del grupo implicaría que es necesario dividir *Amphisbaena* en muchos grupos monofiléticos (algo que no es posible de realizar en la actualidad), o sinonimizar el resto de los géneros dentro del género *Amphisbaena* que comprendería a todas las especies de este grupo. Esta última opción fue llevada a cabo por Mott y Vieites (2009) para las especies sudamericanas; esta propuesta fue aceptada por algunos autores (e.g. Uetz y Hošek, 2017), pero no por otros (e.g. Riveiro et al., 2011; 2015). Al ser una propuesta parcial para las especies sudamericanas, pero no para las africanas, complica aún más la sistemática del grupo, por lo que no la seguimos aquí.



Figura 204: Distribución de Amphisbaenidae.



# Historia Natural y Ecología de saurios argentinos

Félix B. Cruz

INIBIOMA (CONICET-UNCOMA), San Carlos de Bariloche  
Rio Negro, Argentina.

La literatura sobre la historia natural (o historia de vida; la serie de aspectos vinculados al crecimiento y reproducción de los organismos), ecología (la relación entre los organismos y el ambiente) y conservación de los saurios (lagartijas) de Argentina se conforma, en su mayoría, de trabajos sobre una sola especie; existen, además, trabajos a nivel de ensambles y trabajos comparativos. La gran mayoría de la información que aquí presentamos corresponde a estudios sobre la dieta, ciclos reproductivos, biología térmica de especies individuales en diferentes áreas del país. En cuanto a los trabajos a nivel de ensamble, podemos mencionar, por ejemplo, una comparación de la dieta de varias especies (Videla, 1983), la fenología en el chaco (Fitzgerald et al., 1999; Pelegrin y Bucher, 2015), el uso de hábitat y los efectos de la degradación del mismo (Pelegrin et al., 2009, 2013; Pelegrin y Bucher, 2012), y la reproducción en un ensamble (Blanco et al., 2015). También hay listas de especies correspondientes a una localidad, región o provincia (para citar algunas, Cruz et al., 1993; Lavilla et al., 1995; Tiranti y Ávila, 1997; Ávila et al., 1998; Vega, 2001, Ávila y Carrizo, 2003; Scrocchi et al., 2010; Fulvio Pérez et al., 2011; Breitman et al., 2014, Minoli et al., 2015). Además, en las últimas dos décadas, se publicaron dos categorizaciones del estado de conservación de las lagartijas en Argentina (Ávila et al., 2000; Abdala et al., 2012), en las cuales se evidencia el dramático crecimiento en el número de especies descritas; también puede consultarse la lista actualizada de las especies de lagartijas de Argentina en Ávila et al. (2013). En cuanto a los trabajos de índole comparativo, podemos mencionar a Cei et al. (2003b) quienes compararon los volúmenes abdominales entre especies vivíparas y ovíparas en el género *Liolaemus*; Espinoza et al. (2004) quienes mencionan que la herbivoría en *Liolaemus* es mucho más habitual que en otros grupos de lagartijas y además a tamaños corporales que contradicen las reglas fisiológicas; Schulte et al. (2004), se constituye como una primera aproximación a la ecomorfología en lagartijas de Argentina, lo que fue continuado por los trabajos de Tulli et al. (2009, 2011; 2012a, 2012b). Existe, además, una serie de trabajos intentando vincular la biología térmica de las especies de *Liolaemus* con la distribución geográfica, la morfología (tamaño, forma y coloración) y aspectos evolutivos; entre los que se puede mencionar a Cruz et al. (2005, 2009, 2011), Bonino et al. (2011, 2015a, 2015b), Medina et al. (2012); Moreno Azócar et al. (2013, 2015, 2016) y Sheldon et al. (2015). Finalmente, hay trabajos de orden global, que incluyen también a miembros de la fauna de lagartijas de Argentina, considerando escenarios futuros en el marco del cambio climático y la conservación (Sinervo et al., 2010; Corbalán et al., 2011; Böhm et al., 2013).

A continuación, se hace un racconto de los géneros de lagartijas, con comentarios y datos de tipo ecológico en forma abreviada.

**POLYCHROTIDAE**

***Polychrus*:** Las especies de este género corresponden a grupos presentes en registros fósiles del Holoceno (Albino y Brizuela, 2014). En el norte de nuestro país se conoce una sola especie, *P. acutirostris*. Son lagartijas arborícolas de movimientos lentos, además sus ojos pueden moverse independientemente recordando a los camaleones del Viejo Mundo. La reproducción y dieta de esta especie fue estudiada en Brasil por Vitt y Lacher (1981). Nuevos datos de Garda et al (2012), quienes trabajaron con dos poblaciones, mencionan que la dieta no varía tanto entre sitios y se constituye primariamente de materia vegetal y artrópodos blandos obtenidos en las ramas de los árboles. Estos autores, al igual que Vitt y Lacher (1981) mencionan que la reproducción es estacional y observaron que las hembras de ambiente xéricos ponen muchos huevos pequeños, en tanto que las de selva húmeda ponen un número de huevos menor, pero de mayor volumen. Se desconocen datos detallados de su biología para Argentina, probablemente debido a su dificultad para encontrarlos, pudiendo deberse esto a una baja densidad en las poblaciones de Argentina o a sus hábitos secretivos.

**LEIOSAURIDAE**

***Urostrophus*:** Este género está representado en el país por *U. gallardoi*, especie típicamente chaqueña. Estas lagartijas son típicamente arborícolas, incluso se confunden con la corteza de los árboles que habitan. Está poco representada en colecciones debido a la dificultad de su captura debido a su patrón de coloración críptico y su comportamiento secretivo; aparentemente también debido a su baja abundancia (Cruz et al., 1993; Leynaud y Bucher, 2005). No es una especie agresiva; no obstante, si son perturbados abren su boca exhibiendo una coloración amarilla intensa en las comisuras y a su vez producen un bufido. Son ovíparos y presumiblemente insectívoros. Su temperatura corporal en actividad (33° C) y su temperatura preferida obtenida en laboratorio (30.8° C, DS = 20.5, n = 5), son notoriamente más bajas que otros saurios chaqueños en simpatria. La estructura de sus uñas parece ser una característica adaptativa para la forma de vida arborícola (Tulli et al., 2009).

***Anisolepis*:** Este género era muy poco conocido en nuestro país hasta la inundación provocada por la represa de Yaciretá, durante la cual se colectaron varios ejemplares de una de las dos especies descritas para el país (*A. grilli* y *A. longicauda*; Avila et al., 2013). No obstante, luego de este evento su biología sigue siendo poco conocida. Se los encuentra en el Noroeste del país. Al igual que *Urostrophus*, sus uñas y hábitos son característicos de especies que explotan el ambiente en forma vertical (Tulli et al., 2009).

***Pristidactylus*:** Son saurios de tamaño mediano a grande, caracterizados por sus largas extremidades. Los registros fósiles datan del Mioceno (Albino y Brizuela, 2014), aparentemente este grupo se diversificó a ambos lados de la cordillera de los andes, junto con los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus*. Se reconocen diez especies (Minoli y Ávila, 2017), de las cuales seis habitan Argentina (Cei et al., 2001; Scolaro et al., 2003; Morando et al., 2015; Minoli y Ávila, 2017). Las especies tienen una distribución disyunta formando endemismos, entre los más notables el de Pampa de Achala, lugar donde hay otros endemismos notables. La distribución geográfica del género llega al sur a Chubut (Minoli y Ávila, 2011). Son especies muy vinculadas a ambientes de bosques o matorrales semiáridos (Labra y Rosenmann, 1992; Scolaro et al., 2003). Sólo se conocen aspectos de la biología de dos especies; por ejemplo, la temperatura de preferencia de estas especies es baja (27-29 °C; Labra, 1995) y puede ser afectada por el tamaño del grupo (Labra, 1995). Aparentemente las especies de Leiosauridae se caracterizan por su baja temperatura corporal (Cruz., datos no publicados); posiblemente esta característica los haga vulnerables al cambio climático, tal como sugieren Minoli y Ávila (2017). La dentadura de *Pristidactylus* parece

especializada para romper las conchas de gasterópodos terrestres, aunque una de las especies (*P. achalensis*) alterna la herbivoría con insectivoría (Di Tada et al., 1977); las otras especies son consideradas carnívoras (Scolaro, 2005). Todas las especies son ovíparas y suelen presentar dicromatismo.

***Leiosaurus*:** Son lagartijas robustas, considerando la masa corporal y el largo rostro-cloaca en conjunto. Son lagartijas de cabeza muy grande en proporción a su cuerpo. En ciertas zonas lo llaman “matuastos” y la creencia popular dice que son venenosos. En rigor a la verdad no hay documentación científica acerca de la presencia de saurios venenosos en la Argentina. Únicamente los lagartos pertenecientes al género *Heloderma* son venenosos y habitan Centroamérica y el sur en Norteamérica. Otra especie que presenta una toxicidad que lleva a la muerte son los dragones de komodo (*Varanus komodensis*), del sudeste asiático. Poco es lo que se conoce acerca de la biología de las especies de *Leiosaurus*, la hembra de *L. belli* llega a poner hasta 15 huevos (Ávila y D'herve, 1999), en tanto *L. catamarcensis* pone diez huevos (Blanco y Acosta, 2003). Es probable que haya relación entre el tamaño de las hembras y el de las puestas. Son terrestres como los *Diplolaemus* y *Pristidactylus*, con los que forma un grupo monofilético bien soportado (Abdala et al., 2009; Morando et al., 2015). Suelen ser observados a horas tempranas de la mañana o a última hora en la tarde. Su temperatura corporal es relativamente baja a pesar de ser encontradas en localidades muy cálidas y desérticas. Todas las especies son ovíparas y se caracterizan por ser, además de insectívoras, saurófagas y hasta caníbales (Scolaro, 2005). Además, se observó que los *Leiosaurus* presentan vocalizaciones diferenciables entre el ataque y la advertencia, que además se distinguen de las observadas en *Pristidactylus* (Laspiur et al., 2007).

***Diplolaemus*:** Lagartijas de mediano tamaño, muy robustos y de cabeza grande. De distribución austral (Patagonia y zonas cordilleranas). Cuatro especies conocidas, todas presentes en Argentina. De comportamiento “temperamental”, agresivos, suelen morder tanto a otras especies de lagartijas, como a cualquier organismo que los perturbe. Insectívoros, aunque pueden ingerir otras lagartijas (Scolaro, 2005; Fulvio Pérez et al., 2009; Scrocchi et al., 2010). Son ovíparas y pueden poner siete o más huevos. Debido a la creencia acerca de la toxicidad en las mordeduras de este tipo de animales (junto con *Leiosaurus* y *Pristidactylus*) se estudió su saliva y mucosa bucal con el fin de medir la potencialidad para provocar mordidas con agentes patógenos; si bien la cantidad de bacterias no es alta, los “matuastos” tienen capacidad para provocar infecciones (Ibargüengoytía et al., 2005). Se desconocen detalles de la biología de estas especies. Pueden estar activos a temperaturas ambientales bajas (Scolaro, 2005), incluso tan bajas como 5 °C (Ceï et al., 2003a). Además, la temperatura preferida de *D. sexcintus* medida en laboratorio fue de 27.6 °C (SD = 1.5, n = 3). Si bien son considerados terrestres, se los observa comúnmente “perchados” sobre alguna roca, quizás observando la presencia de presas para poder atacar. Estas lagartijas también generan sonidos (sisean), aunque los mismos no han sido estudiados en detalle como en el caso de *Leiosaurus* y *Pristidactylus* (Laspiur et al., 2007).

#### LIOLAEMIDAE

***Liolaemus*:** Son lagartijas de pequeño a mediano tamaño (Largo rostro-cloaca entre 40 y 115 mm), con un gran número de especies (262, según Abdala et al., 2015). El género *Liolaemus* está compuesto por dos grupos mayores, el chileno (*Liolaemus sensu stricto*) y el argentino (*Eulaelmus*); dentro del primero está el grupo *Liolaemus chiliensis* y en el segundo las secciones *L. lineomaculatus* y *L. montanus*, que a su vez incluye a la serie *montanus* y al grupo *boulengeri* (para más detalles ver Figura 2 en Ávila et al., 2006; Figura 4 en Abdala, 2007, Tabla 3 en Lobo et al., 2010). Cabe destacar que la mayoría de los estudios filogenéticos han sido realizados con técnicas moleculares (e.g. Schulte et al., 2000; Morando et al., 2003, 2004; Breitman et al., 2011, 2013; Olave et al., 2014, 2015), algunos utilizaron información a partir de la anatomía (e.g. Ethe-

ridge, 2000; Lobo, 2001, 2005) y los menos utilizando evidencia total (e.g. Abdala., 2007; Portelli y Quinteros, 2018). Estos trabajos han servido como base para otros estudios, como los de tipo comparativo, los cuales serán mencionados más adelante.

Las especies de *Liolaemus*, además de ser numerosas, presentan una gran variabilidad en cuanto a los tipos de ambientes que utilizan y las regiones que habitan. Muchas habitan los Andes y zonas desérticas, aunque también hay especies que llegan a las costas del Océano Atlántico a nivel del mar desde Río de Janeiro (Brasil) al norte y al sur llegan a las costas de Santa Cruz (Argentina). De norte a sur, considerando la margen oeste de su distribución, se las encuentra desde zonas áridas de Perú llegando hasta Tierra del Fuego (Cei, 1986, 1993). Se las observa a nivel del mar, como también a elevaciones considerables (más de 5000 m). Si bien se habitan en ambientes áridos generalmente, también pueden ser vistos en bosques templado-húmedos, como la selva valdiviana en zonas ecotonales y bosques costeros de Chile.

Hay tanto especies vivíparas como ovíparas. En cuanto a la viviparidad, la hipótesis de clima frío (Shine, 1983) propone que las especies tienden a la viviparidad en climas rigurosos (de clima frío) en función de brindar mayor estabilidad térmica a los embriones es la más soportada (Schulte et al, 2000; Pincheira-Donoso et al., 2013, 2017; Cruz et al., 2014). La relación entre el viviparismo en los *Liolaemus* parece estar relacionada, en definitiva, con la elevación, el tenor de oxígeno y eventualmente el clima frío (Pincheira Donoso et al., 2017). Además, el ambiente embrionario en hembras vivíparas morigeran la variabilidad ambiental de los climas fríos y rigurosos (Cruz et al., 2014; Fernández et al., 2017). Sin embargo, aún se carece de una confirmación adecuada ya que clados enteros con una sola modalidad reproductiva (o bien son todas las especies vivíparas, o por el contrario ovíparas); por ejemplo, todas las especies del grupo *L. wiegmannii* son ovíparas y todas las especies del grupo *elongatus-kriegi* son vivíparas. Por lo tanto, es difícil discernir si el origen de dicha viviparidad se debe a ancestralidad o a que haya correlación entre variables ambientales y aspectos asociados a la viviparidad. La hipótesis de clima frío es sólo descartada en este género por Medina e Ibagüengoytía (2010). Por otra parte, aún dentro del marco de la hipótesis de clima frío (Shine, 1983), Pincheira-Donoso et al. (2013) consideran que la transición oviparidad-viviparidad es irreversible, lo que constituye un problema en caso de un incremento en la temperatura ambiental como consecuencia del cambio climático global. Otro enfoque para abordar esta temática (la viviparidad en lagartijas), es a través de la relación entre la anatomía y el modo reproductivo, donde las especies vivíparas presentan un espacio entre ingle y axila mayor que las especies ovíparas (Cei et al., 2003b). No obstante, esta característica no se cumple en todos los casos; por ejemplo, en el grupo *L. darwini* (Cabrera et al., 2013).

La extensión del ciclo reproductivo (estacional) en este género parece estar asociado a la rigurosidad climática; por ejemplo, los ciclos reproductivos pueden ser todos los años (anuales) o saltando años (bienales o incluso trienales); ver Ramírez Pinilla, 1991, Cruz y Ramírez Pinilla, 1996, Martori y Aun, 1997, Ibagüengoytía y Cussac, 1996, 1998; Vega, 1997, Ibagüengoytía, 2004). Martori (2005), ha contribuido con el estudio autoecológico de mayor detalle en *Liolaemus koslowskyi*.

Dado que las lagartijas son ectotérmicas, la biología térmica de estas especies ha sido ampliamente estudiada. Algunos trabajos se observan que las especies de *Liolaemus* que se comportan como termoconformadores (para la definición de termorreguladores-termoconformadores ver Hertz et al., 1983), dado que su temperatura corporal se relaciona con la temperatura del aire o del sustrato; tal es el caso de *L. pseudoanomalus* (Villavicencio et al., 2007), *L. magellanicus* (Ibagüengoytía et al., 2010) y *L. eleodori* (Villavicencio et al., 2012). Otros resultados muestran que estas especies son pobres o moderados termorreguladores (Valor de E entre 0.5 y 0.7, ver Hertz et al., 1983); como *L. bibronii* (Medina et al., 2009); *L. sarmientoi* (Ibagüengoytía et al., 2010); *L. pictus* (Gutiérrez et al., 2010); *L. cuyanus* (Moreno Azócar et

al., 2013), *L. wiegmanni* en ambientes alterados (Stellatelli et al., 2013a) y *L. elongatus* (Duran et al., 2017). Finalmente se observó que varias especies son termorreguladores eficientes (valor de E superior a 0.7; ver Hertz 1983), como es el caso de; *L. canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. donosobarrrosi*, *L. fitzingerii*, *L. goetschi*, *L. josei*, *L. mapuche*, *L. melanops*, *L. morenoi*, *L. xanthoviridis* (Moreno Azócar et al., 2013), *L. albiceps*, *L. irregularis*, *L. multicolor*, *L. yanalcu* (Valdecantos et al., 2013); *L. multimaculatus* y *L. wiegmanni* en ambientes naturales (Stellatelli et al., 2013a). Se presume que algunas otras especies son buenas termorreguladoras, como *L. koslowskyi* (Martori et al., 2002); *L. olongasta* (Cánovas et al., 2006), *L. vallecurensis*, *L. ruibali* (Castillo et al., 2015), *L. tandiliensis* (Stellatelli et al., 2018). De todas maneras, hacen falta más datos y estudios más detallados para determinar la naturaleza de la capacidad termorregulatoria en este género de lagartijas y qué relación existe con otras variables (morfología, medio ambiente, filogenia, etc.), aunque se puede ver que cuando los depredadores están presentes en bajo número o ausentes (como en la puna y zonas de la Patagonia) y cuando la competencia es presumiblemente baja, la posibilidad de termorregular parece acrecentarse.

Estudios comparativos realizados en Chile mencionan que los *Liolaemus* están adaptados al clima, específicamente a las temperaturas locales (Labra et al., 2009), independientemente de la filogenia. A su vez, se menciona que la fisiología térmica de estas especies es flexible, lo que probablemente les permitió colonizar una amplia gama de ambientes térmicos (Rodríguez Serrano et al., 2009). Por otra parte, estudios en Argentina indican que la temperatura de preferencia (Tsel) es más alta de lo esperado y significativamente más alta que la temperatura del aire y la temperatura corporal en campo, probablemente una condición primitiva (Medina et al., 2012). A pesar de que no se puede desestimar un efecto de la filogenia, se observa que algunos aspectos de la biología térmica de los *Liolaemus* pudieron haber sido modeladas por el ambiente, mientras otros (como la Tsel y la temperatura crítica máxima) parecen ser más conservativas (Moreno Azócar et al., 2013). Por otra parte, en un grupo exclusivo de la Patagonia se observa una mezcla en las respuestas de las variables térmicas, algunas resultaron flexibles y otras conservativas (Bonino et al., 2011); aparentemente, como consecuencia de una colonización reciente de los ambientes patagónicos extremos (Fernández et al., 2011). Para culminar, se observa que la biología térmica de los *Liolaemus*, además de su relación con el ambiente y su historia filogenética, muestra alguna relación con la morfología, como en el caso del melanismo (Moreno Azócar et al., 2015, 2016; Escudero et al., 2016).

En lo referente a la dieta también hay mucha variación en este interesante grupo de lagartijas; hay insectívoros, omnívoros y especies que se alimentan de flores y otras partes vegetales (herbívoros); incluso, se han encontrado casos de canibalismo. Con respecto a la herbivoría, se observó que ésta surgió independientemente en varias ocasiones en *Liolaemus* y particularmente a una tasa muy superior considerando otros linajes de lagartijas (Espinoza et al., 2004; Kohl et al., 2016). A su vez, se observó que el largo relativo de partes del tracto digestivo está en relación con el tipo de dieta (O'Grady et al., 2005) y que hay elementos de la flora bacteriana y enzimas que ayudan a la digestión de materia vegetal (Kohl et al., 2016). *Liolaemus* tiene a la especie herbívora más pequeña hasta el momento registrada en el globo (Valdecantos et al., 2012). Un aspecto a tener en cuenta es que ciertas especies omnívoras pueden pasar a herbivoría y viceversa (Sehman et al., 2013). Como mostrara Espinoza et al. (2004), los *Liolaemus* rompen reglas ecofisiológicas, y no hay un patrón claro en cuanto al tamaño corporal y la distribución de estas especies, ya que hay tanto especies de clima frío o de gran tamaño que claramente no son herbívoras (Moreno Azócar y Acosta., 2011; Robles y Halloy, 2011; Astudillo et al., 2015), aunque hay especialistas como *L. pseudoanomalus* (Kozykariski et al., 2011). En cuanto al canibalismo, las referencias son escasas y no es posible esclarecer un patrón en base a una veintena de casos en un grupo de más de 250 especies (Pincheira-Donoso, 2012). Si bien los trabajos sobre dieta son

en general descriptivos, es una información importante que en forma detallada puede ser muy útil para desentrañar algunos de los misterios que generan los *Liolaemus*.

En la última década se ha estudiado la relación entre rasgos morfológicos y fisiológicos con la distribución de las especies de este género y los resultados no carecieron de controversia. Por ejemplo, la regla de Bergmann (1847) que predice que en ambientes fríos las especies (o poblaciones) presentan mayor tamaño corporal que en ambientes más cálidos, fue puesta a prueba en *Liolaemus* y se encontraron voces a favor (Cruz et al., 2005; Moreno Azócar et al., 2015) y en contra (Pincheira-Donoso et al., 2007; 2008). Dos aspectos que contribuyen a la controversia son la escala filogenética y la selección de taxa. Desde el punto de vista teórico, Pincheira-Donoso y colaboradores (2008) sostienen que la inercia térmica (Carothers et al., 1997) sería desventajosa para ectotérmos en clima frío; sin embargo, la hipótesis de melanismo térmico predice que los ectotérmos de clima frío deberían tener piel oscura para favorecer el calentamiento. En *Liolaemus*, esta teoría se puso a prueba, siendo parcialmente aceptada (Moreno Azócar et al., 2015; 2016). Por otra parte, la distribución geográfica y los rangos de la misma pueden estar relacionados en lo que se denomina la regla macroecológica de Rapoport (Stevens, 1992); en este caso, Pincheira Donoso (2011) encontró relación entre el rango de distribución y la latitud (no así con la elevación) en un estudio amplio en este género. Se espera que esta relación encontrada por los autores antes mencionados se sustente con la biología térmica en virtud de la tolerancia térmica que tengan las especies; es decir que aquellas especies que presentan mayor rango de distribución presenten mayor rango de tolerancia térmica. Bien, las especies de *Liolaemus* que han sido estudiadas en este sentido, no muestran una relación clara y concluyente (Cruz et al., 2005; Sheldon et al., 2015); aunque, si se observa que las especies que presentan mayores rangos de distribución muestran mayor plasticidad a nivel termofisiológico (Bonino et al., 2015a). Estos estudios ponen de manifiesto, además, que las especies de *Liolaemus* que presentan mayor grado de endemismo corren mayores riesgos en virtud de los efectos negativos del cambio climático global (Sinervo et al., 2010; Pincheira Donoso et al., 2011; Bonino et al., 2015b; Kubisch et al., 2016). Recientemente se ha observado que la diversificación morfológica en *Liolaemus* evolucionó alrededor de varios valores “óptimos” (60, 80 y 90 mm de largo rostro cloaca), abriendo nuevas puertas a estudios que puedan integrar biogeografía y macroecología (Pincheira-Donoso et al., 2015).

Un rasgo llamativo es la escasa relación entre la morfología y el uso del ambiente en las especies de *Liolaemus* (Jaksic et al., 1980; Schulte et al., 2004). Esto puede estar vinculado a la selección de los caracteres morfológicos estudiados, ya que evidencia reciente sí encuentra relación entre la forma y largo de las uñas y las preferencias ambientales (Tulli, 2009), como también la relación entre la morfología con diferentes aspectos de la performance; por ejemplo, las uñas y tramos de las extremidades en relación con la fuerza de sujeción de estas lagartijas con el substrato (Tulli et al., 2011); no ocurre lo mismo con la velocidad de carrera, la cual parece no estar relacionada al tipo de substrato en el que habitan las especies de *Liolaemus* (Tulli et al., 2012b). Paralelamente, se han observado diferencias entre los sexos en cuanto a la fuerza de mordida y variables morfológicas (Vanhooydonck et al., 2010), sugiriendo que la fuerza de mordida está más relacionada a la selección sexual que a los tipos de alimentos ingeridos.

En cuanto al comportamiento hay diferentes aspectos a tener en cuenta, como por los patrones en los movimientos de inmersión en especies arenícolas (Halloy et al., 1997), la comunicación (química y visual, fundamentalmente), los rangos de acción (Home range en inglés) y el stress. Recientemente, se publicó un dossier sobre los avances en la investigación del comportamiento en *Liolaemus* y *Phymaturus* (Halloy et al., 2013), el cual hace un buen racconto de esta disciplina. En cuanto a aspectos de comunicación social, se observó que las frecuencias de movimientos de cabeza (*head bobbing*) y otras formas de comunicación (Vicente y Halloy, 2015, 2016, 2017; Vicente, 2018), a pesar de ser simples comparados con otros géneros, muestran

variabilidad, evidenciando que dichos mecanismos evolucionaron independientemente (Martins et al., 2004). Por otra parte, no hay una fuerte relación entre el ambiente y estos comportamientos, a pesar de que Fox y Shipman (2003) mencionan esta relación en un contexto diferente y difícil de comparar. También, se ha observado que los machos realizan más “cabeceos” que las hembras (Halloy, 2012) y estos se intensifican en interacciones macho-macho (Labra et al., 2007; Vicente y Halloy, 2015). El rango de acción de los machos es en general mayor que el de las hembras en especies del género *Liolaemus* (Stellatelli et al., 2016), aparentemente esto se da porque las hembras suelen basar su territorio en recursos tróficos (Halloy y Robles, 2002; Frutos y Belver, 2007; Frutos et al., 2007; Robles y Halloy, 2010) y en el caso de los machos la poliginia puede jugar un papel importante. También se ha observado cuidado parental potencial en estas lagartijas (Halloy et al., 2007). Finalmente, se observó que la presencia de una silueta de depredador generó respuestas (stress) en *L. koslowskyi*, tanto a nivel de comportamiento como a nivel de afinidad a ciertos receptores neurofisiológicos (Soloaga et al., 2017).

Desde el punto de vista de la conservación, en la última recategorización de las 152 especies descritas hasta 2012 para este género, *Liolaemus rabinoi* (Cei, 1993; Ávila et al., 2000; Abdala et al., 2012), se considera en peligro (incluso, durante mucho tiempo se consideró extinta) y otras tres especies (*L. tandiliensis*, *L. lentus* y *L. ditadai*) se consideran dentro de la categoría amenazadas, por tratarse de microendemismos de ambientes muy particulares. Nuevos modelos fisiológicos reportan extinciones locales de poblaciones, al menos en una especie de *Liolaemus* (e.g. *L. lutzae*; Rocha et al., 2009; Sinervo et al., 2010). De la misma manera, otros autores proyectan riesgo de extinción en al menos el 15 % de las poblaciones en dos especies de *Liolaemus*, vinculada al cambio climático global (Kubisch et al., 2016). No obstante, en Patagonia, utilizando otra metodología, se observó que el riesgo de extinción en 16 especies de *Liolaemus* tiene un impacto dispar (Bonino et al., 2015b), pudiéndose observar contracciones y expansiones en su distribución geográfica. Por otra parte, se sugiere que la red de áreas protegidas es insuficiente para la conservación de la herpetofauna, particularmente para aquellas especies que son microendémicas (Corbalán et al. 2011; Nori et al., 2016). El potencial vínculo entre la región que estas lagartijas habitan y su rango de distribución (Bonino et al., 2015a, b), la pérdida de hábitat (Vega et al., 2000), efectos ligados al sexo y la edad (Kacoliris et al., 2013) o la introducción de especies que modifican el ambiente (Stellatelli et al., 2015) pueden tener efectos nocivos para la conservación de diferentes especies de *Liolaemus* y lagartijas en general, los cuales deben ser seguidos con atención. A escala local y regional se ha observado que las especies de *Liolaemus* responden de manera diferente a la introducción de especies que modifican el hábitat (Stellatelli et al., 2013a, 2013b, 2014, 2015).

Como se ve, la información acopiada en los últimos años en *Liolaemus* (que aquí se resumió sólo en forma parcial - por lo que estoy siendo injusto con muchos autores), ha crecido notoriamente en concordancia con la gran diversidad de hábitos y número de especies.

**Phymaturus:** Este género presenta cerca de 50 especies reconocidas (Lobo et al., 2018). Son formas andinas y patagónicas que en aspecto recuerdan a un *Liolaemus*, aunque mucho más robustos y de un largo rostro cloaca mayor a ellos (100 a 110 mm largo rostro cloaca y casi 40 g de peso). La cola de estas lagartijas es robusta y espinosa y su cuerpo está ensanchado, probablemente como consecuencia de la dieta herbívora y por presentar un tracto digestivo proporcionalmente más largo (O’Grady et al., 2005). El cuerpo también es bastante chato, probablemente en relación a sus hábitos saxícolas, ya que suelen refugiarse en grietas o debajo de piedras planas. En este género también se han hecho aportes concretos para el conocimiento de sus relaciones filogenéticas, tanto a nivel morfológico (Lobo y Quinteros, 2004; Lobo et al., 2012), como a nivel molecular (Morando et al., 2013; Lobo et al., 2016, 2018; Reaney et al., 2018). Estos estudios constituyen un marco de referencia importante para los estudios de tipo comparativo.

En los últimos años se han estudiado los ciclos reproductivos de varias especies de *Phymaturus*; por ejemplo, (Habit y Ortiz, 1996; Ibargüengoytía, 2004; Boretto e Ibargüengoytía, 2006, 2009; Boretto et al., 2007, 2010, 2012, 2014a b, c; 2015; Cabezas Cartes et al., 2010). Se observa además que las hembras de estas especies de lagartijas suelen saltar años en su reproducción, incluso llegando a reproducirse una vez cada tres años. En el caso de los machos se han observado picos hormonales a mitad del verano (Boretto et al., 2010), asincrónicamente con los ciclos de las hembras. Algunas especies del grupo *P. palluma* de este género (e.g. *P. punae*, *P. antofagastensis*) tienen una expectativa de vida muy alta, llegando a los 20 años, presentan una frecuencia reproductiva baja y una gran inversión durante la preñez y posteriormente (Boretto et al., 2015; 2018). En el grupo *P. patagonicus* también presenta ciclos anuales-bianuales (Boretto e Ibargüengoytía, 2009), con una madurez reproductiva retardada por la rigurosidad climática y una expectativa de vida media (Boretto et al., 2014b; Cabezas Cartes et al., 2015), por lo que su potencial reproductivo parece ser menor. De todas maneras, en general el potencial reproductivo de los *Phymaturus* es bajo, dado que las hembras se reproducen bienal o trienalmente, por lo que todas las especies tienen una categorización de “vulnerables” (Abdala et al., 2012). Por otra parte, las especies de *Phymaturus* parecen tener un comportamiento de protección maternal en relación con su alta inversión reproductiva (Cabezas Cartes et al., 2017), lo que puede ayudar en la supervivencia de las crías.

En el caso de las especies patagónicas, se ha observado que luego de una erupción volcánica seguida de una gran lluvia de cenizas en 2011 (Volcán Puyehue-Cordón Caulle), el porcentaje de hembras reproductivas y la calidad de los recién nacidos fue baja (el 88% de las hembras no se reprodujo ese año) y se observó que las cenizas de alguna manera dificultaban el desempeño locomotor (Cabezas Cartes et al., 2014). Sin embargo, al año siguiente de la erupción los valores se recuperaron y superaron las medias previas al evento eruptivo (Boretto et al., 2014c), lo que permite ver que, si bien las especies son sensibles, tienen una capacidad de recuperación importante en virtud de catástrofes naturales (Boretto et al., 2014c). Los efectos de la erupción de 2011 tuvieron diferentes efectos en diferentes especies de *Phymaturus* de la región, con consecuencias menos nocivas que las observadas en especies no nativas (Ibargüengoytía et al., 2016).

La dieta de estas especies incluye mucha materia vegetal (más de 90%, Espinoza et al., 2004; O’Grady et al., 2005), por lo que son consideradas técnicamente como herbívoras y son potencialmente buenos dispersores de plantas (Celedón-Neghme et al., 2008), aunque no son muy competitivas por el recurso trófico cuando habitan en simpatria (Corbalán y Debandi, 2014). Estudios recientes mencionan dentro de esta alimentación herbívora una composición importante en estructuras vegetales, tanto reproductivas y vegetativas (Castro et al., 2013; Córdoba et al., 2015). No obstante, se encontró en una especie de *Phymaturus* un porcentaje de materia animal, por lo que algunos autores sugieren que puede haber omnivoría (Ibargüengoytía et al., 2008).

En cuanto a su biología térmica, los valores de temperatura corporales varían poco (Cruz et al., 2009); sin embargo, no se establece un patrón claro entre las temperaturas de actividad observadas y la distribución en sentido latitudinal (Ibargüengoytía et al., 2008). Se observó que cuando dos especies (*Phymaturus roigorum* y *P. payunia*) comparten el ambiente térmico, la especie más pequeña queda restringida a usar determinados parches térmicos u horarios de altas temperaturas y la de mayor tamaño podía estar asoleándose por períodos más largos (probablemente como consecuencia de la inercia térmica) y por ello puede mantenerse activa aún en días nublados (Corbalán y Debandi, 2013). Además, la especie de mayor tamaño mostró ser menos selectiva del tipo de rocas utilizadas (Corbalán y Debandi, 2013; Corbalán et al., 2013).



En el caso de especies de *Phymaturus* sintópicas con especies de *Liolaemus*, se han observado diferencias en algunas variables térmicas (Cruz et al., 2009) entre las especies de ambos géneros, particularmente a nivel de su capacidad termorregulatoria, la cual se considera moderada o baja en el caso de *Phymaturus* (Ibargüengoytía et al., 2008; Gómez Alés et al., 2017).

Se ha observado que la superposición de nicho climático no es equivalente entre especies correspondientes a cada uno de los dos grupos en que se compone el género (*P. palluma* y *P. patagonicus*); no se puede rechazar taxativamente la hipótesis de similitud (o divergencia), dada la disponibilidad de hábitats (Debandi et al., 2012), como tampoco se puede establecer un área ancestral única (Díaz Gómez 2009).

Las especies de estos dos grupos (*P. palluma* y *P. patagonicus*) presentan una relación entre el dimorfismo sexual (Boretto y Ibargüengoytía., 2009; Valdecantos et al., datos no publicados) y la diversificación corporal (Reaney et al., 2018). Se observa que cada grupo tiene un tamaño corporal determinado (dentro de un margen o régimen acotado), lo que puede ser consecuencia de selección estabilizadora (Reaney et al., 2018). Además, las tendencias en cuanto a dimorfismo sexual en tamaño son diferentes según el grupo filogenético (Boretto y Ibargüengoytía., 2009; Valdecantos et al., datos no publicados); por ejemplo, en las especies del grupo *palluma* los machos son más grandes que las hembras y en el grupo *patagonicus* es al revés. Esta forma de diversificación contrasta con la que pueden tener las especies de *Liolaemus*, probablemente por lo conservativas que son las especies de *Phymaturus* en cuanto a la dieta, modo reproductivo y uso del ambiente. En cambio, los *Liolaemus* son más diversos en cuanto a esos mismos parámetros, y probablemente están expuestos a una batería de fuerzas selectivas más diversa que los conservativos *Phymaturus* (Cruz et al., 2009; Reaney et al., 2018).

## TROPIDURIDAE

**Tropidurus:** El género está representado en la Argentina por cinco especies: *T. catalanensis*, *T. etheridgei*, *T. torquatus*, *T. melanopleurus* y *T. spinulosus*. Son lagartijas robustas de cabeza grande; las últimas dos especies presentan una cresta dorsal más evidente en machos, grupos de escamas erizadas a los lados de cabeza y parte del cuello. Las especies de *Tropidurus* presentan la escama interparietal mucho más grande que las que la rodean y una cola casi espinosa. *Tropidurus etheridgei*, *T. catalanensis* y *T. torquatus* tienen una coloración dorsal marrón parduzco con manchas transversales oscuras y escamas blancas con distribución irregular; *T. spinulosus* es gris verdoso, a veces (en época reproductiva) con mayor tonalidad de verdes y azules; *T. melanopleurus* presenta tal dicromatismo sexual que machos y hembras fueron confundidos como especies diferentes.

Estas lagartijas tienen patrones de comportamiento muy marcados, realizando movimientos rituales de cabeza (*head bobbing*) muy característicos y estereotipados. Se conoce con cierto detalle la dieta; son mayormente insectívoros, aunque incluyen materia vegetal y pueden ser dispersores de plantas también. Además, hay cambios ontogenéticos y entre sexos en la composición de la dieta en algunos casos (Pérez-Mellado y de la Riva, 1993; Cruz, 1998; Cruz et al., 1998b; Fialho et al., 2000; de Carvalho et al., 2007).

Son especies ovíparas y se observan variaciones a nivel latitudinal en el tamaño de la puesta en las especies estudiadas en Argentina, como también en el número de puestas por ciclo y tamaño de puesta relativo en tres de las especies *T. etheridgei*, *T. torquatus* y *T. spinulosus* (Vitt, 1991, Martori y Aun, 1994b; Cruz, 1997, 1998; Cruz et al., 1998a, b; Ortiz et al., 2014). También se observa asincronía entre los ciclos reproductivos de machos y hembras. En el caso de *T. torquatus* en Corrientes, el tamaño de puesta relativo es el mayor en el género (Ortiz et al., 2014). Se observa dimorfismo sexual siendo de mayor tamaño los machos y en algunos casos más coloridos (Pérez-Mellado y De la Riva, 1993; Cruz, et al., 1998). Algunas especies de *Tropidurus* muestran morfologías bastante extremas, como el caso de *T. semitaeniatus* que se especializa en

grietas estrechas en los lugares que habita, esta morfología limita aspectos de la dieta (tipos de presa) y aspectos de la reproducción (Vitt y Congdon, 1978; Pelegrin et al., 2017).

Recientemente se observó en *T. spinulosus* que las hembras ovígeras presentan mayores temperaturas y con menos variabilidad (menor coeficiente de variación) que las hembras no reproductivas y los machos, sugiriendo que el estado reproductivo influye sobre la selección de parches térmicos en laboratorio (López Juri et al., 2018). Por otra parte, se observó que las especies de *Tropidurus* presentan diferentes comportamientos termorregulatorios, siendo algunas termorreguladoras y otras termoconformadoras (las primeras tienen temperaturas corporales independientes de la temperatura del ambiente circundante y las segundas dependen de éste), donde las especies de baja altitud en ambientes tropicales o subtropicales, tienden a ser termoconformadoras (Cruz, 1998; Cruz et al., 1998b; Piantoni et al., 2016).

**Stenocercus:** Dentro de este género están los anteriormente conocidos como *Proctotretus*, *Ophryoessoides* y *Stenocercus*. *Stenocercus doellojuradoi* habita principalmente en bosques nativos por lo que la pauperización de esos bosques conlleva a una baja en sus poblaciones (Leynaud y Bucher, 2005). Sin embargo, en el Chaco serrano esta especie es medianamente abundante, ya que junto a *Teius teyou* constituyen más del 60% de las capturas, estando activos de septiembre a marzo (Pelegrin y Bucher, 2015).

#### PHYLLODACTYLIDAE

**Homonota:** Comprende especies de mediano a pequeño tamaño, sin párpado visible (en realidad los párpados están fusionados y son transparentes), y con pupila vertical. Por su aspecto y debido a falsas creencias son perseguidas o temidas. A su vez, varias especies suelen estar relacionadas a asentamientos y viviendas humanas. Son hábiles trepadores, pudiéndose observar en las paredes de las viviendas y sobre troncos. Tienen un tamaño de puesta fijo, que es de un huevo (Cruz, 1994a; Aun y Martori, 1994a; Gómez y Acosta, 1998; Marori et al., 2002; Ibargüengoytía y Cassalins, 2007; Blanco et al., 2009; 2015; Nieva et al., 2013). No obstante, hay variación en la frecuencia reproductiva por ciclo, variando de menos de una puesta por año a tres (Ibargüengoytía y Cassalins, 2007; Nieva et al., 2013, respectivamente). En algunas especies los ciclos reproductivos en los machos son continuos (siendo las hembras marcadamente estacionales) y en otras hay una tendencia a sincronizar ciclos con las hembras. Son insectívoros, aunque en algún caso los machos pueden tener materia vegetal en sus estómagos (Blanco et al., 2009). Se observó una relación entre el uso de refugios y la exposición de los mismos al sol, mostrando que si bien evitan sobrecalentamiento en La Rioja (Cruz et al., 2004), en localidades del sur argentino buscan las laderas con exposición al sol en horarios de la tarde (ladera Oeste, Aguilar y Cruz, 2010). La temperatura corporal en cautividad y la temperatura óptima de desplazamiento son relativamente bajas; en el caso de la temperatura óptima en *H. darwinii* es menor a 25 °C (Ibargüengoytía et al., 2007). Las temperaturas críticas y el rango de tolerancia en cuatro poblaciones de *H. darwinii* a lo largo de su distribución geográfica (de Neuquén a Santa Cruz) son variables, pero no correlacionada a la latitud (es decir que la latitud no es una buena predictora de la temperatura operativa; Weeks y Espinoza, 2013). A su vez, la tolerancia térmica está relacionada a la variabilidad térmica del ambiente. La temperatura crítica mínima en varias de las localidades muestreadas estuvo por debajo de cero °C, por lo que se supone que poseen algún mecanismo fisiológico o característica en sus fluidos corporales para evitar el congelamiento (Weeks y Espinoza, 2013).

**Phyllopezus:** En la Argentina representada únicamente por *P. pollicaris*. Es una lagartija mediana, de cuerpo deprimido. Ojos sin párpados visibles, dedos bien dilatados en la región distal. Coloración grisácea, que puede virar, con bandas oscuras. Con tubérculos distribuidos unifor-

memente en todo el dorso. De hábitos nocturnos y arborícolas, pudiendo ser estas las causas del desconocimiento de esta especie en el país.

**Tarentola:** Es un género africano que recientemente ha ingresado a nuestro país a través de los puertos internacionales. Ha sido propuesta como especie para controlar vectores de enfermedades endémicas de Sudamérica (Castello y Gil Rivas, 1980).

#### GEKKONIDAE

**Hemidactylus:** Los representantes de este género corresponden a introducciones involuntarias relativamente recientes en el país a través de ciudades portuarias o mediante transporte aéreo o terrestre. *Hemidactylus mabouya* está ampliamente distribuida en Sudamérica y año tras año va colonizando nuevas localidades; está muy asociada a asentamientos humanos.

#### SCINCIDAE

**Aspronema y Notomabuya:** Comprende a dos especies en Argentina, *Aspronema dorsivittata* y *Notomabuya frenata*. La coloración dorsal es castaña oscura, con escamas cicloides que le brindan aspecto brillante. Extremidades cortas y el tamaño es mediano. Poco se conoce de su biología en el país, son vivíparas e insectívoras. Sus escamas son muy particulares y le confieren cierta rigidez a la piel de estas lagartijas. En el chaco occidental se encuentran generalmente en relación con los árboles, troncos caídos y plantas de *Opuntia*. Son muy ágiles y trepan con rapidez. En otras regiones están asociadas a pastizales y bosques, muy estudiadas en Brasil (Vrcibradic y Rocha, 1996).

#### TEIIDAE

Dentro de este grupo se están describiendo nuevas especies continuamente, como también se está estudiando las relaciones filogenéticas (para más detalles ver Tucker et al., 2016; Arias et al., 2018) en la cual se reconocen ocho géneros. Se ha encontrado una fuerte relación entre el tamaño corporal de los machos y el dimorfismo sexual por tamaño en este grupo de lagartijas. Por ejemplo, a medida que el tamaño corporal de las especies aumenta, la diferencia entre el tamaño de los machos y las hembras se hace más marcada en función de un crecimiento alométrico; lo que se denomina la regla de Rensch (Frýdlová y Frynta, 2015). Hay una relación inversa entre el tamaño medio de cada especie y la prevalencia de la autotomía entre las especies de este clado, sugiriendo que esto podría deberse a que la cola de estas lagartijas juega un papel importante en la locomoción, el cortejo y la defensa (Casas et al., 2016). Por lo visto la morfología de estas lagartijas abre interrogantes para preguntas interesantes, poco exploradas en esta disciplina a nivel comparativo.

**Ameiva:** Comprende a una sola especie en el país que puede pertenecer a un complejo de especies aún no resuelto, conocidas bajo el nombre de *A. ameiva*. Son grandes, superando los 250 mm de largo rostro-cloaca. Coloración dorsal verde en la mitad anterior y castaño o verde en la posterior. Presenta cinco dedos en las patas posteriores y más de una hilera de manchas claras en forma de ocelo en el lado del cuerpo a manera de damero. Los machos son mayores y más coloridos. Es una especie poco común en el chaco occidental y más abundante en el oriental. En una población de Brasil, cercana a Río de Janeiro, se observa que los machos son más largos, más pesados y poseen cabezas más robustas que las hembras (Rocha, 2008). Son insectívoros, aunque también comen vegetales. Son ovíparos. Su periodo de actividad en el chaco occidental está restringido a la época de lluvias. El ciclo reproductivo es continuo a pesar de la marcada estacionalidad climática (Rocha, 2008). Estas lagartijas de mediano a gran tamaño se ven beneficia-

das por los extensivos desmontes y los claros y aumentos en la temperatura del suelo en zonas de Brasil; además se considera que, en parte, su distribución actual obedece a las redes viales (Sartorius et al., 1999). En el chaco occidental se las ve, paradójicamente, en manchones de alta densidad arbustiva y generalmente debajo de arbustos (Pelegrin et al., 2009), aunque con mayor densidad en ambientes degradados (Pelegrin et al., 2009).

**Teius:** En nuestro país se conocen tres especies, *T. teyou*, *T. oculatus* y *T. suquiensis*. Son lagartijas de mediano a gran tamaño. Tienen cuatro dedos en la pata trasera. Coloración variada con un fondo que varía desde el verde brillante a verde pálido o castaño; hay una serie de manchas irregulares negras a los flancos y unas bandas blancas seguidas por una serie de manchas del mismo color; la parte inferior de los flancos es azulada. Ventralmente las hembras y juveniles son blanquecino-azulado y en los machos el vientre es azul (fundamentalmente en *Teius teyou*). *T. suquiensis* es partenogenético (Avila y Martori, 1991). *Teius teyou* es una especie muy común en el chaco y relativamente común en el Monte. Su actividad es estacional y está relacionada con los ciclos de lluvias (Fitzgerald et al., 1999). Son animales muy veloces que pueden erguirse y correr sobre sus patas traseras para lograr más velocidad. La dieta es variada, pudiendo consumir insectos (siendo las termitas muy importantes en la dieta), arácnidos, miriápodos, gasterópodos y vegetales. El ciclo reproductivo en el chaco occidental es fuertemente estacional, con una puesta por ciclo y el tamaño de la misma varía entre tres y siete huevos (Cruz et al., 1999). La biología de *T. oculatus* es bastante conocida (Martori y Acosta, 1990; Acosta y Martori, 1990; Acosta et al., 1991) y se conoce la dieta de *T. suquiensis* (Ávila et al., 1992). A su vez, la biología de *T. oculatus* en Brasil es muy similar a lo que se observa en Argentina, con reproducción estacional y dieta oportunista mayormente insectívora (Cappellari et al., 2007; 2011). *T. teyou* es un genuino dispersor de semillas del mistol (*Zyziphus mistol*), un árbol típico del chaco seco (Varela y Bucher., 2002). La distribución de *T. teyou* y *T. oculatus* parece estar determinada por el clima y la estacionalidad (Cicciali et al., 2016).

**Ameivula, Aurivela y Contomastix:** Las especies de estos géneros estaban hasta hace muy poco incluídas en el género *Cnemidophorus* (Ávila et al., 2013). Hoy la identidad de ese género ha cambiado, por lo que las seis especies argentinas se encuentran en los géneros *Ameivula*, *Aurivela* y *Contomastix* (Tucker et al., 2016). Todas estas especies son formas de mediano tamaño (aproximadamente 60-70 mm largo rostro-cloaca). La coloración de fondo es predominantemente verde en cuatro de las especies y negro con tonos rosáceos en los dos restantes (*Aurivela longicauda* y *A. tergolaevigata*). Tienen cinco dedos en las patas traseras por lo que se diferencian de *Teius* y la lengua carece de vaina basal a diferencia de *Ameiva*.

Se conocen aspectos de la reproducción en *Ameivula abalosi* (antes conocida como *C. ocellifer*) del chaco salteño (Salta, Argentina); con tamaños de puesta de aproximadamente dos huevos por vez; es probable que realicen más de una puesta por año en el chaco, pero su reproducción está restringida a los meses comprendidos entre septiembre y febrero, en tanto que presentan reproducción continua en las caatingas (Vitt, 1983, Cruz, 1996). Se alimentan principalmente de insectos y arácnidos. Además, esta especie parece ser sensible a la degradación del ambiente (Pelegrin et al., 2009). En *Aurivela tergolaevigata* se observó que a mayor temperatura se corresponde mayor actividad en el Monte de La Rioja (Bever y Ávila, 2001).

**Salvator:** Comprende a los lagartos de mayor tamaño en el país, llegando a medir 1.3 m con cola. Son explotados en Argentina y Paraguay por el valor de sus cueros; anualmente Argentina exportaba 1.9 millones de cueros y Paraguay 350 mil (Fitzgerald et al., 1994). Se realizaron programas de monitoreo con la finalidad de lograr el manejo de las especies de Argentina que aún continúan. En Paraguay se comenzó hace más de una década un programa similar del cual se espera obtener datos demográficos a partir de cueros en barracas locales (los cueros pueden ser

identificados a nivel de especie, medidos y sexados, por lo que así se puede conocer si se están cosechando hembras menores al tamaño de madurez y diagramar vedas de ser necesario) y la colaboración indirecta de cazadores de áreas rurales, esto último para estimar el esfuerzo de caza. En Argentina se conocen dos especies: *S. merianae*, que es de color negro y blanco (o crema) y habita el centro-noreste del país (aunque llega al centro de la provincia de Buenos Aires), y *S. rufescens*, que es rojiza con blanco (o crema), se encuentra en zonas áridas y semiáridas del centro-noroeste, llegando a las zonas costeras de Río Negro (Scolaro, 2005).

La reproducción en estas especies es marcadamente estacional. Los primeros en emerger del letargo invernal son los machos de gran tamaño que salen en busca de hembras para la reproducción (Fitzgerald et al., 1991). La gran actividad que despliegan en este período los hace más vulnerables a la caza por parte de los lugareños, por lo que debe tenerse en cuenta la época y certificar que los individuos hayan alcanzado su madurez sexual para la implementación de normas de manejo en estas especies (Naretto et al., 2015). Recientemente se han estudiado el dimorfismo sexual a nivel externo y variables vinculadas a los espermatozoides como barreras pre y postcopulatorias de importancia evolutiva en estas especies (Blengini et al., 2014, 2016, 2017; Naretto et al., 2014, 2016; Cardozo et al., 2015), y observaron un trade-off entre las características pre y post copulatorias en estos lagartos (Blengini et al., 2016). En el caso de *S. rufescens* del chaco occidental, las hembras alcanzan su madurez a los 320 mm y son reproductivas a los 350 mm (Fitzgerald et al., 1993, 1994); en el Oeste de Córdoba *S. merianae* tiene valores similares en el tamaño de primera madurez, pero en promedio las hembras reproductivas son de mayor tamaño, llegando a 38.6 mm (Naretto et al., 2016).

*Salvator rufescens* tiene una dieta omnívora-generalista, pudiendo ingerir vertebrados, artrópodos, gasterópodos, frutos y carroña; siendo incluso caníbal en algunas oportunidades (Williams et al., 1993). *S. merianae* también es omnívoro, aunque esta especie puede consumir peces y mayor proporción de gasterópodos que en *S. rufescens* (Fitzgerald et al., 1991). Por otra parte, se observaron diferencias en la dieta de ambas especies a nivel de diversidad trófica y una influencia notoria por parte del sexo y el grado de madurez de los individuos (López Juri et al., 2015). La actividad general es altamente estacional, restringiéndose a la época lluviosa en estos termorreguladores eficientes (Ceccheto y Naretto, 2015).

***Kentropyx*:** Este género presenta dos especies en el país, una en el chaco occidental y la otra en el oriental. La biología es poco conocida. Se diferencia de otros teídos por las escamas carenadas en la región ventral; su coloración dorsal es principalmente verde. Se observa dimorfismo sexual en *K. viridistriga*, en la que los machos presentan cabezas relativamente más grandes y las hembras una mayor distancia entre extremidades anteriores y posteriores (Ortiz et al., 2016). En el noroeste su distribución parece estar restringida a cursos de agua. Son ovíparos y realizan puestas comunales (Tulli y Scrocchi, 2005). En el noreste se observó que las hembras de *K. viridistriga* son estacionales en su ciclo reproductivo y los machos presentan un ciclo continuo. Además, puede haber más de una puesta por ciclo (Ortiz et al., 2016).

#### GYMNOPHTHALMIDAE

***Proctoporus*:** Lagartijas de pequeño tamaño, esbeltos. En Argentina se encuentra *Proctoporus xestus* en ambientes de yungas. Se conocen algunos datos de su comportamiento y rasgos de la dieta. Se desconoce su ciclo reproductivo para las especies del país; no obstante, se sabe que realizan puestas comunales (40 a 60 huevos; cada hembra pone uno o dos huevos), probablemente con una subespecie de *Cercosaura* simpátrida.

***Cercosaura*:** Se conocen cuatro especies en el país de *C. schreibersii*, presentan una coloración dorsal habano. Las especies se distinguen por la coloración y escamación cefálicas. Son abun-

dantes en San Miguel de Tucumán; sin embargo, se desconoce su biología en detalle. Son insectívoros, ovíparos y pueden tener hábitos semiacuáticos (Cacciali y Bauer, 2011).

**Vanzosaura:** En Argentina una sola especie: *V. rubricauda*. Saurio de pequeño tamaño con rasgos en el esqueleto que denotan miniaturización (Guerra y Montero., 2008). Con párpados no visibles, cuerpo cilíndrico y cuatro dedos en las extremidades anteriores. Coloración dorsal, fondo castaño oscuro con una serie de 10 líneas longitudinales crema, cola rosada. Ventralmente blanquecina, en los machos se advierte una tonalidad rosada en la región gular. Esta especie presenta actividad a lo largo de todo el año en el Chaco, aunque ésta decae en la época seca (Fitzgerald et al., 1999). En la caatinga tiene actividad anual y reproducción continua, en tanto que en el chaco la reproducción es estacional (Vitt, 1982, Cruz, 1994b). En ambos casos el tamaño de puesta es fijo y de dos huevos, pudiéndose realizar más de una puesta por año. En el chaco se encuentran entre la hojarasca que cubre el suelo en las zonas de bosque y debajo de troncos caídos, en caatinga son activos en áreas abiertas.

#### DIPLOGLOSSIDAE

**Ophiodes:** Se conocen tres especies en Argentina, las que se distribuyen en el centro y norte del país. Se las conoce como víboras de cristal, aunque son saurios con reducción total de sus patas anteriores y con rudimentos de las posteriores. Se desplazan serpenteando en pastizales; suelen ser muy ágiles. Poco es lo que se conoce de su biología, son insectívoros y vivíparos. El ciclo reproductivo de *Ophiodes intermedius* presenta ovulación y cópula en verano, con nacimientos (4 a 9 crías) en marzo (Ortiz et al., 2017). Las hembras tienen un ciclo anual extendido y los machos muestran un ciclo continuo (Ortiz et al., 2017). Esta especie difiere de sus congéneres en el número de crías y la extensión del ciclo reproductivo.

# Serpentes

---

## DIAGNOSIS

- Cuerpo alargado con numerosas vértebras del cuerpo (entre 120 y hasta 400) (algunos lagartos serpentiformes pueden tener hasta 200 vértebras totales, pero la mayoría son caudales).
- Cintura pectoral completamente ausente. Cintura pélvica y miembros posteriores reducidos (se pierden totalmente en Colubroidea).
- Con brillo (placa transparente que recubre el ojo, formado por la fusión, en estado embrionario, de los párpados inferior y superior) (carácter compartido con Xantusiidae, Pygopodidae, Gekkota, y algunos Lacertidae, Gymnophthalmidae y Scincidae). Sin osículos esclerales (carácter peculiar entre los Reptilia).
- Acomodación del ojo por movimiento (no deformación) del cristalino, que es esférico y pigmentado de amarillo; músculos ciliares ausentes. Córnea plana, con irrigación sanguínea (en lugar de convexa y sin vasos sanguíneos). Gotas de aceite de la retina sin pigmentos.
- Sin tímpano ni cámara del oído medio.
- Encéfalo encerrado por procesos descendentes del frontal y parietal.
- Pérdida de huesos del cráneo y el hioides. Carecen de yugal, cuadradoyugal, lacrimal, epipterigoides, escamosal y postfrontal.
- Mandíbulas articuladas libremente con respecto al cráneo. Sin sínfisis mediana.
- Pulmón izquierdo reducido (como Gymnophiona y la mayoría de los Squamata alargados, excepto Amphisbaenia). Hay un "pulmón traqueal".
- Vértebras procelas, con centros de articulación suplementaria (zigantros-zigosfenos).
- Sin autotomía caudal (con algunas pocas excepciones).
- Ambos arcos zigomáticos ausentes.

Los ofidios han llevado a cabo una gran radiación adaptativa, y ocupan la mayoría de los ambientes posibles, encontrándose formas arborícolas, cavadoras y acuáticas. Entre estas últimas existe un grupo (Hydrophiinae) que incluye los únicos reptiles vivientes que han abandonado completamente la tierra.

Actualmente, no hay dudas que Serpentes se ha originado a partir de algún grupo de Squamata; sin embargo, la mayor discusión es sobre qué grupo de lagartijas está más relacionado a Serpentes. Se lo ha vinculado con Toxicofera (Iguania + Varanoidea; Zheng y Wiens, 2016), Anguimorpha (Estes et al., 1988; Gauthier, 2012), Varanoidea (Greene, 1997; Rest et al., 2003), Scincidae (Conrad, 2008), Amphisbaenia (Douglas et al., 2006), y Dibamidae (Hallerman, 1998).

Hay dos puntos de vista predominantes sobre el escenario del origen de los ofidios. Uno postula un origen terrestre del grupo (“terrestristas”), más específicamente de algún grupo nocturno o cavador similares a *Scolecophidia*, que serían primitivos en Serpentes (Greene y Cundall, 2000; Rieppel et al., 2003; Vidal y Hedges, 2004; Martill et al., 2015). Otro punto de vista postula el origen marino del grupo (“marinistas”), relacionado con un grupo de saurios marinos fósiles, *Aigialosauridae* y *Mosasauridae* (que son varanoideos del Cretácico) (Lee y Caldwell, 2000; Lee et al., 1999; Caldwell y dal Sasso, 2004; Caprette et al., 2004; Lee, 2005).

#### REDUCCIÓN DE MIEMBROS EN SERPENTES

##### LOS GENES HOX Y LA CRESTA APICAL

La pérdida de los miembros anteriores y posteriores en los ofidios se llevó a cabo por medio de dos mecanismos distintos.

En el caso de los miembros y cinturas anteriores están totalmente ausentes en todas las Serpentes, inclusive en los fósiles, por lo que parece ser una desaparición súbita y no una reducción paulatina. En todos los *Gnathostomata*, los miembros anteriores se desarrollan en la región cervical, determinada por la expresión del gen *HoxB-5* y la inhibición del gen *HoxC-6*. En pitones se ha demostrado que luego de la cabeza se expresan de manera continua los genes *HoxB-5*, *HoxC-6* y *HoxC-8* que determinan la región torácica, es decir que no tienen región cervical diferenciada (Cohn y Tickle, 1999). Dado que la interfase entre la región cervical y del tronco no existe en serpientes, no se desarrollan ni la cintura pectoral ni las extremidades asociadas.

Distinto es el caso de las extremidades posteriores, ya que éstas están presentes en los grupos más primitivos de ofidios (*Scolecophidia*, *Boidae*, entre otros), con distinto grado de reducción. Los esbozos de los miembros posteriores de las pitones aparecen en el sitio donde termina la expresión del *HoxC-8*, como en todos los vertebrados. Sin embargo, estos esbozos no se desarrollan completamente porque en serpientes falta la cresta apical ectodérmica (AER en inglés; Petit et al., 2017) en los esbozos embrionarios de los miembros, que están regulados por otros genes, como Sonic hedgehog (*Shh*), Distal-less (*Dlx*), *Fgf2* y *Msx* (Cohn y Tickle, 1999). Específicamente se ha demostrado que la mutación en la secuencia reguladora del promotor del *Shh* (ZRS) provoca la reducción de las extremidades posteriores (Kvon et al., 2016). En realidad, el gen *Shh* se manifiesta en el comienzo del desarrollo, pero su expresión se interrumpe, dejando el esbozo sin desarrollar completamente; inclusive en el desarrollo temprano de las pitones se han detectado todos los esbozos cartilagosos necesarios para el desarrollo de un miembro posterior completo (fémur, tibia, fibula y autopodio), que posteriormente degeneran (Leal y Cohn, 2016). Esto explicaría la paradoja de que algunas serpientes fósiles (como *Haasiophis* y *Pachyrhachis*), relacionadas a ancestros ápodos, “readquirieron” los miembros posteriores: las estructuras nunca se perdieron, solo se inhibieron su desarrollo, por lo que la supresión de la inhibición posibilitaría la “reaparición” de las patas perdidas (Leal y Cohn, 2016). Las serpientes más avanzadas (Colubroides) no tienen expresión del promotor ZRS, por lo que no tienen ni siquiera esbozos de los miembros posteriores (Petit et al., 2017).



#### EL ORIGEN DE SERPENTES Y LAS COLECCIONES PRIVADAS

Se ha descrito un fósil del Cretácico inferior, *Tetrapodophis amplexus* (Martill et al., 2015), que tiene cuatro miembros, aunque reducidos. La identidad de este fósil ha despertado debates. Algunos señalan que tiene características que indican su afinidad a las serpientes actuales, como un gran número de vértebras, escamas ventrales agrandadas, dientes recurvados y hábitos probablemente fosoriales, reclamándola como un fósil transicional (Martill et al., 2015). Sin embargo, otros (Lee et al., 2016) consideran que tiene adaptaciones para la vida acuática, quizás marina, y que no estaría relacionado con Serpentes sino a Dolichosauridae, que son Squamata fósiles de vida marina cercanos a Mosasauridae. Este debate se encuadra en la discusión entre los “terrestres” y los “marinistas” en relación al origen de las serpientes.

Este fósil estaba en exhibición en una muestra de un museo de Alemania (Bürgermeister-Müller-Museum), perteneciente a una colección privada. Luego de que Lee et al. fotografaran en detalle al fósil en este museo para desafiar la descripción original, éste fue retirado por el dueño, y su paradero actual es desconocido. Por lo tanto, nuevas observaciones sobre el mismo (que podrían zanjar el debate sobre su identidad filogenética) son imposibles de realizar hasta que el fósil vuelva a hacerse disponible o aparezcan nuevos ejemplares de la especie.

Pero el problema se complica: las características del sedimento indican que el fósil proviene de la formación Crato, en Ceará, Brasil; además, se puede inferir que provienen de una cantera explotada posteriormente a 1960. Desde 1942 la exportación de fósiles de Brasil está prohibida, por lo que, si el fósil fue llevado a Europa posteriormente a esa fecha, es un claro caso de contrabando ilegal y debería retornar a Brasil. Legislaciones similares a las de Brasil existen en otros países, como Argentina, Mongolia, China y Marruecos. El debate continúa sobre las responsabilidades que le caben a los museos y a los científicos sobre la legalidad de los materiales en estudio, con opiniones encontradas (publicadas en revistas de alto impacto como Science o Nature entre otras).

Este problema pone a la luz la cuestión de las colecciones privadas, tanto biológicas como arqueológicas. Como tales, los especímenes están disponibles para el escrutinio de los científicos solo cuando el dueño lo permite. La libre accesibilidad de los especímenes es una condición indispensable para la ciencia porque permite la verificación y la repetibilidad de los resultados de otros autores, permitiendo corroborar o falsear hipótesis. La única manera de garantizar la libre y permanente accesibilidad es depositar los ejemplares de estudio (o sus *vouchers*) en colecciones de acceso público. Por lo tanto, las colecciones privadas de materiales científicos deben ser desalentadas. Muchas revistas científicas exigen que los objetos de estudio de los trabajos que publican estén en colecciones públicas, o en repositorios de acceso público (como GeneBank, para secuencias genéticas, o Morphosource, para imágenes tridimensionales de CT-scans, etc.).

Sin embargo, hay voces en contrario que argumentan que muchas colecciones públicas no tienen el mantenimiento necesario ni la capacidad de conservar los especímenes por largo tiempo, mientras que muchas colecciones privadas están mejor mantenidas. Por otra parte, las instituciones públicas muchas veces carecen de los fondos necesarios para adquirir material valioso, que necesariamente pasan a manos privadas.

Lo importante, en realidad, es que el material científico esté bien preservado y disponible libremente para el estudio de los científicos.

Los mejores fósiles de serpientes basales muestran la retención de miembros posteriores. Proviene de depósitos de Argentina: *Dinilysia patagonica* (Smith Woodward, 1901) y *Najash rionegrina* (Apesteguía y Zaher, 2006) y de Medio Oriente. Estos últimos han generado un fuerte debate, ya que provienen de sedimentos marinos y también tienen restos de miembros (*Pachyrhachis*, *Haasiophis*, *Eupodophis*). Algunos postulan que estos fósiles son basales respecto al resto de las serpientes (Caldwell y Lee, 1997; Scanlon y Lee, 2000), lo que apoyaría el origen marino del grupo, mientras que otros proponen que son mucho más derivados, y las serpientes estarían entonces incluidas dentro de grupos de lagartos terrestres con reducción de miembros (Zaher, 1998; Coates y Ruta, 2000; Tchernov et al., 2000; Greene y Cundall, 2000; Zaher y Rieppel 2002; Rieppel et al., 2003; Apesteguía y Zaher, 2006). Sin embargo, el reciente reconocimiento de restos de serpientes aún más antiguas, como *Eophis*, *Portugalophis* y *Diablophis*, del Jurásico de Inglaterra, Portugal y Norteamérica (Caldwell et al., 2016), procedentes de tres ambientes diferentes, sugieren un origen aun mas viejo y en un ambiente aun desconocido.

La presencia de miembros posteriores en las serpientes basales es tomada como un relictos, pero no se descarta que pudieran haberlos adquirido secundariamente, algo que es plausible si los genes reguladores del desarrollo de las extremidades se hubiesen desactivado y activado alternativamente (Cohn y Tickle, 1999); otro evento de readquisición de caracteres complejos ha sido demostrado con los dedos de las lagartijas del género *Bachia* (Kohlsdorf y Wagner, 2006), y posiblemente en la readquisición de miembros anteriores en *Bipes*.

Serpentes comprende a dos grandes grupos, Scolecophidia y Alethinophidia (Figura 205); la monofilia de estos grupos nunca estuvo en duda, y es apoyada por caracteres tanto moleculares como morfológicos (Slowinski y Lawson, 2002; Lee et al., 2007; Zaher et al., 2009).

## SCOLECOPHIDIA

Cráneo acinético con los elementos sólidamente unidos entre sí. Boca relativamente pequeña, vértice del ángulo de apertura bucal por delante de la región occipital. Con dientes reducidos en número y a veces faltante en varios huesos (Figura 207). Cuadrado largo inclinado hacia adelante. Con hueso coronoides presente en la mandíbula. Ojos vestigiales, cubiertos por un escudo cefálico irregular no homólogo al brillo; retina compuesta sólo por bastones. Supratemporal vestigial o ausente. Con numerosos órganos táctiles en las escamas, sobre todo de la cabeza, que pueden llegar a verse a simple vista como poros más claros. Sin gastrostegos; las escamas ventrales son similares a las dorsales y lisas de aspecto cicloide. Cintura pélvica con distintos grados de reducción o ausente. Miembros vestigiales, cuando los hay no son visibles externamente.

Aunque casi no existen dudas sobre la monofilia de Scolecophidia, las relaciones entre los grupos que lo componen son controvertidas (Figura 205). Typhlopidae tiene la distribución más amplia, siendo casi cosmopolita; Leptotyphlopidae tiene una distribución más restringida (en Asia, África y América del Sur) y Anomalepididae la distribución más restringida de todas (exclusivamente neotropicales); Gerrhopilidae (Sudeste asiático) y Xenotyphlopidae (Madagascar) fueron hasta hace poco tiempo considerados como Typhlopidae.

Scolecophidia es considerado como serpientes subterráneas, aunque es muy posible que no tenga la capacidad de generar sus propios túneles, sino que se aprovechen del sistema radicular de las plantas, los espacios en suelos poco compactos y las cuevas de otros animales (Kley, 2003); también son frecuentes entre la hojarasca y en troncos sobre el suelo. Su cráneo es muy compacto y sólido, particularmente en comparación con otras serpientes. Se alimentan de huevos, pupas y larvas de hormigas y de termitas.

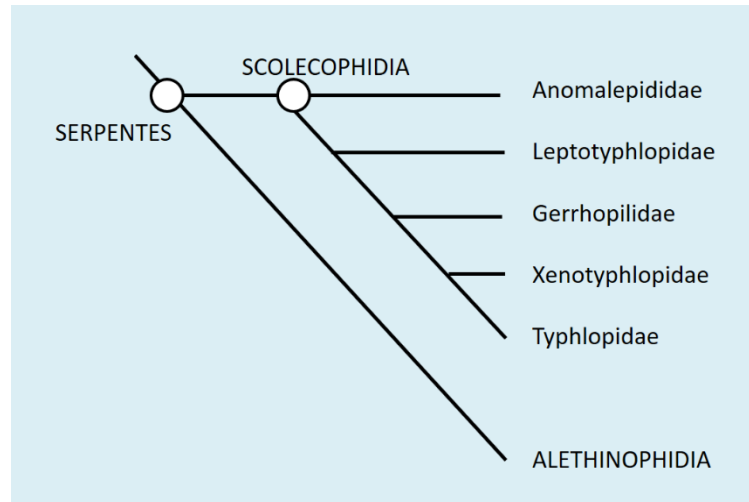


Figura 205: Filogenia de Scolecophidia (basada en Zheng y Wiens, 2016; Figueroa et al., 2016). La posición de Anomalepididae es incierta.

**TYPHLOPIDAE.**— Con un único diente en la parte anterior de la mandíbula superior; sin dientes en la mandíbula inferior (a veces un diente en el extremo de ambas mandíbulas). Hioides en forma de Y. En general son mucho más robustas que las otras Scolecophidia. Cosmopolitas excepto América del Norte (Figura 206); la mayor diversidad del grupo está en el Viejo Mundo. En el centro y norte de Argentina *Amerotyphlops brongersmianus* (Giraudo, 2004; Scrocchi et al., 2006; Giraudo et al., 2012).

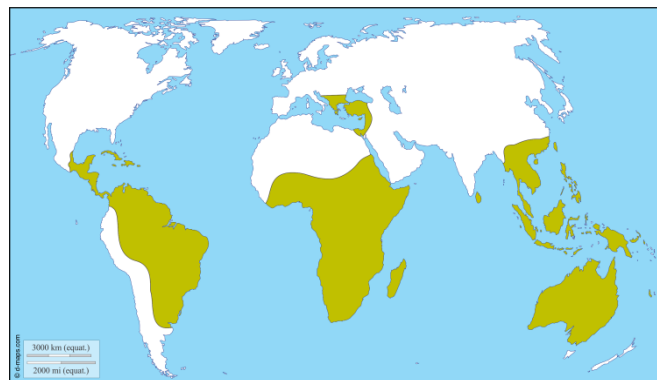


Figura 206: Distribución de Typhlopidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**LEPTOTYPHLOPIDAE.**— Con dientes únicamente en la mandíbula inferior, dirigidos hacia adentro (Figura 207); maxila móvil respecto al cráneo. De muy pequeño tamaño, son particularmente delgadas respecto de su largo. Hioides en forma de Y. Con cintura pélvica relativamente completa y restos de miembros posteriores, que en algunos casos pueden observarse como una pequeña uña por fuera de la piel. Dos grupos, Leptotyphlopinae (de África y cercano y medio oriente en Asia) y Epictinae (en América) (Figura 208). En Argentina nueve especies de los géneros *Epictia*, *Siagonodon* y *Rena* (Scrocchi et al., 2000; Kretzschmar, 2006; Giraudo et al., 2012).



Figura 207: Cráneo *Leptotyphlops dulcis* (Leptotyphlopidae). Tomado de Digimorph (Dr. Nate Kley, The Deep Scaly Project, 2004)

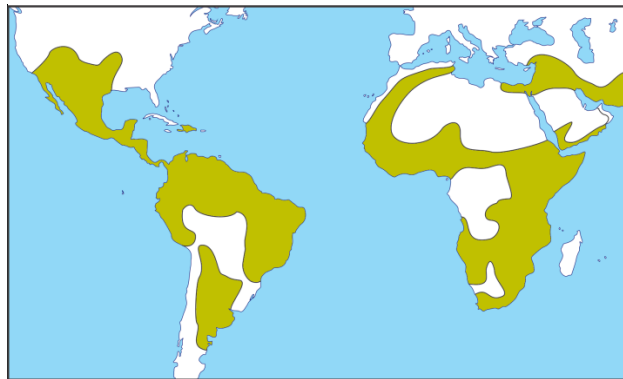


Figura 208: Distribución de Leptotyphlopidae (Modificado de Pough et al., 2016)..

**ANOMALEPIDIDAE.**— Con dientes en ambas mandíbulas; maxila móvil respecto al cráneo. Con hioides en forma de M. Con huesos peculiares en la órbita que contribuyen con la suspensión de la mandíbula superior (Kley, 2003). Sin vestigios de cintura pélvica (excepto algunas especies de *Liotyphlops*), ni de pulmón izquierdo; con pulmón traqueal. Con cuatro géneros. Exclusivamente neotropicales (Figura 209); en Argentina *Liotyphlops ternetzii* (Kretzschmar, 1998; Giraudo, 2004; Giraudo et al., 2012).



Figura 209: Distribución de Anomalepididae (Modificado de Pough et al., 2016)..

### ALETHINOPHIDIA

Cráneo cinético. Boca proporcionalmente grande, vértice de la boca por detrás de la región occipital. Con dientes en maxilas, palatinos y pterigoides; acrodontes. Cuadrado corto vertical o

largo dirigido hacia atrás. Con brillo. Supratemporal bien desarrollado. Escudos ventrales mucho más grandes que las escamas dorsales (gastrostegos), pero no tan anchos como el cuerpo. En Colubroidea son del ancho del cuerpo. Las formas menos especializadas presentan dos pulmones igualmente desarrollados, vestigios de cintura pélvica y de miembros visibles exteriormente como espinas a los lados de la cloaca.

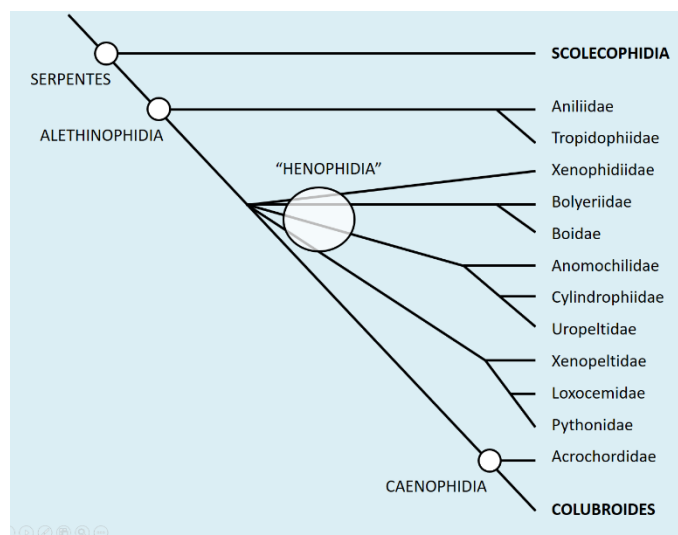


Figura 210: Filogenia de Alethinophidia.

Los **Aniliidae** y **Tropidophiidae** aparecen como monofiléticos en muchos análisis moleculares (Pyron et al., 2013; Figueroa et al., 2016; Zheng y Wiens, 2016), y se los denomina Amerophidia por su distribución americana (O’Shea, 2018); los dos grupos son muy poco diversos (Aniliidae con una sola especie y Tropidophiidae con dos géneros y 34 especies). El grupo hermano de Amerophidia es Afrophidia (Caenophidia + “Henophidia”) que, si bien tiene una distribución cosmopolita, se piensa que la radiación tuvo origen en África (O’Shea, 2018).

Dentro de Alethinophidia también se reconoce como grupo monofilético a Caenophidia, formado por Colubroidea y Acrochordidae (Slowinski y Lawson, 2002; Lawson et al., 2005; Vidal et al., 2007; Zaher et al., 2009).

Las relaciones filogenéticas del resto de los grupos son muy controvertidas (ver Streicher y Wiens, 2016), por lo que aquí las presentamos como indeterminadas (Figura 210); este grupo parafilético es denominado a veces como “Henophidia” (grupo parafilético) (e.g. Figueroa et al., 2016). En “Henophidia” hay varias familias muy particulares y de distribución restringida que solo vamos a mencionar aquí; varios de los grupos están limitados al viejo mundo, particularmente la región del sureste asiático: **Anomochilidae** es de Borneo; **Uropeltidae** es una radiación de serpientes cavadoras, del sur de la India; **Cylindrophiiidae** y **Acrochordidae**, se distribuyen desde India hasta el norte de Australia; la única especie de **Bolyeriidae** vive en islas cerca de Madagascar; **Xenopeltidae**, con una especie, **Xenophidiidae** y **Anomochilidae** son del sudeste asiático. Otros grupos relictuales son americanos: **Aniliidae**, con una sola especie, son de la región Amazónica; **Tropidophiidae**, con dos géneros, se distribuye en Antillas y norte de América del Sur y en Borneo; **Loxocemidae** es de América Central. **Pythonidae** y **Boidae** tienen una distribución más amplia, en África, Asia y Australia, y entre sus representantes están las serpientes más grandes.

**BOIDAE.**— Escamas de la cabeza pequeñas e irregulares, poco diferenciadas de las del tronco. Vestigios de miembros posteriores, en forma de uña, que se ven externamente anteriores a la abertura cloacal; en las hembras estos vestigios son más pequeños o casi invisibles externamente. Sin aparato de veneno (aglifas) y dentición homodonte (Figura 213); matan a sus presas por

constricción. Se alimentan principalmente de vertebrados homeotermos. Todos los Boidae (excepto tres especies) son vivíparos.

Existen formas terrestres (*Boa* = Ampalagua, *Epicrates*), acuáticas (*Eunectes* = Anaconda) y arborícolas (*Corallus*). La anaconda (*Eunectes murinus*) es una de las serpientes más grandes que se conocen, y llegan a medir más de 7 metros y pesar 100 kg de peso; por su tamaño pueden llegar a comer presas voluminosas, como yacarés, capibaras e inclusive tapires pequeños, pero no existen evidencias en la literatura científica de que hayan devorado personas.

Boidae (y Pythonidae) tienen órganos termorreceptores en las escamas labiales. Sin embargo, no todos los Boidae tienen estos órganos (por ejemplo, faltan en *Boa constrictor*, mientras que sí los tiene *Epicrates cenchria*); las fosetas termorreceptoras están ubicadas entre las escamas labiales en Boidae (mientras que en Pythonidae se encuentran en el centro de cada escama). Algunas especies de *Boa* y *Eunectes* tienen habilidades termorreceptoras aun sin tener fosetas (Barker y Barker, 2003).

Es muy interesante el hecho que pareciera haber habido una transferencia horizontal de genes desde Boidae hacia Ruminantia (un clado de Artiodactyla), posiblemente mediada por parásitos comunes a ambos grupos como las garrapatas (Kordis y Gubensek, 1999).

Boidae es de origen gondwánico (Noonan y Chippindale, 2006), actualmente son casi cosmopolita, estando en América, África, Asia central e islas del Pacífico sur (Figura 211). En general, los bóidos, por su tamaño y piel, están amenazados o en peligro de extinción (Giraudo et al., 2012). En Argentina se encuentran *Boa constrictor occidentalis* (ampalagua), *Epicrates alvarezii*, *E. crassus* (boa arco iris), y *Eunectes notaeus* (curiyú).

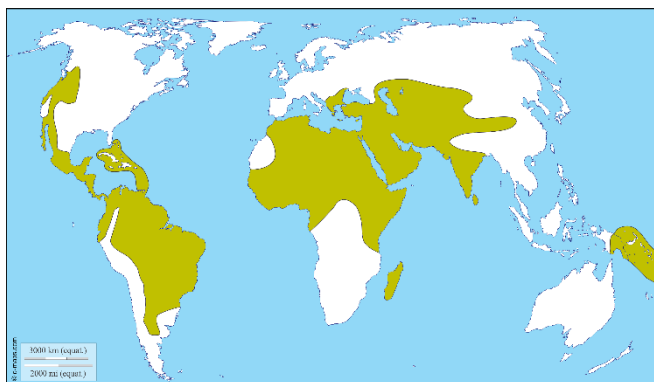


Figura 211: Distribución de Boidae.

## COLUBROIDES

Sin hueso coronoides ni dientes premaxilares. Dientes en maxilares, palatinos, pterigoides y dentarios. Escamas ventrales casi siempre tan anchas como el cuerpo. Pulmón izquierdo reducido a menos de 1/10 del pulmón derecho y a menudo ausente. Sin miembros ni cintura pélvica. Con una sola carótida.

Es un grupo muy heterogéneo, cuyas relaciones filogenéticas están siendo dilucidadas en la actualidad. Se han encontrado muchos grupos monofiléticos, pero las categorías a las que se les asigna (familias, subfamilias, etc.) varían según los trabajos. Zaher et al. (2009) denominan a este grupo como "Colubroides", circunscribiendo el nombre de Colubroidea a un grupo de familias anteriormente incluidas en la heterogénea y parafilética familia "Colubridae" (Figura 212). El tradicional grupo "Colubridae" resultó ser polifilético, y actualmente está dividido en otros grupos con rango de familia como **Pareatidae** (Lawson et al., 2005), **Homalopsidae**, **Calamariidae**, **Pseudoxenodontidae**, **Natricidae** (Zaher et al., 2009), **Xenodermatidae**, **Lamprophiidae**, **Psammophiidae**, **Dipsadidae** (Grazziotin et al., 2012; Figueroa et al., 2016). Las relaciones de los grupos dentro de Colubroidea no están resueltas y son tema de intensos deba-

tes (Zaher et al., 2009; Vidal et al., 2009; Pyron et al., 2013; Zheng y Wiens, 2016; Figueroa et al., 2016).

Varios de los grupos actualmente reconocidos de Colubroides tienen distribución restringida y contienen pocas especies; por estas razones no van a ser desarrolladas aquí. Entre estos grupos encontramos a varios del sudeste de Asia: **Xenodermatidae**, **Pareidae** (también denominada Pareatidae; Savage, 2015), **Homalopsidae**, **Pseudoxenodontidae**, **Calamariidae**. Otras son principalmente africanas y del medio oriente: **Atractaspididae**, **Lamprophiidae**, **Psammophiidae**, **Natricicidae** (típicamente laurásica: Eurasia, América del Norte, norte de África, norte de Australia). El grupo Elapoidea sigue la sistemática de Kelly et al. (2009) y Grazziotin et al. (2012).

Otros grupos que tienen una distribución mucho más amplia: **Viperidae**, **Elapidae** y **Colubridae** (sensu stricto). También describiremos a **Dipsadidae**, que es un grupo exclusivo de América.

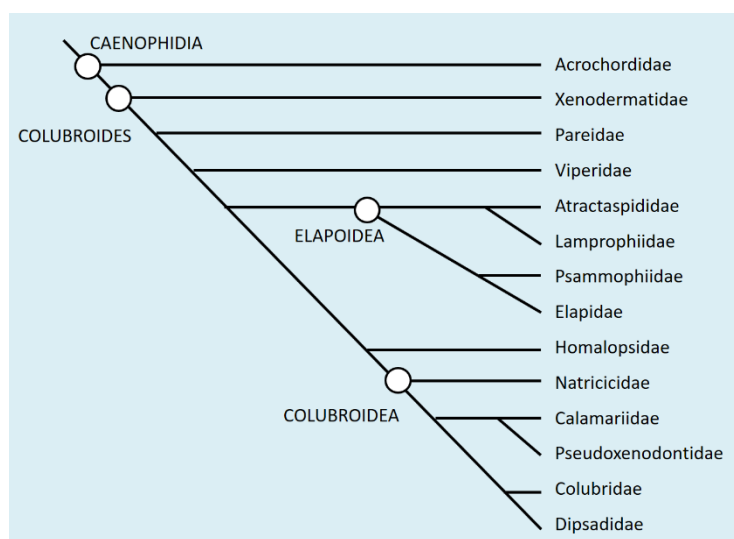


Figura 212: Filogenia de Colubroides (basada en Grazziotin et al., 2012).

La dentición de Colubroides es muy variada (Figura 213). Puede clasificarse según sea homodonta (todos los dientes iguales) o heterodonta (algún diente agrandado en forma de colmillo), o según carezca de aparato de veneno (aglifas) o lo tenga (glifodontas). Las serpientes aglifas, generalmente homodontas, también pueden ser heterodontas, como el caso de *Waglerophis merremii* que es opistodonta (presenta un diente posterior agrandado que utiliza para perforar los pulmones de los sapos y desinflarlos cuando se alimenta).

Las serpientes glifodontas pueden presentar aparatos de inyección de veneno de tres tipos diferentes: las **opistoglifas** tienen un colmillo acanalado en la parte posterior del maxilar (como por ejemplo el género *Philodryas*); las **proteroglifas** tienen un colmillo acanalado (aunque el canal puede estar cerrado por tejido ligamentoso), ubicado en la parte anterior del maxilar y que permanece erecto continuamente (aparato típico de Elapidae); las **solenoglifas** tienen un colmillo con un conducto cerrado para la inoculación del veneno y tienen un sistema complejo para girar el maxilar plegando el colmillo hacia atrás (aparato típico de Viperidae). El maxilar de Viperidae es muy corto y hay evidencias embriológicas que indican que es homólogo a la parte posterior del maxilar de "Colubridae"; por lo tanto, aunque tienen el colmillo ubicado en la parte anterior de la boca, parece ser homólogo al colmillo posterior de las opistoglifas y no al anterior de las proteroglifas. Las glándulas de veneno de Elapidae y Viperidae son modificaciones de las glándulas de Duvernoy y no de glándulas salivales. Las glándulas de Duvernoy se diferencian de las salivales tanto por sus características histológicas como por su origen embriológico.

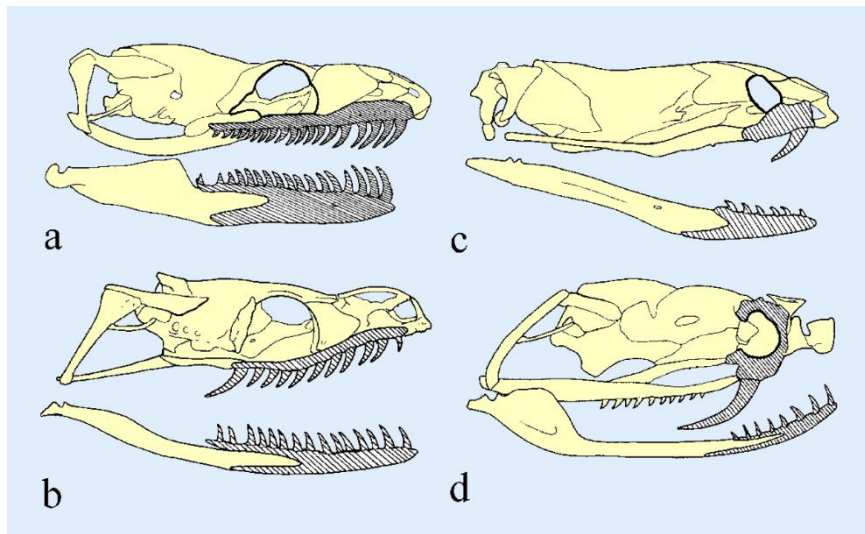


Figura 213: Dentición en ofidios; sombreados el maxilar y el dentario. a) Dentición homodonta y aglifa: *Epicrates alvarezii*. Denticiones glifodontas: b) Dentición opistoglifa: *Philodryas baroni*. c) Dentición proteroglifa: *Micrurus pyrrhocryptus*. d) Dentición solenoglifa: *Bothrops diporus*.

**VIPERIDAE.**— Maxilar muy corto y ancho verticalmente, unido de manera móvil al prefrontal y ectopterigoides. Escamas de la cabeza pequeñas, similares a las de muchos bóidos, muchas veces quilladas. Cabeza de forma triangular con cuello muy conspicuo. Pupilas generalmente elípticas verticales.

La dentición es típicamente solenoglifa (Figura 213). Los colmillos sólo están erectos cuando atacan, mientras que en descanso están plegados sobre la mandíbula superior; este mecanismo de plegado dentro de la boca permite que los colmillos sean mucho más largos que los de otras serpientes. Los colmillos tienen un conducto interno para la inoculación del veneno. Los venenos de Viperidae son por lo general predominantemente hemotóxicos, aunque también contienen componentes neurotóxicos; particularmente la cascabel sudamericana (*Crotalus durissus*) tiene fuertes componentes neurotóxicos, como la crotovina y la crotamina.

Las especies pequeñas y los juveniles generalmente se alimentan de lagartijas o anfibios; los adultos de las especies grandes, en cambio, se alimentan de mamíferos o aves. Casi todas son vivíparas y pueden nacer numerosas crías de cada madre.

La monofilia de este grupo nunca fue cuestionada. Internamente, se reconocen tres grupos monofiléticos a los que se los distinguen como subgrupos (Castoe y Parkinson, 2006; Alencar et al., 2016): Viperinae, Azemiopinae (solo dos especies), y Crotalinae. Viperidae es cosmopolita, excepto en Australia, donde es dominante Elapidae. El grupo se originó en Asia, y Crotalinae colonizó América recién al comienzo del Mioceno, a través de la Beringia, y posteriormente colonizó América del Sur a través del estrecho de Panamá (Alencar et al., 2016).

**Viperinae.**— Sin foseta loreal; del Viejo Mundo (África y Eurasia; Lenk et al., 2001); *Viper* (áspid europeo); *Bitis gabonica* (de África).

**Crotalinae.**— Con foseta loreal, una cavidad en el maxilar que se abre al exterior entre el ojo y el orificio nasal externo; tiene una delgada membrana que contiene termorreceptores muy sensibles, con cuya ayuda estas serpientes pueden localizar sus presas con gran exactitud. Distribuidas en el Nuevo Mundo (214) y el este de Asia (donde se superponen con Viperinae). A las 239 especies de serpientes con foseta loreal a veces se las trata como un grupo independiente (Crotalidae). El género *Crotalus* tiene un típico cascabel en el extremo de la cola, formado por escamas modificadas que se superponen en cada muda; el encastre laxo entre las escamas permite que se produzca un sonido característico. La mayoría de las 43 especies del género *Crotalus*



se encuentran en América del Norte y México; en América del Sur sólo encontramos una especie de muy amplia distribución, *Crotalus durissus*, con por lo menos ocho subespecies (Wüster y Bernils 2011). En Argentina encontramos *Crotalus durissus terrificus* (cascabel) y diez especies de *Bothrops* (yará) (Giraud et al., 2012); las especies de yará más ampliamente distribuidas en Argentina son *Bothrops diporus*, *B. alternatus* y *B. ammodytoides* (Carrasco et al., 2012).



Figura 214: Distribución de Crotalinae en América (Modificado de Pough et al., 2016).

#### ELAPOIDEA

Comprende varios grupos del viejo mundo (África y Eurasia), que a veces son considerados en conjunto como Lamprophiidae, y a Elapidae (Figura 212).

**ELAPIDAE.**— Proteroglifas (Figura 213); los colmillos se mantienen erectos constantemente y se guardan en una cavidad por fuera de la mandíbula pero por dentro del labio, cuando la boca está cerrada. Maxilar acortado y no es movable; colmillo en la parte posterior. Cabeza recubierta con escamas agrandadas.

Este grupo está incluido en Elapoidea (Figura 212), pero las relaciones filogenéticas son controvertidas (Kelly et al., 2009; Lee et al., 2016). Aunque son de amplia distribución (Figura 215), cada uno de los principales grupos filogenéticos tiende a tener una distribución más restringida; en América se encuentra el grupo de las corales (**Micrurinae**), en África son predominantes las mambas, en Asia las cobras (**Elapinae**); en Australia representa el grupo dominante de serpientes terrestres, con una gran diversidad.

Las serpientes marinas (**Hydrophiinae**) se encuentran en el Índico y el Pacífico, pero no se las encuentra en el Atlántico; son derivadas de ancestros terrestres australianos (Lee et al., 2016) en la región indoaustraliana, y su dispersión al Atlántico fue impedida por el istmo de Panamá (ya formado) y por las aguas frías y sin precipitaciones del sur de África y de América (Lillywhite et al., 2017).

El veneno de Elapidae es predominantemente neurotóxico. Aunque en América las corales son muy venenosas, no producen muchos accidentes ofídicos a causa de su baja agresividad. El veneno de las mambas africanas, algunas serpientes marinas y de varios elápidos australianos están entre los más potentes y son causa de la mayor parte de los envenenamientos mortales en África, India, el sudeste asiático y Australia.

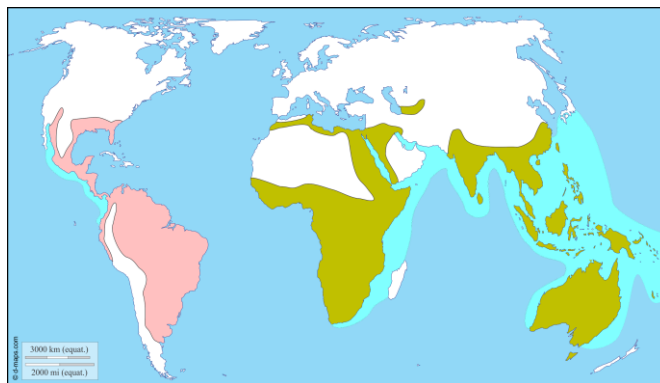


Figura 215: Distribución de Elapidae: Elapinae en verde; Micrurinae en rosa; Hydrophiinae (Elapidae marinos) en celeste claro.

**Elapinae.**— cobras y mambas del Viejo Mundo (África, Asia y Australia).

**Micrurinae.**— corales, neotropicales; con sólo dos géneros: *Micrurus* y *Micruroides*. Generalmente tienen colores llamativos, aposemáticos, en bandas negras, rojas y amarillas; hay también algunas especies de corales de colores uniformes. Varias serpientes no venenosas mimetizan estos colores aposemáticos, como por ejemplo *Xenodon semicinctus*, *Oxyrhopus rhombifer*, y los géneros *Lampropeltis* y *Erythrolamprus*. La dieta se compone de vertebrados alargados, como otras serpientes y amfíbénidos. En Argentina se encuentra el género *Micrurus* con siete especies (Giraud et al., 2012), seis de ellas restringidas al litoral, y *Micrurus pyrrhocryptus* es la más ampliamente distribuida.

**Hydrophiinae.**— Grupo monofilético que incluye a las serpientes terrestres de la región Australo-Papúa, y sus derivadas a las serpientes marinas; hay dos grupos que invadieron el mar independientemente (Lukoschek y Keogh, 2006): el grupo de serpientes totalmente marinas (*Hydrophis*, que es vivípara), y las parcialmente terrestres (*Laticauda*, que deja los huevos en tierra) (ver Sanders et al., 2008; Lee et al., 2016). En todo caso, las serpientes marinas se originaron de ancestros terrestres de la región australásica hace unos diez millones de años (Sanders et al., 2008). No hay serpientes marinas en el Atlántico (Figura 215).

## COLUBROIDEA

El grupo comprende los siguientes subgrupos: **Calamariidae**, **Dipsadidae**, **Homalopsidae**, **Lamprophiidae**, **Natricidae**, **Pareatidae**, **Psammophiidae**, **Pseudoxenodontidae**, **Xenodermatidae**. Algunos consideran a Colubroidea como la familia Colubridae y sus subgrupos como subfamilias (Zheng y Wiens, 2012; Figueroa et al., 2016). La propuesta de elevar los subgrupos a nivel de familias es de Grazziotin et al. (2012). Aglifas u opistoglifas (Figura 213).

**COLUBRIDAE.**— Nunca dientes en el premaxilar. Maxilar normal en general. Cosmopolitas. Cerca de 1100 especies en más de 100 géneros (Uetz y Hošek, 2017). En general son ovíparas. En Argentina especies de *Tantilla*, *Mastigodryas*, *Chironius*, *Drymarchon*, *Leptophis* y *Spilotes* entre otras (Giraud et al., 2012).

**DIPSADIDAE.**— Grupo exclusivamente americano, con casi 100 géneros y 800 especies (Uetz y Hošek, 2017). Hay tres grandes clados, **Heterodontinae** (de México y América del Norte), **Dipsadinae** (principalmente América Central) y **Xenodontinae** (de América del Sur). La monofilia está basada en evidencia principalmente molecular (Grazziotin et al, 2012), y no hay apomorfias morfológicas evidentes. Algunas especies pueden secretar venenos peligrosos para los seres humanos, como las sudamericanas *Tachymenis*, *Clelia*, *Phalotris*, *Imantodes*, *Leptodeira*, *Leptophis*, *Philodryas*, entre otras. La mayoría son ovíparas, pero hay algunas vivíparas como *Helicops*, *Tachymenis* y *Tomodon* entre otras.

**RESUMEN**

- Lepidosauria incluye a formas con patas (lagartijas) o con reducción o ausencia de miembros (e. g. las serpientes). Comprende más de 10000 especies.
- Se caracterizan por la muda sincrónica de la piel, la abertura cloacal transversal y la autotomía caudal.
- Las filogenias morfológicas y moleculares del grupo resultan en hipótesis irreconciliables por el momento.
- Los Squamata tienen hemipenes y hemiclítoris, ausencia del arco temporal inferior y estreptostilia.
- La reducción o inclusive la pérdida de miembros es un evento que se ha producido muchas veces de manera independiente en los Scleroglossa.
- Las serpientes son un grupo particular de Squamata, pero que tiene una gran cantidad de peculiaridades.

**SISTEMÁTICA**

Lepidosauria  
 Rhynchocephalia  
 Squamata  
 Iguania  
 Scleroglossa  
 Gekkota  
 Autarchoglossa  
 Scincomorpha  
 Anguimorpha  
 Anguinoidea  
 Varanoidea  
 Amphisbaenia  
 Serpentes  
 Scolecophidia  
 Alethinophidia  
 Colubroides

**Literatura recomendada**

- Gans, C. (Ed.) 1969 - 2005. The Biology of the Reptilia. 22 Volúmenes. Varios editores.  
 Hutchins, M.; Murphy, J. B.; Schlager, N. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.  
 O'Shea, M. 2018. The Book of Snakes: A life-size guide to six hundred species from around the world. Ivy Press.  
 Pough, H. F.; Andrews, R. M.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D.; Brandley, M. C. 2017. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer Associates.  
 Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2013. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press.

**Links de interés**

- [The Reptile Database](#) – La mayor y más actualizada base de datos de las especies de reptiles. Uetz, P., Freed, P. y Jirí Hošek (eds.).  
[Lifemap – The tree of life](#) – Aplicación para Android para explorar el árbol de la vida. Señala grupos, relaciones filogenéticas, mapea el ancestro común de dos grupos, etc. (De Vienne, 2016).  
[Asociación Herpetológica Argentina](#) – Sitio oficial de la Asociación.  
[Cuadernos de Herpetología](#) – Revista argentina de herpetología, la más antigua de América del Sur.  
[South American Journal of Herpetology](#) – Revista periódica de Herpetología.

# Serpientes argentinas

Gustavo J. Scrocchi

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, y UEL – CONICET, Tucumán, Argentina.

## SCOLECOPHIDIA

### TYPHLOPIDAE

***Amerotyphlops***: es el único género de la familia en Argentina (Figura 216). *A. brongersmianus* es el escolecofidio que alcanza el mayor tamaño en el país. Es una serpiente robusta, aunque de pequeño tamaño, de color castaño oscuro a casi negra, muy brillante y con manchas claras irregulares que pueden encontrarse en cualquier parte del cuerpo, aunque son típicas sobre la cabeza. Se alimenta de invertebrados. Como todos los representantes de los Scolecophidia, es de hábitos subterráneos y algunos ejemplares se encontraron a bastante profundidad (Cruz y Scrocchi, 1990), aunque es habitante frecuente de la hojarasca (Giraud y Bosso, 1998). Un comportamiento llamativo, compartido por otros escolecofidios es el de “pinchar” a los agresores con la escama en forma de espina que tiene en la punta de la cola. Se conoce muy poco sobre su biología, aunque Ruiz y sus colaboradores están estudiando la especie y han empezado a comunicar sus datos sobre reproducción (Sandoval et al., 2015; Ruiz García et al., 2015). La especie no está amenazada (Giraud et al., 2012 a).

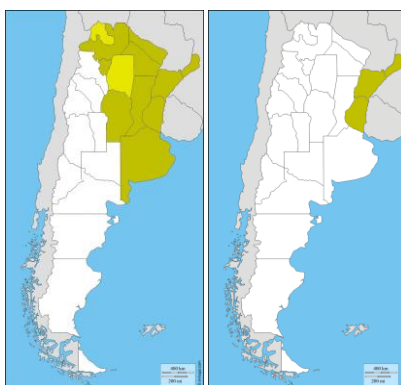


Figura 216: Provincias argentinas con citas de: izquierda: *Amerotyphlops* (Typhlopidae); derecha: *Liotyphlops ternetzii* y *L. beui* (Anomalepididae). Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

### LEPTOTYPHLOPIDAE

***Epictia*, *Siagonodon* y *Rena***: Leptotyphlopidae es la familia de escolecofidios mejor representada en Argentina, con siete especies de tres géneros (*Epictia albipuncta*, *E. vellardi*, *E. munoai*, *E. australis*, *E. striatula*, *Siagonodon borrichianus* y *Rena unguirostris*) (Figura 217). El trabajo de Adalsteinsson et al. (2009) dividió *Leptotyphlops* en varios géneros y restringió éste a muchas

menos especies. Son especies de pequeño tamaño y en general de colores grises a negros, muchas de ellas con líneas longitudinales. En muchos casos, además, tanto el extremo anterior como la punta de la cola son más claros, amarillos o crema. Dos especies en Argentina tienen el hocico en forma de pala para cavar, *Siagonodon borrichianus* (endémica) y *Rena unguirostris*, y coloración particular (castaño claro a rosado).

La presencia de órganos sensitivos en las escamas, que se encuentran en mayor número en las cefálicas, está aparentemente relacionada con los hábitos fosoriales de estas especies. Como otras serpientes basales, presentan miembros posteriores reducidos; aunque son reconocibles varios de los huesos que los constituyen (Fabrezi et al., 1985), no son visibles exteriormente más que como una pequeña espina. Como mecanismo defensivo, al ser apresadas evacuan el contenido de la cloaca que tiene un olor repulsivo. Es común que en la época de lluvias las cuevas donde habitan sean inundadas por lo que deben salir a la superficie; esto es particularmente notable en Tucumán, donde *Epictia albipuncta* es a menudo observada en los jardines. *Epictia striatula* fue considerada "vulnerable" en la última evaluación del estado de conservación de la herpetofauna argentina (Giraud et al. 2012 a), con base en su distribución sumamente reducida en el país, su especialización en uso del hábitat, sustrato y alimentación, y porque se estima que su potencial reproductivo es reducido (Kretzschmar y Scrocchi, 2012). También *E. vellardi* se considera vulnerable ya que es una especie muy poco frecuente, de distribución reducida y habita áreas donde están en aumento los cultivos extensivos que la afectan directamente por sus de hábitos subterráneos (Scrocchi y Kretzschmar, 2012a). Las otras especies argentinas no están amenazadas.

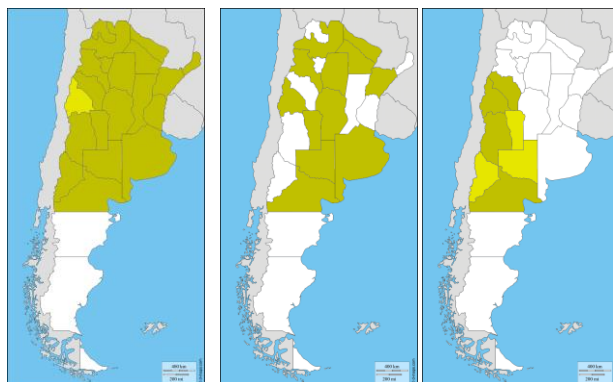


Figura 217: Provincias argentinas con citas de Leptotyphlopidae: de izquierda a derecha: especies de *Epictia*, *Rena unguirostris* y *Siagonodon borrichianus*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

#### ANOMALEPIDIDAE

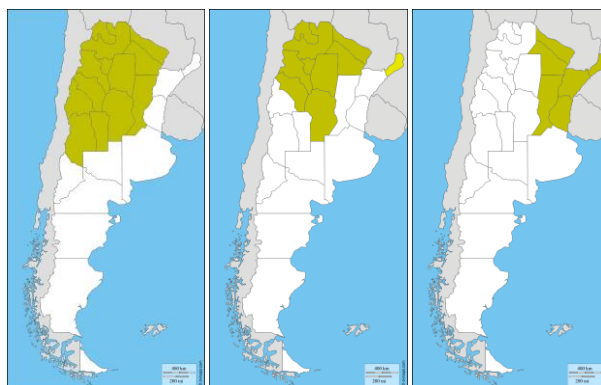
***Liotyphlops*:** está representado por sólo dos especies en Argentina, *L. ternetzii* y *L. beui*, ambas distribuidas en la región de la mesopotamia (Figura 216) y no amenazadas (Giraud et al. 2012 a). Son muy pequeñas y delgadas, de color castaño oscuro brillante.

#### ALETHINOPHIDIA

##### BOIDAE

***Boa*:** está representado por una sola especie en nuestro país, *Boa constrictor occidentalis* (Figura 218). Es una gran serpiente de color castaño oscuro a negro con manchas dorsales subovales de color crema en los bordes y negras en el centro; los lados del cuerpo presentan manchas similares, aunque menores, y el vientre es crema. Los ejemplares jóvenes presentan los lados del vientre y la región ventral de los lados del cuerpo con tonalidades rosadas. Es vivípara, de acuerdo con Ceí (1986) puede tener entre 6 y 43 crías. Se alimenta de aves y mamíferos y también de saurios. Como defensa, al ser agredida abre la

boca y produce un sonido similar a un soplido fuerte o un rugido de bastante duración; este comportamiento ha dado origen a la falsa creencia que esta especie “aspira” a sus presas (se menciona normalmente a los zorros), y que la fuerza de la aspiración es tal que les impide huir hasta que finalmente son apresadas y muertas. Junto a *Eunectes notaeus* (Curiyú), son las de mayor tamaño en nuestro país y fueron cazadas sin control durante mucho tiempo. A la presión de la caza se añadió la destrucción del hábitat y las poblaciones disminuyeron drásticamente en número, por lo que en la primera evaluación del estado de conservación de la herpetofauna argentina (Scrocchi et al., 2000), se consideró amenazada. Afortunadamente, en los últimos años existen indicios que la especie está recuperándose, pero a pesar de ello aún se encuentra calificada como especie amenazada (Giraud et al., 2012a; Chiaraviglio et al., 2012a), ya que depende del bosque nativo para termorregular, reproducirse y dispersarse. Además, la región donde habita está sometida a una alta presión de deforestación que genera el aislamiento poblacional y gran disminución del tamaño de camada. La lampalagua ha sido fuertemente explotada por su cuero y, aunque actualmente su caza está prohibida, se sigue capturando ilegalmente para mascotismo y por ser considerada una amenaza para los animales de corral. Son importantes los estudios realizados por el grupo de la Universidad Nacional de Córdoba dirigido por la Dra. M. Chiaraviglio, que han aumentado considerablemente los conocimientos sobre esta especie emblemática de nuestro país (*i. a.* Attademo et al., 2004; Bertona, 2003; Cardozo et al., 2007; Cardozo y Chiaraviglio, 2008, 2011; Chiaraviglio et al., 1998 a, b; Chiaraviglio, 2006; Chiaraviglio y Bertona, 2007; Rivera et al., 2006; Sironi et al., 2000).



**Figura 218: Provincias argentinas con citas de Boidae: de izquierda a derecha: *Boa constrictor occidentalis*, *Epicrates alvarezii* (verde oscuro) y *E. crassus* (verde claro), y *Eunectes notaeus*.**

***Epicrates*:** conocida como boa arco-iris por el color tornasolado que produce la microestructura de sus escamas; está representada en Argentina por *E. alvarezii* de distribución chaqueña principalmente, y *E. crassus* conocida sólo en Misiones (Figura 218). Son vivíparas, sus crías son muy agresivas y, como las de *Boa constrictor occidentalis*, son confundidas con yararaes (*Bothrops*), debido a su cabeza triangular recubierta por escamas pequeñas e indiferenciadas. Se alimentan de aves y mamíferos. Fue perseguida para usar su piel, aunque en este aspecto, aparentemente ha sufrido menos que los otros bóidos argentinos. *Epicrates alvarezii* se consideraba vulnerable en Scrocchi et al. (2000), y a partir de 2012 se estima su situación como amenazada (Chiaraviglio et al. 2012b) debido a que es un endemismo ecorregional, especialista en el hábitat que utiliza, por lo que se ve muy afectada por la degradación acelerada de su ambiente. La otra especie que habita nuestro país, *E. crassus*, se considera en peligro (Giraud et al., 2012b), ya que es muy escasa y su distribución es muy restringida en el país (sólo una franja de 250 km lineales en áreas cercanas al río Alto Paraná (Giraud, 2001, 2004; Arzamendia y Giraud, 2009, 2012a; Rivera et al., 2011), región afectada por urbanización creciente y explotaciones agropecuarias y plantaciones que causan pérdida del hábitat (Giraud, 2004); además, es bastante especializada en el uso del hábitat y en su alimentación (Pizzato et al., 2009).

**Eunectes:** representado en Argentina únicamente por la Curiyú (*E. notaeus*), que es una gran serpiente acuática que vive en ríos, esteros, bañados y lagunas (Figura 218), y llega a medir más de 4 m de longitud. Pertenece al mismo género que una de las serpientes más famosas, la Anaconda. Vive oculta en la vegetación acuática, aunque puede observarse tomando sol sobre troncos semisumergidos o en las orillas (Williams y Scrocchi, 1994). Es de color amarillo con manchas subcirculares a subovales de bordes irregulares y negro verdosas. Es vivípara, el cortejo se realiza en primavera y la gestación dura aproximadamente 4 meses después de los cuales nacen entre 4 y 37 crías de 55-60 cm de longitud (Gruss y Waller, 1986). Se alimentan de otros vertebrados, incluyendo en su dieta hasta yacarés.

Como ya se mencionó, esta especie tanto como *Boa constrictor occidentalis*, estuvieron explotadas comercialmente desde comienzos del siglo pasado y fueron gravemente afectadas (Williams y Scrocchi, 1994). Se exportan en promedio 20 000 cueros de boas por año, especialmente a Estados Unidos, para manufactura de artículos de vestir (Gruss y Waller, 1996, 1988). Se considera vulnerable en Argentina (Giraud et al., 2012a, c) por su baja frecuencia reproductiva (bianual o multianual Miccuci y Waller, 2007; Micucci et al., 2007); su gran tamaño y fácil detección cuando termorregulan o se desplazan, por lo que las matan personas o vehículos (Scrocchi y Giraud, 2005; Rivas, 2007). En nuestro país, desde hace algunos años se encuentra en desarrollo un proyecto de uso sustentable en la provincia de Formosa.

## COLUBROIDEA

### COLUBRIDAE

**Drymarchon:** sólo una especie, *Drymarchon corais*, habita en Argentina. Se conocen sólo unos pocos ejemplares provenientes del norte. Con base en las poblaciones de otras regiones de América del Sur, sabemos que llega a medir hasta 3 m de longitud y se alimenta de pequeños mamíferos, lagartijas y serpientes (incluso venenosas como cascabel y yarará); pone de 8 a 12 huevos (Pontes y Di-Bernardo, 1988). Categorizada como amenazada (Giraud et al., 2012a; Scrocchi y Kretzschmar 2012b), debido a la disminución de su hábitat por la expansión de los cultivos intensivos, y su gran tamaño que la hace muy detectable y al mismo tiempo le exige una gran área de acción.

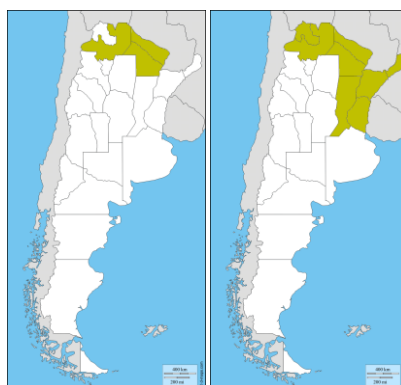


Figura 219: Provincias argentinas con citas de algunos Colubridae: *Drymarchon corais* y *Leptophis ahaetulla marginatus*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

**Leptophis:** está representado por una sola especie en Argentina, *Leptophis ahaetulla marginatus*, que es muy larga (alcanza más de 1,5 m de longitud) y delgada. Su coloración verde brillante (con escamas bordeadas de negro), le permite mimetizarse en el follaje dado sus hábitos arborícolas. Se alimenta principalmente de ranas, pero también de lagartijas y aves (Carreira Vidal, 2002). Es de actividad diurna y durante la noche se la encuentra en reposo sobre las ramas en

bosques secundarios (Fugle, 1986; obs. pers.). Varias especies del género presentan un comportamiento defensivo muy conspicuo: siguen los movimientos del agresor levantando la parte anterior del cuerpo con la boca abierta en ángulo de 90°, en una actitud intimidatoria. Debido a esto, el género resulta familiar, ya que existen infinidad de fotos que muestran este comportamiento. O'Shea (2005), menciona que después de la mordedura de una especie del género en América Central, sufrió dolores en la mano y el brazo mordidos y posteriormente una sensación de entumecimiento que permaneció por varias horas. No se considera amenazada en Argentina (Giraudo et al. 2012a).

Nota: aunque en el mapa parece tener una distribución continua, debido a que marcamos las provincias en las que se ha citado, lo cierto es que existe una disyunción entre las poblaciones del oeste que habitan las Yungas y áreas chaqueñas cercanas, y las del área paranaense en el este; algunas diferencias poblacionales podrían indicar que se tratan de taxones distintos, pero esto no ha sido estudiado a fondo.

#### DIPSADIDAE

**Boiruna:** género representado en Argentina por una sola especie, *B. maculata* (Figura 220). Puede alcanzar casi dos metros de longitud y es de color negro brillante y vientre blanco; algunas especies del género *Clelia* que habitan Argentina, son muy similares en coloración, se puede diferenciar a *Boiruna maculata* porque es la única que presenta las últimas escamas del vientre y las ventrales de la cola completamente negras (Scott et al., 2006). Algunos ejemplares presentan manchas irregulares blancas y en algunos casos llegan a ser casi blancos; los juveniles presentan el vientre y la parte ventral de los lados del cuerpo rosado a rojo brillante y un collar nuchal blanco o rojo dependiendo del ejemplar. Se alimenta de otras serpientes (es inmune al veneno de las yararaes) y otros vertebrados como roedores y aves (Scrocchi y Giraudo, 2005; Gallardo et al., 2006). Es ovípara, deposita hasta 17 huevos que demoran aproximadamente 90 días para eclosionar (Gallardo y Scrocchi, 2006). No está amenazada en Argentina (Giraudo et al., 2012a). Conocida como víbora luta, víbora negra, mamona o musurana, es probablemente la especie más mencionada en los mitos y leyendas referidos a animales de Argentina. Según la creencia popular, puede alimentarse de la leche que mama de las vacas, y aun de las mujeres, utilizando su cola para engañar a las crías.

**Clelia:** género de culebras nocturnas, está representado en Argentina por dos especies (*C. clelia* y *C. plumbea*, ver Scott et al., 2006 para una descripción detallada de las especies, su historia y distribución) (Figura 220). Son serpientes grandes; de color gris oscuro a negro (similares a *Boiruna maculata*). Se alimentan de otras serpientes, saurios, pequeños mamíferos e incluso anfibios. Son ovíparas. Ambas especies se consideran vulnerables en Argentina (Giraudo et al. 2012a) porque tienen una alimentación especializada (ofiofagia), crecimiento lento y maduración tardía, además de su gran tamaño que las hace más visibles y son muertas por los pobladores (Giraudo, 2012a; Giraudo et al 2012d).

**Hydrodynastes:** en Argentina existe sólo una especie de este género, *Hydrodynastes gigas* y junto con *Drymarchon corais* son las culebras más grandes de Argentina.

Conocida como Ñacaniá se puede observar comúnmente en las cercanías de los ríos, arroyos, lagunas y bañados en una amplia zona del país (Figura 220). Llega a medir casi 3 m, aunque en general no sobrepasa los 2,5 m. Es de hábitos diurnos y se alimenta de todo tipo de vertebrados, habiéndose citado que incluso puede comer animales que encuentra muertos (Strüssman y Sazima, 1990, 1993; López y Giraudo, 2001). Los adultos de *H. gigas* utilizan la cola para explorar el sustrato y la vegetación de los cuerpos de agua y asustar a los anuros, que al salir de su escondite son apresados por la serpiente (Stüssman y Sazima, 1990). La reproducción ocurre a partir de primavera y a comienzos del verano depositan de 5 a 33 huevos. La incubación demora de 2 a 3 meses (Astort, 1984) y las crías recién nacidas miden entre 37 y 47,5 cm (Halloy y Belmonte, 1984). Esta especie es sumamente agresiva y, debido a su gran tamaño, puede causar



heridas notables, y su veneno puede causar problemas menores (O'Shea, 2005). A pesar de su agresividad se acostumbra rápidamente al cautiverio. Por su tamaño y facilidad de mantenimiento es una especie muy buscada por coleccionistas de serpientes; por su comportamiento intimidatorio que consiste en elevar la cabeza y aplanar el cuello como las cobras, comercialmente se la denomina "False Water Cobra". Se considera que no está amenazada en el país (Giraud et al., 2012a).

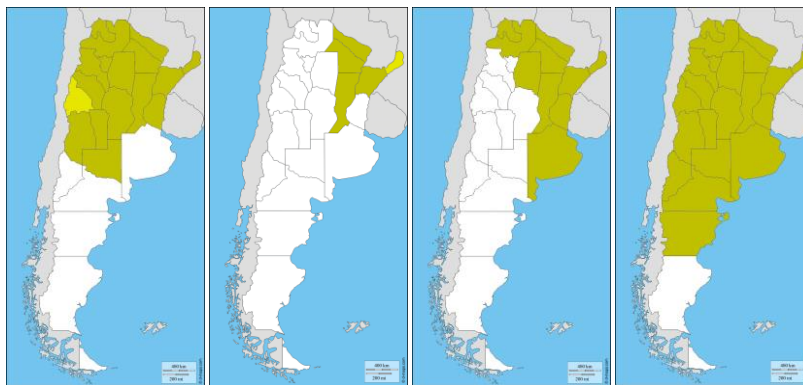


Figura 220: Provincias argentinas con citas de algunos Dipsadidae: de izquierda a derecha: *Boiruna maculata*, *Clelia clelia* (verde oscuro) y *Clelia plumbea* (verde claro), *Hydrodynastes gigas*, y *Erythrolamprus*.

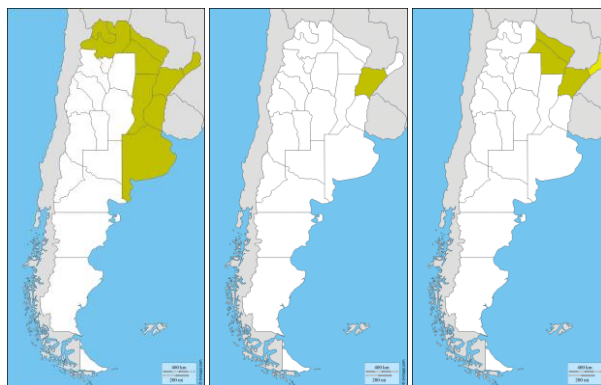
***Erythrolamprus*:** Hasta la aparición de los trabajos de Zaher y colaboradores (Zaher et al. 2009; Grazziotin et al., 2012), el género *Erythrolamprus* se consideraba formado por pocas especies, de las cuales sólo *E. aesculapii venustissimus* habitaba en nuestro país. Los trabajos mencionados demostraron que el antiguo género *Liophis* no era monofilético, estando varias de sus especies reunidas en el género *Lygophis* (ver más adelante), y las restantes transferidas a *Erythrolamprus* al demostrarse la sinonimia entre ambos géneros. Debido a ello es uno de los géneros de mayor distribución y también uno de los que tienen mayor número de especies en nuestro país (*E. aesculapii*, *E. almadensis*, *E. ceii*, *E. frenatus*, *E. albertguentheri*, *E. jaegeri coralliventris*, *E. miliaris*, *E. poecilogyrus*, *E. reginae macrosomus*, *E. semiaureus* y *E. sagittifer*) (Figura 220). Esta clasificación es probable que aun presente cambios en algún momento, ya que existen indicios que *Erythrolamprus* aun sería parafilético. Son serpientes pequeñas a medianas y, en general, viven en áreas cercanas a cuerpos de agua y son nocturnas o diurnas. La coloración de *E. aesculapii* es particular y diferente a la de las otras especies, ya que presenta anillos negros separados por uno blanco y cada grupo separado del siguiente por una zona roja y, como en las corales verdaderas, los anillos rodean todo el cuerpo, tanto dorsal como ventralmente, pero a diferencia de aquellas que tienen uno o tres, en esta especie son grupos de dos anillos negros. Se alimentan de peces y ranas principalmente, aunque algunas especies de zonas más secas cazan lagartijas; también en este aspecto *E. aesculapii* es particular, ya que consume preferentemente serpientes colubroideas (Marques y Puerto, 1994). Son ovíparas; de las especies de Argentina sabemos que *E. aesculapii* deposita hasta 8 huevos (Marques, 1996); *E. jaegeri coralliventris* alrededor de 14 huevos (Miranda et al., 1982); *E. poecilogyrus* entre 5 y 12 (Pontes y Di Bernardo, 1988; Gnida 1985); *E. reginae macrosomus* de 6 a 10 (Ceii, 1993); *L. sagittifer* 9 o 10 (Halloy y Belmonte, 1984); *E. ceii* 7 u 8 y *E. almadensis* de 3 a 10 (Gallardo y Scrocchi, 2006). En Argentina, *E. aesculapii* se considera amenazada (Giraud et al. 2012a), debido a su distribución restringida, su especialización en hábitat y alimentación, su bajo potencial reproductivo y a que además el área que habita está sometida a una gran presión antrópica (Arzamendia y Giraud 2012b). *E. frenatus* y *E. reginae* se consideran vulnerables porque su área de distribución restringida está siendo afectada por la construcción de grandes represas que hacen desaparecer su hábitat en el este del

país y las yungas (donde también habita *E. reginae* están bajo fuerte presión). Ambas especies son también eliminadas por lo pobladores, más en el caso de *E. frenatus* de coloración similar a corales (Arzamendia y Giraudo 2012c; Arzamendia et al. 2012).

***Helicops*, *Hydrops* y *Pseudoeryx*:** son géneros de serpientes casi exclusivamente acuáticas que viven en los grandes ríos de nuestro país. Presentan las narinas y los ojos muy adelante en la cabeza, lo que les permite estar casi completamente sumergidas y al mismo tiempo respirar con una mínima parte del cuerpo fuera del agua. Son serpientes de cuerpos robustos y muy agresivas. Se alimentan de peces y ranas. Mientras que las poblaciones de *Helicops* (dos especies *H. leopardinus* y *H. infrataeniatus*) parecen ser muy abundantes y es común observar ejemplares cerca de los ríos y lagunas; tanto *Hydrops* como *Pseudoeryx* se encuentran raramente; de la única especie de *Hydrops* que vive en el país (*H. caesurus*), sólo se conocen los especímenes utilizados para la descripción original.

Los ejemplares de *Helicops leopardinus*, cuando no pueden morder al agresor, giran su cuerpo y muestran su coloración ventral rojiza mientras sacuden rápidamente la punta de la cola y permanecen con la boca abierta (Williams y Scrocchi, 1994). Aunque frecuentemente se ha considerado que las especies de estos géneros son vivíparas, distintas especies de *Helicops* y *Pseudoeryx plicatilis mimeticus* presentan tanto viviparismo como oviparismo (Cunha y Nascimento, 1981; Rossman, 1974; 1984); de *Hydrops* sólo se conoce que *H. caesurus* es ovípara (Scrocchi et al., 2005). De acuerdo con Gallardo (1977), la parición se produce en el agua y las crías descansan flotando en forma oblicua a la superficie.

*Hydrops caesurus* se considera amenazada ya que tiene distribución restringida en el país y su población más importante fue muy afectada por la instalación de la represa de Yaciretá (Etchepare y Giraudo, 2012). *Pseudoeryx plicatilis* se considera amenazada por la escasez de poblaciones conocidas en el país, su rareza ecológica, su baja abundancia y por depender exclusivamente de los humedales que están cada vez más afectados por la creación de represas (Arzamendia y Giraudo 2012d). Las especies de *Helicops* se consideran no amenazadas (Giraudo et al. 2012a).



**Figura 221: Provincias argentinas con citas de algunos Dipsadidae: de izquierda a derecha: *Helicops*, *Hydrops* y *Pseudoeryx*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.**

***Lygophis*:** este género está representado en Argentina por seis especies (*Lygophis anomalus*, *L. dilepis*, *L. elegantissimus*, *L. flavifrenatus*, *L. meridionalis* y *L. vanzolinii*) (Figura 222). Son culebras pequeñas a medianas y muy coloridas, *L. dilepis*, *L. flavifrenatus* y *L. meridionalis* fueron confundidas entre si en muchas oportunidades, debido a que las tres presentan una coloración de líneas oscuras a negras sobre un fondo claro. Se alimentan de ranas (y renacuajos), pequeñas lagartijas y algunas de las especies, de peces. En general conocemos poco de su biología, *L. ano-*

*malus* deposita entre 6 y 15 huevos (Miranda et al., 1982); se observó una ovipostura de *L. dilepis* dentro de un hormiguero en Formosa. *Lygophis elegantissimus* se considera Amenazada y *L. vanzolinii* vulnerable (Di Pietro et al., 2012; Giraudo y Miatello, 2012) debido a su distribución restringida) mucho menor en el caso de la primera) y a que el área de distribución de ambas se encuentra bajo amenazas antrópicas de diferente tipo.

**Oxyrhopus:** es un género de serpientes chicas a medianas, representado en Argentina por 4 especies (*O. rhombifer* con 3 subespecies, *O. guibei*, *O. clathratus* y *O. petola*). Por su coloración con dibujos o bandas transversales rojas, negras y blancas o crema, son superficialmente similares al género *Micrurus* y son llamadas falsas corales. En casi todas las especies se produce una melanización a lo largo de la vida, de manera que, en los ejemplares adultos, el color negro cubre casi completamente el diseño. Son ovíparas y *O. rhombifer* deposita de 15 a 17 huevos que demoran aproximadamente 70 días para eclosionar (Gallardo y Scrocchi, 2006). Se alimentan de pequeños mamíferos y saurios y en algunas especies se observó un cambio de dieta con la edad. En Argentina, *O. petola* y *O. clathratus* se consideran vulnerables, mientras que las otras especies no están amenazadas (Giraudo et al., 2012a). *O. clathratus* habita las áreas serranas del centro y norte de Misiones, lo que hace su distribución restringida, a esto se suma la destrucción de más del 50% de las selvas de Misiones, su rareza y la persecución por humanos por su coloración similar a las corales, todos factores que contribuyen a su caracterización como vulnerable (Arzamendia y Giraudo 2012e). Similares características y causas, a las que se suma que se conoce casi exclusivamente en el extremo norte de Misiones, en áreas del Parque Nacional Iguazú y localidades cercanas, donde la presión turística produce cambios drásticos y añade muertes de ejemplares por atropellamientos y temor, hicieron que *O. petola* recibiera la misma categoría de amenaza (Giraudo, 2012b). Las otras especies se consideran no amenazadas.

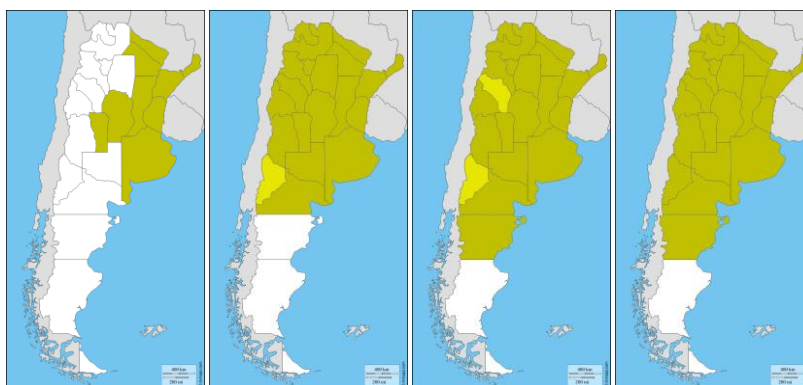


Figura 222: Provincias argentinas con citas de algunos Dipsadidae: de izquierda a derecha: *Lygophis*, *Oxyrhopus*, *Phalotris*, y *Philodryas*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

**Phalotris:** es un género de culebras pequeñas a medianas, de hábitos crepusculares a nocturnos y que está representado en Argentina por 6 especies (*P. lemniscatus*, *P. cuyanensis*, *P. tricolor*, *P. reticulatus* y *P. bilineatus*; y *P. sansebastiani*) (Figura 222) aunque existen indicios que algunas de ellas engloban a más de una especie y que hay al menos una especie nueva en Argentina, tema que actualmente se encuentran en estudio. Por su forma y características de escamación, son similares a *Micrurus*, aunque su coloración es diferente, ya que son dorsalmente unicolores y pueden presentar líneas longitudinales y generalmente collares blancos y/o negros en la región nuchal. Aunque son opistoglifas y generalmente muy tranquilas, su veneno es bastante potente y han producido accidentes graves (Lema 1978; O'Shea, 2005). En Argentina, *P. lemniscatus*, *P. cuyanensis* y *P. sansebastiani* se consideran insuficientemente conocidas; *P. reticulatus* vulne-

rable, y las otras especies no amenazadas (Giraudo et al., 2012a). La categoría de *P. reticulatus* se debe a que se conoce sólo de unas pocas localidades en el centro-este de Corrientes y esta reducida distribución está siendo afectada por el crecimiento de los cultivos de arroz, forestaciones de pinos, y otras actividades humanas (Giraudo y Etchepare, 2012).

**Philodryas:** es un género compuesto por serpientes grandes y muy veloces (su nombre común en inglés, “racers”, significa “corredoras”) y está representado en nuestro país por 9 especies (*P. aestiva*, *P. agassizii*, *P. baroni*, *P. matogrossensis*, *P. olfersii*, *P. patagoniensis*, *P. psammophidea*, *P. trilineata* endémica de Argentina y *P. varia*) (Figura 222). Son bastante agresivas y se han documentado casos graves de mordeduras y muertes por *P. olfersii* y *P. viridissima* (Greene, 1997; O’Shea, 2005); un caso de mordedura de *P. patagoniensis* en Tucumán, presentó síntomas similares al de un accidente grave de *Bothrops* (M. G. Puchulu, com. pers.). Tienen diferentes hábitos, con algunas especies terrestres de áreas arenosas o húmedales con pastizales y otras arborícolas. Se alimentan de pequeños vertebrados y, según la especie, son especialistas en anfibios, saurios, aves o mamíferos, o generalistas que comen casi cualquier otro vertebrado; un caso muy particular y llamativo en este aspecto, es el de *P. agassizii*, especializada en comer arañas y escorpiones. Son ovíparas, *P. baroni* deposita entre 13 y 21 huevos que demoran entre 60 y 80 días en eclosionar, y *P. patagoniensis* entre 3 y 26 huevos y la eclosión ocurre alrededor de 65 días después (Gallardo y Scrocchi, 2006); *P. trilineata* deposita entre 10 y 18 huevos (Cei, 1993). Una de las especies más conocidas es *P. baroni*, de la cual se dice que “seca” las piernas de las personas o los animales cuando les pega con la cola. Esta especie es fácil de reconocer por su hocico elevado formando una “nariz puntiaguda” y tiene dos fases de coloración: una castaña y otra verde brillante; es muy buscada como mascota. *Philodryas agassizii* se considera amenazada, mientras que las otras se consideran no amenazadas en Argentina (Giraudo et al. 2012a). La categorización de *P. agassizii*, se basa en que es una especie muy rara, especializada en alimentación y hábitat (pastizales bien conservados), que es sensible a las alteraciones del hábitat y que este se encuentra en grave retroceso por el avance de los cultivos intensivos (Etchepare et al., 2012).

**Pseudotomodon** (*P. trigonatus*, endémica de Argentina), **Tachymenis** (*Ta. chilensis* y *Ta. peruviana*), **Thamnodynastes** (*Th. chaqueensis*, *Th. hypoconia*, *Th. lanei* y *Th. strigatus*) y **Tomodon** (*To. dorsatus*, *To. ocellatus* y *To. orestes*) (Figura 223): son géneros muy similares morfológicamente, que inclusive podrían ser sinónimos. En general son serpientes pequeñas a medianas, que presentan un aspecto “feroz” debido a la forma de su cabeza y a una línea que generalmente atraviesa el ojo. Son bastante agresivas y se conocen casos de accidentes con algunas de las especies; incluso una especie del género *Tachymenis* parece ser la responsable de al menos un caso fatal en Chile (O’Shea, 2005). Se encuentran en gran variedad de hábitats, desde las llanuras con pastizal y áreas anegadas del este de Argentina, hasta zonas de mucha altura en los Andes y otras zonas similares (*Tachymenis peruviana* es una especie común en los Valles Calchaquies del noroeste) y desde las regiones cálidas, áridas y con suelos arenosos del monte hasta las selvas húmedas en la Patagonia. Casi todas estas especies se alimentan de anfibios y saurios, siendo muy particular el caso de *Tomodon dorsatus* y *To. ocellatus*, especializadas en alimentarse de moluscos (probablemente también *To. orestes* tenga esta alimentación, pero hasta ahora no tenemos datos). En Argentina, *Pseudotomodon trigonatus*, *Thamnodynastes lanei*, *Tomodon orestes* se consideran insuficientemente conocidas, *Tomodon dorsatus*, *To. ocellatus* y *Tachymenis chilensis* vulnerables, y las otras especies no amenazadas (Giraudo et al., 2012a). La categorización de *Tachymenis chilensis* se debe a que es endémica de los bosques subantárticos, ocupando una pequeña superficie, es especialista en alimentarse de anfibios, varios de los cuales están en peligro o en disminución y su hábitat está amenazado por varios factores antrópicos (Vidoz et al., 2012). La categorización de *Tomodon dorsatus* se debe a que es endémica de la región Paranaense, es especialista en alimentación, tiene un ciclo reproductivo bi o multianual y aproximadamente el 50% de su hábitat se ha perdido (Arzamendia, 2012). Mientras tanto, *Tomodon oce-*

*llatus* ha perdido la mayor parte de su área de distribución debido al avance de la agricultura y la urbanización, habiendo sido registrada en los últimos años sólo en pastizales bien conservados; a esto se suma su alimentación especializada y su reproducción bi o multianual (Etchepare et al. 2012b).

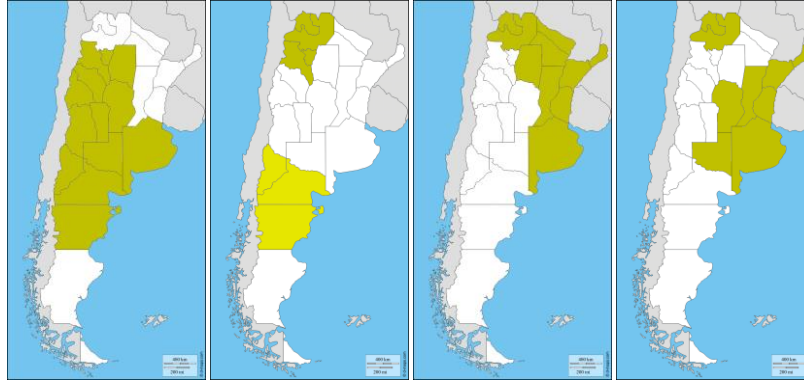


Figura 223: Provincias argentinas con citas de algunos Dipsadidae: de izquierda a derecha: *Pseudotomodon*, *Tachymenis peruviana* (verde oscuro), *Ta. chilensis* (verde claro), *Thamnodynastes y Tomodon*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

***Sibynomorphus*:** es un género de serpientes pequeñas a medianas representado en Argentina por 4 especies (*S. turgidus*, *S. ventrimaculatus*, *S. lavillai* y *S. mikani*) (Figura 224). Son nocturnas y se alimentan de caracoles y babosas a los que aparentemente ubican siguiendo el rastro de “baba” dejado por las presas; en este aspecto es muy interesante el descubrimiento (Oliveira et al., 2008) de glándulas especializadas en la boca de serpientes que se alimentan de moluscos (en el trabajo estudiaron a *Sibynomorphus mikanii* y otras especies), cuya secreción mata a la presa y la separa de la conchilla, permitiendo que la serpiente la ingiera muy rápidamente. Son ovíparas. Un comportamiento llamativo es el usado al sentirse en peligro: levantan la cabeza del suelo y poniéndola en ángulo casi recto con el cuerpo, separan los huesos cuadrados y aplanan el cuerpo; la forma triangular que adopta entonces la cabeza, la actitud de la serpiente y la coloración, que está formada por manchas irregulares castaño oscuras o claras, las hacen similares a las especies del género *Bothrops*. Las especies de Argentina se consideran no amenazadas (Giraud et al., 2012).

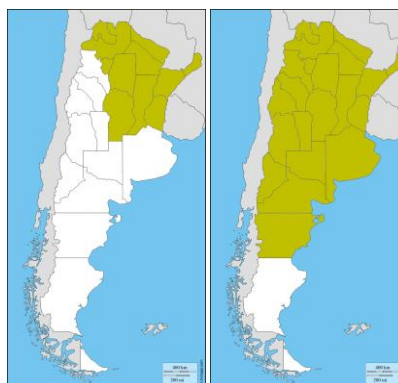


Figura 224: Provincias argentinas con citas de algunos Dipsadidae: izquierda: especies de *Sibynomorphus*; derecha: especies de *Xenodon*.

**Xenodon:** representado en Argentina por seis especies (*X. dorbignyi*, *X. histricus*, *X. neuwiedii*, *X. merremii*, *X. pulcher* y *X. semicinctus*) (Figura 224). Este género fue reformulado recientemente (Grazziotin et al., 2012) para incluir las especies de los géneros *Waglerophis* y *Lystrophys*. Las especies previamente consideradas *Lystrophis*, tienen una característica marcada que es la presencia de un hocico aplanado y terminado en punta, utilizado para cavar. En general son culebras pequeñas a medianas de cuerpo fuerte y robusto. *X. semicinctus*, *X. pulcher* y *X. histricus* se conocen como falsas corales, debido a que su coloración dorsal con bandas negras, blancas o cremas y rojas o anaranjadas las asemejan superficialmente a las especies del género *Micrurus*. *Xenodon dorbignyi*, *X. neuwiedii* y *X. merremii* en cambio, presentan un diseño dorsal de manchas oscuras que las hacen parecidas al género *Bothrops*, por lo que se las conoce como Falsas Yara-raés; como *X. dorbignyi* además presenta color rojo y blanco en la faz ventral y estos colores son más acentuados en la cola que el animal muestra hacia el agresor cuando es atacado, en un desborde imaginativo se ha propuesto que esta especie mimetiza al mismo tiempo a corales y yara-raes. *X. merremii* presenta diversos colores desde amarillo claro hasta castaños muy oscuros, e incluso existen ejemplares grises.

Algunas especies son nocturnas y otras diurnas. En general se alimentan de anfibios (son de las pocas especies que pueden comer sapos) y lagartijas, y *X. dorbignyi* de huevos de lagartijas enterrados en la arena (Oliveira et al., 2001). Son ovíparas; *X. dorbignyi* pone de 3 a 7 huevos (Pontes y Di-Bernardo, 1988), o de 12 a 15 (Miranda et al., 1982; Gudynas, 1979); eclosionan al cabo de 75 días (Francini et al., 1991). *X. merremii* deposita de 3 a 20 huevos que eclosionan aproximadamente en 70 días (Gallardo y Scrocchi, 2006)

En Argentina *X. histricus* se considera insuficientemente conocida, *X. neuwiedii* vulnerable, y las otras especies no están amenazadas (Giraud et al. et al., 2012a). La categorización de *Xenodon neuwiedii* como vulnerable se basa en su hábitat restringido (endémica de áreas selváticas y el Distrito de Araucarias en Misiones) que se ha perdido en más del 50% y se halla fragmentado y su alimentación especializada; a esto se suma a la persecución por parte de los pobladores por su similitud con yara-raes (Giraud y Arzamendia 2012a).

## ELAPIDAE

**Micrurus:** son las víboras de coral y el género está representado en Argentina por siete taxones (*M. altirostris*, *M. baliocoryphus*, *M. corallinus*, *M. frontalis*, *M. lemniscatus*, *M. pyrrhocryptus* y *M. silviae*) (Figura 225). Su veneno es muy potente, aunque su comportamiento tranquilo y sus hábitos de vida hacen que no ocurran demasiados accidentes (menos del 0,4% de los accidentes ofídicos registrados en Brasil son causados por serpientes de este género, F. França com. pers.). Son ovíparas, y se alimentan de otras serpientes y saurios serpentiformes. Una especie que no existe en nuestro país, *M. surinamensis*, es muy acuática y se alimenta de peces del género *Synbranchus*.

Son muy coloridas, con anillos negros y rojos alrededor del cuerpo y entre estos se encuentran anillos amarillos o blancos, aunque algunas especies (como *M. collaris*, no presente en Argentina) pueden tener el dorso unicolor. *Micrurus corallinus*, que se distribuye en Misiones. Tiene cada anillo negro bordeado por delante y por detrás por anillos blancos más estrechos y separados por anillos rojos más anchos que los negros y blancos en conjunto.

Las restantes especies de Argentina tienen grupos de tres de anillos negros (tríadas). *Micrurus pyrrhocryptus*, que es la de mayor distribución en el país, tiene el anillo central de la tríada mayor que los laterales, la cabeza negra y las escamas cefálicas bordeadas de blanco. En *M. altirostris* tiene el dorso de la cabeza presenta una gran área roja en la parte anterior de las parietales. *M. baliocoryphus* tiene una mancha o línea blanca transversal en la zona anterior de las parietales y grandes manchas blancas en la zona de las nasales. *M. lemniscatus* es fácilmente reconocible porque presenta las primeras escamas infralabiales totalmente negras, mientras que en las otras especies son blancas. *M. silviae* tiene los anillos blancos de sólo una escama vertebral de ancho o raramente dos, mientras las otras tienen más de dos. *M. frontalis* presenta

los anillos negros y blancos de longitud muy similar entre ellos. La única especie que se considera no amenazada es *M. pyrrhocryptus*; *M. altirostris*, *M. baliocoryphus* y *M. corallinus* se consideran vulnerables, mientras que *M. frontalis*, *M. lemniscatus* y *M. silvia* están amenazadas (Giraudo et al. 2012a). La categorización se debe a que todas ellas presentan una distribución bastante restringida, y su hábitat especializado se encuentra gravemente amenazado. A esto se une además el hecho de ser especialistas en alimentación y a que son perseguidas por ser venenosas (Giraudo 2012c, d, e; Giraudo et al. 2012 e, f; Giraudo y Arzamendia 2012b).

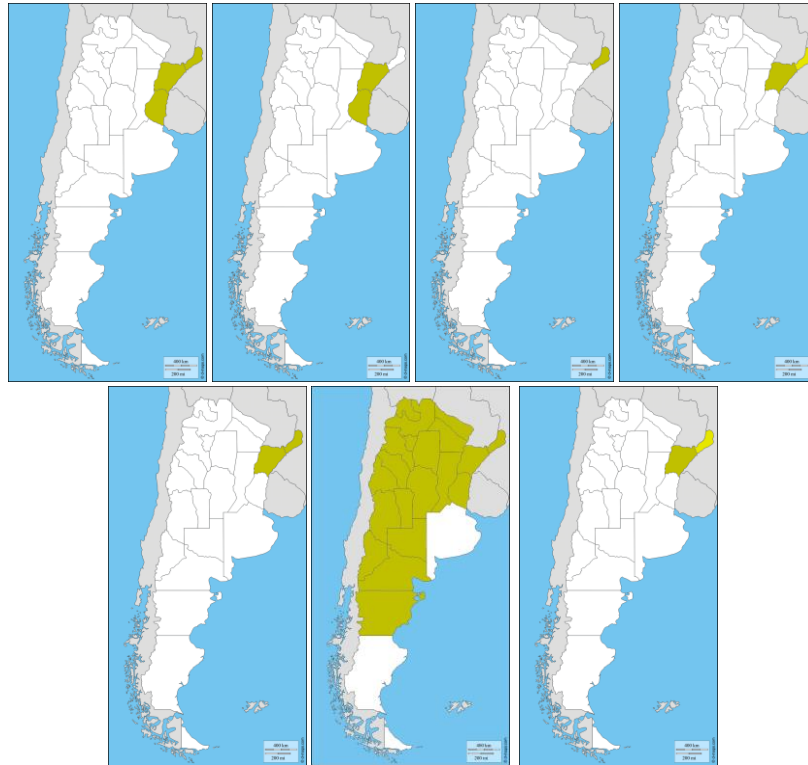


Figura 225: Provincias argentinas con citas de *Micrurus* (Elapidae): de izquierda a derecha, y de arriba a abajo: *Micrurus altirostris*, *M. baliocoryphus*, *M. corallinus*, *M. frontalis*, *M. lemniscatus*, *M. pyrrhocryptus*, y *M. silviae*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

#### VIPERIDAE

**Bothrops:** conocidas como yararaes, está representado por diez especies en Argentina (*B. alternatus*, *B. ammodytoides*, *B. cotiara*, *B. cf. neuwiedi*, *B. diporus*, *B. jararaca*, *B. jonathani*, *B. mato-grossensis*, *B. jararacussu* y *B. moojeni*), aunque sólo tres de ellas tienen amplia distribución (Figura 226). Son las responsables de más del 90% de los accidentes ofídicos y su mordedura debe ser tratada con suero específico. En general son nocturnas, aunque *B. ammodytoides* es de hábitos diurnos. Son vivíparas.

*Bothrops diporus* conocida vulgarmente como yarára chica, se reconoce por sus manchas subtriangulares en el dorso, que pueden unirse en la zona vertebral; tiene entre 8 y 14 crías (Scrocchi et al., 2006). *B. alternatus* llamada yarára grande o más comúnmente víbora de la cruz, es a menudo confundida con la especie anterior, aunque puede diferenciarse de ella por las manchas en forma de riñón en los lados del cuerpo y dos manchas longitudinales negras en la parte ventral de la cabeza; es de hábitos crepusculares y nocturnos (Miranda et al., 1982) y se alimenta principalmente de roedores, lagartijas y anfibios; puede tener hasta 20 a 30 crías (Vaz-Ferreira et al., 1980; Miranda et al., 1982). Otra especie de amplia distribución y endémica de

nuestro país es *B. ammodytoides*, fácilmente reconocible porque presenta el hocico elevado en forma de una “nariz”; tiene entre 15 y 30 crías (Miranda et al., 1982); a pesar que el mapa de distribución muestra un área continua (Figura 226), en realidad se distribuye en forma continua por las zonas de altura del oeste de Argentina y por la Patagonia, y tiene poblaciones disyuntas en las Sierras de Bs As y las de Córdoba y San Luis. Estas tres especies se consideran no amenazadas en Argentina (Giraud et al., 2012a).

Las otras especies argentinas tienen distribución mucho más restringida. *Bothrops matogrossensis*, muy similar a *B. diporus*, se diferencia de ella porque sus manchas están algo más separadas y presenta dos manchas en forma de “U” alargadas en la nuca; se encuentra sólo en el extremo norte de Salta; su estado de conservación es insuficientemente conocida. *B. jonathani* fue mencionada en Argentina hace poco tiempo (Carrasco et al., 2009), aunque es superficialmente similar a *B. alternatus*, puede diferenciarse de ella porque *B. jonathani* tiene las primeras 6 escamas supralabiales de color castaño y las manchas bajo la cabeza son cortas, (supralabiales claras y manchas llegando a las primeras escamas ventrales en *B. alternatus*); se considera insuficientemente conocida. Las otras cinco especies se encuentran sólo en el extremo noreste del país. *B. moojeni* es castaño claro a grisácea, con manchas subtriangulares negras con la zona central clara, se considera que su estado es vulnerable en Argentina. *Bothrops cf. neuwiedi* es también muy parecida a *B. diporus* y se diferencia de ésta por su vientre manchado; se considera no amenazada.

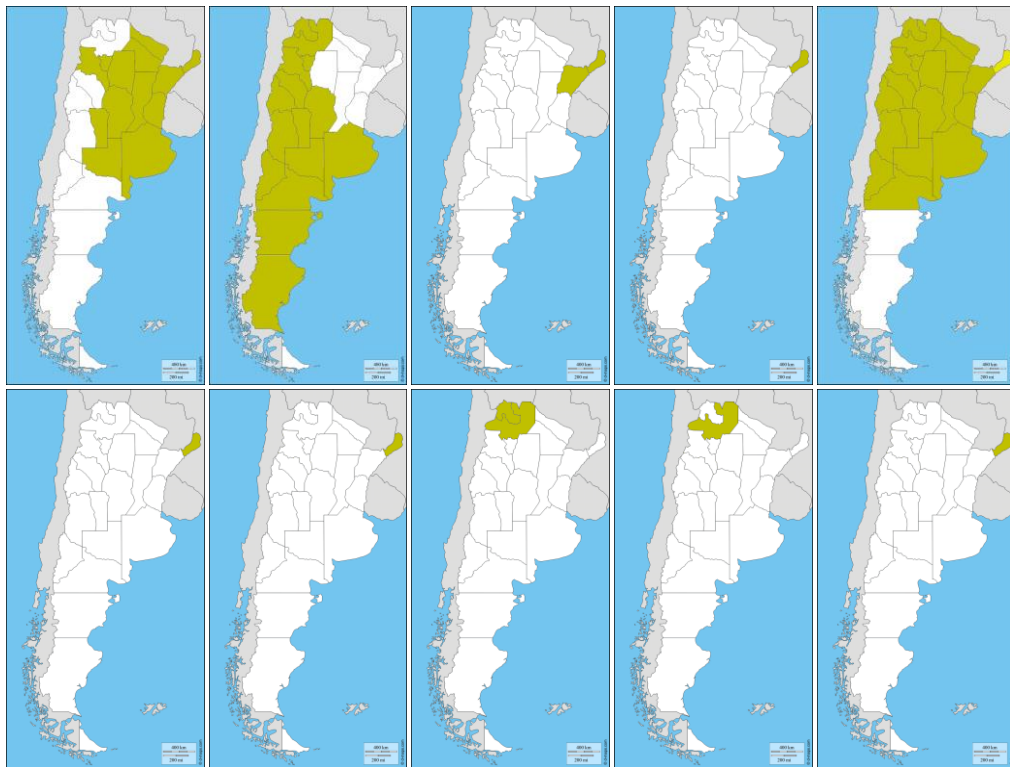


Figura 226: Provincias argentinas con citas de *Bothrops* (Viperidae): de izquierda a derecha, y de arriba a abajo: *B. alternatus*, *B. ammodytoides*, *B. cf. neuwiedi*, *B. cotiara*, *B. diporus*, *B. jararaca*, *B. jararacussu*, *B. jonathani*, *B. matogrossensis*, y *B. moojeni*. Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

*B. jararacussu* es la especie más grande entre las argentinas y es muy reconocible por su coloración de rombos irregulares amarillos sobre fondo negro; está categorizada como amenazada en Argentina. *B. cotiara* tiene manchas irregulares castaño casi negras y bordeadas de crema



sobre un fondo castaño, el vientre es negro casi completamente negro. *B. jararaca* es de color claro, con manchas subtriangulares castaño oscuras; se considera vulnerable. Las especies que se consideran con alguna categoría de amenaza, comparten los mismos problemas: tienen una reducida distribución en Argentina, dependen de hábitat bien conservados (*B. cotiara* en particular de bosques naturales de araucaria) y toda la región en la que se encuentran está bajo grave perturbación por avance de urbanización, explotación agropecuaria y forestaciones extensas; además son eliminadas por ser fácilmente identificable por su tamaño y ser venenosas (Chiara-viglio et al. 2012c; Giraudo, 2012f,g; Giraudo et al., 2012e).

***Crotalus***: está representado en Argentina solamente por *C. durissus terrificus* que tiene una gran distribución también en el resto de América del Sur, y es muy reconocible por el “cascabel” del extremo de la cola. Es terrestre y, de acuerdo con la época y región, tiene hábitos nocturnos o diurnos. Se alimenta de pequeños mamíferos y aves. Son vivíparas y tienen hasta 36 crías. Se considera una especie no amenazada (Giraudo et al. 2012a).



Figura 227: Provincias argentinas con citas de *Crotalus durissus terrificus* (Viperidae). Verde oscuro: citas confirmadas; verde claro: presencia probable pero no confirmada.

# Ofidios venenosos y sus venenos

**Adolfo Rafael de Roodt**

Área Investigación y Desarrollo / Serpentario.  
Instituto Nacional de Producción de Biológicos – A.N.L.I.S. “Dr. Carlos G. Malbrán”  
Área Zootoxicología  
Primera Cátedra de Toxicología, Facultad de Medicina, Universidad de Buenos Aires  
Buenos Aires, Argentina.

Los ofidios venenosos tienen modificaciones en su dentición y glándulas salivales que están profundamente relacionadas con su capacidad de alimentación y defensa. Estos ofidios pueden inocular en los tejidos de la presa o del agresor (que en ocasiones pueden ocupar el mismo papel) secreciones con componentes enzimáticos y no enzimáticos, que tienen como función primaria la paralización de la presa, fines digestivos y, secundariamente, la defensa. Cuando la inyección de veneno llega a producir efectos tóxicos de relevancia en seres humanos o animales domésticos, hablamos de serpientes venenosas de importancia médica.

Las glándulas productoras de estas sustancias son glándulas salivales modificadas que transformaron sus secreciones, de mucosas o seromucosas a serosas con altos contenidos proteicos. Así, los venenos de serpientes son la fuente de enzimas y toxinas secretadas más ricas en la naturaleza. El perfil enzimático tiene cierta similitud con las secreciones pancreáticas, lo que suena lógico si consideramos que son secreciones originadas por glándulas originadas del sistema digestivo. Tal es así, que las lesiones tisulares que se producen los venenos hemohistotóxicos localmente, como por ejemplo visceralmente en una pancreatitis aguda con rotura de parénquima al daño tisular que podría causar el veneno, y sistémicamente, a las alteraciones hematólogicas que pueden producirse en una pancreatitis aguda. Si analizamos los patrones enzimáticos que causan estas alteraciones tisulares o sistémicas, no deberíamos sorprendernos ante esta similitud, originada en componentes cercanos actuando en tejidos o sobre los elementos de la sangre.

Los venenos de las serpientes de los diferentes grupos tienen componentes con ciertas similitudes, son aún más parecidos a nivel de géneros y mucho más uniformes a nivel de especie. Por ejemplo, los venenos de los Elápidos son mayormente neurotóxicos, mientras que los de la mayoría de los Vipéridos no lo son. Si bien a nivel de especies los venenos son muy similares, la composición de los venenos es variable entre individuos (variación intraespecífica). En general, estas variaciones intraespecíficas son muy difíciles de determinar, aunque en algunos casos son notorias. El veneno de un individuo puede verse modificado por numerosos factores, como por ejemplo causas filogénicas, genéticas, ontogénicas, geográficas, alimentarias y otras. Hay variaciones ontogénicas necesarias dado el cambio de dieta entre juveniles y adultos; por ejemplo, algunas especies de *Bothrops* tienen venenos tóxicos para anfibios cuando son juveniles, y pierden la toxicidad para estos y aumentan aquella para mamíferos a medida que crecen.

También la dieta de la especie tiene influencia en la toxicidad de los venenos. Por ejemplo, en algunas serpientes marinas (*Aypisurus eydouxi*), en función de la especialización de su dieta (que

de comer peces y otros animales marinos cambió a comer huevos de peces), disminuyó drásticamente su toxicidad respecto de los venenos de otras especies del género y se modificaron profundamente las estructuras relacionadas con la inoculación de veneno. Hay variaciones regionales y poblacionales, por ejemplo, las *Bothrops alternatus* de algunas regiones pueden presentar o no algunas actividades, como la trombina símil, aún en poblaciones dentro de una misma región geográfica. Otro ejemplo local, es que las *Crotalus durissus terrificus* de algunas zonas poseen la alfa miotoxina crotamina, mientras que los de otras regiones, aún cercanas, no poseen esta toxina. Las causas por las que varía la composición de los venenos en animales de una misma especie en diferentes regiones y en diferentes poblaciones, es un motivo de debate. En general, se sostiene la correlación entre dieta y características de los venenos, pero hay factores que la afectan como la carga genética de esas poblaciones, las variaciones en la disponibilidad de alimentos en los microhábitats, selección de presas, o abundancia estacional de alguna de ellas.

### APARATO DEL VENENO

El mecanismo de inoculación del veneno en los tejidos de las presas siempre se debe a la participación de diferentes estructuras anatómicas y glandulares. Dientes modificados conducen el veneno producido por las glándulas secretoras del veneno que en el momento de la mordedura son comprimidas por la musculatura especial que las envuelve, provocando que éste fluya por conductos hasta los dientes inoculadores modificados. Las serpientes inyectan el veneno voluntariamente; de hecho, se ven mordeduras “secas” o de advertencia en las que el animal no inyecta veneno. Los factores que determinan si inyecta veneno y su cantidad son varios, como el grado de agresividad o estrés del animal, la temperatura ambiente (que afecta su metabolismo al ser poiquilotermos), el tiempo transcurrido desde su último ataque, variaciones individuales, entre otros. Lamentablemente, la relación entre esos factores que determina la carga de veneno que inoculará el ofidio, hasta ahora, solo es conocida por el propio ofidio. Las glándulas productoras de veneno de los elápidos y los vipéridos constan de tejidos productores de toxinas y reservorios en los que estos componentes se almacenan y a partir de los cuales son conducidos a los dientes inoculadores cuando muerden y el ofidio decide inyectar veneno. Además, estas serpientes poseen glándulas accesorias, las que ayudarían a la estabilización del veneno mientras está en el reservorio y facilitarían tanto el proceso de reserva del veneno como el proceso de liberación de este al morder.

La mayoría de los ofidios tiene una dentición **aglifa** o **aglifodonte** (*a*: sin, *gliphos*: tallado o grabado, *odontos*: diente), es decir que no tiene ningún tipo de diente modificado ni aparato del veneno desarrollado (aparato del veneno: todas las estructuras asociadas con la inoculación de veneno). Ejemplos de Argentina: *Boa*, *Eunectes* y *Epicrates* y la mayoría de los “Colubridae” (“culebras”) como por ejemplo *Liophis*, *Lystrophis*, *Leimadophis*, y otras. Si bien estas no inoculan en general compuestos tóxicos, es bueno identificar la mordedura de estas, dado que, ante su marca característica, sabemos que no estamos ante la presencia de una serpiente venenosa. Esta mordedura característica se debe a la presencia en estas de cuatro líneas dentarias en la parte superior de la boca: dos hileras maxilares (relacionadas al hueso maxilar) y dos palatinas (relacionadas al hueso esfenoides), y una sola en la parte inferior de la boca (relacionadas a los huesos mandibulares). Por esa razón en una mordedura aglifodonte típica, observaremos varias hileras de dientes en la imponta de la mordedura.

Las denticiones de serpientes con aparato de veneno (glifodontas) pueden ser de tres tipos básicos: opistoglifas, proteroglifas y solenoglifas.

En las **opistoglifas** (*opisto*: atrás, posterior), hay un diente de la parte posterior de la boca que tiene un surco longitudinal por el que es conducido el veneno. La capacidad para inocular veneno de estas serpientes es inferior respecto de las otras venenosas, por al menos tres motivos: el ofidio necesita abrir mucho la boca para que los dientes inoculadores puedan penetrar en los tejidos, por encontrarse estos en la parte de atrás de la mandíbula; otro motivo es que por tener estos dientes un surco (en lugar de un conducto cerrado), mucho del veneno no llega a ser inoculado en los tejidos; el tercer motivo es que, debido a las características de las glándulas de Duvernoy (p.ej. que las glándu-

las no tienen reservorio, su musculatura no está desarrollada tanto como en otros tipos de aparatos venenosos ni poseen glándulas accesorias) de la mayoría de las serpientes opistoglifas, la cantidad de veneno que inoculan no es tan grande como la de las serpientes venenosas con otras denticiones. El veneno sale de las glándulas por una estimulación parasimpática, similar a la que causa la liberación de saliva. Los ofidios opistoglifos mantienen a la presa y la “mastican” para asegurarse que el veneno sea inoculado, a diferencia de la mordida rápida de los Viperidae. Esta dentición está en muchas culebras (“Colubridae”), destacándose en Argentina *Clelia*, *Phylodrias*, *Thammodynastes*, *Helicops*, entre otras. Sin embargo, en Argentina, los accidentes por estos ofidios no suelen ser graves dado que el veneno no suele ser lo suficientemente potente como para producir daños que comprometan la vida de un ser humano o un animal doméstico (excepcionalmente pueden producir gran inflamación local, coagulopatías leves y procesos hemorrágicos; en el caso de *Phylodrias*, hay comunicados casos de envenenamientos graves en Brasil). La única excepción a esta regla es la “boomslang” sudafricana (*Dyspholidus typus*), cuya mordedura puede producir envenenamientos graves con riesgo de muerte a seres humanos o animales domésticos. Tanto es así, que el antiveneno producido en Sudáfrica, considera este veneno para ser neutralizado. También se ha mencionado a las serpientes opistoglifodentes del género *Boiga* en el Sur y Sureste asiático, como posibles causantes de envenenamientos graves.

La impronta de la mordedura de estas también es fácilmente reconocible, ya que se ve como una mordedura aglifodonte, pero con el detalle claro y evidente de orificios más grandes en correspondencia a los dientes opistoglifos en la línea de dientes maxilares.

La dentición **proteroglifa** (*protero*: primero, previo) es típica de los Elapidae (corales americanas y asiáticas, cobras africanas y asiáticas, kraits, búngaros, mambas, serpientes marinas, entre otras). Como su nombre lo indica, el diente modificado está ubicado en la parte anterior de la boca, y está unido sólidamente al hueso maxilar que no es móvil. El hueso maxilar está modificado para contener solamente este diente inoculador. Este diente no tiene movilidad, si bien algunas especies de elápidos pueden flexionar levemente el maxilar (por ejemplo, *Dendroaspis*: “mambas”), lo que puede llevar a confusión. Los dientes inoculadores en estas serpientes en general son pequeños, de pocos milímetros, aun en animales de gran tamaño; tienen conductos incompletos, que se unen al exterior mediante un surco profundo, lo que hace que la inoculación de veneno no sea totalmente eficiente ya que se puede perder una cantidad importante de éste cuando muerde. Sin embargo, la inyección de veneno es mucho más eficiente que en la dentición opistoglifa porque los dientes inoculadores están en la parte anterior de la boca lo que facilita que estos sean hincados al momento de la mordedura y el conducto, aunque incompleto, asegura una mejor inoculación de veneno. Estas serpientes al morder “mastican” algo a las presas o los agresores, para asegurar una buena inoculación de veneno. En Argentina, la dentición proteroglifa se encuentra en *Micrurus* (corales).

Algunas serpientes proteroglifas tienen leves modificaciones en sus aparatos del veneno que les permiten lanzar por aspersión el veneno con gran eficiencia. Entre estas “cobras escupidoras” se destacan *Hemachatus* y algunas especies de *Naja* (por ejemplo, *Naja nigricollis*) africanas. Éstas, si bien pueden inocular el veneno, también lo lanzan con mayor o menor eficacia de forma defensiva “escupiéndolo” en general a la cara en general defensivamente o como mecanismo previo a la mordida, posiblemente más como mecanismo defensivo que como un mecanismo para paralizar a la presa.

La dentición (y aparato del veneno) más compleja y eficaz para inocular veneno, es la **solenoglifa**, propia de los Viperidae; en Argentina: *Bothrops* (yará) y *Crotalus* (casacabel). Los dientes inoculadores tienen un conducto completo (*solenos*: conducto o tubo) sin ninguna comunicación con el exterior (excepto al final del colmillo), tienen tamaños importantes y son móviles ya que están fijados al hueso maxilar. Este está totalmente modificado para contener el diente inoculador. Es un hueso móvil, que puede rotar haciendo que el diente sea proyectado hacia adelante. Esto permite que, aun sin llegar a morder, los dientes inoculadores sean hincados, inyectando grandes cantidades de veneno, sin ninguna pérdida y penetrando mucho más profundamente en los tejidos que lo que pueden hacerlo las dentaduras de otras serpientes. Muchos pacientes relatan que al

morder una yarará, sienten “un latigazo” o “una pedrada”, lo que ilustra la rápida velocidad con que estas inoculan el veneno, que en ocasiones parece que más que morder “cabecean” a la presa. En ocasiones también puede observarse una mordedura típica, si bien esta es más común en los casos de mordeduras de *Crótalus*. Esto es la limitada experiencia del autor, con animales mantenidos en cautividad y observando como inoculan venenos a sus presas.

Una dentición relacionada con la solenoglifa se encuentra en Atractaspididae (que no se encuentra en Argentina sino en medio oriente). Las especies de *Atractaspis* tienen adaptada su dentadura y la musculatura del cuello para morder de costado (“*side-stabbing*”, que significa “puñalada de costado”). Los dientes que están en reposo dentro de la boca son extremadamente largos y al morder son sacados parcialmente y, con un movimiento lateral y/o ventral de cuello, los hinca para inocular el veneno. Es una dentición altamente especializada para estos animales que viven en túneles y se alimentan de reptiles, anfibios y roedores subterráneos. Dentro de túneles subterráneos no tienen la posibilidad de abrir la boca para morder la presa e inocular veneno, pero si pueden morder lateralmente, lo que explica este tipo de dentición.

### CONSTITUCIÓN DE LOS VENENOS

Los venenos de serpientes son una compleja mezcla de proteínas y péptidos con una variedad amplia de actividades biológicas que constituyen, en general, alrededor del 50 al 95 % del peso seco del veneno, dependiendo del grupo de serpientes venenosas. Otros componentes son cationes metálicos, carbohidratos, nucleósidos, aminas biógenas y un muy bajo nivel de aminoácidos y lípidos. El  $\text{Na}^+$  es el catión más abundante en el veneno, pero su papel no está del todo aclarado; el  $\text{Zn}^{2+}$  y el  $\text{Ca}^{2+}$  así como el  $\text{Mn}^{2+}$  están presentes en muchas enzimas halladas en venenos de serpientes. Los carbohidratos aparecen en la forma de glucoproteínas.

Los venenos de serpientes tienen una gran diversidad de enzimas y toxinas, entre las que se incluyen (sin ser la totalidad) fosfolipasas, fosfodiesterasas, fosfomonoesterasas, L-aminoácido oxidasas, acetilcolinesterasas, enzimas proteolíticas como metaloproteinasas y serino proteasas, 5'-nucleotidasas, endonucleasas, hialuronidasas y  $\text{NAD}^+$  nucleosidasas. Sin embargo, con las técnicas transcriptómicas y proteómicas, cada vez más se detectan nuevos componentes en los diferentes venenos ofídicos.

Los componentes con actividad tóxica son neurotoxinas presinápticas y postsinápticas, citotoxinas, miotoxinas, cardiotoxinas, e inhibidores de la agregación plaquetaria (desintegrinas), proteasas como proteasas de serina y metaloproteinasas, fosfolipasas, lipasas, esterasas, péptidos con actividad hipotensiva, etc. etc.

Esta gran cantidad de componentes no son constantes. La composición de los venenos de ofidios es muy variable, no solamente a nivel de los géneros o de las especies, sino también a nivel intraespecífico. Si bien un veneno predominantemente neurotóxico será siempre predominantemente neurotóxico (ej. *Crotalus* o *Micrurus*) y uno hemorrágico también lo será siempre (ej. *Bothrops*), entre diferentes especies hay variaciones de las características bioquímicas, y existen aun ligeras variaciones entre ejemplares de cada especie. Estas modificaciones en la composición de los venenos de una especie pueden ser, como ya dijimos, geográficas, estacionales u ontogénicas.

Los venenos de serpientes son una secreción salival modificada, producida por glándulas exócrinas modificadas que tienen cierta similitud, en cuanto a los productos que secretan, con el páncreas exócrino. De hecho, muchos de sus componentes son muy parecidas a los que se encuentran en las secreciones pancreáticas. Los daños producidos por una pancreatitis aguda o por la secreción de jugo pancreático en la cavidad abdominal son, como ya mencionamos, en muchos aspectos, similares a los producidos por la inoculación intraperitoneal del veneno de algunos ofidios.

Al ser entonces los venenos secreciones digestivas modificadas, su función en la digestión (en mayor o menor medida) es importante. El veneno inoculado en la presa comienza su digestión desde su interior, mientras que las otras secreciones del tracto digestivo lo hacen desde el exterior. Esto representa una enorme ayuda para la digestión, dado que los ofidios ingieren presas enteras y en ocasiones de gran tamaño. También pueden actuar como bactericidas o bacteriostáticos, lo

que ayuda a que en procesos de digestión lentas los microorganismos contenidos dentro de las presas que ingieren no proliferen y puedan producir toxicosis en ellas.

Además, los venenos actúan como mecanismo para paralizar a las presas y eventualmente de defensa. Y esto es lo que nos ocupa mayormente en este capítulo.

### MECANISMOS DE ENVENENAMIENTO

Los mecanismos básicos mediante los cuales los ofidios paralizan a sus presas son dos: uno de ellos es la inyección de componentes neurotóxicos y el otro es la producción de una hipotensión muy severa, que será la responsable de la paralización de la presa.

Entre los componentes neurotóxicos se pueden mencionar tanto las  $\alpha$ - como las  $\beta$ -neurotoxinas, así como otras neurotoxinas menos frecuentes en los venenos de serpientes (muscarínicas,  $\kappa$ -toxinas), cuya función principal es paralizar a la presa. Las  $\alpha$ -neurotoxinas de los Elápidos (“serpientes de coral” americanas como *Micrurus* o asiáticas como *Maticora*, las “cobras” como *Naja* y *Haemachatus* o las serpientes marinas), son péptidos pequeños, de 7-8 kDa que producen una parálisis de tipo curariforme por bloquear la acción de la acetilcolina en la unión neuromuscular a nivel nicotínico. Otros Elápidos como *Dendroaspis* (“mambas”) tienen toxinas que se unen al receptor muscarínico de acetilcolina y produce una signología neurotóxica muy diferente de la anterior. Los vipéridos también tienen neurotoxinas pero con un mecanismo de acción a nivel presináptico ( $\beta$ -neurotoxinas), como el caso de la crotoxina de *Crotalus durissus terrificus*, que puede constituir más de la mitad de la masa del veneno; o la muy similar (pero en mucho menor cantidad en la masa del veneno) mojavetoxina, que se encuentra en la cascabel del Mojave (*Crotalus scutulatus scutulatus*) que es similar a la crotoxina, o la ammodytoxina de algunas víboras europeas como *Vipera ammodytes ammodytes* y las de algunos vipéridos asiáticos como *Daboia russelli*. Las  $\beta$ -neurotoxinas actúan a nivel presináptico de la unión neuromuscular a nivel nicotínico y conducen a la parálisis neuromuscular por inhibición de la liberación de acetilcolina. Algunos Elápidos tienen ambos tipos de toxinas (casos excepcionales), como *Micrurus corallinus* o *Bungarus multicinctus*.

El otro mecanismo que interviene en el envenenamiento es la producción de una hipotensión severa. Para generar esta, en los venenos de estas serpientes existen distintos componentes (que pueden variar cualitativa o cuantitativamente) que activan sistemas hipotensores como el sistema calicreína-bradiquinina y/o activan el sistema del complemento. Algunos de estos impiden la elevación fisiológica de la tensión arterial al inhibir la enzima convertidora de angiotensina, o favoreciendo la liberación de productos hipotensores como histamina y serotonina, o produciendo la hidrólisis de algunos sustratos que dan como resultado sustancias hipotensoras. Además de esto, la hipotensión se produce por hemorragias que son provocadas por varias causas: a) destrucción de la matriz extracelular, de redes capilares y arterias de pequeño y mediano calibre por sustancias enzimáticas que hidrolizan diferentes componentes de la matriz extracelular y de los vasos sanguíneos (principalmente metaloproteinasas); b) acción sobre la cascada de coagulación inhibiendo ciertos componentes o activando los factores de coagulación, que conduce al consumo de fibrinógeno y como consecuencia a la afibrinogenemia (entre ellos las proteasas de serina), actuando sobre las plaquetas y produciendo su agregación o impidiendo su unión a los tejidos (fosfolipasas, desintegrinas, entre otros), y otros mecanismos. Esto trae como resultado la paralización de las presas que en ocasiones suele ser muy rápida. Esto hizo confundir a muchos observadores de ratones mordidos por una “yarará”, pensando que la parálisis producida se debía a mecanismos neurotóxicos más que a los mecanismos reales que producen este estado del roedor. Por ejemplo, entre las serpientes cuyos venenos desatan estos mecanismos se pueden mencionar: *Bothrops*, género que produce mayor cantidad de accidentes en seres humanos en Suramérica y Centroamérica, y especies relacionadas (*Bothriechis*, *Bothriopsis*, *Atropoides*, entre otras), *Lachesis* (los vipéridos de mayor tamaño), la mayoría de *Crotalus* de Centro y Norteamérica, *Agkistrodon* y *Sistrurus* de Norteamérica, Vipéridos africanos (*Echis*, *Bitis*, *Causus*, *Atheris*), la mayoría de los Vipéridos asiáticos (*Trimeresurus*, *Ovophis*, *Agkistrodon* y otros) y europeos (la mayoría de las *Vipera*).

Debe mencionarse aquí una acción de los venenos de Viperidae que, si bien no está relacionada directamente con la paralización de la presa, es uno de los principales aspectos a tener en cuenta en los envenenamientos: la destrucción de tejidos en el sitio de la inoculación de veneno y, en ocasiones, en tejidos alejados. Estas lesiones se producen por la acción conjunta de muchos componentes de los venenos e incluyen la destrucción de la matriz extracelular y de vasos tanto de pequeño como de mediano calibre por metaloproteinasas, la inhibición de la agregación plaquetaria por desintegrinas, la necrosis isquémica de tejidos por taponamiento de vasos por tromboémbolos plaquetarios y la destrucción de la histoarquitectura vascular por la acción directa o indirecta de fosfolipasas, metaloproteinasas y/o proteasas de serina. La sumatoria de estos efectos trae como consecuencia la destrucción tisular con inflamación, edema, necrosis y formación de ampollas, flictenas, y ampollas con contenido serohemático que, en casos graves, generan pérdidas grandes de tejidos y hasta amputaciones. A este tipo de venenos se los llama en algunos textos, "histolíticos" o "hemohistotóxicos" ya que alteran la coagulación sanguínea y destruyen tejidos.

La destrucción de tejidos en el caso de envenenamientos por *Bothrops* no se debe a la acción de un solo componente del veneno, sino a la actividad combinada de varios de ellos. Si bien los venenos de *Bothrops* no son todos idénticos, todos tienen componentes que conducen al cuadro tóxico conocido, por mecanismos no necesariamente iguales, aunque clínicamente indistinguibles. Por ejemplo, la necrosis local producida por el veneno de *B. jararacussu* se debe principalmente a la acción de fosfolipasas miotóxicas llamadas miotoxinas (en alta concentración en este tipo de veneno), mientras que la necrosis local producida por *B. alternatus* se debe en mayor medida a fenómenos isquémicos. Sin embargo, la consecuencia final conjunta de esos venenos a nivel local, es la necrosis, y en ambos casos coexisten ambos fenómenos, si bien con pesos diferentes según el perfil toxicológico del veneno de la especie.

Algunos venenos neurotóxicos tienen también componentes que pueden ser miotóxicos, pero que, si bien lesionan los músculos, no destruyen la matriz extracelular como sí sucede con los venenos botrópicos. Entre estos se pueden mencionar el de *Crotalus durissus terrificus*, el de *Oxyuranus scutellatus*, el de algunas serpientes marinas como *Laticauda* (todos con componentes neurotóxicos y miotóxicos), entre otros. Algunos venenos pueden producir lesiones locales importantes y a su vez provocar cuadros neurotóxicos (algunas *Crotalus s. scutulatus*, *Daboia russelli*, y otras).

### ENVENENAMIENTO POR OFIDIOS EN LA ARGENTINA

Al tener en cuenta globalmente las diferentes acciones de los venenos de serpientes, es claro que los mecanismos de envenenamiento pueden ser muy complicados fisiopatológicamente y, al mismo tiempo, ser tremendamente dificultoso su tratamiento y aun su diagnóstico cuando no se conoce el ofidio agresor. Sin embargo, afortunadamente, no todas las serpientes venenosas están en todas partes del mundo, por lo que el conocimiento de las faunas ofídicas regionales y de las características de los venenos de las especies que las componen, es de enorme utilidad para el diagnóstico y tratamiento de los envenenamientos por mordeduras de serpientes.

En Argentina, los ofidios causantes de la mayor cantidad de envenenamientos son *Bothrops*, responsables de aproximadamente el 98% de las mordeduras. La mayoría estaría producida por *B. alternatus* y *B. diporus* por su amplia distribución en el país. Las mordeduras de las distintas especies de *Bothrops*, a pesar de la diferencia entre sus venenos, producen cuadros clínicos muy similares con lesiones locales importantes, alteraciones en la coagulación y hemorragias, que pueden llevar a una falla multiorgánica y/o a una hipotensión severa y colapso circulatorio, que pueden conducir a la muerte. Las lesiones locales o las secuelas de las generales pueden conducir a incapacidades funcionales o a pérdidas de miembros o pueden ser responsables de consecuencias sistémicas como por ejemplo insuficiencia renal. Estos envenenamientos son típicos ejemplos de la acción de venenos con mecanismos no neurotóxicos para paralizar a sus presas, que no llegan a paralizar a un ser humano o animal doméstico, pero pueden causarles, en algunos casos, la muerte.

*Crotalus d. terrificus* es responsable de casi el 2% de los accidentes. Los producidos por *Micrurus* son pocos dado la poca agresividad, timidez, hábitos subterráneos y el pequeño tamaño de sus dien-

tes inoculadores. Ambos géneros se valen de la neurotoxicidad ( $\alpha$ -neurotoxinas las corales,  $\beta$ -neurotoxinas la cascabel) para paralizar a sus presas (roedores en general para las cascabeles y otros ofidios o lagartijas para las corales), provocando cuadros clínicos muy similares. Estos se manifiestan por facies neurotóxicas que van evolucionando a una parálisis neuromuscular progresiva hasta la paralización de los músculos intercostales y el diafragma, con insuficiencia respiratoria en los casos graves. En el caso de *Crotalus*, además del cuadro neurotóxico el veneno puede producir miototoxicidad que suele provocar mioglobinuria, que produce un color oscuro de la orina (esto también puede provocar insuficiencia renal y complicar el cuadro de envenenamiento) y, en algunos casos, también puede alterar el tiempo de coagulación. Estos síntomas son de utilidad para diferenciar el envenenamiento de *Crotalus* y *Micrurus*.

### PROPIEDADES FARMACOLÓGICAS DE LOS VENENOS

Además de las funciones biológicas primarias, los componentes que se encuentran en los venenos tienen características aprovechables por el hombre, como usos diagnósticos (alteraciones de la coagulación) y farmacológicos (péptidos hipotensores: captopril, enalapril) ya aprovechados. Otras posibles utilidades están bajo estudio (enzimas fibrinolíticas para patologías cardiovasculares, desintegrinas para inhibición de metástasis o de formación de trombos o tromboémbolos plaquetarios, fosfolipasas y cardiotoxinas como agentes citotóxicos, péptidos antibióticos) para su aprovechamiento en la terapéutica de muchas enfermedades de difícil tratamiento.

Entre de los componentes de los venenos de las serpientes de América del Sur que se han estudiado y en los cuales se encontraron sustancias farmacológicamente activas, se pueden mencionar a los péptidos hipotensores, aislados inicialmente de *B. jararaca*, a partir de los cuales se desarrollaron los inhibidores de la enzima convertidora de angiotensina, compuestos utilizados mundialmente, de los cuales el primero fue el captopril. Por otra parte, compuestos con acción fibrinolítica como la crotalasa de *Crotalus atrox*, entre muchas otras, se están estudiando para su uso como antifibrinolítico, y compuestos como la desintegrina contorstatina aislada de *Agkistrodon contortrix*, se están investigando como inhibidores de metástasis tumorales.

Algunos componentes de venenos de serpientes, por su actividad citotóxica, se han propuesto como antitumorales, entre ellos algunas citotoxinas. Entre éstas, se ha estudiado la crotoxina de *C. durissus terrificus*. La evidencia citotóxica antitumoral de dicha sustancia sobre ciertas líneas tumorales y tumores experimentales ha sido bien demostrada en numerosos trabajos de diferentes grupos. Esta acción podría deberse a un efecto citotóxico sobre algunas células tumorales (ya que se fijaría más a algunas de ellas que sobreexpresan algunos tipos de receptores) pero, posiblemente, también a una acción sobre el sistema inmune que todavía no se ha estudiado. La fase I de experimentación clínica en seres humanos fue aprobada por la Administración Nacional de Medicamentos, Alimentos y Tecnología Médica de Argentina (ANMAT). No obstante, y lamentablemente, tras la muerte del Dr. Juan Carlos Vidal (el investigador argentino que más estudió la acción antitumoral de la crotoxina sola o en combinación con cardiotoxina de cobra), la investigación sobre la utilidad de ésta para tratamiento de cáncer humano ha decrecido bruscamente o desaparecido en Argentina. En Brasil, varios grupos de investigadores estudian en la actualidad la actividad antitumoral de este compuesto e incluso han comunicado resultados interesantes sobre su utilidad en el tratamiento de algunos tipos de tumores en seres humanos.

### CUADROS CLÍNICOS CAUSADOS POR EL ACCIDENTE POR SERPIENTES VENENOSAS

Tomando como base la Guía de Odifismo del Ministerio de Salud, hablamos de tres tipos de cuadros clínicos de envenenamiento en la Argentina.

#### Envenenamiento botrópico

**Cuadro clínico:** El veneno de *Bothrops* produce un cuadro clínico con alteraciones locales y sistémicas compatible con un síndrome histotóxico-hemorrágico que puede conducir a la muerte. Si



bien el veneno de las distintas especies de *Bothrops* no es idéntico, el envenenamiento produce cuadros clínicamente similares.

**Cuadro local:** Comienza inmediatamente después de la mordedura: hay inflamación, dolor muy intenso, edema que no deja signo de Godet, equimosis, ampollas de contenido sero-hemático y se observa la impronta de los dientes inoculadores del animal (de ambos y en ocasiones de uno solo). Puede progresar a necrosis en un porcentaje pequeño de casos, produciéndose una escara que al desprenderse deja una úlcera que evoluciona de manera tórpida. Las lesiones locales pueden ser de tal magnitud que dejen secuelas invalidantes incluyendo amputaciones.

**Cuadro general:** Su período de aparición es de aproximadamente 30 minutos y consiste en trastornos de la coagulación sanguínea hasta incoagulabilidad, que se traducen en alteraciones en el coagulograma (tiempo de coagulación, tiempo de protrombina) con hemorragia o sin ella (gingivorragia, epistaxis, hematemesis, melena, hematuria, entre otras). Puede haber otros signos y síntomas como epigastralgia, náuseas, vómitos, taquicardia e hipotensión, que en muchas ocasiones son premonitorios de la evolución al *shock*. El compromiso renal puede ponerse en evidencia por disminución o ausencia de micción, alteraciones hidroelectrolíticas y conducir a la insuficiencia renal aguda.

**Clasificación del cuadro clínico:** **Leve:** en este se ve dolor e inflamación y edema local mínimo o ausente; si está presente no llega a sobrepasar un segmento anatómico. Puede haber manifestaciones hemorrágicas discretas. **Moderado:** hay dolor y edema que afectan a más de un segmento anatómico, acompañados o no de alteraciones hemorrágicas locales o sistémicas. **Grave:** se presenta un edema extenso que puede comprometer a todo el miembro; hay dolor intenso. Independientemente del cuadro local, existen manifestaciones sistémicas como incoagulabilidad sanguínea, hipotensión arterial, oligoanuria, *shock* y hemorragias intensas.

**Diagnóstico:** En general es fácil de realizar dado que clínicamente es bien diferenciable de otros envenenamientos por serpientes. El diagnóstico se basa en el antecedente de la mordedura (de manera excepcional puede faltar este dato) asociado con el cuadro clínico compatible y con la prolongación del tiempo de coagulación (TC).

**Acción del veneno:** El veneno de *Bothrops* tiene tres acciones tóxicas principales:

**Inflamatoria aguda (potencialmente necrotizante):** por destrucción celular directa, destrucción de la matriz extracelular y el tejido muscular, e indirectamente por isquemia y activación y/o liberación de mediadores de procesos inflamatorios (leucotrienos, prostaglandinas, interleuquinas) producidos directa o indirectamente por diferentes componentes del veneno.

**Coagulante:** debida a la activación de factores de coagulación que conduce a la transformación de fibrinógeno a fibrina. Paradójicamente, esta actividad coagulante lleva a la incoagulabilidad sanguínea debido a la afibrinogenemia que produce el consumo de fibrinógeno por la actividad coagulante del veneno. Esta actividad puede conducir a un fenómeno de coagulación intravascular diseminada (CID) que podría provocar fallas en diferentes órganos. El veneno también actúa sobre las plaquetas, afectando no solo la hemostasia en lo referente a factores de coagulación sino también al sector plaquetario.

**Vasculotóxica:** es producida principalmente por la acción de metaloproteinasas ("hemorraginas") si bien otros componentes pueden participar en menor medida. Las hemorraginas degradan la matriz extracelular, estructuras vasculares, lesionan los endotelios y aumentan la permeabilidad vascular provocando la rexis (ruptura).

**Otras acciones del veneno:** También produce activación de sistemas hipotensores mediados por calcireína-bradiquinina y bloquea la acción de la enzima convertidora de angiotensina, lo cual, conjuntamente con la hipovolemia relativa producida por las hemorragias, puede conducir al colapso circulatorio irreversible.

### Envenenamiento crotálico

**Cuadro clínico:** El veneno de *Crotalus durissus terrificus* produce un síndrome neurotóxico, miotóxico y coagulante. Debe diferenciarse este del que producen la mayoría de las especies de *Crotalus*, en especial casi la totalidad de las del hemisferio Norte, cuyos venenos son hemohis-

totóxicos. Aproximadamente la mitad de la masa del veneno de *Crotalus durissus terrificus*, es la ya mencionada crotoxina, potente neurotoxina y miotóxina.

**Localmente:** Se reconocen signos locales mínimos caracterizados por eritema leve, acompañado o no de un edema discreto a nivel del sitio de hincamiento de los dientes inoculadores. No hay dolor e incluso puede haber hipoestesia o anestesia de la zona mordida transcurridos unos minutos con posterioridad a la mordedura.

**Generales:** Son de instalación generalmente rápida y se manifiestan como visión borrosa (por acción sobre los músculos que permiten la acomodación del cristalino), diplopía (por inhibición de los músculos motores oculares), anisocoria (pupilas de diferente diámetro), disminución de la agudeza visual, ptosis palpebral (facies miasténica), dificultad para hablar, mialgias y oscurecimiento de la orina (mioglobinuria). El paciente puede adquirir el aspecto facial y tornarse su habla, de características similares a las alguien alcoholizado. Y lamentablemente en algunas ocasiones, eso se pensó de pacientes con cuadros neurotóxicos iniciales cuando acudieron a consulta por haber sido picados por una cascabel. De la signología neurotóxica inicial se puede claramente ver que los músculos que se ven más afectados en su funcionalidad, son los más pequeños: oculares, linguales, faciales, laríngeos. Esta puede progresar hasta la postración. Aproximadamente la mitad de los casos pueden presentar trastornos de la coagulación sanguínea hasta incoagulabilidad y manifestaciones generales como náuseas, vómitos, sudores, somnolencia, inquietud o agitación. En envenenamientos graves pueden producirse parálisis respiratoria, por parálisis de músculos intercostales siendo el diafragma el último músculo estriado en paralizarse, e insuficiencia renal aguda. Los signos y síntomas neurológicos se mantienen alrededor de 2 semanas y desaparecen gradualmente sin secuelas aparentes. La insuficiencia renal aguda es indirecta, y se debe a la precipitación de mioglobina, liberada de los músculos estriados por la acción neurotóxica de la crotoxina y (cuando está presente) de la crotamina. Esta puede precipitar en los túbulos renales causando una necrosis tubular aguda, y taponamiento renal, facilitado este proceso por la acidosis metabólica a la que lleva la insuficiencia respiratoria causada por la acción neurotóxica de la crotoxina. Esto torna la orina ácida y esta acidez facilita la precipitación de la mioglobina.

**Clasificación del cuadro clínico:** **Leve:** hay escasa signo-sintomatología neurotóxica de aparición tardía, sin mialgias ni alteración del color de la orina, con alteración de la coagulación sanguínea o sin ella. **Moderado:** la presencia de signo-sintomatología neurotóxica es de instalación precoz, hay mialgias discretas, con alteración del color de la orina y de la coagulación sanguínea o sin ella. **Grave:** la neurotoxicidad es evidente e importante, hay facies miasténica, debilidad muscular, mialgias generalizadas, orina oscura, oligoanuria hasta la instalación de insuficiencia renal aguda, con alteración de la coagulación sanguínea o sin ella.

**Diagnóstico:** se basa en el antecedente de la mordedura (de manera excepcional puede faltar este dato) asociado con el cuadro clínico compatible y con las alteraciones de los exámenes de laboratorio, principalmente la presencia de mioglobinuria y el aumento de las enzimas indicadoras de daño muscular (creatina fosfoquinasa [CPK]).

**Acción del veneno:** El veneno de *Crotalus* tiene tres acciones principales:

**Neurotóxica:** por acción presináptica en las terminaciones neuromusculares a nivel mioneural que inhibe la liberación de acetilcolina (Ach) y da origen a parálisis motoras del tipo flácido.

**Miotóxica:** produce lesiones de fibras musculares esqueléticas (rabdomiólisis). La mioglobina liberada cambia la coloración de la orina (mioglobinuria) tornándola color oscuro (como té o "Coca Cola"). La precipitación de esta mioglobina en los túbulos renales puede conducir a insuficiencia renal aguda.

**Coagulante:** alrededor de la mitad de los envenenamientos pueden presentar, además del cuadro neurotóxico, alteraciones de la coagulación por componentes coagulantes (incluso algunos con acción similar a la trombina) que producen desde prolongación del TC hasta incoagulabilidad sanguínea por consumo de fibrinógeno.

### Envenenamiento elapídico

**Cuadro Clínico:** El veneno de *Micrurus* produce un síndrome neurotóxico de aparición precoz, generalmente dentro de la primera hora de ocurrida la mordedura. Pueden presentarse manifestaciones locales y generales.

**Locales:** Son mínimas, con escaso dolor y, leve edema. Se ve la marca de los dientes inoculadores, que muestra en general la marca de ambos con una separación interdientaria pequeña, menor a 1 cm, dado el pequeño tamaño de la boca de las *Micrurus*, aún las de gran tamaño. En muchas ocasiones la mordedura está asociada zonas de piel elástica o pliegues cutáneos.

**Generales:** Se caracterizan por el compromiso neuro-muscular, que progresa desde el sitio de la mordedura con parálisis de los músculos faciales, faringolaríngeos (crisis de sofocación, sialorrea, disfagia), oculares (ptosis palpebral, facies miasténica, oftalmoplejía, anisocoria), intercostales y diafragma. La parálisis de los músculos respiratorios puede llevar a la insuficiencia respiratoria y muerte.

**Clasificación del cuadro clínico:** El envenenamiento por *Micrurus* siempre debe ser considerado como potencialmente grave.

**Diagnóstico:** En la mayoría de las oportunidades el diagnóstico se facilita porque el accidentado refiere las características del animal agresor. Éste necesita morder por un tiempo mínimo para inocular veneno, por lo que es más probable que pueda ser observado por el paciente mordido. Por otro lado, los vivos colores y patrones de dibujo de *Micrurus* hacen que sea poco confundible con otro ofidio venenoso, a lo que se asocia el cuadro clínico compatible. No existen exámenes complementarios que faciliten el diagnóstico.

**Acción del veneno:** Tiene acción predominantemente neurotóxica. Los de la mayoría de las especies de Argentina actúan a nivel postsináptico ( $\alpha$ -neurotoxinas), y sólo las de *Micrurus corallinus* actuarían a nivel tanto presináptico como postsináptico ( $\beta$ -neurotoxinas). A nivel postsináptico bloquea la unión de la Ach a los receptores colinérgicos nicotínicos en la placa neuromuscular (efecto clínico similar al curare). A nivel presináptico inhibe la liberación de Ach de las terminaciones nerviosas (sólo *M. corallinus*).

### TRATAMIENTO DEL ENVENENAMIENTO POR SERPIENTES VENENOSAS

#### Medidas generales

- Retirar anillos, pulseras, cadenas, tobilleras y zapatos que puedan comprometer la circulación sanguínea.
- Colocar un acceso venoso y asegurar las medidas generales de sostén hemodinámico.
- Realizar asepsia del área dañada.
- Evaluar la necesidad de profilaxis antitetánica.
- Inmovilizar y elevar el miembro afectado.
- Evitar la administración de inyecciones innecesarias ya que existe el riesgo de hemorragias por defecto de coagulación (*Bothrops*).
- Vigilar la mecánica respiratoria, el estado hemodinámico, el equilibrio hidroelectrolítico y la función renal.
- Utilizar analgésicos si fuese necesario (paracetamol). Evitar la utilización de aspirina que podría favorecer las hemorragias.

#### Acciones que deben evitarse

- Usar torniquetes. Esta medida agrava el bloqueo vascular, favoreciendo el síndrome isquémico-edematoso y la necrosis.
- Realizar incisiones y cauterizaciones en el sitio de la mordedura, pues estas medidas destruyen tejidos y pueden limitar la llegada del antiveneno a la zona de inoculación de veneno y generan daño adicional.

- Inyectar antiveneno en el sitio de la mordedura, pues aumenta el edema y con ello la isquemia y no permite una buena distribución del veneno para neutralizar tanto el daño local como al veneno circulante.
- Administrar agentes inhibidores de la fibrinólisis ante la presencia de síndrome hemorrágico sugestivo de coagulación intravascular diseminada. Esta medida agrava la coagulopatía y provoca hemorragias intensas (*Bothrops*).
- También deben evitarse medidas de uso popular tales como: suministrar bebidas alcohólicas como estimulantes o para mitigar el dolor, la inyección o colocación de sustancias como vinagre, alcohol, kerosene u otras en la zona de la mordedura, realizar cortes en la herida para succionar veneno, entre otras.

### TRATAMIENTO ESPECÍFICO

El tratamiento específico, es la aplicación del antiveneno (“suero antiofídico”) correspondiente para el envenenamiento en cuestión. Los antivenenos son soluciones de fragmentos Fab o F(ab)<sub>2</sub> de inmunoglobulinas o de inmunoglobulinas purificadas, obtenidos a partir de suero de animales hiperinmunizados con dosis progresivas de veneno. El animal de mayor utilización en todo el mundo es el caballo (se emplea en toda Suramérica) por su muy importante respuesta inmune humoral y volumen plasmático elevados. Los antivenenos producidos en Argentina se realizan inmunizando equinos. Los de mayor distribución en Argentina son los producidos por el Instituto Nacional de Producción de Biológicos de la Administración Nacional de Laboratorios e Institutos de Salud “Dr. Carlos G. Malbrán”. Estos están constituidos por fragmentos F(ab)<sub>2</sub>.

Los antivenenos se denominan monovalentes o monoespecíficos cuando son producidos con el veneno de una determinada especie de serpiente, y polivalentes o poliespecíficos cuando son elaborados con los venenos de varias especies. El producto es valorado de acuerdo con la capacidad de neutralizar la acción letal de una cantidad determinada de veneno específico, hecho que se prueba en ratones. Cada lote lleva una indicación del poder neutralizante del antiveneno expresado en miligramos de veneno que son neutralizados (por lo que este dato debe ser tomado en cuenta cuando se calculan las ampollas a administrar a cada paciente). Su uso está indicado en todo individuos que presente un cuadro compatible con envenenamiento, con identificación del ejemplar ofídico o sin él. La administración del antiveneno debe realizarse de manera precoz.

En el momento de suministrar el antiveneno deben estar preparadas las medidas necesarias para el tratamiento de un probable *shock* anafiláctico o reacción anafilactoidea, ya que se trata de una solución de proteínas heterólogas.

**Los antivenenos sólo deben administrarse en un hospital o centro médico bajo estricta supervisión de un profesional.**

La dosis recomendada dependerá de la caracterización por gravedad del cuadro clínico. Se recomienda la administración del total de la dosis en una única vez. Si luego de 12 horas de suministrado el antiveneno no se observara mejoría (por ejemplo, si no se corrige el tiempo de coagulación en el envenenamiento botrópico) puede repetirse la dosis.

**La edad o peso del individuo no son variables que modifiquen la dosis a suministrar. Los niños deben recibir igual dosis que los adultos.**

Los test intradérmicos u otros para detectar posibles reacciones alérgicas a componentes del suero de caballos ya no se usan, dado que pueden dar tanto falsos positivos como falsos negativos. Además,

sea alérgico o no el paciente, no hay otro tratamiento que no sea la aplicación del antiveneno por lo que igualmente deberá llevarse adelante esta medida, tomando todos los recaudos inherentes al tratamiento de una persona alérgica.

### **REACCIONES ADVERSAS A LOS ANTIVENENOS**

Puesto que todos los antivenenos se producen por medio de la inmunización de animales, siempre existirá el riesgo de que se produzca una reacción de hipersensibilidad, que puede ser de tipo I (inmediata) o anafilaxia mediada por inmunoglobulina E (IgE) o de tipo III (reacción de Arthus, enfermedad del suero), que se presentan entre los 7 y 15 días de aplicado el antiveneno. La hipersensibilidad de tipo I solo se presenta cuando el paciente inyectado con el antiveneno es alérgico a las proteínas del equino, mientras que la de tipo III puede presentarse sea este alérgico o no.

Las reacciones anafilactoides (o anafilácticas no mediadas por IgE) se relacionan con proteínas agregadas del antiveneno, con la carga proteica de la dosis aplicada o con impurezas de éste, que activan la cascada del complemento y pueden producir un síndrome clínicamente similar al anafiláctico, pero desencadenado por causas no alérgicas, por lo que no es necesario que el paciente sea alérgico para que tenga una reacción adversa inmediata. Esta no está relacionada a las características genéticas del paciente como la anafilaxia, sino a las características del antiveneno administrado. A diferencia de las reacciones anafilácticas, dependen de la dosis y retrogradan al suspenderse la administración del antiveneno.

Cuando se decide la administración de un antiveneno siempre deben considerarse los riesgos de anafilaxia. Antes de administrar sueros de origen equino el médico debe evaluar cualquier antecedente de asma, alergia, inoculaciones previas de suero equino o reacciones alérgicas por contacto o exposición a caballos. Los pacientes con estos antecedentes pueden generar serias reacciones anafilácticas ante la administración del suero de origen equino por lo que siempre deben tenerse preparados los elementos necesarios para tratar un eventual shock anafiláctico (adrenalina, hidrocortisona, difenhidramina, ambú, laringoscopio, y otros). Asimismo, tras aplicado el tratamiento y superada la urgencia, debe controlarse la posible aparición de la “enfermedad del suero” la que si es detectada es sencilla de tratar.

# Archelosauria

## DIAGNOSIS

El nombre del grupo fue propuesto por Crawford et al. (2015) para el grupo compuesto por Testudines y Archosauria (Figura 163). Tortugas y Cocodrilos comparten:

- Numerosos caracteres moleculares.
- Estrato córneo compuesto exclusivamente por beta queratinas, mientras que Lepidosauria tiene una mezcla de alfa y beta queratinas (Alibardi, 2003).
- Huevos con cáscara calcárea (tortugas aragonita; cocodrilos y aves de calcita) (homoplasia en Geckos y *Dibamus*). Calcio de los embriones proviene principalmente de la cáscara (mientras que en Lepidosauria proviene principalmente del vitelo).
- Pene impar, derivado de la pared posterior de la cloaca, similar a Mamíferos; los hemipenes de Lepidosauria son derivados de los lados de la cloaca.
- El surco espermático de tortugas, cocodrilos y aves es endodérmico, mientras que el de Squamata es ectodérmico y los mamíferos tienen un tubo uretral (Sanger et al., 2015).
- Órgano de Jacobson ausente en tortugas y reducido en adultos de Cocodrilos y Aves (mientras que en Lepidosauria y Synapsida está bien desarrollado).
- Foramen pineal y ojo pineal ausentes (Emerling, 2016).
- Visión tetracrómica gracias a la presencia de gotas lipídicas con pigmentos carotenoides rojos en la retina (presentes en tortugas y aves, ausentes en cocodrilos y Lepidosauria) (Twyman et al., 2016).
- Determinación del sexo dependiente de la temperatura en muchas tortugas y cocodrilos. Nidos con gradiente de temperatura.
- Dientes tecodontes comprimidos.
- Con carúncula córnea, en lugar del diente de huevo de Lepidosauria.
- La arteria celíaca (que es la principal que lleva la sangre al estómago y principio del intestino) se ramifica de la base del arco sistémico izquierdo (en lugar de la aorta dorsal como en otros vertebrados), llevando sangre desoxigenada (que es más ácida) y posiblemente favoreciendo la digestión (Pough et al., 2013).

La condición anápsida del cráneo de las tortugas actuales no sería homóloga a la de otros anápsidos (Parareptilia), sino que habrían perdido secundariamente la fenestración por la expansión dorsal del cuadrado (deBraga y Rieppel, 1997; Bever et al., 2015).

La posición filogenética de las tortugas todavía es discutida (ver Zardoya y Meyer, 2001; Lee, 2013); por ejemplo, algunos trabajos proponen una posición basal entre los reptiles (Werneburg y Sánchez-Villagra, 2009; Lyson et al., 2010; Li et al., 2018), mientras que los estudios morfológicos (Rieppel, 1994; 1995; Rieppel y deBraga, 1996; deBraga y Rieppel, 1997) y algunos moleculares (Lyson et al., 2012) señalan relación con Lepidosauria. Sin embargo, casi todos los estudios moleculares apoyan una estrecha relación entre Testudines y Archosauria (Kumazawa y Nishida, 1999; Cao et al., 2000; Rest et al., 2003; Shen et al., 2011; Tzika et al., 2011; Chiari et al., 2012; Crawford et al., 2012; Field et al., 2014; Bever et al., 2015); algunos incluso proponen una relación más estrecha con Crocodylia que con Aves (Hedges y Poling, 1999; Mannen y Li, 1999), pero esto ha sido desestimado por los últimos trabajos moleculares (Shen et al., 2017).

# Testudines

## DIAGNOSIS

- Cuerpo cubierto por un caparazón óseo de dos piezas (una dorsal, el espaldar, y otra ventral, el plastrón o peto) unidas entre sí por puentes óseos laterales, revestido por un caparazón córneo (Figura 229).
- Respiración por músculos abdominales y bombeo de la faringe (no funciona la respiración intercostal por el caparazón).
- Dientes ausentes en el adulto, reemplazados funcionalmente por un pico córneo (hay dientes completamente formados en *Proganochelydia*, y puede haber esbozos de dientes en los embriones de las tortugas actuales).
- Sin postparietal, lacrimal ni postfrontal. El cuadrado es inmóvil.
- Cintura pectoral interna a las costillas; clavículas e interclavículas incorporadas al plastrón.
- Huevos con cáscara calcárea formada por aragonita (formada por calcita en Archosauria; Winkler, 2006).

Los miembros son típicamente primitivos, con el segmento proximal horizontal y el distal de tipo columnar, o modificados en aletas. El cuerpo es corto y ancho, típicamente con ocho vértebras cervicales y 10 dorsales. Las costillas cervicales están reducidas a procesos de las vértebras. Las costillas dorsales son expandidas y generalmente están fusionadas al caparazón. El esternón está ausente. Con músculos abdominales particulares para la inhalación y exhalación (Landberg et al., 2003); con estructuras respiratorias accesorias en las tortugas acuáticas (como la mucosa bucofaríngea o las bolsas cloacales). Con glándulas mentales en la cabeza y cuello, y de almizcle incluidas en el caparazón. La determinación del sexo es dependiente de la temperatura en la mayoría de los grupos, pero en algunos (*Trionychidae* y *Chelidae*) la determinación es genotípica (Sarre et al., 2011; Sabath et al., 2016).

La anatomía de los músculos mandibulares, el desarrollo del yugal, el carpo y el tarso de las tortugas indican una fuerte afinidad con Diapsida (Rieppel y deBraga, 1996; Rieppel y Reisz, 1999). Dado que hay evidencia sustancial (morfológica y molecular) de que las tortugas son Diapsida, entonces se concluye que la condición anápsida del cráneo de éstas fue adquirida secundariamente (deBraga y Rieppel, 1997); en el fósil completo más antiguo (*Proganochelys*, del Triásico superior) el cerramiento del techo de la región temporal no presenta el mismo patrón que el de Parareptilia, lo que sugiere que la ausencia de fenestras de Testudines no es homóloga a la de Parareptilia.



La orientación de los músculos aductores de la mandíbula es peculiar en las tortugas. En los demás tetrápodos, las fibras de estos músculos son rectas desde su origen hasta su inserción. En las tortugas los músculos pasan por una prominencia, la tróclea, que modifica la trayectoria de las fibras; en el caso de las Criptodyra la tróclea está formada por la cápsula ótica, mientras que en las Pleurodira por el pterigoides (Figura 228).

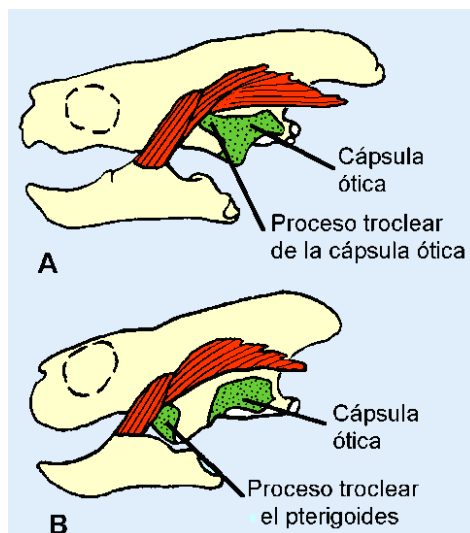


Figura 228: Trayectoria de la masa muscular aductora (en rojo) en tortugas. A) *Chelydra*, un Criptodira; B) *Emydura*, un Pleurodira (Modificado de Gaffney y Meylan, 1988).

El caparazón está formado por un componente óseo, recubierto por placas córneas (Figura 229); a su vez tiene una parte dorsal (espaldar) y una ventral (peto), unidos por puentes laterales. El caparazón óseo está formado dorsalmente por ocho placas neurales fusionadas a las respectivas vértebras torácicas, dos hileras de placas costales fusionadas a las costillas y dos hileras de placas marginales; ventralmente por la transformación de la clavícula e interclavícula y tres a cinco pares de huesos dérmicos. El caparazón córneo tiene una disposición de escudos similar (aunque no exactamente igual) a la de los elementos óseos (Figura 229). La muda de escudos córneos puede ser sincrónica (Chelidae) o irregular (Testudinidae). Las funciones del caparazón incluyen: protección contra la predación, refugio para hibernación o estivación, reserva de grasa y calcio y para el control iónico (Scott et al., 2001), formación de células sanguíneas (dado que en los miembros columnares hay muy poca médula ósea; Holman, 2003); se ha hipotetizado que el caparazón se originó como una adaptación a la vida fosorial (Lyson et al., 2016). Hay tres tipos básicos de caparazones: el caparazón tecal (caparazón duro, completo; por ejemplo, el de Testudinidae), el de Trionychidae (caparazón "blando", que no tiene unión lateral entre el espaldar y el peto), y el de Dermochelyidae (que no tiene huesos costales, sino que está formado por numerosos osículos óseos distribuidos en la dermis). En algunos grupos (Kinosternidae, Geoemydidae, algunos Trionychidae) partes del peto son móviles gracias a articulaciones (charnelas), que les permiten encerrarse mejor.

El término Testudines (o Pantestudines) se utiliza para el *stem group* (incluyendo a los fósiles Proganochelydia; Figura 231), mientras que Chelonia (o Chelonii, Dubois y Bour, 2010) se utiliza para el *Crown group* (las tortugas actuales; Figura 230). Actualmente se reconocen 345 especies (Uetz y Hošek, 2017). Las relaciones entre los grupos han sido estudiadas desde un punto de vista morfológico (e. g. Gaffney y Meylan, 1988; Shaffer et al., 1997; Brinkman et al., 2012) y molecular (Fujita et al., 2004; Krenz et al., 2005; Werneburg y Sánchez-Villagra, 2009; Guillon et al., 2012; Crawford et al., 2015; Pereira et al., 2017; Shaffer et al., 2017).

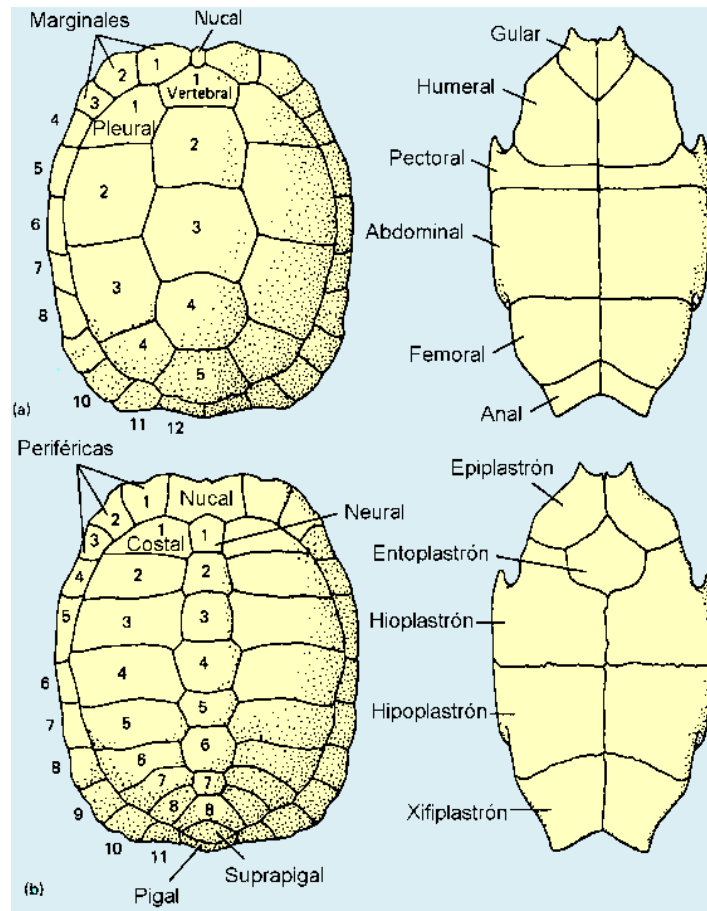


Figura 229: Nombre de las placas córneas (a) y óseas (b) del caparazón de tortugas.

### SISTEMÁTICA

TESTUDINES

“PROGANOCHELYDIA” †

CHELONIA

CRYPTODIRA

CHELYDRIDAE

TESTUDINOIDEA

TESTUDINIDAE

EMYDIDAE

GEOEMYDIDAE

PLATYSTERNIDAE

CHELONOIDEA

CHELONIIDAE

DERMOCHELYIDAE

TRIONYCHOIDEA

TRIONYCHIDAE

CARETTOCHELYIDAE

KINOSTERNOIDEA

KINOSTERNIDAE

DERMATEMYDIDAE

PLEURODIRA

CHELIDAE

PELOMEDUSIDAE

PODOCNEMIDIDAE

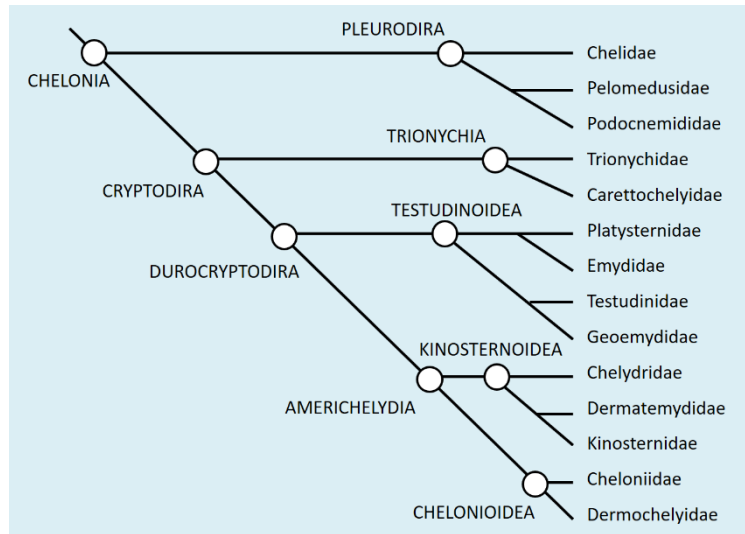


Figura 230: Filogenia de Chelonia (Basada en Joyce et al., 2016; Pereira et al., 2017; Shaffer et al., 2017).

**“PROGANOCHELYDIA” †**

Conjunto parafilético de fósiles Triásicos que están relacionados con Chelonia (Figura 231), considerados basales en el linaje que incluye a los Chelonia actuales. Este *stem group* incluye formas de hábitos terrestres (Joyce y Gauthier, 2004; Lyson et al., 2016; Li et al., 2018) o semi-acuáticos (Li et al., 2008). Con dientes o dentículos sobre palatinos y pterigoides (excepto *Eorhynchochelys* que tiene un pico edéntulo; Li et al., 2018). Pelvis articulada o fusionada con el plastrón y con el espaldar; cabeza y cuello no retráctiles. Ejemplos: *Odontochelys*, *Proganochelys*, *Eorhynchochelys*, *Pappochelys*, y *Proterochersis*.

*Pappochelys* presenta dos fenestra temporales, lo que apoya las afinidades de las tortugas con los diapsidos (Schoch y Sues, 2015). *Odontochelys* tiene caracteres primitivos tales como la presencia de dientes, que las costillas que forman el caparazón no están completamente fusionadas (caparazón incompleto; aunque sí está formado el plastrón); cola larga, y otros (Li et al., 2008).

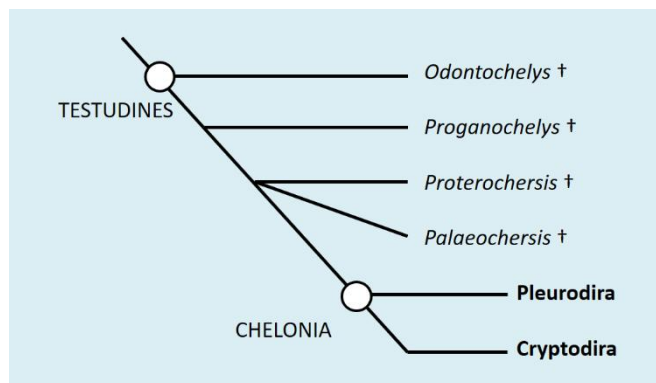


Figura 231: Relaciones de las tortugas triásicas, Proganochelydea (Basadas en Li et al., 2008).

**CHELONIA (=CASICHELYDIA=CHELONII)**

Comprende a Cryptodira y Pleurodira, es decir las tortugas actuales (Figura 230). A diferencia de “Proganochelydia”, Chelonia típicamente puede retraer la cabeza (aunque algunos

Cryptodira han perdido secundariamente la capacidad de retraer completamente el cuello, como Cheloniidae, Dermochelyidae y Chelydridae); además, tiene modificaciones en la región lateral del paladar para reorientar la dirección de los músculos aductores de la mandíbula (Figura 228), carece de lacrimal y ducto lacrimal, carece de dientes palatales (Maylan, 2001; Benton, 2005).

La separación entre Cryptodira y Pleurodira se produjo en el Jurásico debido al rompimiento de Pangea, quedando Cryptodira en Laurasia y Pleurodira en Gondwana (Joyce et al., 2016; Pereira et al., 2017). Posteriormente un grupo de Cryptodira, los Americhelydia, se dispersaron en el Cretácico en América del Norte (Crawford et al., 2015), y desde allí radiaron a América Central en el Mioceno y a América del Sur en el Pleistoceno (Joyce y Bourque, 2016).

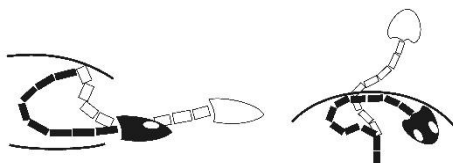


Figura 232: Forma de retracción del cuello en Cryptodira (izquierda) y Pleurodira (derecha) (Basado en Herrel et al., 2007).

## PLEURODIRA

Cretácico a reciente. Lacrimales y epipterigoides ausentes; musculatura aductora de la mandíbula pasa sobre un trocánter formado por el pterigoides (Figura 228); pelvis fusionada al plastrón y suturada con el espaldar; mesoplastrón presente o ausente; el cuello se retrae lateralmente, plegándose en tres sectores y dejando a la vista un lado del largo cuello (Herrel et al., 2007).

El grupo está restringido al hemisferio sur (América del Sur, África y Australia), una distribución típicamente gondwánica (Pereira et al., 2017), en ambientes dulceacuícolas. Tres grupos actuales (Chelidae, de América del Sur y Australia; Pelomedusidae, exclusivamente africanas; y Podocnemidae, de América del Sur y Madagascar) y otros seis fósiles (Gaffney et al., 2006).

**PELOMEDUSIDAE.**— Tortugas de agua dulce, exclusivamente africanas (Figura 233). Actualmente restringida a los géneros *Pelusios* y *Pelomedusa*.

**PODOCNEMIDIDAE.**— Tortugas de agua dulce del norte de América del Sur y Madagascar (Figura 233). *Podocnemis expansa*, de las cuencas del Orinoco y del Amazonas, es el representante más grande de Pleurodira, con el caparazón que alcanza los 80 a 90 cm de diámetro. Muchos autores consideran que Podocnemidae estaría incluida en Pelomedusidae, o por lo menos están estrechamente relacionadas (Noonan, 2000).

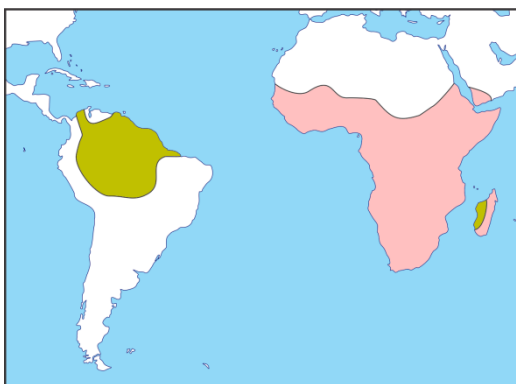


Figura 233: Distribución de Podocnemididae (verde) y Pelomedusidae (rosa) (Modificado de Pough et al., 2016).

**CHELIDAE.**— Cuello largo, parcialmente retráctil; con escudo cervical; siete huesos neurales; mesoplastrón ausente; fuerte emarginación del cráneo para el paso de la musculatura aductora (Figura 235); mandíbulas sin soldar en la línea media; determinación del sexo genética (no dependiente de la temperatura). Se encuentran solamente en América del Sur y la región australiana (Figura 234). La matamata (*Chelus fimbriatus*) es una tortuga muy voraz de las cuencas del Amazonas y Orinoco. Géneros en Argentina: *Hydromedusa*, *Phrynops*, *Acanthochelys* y *Mesoclemmys* (Cabrera, 1998; McCord et al., 2001; Prado et al., 2012).

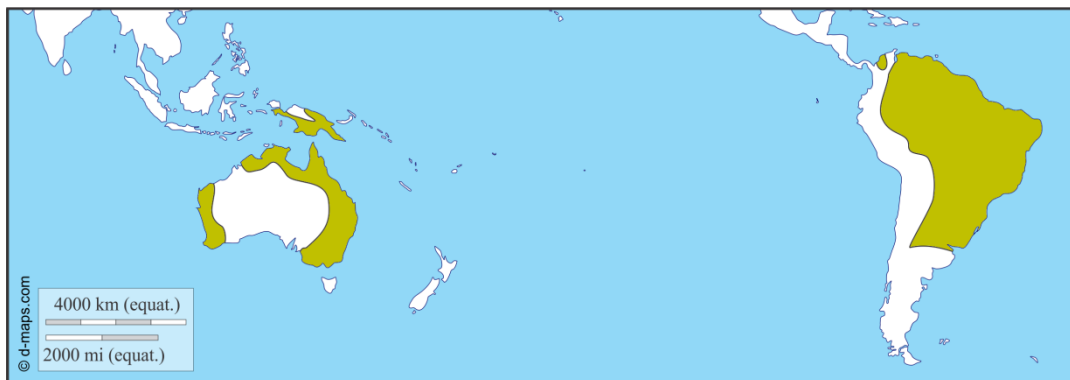


Figura 234: Distribución de Chelidae (Modificado de Pough et al., 2016).

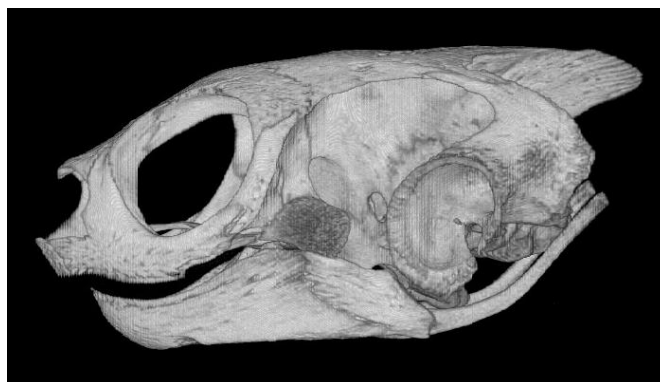


Figura 235: Cráneo de *Elseya dentata* (Chelidae de Australia); nótese la fuerte emarginación de los huesos de la mejilla (Modificado de Digimorph.org).

## CRYPTODIRA

Cuello capaz de retraerse en forma de S vertical (Herrel et al., 2007) (Figura 232); nasales presentes o ausentes; epipterigoides presente; musculatura aductora de la mandíbula pasa sobre la cápsula ótica (Figura 228); pelvis libre, no fusionada ni al plastrón ni al espaldar.

Tres grandes grupos: Testudinoidea, Chelonoidea y Trionychoidea. Pero con algunos grupos (como Chelydridae y Dermochelyidae) de asignación dudosa. Chelonoidea (Cheloniidae y Dermochelyidae) y Chelydridae han perdido secundariamente la capacidad de retraer la cabeza completamente. Son semiacuáticos, pero en varios grupos cambiaron a completamente terrestres (todos los Testudinidae, el género *Terrapene* dentro de Emydidae, y muchas especies de otros grupos).

## TRIONYCHIA

Son tortugas de caparazón blando debido a la reducción de la parte ósea del caparazón. Comprende dos grupos: **Trionychidae** se distribuyen en América del Norte, África y sureste de

Asia; **Carettochelyidae** tiene una sola especie y está restringida a Nueva Guinea y norte de Australia.

### TESTUDINOIDEA

Miembros no modificados como aletas; escudos epidérmicos siempre presentes; una o dos vértebras cervicales biconvexas; vómer separa las narinas internas y los pterigoides.

**TESTUDINIDAE.**— Tortugas terrestres. Caparazón con forma de domo; sin entoplastrón; cuatro escudos pleurales; principalmente terrestres, con miembros columnares sin membranas interdigitales; no más de dos falanges en los dedos. Su dieta es muy variable (desde exclusivamente carnívoros hasta exclusivamente herbívoros). En todo el mundo salvo Australia (Figura 236). El género *Chelonoidis* es exclusivamente neotropical; las tortugas gigantes de Galápagos (*Chelonoidis nigra*) están estrechamente relacionadas con *Chelonoidis chilensis* y *C. carbonarius* (Le et al., 2006). En Argentina hay representantes de *Chelonoidis chilensis* y *C. carbonarius* (Cabrera, 1998; Richard, 1999; Prado et al., 2012). Respecto a *Chelonoidis chilensis*, algunos autores sostienen que es en realidad un complejo de dos especies (en base a caracteres moleculares) y para otros son tres especies (en base a caracteres morfológicos, *C. chilensis*, *C. petersi*, y *C. donosobarrosi*).

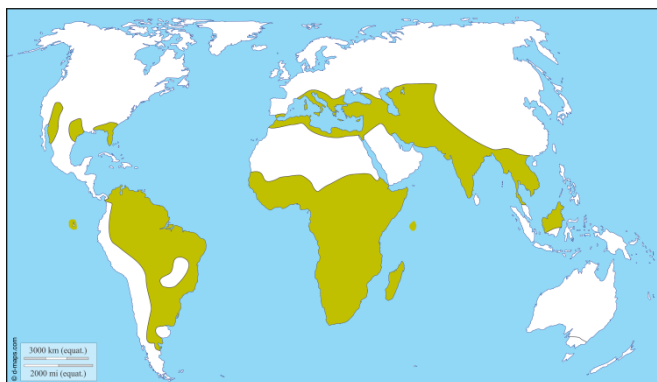


Figura 236: Distribución de Testudinidae (Modificado de Pough et al., 2016).

**GEOEMYDIDAE.**— Son tortugas semiacuáticas o acuáticas de agua dulce. En todos los continentes, excepto Australia, con la mayor diversidad en el sur de Asia; un solo género en América Central y norte de América del Sur, *Rhinoclemmys*.

**EMYDIDAE.**— Son tortugas semiacuáticas o acuáticas de agua dulce, con colores llamativos. Por su abundancia relativa varios emídidos han sido objeto de estudios ecológicos de largo plazo (como en *Terrapene*). De amplia distribución, principalmente de América del Norte y Europa (ver Figura 237). El género *Trachemys* (que posiblemente sea parafilético; Stephens y Wiens, 2003) está distribuido principalmente en América del Norte; sólo tres especies colonizaron América del Sur (posiblemente en el Plioceno inferior, a través del istmo de Panamá; Vanzolini y Heyer, 1985), una de las cuales, *Trachemys dorbigni*, se encuentra en Argentina (Cabrera, 1998; Prado et al., 2012). Una especie de América del Norte, *Trachemys scripta elegans*, se utiliza como mascota en muchos países del mundo y su liberación, accidental o deliberada, ha hecho que existan poblaciones ferales en Argentina, España, y otros países.

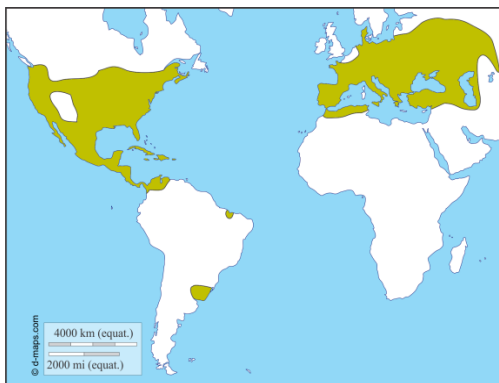


Figura 237: Distribución de Emydidae (Modificado de Pough et al., 2016).

### CHELONOIDEA

Exclusivamente marinas; miembros modificados como aletas, sin articulaciones móviles; escudos córneos presentes en todos, salvo *Dermochelys*; cuello corto y solo parcialmente retráctil; un solo centro vertebral biconvexo; excreción de exceso de sales por las glándulas lacrimales. Oviponen en costas arenosas. Estas tortugas marinas están en peligro de extinción en varias partes del mundo, incluida Argentina (Prado et al., 2012).

**CHELONIIDAE.**— Caparazón con grandes placas óseas y escudos córneos; miembros con uno a tres dedos libres (con garras); miden hasta un metro de longitud. Se alimentan de plantas o animales que están fijos en el fondo marino, como algas, esponjas, moluscos y crustáceos. En Argentina: *Caretta caretta* y *Chelonia mydas*.

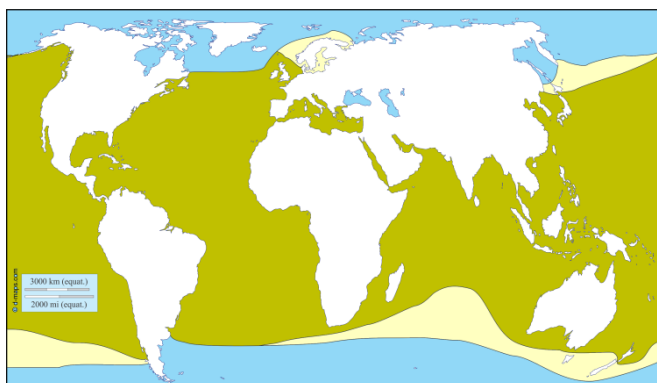


Figura 238: Distribución conjunta de Cheloniidae y Dermochelyidae (verde), y de Dermochelyidae únicamente (amarillo) (Modificado de Pough et al., 2016).

**DERMOCHELYIDAE.**— Grupo monotípico, con *Dermochelys coriacea* (tortuga laúd); es la tortuga actual más grande, hasta dos metros de longitud y hasta 700 a 900 kg de peso (un fósil de tortuga marina, *Archelon ischyros*, tenía un caparazón de 4,6 m de longitud y un peso estimado de 2,2 toneladas; Figura 239). Sin caparazón córneo; caparazón óseo reducido, con miles de pequeñas placas óseas en la dermis; el esqueleto es cartilaginoso y no osifica (carácter único entre los Tetrapoda); costillas libres, no fusionadas; piel gruesa y coriácea; extremidades como aletas sin garras. Se alimentan principalmente de medusas y tunicados planctónicos, aunque también incluyen en su dieta algunos moluscos, crustáceos e inclusive algunas algas. Es endotérmica y homeotérmica facultativa y tiene huesos con sistema haversiano similar al de mamíferos. Ocasionalmente encontrada en Argentina.



Figura 239: Esqueleto de la mayor tortuga conocida, *Archelon ischyros* (Protostegidae) exhibido en el Naturhistorisches Museum Wien.

### KINOSTERNOIDEA

Este grupo estuvo reconocido para incluir a Kinosternidae y Dermatemydidae. La inclusión de Chelydridae es bastante especulativa, con relativamente poco soporte.

**KINOSTERNIDAE.**— Caparazón liso con tres carenas bien diferenciadas; plastrón variable, con o sin entoplastrón; con una o dos charnelas móviles en el plastrón que les permite encerrarse más herméticamente; con escudos córneos inframarginales; con cromosomas sexuales; con glándulas odoríferas ubicadas a los costados del cuerpo entre el caparazón y el plastrón, que excretan un fuerte olor a almizcle; todas con barbillas mentonianas. Son semiacuáticas de agua dulce, aunque con excepciones; en general omnívoras, pero algunas especializadas en comer moluscos. Desde América del Norte al norte de Argentina (Figura 240). En Argentina sólo *Kinosternon scorpioides* (Cabrera, 1998).

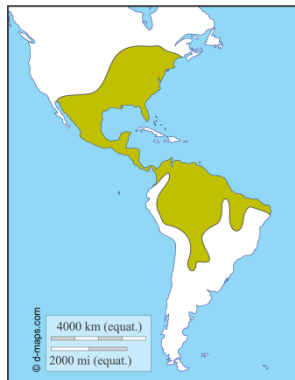


Figura 240: Distribución de Kinosternidae (Modificado de Pough et al., 2016).



**RESUMEN**

- Las tortugas son el grupo más distintivo entre los reptiles debido a su caparazón, pero también por la ausencia de dientes, por tener la cintura pectoral dentro de la caja torácica, etc.
- Hay dos grandes grupos, Pleurodira y Cryptodira, que se diferencian por la forma de retracción del cuello.
- Pleurodira es principalmente gondwánicos, encontrándose solamente en América del Sur, África y región australásica. Son semiacuáticos.
- Cryptodira evolucionó en Laurasia, pero posteriormente invadió América del Sur. Son semiacuáticos, pero en varios grupos cambiaron a completamente terrestres. Hay cuatro grandes grupos.
- Testudinoidea incluye a las tortugas terrestres que tienen caparazones en forma de domo.
- Chelonoidea incluye a las tortugas marinas que han abandonado la vida en tierra, excepto para desovar.
- Trionychoidea incluye a tortugas acuáticas de caparazón blando.
- Kinosternoidea incluye a las tortugas con charnelas en el caparazón.

**SISTEMÁTICA**

Testudines

Chelonia

Pleurodira

Cryptodira

Testudinoidea

Chelonoidea

Trionychoidea

Kinosternoidea

**Literatura recomendada**

- Brinkman, D. B.; Holroyd, P. A.; Gardner, J. D. (Eds.). 2012. Morphology and evolution of turtles. Springer Science & Business Media.
- Cabrera, M. R. 1998. Las tortugas continentales de Sudamérica. Edición del autor. 108 pág.
- Hutchins, M.; Murphy, J. B.; Schlager, N. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Pough, H. F.; Andrews, R. M.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D.; Brandley, M. C. 2017. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer Associates.
- Rhodin, A. G. J.; Iverson, J. B.; van Dijk, P. P.; Saumure, W. A.; Buhlmann, K. A.; Pritchard, P. C. H.; Mittermeier, R. A. 2017. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs Published by Chelonian Research Foundation and Turtle Conservancy.
- Richard, E. 1999. Tortugas de las regiones áridas de Argentina. Buenos Aires, L.O.L.A., N°10, 200 pp., 8 pls.
- van Dijk, P. P.; Iverson, J. B.; Shaffer, H. B.; Rhodin, A. G. 2012. Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. Chelonian Research Monographs, 5: 1-85.

**Links de Interés**

- [Grupo tortuga](#) – Sobre el cuidado de las tortugas, especialmente de la tortuga terrestre argentina (*Chelonoidis chilensis*).
- [El Portal de las Tortugas](#) – Sitio en español sobre tortugas.
- [Chelonian Research Foundation](#) – Sitio sobre tortugas.
- [Phylogeny of Turtles](#) – Sitio del principal especialista en el tema, Eugene Gaffney.
- [Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group](#) – Sitio especializado en tortugas de la IUCN.
- [The Reptile Database](#) – La mayor y más actualizada base de datos de las especies de reptiles.

# Las tortugas argentinas

Mario R. Cabrera

Museo de Zoología, FCEfYN, e Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA – CONICET/ Universidad Nacional de Córdoba), Argentina.

## CRYPTODIRA

**FAMILIA CHELONIIDAE.**— Tortugas marinas, de cuello corto y caparazón deprimido con grandes escudos epidérmicos; con las extremidades transformadas en aletas natatorias sin dedos libres, con una o dos garras cortas.

***Caretta caretta*:** Tortuga que se diferencia externamente de otras Cheloniidae por presentar sólo tres pares de escudos inframarginales, sin poros. Tiene también dos pares de escudos prefrontales y cinco (ocasionalmente cuatro) pares de escudos costales (Wyneken, 2004). El dorso del caparazón es castaño. Puede alcanzar 1,30 m de longitud carapacial y un peso de 500 kg. Cabeza grande y robusta. Dos garras en las aletas anteriores y posteriores. Frecuenta zonas costeras poco profundas, aunque como otras tortugas marinas, realiza amplias migraciones oceánicas. De dieta carnívora, se alimenta de moluscos, crustáceos, peces y cnidarios (Carreira y Maneyro, 2013). La cópula se produce en el agua, relativamente cerca de la costa de desove, luego de la cual la hembra pone en promedio un centenar de huevos en un hoyo que cava en la arena. Realiza varias nidadas durante la temporada reproductiva y llega a poner más de 500 huevos en total (Carreira et al., 2005). Las zonas de nidificación se distribuyen ampliamente en el mundo: África, Madagascar, costas del Mediterráneo, Australia, Japón, EEUU, México y Venezuela (Carreira et al., 2005). Distribuida en mares tropicales y templados (Iverson, 1992), en la Argentina ha sido avistada en costas oceánicas de las provincias de Buenos Aires y Río Negro, hasta la altura del paralelo 40° 30'S (Figura 241) (González Carman et al., 2011).

***Chelonia mydas*:** Esta tortuga se reconoce de otras de la misma familia por poseer un solo par de escamas prefrontales, alargadas. En el carapax presenta cuatro pares de escudos costales y en el plastrón cuatro de escudos inframarginales sin poros (Wyneken, 2004). El color dorsal en los juveniles es negruzco, cambiando a verde grisáceo, verde oliva o castaño con el crecimiento. Alcanza poco más de 1 m de longitud y un peso de 185 kg. Con una sola garra en aletas anteriores y posteriores. Se la encuentra en zonas costeras poco profundas, alimentándose de algas verdes y rojas, dieta casi exclusiva del adulto. Los juveniles, en cambio, consumen durante sus primeros años de vida alimento de origen animal (medusas, tunicados, anémonas y calamares, Carreira y Maneyro, 2013). La reproducción es bienal o cada tres o cuatro años; la cópula ocurre en el mar, cerca del área de anidación en playas tropicales, y se prolonga por varias horas. La hembra luego cava un hoyo en la arena donde deposita un centenar de huevos cada vez; comportamiento que repite, cada 15 días, hasta ocho veces durante la temporada (Freiberg, 1981). Se distribuye en todos los mares tropicales y templados (Iverson, 1992). En la Argentina, en costas del Océano Atlántico hasta la Península Valdés (Scolaro, 2005; González Carman et al., 2011). Se la encuentra tanto en la costa atlántica como en el Río de la Plata, entre la Argentina y Uruguay (Figura 241) (Carreira et al., 2005).

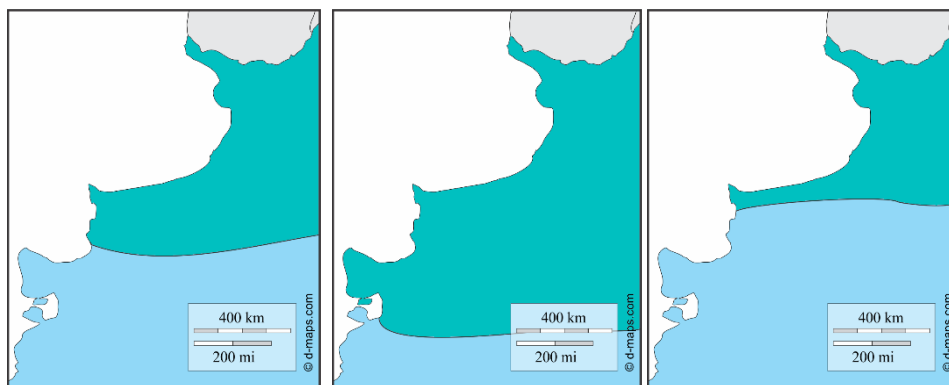


Figura 241: Distribución de *Caretta caretta* (izquierda), *Chelonia mydas* (centro), y *Dermochelys coriacea* (derecha) en las costas argentinas.

**FAMILIA DERMOCHELYIDAE.**— Familia monotípica de tortugas marinas, de cabeza grande y cuello corto, con extremidades transformadas en aletas natatorias, sin garras, y caparazón blando de textura coriácea sin grandes escudos evidentes.

***Dermochelys coriacea*:** Es la más grande de las tortugas vivientes, ya que puede alcanzar más de 2 m de longitud carapacial y un peso de 900 kg (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). Tiene las características indicadas para la familia por ser su única representante. Presenta cinco crestas dorsales longitudinales y es de color negro con pequeñas manchas blancas a rosadas. El borde superior del pico posee una pronunciada escotadura medial entre dos puntas dirigidas hacia abajo. De hábitat marino pelágico, migra grandes distancias (hasta más de 11 000 kilómetros) nadando velozmente. Se alimenta básicamente de medusas, para cuya retención y deglución le sirven grandes espinas faríngeas de puntas orientadas hacia el estómago, además de anfípodos y peces en forma ocasional. Es capaz de una limitada regulación de su temperatura corporal (“endotermia”). Al igual que el resto de las tortugas marinas, la cópula ocurre en el agua. Se reproduce sólo cada dos o tres años (Achaval y Olmos, 2007), y pone hasta 160 huevos a intervalos de 10 días, en varias ocasiones durante cada temporada reproductiva. Se distribuye en todos los mares tropicales y templados del mundo (Iverson, 1992). En la Argentina ha sido vista en costas de la provincia de Buenos Aires hasta los 39° 30’S (Figura 241) (González Carman *et al.*, 2011).

**FAMILIA EMYDIDAE.**— Tortugas de agua dulce o terrestres, sin escudo intergular en el plastrón. Mejor representada en el hemisferio norte, en la Argentina sólo se encuentra una especie de esta familia.

***Trachemys dorbigni*:** También denominada ocasionalmente *Pseudemys dorbigni*, se reconoce por su carapax redondeado y rugoso, sus extremidades con membranas interdigitales y su vistoso diseño en tonos verde, castaño y amarillo en las hembras y en juveniles de ambos sexos. Cabeza y extremidades surcadas por líneas de estos colores y una banda horizontal destacada detrás del ojo, amarilla o naranja. Los machos sufren la pérdida progresiva de este patrón, y el caparazón se torna grisáceo y moteado de negro. Presente en ríos con selva en galería, arroyos, cañadas y lagunas con abundante vegetación sumergida y flotante (Gallardo, 1982; Gomes y Krause, 1982; Carreira *et al.*, 2005). Duerme e hiberna bajo el agua semienterrada en el barro, y emerge en los días templados de invierno. Los juveniles se alimentan de insectos y vegetación acuática. La dieta de los adultos es predominantemente carnívora (peces, anfibios, aves, roedores pequeños, moluscos e insectos y aun carroña) y, en menor proporción, herbívora (Gallardo, 1977, 1982). La cópula ocurre en el agua y es precedida por un cortejo en el que el macho nada en círculos cara a cara con la hembra (Freiberg, 1975). Produce hasta tres puestas anuales (Carreira y Maneyro, 2013). Las oviposuras son a la mañana o al final de la tarde, preferentemente en suelos arenosos de textura fina, sin riesgo de inundación y con exposición solar directa. Los huevos son depositados en tres o cuatro capas, cada una cubierta con tierra o arena. Las capas

superior e inferior tienen huevos inviábiles flexibles y translúcidos; los restantes son elipsoidales y duros, color blanco opaco. Las camadas comprenden en promedio 11 huevos por nido, número que disminuye conforme aumenta la latitud (Vanzolini, 1997). En la Argentina está presente en las cuencas de los ríos Paraná y Uruguay, desde la provincia de Corrientes hasta el Río de la Plata (Figura 242). Es común en la estepa pampeana de Uruguay, por casi todo su territorio, y en el estado brasilero de Rio Grande do Sul (Cabrera, 1995; 1998).

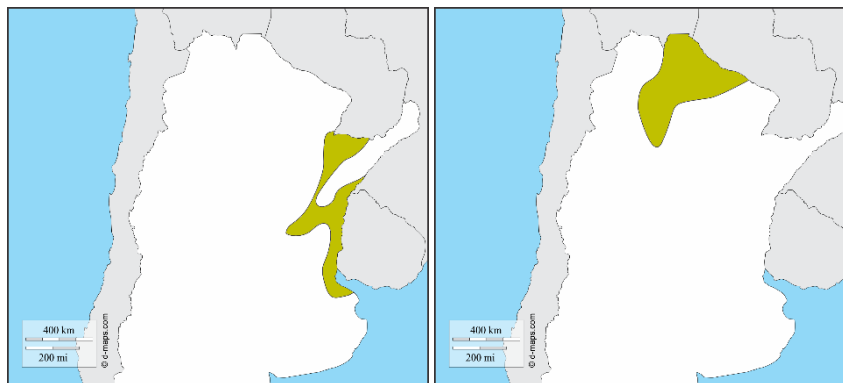


Figura 242: Distribución de *Trachemys dorbigni* y *Kinosternon scorpioides* en la Argentina.

**FAMILIA KINOSTERNIDAE.**— Tortugas de hábitos acuáticos a semiterrestres, con algún grado de articulación en el plastrón; piel arrugada con pocas escamas; bárbulas en el mentón y ocasionalmente en la garganta.

***Kinosternon scorpioides scorpioides*:** Fácilmente identificable por su caparazón alto, con tres carenas longitudinales; plastrón con los lóbulos anterior y posterior móviles con respecto al sector medio, fijo; cabeza grande con pico en gancho y cola terminada en uña (grande en el macho, diminuta en la hembra). Carapax de color castaño, pardo rojizo o gris verdoso; piel grisácea. Con cuatro a 12 bárbulas carnosas cónicas en la garganta, detrás del pico. Frecuenta pantanos, selva baja inundable y charcos cenagosos. Es de actividad crepuscular y nocturna. Caminadora de fondo más que nadadora, permanece sumergida gran parte del día en verano, asomando del agua sólo sus ojos y narinas. Hiberna totalmente sumergida si hay disponibilidad de agua, o refugiada en tierra entre la hojarasca. Es de desplazamiento lento; cuando es sorprendida trata de disimularse o refugiarse en la vegetación en lugar de fugar rápidamente como hacen otras tortugas acuáticas. Goeldi (1906), Pritchard y Trebbau (1984) y Cabrera (1998) verificaron una dieta carnívora. Otros autores (Freiberg, 1977; Vanzolini *et al.*, 1980; Métrailler y Le Gratiot, 1996) la consideran omnívora, capaz de alimentarse también de algas, restos vegetales y frutos. La cópula ocurre en tierra, con el macho trepado y aferrado al borde del caparazón de la hembra con sus cuatro extremidades. Cuando aquella finaliza, la hembra procura desprender las extremidades del macho mediante picotazos y huida (Pritchard y Trebbau, 1984). Los huevos son considerablemente grandes en relación con el cuerpo de la hembra (28%, en promedio, de la longitud carapacial; obs. pers.) y son puestos en número de uno a tres en nidos poco profundos, cubiertos de hojarasca (Ceï, 1993); son elipsoides, color blanco opalescente y de cáscara dura. A pesar de su pequeño tamaño, esta tortuga es apetecida en varias regiones de América del Sur (Freiberg, 1954; Dixon y Soini, 1986; Vogt, 2008). En la Argentina se desconoce su consumo. Es una de las tortugas con más amplia distribución geográfica: desde Panamá hasta el noroeste argentino, a través de las caatingas, selva y chaco (Figura 242) (Vanzolini *et al.*, 1980; Cabrera y Colantonio, 1997).

**FAMILIA TESTUDINIDAE.**— Tortugas terrestres, presentes en las regiones tropicales a templadas del mundo excepto Australia. Carapax generalmente globoso, alto; cabeza y cuello comple-

tamente retráctiles en el caparazón. Extremidades posteriores columnares; dedos incapaces de movimiento libre.

***Chelonoidis carbonarius*:** Denominada por algunos autores *Geochelone carbonaria*, es una tortuga de carapax alto, con los bordes laterales subparalelos a cóncavos y escudos dorsales de color negro con el centro amarillo. Puede alcanzar 60 cm de longitud carapacial y un peso de 28 kg (Vinke *et al.*, 2008). Piel negra con escamas rojas y/o amarillas en la cabeza; extremidades y cola negras, con escamitas rojas intercaladas. Es una especie de sabanas arboladas y del ecotono selva-sabana. Su alimentación es predominantemente herbívora (hojas, raíces, corteza, flores y frutas silvestres, con predominio de éstas, según sea su disponibilidad estacional; Moskovitz y Bjorndal, 1990) aunque, como muchas otras Testudinidae, complementa su dieta con material animal (caracoles, insectos, lombrices, huesos y carroña de vertebrados). Detalles sobre su reproducción en la Argentina son poco conocidos: pone entre la hojarasca, al parecer sin cavar nido, hasta 12 huevos esferoidales blancos con cáscara áspera (Freiberg, 1954; 1975). En el norte de América del Sur las hembras cavan un nido somero donde depositan dos a siete huevos cada vez, reiterando puestas durante algunas semanas (Métrailler y Le Gratiot, 1996). Pueden depositar de tres a cinco nidadas en una misma temporada reproductiva (Vogt, 2008). Conocida como “Jabuti” o “Jaboty” en Brasil era, según Goeldi (1906), probablemente el más popular de los animales para los indígenas brasileños, participando de sus leyendas y fábulas y constituyendo un importante recurso alimenticio, como lo es también para los Ayoreo del Paraguay (Gayet, 2008). En la Argentina se desconoce su aprovechamiento como tal. Habita desde Panamá y las Antillas hasta el norte de la Argentina (Censky, 1988; Iverson, 1992; Cabrera, 1998) en una enorme, aunque fragmentada, distribución. Varios autores coinciden en que probablemente constituye un conjunto de especies o subespecies todavía no descriptas (Pritchard y Trebbau, 1984; Vinke *et al.*, 2008). En la Argentina, Bolivia y Paraguay es principalmente chaqueña (Figura 243).

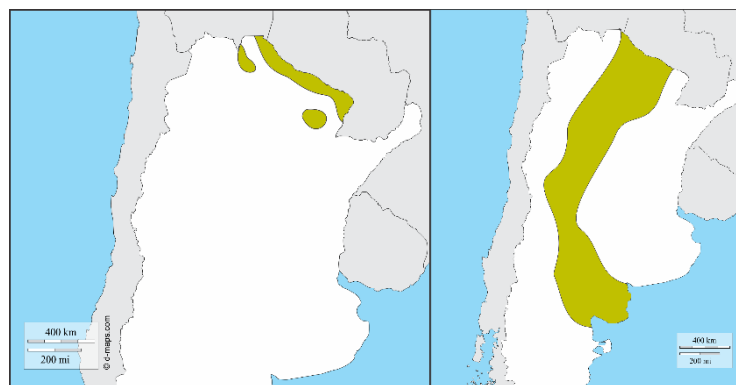


Figura 243: Distribución de *Chelonoidis carbonarius* (izquierda) y *Chelonoidis chilensis* (derecha) en la Argentina.

***Chelonoidis chilensis*:** Carapax de contorno elíptico, abovedado. Sin escudo nual. Caparazón ocre a castaño claro, con líneas de crecimiento negruzcas hacia los bordes de cada placa. Plastrón formado por escudos pares. Juveniles más oscuros y de contorno más redondeado que los adultos. Habita ambientes caracterizados por vegetación arbórea y arbustiva xerófila y frecuentemente espinosa. Aunque es de actividad diurna, evita las horas de mayor insolación refugiándose bajo arbustos, pajonales u oquedades someras que son utilizadas también para su descanso nocturno. Para hibernar ocupa cuevas algo más profundas. De dieta predominantemente herbívora se alimenta de tallos y frutos de cactáceas, así como de hojas, frutos y semillas de otros vegetales de su ambiente natural, complementándola con carroña y huesos. Entre octubre y febrero se produce la cópula. Durante ésta, el macho, más pequeño que la hembra, se coloca detrás de ésta casi vertical, apoyando en el suelo sólo sus extremidades posteriores. Con cada

empuje pelviano emite sonidos guturales graves. Aproximadamente un mes después de la cópula, la hembra cava un nido de unos 10 cm de profundidad con sus miembros posteriores y deposita hasta seis huevos esféricos blancos de cubierta calcárea quebradiza, cubriéndolos con la tierra previamente extraída. La duración de la incubación es variable; según sean las condiciones ambientales más o menos favorables puede extenderse desde cuatro meses hasta más de un año (Vinke *et al.*, 2008). Las tortuguitas eclosionan luego de una lluvia que torne friable el suelo (Freiberg, 1974, 1975; Gallardo, 1977). Es una especie altamente presionada por su comercialización como mascota y la degradación del hábitat. Se distribuye en la región chaqueña de Bolivia (Cabrera *et al.*, 2016), Paraguay y la Argentina, alcanzando en nuestro país hasta los 41° S, en la provincia biogeográfica del Monte (Figura 243). Es la única tortuga continental americana que llega a tan alta latitud, haciéndolo a través de un ecotipo patagónico cuya fisiología le permite vivir a temperaturas relativamente bajas. Éste pernocta e hiberna en refugios de mayor longitud que el cuerpo del animal, y muestra aspectos morfológicos, de hábitat y comportamentales de notable paralelismo con lo descrito por Germano *et al.* (1994) para la especie norteamericana *Gopherus agassizii*.

## PLEURODIRA

**FAMILIA CHELIDAE.**— Tortugas dulceacuícolas de América del Sur, Australia y Nueva Guinea caracterizadas, entre otros rasgos, por una marcada emarginación a los lados del cráneo, vértebras 5ª y 8ª biconvexas, mesoplastron ausente y presencia en el plastrón de escudo intergular.

***Acanthochelys pallidipectoris*:** Tortuga de caparazón chato, con depresión vertebral formando un canal longitudinal. Ausencia total de huesos neurales. Cuello con tubérculos córneos espinosos. Dos bárbulas cónicas pequeñas en el mentón. Carapax castaño a pardo rojizo, que alcanza cerca de 18 cm de largo. Plastrón amarillo marfil, con las cisuras bordeadas de negro. Una a tres espículas córneas agrupadas en la región posterior del muslo, claramente mayores que las escamas acompañantes, apreciables incluso en juveniles de poco tamaño (Cabrera y Böhm, 2015). Se la encuentra en zonas inundables, lagunas poco profundas y zanjas al costado de rutas anegadas luego de lluvias en el bosque chaqueño (Waller, 1988; Cabrera, 1998). Su período anual de actividad, cuando puede encontrársela tanto de día como de noche, abarca sólo entre cuatro y seis meses. Consume renacuajos, insectos, lombrices y pececillos, no siendo atraída por alimento vegetal alguno. La reproducción ocurre en verano. La cópula se produce en tierra, donde el macho trepa al caparazón de la hembra aferrándose con las cuatro extremidades. Freiberg (1947) comenta que los huevos de esta especie son puestos, en la provincia del Chaco, en pequeñas barrancas de las lagunas que frecuenta. Se trata de esferoides poco más largos que anchos, con cáscara dura de color blanco opalescente. Especie endémica de la región chaqueña del norte argentino (Figura 244) y de áreas de esta formación biogeográfica en Bolivia y Paraguay (Vinke *et al.*, 2011; Cacciali *et al.*, 2016).

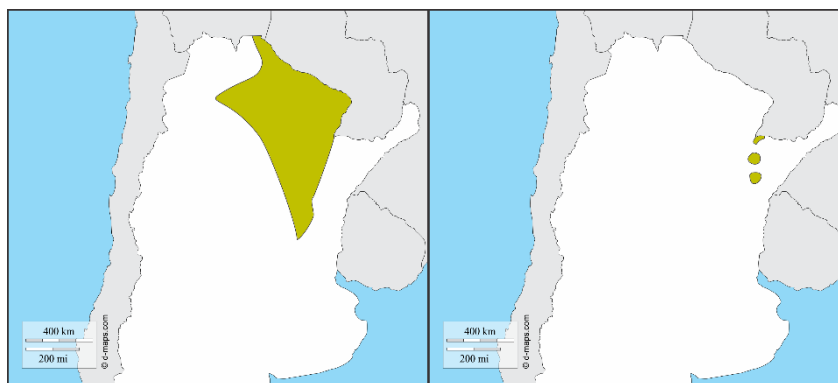


Figura 244: Distribución de *Acanthochelys pallidipectoris* (izquierda) y *Acanthochelys spixii* (derecha) en la Argentina.

***Acanthochelys spixii*:** Tortuga que presenta el caparazón con marcada depresión vertebral formando un canal longitudinal, ausencia por completo de huesos neurales y cuello con tubérculos córneos espinosos, todas características del género; pero la distingue de la anterior su plastrón uniformemente negro y la carencia de espículas córneas en los muslos. Con dos bárbulas mentonianas cónicas, pequeñas. El carapax es negro o pardo rojizo; puede alcanzar unos 19 cm de largo. Los juveniles tienen notable coloración aposemática: negro con sectores rojos en la mayoría de sus escudos (Cabrera, 1998). Frecuenta variados hábitats: pantanos, arroyos de agua corriente, lagunas someras, cuerpos de agua a la vera de caminos, riachos y bañados próximos a áreas residenciales e industriales, y charcos temporarios (Vaz-Ferreira y Sierra de Soriano, 1960; Freiberg, 1967; D'Amato y Morato, 1991). Astort (1983) observó que *Acanthochelys spixii* es muy acuática; termorregula dentro del agua somera cercana a la orilla y sólo emergen los ejemplares enfermos, o para nidificar o mudar de hábitat. Es más caminadora de fondo que nadadora. En verano se trasladan por la noche de un cuerpo de agua a otro (Lema y Sarmiento Ferreira, 1990). Es un quelonio carnívoro, cuya dieta en la naturaleza está compuesta básicamente por invertebrados (Souza, 2004; Achaval y Olmos, 2007). Las puestas comprenden de uno a nueve huevos, dispuestos en una capa única y a pocos centímetros de profundidad, recubiertos por tierra (Freiberg, 1975; D'Amato y Morato, 1991; Carreira y Maneyro, 2013). Los huevos son de cáscara dura, esferoidales, blanquecinos, y presentan pequeñas rugosidades dispersas. En la Argentina está presente en tributarios orientales del río Paraná en la provincia de Corrientes (Figura 244). Más común en la cuenca del río Negro y litoral oriental de Uruguay y en el sur y este de Brasil, desde el estado de Rio Grande do Sul hacia el norte, alcanzando la cuenca del río São Francisco.

***Hydromedusa tectifera*:** Tortuga fácilmente reconocible por su cuello más largo que el caparazón, sólo cuatro garras en las manos, y escudo nucal ancho, excluido del borde anterior del carapax y ubicado detrás del primer par de marginales, de modo que pareciera haber una serie longitudinal de seis escudos vertebrales. Alcanza 28 cm de longitud carapacial. Cabeza deprimida y alargada, con los ojos en marcada posición anterodorsal. Sin bárbulas mentonianas. Se la halla en hábitats de aguas lénticas (bañados y lagunas), así como en ríos y arroyos (Vaz-Ferreira y Sierra de Soriano, 1960; Gallardo, 1987; Gudynas, 1989; Lema y Sarmiento Ferreira, 1990 y obs. pers.). Es caminadora de fondo y nadadora, y de actividad nocturna. Muestra temperamento arisco, pero no es agresiva. En sus desplazamientos terrestres avanza rápidamente, con el largo cuello arqueado en "S". Su dieta es carnívora; integrada por crustáceos, insectos, pececillos, anuros adultos y larvales y caracoles de río (Freiberg, 1977; Gallardo, 1987). Como otras tortugas acuáticas, se alimenta únicamente en el agua. Cortejo y cópula son descritos por Lescano *et al.* (2007) en arroyos cordobeses: el macho trepa al caparazón de la hembra y se toma del borde con las garras de sus cuatro extremidades, mordiéndole el cuello sostenidamente, posiblemente para inmovilizarla. Estos mordiscos no producen lesión en la hembra. La cópula dura menos de una hora y transcurre con la pareja completamente sumergida, apoyada en el lecho del curso de agua, durante el atardecer o la noche. Los huevos, cinco a 15 por nidada, son puestos en hoyos cavados en la arena, incubándose en alrededor de 100 días. Son blancos, de cáscara dura y lisa, y poseen forma elíptica (Freiberg, 1975, 1977). En la Argentina se distribuye en el Alto Paraná y sus afluentes en Misiones y Paraguay, delta del Paraná y ríos y arroyos bonaerenses que desembocan en el Río de la Plata; poblaciones aisladas en las Sierras Chicas de Córdoba, con gran número de ejemplares, y en Sierra de la Ventana (Figura 245). Cuenca del río Uruguay y en gran parte del territorio uruguayo. También en el este y sudeste de Brasil (Cabrera, 1995; 2015).

***Mesoclemmys vanderhaegei*:** Especie sucesivamente incluida en los géneros *Phrynops*, *Batrachemys* y *Bufocephala* por características morfológicas particulares (Cabrera, 1998; McCord *et al.*, 2001), actualmente agrupada con otras especies de tortugas "cabeza-de-sapo" bajo el más antiguo nombre genérico disponible (Bour y Zaher, 2005). El carapax presenta tres a cinco neurales, el primero de ellos sin contacto con el proneural, y puede alcanzar 27 cm de largo. En el

cráneo, la lámina dorsal de los parietales es muy estrecha, menor que la mitad del diámetro orbital. Dos bárbulas mentonianas cónicas. Piel grisácea. Cuello y garganta sin líneas oscuras. Plastrón amarillento con mancha central oscura de bordes difusos. Su hábitat típico está constituido por lagunas poco profundas, con abundante vegetación acuática, circundadas por estepas con árboles escasos y campos cultivados (Bour y Pauler, 1987). En Misiones y en Brasil se la encuentra en arroyos con selva en galería (Cabrera, 1998; Souza *et al.*, 2000). Poco se sabe sobre su biología. Cei (1993) menciona que tiene dieta carnívora y es de actividad diurna. Su temperamento es agresivo y mordaz, tanto en adultos como en juveniles de ambos sexos (Bour y Pauler, 1987). Acerca de su reproducción estos autores reportaron que una hembra de Tobatí, Paraguay, puso tres huevos. He verificado (Cabrera, 1998), radiografiando una hembra adulta de 21,4 cm de largo recto del caparazón colectada en Misiones, que la camada alcanza a seis huevos; éstos son elipsoidales, de 35,5 mm x 28,7 mm. Se distribuye en Paraguay al este del río homónimo; en Brasil desde Cuiabá hasta el noreste argentino (Figura 245), donde alcanza su límite austral de distribución, y existen citas para Bolivia (Cabrera, 1998; Souza *et al.*, 2000; Gonzáles y Reichle, 2002; Marques *et al.*, 2014; Cacciali *et al.*, 2016).

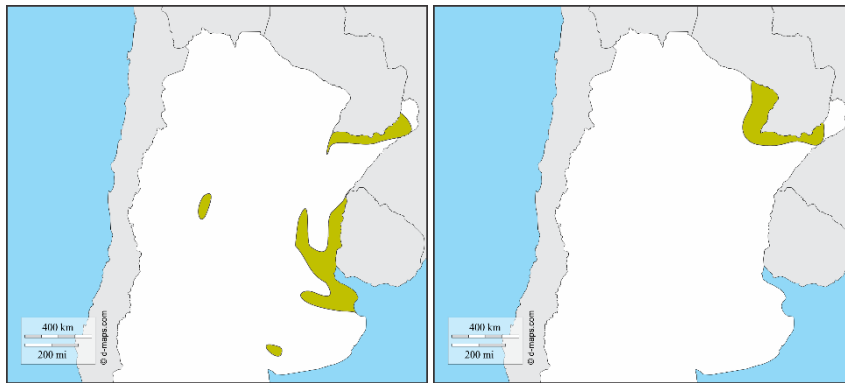


Figura 245: Distribución de *Hydromedusa tectifera* (izquierda) y *Mesoclemmys vanderhaegei* (derecha) en la Argentina.

***Phrynops geoffroanus*:** Tortuga cuya longitud del caparazón en las hembras, siempre más grandes que los machos, puede llegar a los 39 cm. Carapax de color pardo rojizo. Los individuos juveniles de ambos sexos presentan el plastrón (y parte inferior de garganta y cuello) rojizo, surcado por numerosas líneas negras irregulares, a veces cortas y curvas, otras conectadas entre sí, patrón que desaparece progresivamente conforme el animal crece, dando lugar a un plastrón casi uniforme, amarillento. Notoriamente, la conservación en alcohol de juveniles en colección produce también la pérdida del pigmento rojo en poco tiempo, dejando sólo las manchas oscuras sobre un fondo blancuzco. Dorso de la cabeza castaño grisáceo, variablemente recorrida a lo largo por estrías más oscuras o más claras que la tonalidad de fondo. Mitad inferior de los lados de la cabeza, garganta y faz ventral del cuello, de color blanco, recorrido por líneas negras dispuestas con escasa simetría bilateral, y que no se unen bajo el mentón formando la gruesa “U” característica de *P. williamsi*. Dos bárbulas carnosas largas, de sección uniforme, bajo el mentón. De actividad diurna, se guarece para el descanso nocturno en refugios sumergidos; por ejemplo, bajo troncos caídos en el agua. De hábitats dulceacuícolas variados, puede encontrársela en ríos de corriente rápida tanto como en lagunas y bañados, incluso en ambientes contaminados. Es carnívora activa, consume artrópodos, moluscos y peces, con ingestión oportunista de frutos silvestres que caen al agua. Sus costumbres reproductivas son desconocidas en la Argentina. En la región amazónica (Vogt, 2008) y en Colombia (Morales-Betancourt y Lasso, 2012) las hembras pueden realizar hasta cuatro posturas anuales, en la estación seca. El apareamiento ocurre dentro del agua. Para anidar puede alejarse cientos de metros desde el agua, depositando entre siete y 28 huevos esféricos, de cáscara blanca, lisa y dura, en nidos poco profundos. Se distribuye



desde Colombia y Venezuela hasta el noreste argentino (Figura 246), a través de Perú, el norte de Bolivia, Paraguay al este del río homónimo, y gran parte del territorio brasilero. Su enorme área de distribución geográfica posiblemente se deba a que se trataría de un complejo de especies relacionadas, lo que se refleja en marcadas diferencias morfológicas entre algunas poblaciones (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007; Vogt, 2008; Schneider *et al.*, 2011).

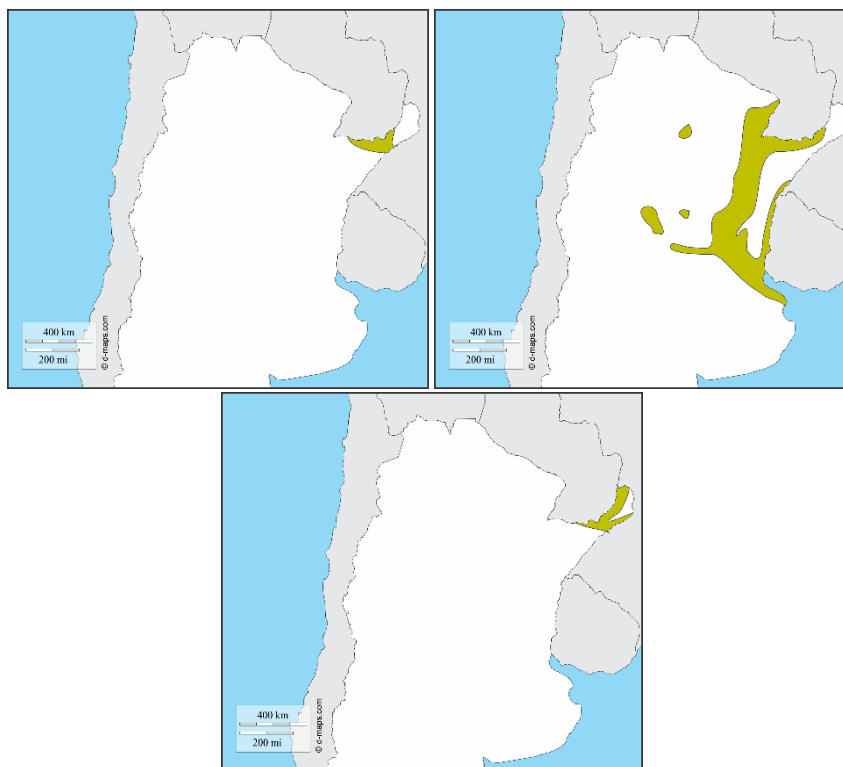


Figura 246: Distribución de *Phrynops geoffroanus* (arriba izquierda), *Phrynops hilarii* (arriba derecha), y *Phrynops williamsi* (abajo) en la Argentina.

***Phrynops hilarii*:** Tortuga grande, que alcanza cerca de 40 cm de longitud carapacial. Una línea negra a cada lado de la cabeza que recorre desde el hocico hasta el cuello, atravesando el medio del ojo (incluso el iris), y un lunar debajo de cada tímpano, la hacen inconfundible. Garganta blanca, con dos líneas negras delgadas divergentes hacia posterior, que no se unen bajo el mentón. Dos bárbulas carnosas mentonianas expandidas a distal. Carapax de color castaño, sin estrías. Plastrón blanco amarillento, con manchas negras circulares o alargadas. De hábitats preferentemente lénticos, tales como lagunas y bañados con vegetación flotante, arroyos lentos y cursos fluviales con lecho de fango o arena (Gallardo, 1977, 1982; Cei, 1993; obs. pers.), incluso en ambientes peridomiciliarios altamente contaminados o con agua salobre (Fabius, 2004). Muestra comportamiento asociativo durante su exposición termorreguladora, el reposo nocturno y el letargo invernal. Esto favorecería una respuesta coordinada de huida ante amenazas (Astort, 1983). En los meses cálidos alterna la natación en superficie con la flotación pasiva y el asoleado sobre rocas o troncos semisumergidos, que le posibilita arrojar al agua en caso de ser molestada. Su dieta es carnívora (insectos, moluscos, cangrejos, peces, anfibios, aves y pequeños mamíferos). En el apareamiento el macho trepa al dorso de la hembra, tomándose del borde del caparazón con las garras de sus cuatro extremidades e intentando alinear su cabeza con la de ella, quien lo transporta por el agua hasta un sector con poca profundidad. Una vez allí, el macho procura asociar ambas cloacas, hasta conseguir la introducción peneana. Durante la cópula, que dura 10 a 15 minutos, el macho muerde o presiona con el hocico la nuca de la hembra (Astort, 1984). En Barranqueras, Chaco, es común encontrar nidos en proximidad de vivien-

das humanas. Los nidos son cavados en suelo arenoso, desnudo o con predominio de vegetación herbácea y buena insolación (Souza, 2004; J. Tort, com. pers.). Cada nido puede alojar hasta 23 huevos, generalmente 12 ó 14, esféricos, de cáscara blanca, lisa y dura, depositados en dos posturas anuales (Astort, 1984; Bager, 1996). En el litoral argentino los pobladores hacen uso moderado de esta tortuga como alimento, tanto de los huevos como de la carne (Cabrera, 1998). Se distribuye en las cuencas del río Paraná, desde Misiones hacia el sur, río Paraguay en cercanías de su desembocadura en el Paraná, y río Uruguay desde el sur de Brasil hasta su desembocadura; además, sudeste de Brasil y en el Uruguay (Figura 246). En la Argentina también en cuencas endorreicas de las provincias de Córdoba y Santiago del Estero. Introducida por el hombre en Tucumán (Laurent y Terán, 1981). Escasas citas para el Paraguay (Cacciali *et al.*, 2016).

***Phrynops williamsi***: Tortuga que puede alcanzar unos 37 cm de largo carapacial (Carreira y Maneyro, 2013). Carapax pardo oscuro con numerosas estrías radiales o subparalelas de color ocre o castaño, patrón a veces indistinguible por la proliferación de algas sobre el caparazón. El dorso de la cabeza y el cuello también de color pardo, con líneas castaño claro algo sinuosas, orientadas longitudinalmente. Dos bárbulas mentonianas cilíndricas, más cortas que el diámetro del ojo. Garganta blanca con dos gruesas líneas negras laterales que se unen bajo el mentón, formando una “U” abierta hacia posterior. Juvenil y adulto sin manchas notables en el plastrón blanco amarillento. Presente en hábitats de aguas límpidas, con lecho rocoso, arroyos y rápidos de la selva misionera; correderas del arroyo Urugua-i; pie de las Cataratas del Iguazú (Vaz-Ferreira y Sierra de Soriano, 1960; Waller y Chebez, 1987 y datos propios). Se asolea sobre rocas emergentes, aun con disponibilidad de arena o troncos aptos para ese fin (Buskirk, 1989). Invertebrados y pequeños vertebrados constituyen su dieta (Achaval y Olmos, 2007). Se conocen pocos detalles sobre sus actividades reproductivas; la cópula ocurre en el agua, y la hembra pone tres a siete huevos en terreno arenoso (Achaval y Olmos, 2007). Una hembra de Rio Grande do Sul examinada por Rhodin y Mittermeier (1983), portaba cuatro huevos en el oviducto izquierdo y cinco en el derecho, blancos, ovales y de cáscara dura, al parecer próximos a ser puestos. Se distribuye en el sector del alto río Paraná, en Paraguay y la Argentina, alcanzando el noreste de la provincia de Corrientes (Figura 246); noroeste y norte de Uruguay y sudeste brasileño; posiblemente presente en el SE de Corrientes y NE de Entre Ríos, por la cercanía de registros de la especie en la costa oriental del río Uruguay, en territorio del país homónimo (Carreira *et al.*, 2005).

# Archosauria

## DIAGNOSIS

- Dientes tecodontes, comprimidos y con márgenes aserrados.
- Con fenestras anteorbital y mandibular.
- Fémur con un trocánter adicional (Benton y Clark, 1988), que es una cresta prominente en el fémur, para la inserción muscular, lo que facilitó el bipedalismo (muy desarrollado en Archosauria).
- Postfrontal reducido; postparietales fusionados o ausentes (Benton y Clark, 1988).
- Costillas con procesos uncinados (procesos que se extienden posteriormente a cada costilla y que se superponen a la costilla siguiente, lo que de mayor solidez a la caja torácica y lugar de inserción de importantes músculos relacionados con la respiración; Codd et al., 2005; Tickle et al., 2007).
- Quinto dedo del pie reducido (reducido en Crocodylia, ausente en Aves).
- Con gastralias (costillas abdominales, que posiblemente colaboren en la respiración o protección abdominal; Carrier y Farmer, 2000; Claessens, 2004; Farmer, 2006).
- Con ventilación de los pulmones unidireccional (Farmer y Sanders, 2010; Schachner et al., 2013b; Farmer, 2015; Cieri y Farmer, 2016) (paralelismo con Varanidae; Schachner et al., 2013a).
- Ovario sólido. Glándula adrenal en bandas (Benton y Clark, 1988).
- Corazón con cuatro cámaras (división completa del ventrículo).
- Vejiga urinaria ausente. Estructura peculiar del oído.
- Órgano de Jacobson reducido o ausente en adultos.
- Huevos con cáscara calcárea formada de calcita (coriácea en Lepidosauria, formada por aragonita en Testudines; Winkler, 2006) y con albúmen; embriones con carúncula córnea.
- Nidificación compleja y cuidado de las crías (cuidado parental).
- Laringe capaz de producir vocalizaciones.
- A diferencia de Lepidosauria, la locomoción no involucra ondulación lateral, los miembros se ubican de manera más ventral y el esternón es más reducido.

Hay evidencia que indicaría en Archosauria la endotermia y altas tasas metabólicas son características de todo el grupo (Seymour et al., 2004; Grigg y Kirshner, 2015). Actualmente solo se la encuentra en las Aves; pero es posible que en los cocodrilos modernos la endotermia se perdiera al retornar a un hábito semiacuático. La endotermia está relacionada con el corazón dividido en cuatro cámaras, que implica la existencia de un circuito sistémico y otro pulmonar y la separación completa de la sangre oxigenada y desoxigenada. La estructura y ventilación de los pulmones de Archosauria también es congruente con una tasa metabólica alta. La presencia de

hueso altamente vascularizado (fibrolamelar) también ha sido relacionada a la endotermia, y está presente en juveniles de cocodrilos y en Archosaurios primitivos.

Archosauria forma parte de un *stem group* denominado Archosauromorpha que incluye un conjunto de fósiles relacionado. Archosauria es el *Crown group* que incluye a Crocodylia y a Aves y todos los grupos relacionados. Los arcosaurios incluyen a: Tecodontes, Pterosaurios, Crocodylia, Dinosaurios (Saurischia, Ornithischia, Theropoda y Aves) (Figura 247) (Gauthier, 1986; Sereno, 1999). Se reconocen en este grupo dos grandes linajes (Brochu, 2001; Benton, 2005): **Crurotarsi** (también llamado Crocodylotarsi) que contiene a los actuales cocodrilos, y **Ornithodira** (también llamado Ornithosuchia o **Avemetatarsalia**) que contiene a Dinosauria (incluidas las Aves). Estos dos grandes clados tuvieron su mayor diversidad a los fines del Triásico, hasta el gran evento de extinción masiva del límite Triásico-Jurásico (que afectó algo menos a Ornithodira). Los únicos representantes actuales de este grupo son los cocodrilos y las aves.

Crurotarsi se caracteriza por que el cuello tiende a ser corto (con costillas cervicales cortas y macizas) y el cráneo macizo; los miembros tienden a tener una posición más lateral. Además de los actuales Crocodylia, Crurotarsi incluye un número importante de formas fósiles (como Phytosauridae, Ornithosuchidae, Prestosuchidae, Rauisuchidae, Poposauridae, y Crocodyliomorpha; Benton, 2004), muy diversificadas en el Triásico, muchas con adaptaciones a la vida acuática (mandíbulas estrechas con numerosos dientes, adecuadas para una alimentación piscívora; narinas dorsales de posición elevada), aunque también había formas completamente terrestres.

Ornithodira (o Avemetatarsalia) reúne a Pterosauria y a Dinosauria; se caracteriza por tener cuello más largos y cráneo más liviano que Crurotarsi; además, falta la septomaxila, y en la mano el dedo I es corto y tiene una garra divergente (Benton y Clark, 1988; Benton, 2006). También son características el aumento de la tasa metabólica (demostrada por la microestructura de los huesos), de la tasa de crecimiento y la aparición de filamentos tegumentarios (protoplumas) (Xu et al., 2014).

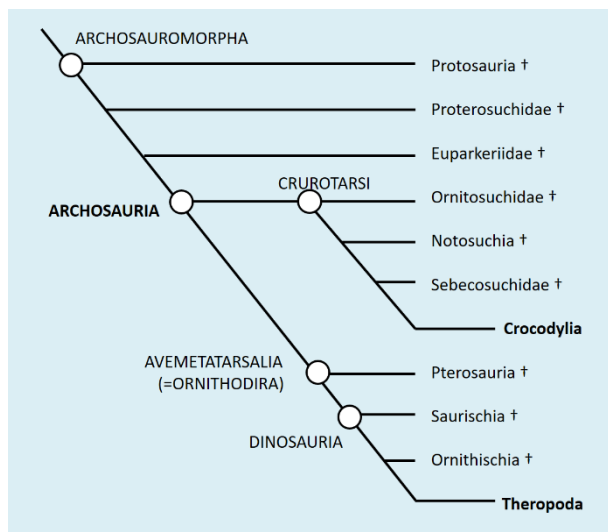


Figura 247: Filogenia de Archosauria (Modificado de Benton, 2015 y Baron et al., 2017); se señalan solamente algunos grupos fósiles de referencia. En negrita los grupos con representantes actuales.

**Pterosauria**, que es el grupo hermano de Dinosauria (Benton, 2006; Hone y Benton, 2007), es el primer grupo de vertebrados voladores y se diversificaron durante el Mesozoico. Las alas estaban formadas por una membrana de piel sostenida por el cuarto dedo de la mano hipertrofiado; algunos llegaron a medir hasta 15 metros de envergadura (*Quetzalcoatlus*; Figura 248) (Lawson, 1975). En por lo menos tres especies distintas se encontraron restos de estructuras tegumentarias filamentosas, similares a pelos, de posible función termorreguladora. Pterosauria convivió con los primeros Avialae durante más de 88 millones de años durante el Jurásico y el

Cretácico; en un principio ocuparon diferentes biomas, ocupando Pterosauria áreas costeras y Avialae sitios de tierra adentro, pero posteriormente los dos linajes fueron simpátricos.



Figura 248: Esqueleto del Pterodactilo más grande conocido, *Quetzalcoatlus northropi*, exhibido en el Museo de Historia Natural de Houston, Texas.

## SISTEMÁTICA

ARCHOSAURIA  
CRUROTARSI  
CROCODYLIOMORPHA  
CROCODYLIA  
GAVIALIDAE  
CROCODYLIDAE  
ALLIGATORIDAE  
ORNITHODIRA (Avemetatarsalia)  
DINOSAURIA  
ORNITHISCHIA  
SAURISCHIA  
THEROPODA  
COELUROSAURIA  
AVIALAE  
AVES

**LOS PULMONES UNIDIRECCIONALES: AVES, COCODRILOS Y SAURIOS**

La ventilación de los pulmones de los amniotas puede ser de dos maneras: de flujo y reflujo, tipo "mareas", típica de los mamíferos, con una división de los bronquios hasta el nivel de sacos ciegos o alvéolos; en este caso, durante la espiración no se produce intercambio gaseoso. La otra manera es el pulmón unidireccional, como el parabronquial de las aves, en la cual el aire fresco es siempre impulsado en una misma dirección, tanto durante la inspiración como en la espiración.

Los pulmones parabronquiales de las aves siempre han sido tomados como un ejemplo de adaptación del sistema respiratorio para favorecer las altas tasas metabólicas que requiere el vuelo y la endotermia. El flujo de aire de manera unidireccional en los parabronquios se considera que es un mecanismo más eficiente de ventilación, que los ciclos de inspiración-espiración de los pulmones saculares de los mamíferos. Sin embargo, nuevos descubrimientos de este mecanismo en cocodrilos y escamados están modificando estos conceptos evolutivos.

El pulmón de las Aves no contienen alvéolos (como el de los mamíferos), sino una gran cantidad de conductos denominados parabronquios, que son tubos que conectan los bronquios secundarios. Esta estructura pulmonar se complementa con los sacos aéreos, con los que están conectados anterior y posteriormente, y que sirven como reservorios de aire pero no participan en el intercambio gaseoso. Los sacos aéreos también sirven para la neumatización del esqueleto y producir su aligeramiento; dado que hay neumatización en muchos Dinosauria y Pterosauria, se infiere que esta característica es propia de los Ornithodira (Farmer, 2006). Y también se infiere que si había sacos aéreos, también habría pulmón parabronquial; esto sería una adaptación para el vuelo de los Pterosauria, pero también para sostener la tasa metabólica de los Dinosauria presumiblemente endotérmicos.

También se ha descubierto que en los Crocodylia hay un sistema de ventilación unidireccional de los pulmones (Farmer, 2010). En este caso no hay parabronquios, sino que los pulmones están tabicados en múltiples sacos ubicados anteroposteriormente, con conexiones entre ellos en paralelo, que permiten el flujo unidireccional del aire, tanto durante la inspiración como en la espiración. Este sistema se ha observado en muchas especies de cocodrilos (Farmer, 2015). Por lo tanto, si este sistema lo presentan tanto los cocodrilos (Crurotarsi) como los Dinosauria (Ornithodira), puede suponerse que este tipo de respiración es propio de todos los Archosauria (Farmer, 2015; Cieri y Farmer, 2016). Más recientemente se ha descubierto que algunos Lepidosauria tienen este tipo de ventilación. Se ha descubierto en los Varanidae (Schachner et al., 2013a) y en los Iguanidae (Cieri et al., 2014). Por lo tanto, es posible que este tipo de ventilación haya aparecido en todos los Reptilia (Lepidosauria + Archosauria) (Cieri y Farmer, 2016).

Por lo tanto, la hipótesis tradicional de que esta característica sería una adaptación para el vuelo y la endotermia debe ser revisada (Cieri y Farmer, 2016) y posiblemente se trate más de una exaptación. La presencia de este mecanismo en cocodrilos y lagartijas indica que su aparición no está necesariamente relacionada con el vuelo de las aves. Es posible que la función primaria de la ventilación unidireccional puede tener que ver con la eficiencia de la respiración en condiciones de hipoxia (que fue común durante el Mesozoico), con el hecho que permite un mecanismo de contracorriente entre el sistema respiratorio y circulatorio (lo que no es posible con el sistema alveolar de los mamíferos), y con el hecho que permite una buena ventilación con un mínimo cambio de volumen de la caja torácica, etc. (Cieri y Farmer, 2016).

## CROCODYLIOMORPHA

Diagnosis: Cráneo esculturado, aplanado posteriormente. Abertura temporal superior reducida, con los dos arcos zigomáticos. Narinas externas dorsales en la punta de una protuberancia. Paladar secundario altamente desarrollado en los grupos actuales. Miembros posteriores más largos que los anteriores. Cuatro dedos en la pata posterior. Gastralias y escamas epidérmicas dorsales y ventrales reforzadas por placas óseas dérmicas.

Crocodyliomorpha es el único Crurotarsi que sobrevivió al evento de extinción del Triásico-Jurásico; durante el Mesozoico tuvo una mayor diversidad que la que se observa en los Crocodylia actuales. En la evolución de los cocodrilos fósiles se observa la tendencia hacia el desarrollo del paladar óseo secundario, que culmina en Crocodylia: en Protosuchia no existe paladar secundario, en Archaeosuchia el paladar secundario está formado parcialmente por los maxilares, en Mesosuchia por maxilares y palatinos y en Eusuchia y Crocodylia por maxilares, palatinos y pterigoides.

## CROCODYLIA

Diagnosis: Armadura dorsal bien desarrollada con osteodermos, ventral presente o ausente; miembros anteriores con cinco dedos, posteriores con cuatro, todos con palmadura; cráneo deprimido y de forma triangular, con hocico alargado; narinas, oídos y ojos ubicados dorsalmente como una adaptación a permanecer semisumergidos; ojos con membrana nictitante transparente y *tapetum lucidum* para la visión nocturna (suelen cazar de noche); paladar óseo secundario formado por maxilares, palatinos y pterigoides; las coanas incluidas enteramente en el pterigoides; con paladar carnoso formado por pliegues de la parte posterior de la lengua; con costillas abdominales; pubis no forma parte del acetábulo; corazón dividido en cuatro cámaras (con foramen de Panizza); con pistón hepático (capacidad de mover posteriormente el hígado, por medio de un músculo diafragmático, para ayudar en la expansión de los pulmones; Gans y Clark, 1976; Munns et al., 2012); hendidura cloacal longitudinal; machos con órgano copulador único; órgano de Jacobson ausente en los adultos (se puede encontrar en los embriones); con órganos sensoriales tegumentarios que detectan presión, que les permiten detectar ondas tanto en el aire como en el agua cuando están semisumergidos. Los adultos y juveniles producen vocalizaciones con más de 20 diferentes tipos de sonidos reconocidos (Britton, 2003). Producen sonidos con las cuerdas vocales, pero también sonidos de baja frecuencia con la musculatura del cuerpo bajo el agua. El sexo es determinado por la temperatura de incubación (temperaturas altas producen machos). Ponen los huevos en nidos construidos con vegetales y tierra. Con cuidado parental de los nidos y juveniles.

Cambian su dieta a medida que van creciendo, desde insectos, crustáceos, peces hasta grandes vertebrados; son incapaces de masticar por lo que comen sus presas enteras o desgarran trozos mediante el giro de todo el cuerpo mientras la muerden firmemente. Aunque son principalmente carnívoros, ahora se sabe que incorporan regularmente frutas y vegetales (Platt et al., 2013). El estómago está dividido en una parte anterior, muscular, en la que generalmente se encuentran piedras (gastrolitos) que ayudan a la disgregación mecánica del alimento (similar a la molleja de las aves), y una parte posterior donde se lleva a cabo la digestión ácida del alimento.

Si bien la mayoría de las especies de cocodrilos estaba en peligro de extinción hace unos 30 años (debido a la caza para obtener la piel), muchas especies han sido recientemente recuperadas espectacularmente debido a una combinación de medidas proteccionistas (principalmente protección de las especies, protección de los hábitats, control del comercio ilegal, y buenos programas de manejo; Britton, 2003). En nuestro país las poblaciones de *Caiman latirostris* y *C. yacare* son saludables y no están amenazadas, habiendo programas de extracción sustentable en modalidad de rancheo (Prado et al., 2012).

El nombre del grupo se puede escribir tanto como Crocodylia (consistente con el género *Crocodylus*) o como Crocodilia (con la grafía original de Owen, 1872). Existen 27 especies de cocodrilos; recientemente se describieron nuevas especies africanas, reconocidas morfológica y molecularmente (Grigg y Kirshner, 2015). Las relaciones filogenéticas de las especies actuales están relativamente bien establecidas (Figura 249), pero quedan algunas dudas sobre las relaciones de *Gavialis* y *Tomistoma* (Poe, 1996; Brochu, 1997; Trueman, 1998; Gatesy et al., 2003; Harshman et al., 2003, Li et al., 2007; Oaks, 2011).

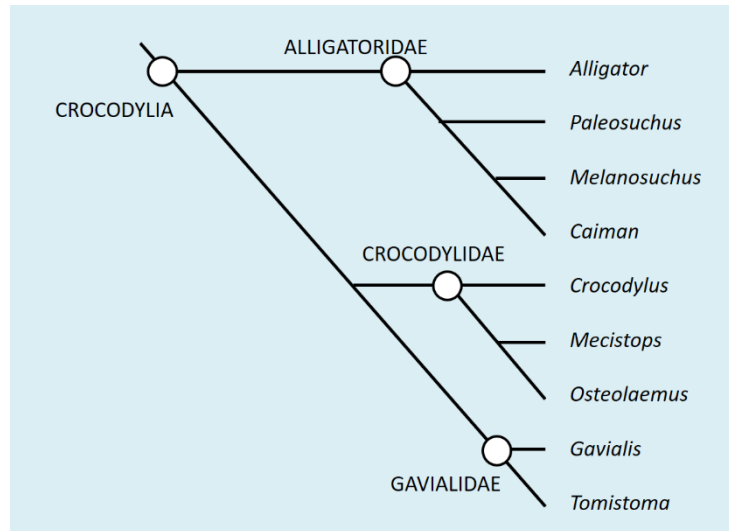


Figura 249: Filogenia de Eusuchia (Según Erickson et al., 2012).

#### ATAQUES DE COCODRILOS EN EL MUNDO

La mayoría de las especies de cocodrilos no son peligrosas para el hombre; de las 24 especies de cocodrilos, solo 8 son consideradas peligrosas, y dos de ellas, *Crocodylus niloticus* y *C. porosus* son las especies responsables de la mayor cantidad de ataques a humanos. Aunque algunos ataques no provocados son para alimentarse de los humanos (estamos en el rango de tamaño para ser presa para individuos de más de 2 o 3 m de largo), muchos son debido a la defensa del territorio, o defensa del nido o los juveniles.

El mayor número de ataques fatales ocurre con el cocodrilo del Nilo, reportados más de 300 por año (y es posible que esto sea una subestimación debido a la gran cantidad de ataques no reportados), y luego de los leones y los hipopótamos son la mayor causa de muerte por vida silvestre. Esto también es debido a la gran población que vive en el rango de distribución de esta especie. Lo mismo es válido para los ataques de *Alligator mississippiensis* en Florida, donde los humanos están invadiendo cada vez más el hábitat natural de estos saurios y las interacciones son frecuentes.

La mayoría de las especies potencialmente peligrosas son de la familia Crocodylidae. En cambio, es notable que sean raros los casos de ataques no provocados de cocodrilos sudamericanos (Alligatoridae), y relativamente pocos de ellos son fatales. En el caso de *Caiman yacare* solo se registraron 11 ataques documentados, ninguno de ellos fatal.



**CROCODYLIDAE:** Cuarto diente mandibular, largo y agudo visible externamente cuando la boca está cerrada; la dentición es entrelazada entre la mandíbula superior e inferior (se ven externamente los dientes de ambas mandíbulas). Tienen órganos sensoriales tegumentarios en las escamas de la cabeza y del cuerpo. De distribución circuntropical (Figura 250). En América hay cuatro especies de Crocodylidae en Cuba, América Central y norte de América del Sur hasta el norte de Perú por la vertiente occidental. El grupo incluye a los cocodrilos de agua salada (*Crocodylus porosus*), asiáticos y australianos, que llegan a más de siete metros de largo, que tienen glándulas salivales modificadas en la lengua que excretan exceso de sales e iones.

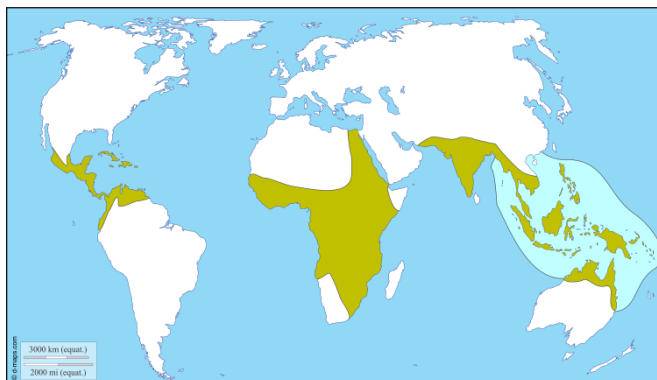


Figura 250: Distribución de Crocodylidae; en celeste la distribución de los cocodrilos marinos (Modificado de Pough et al., 2016).

**GAVIALIDAE:** Hocico extremadamente largo y delgado; cuarto diente de la mandíbula inferior y todos los dientes posteriores a éste ubicados por fuera de la mandíbula superior, por lo que quedan dirigidos hacia afuera; sínfisis de las mandíbulas inferiores se extiende casi hasta el final de las hileras dentarias. Tienen órganos sensoriales tegumentarios en las escamas de la cabeza y del cuerpo. El hocico y la dentición están adaptados para una dieta exclusivamente piscívora. Distribuidos sólo en India, Bangladesh y Paquistán. Única especie: *Gavialis gangeticus*.

**ALLIGATORIDAE:** Hocico de base ancha; cuarto diente de la mandíbula inferior encaja en una fosa de la superior y no puede ser visto con la boca cerrada; dientes de la mandíbula inferior muerden hacia adentro o en línea con respecto a los de la mandíbula superior (Figura 252). Todos de agua dulce, tienen intolerancia al agua salada por la falta de glándulas de sal en la lengua. Los órganos sensoriales tegumentarios están solo en la cabeza (y no en el cuerpo como Crocodylidae; Grigg y Kirshner, 2015). Se estima que el caimán fósil *Purussaurus brasiliensis* ha alcanzado tamaños de más de 10 m de largo y 9 toneladas de peso, siendo el cocodrilo más grande que haya existido (Aureliano et al., 2015); actualmente, *Melanosuchus niger*, de la amazonía brasilera, llega a más de 6 m de largo. Géneros actuales: *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* y *Paleosuchus*. El término "alligator" con el que se los conoce en América del Norte, es derivado del castellano "el lagarto", como los denominaron los primeros exploradores españoles; en Latinoamérica se utiliza el término caimán. Distribuidos sólo en América, excepto *Alligator sinensis* de China (Figura 251), cogenérico con *A. mississippiensis* de los EEUU. En Argentina *Caiman yacare*, *C. latirostris latirostris* y *C. latirostris chacoensis*.



Figura 251: Distribución de Alligatoridae (Modificado de Pough et al., 2016).

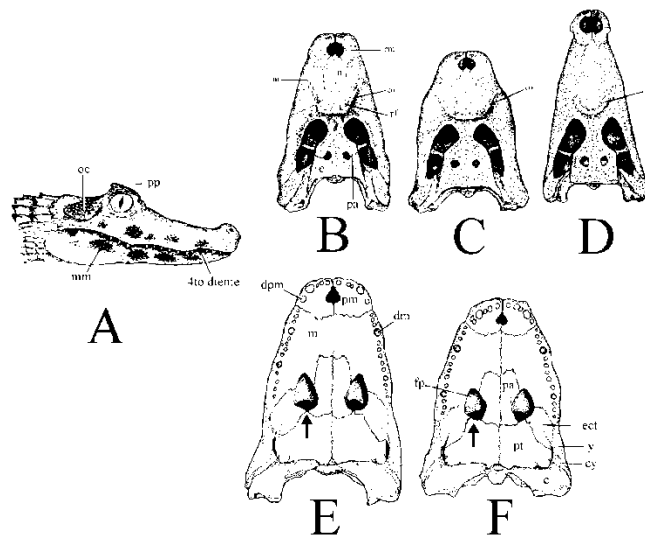


Figura 252: Caracteres externos y osteológicos en el género *Caiman* (Modificado de Cej, 1993): A) Vista lateral de la cabeza de *Caiman yacare*. Nótese: el opérculo timpánico determinado por una expansión del hueso escamoso (oe); la localización de la cavidad maxilar donde el 4º diente mandibular se esconde; la protuberancia o tubérculo del párpado superior característica de la especie (pp); las manchas mandibulares oscuras también propias de *C. yacare* (mm). B) Vista dorsal del cráneo de *Caiman latirostris chacoensis*. Nótese su relativa mayor longitud con respecto a su ancho, en comparación con la forma nominal. C) Vista dorsal del cráneo de *C. latirostris latirostris*. Nótese el fuerte desarrollo de la cresta preorbital en U, tanto como en la forma anterior; también los premaxilares no perforados. D) Vista dorsal del cráneo de *C. yacare* del río Paraguay. Nótese el débil desarrollo de la cresta preorbital en U y los premaxilares perforados. E) Vista ventral del cráneo de *C. l. chacoensis*, ya presentado en vista dorsal en B. F) Vista ventral del cráneo de *C. l. latirostris* ya presentado en vista dorsal en C. Nótese las diferentes proporciones craneales en ambas subespecies y la diferente participación de los huesos pterigoideos en el borde posterior de las fosas palatinas, mucho mayor en la forma nominal que en *C. l. chacoensis* (ver flechas). Símbolos utilizados: pm, premaxilar; m, maxilar; dpm y dm, dientes premaxilares y maxilares, respectivamente; n, nasal; co, cresta preorbital; pf, prefrontal; f, frontal; e, escamoso; y, yugal; c, cuadrado; cy, cuadrado-yugal; pa, palatino; fp, fosa palatina; pt, pterigoideas; ect, ectopterigoideas.

#### RESUMEN

- Los Archosauria tienen un extenso registro fósil, que incluye a los Dinosauria. Actualmente solo quedan dos grupos vivientes: los cocodrilos y las aves.
- Entre los caracteres más importantes que unen estos grupos podemos mencionar: la fenestra mandibular, costillas con procesos uncinados, corazón con 4 cámaras, capacidad de vocalizar, nidificación compleja y cuidado parental.
- Los Crocodylia actualmente están representados por solo 24 especies en tres grandes grupos: Crocodylidae, Gavialidae y Alligatoridae.
- En América hay Crocodylidae en el Caribe y el norte de América del Sur. Los Alligatoridae con casi exclusivamente americanos (una especie en China), y como tienen intolerancia a la sal, son exclusivamente de agua dulce; si bien pueden ser tan grandes como los Crocodylidae, normalmente no son agresivos con los humanos.

#### SISTEMÁTICA

Archosauria  
Crurotarsi  
Crocodylia  
Ornithodira (Avemetatarsalia)  
Dinosauria  
Aves

#### Literatura recomendada

Grigg, G.; Kirshner, D. 2015. Biology and evolution of crocodylians. Clayton South (VIC): CSIRO Publishing.

#### Links de Interés

[Cocodrilopedia](#) – Sitio en español.

[IUCN SSC Crocodile Specialist Group](#) – Información sobre conservación y taxonomía del grupo.

[CrocBITE](#) – Sitio donde se llevan estadísticas sobre los ataques de cocodrilos en todo el mundo.

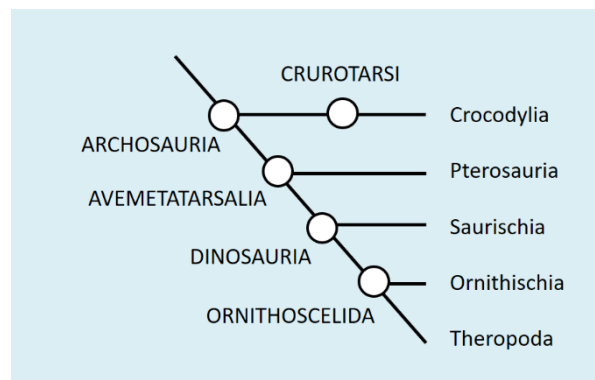
[Crocodylians - their Natural History and Conservation](#) – Sobre cocodrilos del mundo.

[Proyecto Yacaré](#) – Sitio Argentino sobre la cría y conservación del Yacaré.

# Dinosauria

Dinosauria se caracteriza por tener los miembros por debajo del cuerpo (a diferencia de Crurotarsi que, como los cocodrilos actuales, los tienen a los lados del cuerpo), y por un conjunto de caracteres osteológicos más específicos (como pérdida de postfrontal, cresta deltopectoral del húmero alargada, acetábulo perforado, entre otros; Benton, 2004). Su historia evolutiva es sumamente variada, y comprende más de 500 géneros fósiles, con una gran diversificación entre el Jurásico y Cretácico, y la única rama con representantes actuales, las Aves, que se diversificaron luego del Cretácico.

Luego de la gran extinción de fines del Cretácico (que se cree que fue provocada por la caída de un gran meteorito) el grupo declinó en su diversidad, quedando representado actualmente por las Aves, por lo que no se los debe considerar como extintos. El evento de extinción masiva del K-Pg, durante la transición entre el Cretácico y el Paleogeno (hace unos 66 millones de años), provocó un vaciamiento de nichos ecológicos que fue ocupado por la diversificación explosiva de otros grupos animales, como Anura (Feng et al., 2017), Squamata (Longrich et al., 2012), Neoaves (Ksepka et al., 2017) y Mammalia (Meredith et al., 2011; Wilson, 2014).



**Figura 253: Filogenia de Dinosauria (basada en Baron et al., 2017).**

En dinosaurios terópodos, en Saurischia y en Pterodactylia se ha detectado que presentaban neumaticidad del esqueleto postcraneal similar a la de las aves actuales, por lo que es posible que todos Dinosauria hayan tenido un sistema de sacos aéreos (O'Connor y Claessens, 2005; O'Connor, 2006; Codd et al., 2008).

### LA EXTINCIÓN MASIVA DEL K-PG

Las extinciones de especies son fenómenos muy frecuentes y son parte necesaria del juego evolutivo; más del 99% de las especies que han vivido en la tierra están extintas. Sin embargo, ocurrieron ciertos momentos en los cuales la extinción de especies fue masiva, y hasta la continuidad de la vida estuvo en peligro. Estos eventos de extinción masiva también son frecuentes, pero en el registro paleontológico sobresalen cinco, conocidos como “*the Big Five*”, que marcan la transición entre algunas eras geológicas: Eventos del Ordovícico-Silúrico, de fines del Devónico, del Pérmico-Triásico, del Triásico-Jurásico, y del Cretácico-Paleógeno. Posiblemente estemos viviendo actualmente un nuevo evento de extinción masiva (la extinción del Holoceno), pero esta vez resultado de la actividad humana.

El evento de extinción masiva ocurrido entre el Cretácico (K) y el Paleógeno (Pg) (hace 66 millones de años) fue uno de los más espectaculares (aunque no el más devastador), que eliminó gran parte de la fauna, en el que se estima que se extinguieron casi del 75 % de las especies, tanto marinas como terrestres. En el mar se extinguieron los Ammonites, los plesiosaurios, los mosasaurios y gran cantidad de invertebrados sésiles; también hay grandes depósitos de plankton (por ejemplo, foraminíferos) que evidencian mortandades masivas. En el ambiente terrestre se extinguieron muchas plantas, insectos, y se piensa que se extinguieron casi todos los tetrápodos de más de 25 kg y muchos escamados y mamíferos. Las víctimas más conocidas son los arcosaurios, particularmente los dinosaurios no-avianos, de los que sobrevivieron solamente cocodrilos y aves.

Las extinciones masivas producen el vaciamiento de muchos nichos ecológicos, por lo que son seguidas por la radiación y diversificación de los grupos supervivientes. Posteriormente al evento de extinción K-Pg, radiaron casi explosivamente muchos grupos de peces (Friedman, 2010), anfibios (Feng et al., 2017), escamados (Longrich et al., 2012), y mamíferos (Meredith et al., 2011; Wilson, 2014); es más, la dominancia actual de los mamíferos (y nuestra propia existencia como especie) no hubiese sido posible sin este evento.

Este evento de extinción afectó a todo el planeta al mismo tiempo, y además en un tiempo geológico muy corto (de años a pocos miles de años), lo que evidencia que fue producido por un hecho puntual. Hay evidencias muy convincentes de que un meteorito de gran tamaño impactó en la región de la península de Yucatán (México). El impacto de este meteorito (o de más de uno) provocó cambios a nivel global, como una gran nube de polvo que oscureció el sol, lo que puede ser la causa de la extinción de los productores primarios en el mar y en la tierra, con contaminantes minerales que produjeron lluvia ácida; además deben haberse producido incendios generalizados (había una gran proporción de oxígeno atmosférico en esa época), tormentas generalizadas, efecto invernadero, y hay evidencias de grandes tsunamis.

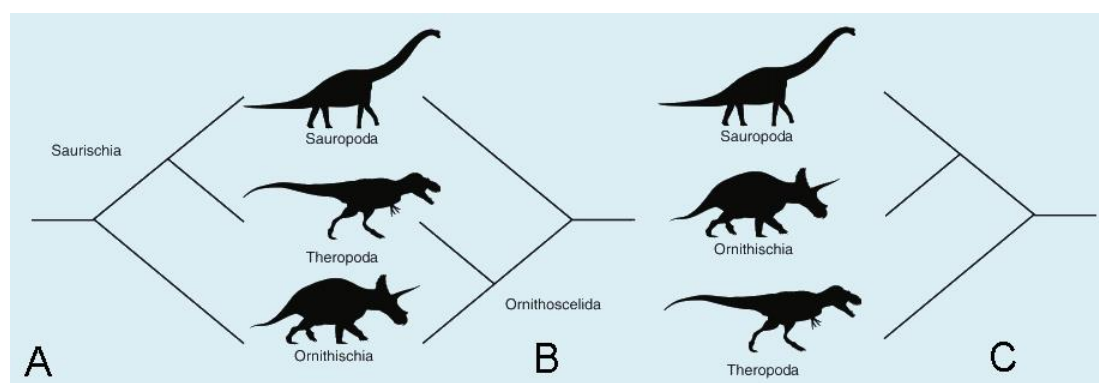
Dinosauria comprende dos grandes linajes, Saurischia y Ornithischia (“caderas de lagarto” y “de ave”, respectivamente). Las Aves se encuentran incluidas en un grupo denominado Theropoda, cuyas relaciones con Saurischia y Ornithischia están discutidas (ver más adelante).

Dentro de **Saurischia**, Sauropodomorpha es un grupo monofilético de dinosaurios herbívoros con cuellos muy largos, de postura cuadrúpeda y columnar (Wilson, 2005). El pubis de Saurischia está dirigido anteriormente, como en la mayoría de los Reptiles. En este grupo se en-

cuentran los animales terrestres más grandes que hayan existido (Titanosauria, particularmente el clado Lognkosauria; Carballido et al., 2017), que alcanzaban longitudes de 40 metros y pesos mayores a 69 toneladas (*Patagotitan mayorum*; Carballido et al., 2017); los más representativos son *Apatosaurus*, *Diplodocus*, Brachiosauridos, Titanosauridos (*Argentinosaurus* y *Patagotitan* son los de mayor tamaño), y otros. En muchos de estos gigantes animales las vértebras tuvieron neumatización para alivianar peso (Wedel, 2003; 2005). Además, los grandes dinosaurios tenían una temperatura elevada debido a su gran masa corporal ("homeotermia inercial"; Gillooly et al., 2006; Benson, 2018).

**Ornithischia** comprende a un grupo de dinosaurios cuadrúpedos, por lo general con armaduras en el cuerpo y picos, como Stegosauria, Anquilosauria, Ornithopoda, Ceratopsidae y otros. La cadera tiene un pubis que se dirige hacia atrás, dando más lugar a la cavidad visceral lo que posiblemente esté relacionado con la alimentación herbívora de este grupo.

Tradicionalmente se ha considerado que **Theropoda** es un grupo fuertemente relacionado a Saurischia (por ejemplo, ver Benton, 2015; Figura 254 A). Sin embargo, un análisis reciente (Baron et al., 2017) indicaría que están relacionados a Ornithischia, formando el grupo Ornithoscelida (Figura 246), soportado por al menos 21 sinapomorfías; esta hipótesis ha sido puesta en duda (Langer et al., 2017; Figura 247 B) y el debate continúa. Inclusive, se ha puesto sobre el tapete una vieja propuesta de que Saurischia y Ornithischia podrían estar más relacionados entre sí que con Theropoda (Cooper, 1985; Figura 247 C).



**Figura 254: Tres posibles relaciones entre los principales grupos de Dinosauria. A) Hipótesis tradicional (como la de Benton, 2015); B) Hipótesis de Ornithoscelida (Baron et al., 2017); C) Hipótesis de independencia de Theropoda (Cooper, 1985). Modificado de Brusatte (2017).**

## THEROPODA Y COELUROSAURIA

Theropoda son Dinosauria carnívoros y generalmente bípedos. El grupo más derivado de los Theropoda es Coelurosauria (Figura 255), que tiene una caja craneal agrandada y manos más perfeccionadas que los grupos anteriores; muchos tienen esqueleto neumatizado y fúrcula (fusión de ambas clavículas). Incluye grupos tales como Ornithomimidae (grupo de cuerpo similar a los actuales Ratitae, aunque no relacionados directamente con Aves) y Tyrannosauridae.

Otras características de Aves modernas que ya habían aparecido en Coelurosauria, son la forma de plegar los brazos como las aves actuales y la capacidad de mover los brazos como las aves (Xu, 2006), el tamaño celular relativamente reducido (medido en células óseas, que también es un indicador del tamaño del genoma; Organ et al., 2007), el cuidado parental y la nidificación (demostrado por los nidos fósiles de varios dinosaurios), el gran desarrollo del cerebelo (Kundrát, 2007), huevos grandes y levemente asimétricos, puestos en nidos enterrados (Varricchio y Jackson, 2016), entre otras.

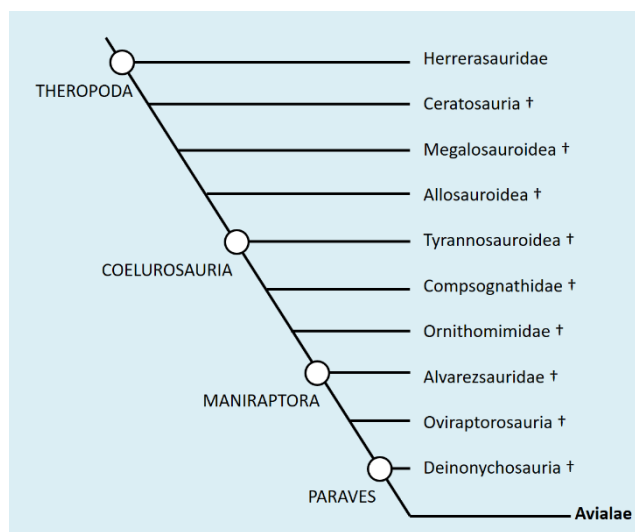


Figura 255: Filogenia de Theropoda (Basada en Excurra y Novas, 2016).

#### TETRAPTERYX: CUATRO ALAS MEJOR QUE DOS

Se ha hipotetizado que las aves pasaron por una “etapa Tetrapteryx”, en la que tuvieron superficies de sustentación tanto en los miembros anteriores como posteriores. Esta idea fue sugerida ya a principios del siglo XX (Beebe, 1915), basada en la observación de que los pichones de las aves actuales tienen patas con plumas largas y en que *Archaeopteryx* también las tenía.

Esta hipótesis se vio sustentada en el siglo XXI por el descubrimiento de Dromaeosauridae (*Microraptor*, *Anchiornis*) con plumas asimétricas en los cuatro miembros (Xu et al., 2003; Saitta et al., 2017), que tenía capacidad de volar, o por lo menos de planear con un tipo de vuelo análogo al de los aviones biplanos (Chatterjee y Templin, 2007). Además, tenía esternón agrandado para inserción muscular y estructura del hombro que permitiría el batido del ala anterior (Chatterjee y Templin, 2007).

Este descubrimiento abre la posibilidad de que la teoría de Beebe (1915) sea correcta (de que las aves pasaron por una temprana etapa biplana y posteriormente especializaron el miembro anterior para el vuelo batido en una etapa monoplana). Es posible que el vuelo en los Dromaeosauridae haya sido un intento evolutivo independiente y paralelo al de las aves. No sería de extrañar dado que se conocen otros experimentos, que tuvieron superficies de sustentación en forma de membrana (análogas a las de Quiroptera), como Pterosauria y el Scansoriopterygidae *Yi qi* (Xu et al., 2015).

El grupo de Coelurosauria más derivado es Maniraptora (Figura 255), que contiene a Oviraptorosauria (que incluye a *Velociraptor*, famoso por su participación en Jurassic Park) y Avialae (que incluye a las Aves modernas). Este grupo tiene la fosa glenoidea desplazada lateralmente (lo que permite el “aleteo”), costillas con procesos uncinados y plumas con vexilo asimétrico.

#### Avialae

Muchos paleontólogos (y casi todos los libros de texto) llaman a este taxón “Aves” (ver el capítulo “¿A qué llamamos aves?”; Clark y Middleton, 2006). Sin embargo, el punto de vista más aceptado actualmente es restringir el nombre Aves al *crown group* (aves actuales), y denominar

a este taxón como Avialae (Gauthier y De Queiroz, 2001; Godefroit et al, 2013; 2014; Benton, 2015; Wang et al., 2016)

Considerando Avialae como todos los Theropoda más relacionados con las Aves que con Deinonychosauria (Figura 255; Agnolín y Novas, 2013; Godefroit et al., 2014), el grupo incluye al ancestro de *Aurornis* y *Archaeopteryx* y de las aves actuales (Figura 256).

El taxón estaría diagnosticado (entre otras apomorfías, según Gauthier, 1986) por: dientes maxilares y dentarios reducidos en tamaño y número (o perdidos en Aves modernas), con coronas no aserradas y raíces grandes que cubren los dientes de reemplazo; plumas con vexilos asimétricos en las alas; con fúrcula robusta (fusión de las dos clavículas; “hueso de los deseos”) de la que se infiere la hipertrofia de los músculos del vuelo; miembros anteriores y *manus* muy largas (en *Archaeopteryx* el 140% respecto del largo de los miembros posteriores); isquión comprimido y alto; bulbo olfatorio reducido.

#### PLUMAS

Antes se consideraba que las plumas eran una característica exclusiva de las aves (o de los Avialae, incluyendo *Archaeopteryx*); sin embargo, desde 1996 (cuando se descubrió el primer fósil de un dinosaurio de China que tenía plumas) hasta ahora, se han encontrado numerosos ejemplos de arcosaurios no-avianos que tenían plumas o estructuras homologables.

El origen de las plumas, necesarias para el vuelo, se encuentra en numerosos grupos de coelurosaurios no avianos. Es posible que su función en estos grupos esté más relacionada con la regulación de la temperatura, protección contra el agua, o la coloración, que con el vuelo (Sumida y Brochu, 2000; Padian, 2001; ver una posición contraria en Ruben y Jones, 2000; Saitta et al., 2017). En los Coelurosauria, hay una tendencia hacia la complejidad de las plumas, que comienza con la aparición de filamentos simples, de filamentos ramificados distalmente, la aparición del raquis, la aparición de un vexilo con bárbulas, y finalmente la adquisición de características aerodinámicas (vexilo asimétrico, raquis curvado; únicamente en Avialae) (Zhang y Zhou, 2000; Xu, 2006).

Las plumas y las escamas tienen los mismos orígenes tanto en la regulación génica como en los procesos de desarrollo (Wu et al., 2004; Xu, 2006), por lo que pueden considerarse como estructuras homólogas, aunque hay algunos autores que plantean la hipótesis de que son una estructura totalmente novedosa (Prum y Brush, 2002). Estudios del desarrollo embriológico de las plumas en aves muestran la secuencia de pasos que van desde el alargamiento de las escamas, su ramificación, aparición de bárbulas y barbicelas, del vexilo, y la aparición del vexilo asimétrico (Prum y Brush, 2002). Esta secuencia embriológica hace plausible que sea similar a la secuencia evolutiva de complejización paulatina de las estructuras tegumentarias (desde monofilamentos hasta las plumas de vuelo altamente complejas) que se encuentra en los fósiles (Xu et al., 2014).

(Continúa...)



**PLUMAS**  
(CONTINUACIÓN)

Las plumas aparecen en varios grupos de dinosaurios. En su forma actual, con raquis y vexilo, ya aparecen en Maniraptora, y posiblemente éste sea un carácter de todo el grupo Coelurosauria (Xu, 2006; Prado et al., 2016). Las plumas aparecen en Coelurosaurios del Cretácico temprano de China como *Beipiaosaurus*, *Caudipteryx*, *Dilong*, *Microraptor*, *Protarchaeopteryx*, *Shuvuuia*, *Sinornithosaurus*, *Sinosauropteryx*, y *Jinfengopteryx* (Swisher et al., 1999), *Velociraptor* (Turner et al., 2007) y en Tyrannosauroida (Xu et al., 2004), aunque no en *Tyrannosaurus* (Bell et al., 2017). Los Coelurosauria seguramente eran endotérmicos (Seebacher, 2003; Grady et al., 2014), en concordancia con el aislamiento térmico que brindaban las plumas (que llegaban a cubrir todo el cuerpo del animal; Ji et al., 2001).

Se encontraron estructuras tegumentarias en forma de filamentos (o protoplumas) en Ornithischia como Ceratopsia (Godefroit et al., 2014), en Archosauria basales como *Longisquama* (Jones et al., 2000), como así también en algunos Pterosauria (Benton, 2015).

Por lo tanto, las plumas han aparecido antes que Aves, e inclusive que Avialae y Coelurosauria; es posible incluso que sea un carácter de Avemetatarsalia (Figura 253). Dado que aparecieron mucho antes de la aparición del vuelo, es evidente que el uso de las plumas para el vuelo representa una exaptación de estructuras previas, con funciones diferentes. Es posible que la función primordial de las plumas tenga más que ver con el metabolismo (Lovegrove, 2017) que con la aerodinámica, pero no hay que descartar otras funciones primigenias como la de la comunicación (Xu y Guo, 2009), ya que se han descubierto patrones de color de las plumas fósiles inferidos de la presencia de melanosomas (Zhang et al., 2010; Li et al., 2012), o inclusive funciones táctiles, como vibrizas en los primeros momentos de la evolución de las protoplumas (Pearson y Currie, 2015).

Muchos de los caracteres de Avialae indican que todos los representantes de este taxón tienen alguna capacidad de vuelo (Chiappe y Dyke, 2006) (excepto los fósiles *Hesperornithes*, *Pata-gopteryx* y varias Aves del presente, como por ejemplo las Ratites). La capacidad de vuelo batido de Avialae es inferida por la presencia de plumas con vexilo asimétrico y de su superficie de sustentación (Serrano et al., 2016). Actualmente, se considera que *Archaeopteryx* tenía capacidad de volar (dado que tenía plumas asimétricas, esternón desarrollado, alas desarrolladas, capacidad cerebral y visual desarrolladas), aunque limitada (dado que carecía de musculatura esternal potente, de álula, y tenía una cola frondosa que producía poca sustentación; Chatterjee y Templin, 2003; Chiappe y Dyke, 2006; Nudds y Dyke, 2010). Hay evidencia de que las patas de *Archaeopteryx* tenían plumas con poder de sustentación, lo que haría que tuvieran cuatro alas (Longrich, 2006), estructura similar a la de otros dinosaurios emplumados (Xu et al., 2003); esto sería una indicación que el vuelo planeado es anterior al vuelo batido, en concordancia con la teoría arbórea del origen del vuelo.

La monofilia de Avialae no está generalmente cuestionada, aunque hay algunas hipótesis extrañas que postulan que habrían dos grupos con orígenes independientes (Kurochkin, 2006). El origen de Avialae está fuertemente ligado a Dinosauria (Figura 255), siendo ésta la hipótesis más aceptada actualmente. Sorprendentemente, se encontró colágeno en huesos fosilizados de *Tyrannosaurus rex* (Schweitzer et al., 2007), y el análisis de la secuencia de aminoácidos indicó una estrecha relación con aves actuales (Asara et al., 2007). Sin embargo, algunos pocos investi-

gadores (como Alan Feduccia y Daniel Martin), consideran que las aves no estarían relacionadas con los dinosaurios (pero sí con Archosauria basales), tema que actualmente tiene un intenso debate (ver Pandian y Chiappe, 1998; Dalton, 2000; Feduccia, 2002; Chiappe y Dyke, 2006; Smith et al., 2015).

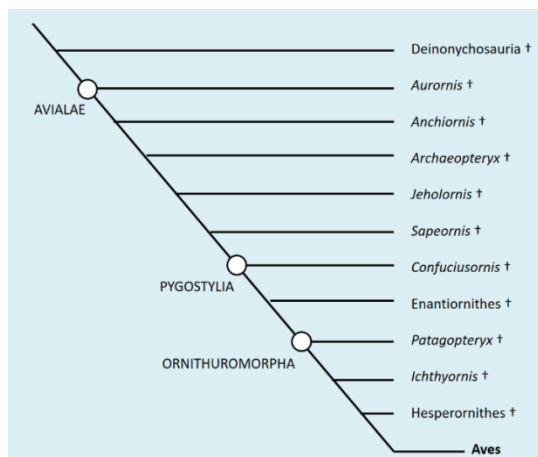


Figura 256: Filogenia simplificada de los grupos basales de Avialae (Basada en O'Connor et al., 2011; Godefroit et al., 2013; Lee et al., 2014; Wang et al., 2016).

Las aves, como grupo, tienen más de 120 millones de años de existencia, y la mayoría de los órdenes actuales aparecieron durante el Cretácico (Apesteguía y Ares, 2010); es decir que convivieron con otros dinosaurios durante mucho tiempo durante el Cretácico y fueron los únicos sobrevivientes a la extinción masiva del grupo. No están claras las causas que hicieron que las aves hayan sobrevivido a este evento de extinción (Clark y Middleton, 2006; Benson, 2018), pero hay evidencia que los grupos que sobrevivieron fueron los de modo de vida no arbóreos, posiblemente por la desaparición de bosques (Field et al., 2018); los sobrevivientes de Paleognathae, Galloanserae y Neoaves terrestres se volvieron a diversificar posteriormente.

Hay numerosos grupos fósiles de Avialae que son basales a Aves (revisados en Chiappe y Witmer, 2002; O'Connor et al., 2011; Godefroit et al., 2013; Lee et al., 2014; Wang et al., 2016), como se muestra en la Figura 256. Actualmente se han agregado una serie de fósiles, como *Asparavis*, *Jeholornis*, *Changchengornis*, *Confuciusornis*, *Shenzhouraptor*, *Sapeornis*, y otros, provenientes de ricos depósitos cretácicos de China (ver Chiappe y Dyke, 2006; Chiappe y Qingjin, 2016), que han cambiado dramáticamente el conocimiento que se tenía de los Avialae basales. A todos estos grupos de fósiles se los denominaba colectivamente "Archaeornithes", término actualmente no utilizado, en oposición a Neornithes (Aves actuales).

**ARCHAEOPTERYGIDAE.**— Diagnósis (según Elzanowski, 2002): Premaxila con cuatro dientes, ocho en la maxilla y 11-12 en el dentario; mandíbula sin fenestra mandibular; con 23 vértebras presacras y cinco sacras. Tres dedos de la mano con garras (similares a otros Theropoda). Cola larga con más de 13 vértebras, en oposición al resto de Avialae que tienen cola corta con pigostilo (denominadas por esta razón como Pygostylia). Cerebro con gran desarrollo de la parte anterior, desarrollo importante del cerebelo y evidencias de predominancia del sentido de la vista, características neurológicas necesarias para el vuelo (Alonso et al., 2004; Kundrát, 2007).

Comprendía una sola especie fósil: *Archaeopteryx lithographica*. En la actualidad, se han llegado a describir tres especies del género *Archaeopteryx* (Elzanowski, 2002), y los géneros *Wellnhoferia* (Elzanowski, 2001) y *Protarchaeopteryx* (Ji y Ji, 1997). Algunos consideraron que *Archaeopteryx* está más relacionado a Deinonychosauria que a Avialae (Xu et al., 2011), pero fueron posteriormente refutados (Lee y Worthy, 2012).

### ORIGEN DEL VUELO

El origen del vuelo está normalmente ligado al origen de las Aves. Sin embargo, el del vuelo es un evento evolutivo (de un carácter complejo), mientras que el surgimiento de las Aves es un evento filogenético (de un grupo). Mientras que un evento filogenético se explica mediante hipótesis de cladogénesis, la aparición de un carácter complejo como es el vuelo requiere numerosas hipótesis concatenadas que expliquen las ventajas adaptativas de las distintas formas intermedias necesarias antes de que tengan una ventaja como un todo. Este conjunto de hipótesis es denominado escenario.

Respecto del origen del vuelo, se han propuesto posibles escenarios contrapuestos:

- La teoría arbórea propone que el vuelo apareció en ancestros arborícolas y predice fases planeadoras intermedias (Geist y Feduccia, 2000; Xu et al., 2003; Feduccia, 2005). Estas fases intermedias pueden encontrarse en varios animales planeadores, como ranas, lagartijas (género *Draco*), ofidios y mamíferos (Dermoptera); sin embargo, estos ejemplos no explican necesariamente el origen del vuelo batido, dado que ninguno de estos grupos tiene tendencia a realizar aleteos. Además, esta teoría requiere que los ancestros sean arborícolas, lo que no ha sido probado en el caso de *Archaeopteryx* ni de otros Coelurosauria.
- La teoría terrestre o cursorial, por el contrario, propone que el vuelo batido se desarrolló en dinosaurios terrestres corredores, que se ayudaban con las alas para capturar insectos voladores (Ostrom, 1979), aumentar su velocidad de carrera (Burgers y Chiappe, 2001) o saltar sobre obstáculos altos (Dial, 2003; Dial et al., 2006). Las formas intermedias utilizarían el empuje generado por las plumas y las alas para mejorar la velocidad y la estabilidad de la carrera. Las críticas a este escenario son principalmente biomecánicas, como por ejemplo la necesidad de alcanzar una gran velocidad para elevarse; posiblemente esta velocidad haya sido alcanzada en planos inclinados o saltando desde elevaciones (por lo que esta hipótesis toma uno de los aspectos de la teoría arbórea).
- Una tercera teoría (Dial, 2003; Dial et al., 2006), se basa en la observación que las aves jóvenes que todavía no vuelan, cuando tienen que subir un obstáculo o un plano inclinado, baten las alas no de arriba hacia abajo sino de adelante hacia atrás, no para proveer sustentación sino para mejorar el agarre de las patas. Esta teoría, denominada WAIRD (por las siglas en inglés de "*Wing-Assisted Incline Running*"), aporta una función para las plumas de las patas anteriores de dinosaurios no voladores (Clark y Middleton, 2006).

La teoría arbórea es más intuitiva, y hay algunos ejemplos actuales de las formas intermedias, lo que ha provocado que sea más aceptada en general que la teoría cursorial. Sin embargo, mucha evidencia se ha demostrado a favor de la cursorial. El debate todavía continúa, y es posible que, dada la complejidad del comportamiento y la falta de evidencia directa, nunca sea resuelto definitivamente.

**PARA VOLAR MEJOR...**

Muchas son las modificaciones anatómicas, fisiológicas, etológicas y ecológicas que favorecen el vuelo en las aves. Posiblemente son pocas las que son absolutamente indispensables ya que, si bien muchas favorecen el vuelo, individualmente no son la clave de éste. Se sabe que muchas (o todas) estas características ya habían aparecido en distintos momentos evolutivos anteriores al establecimiento del vuelo batido, con funciones o ventajas no necesariamente relacionadas con el vuelo. Por lo tanto, podemos considerar que son **exaptaciones** más que adaptaciones.

- Plumas
- Miembros anteriores transformados en alas, con sólo tres dedos reducidos.
- Forma del cuerpo aerodinámica (plumas cobertoras que minimizan turbulencias).
- Endotermia y metabolismo alto.
- Sacos aéreos, con funciones de neumatización, refrigeración para perder calor causado por el metabolismo alto, almacenamiento temporario de aire para el pulmón parabronquial.
- Pulmón parabronquial de flujo continuo de aire, que evita la falta de oxigenación durante la espiración que tienen los otros animales; necesario para el alto metabolismo.
- Neumatización del esqueleto. Las aves zambullidoras tienen que ser más pesadas para hundirse y no tienen neumatización; tampoco la tienen aves pequeñas (como muchos Passeriformes), dado que sus huesos son tan pequeños que casi no se ahorraría peso con la neumatización.
- Pérdida o fusión de huesos para reducir peso e incrementar fuerza (por ejemplo, cráneo sin suturas evidentes).
- Procesos uncinados en costillas, que tienen función en la respiración y dan firmeza a la caja torácica durante el vuelo (Tickle et al., 2007; Codd et al., 2008).
- Esternón quillado para la inserción de los poderosos músculos del vuelo.
- Gran desarrollo de los músculos pectoralis (para bajar el ala; llegan a representar hasta el 15% del peso total) y supracoracoideus (para elevar el ala).
- Huesos de las patas y de la pelvis fusionados (sinsacro) para reforzar los miembros posteriores en función del aterrizaje.
- Músculos de las patas concentrados en la porción proximal para mantener el peso cerca del centro de gravedad.
- Pigostilo para soportar las plumas caudales.
- Cerebelo grande, regulador de la motricidad.
- Ovario impar. El ovario derecho se atrofia, posiblemente para reducir peso.
- Genoma con pocas secuencias repetitivas, lo que reduce los costos metabólicos de mantener genomas y células grandes (Hughes y Hughes, 1995; Organ et al., 2007).
- Gran desarrollo del sentido de la vista (Kundrát, 2007).

### **ENANTIORNITHES †**

La diagnosis de este grupo se ha reducido a cuatro caracteres, según Clarke y Norell (2002). Uno de los más importantes es que la disposición de la articulación del hombro es a la inversa al de las aves modernas. La mayoría de las especies tienen dientes pequeños.

Están asociadas con hábitats terrestres y lacustres. Se han descrito cerca de 40 especies y los principales fósiles de este grupo provienen de China y España; en Argentina hay sitios fosilíferos con una gran diversidad de Enantiornithes, como El Brete (en el límite de las Provincias de Salta y Tucumán).

Son principalmente del Mesozoico y el grupo parece haberse extinguido junto con el resto de los Dinosaurios no avianos, durante el evento de extinción a fines del Cretácico.

Análisis histológicos del crecimiento de los huesos de este grupo indican que su tasa de crecimiento era diferente a la de Ornithurae (Cambra-Moo et al., 2006); posiblemente hayan tenido un metabolismo ectotérmico (hay anillos de crecimiento al igual que otros vertebrados ectotérmicos), en oposición a las Aves endotérmicas (Chiappe, 1995; pero ver Cambra-Moo et al., 2006), aunque en concordancia con la hipótesis de que los Avialae basales eran ectotérmicos (Ruben et al., 1997); posiblemente esta característica provocó que este grupo se extinguiera junto con la mayoría de los Dinosaurios a fines del Cretácico.

# Aves

---

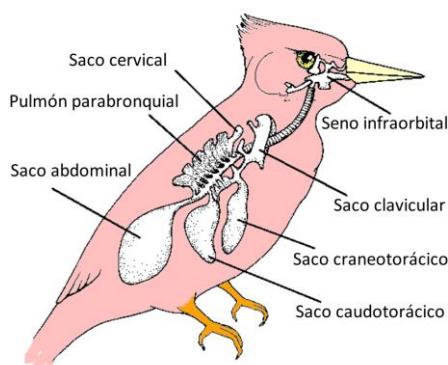
## DIAGNOSIS

- Capacidad de volar activamente (vuelo batido; revertido en varios grupos).
- Presencia de plumas de distintos tipos, como las de vuelo (asimétricas), cobertoras, plumones, de polvo, etc.
- Homeotermos (ver Rensberger y Watabe, 2000).
- Con esqueleto neummatizado (revertido en varios grupos).
- Pulmones parabronquiales con sacos aéreos (Figura 257) (ver Maina, 2017).
- Pico córneo bien desarrollado. Sin dientes en las mandíbulas.
- Con buche muscular anterior al estómago, que puede contener piedras para triturar el alimento (gastrolitos; como forma de compensar la ausencia de dientes).
- Cráneo con las fenestras orbital y temporales fusionadas en una sola, por la pérdida del hueso postorbital.
- Dedos de la mano y carpo-metacarpo fusionados; con reducción de dedos de la mano, perdiéndose los dedos 1 y 5 (Galis et al., 2005).
- Miembros posteriores modificados para la postura bípeda. Fusión de tibia y fíbula, del tibiotarso (tibia con tarsales proximales) y del tarsometatarso (tarsales distales con metatarso). Pérdida del V dedo del pie.
- Vértebras con articulaciones en forma de silla de montar. Cuello con numerosas vértebras y articulaciones muy móviles; región torácica con pocas vértebras y articulaciones rígidas.
- Cuello con más de nueve vértebras (convergente con Ornithomimidae†, que tiene diez).
- Esternón quillado con una cresta ósea para la inserción de músculos del vuelo (en algunos se pierde secundariamente como por ejemplo en ratites; el esternón quillado de pterosaurios no es homólogo al de aves; hay algunos Avialae fósiles que tienen quilla incompleta).
- Articulación del hombro por encima y por detrás del centro de gravedad.
- Las dos vértebras sacras fusionada con vertebras pre y postsacras en los adultos (sinsacro). Fusión de los elementos de la pelvis (ilión, pubis e isquion).
- Presencia de pigostilo (fusión de las últimas cuatro a seis vértebras caudales; perdido secundariamente en algunos fósiles y en la mayoría de las ratites).
- Cola con 13 vértebras libres o menos (usualmente 5).
- Arco aórtico izquierdo completamente reducido.

- Ojo con pecten (estructura intraocular en forma de peine, que sirve entre otras funciones para la nutrición del ojo; homólogo al conus papillaris de Squamata; Shimizu et al., 2009).
- Visión tetracrómica (tienen un tipo especial de conos sensibles a la luz ultravioleta; Jacobs, 1992; Smith et al., 2002).
- Con siringe ubicada donde la tráquea se divide en los bronquios principales.
- Con glándula uropigial sobre el pigostilo.
- Determinación del sexo por el sistema ZW (a diferencia del XY de los mamíferos, por ejemplo).
- Huevos de mayor tamaño, no tan elongados, fuertemente asimétricos (Varricchio y Jackson, 2016).
- Puesta no enterrada (sin sedimento que la cubra) (Varricchio y Jackson, 2016).

Las sinapomorfías de la diagnosis son válidas comparando grupos con representantes actuales (e.g. Crocodylia y Aves). Muchas de estas características, han aparecido o hay evidencia que hay aparecido, en grupos anteriores extintos y representa un mosaico de caracteres que han aparecido en diferentes momentos evolutivos, la mayoría de ellos como exaptaciones.

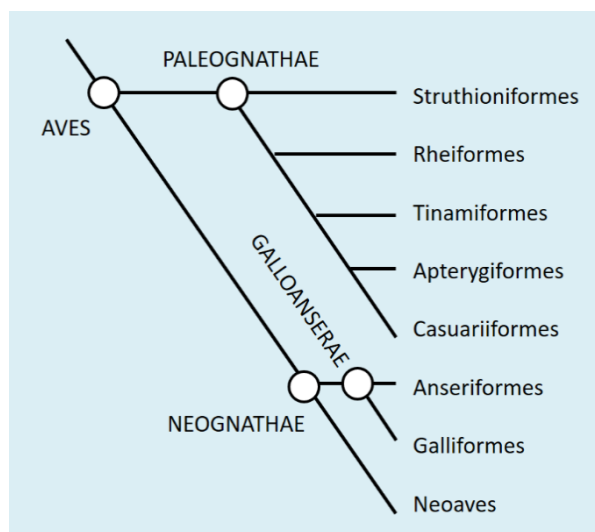
Este grupo incluye a todas las aves actuales; hay 40 clados principales que incluyen unas 11121 especies (según IUCN, 2017; Figura 31). También se lo llama Neornithes, oponiéndolo al de "Archaeornithes" (grupo parafilético actualmente no reconocido, que comprendía a todos los Avialae que no eran Neornithes).



**Figura 257: Pulmones y sistema de sacos aéreos de un ave (Basado en Evans, 1982).**

La base de la filogenia de aves está relativamente bien definida, corroborada tanto por caracteres morfológicos como moleculares (van Tuinen et al., 2000; Hackett et al., 2008; Suh, 2016). Las Aves se dividen en dos grandes grupos, Palaeognathae y Neognathae. Neognathae, a su vez, se divide en Galloanserae y Neoaves (Figura 258).

Los principales análisis recientes de la filogenia de grandes grupos de aves están basados en caracteres morfológicos (Livezey y Zusi, 2007) y moleculares (Hackett et al., 2008; McCormack et al., 2013; Yuri et al., 2013; Jarvis et al., 2014; Prum et al., 2015; Suh et al., 2015). Estas filogenias coinciden en varios nodos supraordinales, como ser Palaeognathae, Neognathae (resto de Aves sin Palaeognathae), Galloanserae (Galliformes + Anseriformes), Neoaves (resto de Neognathae sin Galloanserae).



**Figura 258: Filogenia de los grupos basales de Aves.**

Aunque algunos grupos supraordinales basales parecen bien definidos (como Palaeognathae o Galloanserae), el principal problema por resolver son las relaciones entre los órdenes de Neoaves (que comprenden la mayoría de los órdenes de Aves) (Suh, 2016); se ha postulado que esto es debido a una radiación explosiva de este grupo, durante el evento de extinción del Cretácico-Paleógeno, que hace que estas relaciones no puedan resolverse (Figura 259; Suh, 2016; Field et al., 2018). Las últimas filogenias moleculares se han producido en base a la secuenciación de genomas completos de por lo menos 75 especies de Aves de los principales grupos (Kapusta y Suh, 2017). Está en marcha un proyecto (Avian Phylogenomics Project) para secuenciar el genoma de todas las especies vivientes de Aves (Jarvis, 2016) en un esfuerzo multinacional para intentar resolver la filogenia de todo el grupo.

Sin embargo, se reconocen algunos grupos supraordinales en Neoaves como un grupo de “aves terrestres”, o Telluraves (compuesto por Passeriformes, Piciformes, Falconiformes, Strigiformes, Coraciiformes, Psittaciformes, Coliiformes, y Trogoniformes), y otro de “aves acuáticas, o Aequornithes (compuesto por Pelecaniformes, Ciconiiformes, Procellariiformes, Sphenisciformes, y Gaviiformes (Hackett et al., 2008; Jarvis et al., 2015; Prum et al., 2015). Una posible resolución es la de Prum et al. (2015) que con algunas modificaciones se presenta en la Figura 268. Muchos órdenes de aves tradicionalmente reconocidos son polifiléticos (como Pelecaniformes, Ciconiiformes, Caprimulgiformes) o son cuestionados (como Gruiformes, Coraciiformes, Piciformes, Falconiformes).

Hay un ordenamiento tradicional de los grupos y subgrupos (órdenes y familias) de Aves que en general es seguido en la mayoría de los libros y guías de aves (como, por ejemplo, Canevari et al., 1991; Brandán y Navarro, 2009; Narosky e Yzurieta, 2010). En este ordenamiento se comenzaba con Tinamiformes, Ratitae, Sphenisciformes, y otros, y se finalizaba con Piciformes y Passeriformes. Este ordenamiento tenía más que ver con la historia de la sistemática de Aves que con grupos naturales o un ordenamiento filogenético, por lo que no es seguido aquí.

La sistemática de Aves que seguimos aquí está basada (con modificaciones) de Gill y Donsker (2017), y de Clements et al. (2017).



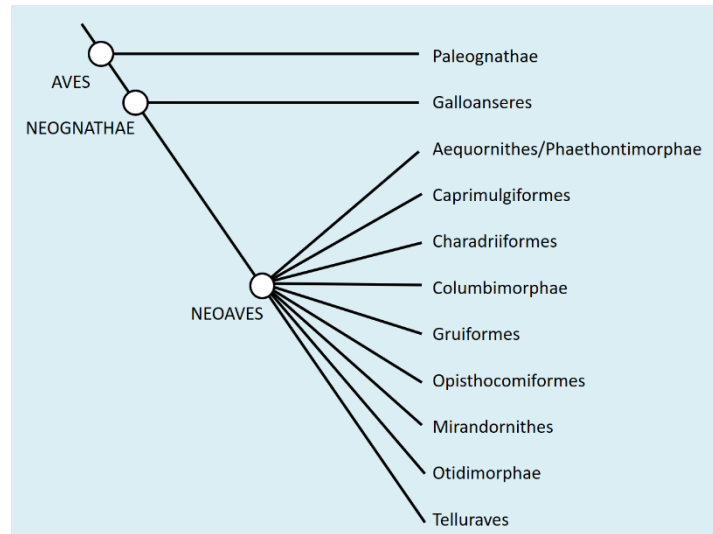


Figura 259: Filogenia de Neognathae donde se muestra la gran politomía de Neoaves (Basada en Suh, 2016).

### SISTEMÁTICA

- AVES
- PALEOGNATHAE
  - STRUTHIONIFORMES
  - STRUTHIONIDAE
- RHEIFORMES
  - RHEIDAE
- APTERYGIFORMES
  - APTERYGIDAE
- CASUARIIFORMES
  - CASUARIIDAE
  - DROMAIIDAE
- TINAMIFORMES
  - TINAMIDAE

- NEOGNATHAE
  - ANSERIFORMES
    - ANHIMIDAE
    - ANSERANATIDAE
  - ANATIDAE
- GALLIFORMES
  - MEGAPODIIDAE
  - CRACIDAE
  - NUMIDAE
  - ODONTOPHORIDAE
  - PHASIANIDAE

- NEOAVES
  - GAVIIFORMES
    - GAVIIDAE
  - SPHENISCIFORMES

- SPHENISCIDAE
- PROCELLARIIFORMES
  - OCEANITIDAE
  - DIOMEDEIDAE
  - HYDROBATIDAE
  - PROCELLARIIDAE
- PODICIPEDIFORMES
  - PODICIPEDIDAE
- PHOENICOPTERIFORMES
  - PHOENICOPTERIDAE
- PHAETHONTIFORMES
  - PHAETHONTIDAE
- CICONIIFORMES
  - CICONIIDAE
- PELECANIFORMES
  - THRESKIORNITHIDAE
  - ARDEIDAE
  - SCOPIIDAE
  - BALAENICIPITIDAE
  - PELECANIDAE
- SULIFORMES
  - FREGATIDAE
  - SULIDAE
  - PHALACROCORACIDAE
  - ANHINGIDAE
- ACCIPITRIFORMES
  - CATHARTIDAE
  - SAGITTARIIDAE
  - PANDIONIDAE
  - ACCIPITRIDAE

OTIDIFORMES	STEATORNITHIDAE
OTIDIDAE	NYCTIBIIDAE
MESITORNITHIFORMES	CAPRIMULGIDAE
MESITORNITHIDAE	APODIFORMES
CARIAMIFORMES	AEGOTHELIDAE
CARIAMIDAE	HEMIPROCNIIDAE
EURYPYGIFORMES	APODIDAE
RHYNOCETIDAE	TROCHILIDAE
EURYPYGIDAE	COLIIFORMES
GRUIFORMES	COLIIDAE
SAROTHRURIDAE	TROGONIFORMES
HELIORNITHIDAE	TROGONIDAE
RALLIDAE	LEPTOSOMIFORMES
PSOPHIIDAE	LEPTOSOMIDAE
GRUIDAE	CORACIIFORMES
ARAMIDAE	CORACIIDAE
CHARADRIIFORMES	BRACHYPTERACIIDAE
TURNICIDAE	ALCEDINIDAE
BURHINIDAE	TODIDAE
CHIONIDAE	MOMOTIDAE
PLUVIANELLIDAE	MEROPIDAE
HAEMATOPODIDAE	BUCEROTIFORMES
DROMADIDAE	UPUPIDAE
IBIDORHYNCHIDAE	PHOENICULIDAE
RECURVIROSTRIDAE	BUCORVIDAE
CHARADRIIDAE	BUCEROTIDAE
PLUVIANIDAE	PICIFORMES
ROSTRATULIDAE	GALBULIDAE
JACANIDAE	BUCCONIDAE
PEDIONOMIDAE	CAPITONIDAE
THINOCORIDAE	SEMORNITHIDAE
SCOLOPACIDAE	RAMPHASTIDAE
GLAREOLIDAE	MEGALAIMIDAE
LARIDAE	LYBIIDAE
STERCORARIIDAE	INDICATORIDAE
ALCIDAE	PICIDAE
PTEROCLIFORMES	FALCONIFORMES
PTEROCLIDAE	FALCONIDAE
COLUMBIFORMES	PSITTACIFORMES
COLUMBIDAE	STRIGOPIDAE
OPISTHOCOMIFORMES	CACATUIDAE
OPISTHOCOMIDAE	PSITTACIDAE
MUSOPHAGIFORMES	PSITTACULIDAE
MUSOPHAGIDAE	PASSERIFORMES
CUCULIFORMES	ACANTHISITTIDAE
CUCULIDAE	EURYLAIMIDAE
STRIGIFORMES	PITTIDAE
TYTONIDAE	FURNARIIDAE
STRIGIDAE	THAMNOPHILIDAE
CAPRIMULGIFORMES	FORMICARIIDAE
PODARGIDAE	GRALLARIIDAE

CONOPOPHAGIDAE	PETROICIDAE
RHINOCRYPTIDAE	PICATHARTIDAE
MELANOPAREIIDAE	CHAETOPIIDAE
TYRANNIDAE	EUPETIDAE
COTINGIDAE	BOMBYCILLIDAE
PIPRIDAE	PTILOGONATIDAE
TITYRIDAE	HYPOCOLIIDAE
MENURIDAE	DULIDAE
ATRICHORNITHIDAE	MOHOIDAE
PTILONORHYNCHIDAE	HYLOCITREIDAE
CLIMACTERIDAE	STENOSTIRIDAE
MALURIDAE	PARIDAE
MELIPHAGIDAE	REMIZIDAE
DASYORNITHIDAE	NICATORIDAE
PARDALOTIDAE	PANURIDAE
ACANTHIZIDAE	ALAUDIDAE
POMATOSTOMIDAE	PYCNONOTIDAE
ORTHONYCHIDAE	HIRUNDINIDAE
CNEMOPHILIDAE	PNOEPYGIDAE
MELANOCHARITIDAE	MACROSPHENIDAE
PARAMYTHIIDAE	CETTIIDAE
CALLAEIDAE	SCOTOCERCIDAE
NOTIOMYSTIDAE	ERYTHROCERCIDAE
PSOPHODIDAE	AEGITHALIDAE
PLATYSTEIRIDAE	PHYLLOSCOPIDAE
TEPHRODORNITHIDAE	ACROCEPHALIDAE
PRIONOPIDAE	LOCUSTELLIDAE
MALACONOTIDAE	DONACOBIIDAE
MACHAERIRHYNCHIDAE	BERNIERIDAE
VANGIDAE	CISTICOLIDAE
PITYRIASEIDAE	TIMALIIDAE
ARTAMIDAE	PELLORNEIDAE
RHAGOLOGIDAE	LEIOTHRICHIDAE
AEGITHINIDAE	SYLVIIDAE
CAMPEPHAGIDAE	ZOSTEROPIDAE
MOHOUIDAE	ARCANATORIDAE
NEOSITTIDAE	PROMEROPIDAE
EULACESTOMATIDAE	IRENIDAE
OREOICIDAE	REGULIDAE
PACHYCEPHALIDAE	ELACHURIDAE
LANIIDAE	HYLIOTIDAE
VIREONIDAE	TROGLODYTIDAE
ORIOIDAE	POLIOPTILIDAE
DICRURIDAE	SITTIDAE
RHIPIDURIDAE	TICHODROMIDAE
MONARCHIDAE	CERTHIIDAE
CORVIDAE	MIMIDAE
CORCORACIDAE	STURNIDAE
MELAMPITTIDAE	BUPHAGIDAE
IFRITIDAE	TURDIDAE
PARADISAEIDAE	MUSCICAPIDAE

CINCLIDAE  
 CHLOROPSEIDAE  
 DICAIDAE  
 NECTARINIIDAE  
 PASSERIDAE  
 PLOCEIDAE  
 ESTRILDIDAE  
 VIDUIDAE  
 PEUCEDRAMIDAE  
 PRUNELLIDAE

MOTACILLIDAE  
 UROCYNCHRAMIDAE  
 FRINGILLIDAE  
 PARULIDAE  
 ICTERIDAE  
 COEREBIDAE  
 EMBERIZIDAE  
 THRAUPIDAE  
 CALCARIIDAE  
 CARDINALIDAE

### PALAEOGNATHAE

Incluye a un grupo gondwanico, del hemisferio sur (Tinamiformes, Struthioniformes, Rheiformes, Casuariformes, Apterygiformes; Figura 261); se caracterizan por tener paladar paleognato (el pterigoides contacta al vómer; paladar poco movable, Gusekloo y Bout, 2005; Figura 260), por que el hueso nasal no está fusionado con el maxilar; por tener el pico córneo dividido en varias piezas longitudinales; ilión e isquion no fusionados con una amplia fenestra entre ellos.

La mayoría tiene cuello y patas largas y están especializadas para correr más que volar (los únicos que pueden volar, aunque torpemente, son los Tinamiformes); no tienen carena en el esternón y la escápula y el coracoides están fusionados (excepto Tinamiformes). Las barbas de las plumas no tienen ganchillos por lo que no se forma un vexilo rígido (excepto algunas plumas de las alas de Rheiformes y de Tinamiformes). Tinamiformes, Rheiformes y Struthioniformes tienen órgano copulador (al igual que Anatidae). En todo el grupo los machos incuban los huevos. Son no voladoras, excepto Tinamiformes que tienen capacidad de vuelo, pero reducida. Sin glándula uropigial, excepto Tinamiformes.

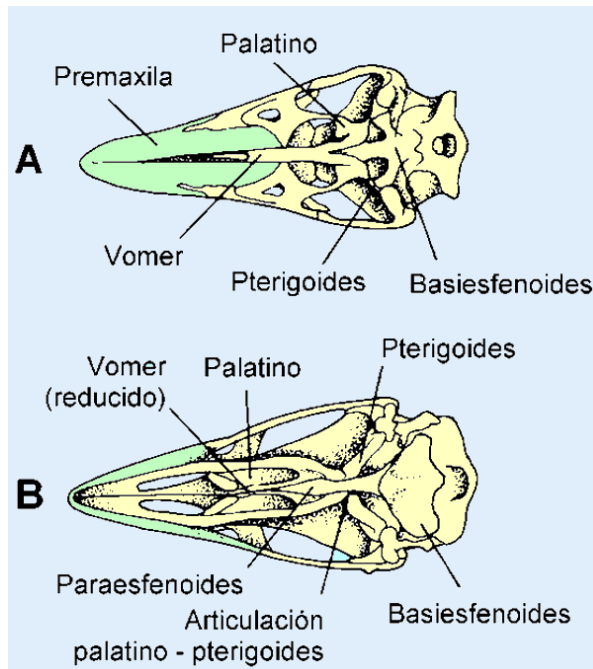


Figura 260: Configuración del paladar en Aves. A) Paladar paleognato; B) Paladar neognato (Modificado de Benton, 2000).

Actualmente no hay mayores dudas sobre la monofilia del grupo, que está apoyado tanto por caracteres morfológicos como moleculares (Smith et al., 2013). Incluye a dos órdenes extintos en tiempos históricos, Dinornithiformes (moas de Nueva Zelanda, posiblemente extintos alrededor del 1500 por los maoríes) y Aepyornithiformes (pájaros elefantes de Madagascar, también extinguidos por acción humana en los 1500).

### “Ratitae”

Durante mucho tiempo se consideró que las aves corredoras (no voladoras) de distribución gondwánica comprendían un grupo monofilético denominado “Ratitae”; es decir que eran los Paleognathae excepto Tinamiformes. Sin embargo, actualmente las filogenias moleculares del grupo muestran que Tinamiformes está incluido en este grupo, posiblemente más relacionado con los extintos Dinornithiformes que con el resto de los grupos (Baker et al., 2014; Mitchell et al., 2014). Por lo tanto, el grupo “Ratitae” es parafilético si no incluye a Tinamiforme, por lo que actualmente se descarta este agrupamiento.

Las características morfológicas de “Ratitae” eran la presencia del esternón sin quilla, reducción extrema de la fúrcula, neumatización de los huesos reducida, plumas sin bárbulas, sin pterilos y apterios, sin glándula uropigial, y reducción de dedos en las patas.

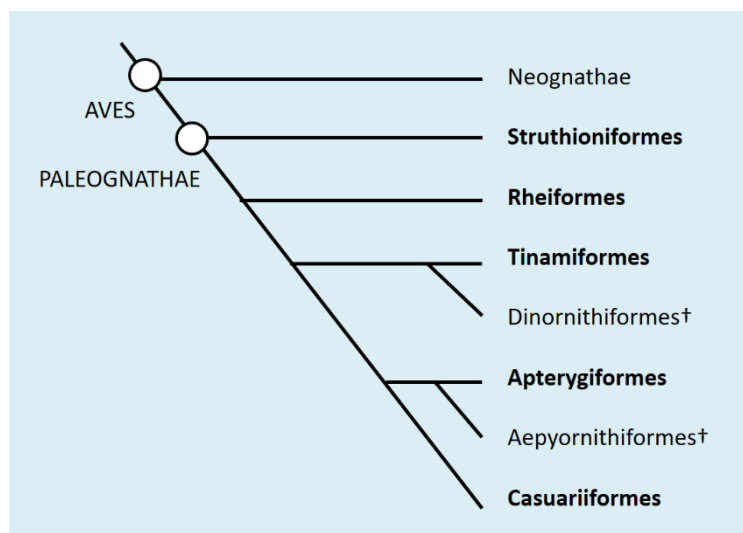


Figura 261: Filogenia de las Paleognathae (Basada en Mitchell et al., 2014).



### STRUTHIONIFORMES

Aves corredoras y no voladoras de regiones abiertas y secas de África subsahariana (antiguamente también en el sur de Europa y en las estepas asiáticas hasta Mongolia). Huesos largos moderadamente neumatizados. Alas normalmente desarrolladas, pero proporcionalmente más pequeñas con relación al volumen del cuerpo. Sin clavícula ni quilla. Miembros posteriores con reducción de dedos a dos. Plumas inadecuadas para el vuelo. Cabeza, cuello y piernas desnudos.

**STRUTHIONIDAE.**— (Avestruces) Único grupo con dos especies actuales *Struthio camelus* y *S. molybdophanes* (Gill y Donsker, 2017). Constituyen el grupo de las aves vivientes más grandes,

alcanzan hasta 2,75 metros y un peso de 150 kilos. Miembros posteriores con dos dedos. Nidífugas. Comen principalmente plantas y ocasionalmente pequeños reptiles.



### RHEIFORMES

Aves corredoras, no voladoras, exclusivamente sudamericanas. Las alas no les sirven para volar, pero les permite mantener el equilibrio en la carrera. Miembros posteriores con tres dedos robustos (segundo al cuarto), dirigidos hacia adelante y terminados en uñas cortas y fuertes. Cuello largo con plumas. Las nidadas son cuidadas exclusivamente por los machos (Fernández y Rebores, 2003).

**RHEIDAE.**— (Ñandúes) Único grupo, incluye formas más pequeñas que Struthioniformes (no sobrepasan los 1,50 metros y pueden superar los 30 kg). Tienen un pico ancho y plano. Se alimentan de plantas, semillas, insectos y pequeños animales. Actualmente solo un género con dos especies (ambas presentes en Argentina): *Rhea americana* (ñandú), en praderas y pampas de Brasil, Argentina, Paraguay, Uruguay y Bolivia, y *Rhea pennata* (ñandú petizo) desde el sur de Mendoza y Patagonia (introducido en Tierra del Fuego) y en la Puna entre los 3 000 y 4 000 m, (Canevari et al., 1991) de Argentina, Chile, Bolivia y Perú. Es controversial que el ñandú de la puna constituye una tercera especie, *Rhea tarapacensis* (del Hoyo et al., 2014), ya que tiene una distribución disyunta y un hábitat diferente al ñandú patagónico, *R. pennata* (Figura 262).

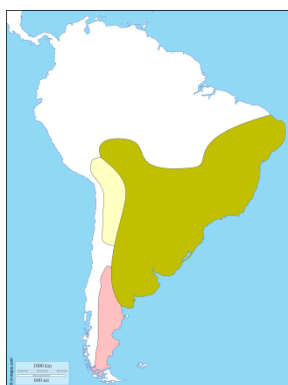
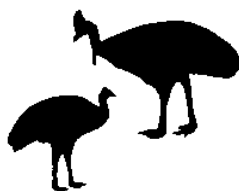


Figura 262: Distribución de Rheidae (basada en IUCN). Verde: *Rhea americana*; rosa: *R. pennata*; amarillo: *R. tarapacensis*.



### CASUARIFORMES

Aves corredoras incapaces de volar. Viven en sabanas, bosques y matorrales de Australia, Nueva Guinea e islas cercanas. Poca neumatización ósea. Alas y esqueleto de los dedos muy reducidos. Sin quilla. Miembros posteriores con tres largos dedos. Plumas dobles por el gran desarrollo del hiporraquis, con apariencia de cerdas.

**DROMAIIDAE.**— (Emúes) Representada sólo en Australia, con un único sobreviviente, el emú o *Dromaius novaehollandiae*. Es la segunda ave viviente más grande después de *Struthio*. Se alimentan de frutos, bayas e insectos.

**CASUARIIDAE.**— (Casuarios) De Nueva Guinea y Australia. Tres especies en un único género, *Casuarius*, vive en bosques alimentándose de semillas, frutos y bayas. Tienen un casco córneo sobre su cabeza, la que junto con el cuello presentan plumas brillantemente coloreadas.



### APTERYGIFORMES

Aves terrestres no voladoras (no sobrepasan los 70 cm). Viven en lugares con mucha maleza de Nueva Zelanda. Huesos no neummatizados. Alas reducidas. Carecen de clavículas y de quilla. Miembros posteriores con cuatro dedos, con el primero insertado sobre los demás. Plumas estrechas, sin barbas, semejantes a pelos. Carecen de rectrices (plumas de la cola).

**APTERYGIDAE.**— (Kiwis) Hay cinco especies (Gill y Donsker, 2017) en el género *Apteryx*, que se caracterizan por su pico largo y curvado, con aberturas nasales terminales, con cerdas táctiles en su base. Sus patas son cortas y tienen fuertes uñas con las que buscan en los bosques insectos, gusanos y bayas. La introducción de depredadores tales como ratas, perros, cerdos y mustélidos en Nueva Zelanda ha causado que todas las poblaciones de kiwis estén en grave peligro de extinción.

#### CURIOSIDADES SOBRE LOS HUEVOS DE LAS AVES

Zulma J. Brandán Fernández y Nora L. Marigliano

El huevo de menor tamaño es el del picaflor centroamericano *Mellisuga elenae*, de 10 mm y de 5 g de peso, y el más grande es el del avestruz *Struthio camelus*, con 18 cm y pueden pesar 2 kg; los del Ñandú (*Rhea americana*) miden 13 cm y un peso de entre 440 a 700 gramos.

En el pasado, la extinta *Aepyornis* (Struthioniformes) o ave elefante de Madagascar, podía poner huevos de circunferencia de más de un metro y una longitud de hasta 34 cm (Mlíkovsky, 2003) (aproximadamente 160 veces mayor que un huevo de gallina).

Los kiwis (Apterygiformes: *Apteryx*), ponen huevos que llegan a pesar 450 g, y son particularmente nutritivos por la gran proporción de vitelo (hasta el 65 % de su peso). Aunque en peso absoluto el huevo del kiwi equivale a solo seis huevos de gallina, en proporción al tamaño de la hembra es el mayor entre todas las aves, representando cerca del 20 % del peso del animal (comparativamente considerar que en humanos la cría representa el 5 % y en los avestruces el 2 % de la masa de la madre).



### TINAMIFORMES

Aves terrestres, malas voladoras. Exclusivamente neotropicales (Figura 263). Presentan un parecido externo con Galliformes del Viejo Mundo (verdaderas perdices), aunque anatómicamente son muy diferentes. Neumatización normal. Alas cortas y redondeadas; cola reducida. A diferencia del resto de las Paleognathae, los Tinamiformes tienen quilla en el esternón, músculos

pectorales bien desarrollados, glándula uropigial y plumas de polvo. El corazón tiene poca capacidad de sangre, lo que hace disminuir su capacidad de vuelo. Patas cortas y robustas, con tres a cuatro dedos hacia adelante. El primero está situado alto o falta. Tienen órgano copulador intromitente.

Se consideraba que este grupo era hermano de “Ratitae”, pero actualmente se piensa que están más relacionados a Dinornithiformes (Baker et al., 2014) o a los Struthioniformes (Smith et al., 2013; Prum et al., 2015). Esta nueva posición implica que la pérdida de la capacidad de vuelo ocurrió paralelamente en todos los demás grupos de Paleognathae, o que Tinamiformes readquirió la capacidad de volar.

**TINAMIDAE.**— (Inambúes, perdices o martinetas). Con 9 géneros y 47 especies actuales, seis géneros en Argentina. Todas nidífugas. El registro fósil llega hasta el Mioceno (Bertelli et al., 2014).

Hay dos grupos monofiléticos, uno de hábitats selváticos (Tinaminae) y otro de hábitats áridos y abiertos (Nothurinae) (Bertelli et al., 2003; Bertelli y Porzecanski, 2004; Bertelli, 2016). Se los encuentra en todo tipo de terrenos y hábitats: pampa, monte, selva y estepa patagónica, desde el nivel del mar hasta los 4 400 m en los Andes (Canevari et al., 1991) (Figura 263). Algunos ejemplos son: *Rhynchotus rufescens* (Guaipo) en los pajonales de las sierras de Jujuy, Salta y Tucumán hasta los 2 500 m. *Crypturellus tataupa* (Inambú), en los cerros del norte hasta los 2 500 m, y llega hasta San Juan y Córdoba. Son especies de importancia económica por su interés cinegético.



Figura 263: Distribución de Tinamiformes (Basada en Cabot, 2017).

## NEOGNATHAE

Se caracterizan por tener paladar neognato (sin contacto entre el pterigoides y vómer); paladar móvil, por la pérdida de la articulación basipterigoidea, el desarrollo de una articulación entre palatino y pterigoides, y la reducción o pérdida del vómer (Feduccia, 1996); con proquinesis (Gussekkloo y Bout, 2005) (Figura 260); cuadrado con cóndilo doble; plumas con bárbulas. Incluye a la mayoría de las aves modernas. Posiblemente el paladar neognato es una plesiomorfía, mientras que el paleognato es una modificación de un neognato (Ax, 2003).

## GALLOANSERAE

Morfológicamente se caracterizan por tener los vómeres fusionados posteriormente, mandíbula con proceso retroarticular largo y angosto, lacrimal sin proceso descendente, articulaciones basipterigoideas grandes y redondeadas, entre otros rasgos (Mayr y Clarke, 2003). También este grupo está bien sustentado en la mayoría de los estudios moleculares (Figura 264).



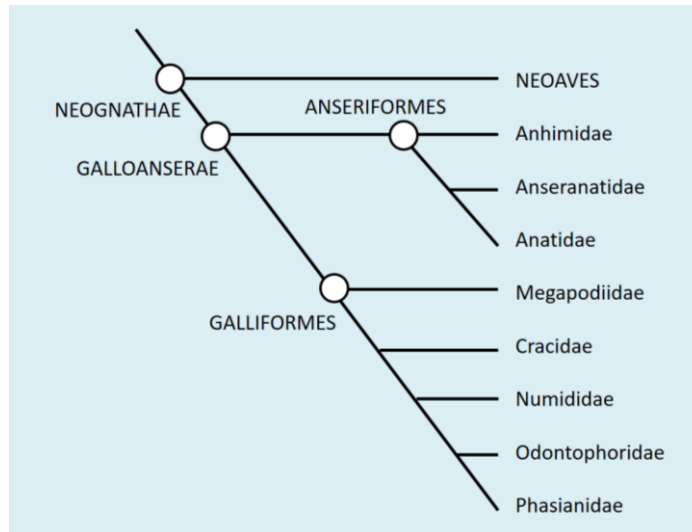


Figura 264: Filogenia de Galloanserae (Hackett et al., 2008).

Son muy prolíficas; regularmente producen nidadas de más de 5 o incluso más de 10 huevos, lo que es mucho para aves tan grandes. Mientras la mayoría de las aves vivientes son monógamas, muchos Galloanserae son poligínicos o polígamos. La hibridación es extremadamente frecuente y pueden entrecruzarse géneros con relativa facilidad. Los jóvenes en Galloanserae son notablemente precoces. Los Anseriformes son capaces de nadar y bucear pocas horas después de la eclosión.

Comprende dos órdenes de diferente orientación ecológica (Figura 264): **Anseriformes** (la mayoría acuáticos) y **Galliformes** (la mayoría terrestres). Estos dos grupos son muy antiguos ya que divergieron hace aproximadamente 90 millones de años, en el Cretácico (van Tuinen y Hedges, 2004).



### ANSERIFORMES

Aves acuáticas de lagunas y esteros de casi todo el mundo. Pico generalmente deprimido. Mandíbulas y lengua modificadas como una bomba de succión para atraer el agua al extremo del pico y expelerlo por los lados y parte trasera; por medio de una serie de filtros finos llamados *lamellae* capturan partículas pequeñas que se lamen y se tragan. Algunos, alternativamente, comen plantas (gansos) o peces y vegetales (patos). Plumaje espeso con una capa de plumón denso por debajo de las cobertoras; glándula uropigial muy grande. Miembros posteriores con cuatro dedos y membrana reducida o con el I de inserción más alta y los restantes palmados (Canevari et al., 1991). Los pichones son nidífugos. Hay tres grupos: Anhimidae (chajáes), Anseranatidae (ganso australiano), y Anatidae (patos y gansos). Se conocen fósiles desde el Cretácico (Clarke et al., 2005).

**ANHIMIDAE.**— (Chajáes) Endémica de América del Sur (Figura 265), en campos cercanos al agua. Alas grandes, con dos espolones córneos en el borde delantero (que son excrescencias de los huesos carpales, recubiertos con queratina similar a la de las uñas). Capa de vesículas llenas de aire bajo la piel, comunicadas con los sacos aéreos y pulmones (Canevari et al., 1991; O'Connor, 2004). Patas grandes y robustas, con los cuatro dedos bien desarrollados, los tres anteriores con membrana interdigital reducida. Sin órgano copulador, y con *lamellae* del pico vestigiales. Junto a los Emúes son las únicas aves que carecen de procesos uncinados en las cos-

tillas (Codd et al., 2005). En Argentina una especie: *Chauna torquata* (chajá), el nombre es una onomatopeya de su voz más conocida, la vocalización de alarma de la pareja (Canevari et al., 1991). Se distribuye desde el norte de Argentina hasta el sur de Buenos Aires. Existen citas de Mendoza y La Pampa.



Figura 265: Distribución de Anhimidae (Basado en Carboneras, 2017).

**ANATIDAE.**— (Cisnes, gansos, patos, cauquenes) Grupo cosmopolita de todo tipo de ambientes acuáticos. Buenos nadadores y voladores; algunos bucean. Pico aplanado y ancho, con una uña en la punta y los bordes provistos de láminas córneas que sirven para filtrar el alimento. Patas con los tres dedos anteriores generalmente palmados y el *hallux* corto y situado a mayor altura (Canevari et al., 1991). El cuello es muy largo en las formas buceadoras y lo suelen tener replegado. Tienen órgano copulador eréctil que es muy ornamentado con espinas y relativamente largo (e.g. el pene de *Oxyura vittata* es casi tan largo como su cuerpo; McCracken, 2000), pero que no transporta el esperma por un canal central como en los mamíferos, sino por surcos de su superficie (Tellkamp, 2002).

Pueden reconocerse dos subgrupos que incluyen a Anatinae (patos) y Anserinae (gansos). En Argentina 17 géneros y 39 especies. Ejemplos: *Cloephaga melanoptera* (guayata), nidifica entre los 3 000 y 4 000 m, desde Jujuy a Mendoza. *Cairina moschata* (pato criollo), especie que ha sido domesticada, en todo el norte, hasta Corrientes, Santa Fe y Santiago del Estero (en el pasado llegaba ocasionalmente a Buenos Aires); muy perseguido y en retroceso (Canevari et al., 1991). *Merganetta armata* (pato del torrente), en ríos torrentosos.



## GALLIFORMES

Aves terrestres, de amplia distribución; comprende cinco grupos, pero en América solamente representantes de Cracidae y Odontophoridae (ambas exclusivamente americanas). Miembros posteriores robustos, con cuatro dedos, anisodáctilos, con el dedo posterior al mismo nivel (en Megapodiidae y Cracidae) o un poco más alto que los demás (en el grupo Phasianoidea). Estómago muscular grande y robusto, ciegos largos. Son poco voladores, muchos son terrestres o arborícolas. El genoma de la gallina fue secuenciado completamente (*International Chicken Genome Sequencing Consortium*, 2004). Análisis morfológicos señalan que Megapodiidae y Cracidae son los más basales respecto al resto (Phasianoidea) (Dyke et al., 2003; Crowe et al., 2006).

**CRACIDAE.**— (Pavas del monte, charatas, y otras). Exclusivamente neotropicales (Figura 266). Son muy cazadas por su carne, lo que, sumado a la destrucción de ambientes, ha provocado una disminución alarmante en la mayoría de las especies (Canevari et al., 1991), siendo este grupo el que tiene más especies amenazadas de Argentina. A veces tienen crestas y piel desnuda en la garganta o cara. Cuatro géneros y seis especies en Argentina. Ejemplos: *Penelope obscura* (pava

del monte común), en el noroeste; *Ortalis canicollis* (charata) desde Jujuy hasta La Rioja, Córdoba, norte de Santa Fe, Chaco y Formosa; *Crax fasciolata* (muitú) en selvas del noreste de Argentina.



Figura 266: Distribución de Cracidae (Basada en del Hoyo, 2017).

**PHASIANIDAE.**— (Codornices, gallos, faisanes, pavos, urú) Están bien representadas en el Viejo Mundo (principalmente Asia) donde se encuentra la mayor parte de los faisanes y gallos salvajes y en América del Norte; solamente faltan en la región neotropical. Aves gallináceas con cuerpo rechoncho y cuello, cola, alas, pico y patas cortas, adaptadas para escarbar el terreno en busca de alimento (Canevari et al., 1991). Se reconocen varios grupos, que incluyen a las Gallinae, con la gallina doméstica, derivada híbrida de antepasados salvajes de India (*Gallus gallus*) y el sudeste asiático (*Gallus sonneratii*) (Ericsson et al., 2008).

**ODONTOPHORIDAE.**— (Codornices del Nuevo Mundo) Conforman un grupo monofilético distinto al de las codornices del Viejo Mundo (Phasianidae) (Dyke et al., 2003). Distribuidas desde Canadá hasta Argentina (Figura 267) (hay dos especies en África de *Ptilopachus* que posiblemente pertenezcan a este grupo en lugar de Phasianidae; Hosner et al., 2015). Son diurnas y de hábitos terrestres (aunque capaces de volar, prefieren caminar). En Argentina, dos géneros y dos especies: *Odontophorus capueira* (urú), en Misiones; *Callipepla californica* (codorniz), introducida de América del Norte.



Figura 267: Distribución de Odontophoridae (basada en Carroll, 2017).

## NEOAVES

Morfológicamente están caracterizados por caracteres como palatinos con cresta ventral y parte lateral bien desarrolladas, ausencia de articulación basispterigoidea en adultos, entre otras (Mayr y Clarke, 2003). Sin embargo, la monofilia de este grupo no está fuertemente apoya-

da, ni por caracteres morfológicos ni moleculares. Comprende a todas las Neognathae que no pertenecen a Galloanserae.

La diversificación de este grupo parece haber sido explosiva a fines del Cretácico (Claramunt y Cracraft, 2015; Suh, 2016; Ksepka et al., 2017; Benson, 2018). Esta aparición de grandes grupos casi sincrónicamente hace que haya mucho “ruido” en la señal filogenética; esta incertidumbre hace posible que se trate de una verdadera politomía, y no un artefacto del método cladista (Figura 259; Suh, 2016). Aunque los grandes grupos de aves (órdenes) parecen estar bastante bien definidos en su mayoría, los grupos supraordinales (los agrupamientos de los órdenes) son inciertos. Este evento de diversificación explosiva es similar al ocurrido en Anura (Feng et al., 2017), Squamata (Longrich et al., 2012), y en Mammalia (Meredith et al., 2011; Wilson, 2014; Benson, 2018).

Las relaciones filogenéticas dentro de este grupo están muy discutidas. Hay evidencias contradictorias y son muy pocos los grupos supraordinales que tienen consenso. Inclusive, hay acuerdo que varios de los órdenes tradicionalmente aceptados son polifiléticos, como Pelecaniformes, Ciconiformes y Caprimulgiformes.

Los grandes grupos dentro de Neoaves están bastante bien soportados, aunque las relaciones entre ellos son discutidas (Figura 268). Algunos hacen una gran división entre un grupo de “aves acuáticas” Aequornithes (Procellariiformes, Sphenisciformes, Gaviiformes, Podicipediformes, Ciconiiformes, Pelecaniformes, Ardeiformes) y otro de “aves terrestres” Telluraves (Gruiformes, Charadriiformes, Cuculiformes, Psittaciformes, Raptores, Coraciiformes, Trogoniformes, Coliiformes, Piciformes, Passeriformes) (Cracraft et al., 2003; Livezey y Zusi, 2007; Hackett et al., 2008). Se propuso que las Neoaves se dividen en dos grandes grupos: Metaves (como Apodiformes, Trochiliformes, Caprimulgiformes, Phoenicopteriformes, Columbiformes) y Coronaves (restantes grupos de Neoaves) (Fain y Houde, 2004; Ericson et al., 2006); sin embargo, esta propuesta se basó en pocos genes y fue posteriormente descartada. Distintos grupos menores tienen bastante apoyo como por ejemplo Gaviomorphae (Gaviiformes y Podicipediformes), Raptores (Falconiformes, Cathartiformes y Strigiformes), Passerimorphae (Coraciiformes, Piciformes, Passeriformes; Johansson y Ericson, 2003), y otros.

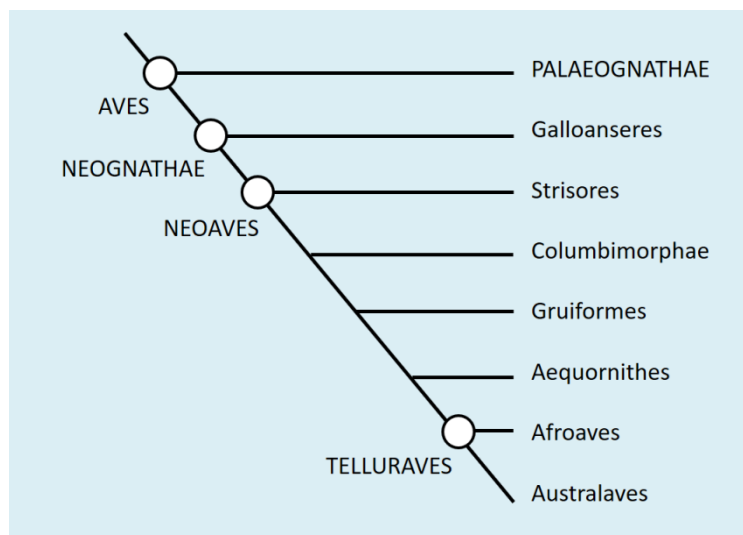


Figura 268: Filogenia de Neognathae (Basada en Prum et al., 2015; algunos nombres de grupos tomados de Jarvis et al., 2015).

### STRISORES (CAPRIMULGIFORMES, APODIFORMES Y OTROS)

Muchos de los grupos incluidos en Strisores tienen torpor (estado de actividad fisiológica o tasa metabólica disminuida, que puede ser diaria, o durar algunos días o semanas; le permite al

animal sobrellevar períodos de escasés de alimento). Además, está caracterizado por varias sinapomorfías morfológicas.

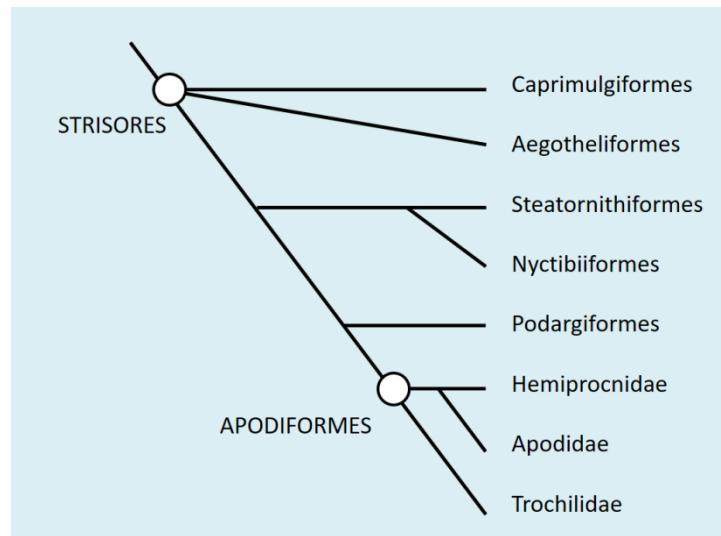


Figura 269: Filogenia de Strisores (Basada en Prum et al., 2015).

Hay bastante confianza en que este grupo es monofilético (Figura 269). El grupo definido tradicionalmente como “Caprimulgiformes” (grupo de aves crepusculares y nocturnas) es bastante diverso, y en realidad corresponden a por lo menos cuatro grupos independientes: **Steatornithiformes**, **Nyctibiiformes**, **Podargiformes**, **Caprimulgiformes**. La posición filogenética de la única especie de Steatornithiformes (*Steatornis caripensis* del norte de América del Sur) es particularmente problemática, pero tiene lógica que esté estrechamente relacionado con otro grupo sudamericano como Nyctibiiformes. Por su parte, aunque ahora hay consenso en que Apodiformes es un grupo monofilético, tradicionalmente se separaban a los picaflores en un grupo independiente (Trochiliformes).



### CAPRIMULGIFORMES

(Atajacaminos, chotacabras, añaperos) Un solo grupo, **Caprimulgidae**, distribuído en regiones tropicales y subtropicales de casi todo el mundo; nocturnos. Pico pequeño de base ancha, con amplias comisuras y una boca muy grande. Alrededor del pico hay largas vibrasas rígidas que posiblemente funcionen como órganos táctiles, que amplían la apertura de la boca a manera de embudo, lo que facilita la captura de insectos al vuelo (Canevari et al., 1991). Ojos ubicados lateralmente y grandes, reflejados por la luz cuando se iluminan artificialmente. Patas cortas y dedos pequeños con uña pectinada. Anidan en el suelo. En Argentina diez géneros y 15 especies. Ejemplo: *Systellura longirostris* (atajacaminos común), abundante en gran parte del país.

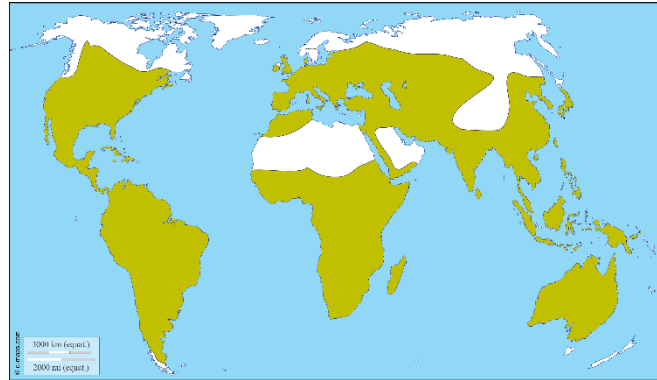


Figura 270: Distribución de Caprimulgidae (Basada en Cleere, 2018).

### STEATORNITHIFORMES

Un solo grupo, **Steatornithidae**, endémico del norte de América del Sur (Figura 271). Tienen un pico fuerte, se alimentan principalmente de frutas, y son coloniales. Son nocturnos y tienen capacidad ecolocalizadora análoga a la de los murciélagos (únicas aves, junto a algunos Apodidae, con esta capacidad). Aunque el vuelo es dirigido por ecolocalización, detectan las frutas gracias a que sus ojos están muy bien adaptados para visión nocturna, con una pupila enorme, y la mayor densidad de bastones detectada en la retina de cualquier vertebrado (Martin et al., 2004). Además, poseen buen olfato. No llegan a Argentina.



Figura 271: Distribución de Steatornithidae (Basado en BirdLife International, 2016).



### NYCTIBIIFORMES

(Urutaúes) Cabeza achatada, con ojos muy grandes; pueden ser detectados fácilmente de noche por el reflejo rojo de sus ojos al ser iluminados con luz artificial (Canevari et al., 1991). Crepusculares y nocturnos. Durante el día permanecen inmóviles en las ramas, donde su coloración críptica los hace casi indistinguibles; aunque de día permanecen con los ojos cerrados (para no arruinar el camuflaje abriendo sus ojos grandes y brillantes) pueden ver el entorno por unas pequeñas rendijas de los párpados. Pico curvado que al abrirse muestra una gran cavidad bucal (pero no tienen vibrizas como Caprimulgiformes). Patas cortas que en la base tienen una al-

mohadilla carnosa que les ayuda a permanecer posadas inmóviles durante horas (Canevari et al., 1991).

Un solo grupo, **Nyctibiidae**, endémico del Neotrópico (Figura 272). En Argentina dos especies: *Nyctibius griseus* (urutaú) desde el norte del país hasta Santiago del Estero, norte de Santa Fe y accidentalmente en Entre Ríos. *Nyctibius aethereus* (urutaú de cola larga), en Misiones.



Figura 272: Distribución de Nyctibiiformes (Basada en Cohn-Haft, 2017).



## APODIFORMES

Como su nombre indica, las patas son relativamente pequeñas y solo sirven para asentarse; son Aves de vida casi enteramente aérea, con vuelo potente y veloz, intercalando con frecuentes cambios de dirección que ejecutan batiendo con mayor rapidez una de sus alas. Alas características con húmero corto y sólido (porción proximal), mientras que los huesos carpales son relativamente largos (porción distal). Únicos en tener una articulación esfera-cavidad entre los coracoides y el esternón. Músculos cervicales peculiares, que le permiten mover la cabeza muy rápidamente. Patas pequeñas (*apodis* significa “sin pies”), generalmente pamprodáctilos; patas sin escamas. Cada dedo está provisto de una fuerte uña que les permite aferrarse a superficies verticales ásperas de cornisas, paredes o árboles (Canevari et al., 1991).

Tradicionalmente, el grupo está compuesto por Apodidae, Hemiprocnidae (del sudeste de Asia hasta Borneo) y Trochilidae (Mayr, 2003) (Figura 269); Canevari et al. (1991) consideran a los picaflores como perteneciente a Apodiformes, y Narosky e Yzurieta (2010), como un grupo independiente. Sin embargo, la monofilia de Apodiformes conteniendo a los picaflores es confirmada tanto por caracteres moleculares como morfológicos (Johansson et al., 2001; Bleiweiss, 2002; Livezey y Zusi, 2007).

**APODIDAE.**— (Vencejos) Cosmopolitas, abundan en zonas tropicales. Vuelan casi permanentemente; sólo descansan para criar, beber, bañarse y dormir; se piensa que la cópula se efectúa en el aire. Están entre las aves de vuelo horizontal más veloz, alcanzando velocidades de más de 110 km/h. Pamprodáctilos. La forma del cuerpo y de las alas es superficialmente similar a las golondrinas (Hirundinidae). Las glándulas salivales segregan una sustancia que sirve de pegamento para construir su nido contra superficies verticales (Canevari et al., 1991). El género *Aerodramus*, del sudeste de Asia, es famoso porque sus nidos de saliva se usan en la famosa sopa de “nidos de golondrina” (Marcone, 2005) y porque tiene capacidad de ecolocación (Price et al., 2004). En Argentina cinco géneros y diez especies. Ejemplos: *Streptoprocne zonaris* (Vencejo de collar blanco), en todo el norte del país hasta el centro de Córdoba, Santa Fe y sur de Entre Ríos; *Cypseloides senex* (vencejo de cascada), imposible no observarlo en las Cataratas del Iguazú.

**TROCHILIDAE.**— (Picaflores) Exclusivamente de América (Figura 273). De vida casi totalmente aérea. Eximios voladores, capaces de mantenerse estáticos en un punto y volar en cualquier dirección. Para ello baten las alas con gran velocidad, mayor cuando menor es la especie, llegando desde 80 a 200 veces por segundo, en vuelo normal; el sonido producido por el aleteo es el origen de su nombre en inglés (*Hummingbirds*). Patas pequeñas, anisodáctilas, no les permiten caminar y sólo se posan en sitios elevados desde donde pueden volar con facilidad (Canevari et al., 1991). Plumaje iridiscente (coloración cambiante por refracción). Tienen un alto metabolismo, el mayor registrado entre los animales endotérmicos (llegan a cerca de 1 200 latidos cardíacos por minuto), lo que los obliga a ingerir alimentos altamente calóricos (90% néctar, 10% pólen e insectos) y en grandes cantidades; pueden bajar este metabolismo durante la noche (torpor), llegando a 50 latidos por minuto. Pico modificado según la alimentación; la mayoría son nectarívoros (la lengua interviene en la succión). Riñón adaptado a excretar las grandes cantidades de agua del néctar ingerido; su actividad excretora se reduce durante el torpor para evitar la deshidratación. Son importantes polinizadores. En todo tipo de ambientes, preferentemente en selvas o a lo largo de cursos de agua.

Hay una interesante co-evolución entre las flores “ornitófilas” (que son polinizadas por aves) y las especies de picaflores, en la que la forma de las flores y la forma del pico son complementarios. También las flores tienen colores que pueden ver los picaflores (que ven longitudes de onda cercanas al ultravioleta), pero no algunos insectos polinizadores que podrían competir con ellos.

La filogenia molecular del grupo indica que hay 9 grupos de géneros monofiléticos (McGuire et al., 2014). La mayor diversidad de especies está Colombia y Ecuador con más de 160 especies. En Argentina 24 géneros y 34 especies (Heredia, 2011; Roesler y González Táboas, 2016). Ejemplos: *Sappho sparganurus* (picaflor de cola larga o cometa), desde Jujuy, hasta Neuquén y Córdoba. *Chlorostilbon lucidus* (picaflor verde común), es el más común en parques y jardines, desde el norte del país hasta Buenos Aires y La Pampa. *Patagona gigas* (picaflor gigante) en el noroeste argentino y San Juan, Mendoza y accidentalmente llega a Buenos Aires.



Figura 273: Distribución de Trochilidae (Basado en Schuchmann y Bonan, 2017).

### **COLUMBAVES (CUCULIFORMES, COLUMBIFORMES, Y OTROS)**

Las filogenias moleculares de Jarvis et al. (2014) y Prum et al. (2015) difieren en las definiciones del grupo que contiene a Columbiformes. Presentamos aquí la segunda hipótesis, en la que el grupo está conformado por dos grandes clados, **Otidimorphae** y **Columbimorphae** (Figura 274). Otidimorphae, Musophagiformes y Otidiformes no están presentes en América.



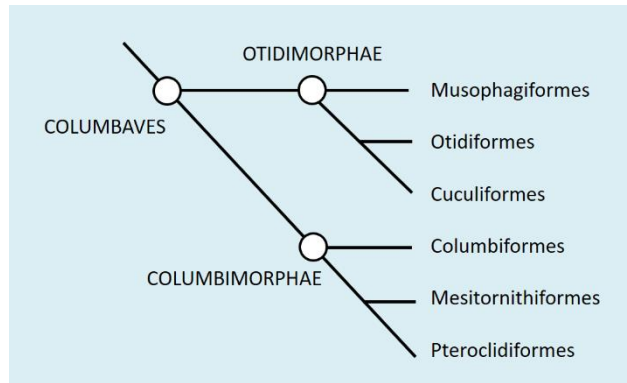


Figura 274: Filogenia de Columbaves (basada en Prum et al., 2015).



## CUCULIFORMES

Arborícolas de amplia distribución, algunos terrestres, cosmopolitas salvo latitudes extremas de América, Asia e Islas Oceánicas (Canevari et al., 1991). Zigodáctilos (con dos dedos dirigidos hacia delante y dos hacia atrás) o con dedo reversible. Pico poco curvado, pero fuerte. Algunas veces con una cresta alta en el culmen. Nidícolas. Tradicionalmente se incluyen a Musophagidae (Turacos de África) y Opisthocomidae (Hoatzin), pero datos tanto morfológicos (Livezey y Zusi, 2007) como moleculares (Ericson et al., 2006) indicarían que Musophagidae y Opisthocomidae serían cercanos al grupo, pero no formarían un grupo monofilético.

**CUCULIDAE.**— (Cuculillos, anós, pirincho, crespín) Arborícolas y algunos terrestres. Las formas de reproducción son muy variadas. Algunas pocas construyen su propio nido, incuban los huevos y crían a los pichones. Otras hacen nidos comunales, o sea que las hembras ponen en el mismo nido e incuban y crían a los pichones en conjunto (por ejemplo, *Guira guira*; *Crotophaga major*). Algunas especies (particularmente las especies del Viejo Mundo) tienen parasitismo de nidada, es decir, ponen sus huevos en nidos de otras aves (uno por nido) y éstas son las responsables de la incubación y cuidado de los pichones; los pichones recién nacidos (nidícolas) utilizan distintas técnicas para eliminar a los dueños legítimos (pichones o huevos) del nido, quedando de esta forma como únicos ocupantes, y así los padres adoptivos, normalmente bastante menores en tamaño que los cucúlidos, pueden dar abasto para alimentarlos (por ejemplo, *Tapera naevia*; Canevari et al., 1991). En este grupo se encuentra el famoso correccaminos (*Geococcyx californianus*, famoso por el dibujo animado en el que lucha con el coyote), de México y el sur de EEUU, que es muy terrestre y puede llegar a correr a más de 30 km/h.

En Argentina hay siete géneros y 12 especies. Ejemplos: *Tapera naevia* (Crespín), con parasitismo de nidada, del norte y centro de Argentina. *Guira guira* (Pirincho), cuando se posa mantiene el equilibrio con la larga cola; no son parásitos, sino que ponen los huevos en nidos comunales; en todo el norte de Argentina hasta Chubut. *Piaya cayana* (Alma de Gato), se desplaza por los árboles saltando y trepando ágilmente por las ramas; en selvas y selva en galería; no es parásito. *Crotophaga major* (anó grande), ave conspicua que vive a lo largo de ríos de selva y otros ambientes; no es parásito y ponen los huevos en nidos comunales.



## COLUMBIFORMES

Aves de cuerpo robusto, alas bien desarrolladas adaptadas para el vuelo batido y potente. Terrestres y arbóreas, de distribución cosmopolita. Pico en general corto, con la punta algo inflada y las narinas alojadas en una cera prominente. No tienen glándula uropigial para aceitar las plumas, pero tienen “plumas de polvo” distribuidas por todo el cuerpo, que se desintegran produciendo un talco que produce el característico aspecto sedoso del plumaje. Anisodáctilos. Los pichones son nidícolas y son alimentados con “leche de paloma” que es una secreción nutritiva, producida por la pared del buche de los padres, tanto el macho como la hembra. El grupo contiene la clado fósil Raphidae (que contiene al gigante Dodo, a veces considerado un subgrupo de Columbidae; Shapiro et al., 2002) y a los actuales Columbidae.

**COLUMBIDAE.**— (Palomas y torcazas) Muy caminadoras y excelentes voladoras. En Argentina hay ocho géneros y 25 especies. Ejemplos: *Zenaida auriculata* (torcaza), es muy común y abundante, se adapta a condiciones muy variadas y vive en todo el país, siendo plaga de la agricultura en muchos lugares; *Columbina picuí* (torcacita), muy mansa, abundante y ampliamente distribuida en el país. *Columba livia* (paloma doméstica), era originaria del sur de Europa, norte de África y cercano y medio oriente; actualmente ha sido introducida en las grandes ciudades de todo el mundo, y vive en plazas, parques, campos y otros sitios antropizados.

## AEQUORLITORNITHES (AVES ACUÁTICAS) (SPHENISCIFORMES, CHARADRIIFORMES, PHOENICOPTERIFORMES, PODICIPEDIFORMES, GRUIFORMES, PELECANIFORMES, PROCELLARIIFORMES, CICONIIFORMES)

Como su nombre lo indica, la mayoría de sus componentes son aves acuáticas en mayor o menor medida (Figura 275). Este grupo ha sido recuperado por Prum et al. (2015) y con algunas diferencias por Jarvis et al. (2014). El grupo Mirandornithes (que comprende a Phoenicopteridae y Podicipediformes) está soportado por numerosas sinapomorfias morfológicas (Sangster, 2005).

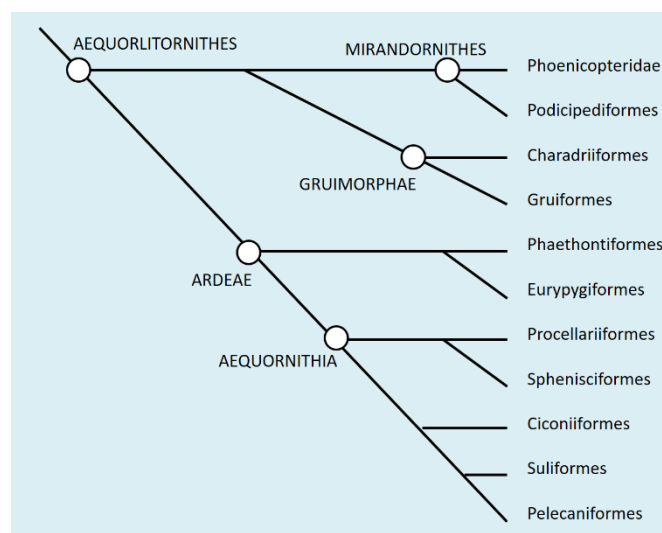


Figura 275: Filogenia de Aequorlornithes (Basada en Burleigh et al., 2015; Prum et al., 2015).



### PHOENICOPTERIFORMES

Aves acuáticas de gran tamaño (Figura 276), distribuidas en América del Sur, Caribe, África, Europa y Asia. Pico filtrador especializado, acodado en el medio, con una serie de laminillas córneas dobles internamente. La filtración se realiza con el pico invertido, reteniendo pequeños animales y vegetales. El típico color rosado es debido a los beta-carotenos de su dieta; la fuente de carotenos varía en las distintas especies, pero por lo general provienen de crustáceos o algas (en los zoológicos deben adicionar carotenos en las dietas para evitar que se vuelvan pálidos). Patas muy largas con el tarso-metatarso y tibiotarso más largos que el fémur; pueden mantenerse sobre una sola pierna sin esfuerzo muscular (Chang y Ting, 2017). Con tres dedos palmados hacia adelante y uno reducido o ausente hacia atrás. El vuelo es de aleteos vigorosos, con el cuello y patas extendidas, que se mueven acompasadamente (Canevari et al., 1991). Producen una leche de buche (similar a la de Columbiformes) con la que alimentan a los pichones. Se ha planteado la hipótesis de una estrecha relación con Podicipediformes (Mayr, 2004; Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Jarvis et al., 2014; Prum et al., 2015), con el que formarían el grupo Mirandornithes. Incluye también a los fósiles Palaelodidae.



Figura 276: “The chief difficulty Alice found at first was in managing her flamingo”. Ilustración de John Tenniel para “Alicia en el país de las Maravillas” de Lewis Carroll.

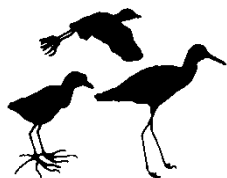
**PHOENICOPTERIDAE.**— (Flamencos, parinas) Contiene dos géneros y seis especies actuales. Los géneros se diferencian por la estructura del pico filtrador, siendo el de *Phoenicopterus* adecuado para filtrar presas más grandes (como moluscos y crustáceos) y el de *Phoenicoparrus* más especializado para presas pequeñas (como diatomeas y algas). *Phoenicopterus chilensis*, *Phoenicoparrus andinus* y *Phoenicoparrus jamesi* son endémicos de América del Sur, y se encuentran en Argentina. *Phoenicopterus chilensis* (flamenco austral) distribuida en casi todo el territorio argentino, en lagunas, ríos, en otros cuerpos de agua salobres y en costas marinas; *Phoenicoparrus jamesi* (parina chica o flamenco de la puna) y *P. andinus* (parina grande o flamenco de los andes).



### PODICIPEDIFORMES

Cosmopolitas, exclusivamente de aguas dulces. Excelentes buceadores, vuelan bien, pero en tierra tienen una marcha pesada y erguida. Esqueleto no neummatizado. Alas cortas y cola rudimentaria. Patas ubicadas muy posteriormente. Con cuatro dedos, lobulados. Las plumas del vientre se insertan en ángulo recto y tienen los extremos doblados para dar forma al cuerpo; pueden ajustar la flotabilidad presionando las plumas contra el cuerpo. El grupo está relacionado con Phoenicopteriformes (Mayr, 2004; Hackett et al., 2008), con quienes comparten parásitos filogenéticamente relacionados (piojos; Johnson et al., 2006).

**PODICIPEDIDAE.**— (Macáes) En Argentina, cuatro géneros y siete especies. Con dedos lobulados, uñas casi aplanadas. Ejemplos: *Rollandia rolland* (macá común) distribuido en casi todo el país durante todo el año; *Podilymbus podiceps* (macá de pico grueso), en gran parte de Argentina hasta Santa Cruz; *Podiceps gallardoi* (macá tobiano), en la Patagonia de Argentina y en Chile.



### CHARADRIIFORMES

Han colonizado una gran diversidad de nichos ecológicos en el agua o cerca de ella. El grupo se caracteriza por tener el paladar de tipo esquizognato, glándula uropigial bilocada, y por similitudes en la siringe y en los tendones de las patas. Anisodáctilos, dedo I reducido o ausente, II y IV unidos por membranas interdigitales. Nidífugos. El grupo es muy diverso, pero monofilético según datos moleculares (Paton et al., 2003; Fain y Houde, 2007; Baker et al., 2007); tienen tres grandes grupos monofiléticos: **Charadrii** (Charadriidae, Recurvirostridae, Haematopodidae, Burhinidae y Chionidae), **Lari** (Laridae, Rynchopidae, Stercorariidae, Alcidae y Glareolidae) y **Scolopaci** (Scolopacidae, Thinocoridae, Pedionomidae, Rostratulidae y Jacanidae) (Paton et al., 2003; Baker et al., 2007; Hackett et al. 2008). Con 19 grupos de los cuales 13 habitan en Argentina.

**CHARADRIIDAE.**— (Teros y chorlos) En ambientes variados, algunos nidifican en el hemisferio norte y migran a Argentina. Otros nidifican en la Patagonia y migran al norte y a países limítrofes (Canevari et al., 1991). Grupo cosmopolita y limnícola. Pico corto con la punta hinchada. En Argentina cinco géneros y 11 especies. Ejemplo: *Vanellus chilensis* (tero común), en todo el país a orillas de lagunas, esteros y bañados, pero también en todo tipo de ambientes abiertos con pastizales cortos.

**CHIONIDAE.**— (Chorlotes) Aves rechonchas de plumaje totalmente blanco. El pico es característico por tener una lámina córnea en la base. Sólo dos especies, ambas de distribución antártica y subantártica (Canevari et al., 1991). En Argentina, una especie, *Chionis albus* (chorlote blanco o paloma antártica), en costas marinas continentales.

**HAEMATOPODIDAE.**— (Ostreros) Aves costeras con pico largo comprimido en forma de hoja, que le permite abrir bivalvos. Con iris, anillo ocular y picos de colores vivos (amarillo, anaranjado o rojizo). Grupo cosmopolita con tres especies en Argentina. Ejemplo: *Haematopus palliatus* (ostrero común), en costas marinas, llegan ocasionalmente a Santa Cruz y Tierra del Fuego.

**JACANIDAE.**— (Jacanas o gallitos de agua) Con escudete frontal. Corredoras sobre la vegetación flotante, patas largas con dedos extremadamente largos, lo que les permite caminar sin hundirse. Alas redondeadas con espolón afilado. Las hembras son territoriales y poliándricas (tienen harenes de cuatro a cinco machos). Con ocho especies, en África (tres), Asia (tres), Australia

(una) y América (una). En Argentina: *Jacana jacana* (jacana o gallito de agua), en ambientes de agua con densa vegetación flotante del norte hasta La Rioja, Córdoba y Buenos Aires.

**LARIDAE.**— (Gaviotas) Grupo cosmopolita. Pico fuerte con ápice en gancho, patas palmeadas (Canevari et al., 1991). Costas marinas, ríos, lagos, marismas de todo el mundo y campos abiertos. El grupo es grande y heterogéneo, dividido en varios subgrupos (Sterninae a veces considerada como grupo independiente). Son generalistas y agresivas, tanto que aprovechan la actividad humana para alimentarse, como en basureros, por detrás de la maquinaria agrícola, barcos pesqueros y hasta la comida de los bañistas, lo que hizo que muchas poblaciones crecieran desproporcionadamente. En Argentina, 9 géneros y 20 especies. Ejemplos: *Chroicocephalus serranus* (gaviota andina), entre los 3 500 y 4 000 m en la puna. *Larus dominicanus* (gaviota cocinera), en las costas argentinas; en Puerto Madryn hay superpoblación (posiblemente debido a los basurales a cielo abierto) y atacan a las ballenas cuando salen a la superficie, para alimentarse de piel y grasa subcutánea, provocándoles heridas que pueden llegar a ser de más de 50 cm de diámetro.

**RECURVIROSTRIDAE.**— (Tero real, avocetas) Aves limnícolas de tamaño mediano y distribución mundial. Los picos están curvados hacia arriba en las avocetas, mientras que en otros es recto o curvado hacia abajo. Parte de los dedos unidos por una membrana (Canevari et al., 1991). Relacionados con Haematopodidae. En Argentina, dos géneros y dos especies: *Himantopus mexicanus* (tero real), en todo tipo de cuerpos de agua dulce, desde Chubut hacia el norte por todo el país. *Recurvirostra andina* (avoceta andina), en el noroeste.

**ROSTRATULIDAE.**— (Aguateros) Aves con pico largo y curvado hacia abajo, principalmente en la punta que se ensancha; patas y dedos largos y cola corta (Canevari et al., 1991). Tres especies dos de ellas distribuidas en África, India, sudeste de Asia y Australia, y una en América del Sur: *Nycticryphes semicollaris* (aguatero), desde el sur de Brasil hasta Chubut.

**RYNCHOPIDAE.**— (Rayadores) De cursos de agua, lagunas y costas marinas. Sólo tres especies, una de América, otra de África y la última de India. Pico comprimido, con la mandíbula inferior mucho más larga que la superior (Canevari et al., 1991). En algunas clasificaciones se los incluyen como subgrupo de Laridae (ver Cracraft, 2013). En Argentina *Rynchops niger* (rayador), vuela en forma característica a pocos centímetros del agua, “rayando” la superficie con la mandíbula inferior, cuando toma contacto con un pez, cierra el pico realizando un rápido giro de la cabeza. A veces recorre cierta distancia, luego gira y vuelve a repetir este comportamiento, capturando pequeños peces que se acercan al surco previamente trazado (Canevari et al., 1991). Este comportamiento se ha postulado también para un Pterosauria que tiene un pico similar (Kellner y Almeida Campos, 2002); sin embargo, ver Humphries et al. (2007) para ver una opinión en contrario.

**SCOLOPACIDAE.**— (Chorlos, becasinas) Aves limnícolas, excelentes voladores; cosmopolitas. Picos finos y largos que les permiten buscar comida en el barro o la tierra. La mayoría de las especies hacen extensas migraciones de un hemisferio a otro. En Argentina, 28 especies. Ejemplos: *Tringa melanoleuca* (chorlo mayor de patas amarillas), en todo el país. *Phalaropus fulicarius* (chorlito palmado rojizo), en Buenos Aires, Neuquén, Tierra del Fuego e Islas Malvinas.

**STERCORARIIDAE.**— (Escúas) Grupo cosmopolita. Aves marinas parecidas a gaviotas, con pico robusto y ganchudo; patas con membranas natatorias (Canevari et al., 1991). En Argentina, seis especies, tres migran hacia el norte. Ejemplo: *Stercorarius chilensis* (escúa común), en costas marinas, ocasionalmente en lagos andino patagónicos.

**THINOCORIDAE.**— (Agachonas) Endémicas de América del Sur (Figura 277). Aves robustas, con patas cortas y pico corto y cónico. Narinas protegidas por un opérculo membranoso; muy caminadoras (Canevari et al., 1991). El grupo contiene solamente cuatro especies, todas presentes en Argentina. Ejemplos: *Attagis gayi* (agachona grande), en ambientes altoandinos. *Thinocorus rumicivorus* (agachona chica), en ambientes cordilleranos desde Jujuy a Tierra del Fuego.



Figura 277: Distribución de Thinocoridae (basada en Fjeldsã y Bonan, 2017).



### GRUIFORMES

Están asociados con cuerpos de agua dulce, pero también de hábitos terrestres; distribución cosmopolita. Anisodáctilos con el dedo I ausente o colocado alto. Incluye 11 o 12 grupos muy heterogéneos morfológicamente; tres de ellas representados en Argentina. En este clado se ubicaban tradicionalmente a todos los grupos que no tenían relaciones evidentes con otros, por lo que no hay características apomórficas claras. La monofilia de Gruiformes, tal como está compuesto tradicionalmente, es seriamente cuestionada; por lo menos, se sabe que hay algunos clados monofiléticos dentro del grupo (como Gruidae, Aramidae, y Psophiidae que constituyen el clado Grues o “núcleo Gruiformes”; Fain et al., 2007).

**ARAMIDAE.**— (Caraues) Una sola especie, *Aramus guarauna* (carau o viuda loca), exclusivamente americana (Figura 278), en ambientes arbolados o con vegetación acuática, siempre cercanos al agua. Pico, cuello, patas y dedos largos. Camina en la orilla con el agua hasta el vientre y en ocasiones nada. En vuelo abre las plumas primarias como los dedos de una mano y avanza con aleteos bruscos (Canevari et al., 1991). Filogenéticamente relacionada con Gruidae (Fain et al., 2007). En Argentina se la encuentra desde el norte del país hasta el centro de Buenos Aires, Córdoba y La Rioja (Bryan y Kirwan, 2017).



Figura 278: Distribución de Aramidae (basada en Bryan y Kirwan, 2017).

**RALLIDAE.**— (Gallinetas, gallaretas, pollas de agua, etc.) Cosmopolitas, muy diversos, con más de 130 especies, la mayoría de los representantes son acuáticos de diversos cuerpos de agua. Nadan bien, pero vuelan poco, e inclusive hay algunas totalmente no voladoras. Patas y dedos muy largos, cola muy corta, pico más bien robusto, algunas veces con escudete frontal; algunas

especies con dedos lobulados (Canevari et al., 1991). Evidencia morfológica indica que Rallidae estaría más relacionado con Charadriiformes que a Gruiformes (Livezey y Zusi, 2007). En Argentina 24 especies. Ejemplos: *Fulica rufifrons* (Gallareta de frente roja), desde el norte del país hasta Tierra del Fuego; *Aramides cajaneus* (chiricote), norte del país hasta Tucumán, Santa Fe y norte de Buenos Aires.

**HELIORNITHIDAE.**— (Aves del sol) Grupo de aves tropicales acuáticas, representado por tres especies: una americana, otra africana y una asiática (Canevari et al., 1991), filogenéticamente relacionadas con Rallidae (Fain et al., 2007). Patas con dedos lobulados, con membranas interdigitales poco desarrolladas. En Argentina *Heliornis fulica* (ipequí), no es muy común y ha sido visto en Misiones, Corrientes y este de Formosa. Esta especie tiene características reproductivas peculiares, como un período de incubación extremadamente corto (10 a 11 días) y en que lleva a los pichones muy inmaduros en bolsas de piel (tipo marsupiales) bajo las alas.



## PROCELLARIIFORMES

Aves oceánicas pelágicas, predominantes del hemisferio sur (particularmente diversos en Nueva Zelanda), generalmente conocidas como albatros y petreles. En su mayoría migradoras. En Argentina, la distribución y movimientos de albatros y petreles está estudiada por Falabella et al. (2009).

Los orificios nasales desembocan en el extremo de un tubo (con un agudo sentido del olfato) al cual llegan los conductos de excreción de las glándulas de la sal. La ranfoteca se compone de un ensamble de piezas córneas. Huesos muy neummatizados. Petreles y albatros tienen la articulación del hombro con un sistema que les permite encajarlo cuando tienen las alas extendidas, sin necesidad de esfuerzo muscular. Patas palmeadas con el dedo I reducido o ausente. Producen en el estómago un aceite muy oloroso que acumulan en un divertículo especial; es usado como fuente de energía durante períodos de ayuno y, en el caso de los pichones, para aumentar potenciales predadores regurgitándolo. El grupo es monofilético y posiblemente esté relacionado con Sphenisciformes; comprende tres clados actualmente reconocidos.

**DIOMEDEIDAE.**— (Albatros) Pico robusto y con punta ganchuda, con los orificios nasales provistos de tubos pares situados al costado de la maxila (Canevari et al., 1991). Buenos planeadores; el albatros real (*Diomedea epomophora*) llega a tener hasta tres metros y medio de envergadura. En Argentina, tres géneros y diez especies. Ejemplo: *Thalassarche melanophris* (Albatros de ceja negra), es el más común en aguas argentinas y el que más se aproxima a costas continentales (Falabella et al., 2009).

**PROCELLARIIDAE.**— (Petreles y pardelas) Tubo nasal único, ubicado sobre el culmen. Con vuelo planeado. Principalmente de los mares del sur. En Argentina se reconocen 14 géneros y 27 especies. Ejemplos: *Ardenna grisea* (pardela negra), nidifica en Tierra del Fuego y Malvinas. *Macronectes giganteus* (petrel gigante), nidifica desde Antártida hasta Tierra del Fuego; en invierno y otoño llega a Buenos Aires (Falabella et al., 2009). *Fulmarus glacialisoides* (petrel plateado), llega a los mares patagónicos y ocasionalmente hasta Buenos Aires (Canevari et al., 1991). *Pelecanoides magellani* (petrel magallánico), típico de bahías, canales y estrechos, a veces lejos de la costa; para algunos este género debería clasificarse en un grupo independiente, Pelecanoididae.

**HYDROBATIDAE.**— (Petreles de las tormentas) Aves relativamente pequeñas. Pico corto con tubos nasales fusionados y prominentes, dirigidos hacia arriba. En días calurosos o de poco viento vuelan en forma errática. Con fuertes vientos, el vuelo es planeado y sostenido como el de

una golondrina. En tierra se mueven torpemente (Canevari et al., 1991). Hay dos grupos claramente diferenciados, los del hemisferio norte (Hydrobatinae) y los del sur (Oceanitinae), que algunos les otorgan categoría de grupo independiente. En Argentina cuatro géneros y cinco especies. Ejemplo: *Oceanites oceanicus* (petrel de las tormentas común) nidifica en islas del sur y migra al hemisferio norte.



### SPHENISCIFORMES

Aves marinas no voladoras de mares templados y fríos del hemisferio sur. Huesos sin neumaticidad. Alas modificadas en aletas con articulaciones inmóviles y fusionadas; huesos muy aplanados y acortados. Aunque no vuelan, tienen esternón quillado y usan los músculos pectorales para nadar (“vuelan” bajo el agua). Pico corto y fuerte, en la mayoría terminado en gancho para retener sus presas (Canevari et al., 1991); algunos se especializan en comer peces mientras otros en plancton (Ksepka et al., 2006). Con glándulas supraorbitales para eliminar el exceso de sal. Miembros posteriores ubicados en una posición muy posterior por lo que al desplazarse lo hacen en posición vertical. Patas palmeadas (tres dedos unidos por membrana). El cuerpo está recubierto de plumas cortas y densas en forma de escamas.

Sphenisciformes es claramente monofilético (Giannini y Bertelli, 2004; Bertelli y Giannini, 2005; Ksepka et al., 2006). El grupo contiene (además del *crown group* Spheniscidae) numerosos fósiles relacionados con los grupos actuales (Acosta Hospitaleche, 2004), algunos de los cuales eran mucho más grandes que los pingüinos del presente, y llegaban a casi 1,80 m de altura (Ksepka et al., 2006; Acosta Hospitaleche, 2014; Mayr et al., 2017). Los grupos actuales se han diversificado hace relativamente poco tiempo (en el Mioceno, hace unos 12 millones de años; Gavryushkina et al., 2016). Las relaciones filogenéticas respecto de otros grupos de aves son discutidas, pero es posible que esté relacionado con Pelecaniformes (más específicamente con Suloidea: Sulidae, Phalacrocoracidae y Anhingidae; Mayr, 2005) o Procelariiformes (Livezey y Zusi, 2007; Prum et al., 2015).

**SPHENISCIDAE.**— (Pingüinos) Único grupo actual. Se distribuyen en Antártida y aguas frías circundantes, pero llegan tan al norte como las Galápagos (Figura 279). El grupo tiene 19 especies actuales en seis géneros (Gavryushkina et al., 2016); en Argentina existen cuatro géneros y ocho especies, dos de ellas accidentales (Falabella et al., 2009). Algunos ejemplos son: *Spheniscus magellanicus* (pingüino de Magallanes), *Pygoscelis papua* (pingüino de vincha o papúa), *Apptenodytes forsteri* (pingüino emperador).

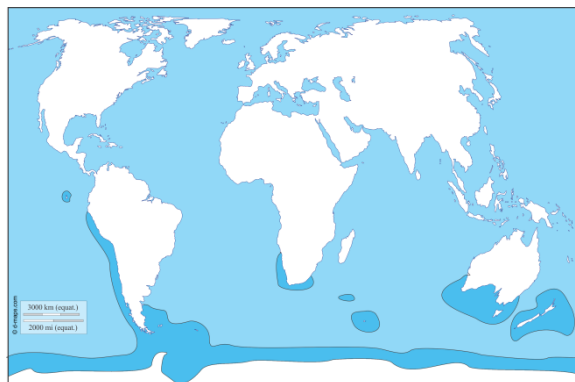


Figura 279: Distribución de Sphenisciformes.





### CICONIIFORMES

Aves acuáticas de agua dulce y salada. Miembros posteriores largos, con cuatro dedos con membrana interdigital rudimentaria entre tres o dos dedos. Anisodáctilos para posarse. Cuello largo con 16 a 20 vértebras. Si bien tradicionalmente en Ciconiiformes se agrupaban varios grupos, como muchas de ellos han sido movidas a Pelecaniformes, actualmente comprende solamente a Ciconiidae.

**CICONIIDAE.**— (Cigüeñas, jabirúes, tuyango, tuyuyú) Distribuidos en América del Norte y del Sur, el Viejo Mundo, salvo Australia, Nueva Zelanda y norte de América del Norte. Tres dedos dirigidos hacia adelante con membrana interdigital reducida en la base y un dedo hacia atrás (Canevari et al., 1991). Pico largo y fuerte, cuello y patas largas. Buenas voladoras, es común que asciendan con las corrientes térmicas, planeando en círculos a gran altura. En Argentina, tres géneros y tres especies. Ejemplo: *Jabiru mycteria* (jabirú), desde el norte hasta Tucumán, Santiago del Estero, Santa Fe y Corrientes; ocasionalmente noreste de Córdoba, Buenos Aires y Mendoza.



### PELECANIFORMES

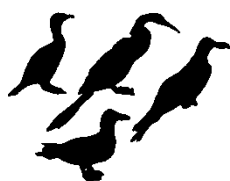
Aves acuáticas de aguas tropicales y templadas (dulce y salada), por lo general coloniales. Aberturas nasales rudimentarias u obliteradas. Cuello largo, patas con cuatro dedos y membrana interdigital muy desarrollada. Pico largo y robusto; con parche de piel desnuda que es una bolsa distensible entre las ramas de la mandíbula, utilizada para retener las presas (Canevari et al., 1991). Con sacos de aire subcutáneos que sirven para absorber el impacto cuando se clavan en el agua. El grupo estaba tradicionalmente compuesto por varios clados que lo hacían polifilético, pero se removieron a Phaethontidae (ahora Phaethontiformes), y a Phalacrocoracidae, Sulidae, Anhingidae, y Fregatidae (ahora Suliformes). En cambio, Ardeidae y Threskiornithidae tradicionalmente estaban en Ciconiiformes, pero fueron movidas a Pelecaniformes (Chesser et al., 2010). Actualmente, entonces, está compuesto únicamente por Pelecanidae, Balaenicipitidae, Scopidae, Ardeidae y Threskiornithidae (Jarvis et al., 2014, Prum et al., 2015).

**PELECANIDAE.**— (Pelícanos). Aves de gran tamaño que habitan regiones costeras e interiores, siempre relacionados con aguas abiertas. Un solo género con ocho especies. Caracterizados por su gran pico y bolsa gular para la captura de las presas y el drenaje del agua. Posiblemente se haya originado en el viejo mundo y un clado monofilético de tres especies invadieron América del Norte, el Caribe y las regiones costeras del pacífico de América del Sur. En Argentina es accidental (Chávez, 2009; Roesler y González Táboas, 2016).

**ARDEIDAE.**— (Garzas, garcitas, hocóes, mirasoles) Cosmopolitas, prefieren hábitats cercanos al agua dulce y salada. Son las aves continentales más abundantes, solo superadas por Passeriformes. Tienen una especie de peine en la uña del dedo medio y plumas modificadas que se deshacen formando un polvillo untuoso para arreglarse el plumaje (Canevari et al., 1991). Algunas especies en la época de reproducción presentan plumas largas y delgadas (filoplumas) llamadas "egretes" que exhiben durante los despliegues. El cuello se repliega en S aun durante el vuelo. En Argentina, 11 géneros y 14 especies. Ejemplos: *Ardea alba* (= *Egretta alba*, garza blanca), muy común, desde el norte a Santa Cruz, en ocasiones llega a Tierra del Fuego. *Bubulcus ibis* (garcita bueyera), invasora y ampliamente distribuida; originaria del viejo mundo, cruzaron el Atlántico

en épocas recientes (fines del siglo XIX), estableciéndose en América del Sur en la década de 1930, y expandiéndose a ritmo acelerado hasta llegar a Canadá en la década de 1960 y a Argentina en los 1970 (Narosky, 1973).

**THRESKIORNITHIDAE.**— (Ibises y espátulas) Dedos palmados hasta la base. Pico largo y curvado hacia abajo, salvo la Espátula con pico recto, aplanado y ensanchado en el extremo (Canevari et al., 1991). En vuelo llevan el cuello extendido, a diferencia de las garzas que lo pliegan. De amplia distribución, ocupan esteros, bañados, lagunas, ríos, zonas húmedas en general e incluso áreas secas. Usualmente se consideran dos subgrupos, uno para los ibises y cuervillos (Threskiornithinae) y otro para las espátulas (Plataleinae). De distribución cosmopolita. En Argentina, cinco géneros y ocho especies. Ejemplos: *Plegadis ridgwayi* (cuervillo de la puna), en ambientes acuáticos altoandinos; *Phimosus infuscatus* (cuervillo de cara pelada), en esteros, bañados y lagunas desde el norte de Argentina hasta el norte de Córdoba, Santa Fe y Buenos Aires; *Platalea ajaja* (espátula rosada), en humedales hasta el norte de la Patagonia.



## SULIFORMES

Este grupo estaba tradicionalmente incluido dentro de Pelecaniformes, pero la evidencia molecular indicó que es un grupo independiente (Hackett et al., 2008). El grupo comprende cuatro grupos, todas de amplia distribución.

**SULIDAE.**— (Piqueros, alcatraces) Marinos, pelágicos o en islas o aguas costeras. Orificios nasales obliterados. Buenos voladores, pueden bucear a gran profundidad (Canevari et al., 1991). En Argentina una sola especie: *Sula leucogaster* (piquero pardo), ocasionalmente llega a la costa de Buenos Aires.

**PHALACROCORACIDAE.**— (Cormoranes, biguá) Viven en orillas de ríos, lagos y costas marinas de todo el mundo. Pico sin orificios nasales. Muy adaptados al ambiente acuático, nadan más o menos sumergidos ya que regulan el volumen de sus sacos aéreos y bucean buscando su alimento (Canevari et al., 1991). Las plumas se mojan cuando nadan. En Argentina un género y seis especies. Ejemplo: *Phalacrocorax atriceps* (Cormorán imperial) en costas marítimas.

**ANHINGIDAE.**— (Aningas) De aguas continentales tropicales y subtropicales. Aves acuáticas totipalmadas, con pico recto y fino, puntiagudo y sin gancho. Cola larga, plumas permeables (Canevari et al., 1991). Cuello largo que se repliega en forma de S. Excelentes buceadores y nadadores. Las plumas se mojan cuando nadan, por lo que tienen que secarlas al sol en una posición característica. Algunos autores consideran que Anhingidae debería estar incluido en Phalacrocoracidae. Hay solamente cuatro especies, una en Australia, otra en el sudeste asiático, otra en África y otra en América del Sur. La especie americana, *Anhinga anhinga* (aningá o biguá), frecuente lagunas, esteros y ríos muy arbolados llegando hasta el norte de Buenos Aires.

**FREGATIDAE.**— (Aves fragata) Un género y cinco especies de mares tropicales. Alas muy largas. Plumadas permeables. Membranas natatorias reducidas. Pico delgado, largo y ganchudo. Cuello corto con saco gular desnudo; en los machos de color rojo (Canevari et al., 1991). Cola típicamente ahorquillada. Planean muy bien; raramente pescadoras, pero generalmente suelen robar comida a otros pájaros. En Argentina, una sola especie que llega ocasionalmente desde las costas de Brasil: *Fregata magnificens* (ave fragata), con inconfundible cola furcada y larga.

**TELLURAVES (AVES TERRESTRES) (FALCONIFORMES, ACCIPITRIFORMES, CATHARTIFORMES, STRIGIFORMES, CORACIFORMES, PICIFORMES, CARIAMIFORMES, PSITTACIFORMES, PASSERIFORMES)**

Este grupo de aves terrestres (Figura 280) ha sido recuperado en una variedad de estudios (Hackett, 2008; Jarvis et al., 2014; Prum et al., 2015), y como había pequeñas diferencias en la composición del grupo en cada estudio, le dieron diferentes nombres (Passerae, Telluraves, Inopinaves respectivamente). El grupo de Telluraves más Opisthocomidae se denomina Inopinaves (Prum et al., 2015), aunque la posición de este último grupo es muy discutida (Jarvis et al., 2014, la relaciona a Gruiformes). Se reconocen dos grandes grupos, Afroaves y Australaves (Figura 280). Los miembros más basales de ambos grupos son predadores, por lo que se supone que el ancestro de Telluraves también ha sido predador.

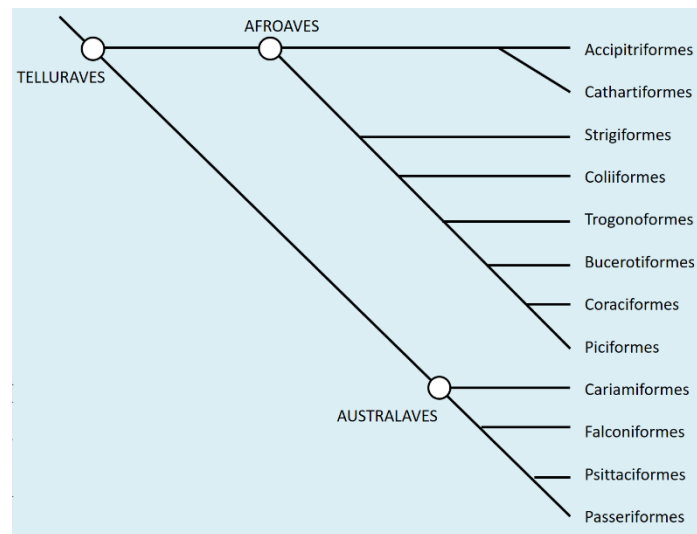


Figura 280: Filogenia de Telluraves (Basada en Prum et al., 2015).



**OPISTHOCOMIFORMES**

**OPISTHOCOMIDAE.**— (Hoatzin) Hay una sola especie en este grupo, *Opisthocomus hoazin*, que se distribuye en las regiones del Amazonas y el Orinoco en América del Sur. La posición de esta especie es todavía controversial, ya que se han propuesto muchas hipótesis alternativas (como la de Jarvis et al., 2014); aquí seguimos la hipótesis de Prum et al (2015), que lo hubica en la base de Telluraves. Esta especie tiene varias características peculiares. Se alimenta de plantas que las procesa de manera única entre las aves, con fermentación activa bacteriana en la parte anterior del sistema digestivo, que además es multicamerado, de manera análoga a los mamíferos rumiantes; el producto de esta fermentación le da al ave un particular olor a excremento. Además, es peculiar porque las crías tienen garras en sus dedos, que les sirven para trepar hasta que vuelan, que desaparecen en el adulto.



Figura 281: Distribución de Opisthocomiformes (Basado en Birdlife International, 2016).

### ACCIPITRIFORMES

Rapaces diurnas, de pico fuerte y curvado; con poderosas garras que les sirven para matar las presas. Tienen muy buena visión, pero un pobre olfato. Este grupo está formado por los clados Pandionidae, Accipitridae y Sagittaridae. Morfológicamente son similares a Falconiformes (tanto que estaban incluidos en un mismo grupo), posiblemente por convergencia por sus hábitos raptores, pero la evidencia molecular indica que son grupos totalmente independientes (Hackett et al., 2008). La única especie de Sagittaridae es africana, y es ecológicamente similar a Cariamiiformes americanos.

**ACCIPITRIDAE.**— (Gavilanes, halcones, águilas, y aguiluchos) Ampliamente distribuidos en todo el mundo, comprenden 250 especies, incluyendo a los buitres del Viejo Mundo (Lerner y Mindell, 2005). Los buitres del viejo mundo detectan las presas por medio de la vista, ya que carecen del olfato propio de Cathartiformes. Los pichones son nidícolas. En Argentina 41 especies, algunas migratorias. Ejemplos: *Rupornis magnirostris* (Taguató), desde el norte hasta Buenos Aires, La Pampa y el Valle del río Negro. *Geranoaetus polyosoma* (aguilucho común), en Patagonia, centro y noroeste del país, ocasionalmente en el noreste. *Geranoaetus melanoleucus* (águila mora), toda la Patagonia y a lo largo de la cordillera hasta Jujuy, sierras del centro del país y sur de Buenos Aires.

**PANDIONIDAE.**— (Águila pescadora) Una sola especie, *Pandion haliaetus* (águila pescadora), asociada con el agua tanto marina como continental de todo el mundo. Muchas veces incluida en Accipitridae. A Argentina llega por migración desde América del Norte (Saggese et al., 2014). Patas con tarsos desnudos y espículas en la cara inferior de los dedos para retener mejor a los peces de los que se alimenta. Dedo externo reversible, lo que facilita el soltar la presa cuando el ave se posa.



### CATHARTIFORMES

Buitres del Nuevo Mundo, exclusivos de América (Figura 282); similares externamente a los buitres del Viejo Mundo (Accipitridae), pero sin parentesco con ellos. Cabeza y parte del cuello desnudos y a veces con carúnculas y otros ornamentos. Tienen una gran cámara olfatoria y un sentido del olfato muy desarrollado, lo que es peculiar entre las Aves. Pie prensil, anisodáctilo, con uñas no aptas para capturar presas. Pichones nidícolas. Pico bastante largo y ganchudo. Aparato vocal ausente, emiten gruñidos y silbidos. Excelentes planeadores, pueden mantenerse en el aire por períodos extensos sin batir las alas, ascendiendo con las corrientes térmicas. Así, gastando el mínimo de energía se trasladan a grandes distancias para ubicar el alimento que

consiste en carroña. Algunas veces pueden capturar animales pequeños o enfermos (Canevari et al., 1991).

**CATHARTIDAE.**— (Cóndores, jotes) Hay cinco géneros y siete especies actuales (Johnson et al., 2016), seis de ellas llegan a Argentina. Ejemplos: *Vultur gryphus* (cóndor) en la Cordillera desde Jujuy a Tierra del Fuego. *Coragyps atratus* (jote de cabeza negra), es el más abundante del grupo; en todo el norte del país hasta Río Negro. *Cathartes aura* (jote de cabeza colorada), de amplia distribución desde Canadá hasta Tierra del Fuego y Malvinas (Johnson et al., 2016).



Figura 282: Distribución de Cathartiformes (basada en Houston, 2017).

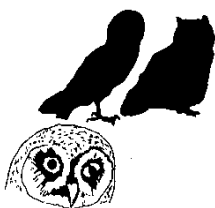
### EL CÓNDOR

Zulma J. Brandán Fernández y Nora L. Marigliano

El Cóndor Andino (*Vultur gryphus*), endémico de Sudamérica, es el ave voladora más grande del mundo, símbolo nacional de Bolivia, Chile, Colombia, Ecuador y Perú. En Argentina, desde el 2002 es "Patrimonio Natural de La Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur".

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) la cataloga como una especie Casi amenazada, ya que sufre la pérdida de su hábitat y el envenenamiento por la ingesta de animales intoxicados o de cebos envenenados colocados ilegalmente por cazadores y ganaderos. Varios países iniciaron programas de reproducción en cautividad (Brandán Fernández et al., 2016).

*"Se cuenta que los cóndores también mueren, pero no lo hacen de cualquier manera. Cuando comienzan a sentirse débiles y con pocas fuerzas, remonta su vuelo a gran altura y elige un sitio. Repliega sus alas y con total decisión se lanza, dejando en manos del cielo y sus vientos su destino final".*



### STRIGIFORMES

Aves rapaces crepusculares o nocturnas (algunas excepciones, como *Athene cunicularia* que es diurna). Cosmopolitas. Pie prensil, dedo IV muchas veces reversible; garras cortantes y afiladas; cañas de las patas a veces emplumadas hasta los dedos. Pico corto, ganchudo y fuerte. Lengua carnosa.

Cabeza y ojos grandes, ubicados frontalmente y rodeados por “discos” o máscaras faciales; oído muy desarrollado (en algunas especies están ubicados asimétricamente para ayudar a la localización auditiva de las presas) y visión binocular. Pueden girar la cabeza hasta 135 grados a cada lado, de manera que pueden mirar directamente hacia atrás. La estructura de las plumas del ala les permite un vuelo casi totalmente silencioso (tienen un borde posterior aserrado y la superficie no es totalmente lisa). Nidícolas. Son grandes cazadores de roedores y de insectos plagas para la agricultura. Actualmente se han popularizado como mascotas por influencia de películas como Harry Potter, aunque no son adecuados para tal fin. Hay dos grupos actuales, pero varios fósiles.

**STRIGIDAE.**— (Lechuzas, caburé, búhos) Arborícolas, cosmopolitas, principalmente nocturnos. Generalmente con tarsos y dedos emplumados, con el dedo IV reversible. Disco facial de desarrollo y formas variados. Son hábiles cazadores, principalmente de pequeños vertebrados e invertebrados. Algunas especies tienen plumas en la cabeza que recuerdan a orejas (Canevari et al., 1991). En Argentina hay 20 especies. Ejemplos: *Megascops choliba* (lechucita común), de amplia distribución en el país. *Athene cunicularia* (lechucita de las vizcacheras), de actividad diurna, aunque caza al atardecer o noche, prácticamente en todo el país.

**TYTONIDAE.**— (Lechuzas de campanario) Tarsos emplumados y dedos cubiertos de plumas como hilos. La uña del dedo medio tiene un borde en forma de peine (a diferencia de Strigidae). Disco facial en forma de corazón, que funciona como pantalla parabólica receptora de sonido, lo que, asociado con un desarrollo asimétrico de los oídos, les permite localizar y ampliar sonidos de frecuencias a veces inaudibles para el oído humano (Canevari et al., 1991). Hay dos géneros, *Tyto* y *Phodilus*; en América hay varias especies de *Tyto* (Enríquez et al., 2017; Uva et al., 2018), siendo la más común *Tyto furcata* (anteriormente considerada como *Tyto alba*, ahora restringida a Europa y África).



## TROGONIFORMES

Aves arborícolas de regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo, pero la mayor diversidad en América Central y del Sur, de donde son posiblemente originarios (Moyle, 2005). Pico corto, fuerte y algo curvado, generalmente aserrado en los bordes; cuello flexible que le permite girar la cabeza 180° (Canevari et al., 1991). Patas cortas y pies pequeños, son las únicas aves heterodáctilas (con patas similares a las zigodáctilas, excepto que los dedos 3 y 4 están hacia delante y los 1 y 2 hacia atrás). Colores muy llamativos, predominan los verdes, azules, pardos en el dorso y pecho, y los rojos y amarillos en las partes ventrales (los machos son más vistosos) (Canevari et al., 1991).

**TROGONIDAE.**— (Trogones) Los nidos están en huecos abiertos por ellos, en árboles en descomposición o en termiteros arborícolas (Canevari et al., 1991). Incluye al Quetzal, el ave nacional de Guatemala. Un género y tres especies en Argentina, como *Trogon surrucura* (surucúa común) en selvas.



## CORACIIFORMES

Arborícolas multicolores de zonas boscosas y distribución mundial. Están más diversificados en el Viejo Mundo y pocos grupos americanos (solo 13 especies). Generalmente cazan al acecho, lanzándose desde su puesto de observación sobre insectos en vuelo o atacan animales en el suelo o agua (Canevari et al., 1991).

El principal, y casi único, carácter que une a este grupo es la pata con sindactilia (anisodactilia, pero con fusión de la base de los dedos 3 y 4). La monofilia de Coraciiformes es controvertida, e inclusive hay evidencia de que es un grupo polifilético (ver Johansson et al., 2001). El grupo (o los grupos que lo componen si no es monofilético) está estrechamente relacionado con los Piciformes.

**ALCEDINIDAE.**— (Martín pescador) De bosques con corrientes de agua de todo el mundo, con sólo seis especies en América del Sur. Corpulentos y de pico largo, recto, fuerte y puntiagudo. Plumaje compacto y liso, como una adaptación para la captura de peces mediante zambullidas (Canevari et al., 1991). Con colores predominantes verdes, azules, “ladrillo” y blanco. Pichones nidícolas. En Argentina, dos géneros y cuatro especies. Ejemplos: *Megaceryle torquata* (Martín pescador grande), en cuerpos de agua de toda la parte continental y Tierra de Fuego. *Chloroceryle amazona* (Martín pescador mediano). En cuerpos de agua con márgenes arboladas.

**MOMOTIDAE.**— (Burgos) Cola muy larga y escalonada; en los adultos de varias especies algunas plumas centrales de la cola son más largas y el raquis de la parte media pierde las barbas por abrasión (Murphy, 2007), que resulta como un alambre fino en el cual queda, un ensanchamiento oval en forma de “raqueta” en el extremo. Exclusivamente neotropicales (Figura 283) con dos especies en Argentina. Ejemplo: *Momotus momota* (burgo verde), en Jujuy y Salta, en selvas de montaña y sotobosque.



Figura 283: Distribución de Momotidae (Basada en Snow, 2017).



## PICIFORMES

Arborícolas trepadores de amplia distribución. Zigodáctilos, con los dedos 3 y 4 generalmente soldados en la base; dedos 1, 2 y 4 acoplados mediante tendones; con tendón independiente para el tercer dedo. Con 14 vértebras cervicales. Nidícolas extremos, pichones desnudos al salir del huevo.

Hay dos grandes grupos monofiléticos, Galbulae (exclusivamente neotropicales, Galbulidae y Bucconidae) y Pici (restantes grupos) (Johansson y Ericson, 2003), que contienen entre seis y nueve clados, cuatro de ellos en Argentina. Algunos autores (como Remsen et al., 2008) elevan a Galbulae a rango de grupo independiente (Galbuliformes), posiblemente más cercano a Coraciiformes que el resto de los grupos.

**GALBULIDAE.**— (Jacamarás) Aspecto rechoncho, con un característico pico largo y puntiagudo (en algunos tres veces el largo de la cabeza). Cola en general escalonada y larga. La mayoría con coloraciones verde metalizadas, en el dorso principalmente (Canevari et al., 1991). Son neotropicales (Figura 284), pero no llegan a Argentina.

**BUCCONIDAE.**— (Chacurús) Generalmente con pico robusto, con la punta levemente curva y la base provista de abundantes vibrisas largas (Canevari et al., 1991). Zigodáctilos. Son de colores poco vistosos. Exclusivamente neotropicales (Figura 284), tres géneros y cuatro especies en Argentina. Ejemplo: *Nystalus maculatus* (durmilí), en el norte de Argentina hasta Córdoba.

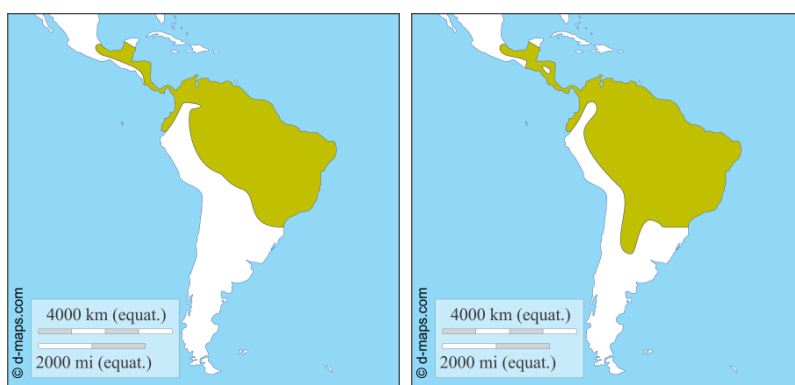


Figura 284: Distribución de Galbulidae (izquierda) y Bucconidae (derecha) (basado en Tobias, 2017; Rasmussen y Collar, 2017).

**RAMPHASTIDAE.**— (Tucanes) En selvas de la región Neotropical, desde México hasta Argentina (Figura 285). Pico largo, comprimido y colorido, de bordes cortantes, a veces aserrados. A pesar de su tamaño, el pico no es pesado ya que interiormente es hueco, con una trama de celdillas que le dan resistencia. Lengua tan larga como el pico, con la punta con flecos en forma de pincel. Primariamente frugívoros, son importantes diseminadores de plantas, también son oportunísticamente omnívoros (comen insectos y lagartijas, y muchos predan huevos y pichones de otras aves). En Argentina tres géneros y cinco especies. Ejemplos: *Ramphastos toco* (Tucán grande), en selvas, sabanas y bosques abiertos de Salta, Jujuy, Formosa, Chaco, Misiones y norte de Corrientes; en Tucumán se pensaba extinguido, pero han reaparecido en las yungas desde el 2010.



Figura 285: Distribución de Ramphastidae (Basada en Short y Horne, 2017).



**PICIDAE.**— (Carpinteros) Cosmopolitas de zonas arboladas (excepto Australia y Madagascar). Pico largo, afilado y fuerte. Lengua delgada, cilíndrica, larga, montada sobre el hueso hioides que está muy desarrollado. La lengua es introducida a través de los agujeros en los troncos y su extremo termina en un pequeño arpón dentado, con el cual engancha sus presas (Canevari et al., 1991; Villard et al., 2004). En la mayoría de las especies, plumas rígidas y fuertes de la cola que le sirven de tercer punto de apoyo cuando el ave se posa, trepa o taladra (Canevari et al., 1991). Zigodáctilos, lo que les permite aferrarse a la corteza de los árboles. En Argentina, nueve géneros y 28 especies. Ejemplos: *Colaptes melanochloros* (carpintero real), en el norte del país hasta Río Negro y Misiones, Corrientes y Formosa. *Picumnus cirratus* (carpinterito común), en el norte del país hasta La Rioja, Santiago del Estero, Santa Fe y Entre Ríos.



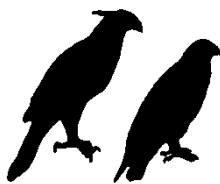
### CARIAMIFORMES

Si bien actualmente el grupo está representado por dos especies de Cariamidae, su diversidad pasada era mucho mayor, incluyendo a Phorusrhacidae, Bathornithidae, Idiornithidae y Ameghinornithidae. Los Phorusrhacidae eran las aves del terror, carnívoras y corredoras gigantes (hasta 2,5 m de altura) del Cenozoico de América del Sur, que fueron los predadores dominantes en su momento. Este grupo estaba incluido dentro de Gruiformes, pero dado que no están estrechamente relacionados con el “núcleo Gruiformes” se los clasifican en su propio clado (por ejemplo, Remsen et al., 2008; Jarvis et al., 2014).

**CARIAMIDAE.**— (Chuñas) Solamente dos especies actuales, *Cariama cristata* y *Chunga burmeisteri*. Son buenas corredoras y vuelan raramente. Tienen patas largas, lo mismo el cuello y cola; pico fuerte y ganchudo. Se consideran como los vicariantes ecológicos de los Sagittariidae africanos (Accipitriformes), dado que son corredoras carnívoras de pequeños vertebrados e insectos. Dos especies, exclusivas del centro sur del Neotrópico (Figura 286), ambas en Argentina. *Chunga burmeisteri* (chuña de patas negras), desde el norte hasta La Pampa, Mendoza y Santa Fe. *Cariama cristata* (chuña de patas rojas), en sabanas con islotes de monte xerófilo, del norte y centro de Argentina.



Figura 286: Distribución de Cariamiformes (Basada en Gonzaga y Bonan, 2017).



## FALCONIFORMES

Aves rapaces diurnas, distribuidas en todo el mundo. Patas fuertes, anisodáctilos, provistas de afiladas garras. Gran desarrollo del sentido de la vista. Buenos voladores y planeadores. Pico robusto, la mandíbula superior termina en gancho (llamado “diente”), que se aloja en una escotadura de la mandíbula inferior cuando el pico está cerrado. Los orificios nasales situados en un área de piel desnuda, de color amarillo (la cera) (Canevari et al., 1991). Atrapan las presas con las garras y utilizan el pico para tirar, desgarrando los trozos que ingieren. A diferencia de la mayoría de las aves, en Falconiformes las hembras son más grandes que los machos. Aunque este es un grupo considerado como bandera por los conservacionistas, debido a su posición tope en la cadena alimentaria y a que muchas están listadas como “en peligro”, no se ha extinguido ninguna especie del grupo recientemente; inclusive los halcones se han adaptado a las grandes ciudades como Londres, Nueva York y Buenos Aires.

**FALCONIDAE.**— (Halcones, halconcitos, caranchos, etc.) De distribución mundial. Hay tres grupos monofiléticos Herpetotherinae, Polyborinae y Falconinae (Fuchs et al., 2015). Herpetotherinae y Polyborinae son exclusivamente americanas. Representada en Argentina por seis géneros y 14 especies. Ejemplos: *Caracara plancus* (carancho), es muy común, se posa en alambrados, postes y ramas; en todo el país. *Milvago chimango* (chimango), en todo el país, excepto Malvinas. *Falco sparverius* (halconcito común o colorado), en todo el país.



## PSITTACIFORMES

Arborícolas de bosques tropicales y subtropicales de distribución mundial. Sin embargo, la predominante diversidad en el hemisferio sur (particularmente en América del Sur y Australia) hace suponer un origen gondwánico del grupo, más específicamente en Australia, durante el cretácico (Wright et al., 2008). Buenas voladoras. Miembros posteriores con tarsos cortos y gruesos. Zigodáctilos (con dos dedos hacia adelante, el segundo y el tercero, y dos hacia atrás, el primero y el cuarto). Pico macizo, corto, especializado para cortar y triturar alimentos duros. Mandíbula superior curvada, móvil con respecto al cráneo. Lengua carnosa, en algunos con placas y en otros terminadas en flecos. Plumaje compacto y generalmente de colores muy vistosos y variados (Canevari et al., 1991). Los pichones son nidícolas y son alimentados con material semidigerido y con secreción glandular del buche, en forma similar a las palomas (Canevari et al., 1991). Al igual que Columbiformes, Psittaciformes también tiene plumas de polvo.

La sistemática del grupo está todavía en discusión, y se reconocen entre cuatro y seis grupos: Psittacidae, Psittaculidae, Strigopidae y Cacatuidae. Cacatuidae (Cacatúas de Australia y alrededores) se distingue por la cresta de plumas móviles, detalles del cráneo, la presencia de vejiga urinaria, la ausencia de la iridiscencia característica de Psittacidae. Hackett et al. (2008) postulan una relación estrecha de Psittaciformes con Passeriformes.

**PSITTACIDAE.**— (Loros, cotorras, guacamayos) Distribuidos en el hemisferio sur del planeta, en América del Sur y Central, Australia, India, Sudeste de Asia y África occidental.

Los loros de América del Sur son un grupo monofilético (tribu Arini) que se separaron de los australianos hace aproximadamente 60 millones de años (Schodde et al., 2013); los psitácidos de África y Asia parecen ser no monofiléticos y haber sido dispersiones desde Australia o Améri-

ca del Sur (Tavares et al., 2006). Manejan con mucha habilidad las patas para llevar alimento al pico. Muy bulliciosos. El color peculiar de las plumas es producido por características físicas de las plumas (llamados colores estructurales, o textura Dyck, básicamente el azul) y por pigmentación (por ejemplo, el rojo y el amarillo) dados por un tipo de pigmentos que solo se encuentra en esta familia, las psittacofulvina; los verdes se dan por una mezcla entre color estructural y psittacofulvina (Berg y Bennet, 2010)

En Argentina, 18 géneros y 26 especies. Ejemplos: *Amazona aestiva* (loro hablador), en bosques y sabanas del norte de Argentina hasta el norte de Córdoba, Santa Fe y Corrientes; *Myiopsitta monachus* (cotorra común), en todo el país hasta Río Negro.

#### ALGUNAS AVES AMENAZADAS Y EXTINTAS

Zulma J. Brandán Fernández y Nora L. Marigliano

En Argentina, de acuerdo a CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora), hay 15 especies de aves que se encuentran en la Categoría I: “que son o pueden ser afectadas por el **tráfico de fauna**”. En tanto que, según los últimos datos de la IUCN, en la Argentina hay 18 especies en peligro o peligro crítico y 34 especies vulnerables.

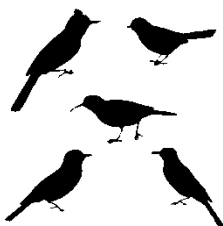
Algunos ejemplos de aves extintas en Argentina son:

**Guacamayo glauco o azul, Guaa-obi (*Anodorhynchus glaucus*) (Psittaciformes)**

Se presume extinto en Argentina debido a la tala de palmeras y la captura para tenerlo como mascota. Se distribuía en las provincias de Misiones y Corrientes, donde utilizaba barrancas de ríos como el Paraná para anidar, excavando sus nidos, y se alimentaba de los frutos de la palmera Yatay (Eco-Registros, 2018). No se lo registra en Argentina desde 1890; en 1938 murió el último ejemplar en el zoológico de Buenos Aires. En las zonas aledañas a estas provincias tampoco se lo encuentra: en Uruguay se lo registró por última vez en el año 1950, y no se encontraron registros de esta especie en la parte brasileña del río Paraná (Sick y Teixeira, 1979), lo que parece indicar que está realmente extinguida. Sin embargo, existen rumores persistentes de avistamientos recientes e informes de pobladores, que indican que algunos ejemplares aún pueden sobrevivir (BirdLife International, 2016).

**Pava campanilla, cuyuya (*Pipilecumanensis grayi*) (Galliformes)**

Se encuentra actualmente en los bosques húmedos, desde Colombia y Venezuela, hasta Bolivia. Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), se encuentra en estado Casi Amenazado (BirdLife International, 2016) ya que se sospecha que está sufriendo disminuciones de población moderadamente rápidas (25-29%) debido a la pérdida de hábitat y la presión de caza. La cuyuya habitó en la Argentina hasta la década del 80, después desde la cual no se la reportó más y se la dio por extinta. En agosto del 2015 el Centro de Recepción, Rehabilitación y Liberación de Fauna Silvestre “Granja La Esmeralda” (Ministerio de la Producción de Santa Fe), logró la reproducción de un ejemplar de cuyuya. La pareja reproductiva era proveniente del Zoológico de la ciudad de La Plata, y se logró un primer pichón. Los veterinarios especialistas en rescate y recuperación resaltaron la importancia de este nacimiento, en vistas a su supervivencia como especie (Noticia reportada en Diario Uno de Santa Fe, 2016).



## PASSERIFORMES

Anisodáctilos; casi siempre todos los dedos anteriores libremente móviles y el *hallux* ubicado hacia atrás. Las patas están adaptadas para posarse en soportes delgados (perchar) y para caminar. Con siringe o aparato fonador bien desarrollado. Cuello corto. Los pichones son nidícolas extremos, nacen desnudos y ciegos. La diversidad de adaptaciones morfológicas y de hábitos alimentarios y reproductivos es sumamente extensa, y se desarrolla con cada grupo en particular (Canevari et al., 1991). Tienen una morfología única de los espermatozoides (gran acrosoma, cabeza enrollada), del paladar óseo (de tipo aegitognato) y de la musculatura de las alas y de las patas (varios músculos y tendones) (Raikow, 1982; Raikow y Bledsoe, 2000).

Es un enorme grupo monofilético que contiene más de la mitad (60%) de las especies vivientes de aves (alrededor de 6447; Gill y Donsker, 2017) en unos 130 grupos. Las relaciones de los Passeriformes con otros grupos son inciertas dada la pobre resolución de las hipótesis de filogenia de Neoaves; por ejemplo, se han postulado como grupo hermano a un clado formado por Cuculiformes, Coraciiformes y Piciformes; la hipótesis más aceptada actualmente los relaciona fuertemente con Psittaciformes (Hackett et al., 2008; Wang et al., 2012).

La gran radiación de Passeriformes se debe a una combinación de características como el pequeño tamaño, gran potencial reproductivo, metabolismo alto, alimentación insectívora, hábitos diurnos y una gran plasticidad de comportamiento que incluye experimentación y aprendizaje (Sheldon y Gill, 1996).

La homogeneidad morfológica del grupo hace complicada su sistemática. La macrosistemática de Passeriformes es un tema de candente debate. Hay aproximadamente 130 grupos (en Argentina 26). Hay bastante consenso en considerar que **Acanthisittidae** (de Nueva Zelanda) es el grupo más basal de Passeriformes (Barker et al., 2004; Chesser, 2004). Eupasseres (los verdaderos Passeriformes) tiene dos grandes clados, Suboscines y los Oscines (Figura 287). **Suboscines** tiene dos grupos, diferenciados en base a la unión de los músculos de los dedos y la forma de construcción del aparato fonador (siringe): Eurylaimi (caracterizado por siringe simple, sin músculos tensores intrínsecos, y los músculos flexores de los dedos de las patas acoplados; del viejo mundo: África y Asia), y Tyrannides (pueden tener uno, dos o ningún músculos tensores pares de la siringe y músculos flexores de los dedos de las patas independientes; casi exclusivamente neotropicales). **Oscines** tiene los músculos flexores de los dedos de las patas independientes, músculos tensores de la siringe fijos simétricamente a ambos extremos de los arcos bronquiales, más de tres pares de músculos tensores, generalmente siete a nueve pares.

Hubo dos grandes radiaciones de Passeriformes en América: primero en América del Sur (durante el Eoceno) radiaron Suboscines Tyrannides y luego (Mioceno medio) otra de los grupos más derivados de Oscines Passerida (grupo de 9 primarias: Emberizidae, Icteridae, Parulidae, Thraupidae, y Cardinalidae) (Selvatti et al., 2015).

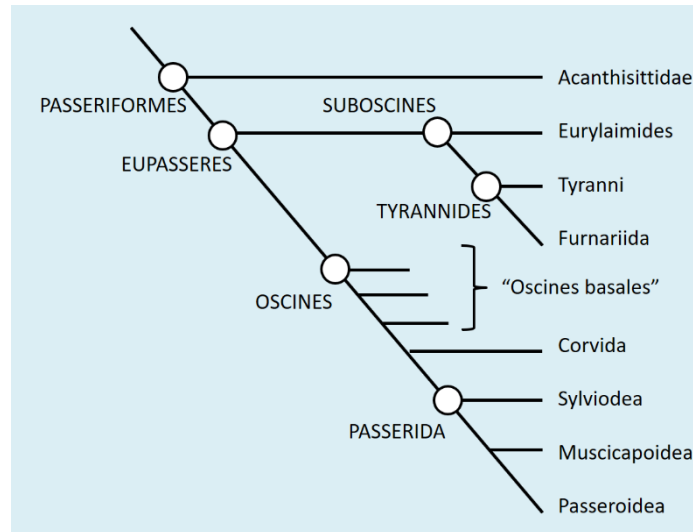


Figura 287: Filogenia de Passeriformes (Basada Selvatti et al., 2015).

### SUBOSCINES

Siringe más simple que Oscines, con menos de tres pares de músculos intrínsecos (con ningún músculo, con uno o dos pares). Las vocalizaciones de los Suboscines son fijas y no se modifican por aprendizaje (posiblemente por diferencias neurológicas), por lo que son de gran importancia taxonómica (Raposo y Hoefling, 2003); la laringe de las distintas especies muestra una gran diversidad morfológica, pero no tienen las características de la siringe de Oscines.

La gran mayoría de los suboscines son americanos (con cerca de 1200 especies) y comprenden cerca del 30% de la avifauna neotropical. Suboscines se divide en dos grupos (Figura 287; Barker et al., 2004; Chesser, 2004), Tyrannides de América y Eurylaimides del Viejo Mundo (África y sudeste de Asia; excepto por una especie del noroeste de América del Sur; Fjeldså et al., 2003). A su vez, el grupo de americanos (Tyrannides) contiene dos grupos monofiléticos, Tyranni y Furnariida (Ohlson et al., 2013).

**Tyranni** comprende a cuatro grupos principales (Pipridae, Cotingidae, Tityridae, y Tyrannidae), más una serie de grupos menores que anteriormente estaban incluidos en Tyrannidae. **Furnariida** comprende a Melanopareiidae, Conopophagidae, Thamnophilidae, Grallariidae, Rhinocryptidae, Formicariidae, y Furnariidae.

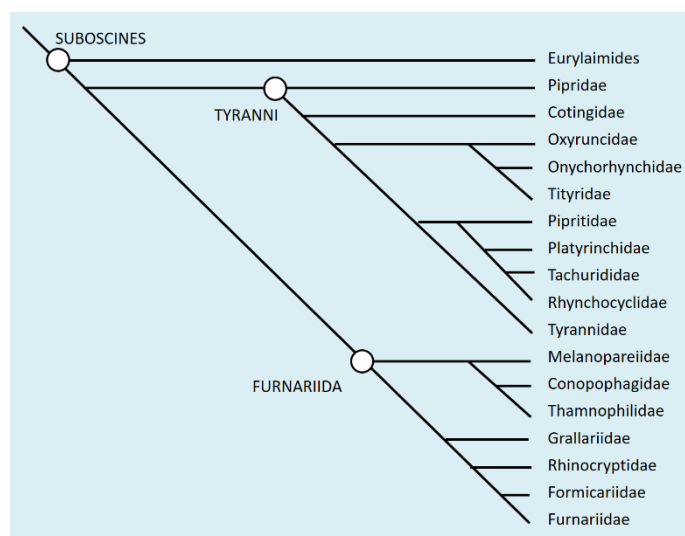


Figura 288: Filogenia de Suboscines (Basada en Ohlson et al., 2013).

**TYRANNI**

**PIPRIDAE.**— (Bailarines) Son rechonchos y de pequeño tamaño. La mayoría de las especies tienen dimorfismo sexual, los machos son muy coloreados, con predominio de negro y colores brillantes como azul, anaranjado o escarlata (Canevari et al., 1991). Muchas especies tienen un sistema de apareamiento llamados *Lek*, con espectaculares rituales de cortejo. Son difíciles de ver, habitan principalmente selvas densas y selvas secundarias; son frugívoras. Exclusivamente neotropicales (Figura 289), con cuatro especies en Argentina. Ejemplo: *Pipra fasciicauda* (bailarín naranja).



**Figura 289: Distribución de Pipridae.**

**COTINGIDAE.**— (Anambúes, yacutoro, pájaro campana) Aves de tamaños variados, desde el tamaño de un canario al de un cuervo grande. La mayoría de las especies presentan un marcado dimorfismo sexual; los machos presentan coloraciones a veces muy llamativas y algunas especies tienen adornos de plumas con formas muy curiosas (Canevari et al., 1991). Cortejo de tipo *Lek*, con elaborados despliegues por parte de los machos. Principalmente frugívoros, pero también comen insectos. De bosques y zonas arbustivas neotropicales (Figura 290). El género *Phytotoma* (cortarramas) era ubicado en un grupo independiente (Phytotomidae), pero evidencia molecular lo relaciona fuertemente con Cotingidae (Chesser, 2004). Cuatro especies en Argentina. Ejemplos: *Pyroderus scutatus* (Yacutoro); *Phytotoma rutila* (Cortarramas).



**Figura 290: Distribución de Cotingidae.**

**TYRANNIDAE.**— (Viuditas, benteveos, fioffos, etc.) Exclusivamente americanos (Figura 291), aunque principalmente diversos en América del Sur y Central (son invasores recientes a América del Norte). Con más de 400 especies reunidas en más de 100 géneros, es uno de los grupos de aves más grandes. Pico fuerte generalmente con gancho en la punta y vibrisas en la base; estas favorecen la captura de insectos en vuelo, y son en general más desarrolladas en las especies

que habitualmente se alimentan de esta forma. Las especies mayores capturan también pequeños vertebrados y predan nidos (Canevari et al., 1991). Ocupa variados nichos ecológicos, encontrándose en prácticamente todo tipo de ambientes terrestres. Cerca de 129 especies en Argentina. Ejemplos: *Tyrannus savana* (tijereta); *Pitangus sulphuratus* (quetupí o benteveo); *Machetornis rixosa* (picabuey).



Figura 291: Distribución de Tyrannidae.

#### FURNARIDA

**THAMNOPHILIDAE.**— (Hormigueros, bataráes, etc.) Aves de aspecto variado, algunos con cola larga y otros eminentemente terrícolas, con patas muy largas y cola reducida. Pico algo comprimido y con la punta en forma de gancho. Se alimentan de artrópodos y otros invertebrados; algunas especies se especializan en seguir columnas de hormigas legionarias para cazar los pequeños invertebrados que huyen de ellas. Muy relacionados con Formicariidae (Irestedt et al., 2004), con quienes se los reunía hasta hace poco tiempo (Rice, 2005). Exclusivamente neotropicales (Figura 292), principalmente en ambientes boscosos. En Argentina 16 especies. Ejemplo: *Taraba major* (Chororó).



Figura 292: Distribución de Thamnophilidae.

**RHINOCRYPTIDAE.**— (Tapaculos, churrín, gallitos) Las narinas están cubiertas por una membrana, lo que dio origen al nombre científico del grupo, que significa nariz cubierta (Canevari et al., 1991). Son poco voladoras, de hábitos principalmente terrestres, viven saltando entre los arbustos. Se alimentan básicamente de artrópodos y moluscos que buscan entre las ramas o la hojarasca. Frecuentan distintos hábitats, muchas especies son selváticas, otras de zonas arbustivas. Exclusivamente neotropicales, desde México hasta Tierra del Fuego, con 10 especies en Argentina. Ejemplo: *Rhinocrypta lanceolata* (Gallito copetón).

**FURNARIIDAE.**— (Horneros, trepadores, remolineras, bandurritas, pijuises, etc). Incluyen a los trepadores (Dendrocolaptinae), que anteriormente estaban en un grupo independiente. Picos sin gancho, generalmente delgado. Un rasgo común del grupo es la coloración con tonos pardos, generalmente lisos y pocas veces estriados (Canevari et al., 1991). Han colonizado distintos tipos de ambientes. La mayoría construyen nidos cerrados (horneros) que pueden ser de ramas, paja, barro o directamente anidan en cuevas y grietas en barrancas, suelo y huecos de árboles (Canevari et al., 1991). Exclusivos de América neotropical, aproximadamente 95 especies en Argentina. Ejemplos: *Furnarius rufus* (hornero común, ave nacional de Argentina); *Synallaxis azarae* (pijuí de ceja canela); *Drymornis bridgesii* (chinchero grande); *Xiphocolaptes major* (trepador gigante).

#### EL HORNERO

Zulma J. Brandán Fernández y Nora L. Marigliano

El hornero (*Furnarius rufus*) es el ave nacional de Argentina y Uruguay (Narosky y Carman, 2008); su nombre quiere decir “el que hace hornos” ya que su nido tiene esa forma y es de materiales vegetales, barro y saliva (las glándulas salivares de los horneros funcionan por encima de lo normal).

La pareja trabaja junta y en aproximadamente 2 semanas al concluir su tarea, el resultado es un confortable nido de casi 5 Kg de peso, muy sólido y seguro. Los ubican en ramas horizontales de árboles, en postes de alambrado o de electricidad, en la cornisa de una casa o el alero de un rancho. No usan el mismo nido de un año al siguiente, por lo que muchas veces los hacen unos sobre otros, como edificios de departamentos, que después de ser abandonados son ocupados por otras especies de aves o mamíferos.

Realmente está comprobado, por muchos observadores de aves, que estas aves trabajan todos los días; pero popularmente se dice que el hornero suspende su trabajo los domingos y feriados religiosos y solo se lo ve buscando comida. “*La gente de campo asegura que un emplaste hecho con el nido cura y cicatriza rápidamente las heridas*”.

#### OSCINES

Siringe con más de tres pares (y hasta seis pares) de músculos intrínsecos y dos músculos extrínsecos. La siringe de Oscines no muestra tanta variación morfológica como la de Suboscines; las diferencias en las vocalizaciones entre las distintas especies se deben principalmente al aprendizaje (Raposo y Hoefling, 2003).

Los grupos basales de Oscines comprenden 10 a 15 grupos restringidos a Australasia (Figura 287). La principal división de Oscines son Corvida (unos 29 grupos, principalmente del sudeste asiático) y Passerida (unos 71 grupos de distribución cosmopolita). Passerida, por su parte, está dividido en tres subgrupos: Passeroidea, Sylvioidea y Muscicapoidea (Jønsson y Fjeldså, 2006; Selvatti et al., 2015). De Corvida solamente desarrollaremos aquí a Corvidae, perteneciendo los restantes grupos desarrollados a Passerida.

**CORVIDAE.**— (Urracas, cuervos del Viejo Mundo) Incluye a los Passeriformes de mayor tamaño del mundo y de amplia distribución cosmopolita (únicamente ausentes en el extremo sur de América del Sur y Antártida). Son algunas de las aves más inteligentes (Emery y Clayton, 2004; Clayton y Emery, 2005) y su relación peso del cerebro versus peso del cuerpo es casi tan alta como en los seres humanos; pueden aprender nuevos comportamientos con facilidad (por ejemplo, algunos córvidos de Asia han aprendido a partir nueces poniéndolas en la calle para que las rompan los autos, esperando la luz roja para que los autos paren y puedan recuperar las



nueces con seguridad). Las urracas son los Corvidae del nuevo mundo, formando un grupo monofilético (Cyanocoracinae). Pico robusto, con las fosas nasales cubiertas de cerdas duras, cola larga y redondeada. Los colores dominantes son los negros, azules, violáceos y blancos, a veces lustrosos. En general son bulliciosos; omnívoros; arborícolas de bosques y selvas (Canevari et al., 1991). Tres especies en Argentina. Ejemplo: *Cyanocorax chrysops* (urraca común).

**HIRUNDINIDAE.**— (Golondrinas) Grupo de aves ampliamente distribuidas en todo el mundo, aunque más diverso en África. Se caracterizan por la agilidad del vuelo y el planeo, por lo que tienen el cuerpo estilizado, alas largas y en punta, y cola furcada en mayor o menor grado. Adaptados a una vida aérea por excelencia, cazan insectos en el aire (con un pico de base muy ancha), e inclusive beben de los espejos acuáticos sin detener el vuelo (Canevari et al., 1991). En Argentina 14 especies, tres de ellas migratorias de América del Norte. Ejemplos: *Progne chalybea* (golondrina común o doméstica); *P. elegans* (golondrina negra).

**TROGLODYTIDAE.**— (Ratonas) Aves muy pequeñas de plumaje dominado por ocre y colores pardos. Frecuentan zonas arboladas, arbustivas y pajonales. Se desplazan entre la vegetación buscando insectos (Canevari et al., 1991). Son cosmopolitas, pero están diversificadas principalmente en América del Norte y del Sur. Cinco especies en Argentina. Ejemplos: *Troglodytes aedon* (ratona común).

**MIMIDAE.**— (Calandrias) Aves famosas por su canto agradable y variado y por su extremada capacidad para imitar a las demás aves y otros animales (Canevari et al., 1991). La mayoría de las especies son de colores poco llamativos, dominando los blanquecinos, pardos y canela. Las calandrias de Galápagos, como *Mimus parvulus*, son las que inspiraron a Darwin para el desarrollo de su teoría evolutiva (Tubaro, 2009). De bosques y zonas abiertas de toda América; en Argentina cinco especies. Ejemplo: *Mimus triurus* (calandria de tres colas o real).

**TURDIDAE.**— (Zorzales) Cosmopolitas, aunque principalmente del Viejo Mundo. Son excelentes cantores y además tienen otro tipo de vocalizaciones, sumamente variadas. En general se posan entre el follaje en la parte baja y media de árboles y arbustos, de selvas y montes. Las especies argentinas son poco vistosas en coloración. Son excelentes cantores y se alimentan de frutos, insectos y otros invertebrados (Canevari et al., 1991). Trece especies en Argentina; ejemplos: *Turdus chiguanco* (chiguanco); *T. nigriceps* (zorzal de cabeza negra); *T. amaurochalinus* (chalchalero); *T. rufiventris* (zorzal colorado).

**POLIOPTILIDAE.**— (Tacuaritas) Aves muy pequeñas de colores negro, gris azulado y blanco; cola larga, alas cortas y redondeadas, plumaje abundante y esponjoso, pico delgado y recto (Canevari et al., 1991). Se alimentan de insectos y otros invertebrados; frecuentan terrenos arbustivos, montes, selvas, parques y jardines. Nueve especies en el continente americano, de las cuales dos se encuentran en la Argentina. Ejemplos: *Polioptila dumicola* (tacuarita azul).

**CINCLIDAE.**— (Mirlos) Son los únicos Passeriformes verdaderamente acuáticos; viven en las rocas que bordean los torrentes. Se zambullen en el agua y hasta caminan por el lecho alimentándose de invertebrados, pequeños peces y materia vegetal. Como adaptaciones a la vida acuática tienen una membrana nictitante bien desarrollada, una glándula uropigial grande y un plumaje denso, repelente al agua; la sangre puede acumular más oxígeno que otros Passeriformes, lo que les permite sumergirse hasta 10 segundos. Sólo cinco especies en América del Norte, América del Sur y Eurasia. En yungas de Bolivia y Argentina, una especie, *Cinclus schulzii* (mirlo de agua).

**MOTACILLIDAE.**— (Cachirlas) Aves pequeñas de pico delgado, alas largas y en muchas especies la uña del dedo posterior muy larga. Coloración poco llamativa y críptica que les permite confundirse con el ambiente (Canevari et al., 1991). Cosmopolitas con ocho especies en Argentina. Ejemplo: *Anthus correndera* (cachirla común), que llega hasta las Malvinas.

**VIREONIDAE.**— (Juan Chiviros, vireos, etc.) Pico bastante recto, fino en algunas especies y alto en otras. Los colores dominantes son olivas, grises y amarillentos. Son muy cantores (Canevari et al., 1991). Habitan generalmente entre el follaje. Se cuelgan de cabeza para mirar el envés de las hojas. Se alimentan de frutos e invertebrados. Exclusivamente americanos (Figura 293), pero

principalmente neotropicales, con tres especies en Argentina. Ejemplo: *Cyclarhis gujanensis* (Juan Chiviro).



Figura 293: Distribución de Vireonidae.

**PASSERIDAE.**— (Gorriones del Viejo Mundo) Son muy parecidos a Emberizidae, tienen picos cortos y robustos adaptados principalmente para comer granos (Canevari et al., 1991). En Argentina una especie introducida desde Europa: *Passer domesticus* (gorrión). Análisis moleculares indican que el género *Passer* y otros relacionados no están vinculados con Ploceidae como tradicionalmente se creía, y que por lo tanto merece un rango de grupo independiente (Barker et al., 2002). Aunque se ha introducido intencionalmente en muchas ciudades de todo el mundo y en muchos lugares es considerado peste, algunas poblaciones europeas se encuentran en franca declinación.

#### OSCINES DE NUEVE PRIMARIAS

Este grupo de casi 1000 especies forman un clado estrechamente relacionado, tanto que en algún momento todos los grupos estaban agrupadas dentro de Fringillidae. Actualmente está compuesto por Fringillidae, Emberizidae, Icteridae, Parulidae, Thraupidae, y Cardinalidae (Barker et al., 2013). En realidad, tienen 10 primarias, pero la décima es muy reducida y está cubierta por la novena, ocultándola externamente (esto puede ocurrir en otras aves, pero es característico de este grupo).

Fringillidae es el grupo más basal; los restantes grupos comprenden un clado predominantemente americano (con excepción de Emberizidae, que parece haberse originado en América y posteriormente expandido) (Barker et al., 2013). Se ha propuesto que los cinco grupos americanos en realidad se dividen en 16 distintos (Barker et al., 2013), pero esta propuesta taxonómica extrema no la seguiremos aquí.

**FRINGILLIDAE.**— (Cabecitas negras, canarios) Dominan los colores amarillos, oliváceos y negros o pardos muy oscuros, y las alas tienen diseños muy típicos (Canevari et al., 1991). Con picos cónicos y aguzados, se alimentan principalmente de semillas y muchas especies son muy hábiles para extraerlas de las plantas en pie. Buenos cantores; varias especies son buscadas por quienes gustan de tener aves enjauladas. Cosmopolitas, pero más diversificados en el hemisferio norte y en África (incluyendo a los canarios comunes, *Serinus canaria*); sin embargo, hay un clado que está en América del Sur (Carduelinae, Zuccon et al., 2012); la sistemática es muy discutida (Arnaiz-Villena et al., 2007). En todo tipo de ambientes; varias especies son de alta montaña. Ejemplo: *Spinus magellanicus* (cabecita negra común).

**EMBERIZIDAE.**— (Pepiteros, jilgueros, brasita de fuego, etc.) Grupo de “semilleros” típicos, con pico cónico especializado para comer semillas y granos (Canevari et al., 1991). La principal característica del grupo es la forma del pico, aunque éste es uno de los caracteres menos confiables (por su variabilidad) para inferir relaciones filogenéticas. Este grupo tan diverso es posi-

blemente polifilético (Klicka et al., 2007; Päckert et al., 2015). Gran adaptación a diferentes hábitats y hábitos, son muy cantores. Cosmopolitas con 81 especies en Argentina. Ejemplos: *Zonotrichia* (= *Junco*) *capensis* (chingolo).

**ICTERIDAE.**— (Tordos, boyeros o caciques, pecho-amarillos, etc.) Muchas especies tienen el plumaje totalmente negro con distintos reflejos, o combinado con amarillo, anaranjado, rojo, castaño, entre otros colores (Canevari et al., 1991); el nombre del grupo señala el típico color amarillo de algunas especies (*Oriolus*). En general son muy cantores, con cantos muy desarrollados y melódicos, aunque algunas especies tienen voces de contacto ásperas y chirriantes. De dieta, hábitos y hábitats variados. Algunos tordos son parásitos de nidos de otras aves. Otros construyen nidos voluminosos, colgantes (como los boyeros) y de otras formas. Desde Canadá a Tierra del Fuego (Figura 294), en Argentina 23 especies. Ejemplo: *Molothrus bonariensis* (tordo común o renegrido).



Figura 294: Distribución de Icteridae (Basada en Fraga y Bonan, 2017).

**PARULIDAE.**— (Arañeros) Aves pequeñas de pico fino; muchos con coloraciones llamativas, frecuentemente con amarillo en las partes ventrales. Con cantos variados, melódicos y agradables (Canevari et al., 1991). Muy relacionado con Icteridae (Lovette y Birmingham, 2002). Exclusivamente americanos (Figura 295), pero más diversificada en América del Norte; en Argentina 10 especies. Ejemplos: *Setophaga pitiayumi* (pitiayumí); *Myioborus bruniceps* (arañero de corona rojiza).



Figura 295: Distribución de Parulidae (Basada en Curson y Bonan, 2017).

**THRAUPIDAE.**— (Fruteros, Tangarás, Cardenales) Pico cónico, con la maxila a veces dentada (en este grupo se encuentran los pinzones de Darwin, *Geospiza* y otros géneros). En este grupo se encuentran algunos de los pájaros con colores y diseños más llamativos, aunque algunas especies son discretas, de colores pardos y oliváceos (Canevari et al., 1991). Dieta básicamente

frugívora. Exclusivamente americanos (Figura 296), en Argentina 94 especies. Los cardenales (Cardinalini; v.g. *Paroaria*) eran tradicionalmente considerados Emberizidae, pero datos genéticos indican que pertenecen a Thraupidae (Klicka et al., 2007); no confundir con Cardinalidae. Ejemplos: *Pipraeidea bonariensis* (naranjero); *Thraupis sayaca* (celestino); *Paroaria coronata* (cardenal común); *P. capitata* (cardenal chico); *Conirostrum speciosum* (saí común); *Tersina viridis* (tersina); *Catamblyrhynchus diadema* (diadema, probablemente en el Parque Nacional Baritú, de Salta); *Saltator aurantirostris* (pepitero de collar).



Figura 296: Distribución de Thraupidae.

**CARDINALIDAE.**— (Cardenales, Reinamora) En este grupo americano se incluyen aves comedoras de semillas, robustas, asociados con bosques abiertos. La especie tipo, *Cardinalis cardinalis*, tiene un color rojo característico. Cabe aclarar que las especies del género *Paroaria* (también llamados Cardenales en Argentina), no pertenecen a este grupo sino a Thraupidae (Klicka et al., 2007). Ejemplos: *Piranga flava* (fueguero); *Pheucticus aureoventris* (rey del bosque); *Cyanocopsa brissonii* (reinamora grande).

**RESUMEN**

- Las Aves son los únicos representantes vivientes de los Dinosauria.
- Muchas de las características que permiten el vuelo son exaptaciones que aparecieron antes de que se adquiriese la capacidad de vuelo batido, como las plumas, los sacos aéreos, la alta tasa metabólica y la endotermia, etc.
- Los Paleognathae comprende un grupo monofilético que han perdido secundariamente la capacidad de volar.
- Las Neoaves tuvieron una radiación explosiva en sus orígenes, lo que provoca que las relaciones entre los grandes grupos sean muy difíciles de establecer.
- Entre los agrupamientos más importantes de las Neoaves se destacan dos grandes grupos, el de las aves acuáticas (Aequorlitorornithes) y el de las terrestres (Telluraves).
- El 60 % de las especies de Aves son Passeriformes; en este grupo hubo dos grandes radiaciones americanas, la de los Tyrannides y la de los “Oscines de 9 primarias”.

**SISTEMÁTICA**

Aves

Paleognathae

Neognathae

Galloanserae

Neoaves

Strisores

Columbaves

Aequorlitorornithes

**Literatura recomendada**

- Clements, J. F.; Schulenberg, T. S.; Iliff, M. J.; Roberson, D.; Fredericks, T. A.; Sullivan, B. L.; Wood, C. L. 2017. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2016.
- del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A.; de Juana, E. 2015. Handbook of the birds of the world alive. Lynx Edicions, Barcelona.
- Prum, R. O.; Berv, J. S.; Dornburg, A.; Field, D. J.; Townsend, J. P.; Lemmon, E. M.; Lemmon, A. R. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. Nature, 526: 569–573.
- Roesler, I.; González Táboas, F. 2016. Lista de las aves argentinas. Aves Argentinas. Buenos Aires.

**Links de Interés**

- [World Bird List](#) – Base de datos muy actualizada sobre la taxonomía y clasificación de las Aves.
- [Clements checklist of birds of the world](#) – un listado muy actualizado de las aves del mundo.
- [Early Bird](#) – Sitio de NSF Assembling the Tree of Life (AToL), que se ocupa de la filogenia de Aves.
- [Avibase](#) – base de datos, con información de todas las aves del mundo
- [Handbook of the Birds of the World Alive](#) – Publicación sobre las Aves del Mundo, con mucha información de los grupos.
- [South American Classification Committee](#) (American Ornithologists' Union) – Grupo que trata las cuestiones sistemáticas de las Aves de América del Sur.
- [Aves Argentinas](#) – Sitio con mucha información, como por ejemplo la lista actualizada de especies de argentina.
- [John Boyd's Home Page](#) – Una página que mantiene la sistemática y filogenia de Aves al día.
- [Aves Argentinas. Guía de campo digital](#) – aplicación gratuita para celulares para identificar y conocer las aves de la Argentina.

# Ecología de Aves argentinas: una selección de casos de estudio

Pedro G. Blendinger

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY) – CONICET  
Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.

El conocimiento sobre las aves de nuestro país se está incrementando aceleradamente; cada año son más los científicos que deciden hacer de las aves el objeto de sus estudios, en áreas temáticas tan variadas como ecología, comportamiento, paleontología, sistemática o fisiología. Como ejemplo, una búsqueda en la base de datos “*Biological Abstracts*” de publicaciones en revistas científicas de alto impacto, muestra que en 2007 se publicaron tantos artículos científicos sobre aves de Argentina como en toda la década de 1980-1989. Otro claro indicio es el número de comunicaciones presentadas en las Reuniones Argentinas de Ornitología (RAO), que se multiplicó en las últimas dos décadas, pasando de menos de 40 trabajos en 1987 a 280 en la XII RAO que se realizó en 2008.

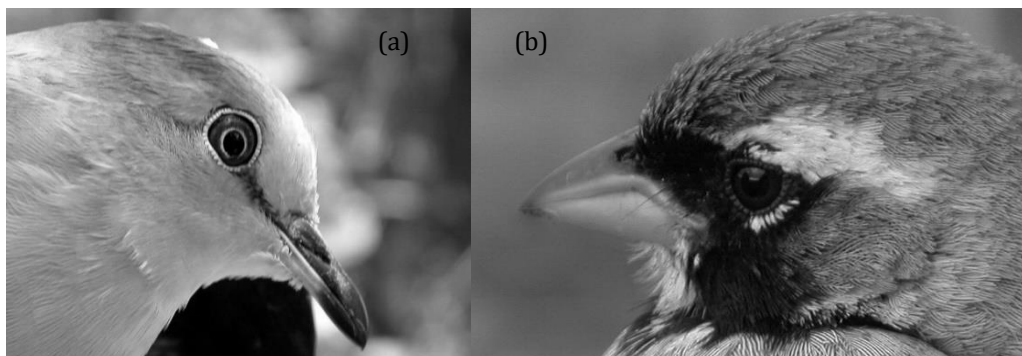
Mi objetivo en este capítulo no es brindar un análisis pormenorizado del avance de la ornitología nacional. Mucho más modesto, presentaré algunos ejemplos ilustrativos de los conocimientos sobre la avifauna de Argentina que la disciplina está brindando, que puedan servirle de referencia a los estudiantes de biología a quienes este libro está orientado, y que constituyan tal vez un estímulo para fomentar indagaciones más profundas o para orientar sus inquietudes hacia el estudio de la biología de las aves. Los casos de estudio que comento a continuación fueron elegidos arbitrariamente, con el objetivo de abordar un repertorio diverso de temas, e incluyo algunas referencias de lecturas donde los interesados pueden ampliar cada tema. Muchos otros tópicos igualmente atractivos podrían haber ocupado un lugar, y su ausencia se debe más a limitaciones de espacio que a otras causas.

## INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

**1. Granivoría: Consumo de semillas por aves en el desierto del Monte** (Blendinger, 2001; 2005; Blendinger y Ojeda, 2001; Cueto et al., 2006; Bertiller et al., 2008; Marone et al., 2008).

La granivoría o consumo de semillas por animales, es un caso particular de herbivoría con efecto directo sobre la abundancia y distribución de las plantas, ya que en la mayoría de los casos los embriones mueren cuando las semillas son depredadas. En las zonas áridas es un proceso especialmente relevante en el flujo de energía y nutrientes y como mecanismo que estructura las comunidades. En ambientes poco productivos como en el desierto del Monte, en el oeste del país, las semillas son un recurso abundante, nutritivo, y que perdura largo tiempo en las plantas o en el suelo hasta que se produce la germinación, y constituye un alimento importante para muchas aves. En esta ecorregión, las aves granívoras son el grupo ecológico más importante en número de individuos y, localmente, también llegan a serlo en biomasa. El estudio de la ecología alimentaria de estas aves permitió conocer algunas de sus tácticas ecológicas y estrategias evolutivas ante la variación en la oferta de semillas, y explorar sus efectos sobre la abundancia y diversidad de plantas cuyas semillas consumen.

De las cerca de 20 especies granívoras que integran regularmente los ensambles de aves del Monte, sólo las palomas son granívoras estrictas durante todo el año. La Torcacita Común (*Columbina picui*) es una especie oportunista y generalista en su dieta de semillas, es decir que ésta varía en el tiempo y entre sitios, alimentándose de la mayoría de las especies de semillas disponibles. Consume desde las muy pequeñas de hierbas y pastos como *Eragrostis cilianensis* o *Bouteloua barbata*, hasta semillas grandes de arbustos como *Capparis atamisquea*, *Bouganvillea spinosa* y *Larrea divaricata*. Busca y consume las semillas en el suelo, con un comportamiento estereotipado que no varía a lo largo del año. Su pico pequeño, delgado, angosto y relativamente blando (Figura 297 a), es apropiado para recoger las semillas del suelo, pero totalmente ineficaz para partir granos, incluso los más pequeños. El tratamiento mecánico de las semillas se produce en el interior del tracto digestivo, por lo cual el tamaño máximo de las semillas que puede aprovechar depende más de las características del tubo digestivo que del tamaño del pico. Por su dieta estrictamente granívora (las semillas contienen muy poca agua) es más dependiente de agua libre que otras aves granívoras que completan su dieta con insectos, frutos, hojas o savia. Por ello, en el Monte debe desplazarse diariamente hacia charcas y aguadas y suele ser una especie escasa a más de 2 km de los cuerpos de agua. Como su vuelo es energéticamente costoso (tienen alas con relación de aspecto baja (por ejemplo, una expresión adimensional de la forma del ala), y elevada carga alar (por ejemplo, la relación entre el peso corporal y la superficie alar), se beneficiarían al invertir menos tiempo en los desplazamientos, realizando vuelos veloces y cortos. Para ello su alta carga alar les favorece para volar rápido (la velocidad de vuelo es proporcional a la raíz cuadrada de la carga alar), mientras que las alas cortas disminuyen la potencia necesaria para superar la resistencia al avance ejercida sobre las alas, importante al aumentar la velocidad.



**Figura 297:** Entre los granívoros del Monte, dos soluciones morfológicas para tratar con las semillas están ejemplificadas por a) *Columbina picui* que utiliza su pico para recoger las semillas que luego son partidas en su estómago muscular, y b) especies de semilleros como *Saltatricula multicolor* que rompen las cubiertas de las semillas ejerciendo presión con el pico, y en las cuales la fuerza para partir las semillas está relacionada con el ancho y alto del pico y su musculatura asociada.

La disponibilidad de semillas podría imponer un límite a escala local sobre la abundancia de aves granívoras durante la estación seca invernal, cuando el consumo y dependencia de semillas es mayor. Al disminuir la provisión de semillas, las especies más móviles se desplazan rastreando sitios con mayor disponibilidad de alimento, de modo que la abundancia de aves tiende a ajustarse a la oferta local de semillas. Las densidades poblacionales de especies menos móviles, como *Saltatricula multicolor* (Pepitero Chico; Figura 297b), son bajas y menos variables que las de las especies más ágiles y no cambian con la oferta de semillas, sugiriendo que el tamaño poblacional de las especies con menor eficiencia para realizar vuelos frecuentes podría estar limitado por eventos locales de escasez de semillas, mientras que las poblaciones de las especies más ágiles podrían estar limitadas sólo cuando la escasez de semillas ocurre a escala regional. En localidades del Monte con valores extremos altos de precipitación media anual y con mayor

productividad primaria, los granívoros pueden provocar pérdidas significativas en la producción de semillas consumidas pero sólo estarían limitados por la oferta de semillas durante eventos inusuales de escasez de alimento, y no serían una fuerza significativa que influencia la dinámica del reclutamiento de las plantas consumidas.

La investigación sobre la ecología de las aves granívoras del Monte es un campo activo que continúa aportando información novedosa; mucho se avanzó sobre la historia natural de las especies y las escalas espaciales y temporales a las cuales estudiar la dinámica de la interacción entre las semillas y sus depredadores. Una pregunta abierta es en qué medida pueden extrapolarse los resultados de los detallados estudios locales sobre la diversidad de ambientes presentes en la extensión regional del desierto del Monte.

2. Frugivoría: Dispersión de semillas por aves en selvas y bosques montanos de las Yungas (Giannini, 1999; Rougès, 2004).

La frugivoría, entendida como el consumo de pulpa de frutos, arilos, u otras estructuras anatómicas de las plantas directamente asociadas con la dispersión de semillas por endozoocoria, involucra a numerosas especies de aves cuya interacción puede tener consecuencias sobre la ecología poblacional y la evolución de los caracteres reproductivos de las plantas consumidas. Mientras que los frugívoros cubren sus requerimientos nutricionales con el consumo de la pulpa, las plantas se pueden beneficiar por el tratamiento que los frugívoros le dan a las semillas (e. g., escarificación de cubiertas duras) y por la dispersión de sus semillas lejos de la planta madre, con lo cual pueden colonizar nuevas áreas, acceder a nuevos sitios adecuados para la germinación y supervivencia de los renovales, y alejarse de sitios con alta densidad de semillas donde la depredación y la competencia entre congéneres reduce sus probabilidades de supervivencia, entre otros.

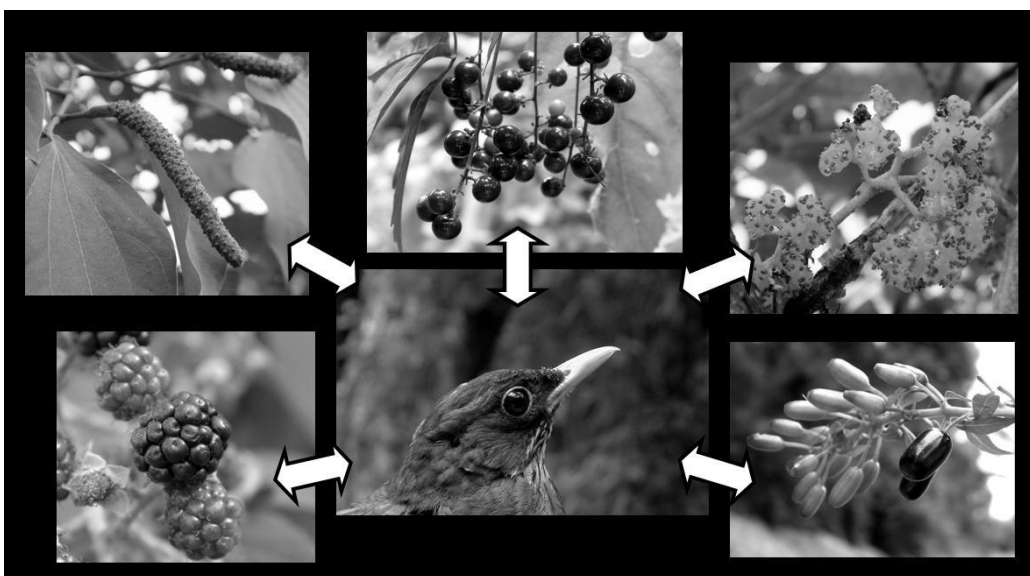
Las interacciones entre plantas y animales frugívoros dominan los sistemas de dispersión de semillas en la mayoría de los ambientes boscosos, donde constituyen un proceso clave que promueve y mantiene una elevada biodiversidad. En las Yungas del noroeste argentino, este mutualismo conforma un enorme sistema de interacciones en el que intervienen más de 50 especies de aves que consumen y dispersan unas 180 especies de plantas con diásporas carnosas.

Las aves pueden clasificarse según la importancia de los frutos en su dieta. Los frugívoros estrictos, aquellos que subsisten casi exclusivamente en base a frutos (como el Guácharo *Steatornis caripensis* o los bailarines de la familia Pipridae) no están representados por ninguna especie en el noroeste argentino, debido en parte a la estacionalidad en la oferta de frutos característica de los bosques subtropicales y templados. Para otras especies de aves, el consumo de frutos puede ser un evento ocasional, o que ocurre únicamente durante períodos de escasez de otros recursos. Por ejemplo, en el desierto del Monte todos los Passeriformes con una dieta típicamente insectívora y/o granívora consumen los frutos carnosos de *Lycium tenuispinosum* durante la extendida estación seca. Similarmente, al final de la estación seca en las Yungas, los arilos carnosos de las semillas de *Chamissoa altissima* son consumidos por numerosas especies, incluso insectívoros como *Syndactyla rufosuperciliata* (Ticotico Común) y varias especies de atrapamoscas como *Phylloscartes ventralis* (Mosqueta Común), *Lathrotriccus euleri* (Mosqueta Parda) y *Knipolegus signatus* (Viudita Plomiza). Pero para cerca de 50 especies de aves que habitan en las selvas y bosques montanos de las Yungas, los frutos son un componente significativo en su dieta. En sentido laxo, podemos considerar como frugívoras a aquellas aves que incluyen regularmente frutos en su dieta. Estas especies establecen relaciones mutualísticas con plantas cuyas semillas dispersan, obteniendo compuestos energéticos y nutrientes de la pulpa de los frutos.

Los zorzales del género *Turdus*, con seis especies en las Yungas y muchas de ellas localmente abundantes, integran uno de los principales grupos de aves frugívoras, y dispersan las semillas de numerosas especies de plantas (Figura 298). Los zorzales son dispersores legítimos de la mayoría de las plantas que consumen, es decir que al comer la pulpa también ingieren semillas, las que son luego regurgitadas o defecadas a cierta distancia de la planta madre. En las Yungas, sólo unas pocas especies de plantas dispersadas por aves tienen semillas demasiado grandes (>



8 mm diámetro) para que puedan ser tragadas por los zorzales; en estos casos estas especies no actúan como dispersores ya que al comer la pulpa dejan caer las semillas bajo la planta madre donde las probabilidades de reclutamiento son mínimas. De 49 especies de frutos consumidos por al menos 28 especies de aves en las Yungas de la Sierra de San Javier, Tucumán, el 88% es dispersado en conjunto por *Turdus rufiventris* (Zorzal Colorado) y *Turdus nigriceps* (Zorzal Cabeza Negra). Los zorzales no consumen sólo frutos, también integran su dieta cantidades importantes de moluscos, anélidos, larvas e insectos adultos, cuya importancia relativa varía estacionalmente y entre localidades. No obstante, por su abundancia y por la amplitud de su dieta frugívora, estas dos especies de zorzales conforman el núcleo de animales que dirige el conjunto de interacciones planta-frugívoro en las Yungas, por lo que se espera que tengan un papel preponderante en la influencia de los dispersores sobre la demografía de las plantas frutales.



**Figura 298:** Los zorzales del género *Turdus* consumen frutos con morfologías, texturas, colores y disposiciones muy variadas, dispersando las semillas de un gran número de plantas que crecen en los bosques y selvas del país. En la figura, algunos frutos dispersados por *Turdus nigriceps* en las Yungas; desde la izquierda abajo y en sentido horario *Rubus boliviensis*, *Piper tucumanum*, *Allophylus edulis*, *Urera caracasana* y *Fuchsia boliviana* (los frutos no están a escala).

Diferentes especies de zorzales, cuya morfología y comportamiento son sorprendentemente similares en un género tan diverso y extendido (67 especies en cuatro continentes), podrían cumplir una función ecológica equivalente como dispersores de semillas en diferentes tipos de bosque. Por ejemplo, el pino del cerro (*Podocarpus parlatorei*) es un árbol dominante en el Bosque Montano de las Yungas por encima de los 1 500 m s.n.m., llegando a formar bosques casi monoespecíficos. Al menos 30 especies de aves consumen sus frutos maduros, aunque sólo 12 son dispersores legítimos. Entre estos últimos, tres especies de zorzales dispersan en promedio un tercio de todas las semillas en diferentes poblaciones de pinos del cerro distribuidas a lo largo de las Yungas australes (una franja latitudinal de 1 100 km que comprende alrededor del 90% de su rango de distribución). Lo llamativo es que en cada localidad del Bosque Montano, sólo una especie de zorzal es abundante; por ejemplo *Turdus nigriceps* y *T. serranus* (Zorzal Negro) son importantes dispersores en bosques en buen estado de conservación o por encima de los 2 000 m; mientras que *T. rufiventris* es más frecuente en ambientes transformados por el hombre, donde mediante la dispersión de las semillas facilita la colonización de potreros de cultivo abandonados por *P. parlatorei*, y la consecuente regeneración del bosque.

Mucho queda por investigar sobre la estructura de la interacción planta-frugívoro en las Yungas, tanto a nivel de especies como de comunidad. Programas actuales de investigación a

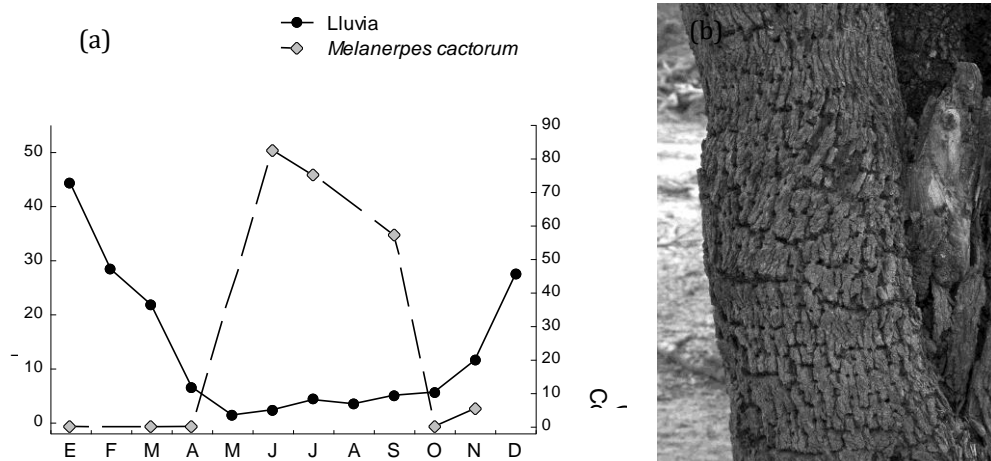
nivel comunitario intentan responder preguntas relacionadas con cómo se estructuran las redes de interacción planta-dispersor a escala regional y sus consecuencias en la coevolución de los mutualistas, la importancia de mecanismos “top-down” de reclutamiento de plantas frutales debido a preferencias en la dieta de las aves, o cómo se escalan espacialmente los patrones ecológicos en estas interacciones.

### INTERACCIONES COMPLEJAS

#### 3. Consumo de savia por aves en ambientes semiáridos (Genise et al., 1993; Blendinger, 1999).

La alimentación de los carpinteros del género *Melanerpes* es bastante particular si se la compara con el común de las especies de Picidae. Obtienen insectos y otros artrópodos de la superficie de las ramas más que taladrando ramas secas, también ingieren pulpa de frutos, flores, néctar, y una especie almacena bellotas para su posterior consumo. Algunas especies del género también consumen savia floemática, un alimento con alta concentración de azúcares disueltos y elevado valor energético. Entre estas últimas especies destaca *Melanerpes cactorum* (Carpintero de los Cardones), para el cual la savia constituye más del 80% de su alimentación durante la estación seca de invierno en el Monte (Figura 299a) y en el Chaco semiárido, cuando disminuye la disponibilidad de agua y alimento.

Estos carpinteros taladran troncos y ramas (Figura 299 b) de más de veinte especies de plantas leñosas y se alimentan de la savia que fluye de las perforaciones. En la explotación de la savia muestran claras preferencias por determinadas especies de árboles y arbustos, los que serían seleccionados por la calidad y cantidad del flujo de savia más que por limitaciones físicas (como dureza o textura de la corteza) para taladrar las perforaciones. En el noreste de Mendoza, durante el invierno utilizan exclusivamente al algarrobo dulce (*Prosopis flexuosa*), pero al progresar la estación seca comienzan a taladrar en otras especies, lo que sería contingente con diferencias interespecíficas en la fecha de inicio de la actividad fotosintética y la consecuente variabilidad en la concentración de azúcares en savia. En localidades del Chaco semiárido poco diversas en especies arbóreas, consumen preferentemente savia del quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), mientras que en el Chaco salteño seleccionan al vinal (*Prosopis ruscifolia*) entre numerosas otras especies disponibles.



**Figura 299:** a) El consumo de savia en el desierto del Monte ocurre durante los meses secos de invierno; modificado de Blendinger (1999). b) Tronco de mistol (*Zizyphus mistol*) con perforaciones realizadas por *Melanerpes cactorum* para acceder a la savia.

En la explotación de la savia se revela una intrincada combinación de interacciones positivas y negativas entre especies, con consecuencias muy diferentes para las aves involucradas. Varias especies de aves de diferentes grupos ecológicos y taxonómicos aprovechan la savia que queda expuesta en las perforaciones de los carpinteros. Algunas son nectarívoras obligadas como *Chlo-*

*rostitilbon aureoventris* (Picaflor Común) o nectarívoras facultativas como *Parula pitiayumi* (Pitiayumi) e *Icterus cayanensis* (Boyerito), para los cuales la savia es una fuente de energía alternativa al néctar durante la época desfavorable cuando la oferta de flores es casi nula. Los nectarívoros, en particular *Ch. aureoventris*, rastrean las perforaciones activas que rezuman savia, de modo que en las áreas donde hay grupos de *Melanerpes cactorum*, la abundancia de los nectarívoros está fuertemente asociada con la disponibilidad de árboles con perforaciones. Aunque *M. cactorum* defiende activamente sus perforaciones para consumo de savia, desplazando a las aves de menor tamaño que se aproximan a ellas y reduciendo significativamente el tiempo en que éstas pueden alimentarse de savia, dichas aves aún resultan beneficiadas al acceder a un recurso alimenticio que de otro modo no estaría disponible para ellas. Por otra parte, los carpinteros invierten tiempo y energía en interacciones agonísticas, defendiendo sus fuentes de savia ante conoespecíficos de territorios vecinos y ante heteroespecíficos que acuden a alimentarse de las perforaciones.

El estudio de los factores próximos que promueven la selección de plantas para el consumo de savia por *Melanerpes cactorum* permitirá entender los mecanismos que determinan la dinámica temporal y la variabilidad espacial de esta interacción planta-animal. Futuras investigaciones deberán evaluar las consecuencias de las interacciones entre especies de aves en términos de costos y beneficios para los individuos y las poblaciones de aves asociadas con el consumo de savia.

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

**4. Cuidado parental: Estrategias reproductivas en especies de *Molothrus*** (Fraga, 1985; Mermoz y Reboreda, 2003; Reboreda et al., 2003; Mermoz y Ornelas, 2004; Astié y Reboreda, 2005; 2006; Ney-Nifle et al., 2005).

En la mayoría de las especies de aves el cuidado de la descendencia está a cargo de ambos padres. Otras tácticas evolutivas alternativas de cuidado parental incluyen la crianza cooperativa, el cuidado de la descendencia por uno solo de los padres, casos excepcionales entre las aves como el uso de calor geotérmico para incubar los huevos, y el parasitismo obligado de cría. En esta última, los padres no construyen nidos propios y ponen los huevos en nidos de otras especies de aves, de las que dependen para obtener éxito en la reproducción y lograr la persistencia de sus poblaciones.

En la evolución de las aves, el parasitismo obligado de cría apareció en siete grupos independientes de aves actuales. Cerca de 90 especies lo utilizan para criar sus pichones, es decir menos del 1% de todas las especies de aves actuales conocidas. En Argentina, siete especies tienen esta estrategia reproductiva, *Heteronetta atricapilla* (Pato Cabeza Negra), tres cuclillos (*Tapera naevia*, o Crespín; *Dromococcyx phasianellus*, o Yasiyateré Grande, y *D. pavoninus*, o Yasiyateré Chico) y tres tordos, *Molothrus bonariensis* (Tordo Renegrado), *M. rufoaxillaris* (Tordo Pico Corto) y *M. oryzivorus* (Tordo Gigante). Las tres especies de tordos difieren en el número de hospedadores potenciales que pueden parasitar. *Molothrus bonariensis* es un generalista a nivel poblacional, se conocen al menos 240 especies de hospedadores de diversos grupos taxonómicos, de los cuales 88 o más lograrían criar con éxito a los pichones del tordo. Por otro lado, la evidencia actual sugiere que a nivel individual no son generalistas de hospedador, ya que las hembras individuales tienden a utilizar pocos hospedadores, lo que podría dar origen a razas que se especializan en un hospedador determinado. Las otras dos especies de tordos mencionadas se especializan en aves de la familia Icteridae. *Molothrus oryzivorus* parasita principalmente a boyeros y oropéndolas, los que en Argentina están representados por especies de *Cacicus* y *Psarocolius*, mientras que *M. rufoaxillaris* tiene una especificidad de hospedador aún mayor: en todo su rango de distribución su reproducción depende casi exclusivamente de un solo hospedador, *Agelaioides badius* (Tordo Músico), aunque localmente también puede parasitar a otras especies como *Gnorimopsar chopo* (Chopí).

Entre las adaptaciones de los tordos para el parasitismo de cría, se conoce que las hembras perforan o remueven huevos del nido del hospedador y ponen huevos con cáscara de mayor espesor. Además, tienen otras características no necesariamente adaptativas que les pueden dar ventajas ante determinados hospedadores, como períodos de incubación y de crecimiento cortos en comparación con las crías de algunos de sus hospedadores más frecuentes, y un comportamiento más agresivo para pedir comida cuando los padres parasitados llegan al nido. De este modo, los tordos pueden afectar negativamente al éxito reproductivo de los hospedadores, reduciendo el tamaño de la puesta, el éxito de eclosión y la cantidad de alimento obtenido por los otros pichones, lo que puede mermar su tasa de crecimiento y probabilidad de supervivencia. A diferencia de otros parásitos de cría con historias evolutivas mucho más largas, como los cuclillos del Viejo Mundo, no hay evidencia de que los tordos pongan huevos que mimeticen a los huevos de sus hospedadores, ni de que maten o que saquen del nido a sus potenciales competidores.

Cuando es parasitado por un tordo, el hospedador puede reaccionar al reconocer al huevo extraño expulsándolo del nido, tapándolo con nuevo material del nido, o abandonando el nido lo cual sucede más asiduamente cuando gran parte de su puesta es destruida o cuando el número de huevos en el nido, debido a la mayor intensidad de parasitismo, excede un determinado umbral. Sin embargo, muchos hospedadores aceptan esos huevos extraños sin manifestar respuestas defensivas, incubando los huevos y criando los pichones de los tordos. En el caso de *M. bonariensis*, los huevos son muy variables en tamaño y color, desde completamente immaculados a otros profusamente manchados, y las manchas varían mucho en color, tamaño y cantidad. La frecuencia de huevos immaculados en las poblaciones varía regionalmente. Mientras que algunos hospedadores aceptan (o rechazan) todos los morfos de huevos, otros rechazan mucho más frecuentemente a los huevos immaculados, por lo cual el color de los huevos afecta el éxito reproductivo de los tordos de una manera dependiente del hospedador.

El principal impacto de *M. bonariensis* sobre el éxito reproductivo de los hospedadores suele deberse a la picadura de los huevos. En este comportamiento, el tordo perfora con el pico la cáscara de los huevos en los nidos de sus hospedadores, tanto en los que acude a poner sus huevos como en nidos no parasitados, lo cual tiene valor adaptativo para los tordos y un claro costo reproductivo para el hospedador. La evidencia acumulada durante los últimos años muestra que los tordos ajustarían aspectos de su comportamiento de acuerdo con el hospedador, dependiendo de estrategias anti-parasitismo, tamaño corporal, comportamientos de defensa y otras características de las historias de vida de las aves. Un conocimiento más profundo de la plasticidad de las tácticas reproductivas del parásito permitirá evaluar las consecuencias especie-específicas del sistema hospedador-parásito de cría para las poblaciones de ambas partes interactuantes.

# Synapsida

## DIAGNOSIS

- Cráneo sinápsido, sólo con fenestra temporal inferior (modificada en mamíferos) (Figura 162).
- Dientes tecodontes (Figura 166, paralelismo con Archosauria), con caniniformes en el maxilar.
- Proceso paroccipital contactando al tabular y al escamosal distalmente.
- Vértebras del tronco con arcos neurales estrechos.
- Pubis con un borde anterodorsal largo y con un pliegue.
- Plano posterior del cráneo inclinado anteriormente (Gauthier, 1994).

Este grupo incluye a un conjunto de fósiles y sus descendientes, los mamíferos (Figura 163). Entre los sinápsidos fósiles debemos destacar uno de los grupos más avanzados, los Cinodontes (Figura 300), en los cuales pueden observarse con claridad cambios morfológicos íntimamente relacionados con el origen de los mamíferos. Así, presentan las siguientes tendencias: desarrollo del dentario en detrimento de los huesos postdentarios; heterodoncia; conexión mandibular accesoria entre supraangular y escamosal que antecede a la articulación típica mamaliana entre el dentario y escamosal; desarrollo de paladar óseo secundario; división del cóndilo occipital; posible aparición del diafragma (verificado por que en los grupos más cercanos a Mammalia, las costillas lumbares son más cortas, mientras que en los más basales todas las costillas del tronco son de longitud similar).

Los grupos más basales de Synapsida se conocen con el nombre genérico de “Pelycosauria”, que ahora se sabe que es parafilético.

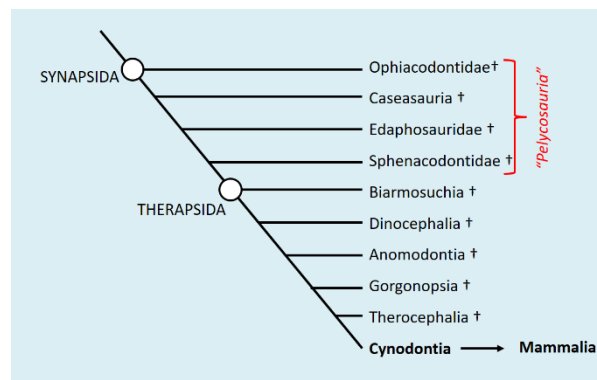


Figura 300: Filogenia de los Synapsida basales (Tomado de Benton, 2015).

# Origen y evolución de Synapsida y origen de Mammalia

Fernando Abdala

Unidad Ejecutora Lillo, CONICET-Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, y Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburgo, Sudáfrica.

Synapsida es uno de los grandes grupos que se reconocen entre los amniotas, y se encuentran ya definidos en el mismo momento que se reconocen los primeros amniotas, es decir en el Carbonífero (hace aproximadamente unos 300 millones de años). En el Triásico Superior, aproximadamente hace unos 210 millones de años, aparecen los que muchos autores, principalmente paleontólogos, definen como mamíferos basales (mamaliaformes de Rowe, 1988) con una morfología craneal y del esqueleto muy próxima a la de algunos representantes de los mamíferos más modernos. En la actualidad, los sinápsidos se encuentran representados exclusivamente por los mamíferos. Esto implica que no existieron formas intermedias entre lo que conocemos como reptiles y los mamíferos, dado que el camino evolutivo de los sinápsidos (que finalmente incluyen a los mamíferos) se produjo de manera totalmente independiente del de los restantes amniotas (donde están incluidos los reptiles).

Todos los grupos incluidos dentro de los sinápsidos se caracterizan por presentar en el cráneo una abertura temporal inferior, ubicada por detrás de la órbita. Ésta se reconoce al quedar limitada ventralmente por el escamosal y el yugal y dorsalmente por el postorbital y el escamosal. Esta abertura se expande notablemente y migra dorsalmente en los representantes más tardíos del grupo (gorgonospios, terocéfalos, cinodontes y mamíferos).

Dos grandes grupos son generalmente reconocidos entre los sinápsidos: pelicosaurios y terápsidos. Los primeros registros de pelicosaurios son del Carbonífero Superior y sus representantes no pasan el fin del Paleozoico. El grupo se encuentra mayormente representado en Laurasia (hemisferio norte), pero algunos representantes son también conocidos en Sudáfrica (Botha-Brink y Modesto, 2007). También se describieron vértebras aisladas atribuidas a pelicosaurios en el Pérmico Superior/Triásico Inferior de Uruguay (Pinheiro et al., 2003), pero su asignación a dicho grupo ha sido discutida (Dias-da Silva et al., 2006). Pelicosauria es un grupo parafilético dado que algunos de sus representantes (específicamente los esfenacodóntidos, Figura 301) son reconocidos como grupo hermano de los terápsidos (Rubidge y Sidor, 2001; Benson, 2012). Los pelicosaurios incluyen los primeros carnívoros terrestres de gran tamaño, de los cuales *Dimetrodon* del Carbonífero-Pérmico de Estados Unidos es la forma más popular. En este taxón ya existen las primeras evidencias de heterodoncia ya que presentan una zona del maxilar y de la mandíbula que suele denominarse como área de caninización, en la cual los dientes son notablemente mayores. También presentan espinas neurales vertebrales de gran altura en las vértebras dorsales que forman una estructura conocida como vela. Estas prolongaciones son interpretadas como el sostén de una piel delgada muy vascularizada, que les permitiría calentar o enfriar el cuerpo rápidamente (dirigiendo la vela perpendicular o paralelamente a los rayos del sol). Pelicosaurios herbívoros de gran tamaño, los edafosaurios, también desarrollaron

estructuras derivadas de las espinas vertebrales para el sostén de la vela convergentemente a aquellas de *Dimetrodon*.

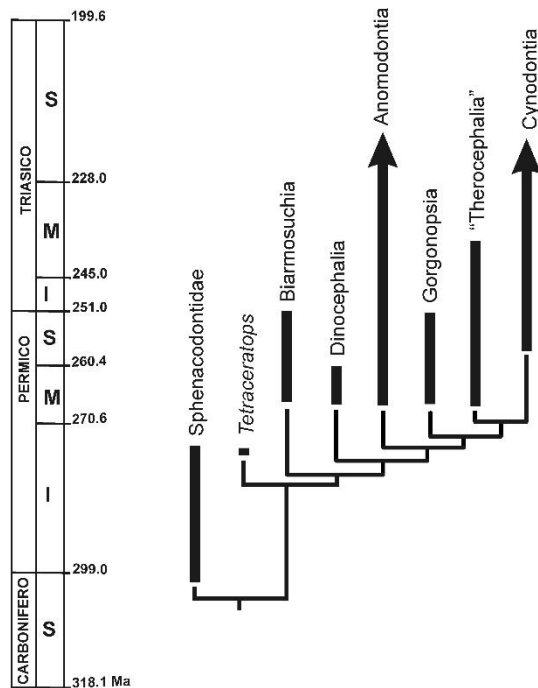


Figura 301: Filogenia y rangos temporales de los principales grupos de Synapsida.

Los terápsidos, en contraste con los pelicosaurios, constituyen un grupo monofilético que incluye a los mamíferos y cuyos primeros registros se remontan al Pérmico Medio de Sudáfrica, Rusia y China. Los terápsidos son notablemente diversos y se encuentran particularmente bien representados en la Cuenca del Karoo de Sudáfrica donde existe un registro casi continuo de la evolución de este grupo desde el Pérmico Medio hasta el Jurásico Inferior (aproximadamente unos 70 millones de años). Seis linajes principales de terápsidos fósiles son comúnmente reconocidos: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia (que incluye a los diversos dicinodontes), Gorgonopsia, Therocephalia y Cynodontia (Rubidge y Sidor, 2001). Tres de estos linajes, dinocéfalos, dicinodontes y cinodontes, están representados en América del Sur. También debemos mencionar que *Tetraceratops*, una forma de Estados Unidos originalmente identificado como pelicosaurio, fue reinterpretada como el terápsido más basal y el más antiguo (Laurin y Reisz, 1996), aunque esta asignación fue cuestionada por otros autores (Rubidge y Sidor, 2001). El primer registro de cinco de los seis linajes de terápsidos se produjo en faunas contemporáneas de Sudáfrica, Rusia y China (Figura 301), por lo cual la aparición de este grupo en el registro fósil puede caracterizarse como explosiva. Los biarmosuquios son generalmente interpretados como los terápsidos más basales, aunque recientemente se volvió a considerar la posibilidad de su relación filogenética estrecha con los gorgonópsidos (Sidor y Rubidge, 2006). La mayoría de los biarmosuquios (aproximadamente unos 12 taxones) son conocidos en Sudáfrica, aunque también hay registros en Rusia y Zambia. Estos animales presentan la abertura temporal algo mayor que la de los pelicosaurios, un único canino muy desarrollado y la presencia de la lámina reflejada como una estructura bien diferenciada del hueso angular de la mandíbula. Entre los biarmosuquios debe destacarse el grupo de los Burnetiamorpha caracterizados por la presencia de proyecciones en diferentes regiones del cráneo (Figura 302 A). Este grupo, que incluye algunos de los biarmosuquios más antiguos, ha sido generalmente considerado como derivado (Rubidge et al., 2006). Un estudio reciente indica que los representantes más antiguos de los burnetiamorfa, conocidos en el Pérmico Medio, no son miembros de este grupo sino un linaje

temprano que desarrollo algunos caracteres craneanos similares a los de los burnetiamorfos (Day et al., 2016).

Los dinocéfalos son un caso notable de surgimiento, diversificación y extinción restringida a un período corto: toda la historia de este grupo se produce entre el Pérmico Medio y la base del Pérmico Superior (Figura 301), cuando se convierten en el primer linaje de terápsidos en extinguirse. Este grupo, representado por unos 40 taxones, fue especialmente abundante en Sudáfrica y Rusia, se conocía a través de dientes aislados en el sur de Brasil (Langer, 2000), donde recientemente fueron hallados cráneos de formas herbívoras y carnívoras (Cisneros et al., 2011; Boos et al., 2015). Los dinocéfalos son bastante heterogéneos, con formas herbívoras de gran tamaño, con el cráneo que puede alcanzar 80 cm de longitud (King, 1988). Algunas formas como *Estemmenosuchus* de Rusia desarrollaban proyecciones óseas en diferentes huesos del cráneo, mientras que otras, como *Moschops* de Sudáfrica, presentaban un notable engrosamiento en los huesos frontales y parietales conocidas como paquiostosis. La presencia de esta estructura producía un conspicuo aumento de espesor de la parte frontal del cráneo que se interpreta como relacionado con combates interespecífico (Barghusen, 1975). Este grupo también tiene representantes carnívoros, Anteosauridos (Figura 2 B), usualmente de menor talla que los herbívoros, que presentan un canino de grandes dimensiones, seguido por postcaninos de borde cortante (King, 1988). Estas formas están bien representadas en Laurasia (Rusia y China) como en Gondwana (Sudáfrica y Brasil) (Kammerer, 2011; Cisneros et al., 2012; Liu, 2013).

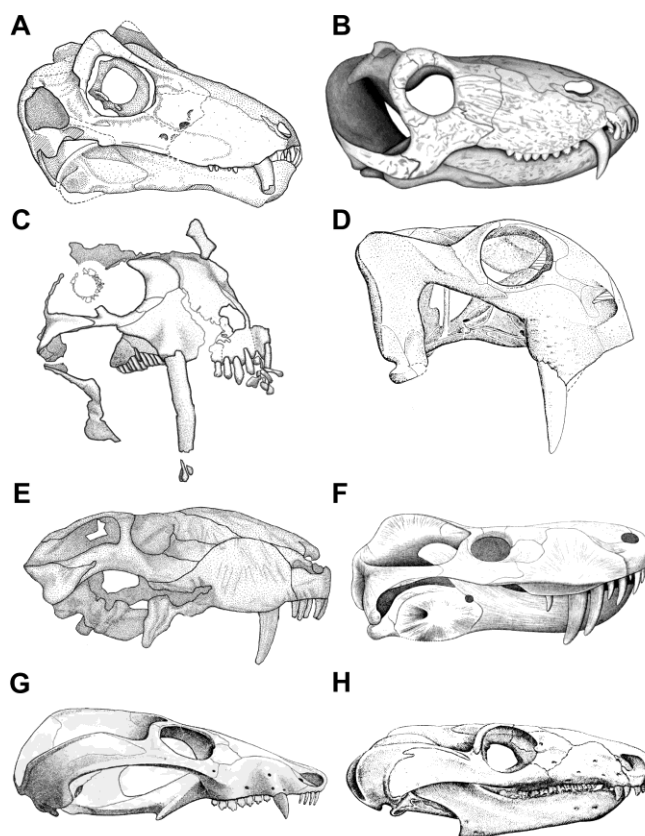


Figura 302: Vista lateral de los cráneos de diferentes terápsidos. A. Biarmosúquido burnetiamorfo, *Lemurosaurus pricei* de Sudáfrica; B. Dinocéfalo anteosaurídeo, *Pampaphoneus biccai* de Brasil; C. Anomodonte basal, *Tiarajudens eccentricus* de Brasil; D. Anomodonte dicinodonte, *Dinodontosaurus brevirostris* de Argentina; E. Gorgonopsio, *Sauroctonus parringtoni* de Tanzania; F. Terocéfalo basal, *Lycosuchus vanderietti* de Sudafrica; G. Cinodonte probainognátido, *Probainognathus jensei* de Argentina; H. Cinodonte transversodóntido, *Massetognathus pascuali* de Argentina. Figuras modificadas de Broom (1903); Romer (1967, 1970); Cox (1968); Sidor y Welman (2003); Cisneros et al. (2012, 2015); Gebauer (2014).



Los Anomodontes pueden discriminarse en dos grupos, los parafiléticos anomodontes basales y los dicinodontes. Los primeros son conocidos por unas 12 especies mayormente en depósitos de Rusia y Sudáfrica (Rubidge y Hopson, 1996). El más reciente hallazgo de este grupo proviene del sur de Brasil, presentando una inesperada combinación de caracteres: dientes postcaninos expandidos transversalmente indicando unas de las instancias más antiguas de oclusión dentaria y un canino increíblemente desarrollado como diente de sable (Figura 2 C), siendo uno de los pocos casos en los que se reconoce este tipo de estructuras en formas herbívoras (Cisneros et al., 2011, 2015). Las formas más conocidas de los anomodontes son los dicinodontes, cuyos primeros representantes conocidos son del Pérmico Medio de Sudáfrica y fueron particularmente abundantes en el Pérmico Medio y Superior. Su diversidad se presenta notablemente disminuida después del límite Permo-Triásico, pero se recupera hacia el Triásico Medio donde alcanzan una distribución cosmopolita. Hasta hace poco los últimos representantes de este grupo eran conocidos en el Triásico Superior, pero un hallazgo reciente extiende su registro hasta el Cretácico Inferior de Australia (Thulborn y Turner, 2003). Dicinodontes constituyen sin lugar a dudas los terápsidos más diversos, representados por más de cien taxones. Son herbívoros de tamaño variables, pero conformados por formas medianas a grandes en América del Sur. Los únicos dientes presentes en la mayoría de las formas sudamericanas son dos caninos superiores robustos, mientras que la mandíbula no presenta dientes, y se interpreta que la parte anterior de ésta y del premaxilar estaban cubiertos por una estructura córnea como en las tortugas (Figura 2 D).

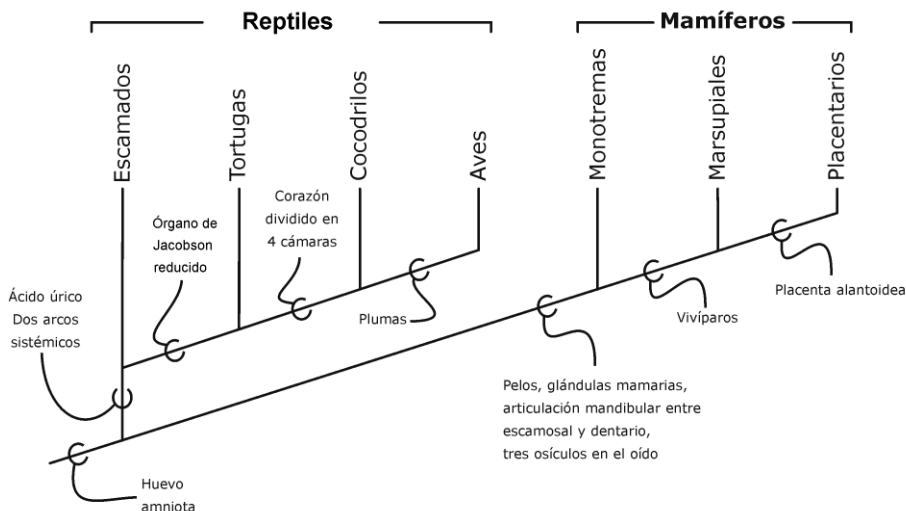
Los Gorgonopsios están representados por aproximadamente 25 géneros conocidos en Sudáfrica, Tanzania, Zambia, Malawi y Rusia. Son los predadores de mayor tamaño, con una tendencia a alcanzar tallas mayores particularmente hacia el final del Pérmico (con cráneos que llegan a los 45 cm de longitud). El grupo es morfológicamente homogéneo, bien representado en Sudáfrica y Rusia. Estos animales presentaban un hocico bastante largo y canino bien desarrollado, mientras que los postcaninos estaban reducidos tanto en tamaño como en número (Figura 2 E). Las aberturas temporales son más desarrolladas en comparación con la de los terápsidos antes mencionados (con excepción de los dicinodontes) pero aún no presentan una cresta sagital en el cráneo, de modo que existía un espacio que separaba las aberturas temporales de ambos lados del cráneo. El máximo tamaño de miembros de este grupo está representado en los Rubidgeinae un linaje exclusivo de África (Kammerer, 2016a) y en los Inostranceviinae conocidos solo en Rusia, ambos grupos documentados hacia el final del Pérmico.

Los Terocéfalos son un grupo de aproximadamente 60 taxones con una marcada heterogeneidad, conocidos desde el Pérmico Medio hasta el Triásico Medio o Superior. Nuevamente están mejor representados en Sudáfrica, pero también son conocidos en Tanzania, China, Rusia y Antártida entre otros lugares. Análisis filogenéticos recientes sugieren que este grupo no es monofilético ya que uno de sus representantes *Theriognathus*, representa el taxón hermano de los cinodontes (Abdala, 2007; Botha et al., 2007). Estos análisis han sido sin embargo contestados por estudios de otros autores que consideran a los terocéfalos como monofiléticos (Huttenlocker et al., 2011, 2015; Huttenlocker y Sidor, 2016; Sigurdson et al., 2012). Entre los terocéfalos hay pequeños insectívoros y grandes carnívoros (Figura 2 F), muchos de estos últimos son las formas más antiguas conocidas del Pérmico Medio (Abdala et al., 2008). También hay formas herbívoras con dientes incisivos de gran tamaño y los postcaninos expandidos bucolingualmente (Abdala et al., 2014). Algunos representantes de este grupo carecen por completo de dientes postcaninos (Huttenlocker y Abdala, 2015), una condición poco común en terápsidos, sólo conocida en dicinodontes. Uno de los caracteres más típicos de los terocéfalos es la abertura suborbital que se desarrolla en los procesos pterigoideos (aunque no están presente en todos los miembros del grupo). Los terocéfalos también presentan la cresta sagital bien desarrollada y el proceso coronoides de la mandíbula incipiente.

Los cinodontes son un grupo particularmente importante entre los terápsidos, que incluye a los mamíferos. El término cinodonte anteriormente refería a las formas fósiles más emparenta-

das con los mamíferos (Mamaliaformes), pero en un contexto cladístico se demostró que el grupo era parafilético y que los mamíferos son también integrantes de éste, por lo cual las formas fósiles transicionales son referidas como cinodontes no mamalianos (por ejemplo, Hopson, 1991; Hopson y Kitching, 2001), o cinodontes no mamaliaformes (Rowe, 1988; Wible, 1991). Los representantes más antiguos de este grupo provienen de la base del Pérmico Superior de Sudáfrica (Botha et al., 2007; Kammerer 2016b) y al final del Pérmico el grupo se encuentra ampliamente distribuido en el mundo (Kemp, 2005). Los cinodontes no mamaliaformes están representados en el Triásico por más de cien taxones, con al menos 30 de ellos representados en América del Sur (Abdala y Ribeiro, 2010; Abdala y Gaetano, en prensa). Hay dos grandes grupos de cinodontes conocidos en Sudamérica durante el Triásico, los probainognathios representados mayormente por pequeños carnívoros tales como *Probainognathus* conocido en el Triásico Superior de Argentina (Figura 2 G) y los cinognathios. Gran parte de las especies sudamericanas de este último grupo son integrantes de los traversodóntidos, formas herbívoras/omnívoras con dientes postcaninos ensanchados transversalmente (Figura 2 H) y presentando oclusión dentaria (Abdala y Ribeiro, 2003). Este grupo fue particularmente abundante en faunas del Triásico Medio y Superior de Argentina.

Hasta mediados de la década del 60 se postulaba un origen polifilético de mamíferos, a partir de dos y hasta tres grupos diferentes. Al ir aumentando el conocimiento de las formas fósiles transicionales, se postuló el origen monofilético del grupo, idea que, con muy pocas excepciones, es la más aceptada en la actualidad. Sin embargo, no hay un acuerdo absoluto entre los autores acerca de qué particular cinodonte no mamaliaforme es el grupo hermano de los Mammaliaformes (Kemp, 2005). Así, los grupos hermanos postulados comprenden los tritilodóntidos (Rowe, 1988; Wible, 1991; Ruta et al., 2013), formas herbívoras especialmente diversas en el Jurásico con postcaninos que muestran series alineadas de cúspides, y los tritheledóntidos (Luo, 1993), animales pequeños, insectívoros, que vivieron a fines del Triásico y principios del Jurásico. Un análisis filogenético encontró una relación de grupos hermanos entre tritilodóntidos y tritheledóntidos, clado que a su vez representaba el grupo hermano de mamaliaformes (Abdala, 2007). En adición, nuevas formas del Triásico Superior de Brasil, conocidos como brasilodóntidos, fueron también postulados como grupo hermano de los mamaliaformes (Bonaparte et al., 2005; Liu y Olsen, 2010; Martinelli et al., 2016, 2017).



**Figura 303:** Cladograma que muestra las relaciones de los tetrápodos amniotas vivos.

Es fácil realizar una diagnosis rápida de los mamíferos (mamas, pelos) cuando los comparamos con las formas vivientes de los restantes grupos de vertebrados (ver Figura 303). Es algo

más complicado la determinación de “a qué se llama mamífero” y cuáles son los caracteres de utilidad para diagnosticar a este grupo cuando también tenemos en cuenta formas fósiles. Hay autores que definen mamíferos considerando la aparición de rasgos interpretados como de gran significación biológica tal como la articulación mandibular craneostílica entre el hueso dentario de la mandíbula y el escamosal del cráneo. Esto se encuadra dentro de la definición tradicional y paleontológica de mamíferos. A fines de la década del 80 y dentro de un contexto cladístico, algunos autores han considerado definir mamíferos no a partir de caracteres, sino de la ancestría. De ese modo, los mamíferos están conformados por el ancestro común más reciente de las formas vivientes (monotremas y therios) y todos sus descendientes (Rowe, 1988). En este contexto, lo que se conocía como mamíferos basales a partir de la definición paleontológica, pasaron a ser llamados “mamaliaformes”. A modo de ejemplo, se presenta el cladograma de la Figura 304 que es una propuesta filogenética presentada por Wible (1991) a partir de un análisis cladístico realizado con caracteres craneodentarios. Es interesante destacar en este análisis, que caracteres diagnósticos de los mamíferos como el pelo y las mamas no pueden emplearse por su imposibilidad de revisión en los grupos fósiles (es decir, estamos seguros que los actuales los presentan, pero, ¿en qué momento de la historia evolutiva del grupo han aparecido?). La diagnosis en estos casos se basaría únicamente en los caracteres fosilizables.

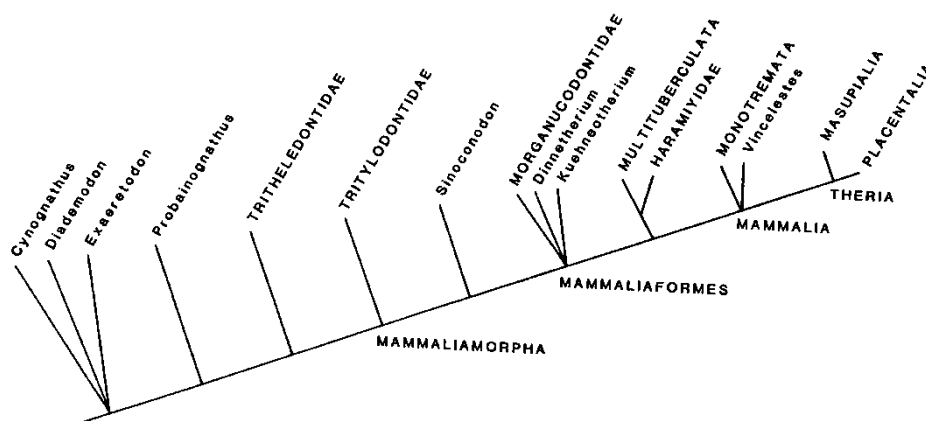


Figura 304: Cladograma que muestra el origen de los mamíferos, considerando grupos fósiles cercanos (Basado en Wible, 1991).

Un estudio detallado de la anatomía de los cinodontes en un contexto evolutivo, permite reconocer la adquisición de caracteres típicos de mamíferos en estas formas fósiles transicionales:

- **Adquisición de un doble cóndilo occipital.** Todos los sinápsidos basales a cinodontes presentan un solo cóndilo, mientras que en los cinodontes se presentan siempre dos cóndilos occipitales.
- **Desarrollo del dentario y reducción de los huesos postdentarios en la mandíbula.** A lo largo de la sucesión evolutiva (y temporal) de terápsidos se va observando el notable aumento de tamaño del dentario en relación con los restantes elementos mandibulares (angular, surangular, articular, coronoides). Incluso en los considerados tradicionalmente como mamíferos basales (mamaliaformes; por ejemplo, *Morganucodon*), hay todavía restos de elementos postdentarios (Luo, 2011; Lautenschlager et al., 2017).
- **División de la raíz dentaria en los tritilodontes (cinodontes avanzados próximos a mamíferos).** Esta discutido actualmente su homología con la división de la raíz en mamíferos, particularmente porque los postcaninos inferiores de los tritilodóntidos pueden presentar hasta “cinco raíces”. Sin embargo, en los superiores siempre se reconocen dos raíces.
- **Desarrollo de una articulación mandibular doble, cuadrado-articular y surangular-escamosal.** Este rasgo está ampliamente distribuido entre los cinodontes avanzados cono-

cidos como Eucinodontes y se lo interpreta como necesario para estabilizar la débil unión que existe entre el cuadrado y articular como consecuencia de la marcada reducción de tamaño de dichos huesos (Bramble, 1978; Luo, 2011).

- **Fuerte diferenciación de dientes:** Incisiviformes, caniniformes y molariformes. En el caso de cinodontes culmina una tendencia a la diferenciación de elementos iniciada en los pelicosaurios e intensificada notablemente en los terápsidos basales. En algunas formas como los cinodontes gonfodontes, aparece un fenómeno de gran importancia en los mamíferos: la oclusión entre los postcaninos. El desarrollo de la oclusión en gonfodontes sin embargo, evolucionó en forma independiente de la de mamíferos y como consecuencia directa del ensanchamiento buco-lingual de los postcaninos (Abdala y Ribeiro 2003).
- **Incorporación de los huesos del oído medio.** Carácter indisolublemente ligado a la disminución de tamaño de los elementos postdentarios y del cuadrado. El estribo en cinodontes es bicurado, con dos ramas (cruras) que delimitan el foramen estapedial (Gaetano y Abdala, 2015), muy robusto en comparación con el de mamíferos y conectado al cuadrado y al articular. A partir de estudios embriológicos, es clara la derivación de los restantes huesos del oído medio (yunque y martillo) y del hueso timpánico de mamíferos a partir de elementos mandibulares y del cuadrado, que reducen notablemente su tamaño en cinodontes y mamaliaformes (Luo, 2011).
- **Desarrollo de la musculatura aductora mamaliana en la región temporal** (maseteros, pterigoides y temporales). Otro gran cambio que puede inferirse por la arquitectura craneana de los cinodontes, con abertura temporal notablemente expandida. También hay un desarrollo conspicuo de los procesos angular y coronoides de la mandíbula, este último disponiéndose en el medio de la abertura temporal, entre la barra zigomática y el cráneo. Esto implica la diferenciación de músculos oclusores y también, según algunos autores, un inicio de diferenciación de los maseteros superficiales de los profundos (Jasinowski et al., 2015; Lautenschlager et al., 2017).
- **Presencia de un paladar óseo secundario.** En formas basales de cinodontes, conocidos como procinosúquidos, el paladar presenta proyecciones de los huesos que lo conforman (premaxila, maxilar y palatino) que no llegan a unirse medialmente. En cinodontes más avanzados, estos huesos entran en contacto entre sí de modo que se desarrolla un paladar óseo secundario. La funcionalidad de esta estructura puede manifestarse como una plataforma sólida para que la lengua pueda manipular el alimento; o para una separación entre la cavidad nasal y alimentaria lo que implica que el animal puede respirar mientras mastica el alimento (Bennett y Ruben, 1986). Algunos autores relacionan esta última función con una condición endotérmica en los sinápsidos más primitivos; sin embargo, hay que tener en cuenta que las aves, endotermas, carecen de paladar óseo, mientras que los cocodrilos y lagartos *Gymnophthalmidae* que lo tienen son ectotermos. Otra función propuesta más recientemente para esta estructura es la de diseminar las presiones que reciben los huesos portadores de dientes durante la masticación (Thomason y Russell, 1986); esta interpretación se apoya también en el hecho de que los cocodrilos muerden muy fuerte y tienen paladar óseo secundario (e incluso dentición tecodonte) como los mamíferos.
- **Regionalización de la columna vertebral y las costillas.** En cinodontes primitivos, cambios a nivel de la costilla 20 y posteriores (se van acortando y haciéndose más horizontales) son interpretados como indicación de la posición del diafragma cuyos bordes podrían ser soportados por la costilla 20. En formas más avanzadas, la reducción de las costillas lumbares es aún más notable y el límite posterior de la región torácica está marcado por la culminación de la caja costal con una apariencia muy mamaliana.

# Mammalia

(Prototheria + Theria)

## DIAGNOSIS

- Con numerosas glándulas sebáceas en el tegumento, algunas modificadas en glándulas mamarias. Con glándulas sudoríparas.
- Cuerpo cubierto de pelos (presente en casi todas las etapas de la vida; todas las especies lo tienen, aunque sea en estado embrionario).
- Cavidades torácica y abdominal divididas por un diafragma.
- Corazón con cuatro cámaras, sin mezcla de sangre (paralelismo con Archosauria).
- Homeotermia (paralelismo con Aves).
- Mandíbula inferior compuesta por un solo hueso, denominado dentario, que se articula directamente con el escamosal (articulación mandibular craneostilica). Los otros huesos de la mandíbula inferior y del cráneo sinápsido, como el articular y el cuadrado, se transforman en huesecillos del oído medio (martillo y yunque). La columela se transforma en los mamíferos, en el tercer hueso del oído medio (estribo).
- Cóndilo occipital doble (convergencia con Amphibia).
- Ausencia de arco aórtico derecho.
- Glóbulos rojos bicóncavos, sin núcleo (con variaciones de forma, principalmente en Artiodactyla).
- Siete vértebras cervicales (excepto algunos Xenarthra y Sirenia).
- Con huesos epipúbicos (perdidos en Eutheria).

Otras características: Con glándulas en la piel (apócrinas y merócrinas). Caja craneana bien desarrollada. Dientes alveolares (tecodontes), heterodontes, deciduos y permanentes. Vocalización bien desarrollada, por medio de cuerdas vocales. Oído externo con pabellón auricular (oreja, con excepción de ballenas, delfines y otros mamíferos acuáticos ya que los perdieron en función de la hidrodinamia) y conducto auditivo exterior, el pabellón auricular está revestido por cartílago elástico recubierto por piel blanda y el conducto auditivo externo está compuesto por cartílago elástico, tejido óseo y piel blanda. Ovíparos (Prototheria) o vivíparos (Theria). Con cuidado parental de la cría.

Muchas de las características de los mamíferos actuales han aparecido en grupos fósiles de la línea de los Synapsida, particularmente en Cynodontia. Por ejemplo, hay evidencia de un origen temprano del diafragma (y posiblemente del alto metabolismo y por lo tanto de la homeotermia), de los pelos (por los indicios de implantación de vibrisas en el maxilar de cinodontes), de la heterodoncia y dientes tecodontes, del paladar secundario, de la mandíbula formada por un

solo hueso, de la presencia de otros huesos en el oído medio además de la columela, de los huesos epipúbicos, etc.

La extinción masiva del Cretácico–Paleogeno representa uno de los mayores eventos de cambio ecológico a nivel global, hace 66 millones de años, y fue la segunda mayor extinción masiva de la historia de la vida. Cerca del 75% de las especies terrestres se extinguieron, alterando dramáticamente los ecosistemas terrestres y marinos. Este evento dió comienzo a la edad de los mamíferos: antes del evento los sinapsidos eran pequeños y ecológicamente poco diversos (principalmente insectívoros y terrestres o arborícolas); con posterioridad explota la diversidad del grupo, apareciendo grandes herbívoros, especialistas carnívoros, y formas extremas como los mamíferos planeadores, voladores y totalmente acuáticos (Halliday et al., 2017).

Se define a Mammalia como el *crown group* formado por Prototheria y Theria, y todos sus descendientes (Rowe, 1988) (Figura 306). El grupo que lo incluye es Mammaliomorpha (Cynodontia), que incluyen a una serie de fósiles como Tritheledontidae, Tritylodontidae, más los actuales Mammalia (Figura 304).

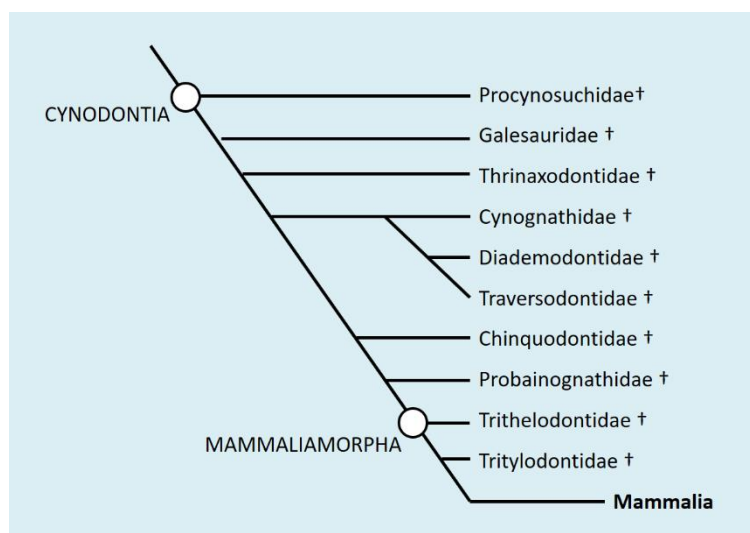


Figura 305: Filogenia de Cynodontia (basada en Benton, 2015).

Hay unas 5644 especies de mamíferos actuales. Es un número relativamente escaso en comparación a las aproximadamente 33600 especies de peces, 7696 de anfibios, 10450 de reptiles y 11121 de aves (IUCN, 2017) (Figura 34).

Se reconocen tres grandes grupos actuales: Monotremata, Marsupialia y Placentalia. Los nombres de los grupos se refieren a características que no son distintivas de los mismos. Monotremata se refiere a la presencia de un solo orificio (cloaca) para la desembocadura del sistema urogenital y el digestivo, que es una característica ya presente en Amphibia y Reptilia; el nombre Marsupialia se refiere a la presencia de marsupio, característica que no es propia de todo el grupo, sino que aparece como novedad en algunos de sus miembros; el nombre Placentalia se refiere a la íntima conexión entre el embrión y el útero, lo que también ocurre en los marsupiales (en Theria).

El taxón Monotremata está incluido en Prototheria, Marsupialia en Methatheria y Placentalia en Eutheria (Figura 306). Hay evidencias morfológicas y moleculares que apoyan la hipótesis que Prototheria forma un clado con los marsupiales (hipótesis Marsupionta) (Allard et al., 1999; Janke et al., 1996; 1997; 2002), mientras evidencias moleculares sugieren que Prototheria es el grupo hermano de Theria (que contiene a Metatheria y Eutheria), esta última teoría es la mas aceptada en la actualidad (Heckner, 1990; Janke et al., 1996; 1997; Killian et al., 2001; Nowak,

1991; Vaughan et al., 2000; Phillips y Penny, 2003; Baker et al., 2004; Rheede et al., 2006; Kullberg et al., 2008; Madsen, 2009) (Figura 306).

La sistemática adoptada aquí sigue a Wilson y Reeder (2005), con algunas excepciones de propuestas filogenéticas vigentes para distintos grupos.

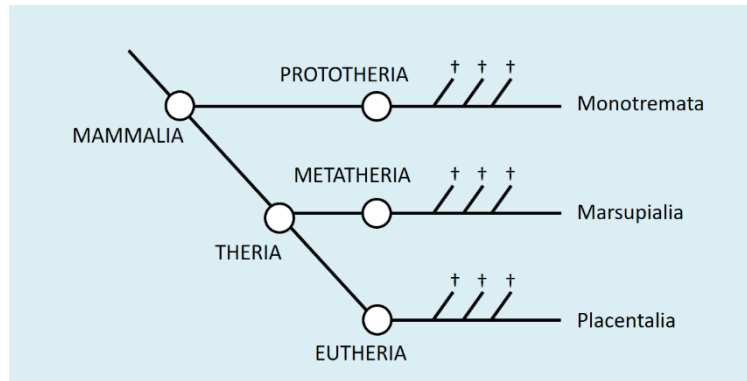


Figura 306: Filogenia de los grandes grupos de mamíferos.

### SISTEMÁTICA

(Basada en Wilson y Reeder, 2005; y diferentes trabajos actuales de especialistas)

- |                   |                    |
|-------------------|--------------------|
| MAMMALIA          | VOMBATIDAE         |
| PROTOTHERIA       | PHALANGERIFORMES   |
| MONOTREMATA       | PHALANGEROIDEA     |
| TACHYGLOSSIDAE    | PHALANGERIDAE      |
| ORNITHORHYNCHIDAE | BURRAMYIDAE        |
| THERIA            | PETAUROIDEA        |
| METATHERIA        | PSEUDOCHEIRIDAE    |
| MARSUPIALIA       | PETAURIDAE         |
| DIDELPHIMORPHIA   | TARSIPEDIDAE       |
| DIDELPHIDAE       | ACROBATIDAE        |
| MICROBIOTHERIA    | MACROPODIFORMES    |
| PAUCITUBERCULATA  | HYPSPRYMNODONTIDAE |
| CAENOLESTIDAE     | POTOROIDAE         |
| MICROBIOTHERIIDAE | MACROPODIDAE       |
| DASYUROMORPHIA    | EUTHERIA           |
| DASYURIDAE        | PLACENTALIA        |
| THYLACINIDAE      | XENARTHRA          |
| MYRMECOBIIDAE     | CINGULATA          |
| PERAMELEMORPHIA   | DASYPODIDAE        |
| CHAEROPODIDAE     | CHLAMYPHORIDAE     |
| PERAMELIDAE       | PILOSA             |
| THYLACOMYIDAE     | FOLIVORA           |
| NOTORYCTEROMORPHA | BRADYPODIDAE       |
| NOTORYCTIDAE      | MEGALONYCHIDAE     |
| DIPROTODONTIA     | VERMILINGUA        |
| VOMBATIFORMES     | MYRMECOPHAGIDAE    |
| PHASCOLARCTIDAE   | CYCLOPEDIDAE       |

AFROTHERIA	GLIRIDAE
AFROSORICIDA	SCIURIDAE
TENRECIDAE	CTENOHYSTRICA
CHRYSOCHLORIDAE	CTENODACTYLOMORPHI
HYRACOIDEA	CTENODACTYLIDAE
PROCAVIIDAE	DIATOMYIDAE
MACROSCELIDEA	HYSTRICOGNATHI
MACROSCELIDIDAE	HYSTRICIDAE
TUBULIDENTATA	PHIOMORPHA
ORYCTEROPODIDAE	BATHYERGIDAE
SIRENIA	PETROMURIDAE
DUGONGIDAE	THRYONOMYIDAE
TRICHECHIDAE	CAVIOMORPHA
PROBOSCIDEA	ERETHIZONTOIDEA
ELEPHANTIDAE	ERETHIZONTIDAE
EUARCHONTA-GLIRES	CAVIOIDEA
PRIMATES	CAVIIDAE
STREPSIRRHINI	CUNICULIDAE
LEMURIFORMES	DASYPROCTIDAE
LORISOIDEA	CHINCHILLOIDEA
LORISIDAE	CHINCHILLIDAE
GALAGIDAE	DINOMYIDAE
LEMUROIDEA	OCTODONTOIDEA
CHEIROGALEIDAE	ABROCOMIDAE
LEMUROIDAE	OCTODONTIDAE
LEPILEMURIDAE	CTENOMYIDAE
INDRIIDAE	ECHIMYIDAE
DAUBENTONIIDAE	CAPROMYIDAE
HAPLORRHINI	CASTORIMORPHA
TARSIIFORMES	CASTORIDAE
TARSIIDAE	GEOMORPHA
SIMIIFORMES	GEOMYOIDEA
PLATYRRHINI	GEOMYIDAE
ATELIDAE	HETEROMYIDAE
PITHECIIDAE	MYODONTA
CEBIDAE	DIPODOIDEA
CATARRHINI	DIPODIDAE
CERCOPITHECOIDEA	MUROIDEA
CERCOPITHECIDAE	CALOMYSCIDAE
HOMINOIDEA	CRICETIDAE
HYLOBATIDAE	SIGMODONTINAE
HOMINIDAE	TYLOMYINAE
PONGINAE	NEOTOMINAE
HOMININAE	MURIDAE
GORILLINI	MURINAE
HOMININI	NESOMYIDAE
RODENTIA	PLATACANTHOMYIDAE
SCIUROMORPHA	SPALACIDAE
APLODONTIIDAE	ANOMALUROMORPHA
	ANOMALURIDAE
	PEDETIDAE



LAGOMORPHA	EUPLERIDAE
LEPORIDAE	HERPESTIDAE
OCHOTONIDAE	CANIFORMIA
SCANDENTIA	CANIDAE
TUPAIIDAE	URSIDAE
PTILOCERCIDAE	MUSTELOIDEA
DERMOPTERA	AILURIDAE
CYNOCEPHALIDAE	MEPHITIDAE
	PROCYONIDAE
LAURASIATHERIA	MUSTELIDAE
EULIPOTYPHLA	PINNIPEDIA
ERINACEIDAE	PHOCIDAE
SOLENODONTIDAE	OTARIIDAE
TALPIDAE	ODOBENIDAE
SORICIDAE	PHOLIDOTA
CHIROPTERA	MANIDAE
YINPTEROCHIROPTERA	PERISSODACTYLA
PTEROPODOIDEA	TAPIROMORPHA
PTEROPODIDAE	TAPIRIDAE
RHINOLOPOIDEA	RHINOCEROTIDAE
RHINOPOMATIDAE	HIPPOMORPHA
CRASEONYCTERIDAE	EQUIDAE
MEGADERMATIDAE	CETARTIODACTYLA
RHINONYCTERIDAE	TYLOPODA
HIPPOSIDERIDAE	CAMELIDAE
RHINOLOPIDAE	SUINA
YANGOCHIROPTERA	SUIDAE
NOCTILIONOIDEA	TAYASSUIDAE
MYSTACINIDAE	RUMINANTIA
FURIPTERIDAE	TRAGULIDAE
NOCTILIONIDAE	ANTILOCAPRIDAE
THYROPTERIDAE	GIRAFFIDAE
MORMOOPIDAE	CERVIDAE
PHYLLOSTOMIDAE	MOSCHIDAE
EMBALLONUROIDEA	BOVIDAE
MYZOPODIDAE	WHIPPOMORPHA
NYCTERIDAE	HIPPOPOTAMIDAE
EMBALLONURIDAE	CETACEA
VESPERTILIONOIDEA	MYSTICETI
NATALIDAE	BALAENIDAE
MOLOSSIDAE	CETOTHERIIDAE
MINIOPTERIDAE	BALAENOPTERIDAE
CISTUGIDAE	ESCHRICHTIDAE
VESPERTILIONIDAE	ODONTOCETI
CARNIVORA	PONTOPORIIDAE
FELIFORMIA	ZIPHIIDAE
NANDINIIDAE	PHYSETERIDAE
PRIONODONTIDAE	KOGIIDAE
FELIDAE	DELPHINIDAE
VIVERRIDAE	PHOCOENIDAE
HYAENIDAE	PLATANISTIDAE

MONODONTIDAE  
LIPOTIDAE

INIIDAE

### PROTOThERIA

El clado contiene una serie de fósiles y un solo grupo actual (Monotremata); también se lo ha denominado Yinotheria (Vaughan et al., 2013). Los fósiles más basales son Shuotherida, Ausktribosphenida, y Henosferida. El clado Australosphenida (Luo et al., 2001), que excluye a Shuotherida, es más reconocido en la literatura (como en Benton, 2015; Samuels et al., 2017). Los caracteres que diagnostican este grupo están relacionados a los dientes, particularmente el alineamiento de sus cúspides; mientras que los actuales carecen de dientes.

Los Prototheria actuales, así como especies extintas conocidas del registro fósil, forman un clado monofilético (caracteres morfológicos, de desarrollo, reproductivos y genéticos sirven fuertemente de apoyo a esta hipótesis filogenética). Prototheria contiene un solo grupo (Monotremata), con dos clados (Ornithorhynchidae y Tachyglossidae) y tres géneros (*Tachyglossus*, *Zaglossus* y *Ornithorhynchus*) (Heckner, 1990; Nowak, 1991; Vaughan et al., 2000; Springer y Krajewski, 2009). El reloj molecular y la datación de fósiles apuntan a que la separación de los ornitorrincos de los equidnas, se produjo entre aproximadamente 19-48 millones de años (Phillips et al., 2009).



### MONOTREMATA

Los Monotremata habitan en Australia, Tasmania, Nueva Guinea, y otras islas próximas a las costas. Los monotremas son animales carismáticos y son de importancia para el ecoturismo australiano (Beer, 2003a).

La diagnosis del grupo incluye, capa de piel correosa que cubre el rostro; cráneo liso, con un rostro largo similar a un pico; músculo "detrahens mandibulae" (sirve como depresor y retractor de la mandíbula); ausencia de hueso yugal; con almohadillas usadas como muelas para aplastar y moler la comida (hay dientes rudimentarios presentes en los juveniles de Ornitorrinco); espolón en las patas traseras, que en los machos, libera veneno producido por las glándulas crurales (situadas en la pierna); lacrimal ausente.

Presentan otras características como: suturas craneales fusionadas, especialmente en los Tachyglossidae; arcos zigomáticos completos. Sin pabellones auditivos, ni bullas timpánicas; con interclavícula; con cloaca en los dos sexos (orificio donde confluyen los tractos digestivo, urinario y reproductor). El nombre Monotremata, hace referencia a esta característica y significa "un solo orificio" (Figura 307); ovíparos con huevos muy pequeños y casi esféricos, telolecíticos (la cáscara de huevo es elástica, no quebradiza, y rodea al embrión mientras se desarrolla en el útero); testículos intraabdominales, pene rudimentario bifurcado (fijado a la pared de la cloaca) que conduce exclusivamente el esperma (al igual que en los reptiles), mientras que los uréteres desembocan en la cloaca. El de la hembra está constituido por un doble útero muy reducido, formado como prolongación de los oviductos y que desemboca directamente en la cloaca; carecen de vagina. La fecundación es interna; los huevos después de aproximadamente 10 días de incubación eclosionan, y surgen crías diminutas de piel desnuda, rosácea y casi transparente que es amamantada durante un periodo de tiempo que puede llegar a los siete meses. Las crías se alimentan de una leche espesa, que sale de glándulas mamarias sin pezones ubicadas en el abdomen. Las crías rompen el huevo usando un diente especial para agujerear y rasgar la cáscara coriácea (este diente es el único que llega a desarrollarse en toda su vida).

Detectan campos eléctricos muy débiles generados por otros animales, como larvas de insectos; en el hocico contiene aproximadamente 850000 receptores diminutos que transmiten la

información directamente al cerebro (Beer, 2003a). Todas las especies se alimentan de invertebrados.

Una característica plesiomórfica compartida entre monotremas y marsupiales, es la falta del cuerpo caloso y también la presencia de hueso epipúbico, asociado con la pelvis (Walker, 1975). Retienen varias otras características primitivas: la estructura de la cintura pectoral y algunos rasgos del cráneo (caja craneana bastante grande, redondeada y un hocico largo); yugales reducidos o ausentes; dentario delgado; la mayor parte de la pared de la caja craneana formada por la porción petrosa del temporal en lugar del aliesfenoides (al contrario de todos los otros mamíferos modernos). Hay costillas cervicales y torácicas, mientras que en todos los otros mamíferos modernos se restringen a la región torácica (Heckner, 1990; Nowak, 1991; Vaughan et al., 2000; Wund et al., 2006). Son ovíparos. La temperatura del cuerpo es variable entre 25 y 36 °C.

La mayoría de los fósiles de este grupo son de Australia. En la Patagonia argentina se encontraron dientes de ornitorrinco de 61 millones de años del Paleoceno, *Monotrematum sudamericanum* (Pascual, 1992a y b; Pascual et al., 2002); este hallazgo sugiere que los antepasados de los monotremas modernos pueden haber tenido una distribución gondwánica (Pascual, 1992a y b). Pascual et al. (2002) describieron otros molares de *M. sudamericanum*. El monotrema más antiguo conocido, *Teinolophos trusleri*, data del Cretáceo Temprano (123 millones de años).

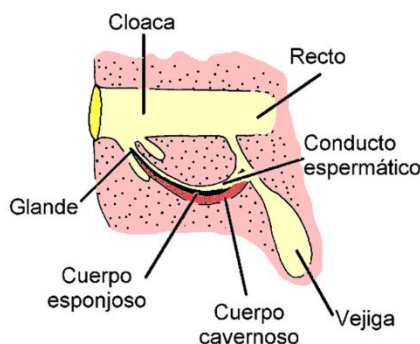


Figura 307: Cloaca de un monotrema macho (Redibujado de Weichert, 1965).

**TACHYGLOSSIDAE.**— Con dos géneros, *Tachyglossus* (equidna) y *Zaglossus* (zagloso). Los representantes de este clado tienen hocico largo y tubular, sin dientes (por lo que el alimento es triturado con unas espinas córneas situadas en el paladar al final de la boca) y una lengua larga y pegajosa. Tienen pelaje grueso del que sobresalen largas púas que utilizan como método de defensa. La cola es vestigial. Los machos adultos tienen espolones pequeños en las patas traseras, bien desarrollados pero no funcionales (no sintetiza ninguna sustancia tóxica, por lo que se desconoce la función real de los mismos). Son terrestres, se alimentan de termitas, hormigas y otros invertebrados como lombrices. Para localizar los alimentos, además del agudo sentido del olfato tienen electrorreceptores táctiles en el rostro con los que les resulta fácil hallar las colonias de hormigas y termitas. Se enrollan como defensa. Los huevos se incuban en un pliegue temporal de piel o marsupio que se desarrolla estacionalmente en la hembra, mientras dura la incubación y la lactancia. Coloca un solo huevo, cava una madriguera y deposita su cría, retornando cada cinco días para amamantarlo hasta el destete, que es aproximadamente a los siete meses. Los equidnas machos tienen un pene tetracapitado, pero sólo dos de las cabezas se usan durante el apareamiento. Las otras dos cabezas "se cierran" y no crecen en tamaño; las usadas se intercambian cada vez que el mamífero copula (Shultz, 2007). En algunas áreas de Nueva Guinea los equidnas son cazados para alimentación (Rismiller, 2003).

**ORNITHORHYNCHIDAE.**— Con una única especie viviente: *Ornithorhynchus anatinus* (ornitorrinco). Habita en lagos, arroyos y ríos, son hábiles nadadores y buceadores; cuerpo recubierto de pelo espeso, pico córneo y membrana interdigital en ambos miembros. Las crías

tienen molares tricúspides que pierden antes o justo después de dejar la madriguera donde han nacido; los adultos, en cambio, tienen en su lugar fuertes placas queratinosas. El veneno se produce en las glándulas crurales del macho, son alveolares en forma de riñón conectadas al espolón calcáneo de ambas patas posteriores a través de un conducto con paredes delgadas. Las hembras, al igual que en los equidnas, nacen con púas rudimentarias que no se desarrollan y caen antes de que lleguen a alcanzar un año de edad y carecen de glándulas crurales funcionales. El veneno secretado es muy potente, compuesto principalmente por proteínas similares a defensinas, que son producidas por su sistema inmunitario; puede llegar a matar a animales pequeños, a un perro también y causar dolor agónico en seres humanos (Beer, 2003). Otras funciones son la demarcación del territorio y repulsión de los rivales. Se mantiene la mayor parte del tiempo nadando en los ríos y lagos de agua dulce. De lo contrario se esconde en túneles que escarba en donde construye su nido, y allí deposita sus huevos. La hembra pone entre uno y tres (generalmente dos) huevos pequeños y coriáceos. Tras la eclosión, las crías son amamantadas durante tres o cuatro meses.

Es carnívoro; se alimenta de anélidos, larvas de insectos, camarones de agua dulce y cangrejos de río que extrae del fondo fluvial escarbando con el hocico. Era cazado entre los siglos XIX y XX por su piel suave con la que se hacían zapatillas, mantas y alfombras; actualmente está protegido en todo su ámbito de distribución.

## Theria

Theria significa “bestias” y comprenden dos grandes grupos: Metatheria y Eutheria.

Diagnosis: vivíparos, con placenta; huevos oligolecíticos; glándulas mamarias con pezones o ubres; sin cloaca (aunque reducida en Metatheria); testículos generalmente alojados en el escroto; pene con uretra; con pabellones auditivos, arquitectura particular de la caja craneana; distribución de los nervios craneales; arquitectura coclear del oído interno espiralada (el ducto coclear de Monotremata no llega a tener una vuelta completa); esmalte de los dientes; dientes molares y anatomía del pie; conexión sencilla entre el esternón y el omóplato (división del omóplato en dos lamelas óseas: la fosa infraspinata y la supraspinata), esta última se interpreta como una nueva formación de Theria; solo clavícula (sin interclavícula); huesos coracoides ausentes o fusionados con las escápulas para formar procesos coracoides; tobillo crurotarsal en el cual hay una articulación principal entre la tibia y el astrágalo; calcáneo sin contacto con la tibia, sino que forma un talón (Figura 308) (Lewis 1983; Marshall 1979; Ax 2003).

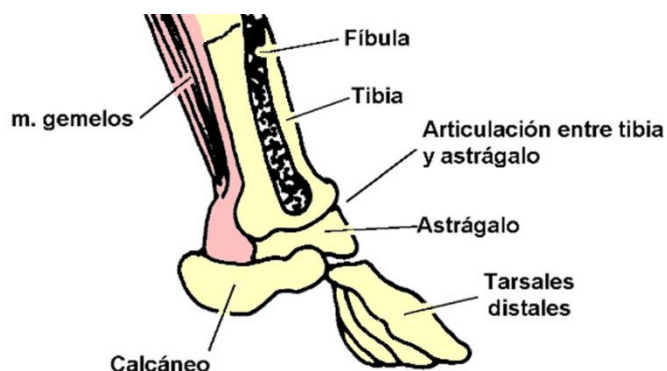


Figura 308: Tobillo crurotarsal.

Algunos trabajos de sistemática molecular sugieren que los Metatheria estarían más relacionados con los Prototheria, por lo que la subclase Theria queda como parafilética (ver Allard et al., 1999). Sin embargo, la hipótesis más aceptada en la actualidad es que Prototheria es el grupo

hermano de Theria (Heckner, 1990; Nowak, 1991; Janke et al., 1996, 1997; Vaughan et al., 2000; Killian et al., 2001; Baker et al., 2004; Rheede et al., 2006; Kullberg et al., 2008).

## METATHERIA

Metatheria significa “bestias diferentes”. Divergieron del linaje que conduce a los mamíferos euterios en el Cretácico medio. Aunque actualmente el grupo está restringido a Australia y América, hay fósiles que demuestran su presencia en Asia en el Cretácico tardío (*Asiatherium*; Trofimov y Szalay, 1994). Los más antiguos fósiles de metaterios han sido hallados en la actual China. Probablemente, Asia fue el centro para la diversificación de los Metatheria primitivos y Eutheria durante el Cretácico temprano (Luo et al., 2003). También hay fósiles en Antártida (Eoceno), África (Eoceno-Oligoceno) y Europa (Eoceno-Mioceno inferior).

Se cree que la diversificación temprana de los metaterios ocurrió en América del Norte. El más antiguo fósil de un marsupial americano corresponde a *Peradectes minor*, del Paleoceno de Montana (EE.UU.), datado en cerca de 65 millones de años (O'Leary et al., 2013). En el Mioceno medio el linaje se extinguió en América del Norte, hasta reaparecer aproximadamente en el Plioceno, cuando se establece el istmo de Panamá.

Metatheria incluye a fósiles que no son Marsupialia (e.g. *Deltatheridium*, *Pucadelphys*, *Mayulestes*, etc.) y a Marsupialia (que es el único grupo que tiene representantes actuales).

## MARSUPIALIA

El nombre marsupial viene del término marsupio (bolsa de piel que las hembras tienen en su vientre, utilizada para llevar a sus crías y donde se encuentran las glándulas mamarias). Pero el marsupio no es una característica basal, sino que aparece independientemente varias veces en distintos grupos; inclusive, algunas especies desarrollan el marsupio solamente en el periodo reproductivo, mientras que en otras está totalmente ausente.

El registro fósil de Marsupialia sugiere que estos aparecieron hace aproximadamente 75-100 millones de años en América del Norte, desde donde colonizaron el resto de los continentes hace unos 60 millones de años. Marsupialia está distribuido actualmente en la región Australásica (alrededor de 200 especies) y América (alrededor de 71 especies) (Figura 309). Las radiaciones tuvieron lugar en ambos continentes durante el Cenozoico, en un momento en que había pocos competidores placentarios.

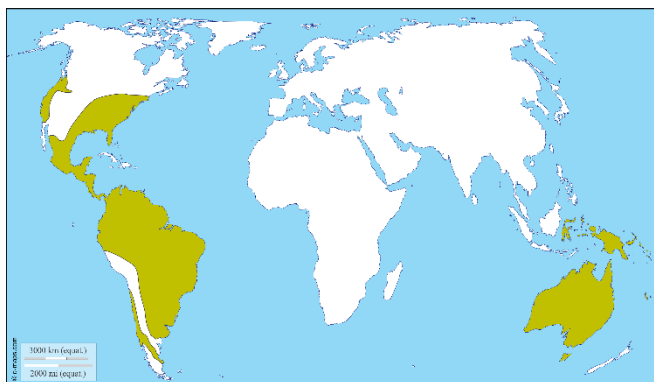
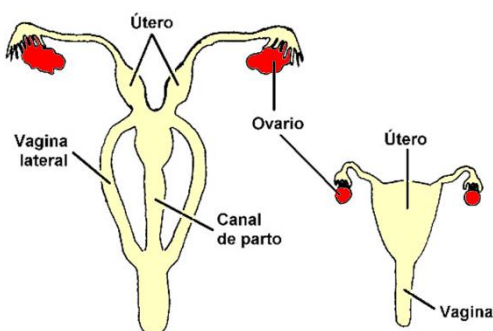


Figura 309: Distribución de Marsupialia.

Las hembras tienen dos úteros, dos vaginas laterales (que tienen la función de llevar los espermatozoides hacia los úteros) y una vagina media (también conocida como canal pseudovaginal, que se encuentra cerrado hasta el momento del parto, cuando se abre para la salida de la cría) (Figura 310). Puede existir fusión en una vagina única. Hay una cloaca reducida, ya que la

uretra desemboca en un seno urogenital. Los machos tienen el pene bifurcado en su extremo distal (para diseminar los espermatozoides en las dos vaginas de la hembra); el escroto es anterior al pene.



**Figura 310: Sistema reproductor femenino de un Marsupialia (izquierda) y de un Placentalia (derecha).**

La difiodoncia se limita solamente al tercer premolar, en las especies actuales, y son monofodontes los incisivos, caninos y premolares anteriores. La caja craneana es pequeña y aplanada posterodorsalmente. Región facial alargada, con nasales muy ensanchados a la altura de los frontales. Paladar fenestrado (Figura 314). Bulla timpánica formada principalmente por el alies-fenoides. Yugal alargado hacia atrás, de modo tal que forma parte de la fosa glenoidea para la articulación mandibular. Foramen lagrimal abre externamente a la órbita. Mandíbula inferior con proceso angular curvado hacia el lado interno.

Tienen huesos epipúbicos que refuerzan la pared abdominal y posiblemente ayudan a la locomoción. Sin embargo, estos no son exclusivos de los marsupiales ya que se han encontrado en fósiles de multituberculados, monotremas e incluso en euterios, por lo que sería probablemente una característica ancestral.

Los marsupiales presentan un período de gestación intrauterina muy corto (entre 13 y 35 días de duración). Los embriones desarrollan placentas coriovitelina (formada por el saco vitelino del embrión; en comadreas y el bandicut) o puede haber también placentas corioalantoidea (estructuralmente similar a la de los euterios; también en bandicuts; Kardong, 1998). El desarrollo se completa en forma extrauterina, generalmente en el interior del marsupio, que puede estar reducido o ausente. La cría en estado inmaduro, se aferra a la madre y se traslada a la bolsa (cuando existe), donde se fija al pezón y se alimenta de leche de las glándulas mamarias hasta el final de su desarrollo, que puede ser de semanas hasta meses.

Los grandes clados de Marsupialia son tres grupos americanos (Didelphimorphia, Paucituberculata, y Microbiotheria), y cuatro australásicos (Notoryctemorphia, Dasyuromorphia, Peramelemorphia y Diprotodontia) (Figura 7). Hay diferentes hipótesis de la filogenia del grupo (Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003; Nilsson et al., 2003; Asher et al., 2004; Cardillo et al., 2004; Munemasa et al., 2006; Phillips et al., 2006; etc.). Algunas propuestas dividen a los marsupiales en americanos (Ameridelphia) y australásicos (Australidelphia); sin embargo, hay consenso en que los grupos americanos (Ameridelphia) son basales y parafiléticos si no incluyen a Australidelphia (que aparentemente sí es monofilético) (Figura 311).

El único representante actual de Microbiotheria, *Dromiciops gliroides*, del sur de Chile y Argentina, está relacionado claramente con Australidelphia. Sin embargo, algunos proponen que es basal a la radiación (Meredith et al., 2008; Gallus et al., 2015; Figura 311), mientras que otros lo consideran bien inserto entre otros grupos australásicos (Nilsson et al., 2003; Asher et al., 2004; Beck et al., 2008), implicando que hubo una dispersión de este grupo desde Australasia hacia América del Sur (Beck et al., 2008).

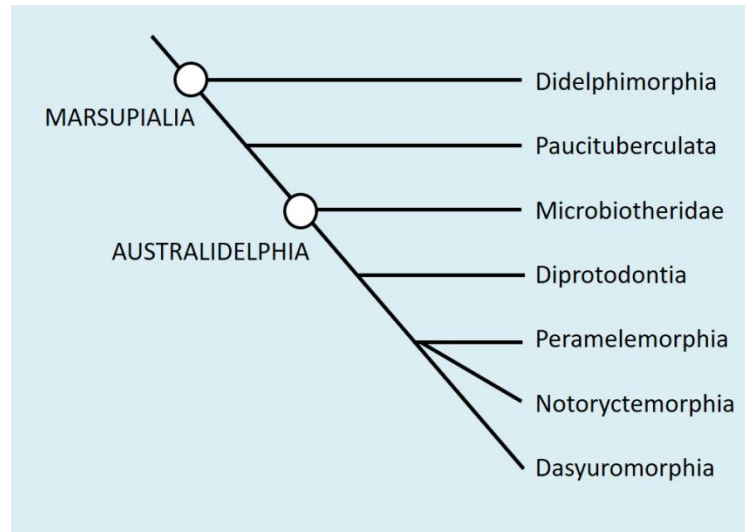


Figura 311: Filogenia de Marsupialia (basado en Gallus et al., 2015)

### MARSUPIALES AMERICANOS

Incluye la mayoría de los marsupiales actuales de América del Sur, aproximadamente 98 especies en dos órdenes, Didelphimorphia (92 especies) y Paucituberculata (6 especies). La mayoría de las especies se encuentran en América Central y del Sur, y una se encuentra desde Canadá hasta Costa Rica (*Didelphis virginianus*). Los primeros marsupiales se asemejaban a zarigüeyas del clado Didelphidae. Aunque, según la propuesta mostrada en la Figura 311, los marsupiales sudamericanos no conforman un grupo monofilético, su actual distribución restringida a América del Norte, Central y del Sur, es la contraparte del grupo monofilético constituido por los grupos australásicos.



### DIDELPHIMORPHIA

Durante prácticamente todo el Cenozoico los Marsupiales sudamericanos estuvieron aislados, donde experimentaron una radiación adaptativa impresionante, ocupando nichos que en otras regiones eran ocupados por placentarios. Con la formación del Istmo de Panamá (hace unos tres millones de años al principio del Pleistoceno), Didelphidae reingresó en América del Norte. Esta conexión también permitió la entrada de otros mamíferos placentarios hacia América del Sur por primera vez en 20 millones de años. La mayor parte de las formas más especializadas de Marsupiales sudamericanos (e.g. Borhyaenidae, Thylacosmilidae, Argyrolagidae) se extinguió en este período. Sus causas son aún motivo de discusión, ya que en un primer momento se la explicó por la competencia con mamíferos placentarios de similares características ecológicas, pero actualmente las modificaciones ambientales de la época (principalmente causadas por la formación del Istmo panameño y la separación de la península antártica del continente), pueden haber tenido un papel preponderante.



Figura 312: Distribución de Didelphimorphia.

**DIDELPHIDAE.**— Son animales pequeños y medianos, generalmente arborícolas o semiarborícolas. Son omnívoros oportunistas con una dieta muy variada (aunque hay muchas excepciones), lo que les permite aprovechar muchas fuentes de alimentación proporcionada por los seres humanos, como los residuos (basura). Se distinguen por su largo hocico, una caja craneana estrecha con una prominente cresta sagital y dientes poco especializados. La fórmula dentaria es:  $i5/4; c1/1; pm\ 3/3; m4/4$ . Generalmente tienen numerosas crías. Las comadreas tienen un período de vida de sólo 2 a 4 años. Cuando son amenazadas imitan la apariencia y el olor de un animal muerto o enfermo (“se hacen los muertos”); luego recuperan la conciencia y escapan (comportamiento agonístico). Agrupa a la mayor parte de los marsupiales americanos.

El grupo incluye 19 géneros recientes y aproximadamente 87 especies reconocidas, de las cuales todas (excepto cuatro especies) se encuentran en América del Sur (Wilson y Reeder, 2005; Gardner, 2008). Comprende dos subgrupos, **Caluromyinae** y **Didelphinae** (Figura 313). Se distribuyen en América del Norte, Central y la mayor parte de América del Sur (Figura 312).

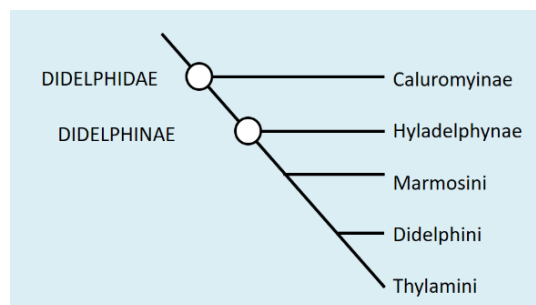


Figura 313: Filogenia de Didelphidae (basada en Voss y Jansa, 2009; y Flores, 2009).

**Caluromyinae:** Incluye a las comadreas lanudas de distribución Neotropical. Los machos tienen dos glándulas bulbouretrales, a diferencia de los de Didelphinae que tienen tres (las glándulas bulbouretrales, también conocidas como glándulas de Cowper, son dos glándulas que se encuentran debajo de la próstata y su función es secretar un líquido alcalino que lubrica y neutraliza la acidez de la uretra antes del paso del semen en la eyaculación). La fórmula dentaria es:  $i\ 5/4; c\ 1/1; pm\ 3/3; m\ 4/4$ . Los caninos son débiles, P1 reducidos y molares inferiores con trigónidos más largos que anchos; paladar ancho y vacuidades palatinas reducidas o ausentes. Son de pequeña talla, arborícolas y con una larga cola prensil. Algunos autores como Wilson y Reeder (2005) y Gardner (2008) la tratan como un subgrupo de Didelphidae; otros la tratan como grupo independiente (Kirsch y Palma, 1995; Kirsch et al., 1996; Flores, 2003, 2006, 2009). Hay tres géneros, *Caluromys*, *Caluromysiops* y *Glironia*. La bolsa marsupial está bien desarrollada en *Caluromysiops* y *Caluromys* (subgénero *Mallodelphys*), rudimentaria en *Caluromys* (subgénero



*Caluromys*) y ausente en *Glironia*. En Argentina únicamente está *Caluromys lanatus* (en la provincia de Misiones).

**Didelphinae:** Incluye a las comadrejas americanas, que se distribuyen desde el sur de Canadá hasta el sur de Argentina y Chile. Algunas especies son usadas como mascotas; en los trópicos se los utiliza para el control de cucarachas, escorpiones y otros animales no deseados. *Didelphis virginianus* es usada como alimento por indígenas. *Monodelphis* es utilizado en la investigación de desarrollo y biomédica. Muchas veces son considerados plagas porque comen frutas, atacan los huertos, campos agrícolas y las granjas de pollos. *Didelphis albiventris* (Figura 314), se ha identificado como reservorio de *Trypanosoma cruzi* (causante del mal de Chagas) (Medellín, 2003).

La fórmula dentaria es: i 5/4; c 1/1; pm 3/3; m 4/4. Incisivos largos y puntiagudos. Caninos largos. Los premolares son generalmente unicuspidados y los molares tricuspidados. Extremidades cortas, con cinco dedos provistos de garras y pulgar oponible. La cresta sagital está bien definida y muy desarrollada en gran parte de los géneros del grupo (Figura 314). Hocico largo y puntiagudo, sin contacto entre nasales y lacrimales; orejas, ojos y boca grandes; cola larga y más o menos prensil, desnuda en una porción distal. Las numerosas mamas se disponen en un círculo con una de ellas en el centro. La bolsa marsupial puede estar presente (*Didelphis*, *Chironectes*, *Philander*), reducida (*Lutreolina*) o ausente (*Thylamys*, *Monodelphis*). En *Chironectes* (comadreja de agua), la bolsa se sella herméticamente con una sustancia aceitosa para que las hembras puedan bucear; los machos tienen una bolsa que protege el escroto y testículos del contacto con el agua (Medellín, 2003).

La filogenia de este grupo ha sido estudiada por Flores (2003; 2009) (Figura 313); se han detectado algunos grupos monofiléticos, como el que incluye a comadrejas de gran tamaño (*Didelphis*, *Philander*, *Chironectes*, *Lutreolina*, y *Metachirus*; Flores, 2009). En Argentina se encuentran 25 especies en 12 géneros: *Chacodelphys formosa*, *Chironectes minimus*, *Cryptonanus chacoensis*, *Didelphis albiventris* y *D. aurita*, *Gracilinanus*, *Lestodelphys halli*, *Lutreolina crassicaudata* y *L. massaia*, *Metachirus nudicaudatus*, *Marmosa (Micoureus) constantie* y *Marmosa (Micoureus) paraguayana*, *Monodelphis* (con 6 especies), *Philander canus* y *P. quica*, *Thylamys* (con 5 especies) (Flores, 2003, 2006; Gardner, 2008; Teta et al., 2018).

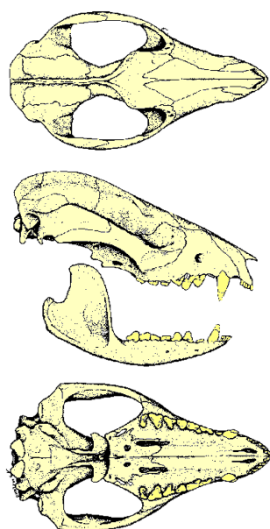


Figura 314: Cráneo de *Didelphis albiventris*. Obsérvese las vacuidades palatinas (Tomado de Chebez y Massaia, 1996).



### PAUCITUBERCULATA

Algunos de los fósiles más antiguos de los Paucituberculata (Polydolopidae), son del Palaeoceno (60 millones de años). Su diversidad en el Cenozoico de América del Sur fue muy alta, y su declive empezó en el Oligoceno (Beer, 2003d), sobreviviendo en la actualidad solamente una familia relictual en el Neotrópico. Presenta tres géneros (*Caenolestes*, *Lestoros*, y *Rhyncholestes*) con solo 6 especies vivientes.

**CAENOLESTIDAE.**— Habitan numerosos ecosistemas de los Andes, en la costa americana del Pacífico. Con tres géneros y seis especies exclusivamente sudamericanas, que se pueden encontrar desde el norte de Colombia y el oeste Venezuela hacia el sur a lo largo de los Andes y hasta el sur-centro Chile (aproximadamente 43° S) (Gardner, 2008) (Figura 315). Incisivos superiores bicuspidados y los primeros incisivos inferiores grandes y procumbentes. Aspecto roentiforme, con ojos pequeños, hocico alargado, extremidades cortas provistas de cinco dedos. Cola larga y desnuda en el extremo distal, no prensil. La fórmula dentaria es: i 4/3- 4; c 1/1; pm 3/3; m 4/4. En Argentina existe una sola especie, *Rhyncholestes raphanurus*, habitante de los bosques templados lluviosos australes de nuestro país y Chile. El resto de las especies es de distribución más tropical.



Figura 315: Distribución de los Caenolestidae.

### AUSTRALIDELPHIA

Incluye a los marsupiales que viven en Oceanía (Dasyuromorphia, Diprotodontia, Peramelemorphia y Notorycteromorphia), además del orden Microbiotheria, endémico de Sudamérica. Como la mayoría de los mamíferos basales, los antepasados de los marsupiales australianos eran pequeños animales insectívoros que llegaron a Australia desde América del Sur y Antártida cuando los continentes estaban unidos (Gondwana). Cuando Australia empezó su migración hacia el Norte (hace aproximadamente 40 millones de años), los marsupiales fueron aislados lo que dio lugar a una radiación adaptativa mayor. En la ausencia de mamíferos placentarios, los marsupiales australianos se extendieron y ocuparon todos los nichos ecológicos disponibles, aunque con posterioridad desaparecieron de grandes áreas, quedando en la actualidad sólo un representante fuera de Oceanía, *Dromiciops gliroides* (el monito de monte); y es precisamente a éste al que más se parecían las especies más antiguas conocidas. Los diprotodontos son los que mayor diversificación tuvieron (Beer, 2003c).



### MICROBIOTHERIA

**MICROBIOTHEIIDAE.**— Su distribución está restringida a una zona relictual del neotrópico, los bosques húmedos andino-patagónicos del sur de Argentina (Neuquén y Río Negro) y Chile (Figura 316), y se conocen fósiles en Antártida. Esta familia se origina en el Cretácico, en la región más austral del continente que incluía la actual península antártica y parte de Australia. Tras separarse Australia de la actual península antártica, el clado quedó finalmente relegado al sur del continente. Son pequeños, y su cuerpo está cubierto por pelo suave y lacio, de color pardo oscuro, uniforme. La cabeza es grande y el rostro corto y muy aguzado; el pulgar es oponible. La fórmula dentaria es:  $i\ 5/4$ ;  $c\ 1/1$ ;  $pm\ 3/3$ ;  $m\ 4/4$ . Incisivos superiores en forma de espátula. Premaxilar alargado. Bulla timpánica formada por fusión de tres huesos de diferente naturaleza que en los didélfidos (ya que incluye el “entotimpánico”), y de tamaño grande.

Una sola especie viviente, *Dromiciops gliroides*, endémica de Argentina y Chile, corrientemente llamada “monito de monte”. Algunos autores consideran que esta es la única especie actual (Martín, 2017) y otros que en realidad hay tres (aumentando las especies *Dromiciops mondaca* y *D. bozinovici*; D`Elia et al., 2016).

Estudios de la anatomía tarsal, apoyados por estudios cariológicos y moleculares, revelan una mayor afinidad de este grupo con los marsupiales australásicos que con los americanos. La posición filogenética de este grupo es problemática. Está considerado como grupo basal de los marsupiales Australidelphia (Colgan, 1999; Asher et al., 2004; Phillips et al., 2006) o grupo hermano de Diprotodontia (Palma y Spotorno, 1999; Jansa y Voss, 2000; Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003).

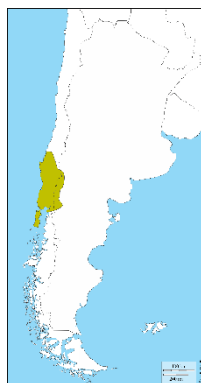
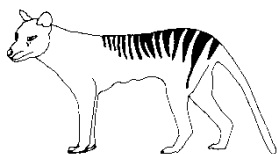


Figura 316: Distribución de los Microbiotheriidae.



### DASYUROMORPHIA

Habitan Australia, Tasmania, Nueva Guinea y las islas cercanas, colonizando gran variedad de ecosistemas de esta región geográfica. La mayor parte de ellos tienen hábitos terrestres, y algunas especies son exclusivamente arborícolas. Los hábitos alimenticios varían desde la dieta a base de termitas y otros insectos coloniales como *Myrmecobius fasciatus* a la exclusivamente carnívora de *Thylacinus cynocephalus*. Presentan un marsupio poco desarrollado y en algunas especies solo es evidente en épocas de cría. Comprende tres clados: Dasyuridae (dasyúridos); Myrmecobiidae (numbats), y Thylacinidae (thylacinos). Los Dasyuridae y Thylacinidae están más relacionados entre sí que con los numbats (Jones, 2003). Junto con los murciélagos, com-

prenden los únicos mamíferos en los que la hembra es capaz de almacenar el esperma en su tracto reproductor (Jones, 2003).

**DASYURIDAE.**— Con numerosas especies, entre las que se encuentran el diablo de Tasmania (*Sarcophilus laniarius*), y la rata marsupial. *Sarcophilus laniarius*, es predominantemente carroñera, tiene fuertes mandíbulas y grandes dientes capaces de quebrar huesos de los restos de cadáveres de animales de gran tamaño, que fueron cazados y abandonados por otros carnívoros. La mayoría son predadores, insectívoros y carnívoros.

**THYLACINIDAE.**— Comprende una única especie, *Thylacinus cynocephalus* (lobo de Tasmania). Externamente similar a los Borhyaenidae (marsupiales carnívoros fósiles de América del Sur) y con los cánidos. Habitaba solamente la isla de Tasmania, al sudeste de Australia. Posiblemente extinguido en la década de 1930 por granjeros colonizadores. El último ejemplar viviente confirmado murió en el Parque Zoológico de Hobart (7 de septiembre de 1936).

**MYRMECOBIIDAE.**— Hormigueros marsupiales de Australia. Una especie, *Myrmecobius fasciatus* (Numbat), especializado en la predación de hormigas. Se encuentra sólo en algunas zonas remotas del suroeste australiano. Su estado de conservación se encuentra en peligro (IUCN). La disminución de esta especie se debió a la destrucción de su hábitat y la depredación de animales introducidos por el hombre en Australia. Es el animal emblema de Australia Occidental. Vive en los bosques con matorrales bajos, particularmente donde terminan los bosques de eucaliptos, debido a que en las ramas caídas de esos árboles viven las termitas de las cuáles se alimenta; las ramas huecas que caen de los árboles de eucalipto dan refugio al numbat y muchas sirven para formar nidos de hojas y hierbas.



#### PERAMELEMORPHIA

Incluye a los bandicuts y los bilbies; son endémicos de Australia y Nueva Guinea. Algunos los relacionan a los dasyuridos por la dentición simple que presentan; mientras que otros con los canguros, wombats y otros diprotodontos. Grupo relacionado con los Dasyuridae (comparten una dentición simple) o con los diprotodontos (por presentar los dedos segundo y tercero de las patas posteriores unidos). Formas de tamaños variables, con varias especies, de hábitos terrícolas o fosoriales. El cuerpo es rechoncho, arqueado hacia atrás con un hocico largo, delicado y afilado, orejas verticales muy grandes y patas relativamente largas y finas, igual que la cola. Habitan en planicies abiertas, pastizales a lo largo de pantanos y ríos, selva, entre otros.

**CHAEROPODIDAE.**— Comprendía el bandicut de pies de cerdo (*Chaeropus ecaudatus*) extinta desde mediados del siglo XX. Era herbívoro, y vivía en las zonas áridas y semiáridas del interior de Australia.

**PERAMELIDAE.**— Bandicuts o ratas cerdos de Australia, Tasmania, Nueva Guinea e Indonesia. Son omnívoros. Varias especies, entre las que se encuentra *Perameles gunii* se encuentra casi amenazado (IUCN).

**THYLACOMYIDAE.**— Son conocidos vulgarmente como bilbies. Son omnívoros. Antes de la colonización europea de Australia, su fauna tenía dos especies. Una de ellas se extinguió en la década de 1950 (*Macrotis leucura*) y la otra (*M. lagotis*) se encuentra actualmente Vulnerable (IUCN).



#### NOTORYCTEMORPHIA

Son los topos marsupiales. El orden contiene un único clado (Notoryctidae) con un género (*Notoryctes*) y dos especies. El tamaño es similar al de un topo, tiene los ojos reducidos y garras

muy desarrolladas en las extremidades anteriores, lo cual le permite tener hábitos fosoriales marcados. Se distribuyen únicamente en Australia. El último espécimen en ser colectado vivo fue encontrado en la región de Punmu de Australia Occidental en 1999 (tristemente, el animal vivió en cautividad durante sólo seis semanas) (Beer, 2003b). Sus afinidades filogenéticas más cercanas parecen ser con los Peramelidae. Las dos únicas especies vivas de topos marsupiales están catalogadas por la IUCN como amenazadas.



## DIPROTODONTIA

El grupo se caracteriza por presentar sindactilia (2º y 3º dedos fusionados de las extremidades posteriores), dándoles el aspecto como de un dedo deforme con dos uñas. Diprotodontia significa con "dos dientes primeros", y estos marsupiales tienen solo dos incisivos en la mandíbula. Se distribuyen en Australasia. Todos son herbívoros, con un estómago que puede llegar a ser muy complejo; tienen marsupio.

Comprende aproximadamente 125 especies agrupadas en 11 clados. El grupo está altamente diversificado tanto morfológicamente como ecológicamente (Meredith et al., 2009). Hay representantes de tamaño grande como los canguros (*Macropus*), los pequeños falangeros pigmeos (*Cercartetus*), los koalas (*Phascolarctos cinereus*), los cuscuses (*Phalanger*) o los petauros (*Petaurus*), los wallabies (*Petrogale*). Sus tamaños varían desde 12 cm a más de 2,5 m (*Macropus rufus*, canguro rojo). Los fósiles más antiguos son del Oligoceno hace 24–35 millones de años, pero incluso éstos constituyen una reunión diversa de formas, por lo que se piensa que los orígenes del grupo son anteriores.

## EL GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO AMERICANO

Daniel García López

La historia de los mamíferos en América del Sur durante el Cenozoico estuvo marcada por diferentes eventos tectónicos y climáticos que contribuyeron a dar una fuerte “identidad” para estas faunas. De estos eventos, el Gran Intercambio Biótico Americano es el que en mayor medida modeló nuestra imagen actual de diversidad en este subcontinente.

**Los nativos:** Durante gran parte del Cenozoico América del Sur fue un continente-isla en el cual evolucionaron diferentes linajes descendientes de los Metatheria y Eutheria que ingresaron a la región durante la última parte de la Era Mesozoica y que dieron lugar a los grupos considerados “nativos”. Estas circunstancias derivaron en un fuerte endemismo, evidenciado aún hoy en varios grupos de Xenarthra y Didelphimorphia, entre otros. Asimismo, durante la época de aislamiento geográfico la “soledad” de los grupos nativos solo se vio perturbada por la llegada de esporádicos inmigrantes, que a la sazón terminaron estableciéndose como grupos de identidad sudamericana: los monos Plathirrhini y los roedores Caviomorpha, que cruzaron el Atlántico desde África durante el Eoceno (Antoine et al., 2012; Bond et al., 2015) posiblemente en balsas naturales (*rafting*).

**Los Heraldos:** Este escenario biológico y geográfico comenzaría a cambiar hace aproximadamente 12 millones de años (durante el Mioceno) con el aumento de la actividad tectónica en el entonces Corredor Marítimo de América Central. Esto se produjo por la colisión del margen sudoeste de la Placa Caribe sobre América del Sur, que produjo un arco de islas y que posteriormente llevaría a la formación del istmo de Panamá. Sin embargo, previo al establecimiento del puente terrestre continuo, se registran una serie de eventos de dispersión que se conocen como los “heraldos del intercambio” y que involucran linajes que se establecieron y protagonizaron importantes radiaciones posteriores que persisten en la actualidad, como los carnívoros Procionidae, los roedores Cricetidae y los ungulados Camelidae y Tayasuidae, que ingresan a América del Sur hace 9, 6 y 3 millones de años, respectivamente. Durante esta época también hubo esporádicas migraciones hacia el norte, protagonizadas mayormente por aves Phorusrhacidae y, entre los mamíferos, perezosos terrestres (Tardigrada) y otros xenartros (Glyptodontidae, Pampatheriidae) que no persistieron hasta el presente, además de representantes de roedores Hydrochoeridae. Asimismo, diferentes grupos vegetales y herpetofauna están implicados en varios eventos de dispersión durante la fase de arco de islas, por lo que se considera que precedieron a los sucesos masivos de migración posterior, protagonizados mayormente por mamíferos (Vanzolini y Heyer, 1985; Cody et al., 2010).

**La invasión:** A pesar de estos eventos biogeográficos previos, se considera que la fase principal del intercambio (que consta de una serie de cuatro pulsos) solo se inicia una vez establecido el istmo de Panamá (constituyendo una conexión terrestre continua) en el límite Plioceno/Pleistoceno, hace aproximadamente 2.6 millones de años. Sin embargo, en el recién formado istmo predominaban condiciones de bosque tropical similares a las actuales; los pulsos glaciales registrados durante el Pleistoceno aportaron el estímulo climático, dado que durante los mismos el ambiente del istmo cambió y se hizo más seco, favoreciendo el pasaje de grupos típicos de sabana.

(Continúa...)

### EL GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO AMERICANO

(Continuación)

Durante los pulsos principales fue mayor el número de grupos que ingresaron a América del Sur desde el norte. Entre los Carnivora ingresan representantes de Mephitidae, Mustelidae, Felidae, Ursidae y Canidae; dentro de Perissodactyla ingresan Equidae y Tapiridae; por los Cetartiodactyla llegan Cervidae, Tayassuidae y Camelidae; dentro de Proboscidea ingresan los Gomphotheriidae (mastodontes); y finalmente entre los Lagomorpha entran los Leporidae.

Desde el sur al norte migran mayormente xenartros incluidos entre los Megatheriidae, Mylodontidae, Glyptodontidae, Pamphathiidae, Dasypodidae y Myrmecophagidae, pero además también van hacia el norte roedores Erethizontidae, notoungulados de la familia Toxodontidae (hasta ahora los únicos ungulados nativos que participaron del intercambio) y los marsupiales Didelphidae.

Entre las aves también aumentó la tasa de migración una vez establecida la conexión terrestre continua, ya que en el intercambio participaron mayormente familias tropicales (e.g., Thamnophilidae, Dendrocolaptidae) que no se dispersan a través de islas oceánicas (Weir et al., 2009). Además, la dirección neta de migración de aves fue mayormente de sur a norte, al contrario de los mamíferos.

Luego de los pulsos principales de intercambio sobrevendría un evento más, la extinción de la Megafauna, que barrería con varios de los participantes en las migraciones a través del istmo. Dos órdenes, Notoungulata y Proboscidea, así como diferentes familias de xenartros (Megatheriidae, Mylodontidae, Glyptodontidae, Pamphathiidae), desaparecieron totalmente tanto en América del Norte como en América del Sur. En América del Sur desaparecerían además los Equidae (que serían reintroducidos muchos siglos después durante la colonización europea) además de varios representantes de otros grupos inmigrantes. De esta manera quedaría conformada la fauna actual de América del Sur, compuesta en más de un 50% de géneros pertenecientes a linajes de origen norteamericano.

**Epílogo:** El Gran Intercambio Biótico Americano se considera actualmente como el mayor vínculo biogeográfico alcanzado entre América del Norte y América del Sur (Woodburne, 2010) y resultó en la mezcla de faunas continentales que permanecieron aisladas durante millones de años. A esto debe sumarse el aislamiento de biotas marinas pacíficas y atlánticas, previamente conectadas por el Canal Marítimo de América Central y ahora aisladas por el istmo. Dado este escenario, el Gran Intercambio permanece como uno de los eventos bióticos más importantes y mejor documentados de la historia reciente del Fanerozoico.

### EUTHERIA

Eutheria significa “verdaderas bestias”. Es un *stem group* que incluye un grupo de fósiles del Mesozoico y al *crown group* Placentalia. El fósil más antiguo es del Jurásico de China (Luo et al., 2011). Se diferencian de Metatheria por numerosos caracteres relacionados a la dentición y a la estructura de los miembros y sus articulaciones (Ji et al., 2002; Luo et al., 2011).

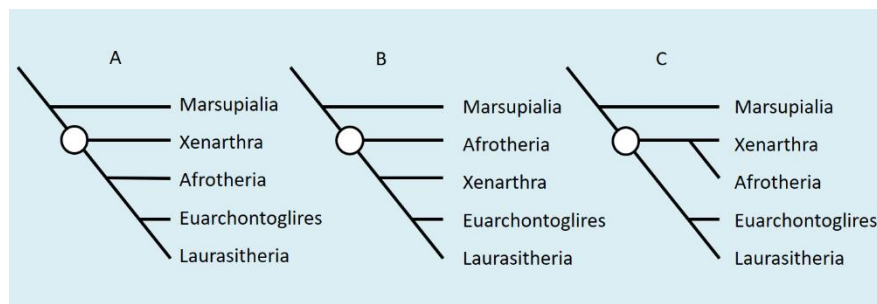
## PLACENTALIA

Los mamíferos placentarios se encuentran en todo el mundo y ocupan los más diversos hábitats. En la actualidad se incluyen unos 19 órdenes y aproximadamente 5100 especies. El grupo se diversificó justo después del evento de extinción masiva del Cretácico-Paleogeno (evento K-Pg), hace unos 65 millones de años (O'Leary et al., 2013; Springer et al., 2017). El nombre del grupo es engañoso, en el sentido que la presencia de placenta para alimentar el feto no es una característica exclusiva, sino compartida con Marsupialia.

Cráneo sin orificios palatales y ángulo de la mandíbula no replegado hacia adentro. Hueso timpánico anular o en forma de ampolla. La fórmula dentaria básica es: i 3/3; c 1/1; pm 4/4; m 3/3; o una derivación de ésta. Cerebro con hemisferios grandes conectados por un cuerpo calloso. Vivíparos con un largo período de gestación en el útero y con placenta alantoidea (corioalantoidea). La viviparidad de Eutheria difiere de otras formas en por lo menos dos características esenciales: la progesterona (P) es indispensable para su iniciación y su mantenimiento; y las células trofoblásticas del blastocisto tienen propiedades que faltan en todas las otras formas de viviparismo en vertebrados (Rothchild, 2003). Vagina impar y pene recorrido en toda su longitud por la uretra. Presencia de hueso peneano (*baculum*) en los clados del ex "Insectivora", Chiroptera, Rodentia, Carnivora y Primates (excepto el hombre). Sin marsupio, ni huesos epipúbicos.

Placentalia es uno de los grupos más estudiados; sin embargo, las relaciones filogenéticas de los grandes grupos que lo constituyen son motivo de discusión actualmente. Las hipótesis morfológicas o de evidencia total tienen la ventaja de poder incluir los grupos fósiles y sus dataciones (como los trabajos de Wible et al., 2007; O'Leary et al., 2013; Phillips, 2016). Entre los análisis moleculares hay cierto consenso que hay cuatro grandes grupos de Placentalia (Figura 317). Dos de los grupos se nombraron en relación a los dos supercontinentes existentes en la era secundaria, Laurasia y Gondwana; así, xenartros y afroterios (Atlantogenata) habrían constituido radiaciones en Gondwana (África y América del Sur, a los lados del Atlántico), mientras que los laurasiaterios se habrían diversificado en Laurasia (Europa, Asia y América del Norte) (Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001a; Amrine-Madsen et al., 2003; Goloboff et al., 2009; Tarver et al., 2016). El otro gran grupo, Xenarthra, incluye a los osos hormigueros americanos, armadillos y perezosos. El último grupo incorporaría a Euarchonta (Primates, Scandentia, Dermoptera) y Glires (es decir, Roedores y Lagomorfos) (Goloboff et al., 2009; Tarver et al., 2016).

Algunas hipótesis postulan a Xenarthra como el grupo más basal de Placentalia (Figura 13A), otras a Afrotheria (Figura 13B), y otras apoyan la presencia de Atlantogenata (Xenarthra y Afrotheria), como grupo hermano de Boreoeutheria (Euarchontoglires y Laurasiatheria) (Figura 13C) (Waddell et al., 2001; Kriegs et al., 2006; Nishihara et al., 2006; Murphy et al., 2007; Prasad et al., 2008; Phillips, 2016; Tarver et al., 2016; Halliday et al., 2017).



**Figura 317: Principales hipótesis de relaciones entre los principales clados de Placentalia (círculo). A) Xenarthra es el grupo más basal, y es hermano de Epitheria; B) Afrotheria es el más basal, y es hermano de Exafroplacentalia; C) Atlantogenata (Xenarthra + Afrotheria) es el más basal, y es hermano de Boreoeutheria.**



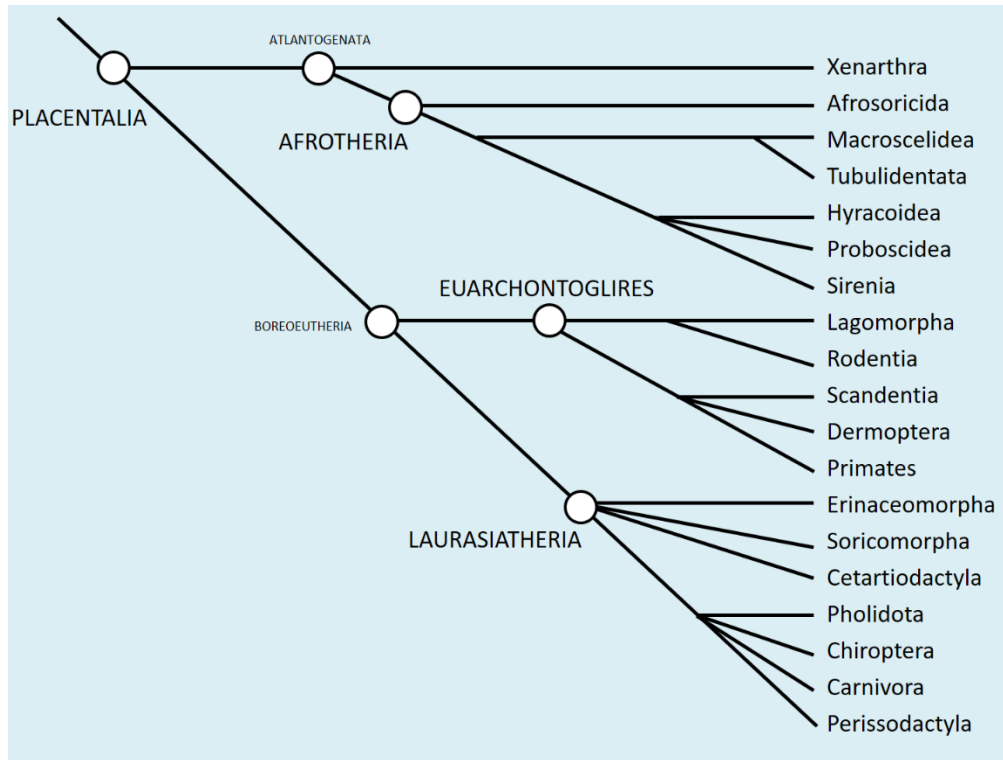


Figura 318: Filogenia de Placentalia (modificado de Tarver et al., 2016). Se definen Atlantogenata (Xenarthra y Afrotheria) versus Boreoeutheria (Euarchontoglires y Laurasiatheria).

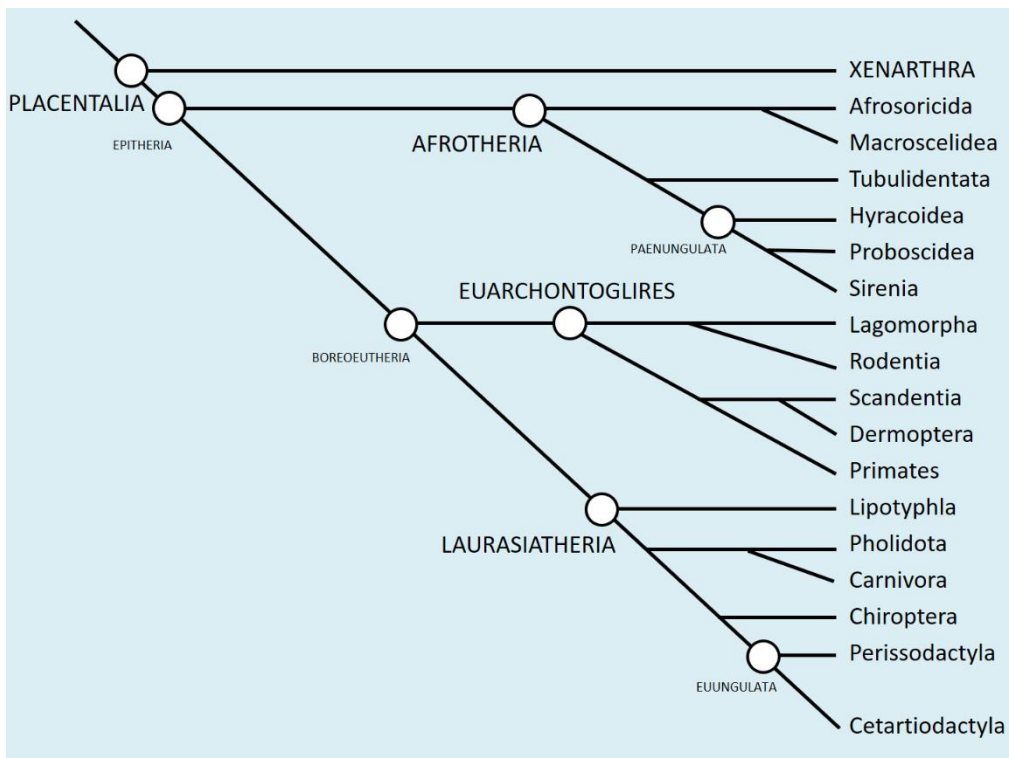


Figura 319: Filogenia de Placentalia (basado en O'Leary et al., 2013). Xenarthra es el grupo más basal, hermano de Epitheria.

## XENARTHRA

El nombre *Xenarthra* alude a las articulaciones xenartrales o extrañas (*Xenarthra* significa “articulación extraña”) en las vértebras torácicas y lumbares, que son diferentes a las de cualquier otro mamífero. Los *Xenarthra* vivientes están representados por tres linajes morfológicamente distintos: los armadillos, osos hormigueros y meleros, y perezosos. Los *Xenarthra* actuales son exclusivamente americanos. Las 34 especies vivientes de *Xenarthra* (Gibb et al., 2016; Miranda et al., 2017) son reliquias de una radiación del Terciario Sudamericano que dió origen a las formas extintas gigantes como los gliptodontes y grandes perezosos (Patterson y Pascual, 1972; Delsuc et al., 2016).

Presentan el cráneo alargado y cilíndrico o acortado según los grupos. Órbitas abiertas. Tienen una dentadura peculiar a causa de la especialización de su régimen alimenticio, que puede estar simplificada o ausente. I y C ausentes, PM y M, cuando presentes, homodontes de crecimiento continuo, raíz única y abierta, con reducción o pérdida del esmalte, por lo general son subcilíndricos y aumentados secundariamente hasta 100 piezas. La dieta es a base de invertebrados blandos, especialmente hormigas y termitas (mirmecofagia). Otras sinapomorfías son: pérdida de interparietal; presencia de entotimpánico desarrollado; ampliación de las costillas anteroposteriormente; reducción del número de vértebras lumbares; tendencia a incorporar vértebras caudales en el sacro (ver Gaudin y McDonald, 2008). Los bradipódidos presentan de 6 a 10 vértebras cervicales, lo que es una excepción en los mamíferos (7 es el número normal en el resto de los grupos), que solo vuelve a encontrarse en Sirenia.

Un gran número de especies de armadillos son monotocas; algunas tienen mellizos no idénticos, pero al menos dos especies del género *Dasypus* presentan poliembrionía (Enders, 2008). En la poliembrionía, cada camada consiste en cuatro o más gemelos (hasta 12), monocigotos del mismo sexo (Escobar Gutiérrez y Amescua de Bernés, 1981).

Las formas actuales están distribuidas principalmente en América del Sur; los perezosos y osos hormigueros llegan hasta el norte de América Central y los armadillos se extienden hasta América del Norte (Figura 320). Tienen aspectos diversos: forma cilíndrica con armadura o cuerpo recubierto con pelos y miembros posteriores más cortos que los anteriores, provistos siempre de garras. Hábitos variados: terrestres, cavadores y arborícolas.

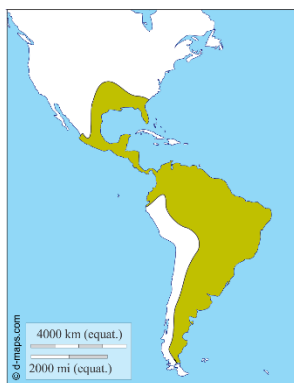


Figura 320: Distribución de *Xenarthra*.

Mediante el estudio de la funcionalidad de las vértebras torácicas y lumbares, algunos autores concluyen que *Xenarthra* representa una temprana rama de mamíferos placentarios especializados en hábitos fosoriales (Gaudin y Biewener, 2005). La monofilia del grupo está apoyada fuertemente por numerosas sinapomorfías morfológicas (Rose y Emry, 1993; Gaudin, 1999) y moleculares (Van Dijk et al., 1999; Delsuc et al., 2001, 2002) y es probable que sea el clado basal de Eutheria (Novacek y Wyss, 1986; Novacek, 1993). Fueron posiblemente los mamíferos sud-

americanos de mayor suceso en el Gran Intercambio Biótico Americano, llegando hasta Alaska y diferenciándose en América del Norte (McDonald 2005, McDonald y Naples, 2007). Una controvertida hipótesis relacionaba a Xenarthra con Pholidota, formando la cohorte Edentata (Novacek et al., 1988); sin embargo, la opinión que prevalece es que esas similitudes se deben a convergencias (Reiss, 2001).

Estudios morfológicos (Engelmann 1985; Patterson et al., 1992) y moleculares (Delsuc et al., 2001; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001a; Gibb et al., 2016) apoyan la división de Xenarthra en dos grupos (Figura 321): Cingulata representado por los armadillos (Dasypodidae y Chlamyphoridae) y Pilosa por los osos hormigueros (Myrmecophagidae y Cyclopedidae) más los perezosos (Megalonychidae y Bradypodidae). Por medio de relojes moleculares se estima que Cingulata y Pilosa habrían divergido hace cerca de 65 millones de años, próximo al límite Cretácico-Paleogeno (Delsuc et al. 2004, 2012).

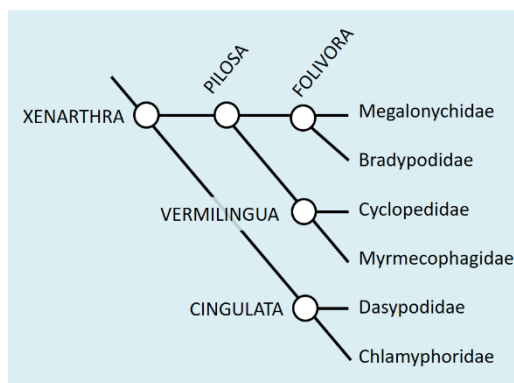


Figura 321: Filogenia de Xenarthra redibujado de Gibb et al. (2016).

Xenarthra incluye fósiles espectaculares, como megaterios (Megatheriidae, relacionados a los Bradypodidae; Slater et al., 2016) que son perezosos terrestres que llegaron a pesar cuatro toneladas, y armadillos gigantes como Pampatheridae y Glyptodontinae (relacionados con Chlamyphoridae; Delsuc et al., 2016), que llegaron a pesar dos toneladas. Esta megafauna americana (megaterios, pampaterios, gliptodontes y liptopternos como *Macrauchenia*) se extinguió hace unos 12 mil años, al final de la última edad de hielo, coincidentemente con la llegada del hombre a América.

### CINGULATA

Presenta una armadura dérmica, formada por placas óseas que suelen estar cubiertas por escamas córneas. Generalmente están divididos en un casquete cefálico (que recubre la parte dorsal del cráneo), una coraza dorsal y un estuche caudal (que puede estar conformado por anillos o por un tubo caudal). En la columna vertebral, hay tendencia a la fusión de las vértebras debajo del caparazón y algunas vértebras cervicales también pueden estar unidas. Otras sinapomorfias son: fusión de tibia y peroné; borde anterior de los nasales uniformemente convexos; dentición homodonta; pérdida de la *pars intermedia* de la hipófisis; placas en forma de escudos recubriendo parte del cuerpo (ver Gaudin y McDonald, 2008). Distintos trabajos filogenéticos moleculares soportan la monofilia de Cingulata (Delsuc et al., 2003; Gaudin y Wible, 2005).

## XENARTROS, UN GRUPO MUY PARTICULAR

Agustín M. Abba

- Es el único grupo de mamíferos vivos que tuvieron origen en América del Sur.
- Su origen es muy antiguo, entre 60 a 100 millones de años antes del presente.
- Representan uno de los cuatro clados de los mamíferos placentarios vivos (Xenarthra, Afrotheria, Laurasiatheria y Euarchontoglires).
- En la actualidad solo hay unas 30 especies repartidas en 14 géneros, sin embargo, en el pasado existieron más de 100 géneros.
- Hasta hace unos 10 000 años atrás fueron muy diversos y extraños, encontrando a los perezosos gigantes, más grandes que un elefante, y a los gliptodontes, armadillos que eran tan grandes como un auto pequeño.
- Su relación con el hombre data de tiempos remotos, los primeros hombres en pisar América los cazaban y aún hoy son una fuente de proteínas importante en varias zonas de nuestro continente.
- Tienen bajas temperaturas corporales, escasa capacidad de regularla y una tasa metabólica baja, registrando hibernación y torpor en el piche patagónico (*Zaedyus pichiy*).
- Los armadillos del género *Dasybus* además de poseer poliembrionía específica tienen la capacidad de retener los embriones por implantación diferida.
- Comparten con el hombre y animales domésticos numerosos patógenos causantes de enfermedades como Chagas, lepra, brucelosis, leptospirosis, toxoplasmosis, triquinosis, leishmaniasis, giardiasis, entre otras.
- Debido a su dieta son considerados como controladores de plaga ya que se alimentan de una gran cantidad de hormigas, termitas, larvas de coleópteros, lepidópteros entre otras. Por ejemplo, en un estómago de un mataco bola (*Tolypeutes matacus*) se encontraron 350 larvas de coleópteros (Scarabidae).
- A pesar de que pocas especies caen dentro de categorías de amenaza de extinción, todos los xenartros están sufriendo el efecto de la intensa actividad humana. Las principales amenazas que enfrentan son la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat, la caza y los atropellamientos en rutas.

**DASYPODIDAE.**— (Armadillos). Se encuentran desde el sur de los Estados Unidos a través de México y América Central hasta el norte de Argentina. Son terrestres y cavadores, principalmente nocturnos, herbívoros, entomófagos y se alimentan también de invertebrados, pequeños vertebrados y carroña. Presentan rostro largo y delgado, que es 55% o más de la longitud de la cabeza; orejas largas y desnudas; y una cola larga que se estrecha a una punta delgada. Toda la cola está recubierta por anillos formados por escamas y escudos. Externamente llevan una armadura ósea que cubre la cabeza, el cuerpo y la cola. En la mitad del cuerpo esta armadura es interrumpida por partes de piel, así que se forman cintas, bandas o anillos de material óseo (6 a 11 bandas móviles). Tienen poco pelo, a excepción de *Dasybus pilosus* que tiene una densa capa de pelo que oculta el caparazón. Las patas delanteras tienen cuatro garras largas, de las cuales las más largas están en los dedos II y III. Las patas traseras tienen cinco garras, siendo la más

larga la del dedo III. Ventralmente carecen de armadura y están recubiertos por piel gruesa. Arco zigomático completo (Figura 322). Dientes subcilíndricos, pequeños, sin esmalte, con raíces abiertas y crecimiento continuo. El registro más antiguo del género es el Plioceno de América del Sur (Marshall et al., 1984; McKenna y Bell, 1997).

El género *Dasyopus* presenta siete especies actuales. En Argentina se encuentran cuatro especies de *Dasyopus*: *D. hybridus*, *D. septemcinctus*, *D. novemcinctus* y *D. mazzai* (Teta et al., 2018). La carne de *D. novemcinctus* es consumida en el Chaco paraguayo, México y Argentina; la grasa es utilizada con fines medicinales. En las naciones andinas, especialmente Perú, Bolivia y Argentina, el caparazón es utilizado para construir variadas artesanías.

#### GEMELOS, SIEMPRE GEMELOS, LA POLIEMBRIONÍA EN *DASYPUS*

Agustín M. Abba

La poliembrionía se puede definir sencillamente como la formación de varios embriones a partir de un solo huevo o cigoto. Este fenómeno es relativamente común en los animales, pero en los mamíferos es poco frecuente; por ejemplo, en el hombre la poliembrionía, más conocida como gemelos univitelinos o idénticos, se da entre 3,5 a 4 casos cada mil nacimientos. En cambio, las especies del género *Dasyopus* siempre tienen gemelos idénticos, fenómeno denominado poliembrionía específica u obligada.

En estos armadillos la poliembrionía no se origina en una separación temprana de células embrionarias, sino en un estadio posterior, cuando ya están diferenciadas las primeras estructuras embrionarias, en el estadio que se conoce como embrioblasto o vesícula embrionaria.

El reconocimiento por parte de la comunidad científica de este fenómeno en *Dasyopus* comienza a fines del siglo XVIII cuando Félix de Azara realiza observaciones a campo. En el siglo XIX varios científicos de distintos países (Alphonse Milne-Edwards, Alfred Dugès, Rudolf Albert von Kölliker, Hermann Burmeister, Hermann von Ihering) reconocieron este fenómeno y aportaron algunas posibles explicaciones.

En 1909 simultáneamente se dieron dos importantes estudios al respecto, uno generado en Argentina, usando como modelo a *D. hybridus*, por Miguel Fernández y otros en Estados Unidos por H. H. Newman y J. T. Patterson, usando como modelo a *D. novemcinctus*.

Hasta ahora los estudios histológicos confirmaron la poliembrionía en dos de las siete especies de *Dasyopus* y solo se han realizado estudios moleculares para *D. novemcinctus*.

La mulita de nueve bandas (*D. novemcinctus*) siempre tiene cuatro hijos, sin embargo, la mulita pampeana (*D. hybridus*) tienen entre seis y 12 crías por camada, a pesar de tener solo cuatro mamás.

Una de las hipótesis de la existencia de este fenómeno se basa en que posiblemente sea una forma de aumentar el número de descendientes cuando los espermatozoides son limitados o hay restricciones por parte de las hembras en la producción de huevos o embriones. En esos casos la poliembrionía se ve como una adaptación para aumentar su éxito reproductivo dadas ciertas restricciones/características de su reproducción.

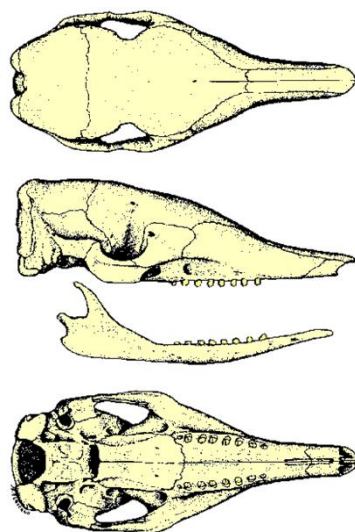


Figura 322: Cráneo de *Dasyus novemcintus* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

**CHLAMYPHORIDAE.**— (Quirquinchos, peludos, pichi ciego). Se distribuyen desde el sur de México, América Central y América del Sur hasta el sur de la Argentina (Patagonia). Comprende animales como *Priodontes maximus*, es el quirquincho mas grande de aproximadamente 100 cm de largo mas la cola que mide aproximadamente 50 cm, y el más pequeño es *Chlamyphorus truncatus* de 11, 6 cm de largo. Se alimentan principalmente de hormigas y sus larvas, termitas, y a veces también de gusanos, caracoles, otros insectos, y varias plantas y raíces. Son generalmente fosoriales, principalmente nocturnos. Presentan orejas cortas y pueden llegar a tener hasta 100 dientes.

En *Calyptophractus* y *Chlamyphorus* (**Chlamyphorinae**) el escudo de la cabeza está unido a un caparazón delgado y flexible. Los costados del cuerpo, debajo del caparazón, están cubiertos con abundante pelo blanco. Los miembros anteriores tienen cinco dedos con garras proporcionalmente grandes. Los quirquinchos de tamaño mediano (**Euphractinae**: *Chaetophractus*, *Euphractus* y *Zaedyus*), tienen orejas cortas, cabeza ancha y un hocico corto. El escudo de la cabeza es amplio, forma una cornisa sobre las órbitas, y está separada del escudo escapular por una sola banda nugal (cervical) de grandes escudos. El vello corporal es visible, por los lados y el vientre del caparazón. Tienen importantes garras frontales que se usan tanto para buscar comida, como para cavar sus propias cuevas. Las bullas auditivas y el meato auditivo externo están osificados. Otros quirquinchos de tamaño mediano a grande son los **Tolypeutinae** (*Cabassous*, *Tolypeutes* y *Priodontes*) que se caracterizan por tener un caparazón duro y convexo, escudos escapular y pélvico separados por uno a cuatro (generalmente tres) bandas móviles. *Cabassous* y *Priodontes* tienen hocico redondeado y romo; orejas gruesas y carnosas. El caparazón es ovoide, en forma de cúpula y está separado del escudo de la cabeza por tres filas cortas de escudos nucas. Los escudos escapular y pélvico están separados por 11 a 14 bandas móviles. El vello corporal es escaso. Los miembros anteriores tienen cinco dedos y el III tiene una larga garra en forma de hoz. *Priodontes* (tatú carreta) cuenta con uñas grandes y potentes que pueden llegar a medir 20 cm, especialmente en sus extremidades delanteras. *Tolypeutes*, tiene tres bandas características que cubren la parte posterior del animal y le confiere suficiente flexibilidad para enrollarse como una pelota y protegerse de sus depredadores. A diferencia de la mayoría de los armadillos, no son tan fosoriales (Noss et al., 2014). Los extintos gliptodontidos (**Glyptodontinae**) se sitúan como el taxón hermano de un clado conformado por Chlamyphorinae y Tolypeutinae (Delsuc et al., 2016).

En Argentina hay 8 géneros y 10 especies (Teta et al., 2018): *Calyptophractus retusus* (pichi ciego chaqueño), *Chaetophractus vellerosus* y *Ch. villosus* (quirquincho chico), *Euphractus sexci-*

*nctus* (gualacate), *Zaedyus pichiy* (pichi patagónico), *Priodontes maximus* (tatú carreta), *Tolypeutes matacus* (quirquincho bola), *Cabassous chacoensis* y *C. tatouay* (cabasú), *Chlamyphorus truncatus* (pichi ciego pampeano). *Priodontes maximus* está catalogado como Vulnerable por la IUCN; en Argentina la Reserva Nacional Formosa, fue creada teniendo como uno de sus principales objetivos la protección de ejemplares de esta especie.

### PILOSA

Piel cubierta por pelo espeso, sin armadura. Con presencia o ausencia de dientes. Terrestres o arborícolas. Entre las numerosas sinapomorfías morfológicas del grupo se encuentran: desplazamiento posterior de los riñones en la cavidad pélvica; reducción o pérdida del foramen postglenoideo; arco zigomático incompleto; pérdida de la *pars tuberalis* de la hipófisis (ver Gaudin y McDonald, 2008). La filogenia de los Pilosa vivientes está bien resuelta (Gaudin y Branham, 1998; Delsuc et al., 2001; Greenwood et al., 2001). El origen del grupo se remonta a principios del Terciario (hace alrededor de 60 millones de años, poco tiempo después de la extinción de los dinosaurios).

### FOLIVORA

Son animales neotropicales de variado tamaño, endémicos de las selvas húmedas de América central y del Sur. Con dientes poco numerosos, homodontes, carecen de esmalte y son de crecimiento continuo. Son herbívoros, comedores de hojas, y viven en los árboles. Entre las numerosas sinapomorfías morfológicas del grupo se encuentran: cinco dientes en la mandíbula superior y cuatro en la inferior; yugal con grandes procesos ascendente y descendente; ilium en forma de bengala (en vista lateral); parte proximal del radio circular; tórax alargado y rígido (Rose et al., 2005). Los Folívora comprenden al menos cinco grupos: Bradypodidae, Megalonychidae, Megatheriidae, Nothrotheriidae, y Mylodontidae, de las cuales hay representantes actuales solamente de los dos primeros (Slater et al., 2016).

**BRADYPODIDAE.**— (Perezosos de tres dedos). Los dientes anteriores ausentes y los posteriores son hileras de protuberancias cilíndricas (Figura 323). Tiene 5/4-5 dientes, homodontes, sin esmalte, de crecimiento continuo y de función trituradora. Cráneo globoso, con la cara redonda y ojos dirigidos hacia adelante.

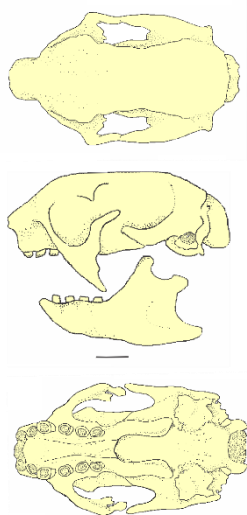


Figura 323: Cráneo de *Bradypus variegatus* (modificado de Díaz y Barquez, 2002).

Son arborícolas, se balancean muy lentamente con las cuatro extremidades y tienen metabolismo bajo; diurnos y nocturnos. Se alimentan principalmente de yemas, brotes tiernos y hojas, principalmente de árboles del género *Cecropia*. Caminan con mucha dificultad sobre el suelo. *Bradypus*, tiene 9 vértebras cervicales (excepción dentro de mamíferos, en los que 7 vértebras

es la norma; Weichert, 1966); cola rudimentaria y miembros largos; los anteriores más largos que los posteriores; dedos sindáctilos, con garras independientes; pelaje largo y espeso, con algas simbiotes verde azuladas (que le dan un color verdoso característico), y que contribuye, junto a su lento movimiento a pasar desapercibidos frente a los depredadores.

Habitan en selvas, desde el este de Honduras hasta el sur de Brasil y posiblemente hasta el norte de Argentina (Figura 324). En Argentina se ha citado a *Bradypus variegatus* (perezoso bayo) en Misiones y Salta, aunque debido a la ausencia de datos recientes verificables, es muy probable que esté extinguida (Vizcaíno et al., 2006).



Figura 324: Distribución de Bradypodidae.

**MEGALONYCHIDAE.**— (Perezosos de dos dedos). Habita en América Central, todo el norte de América del Sur y en la cuenca del Amazonas (Figura 325). El grupo fue muy diverso durante el Cenozoico, pero en la actualidad solo hay un género, *Choloepus* (con dos especies). *Choloepus* tiene 6 vértebras cervicales (excepción entre los mamíferos); presentan largo pelaje, generalmente de color gris pálido amarronado y pálido en la cabeza, con tono verdoso debido a las algas simbióticas que viven en los pelos. Los miembros anteriores presentan dos garras curvas y los dedos son sindáctilos; los posteriores tienen tres garras y también son sindáctilos. Extremidades largas, con las anteriores un poco más largas que las posteriores (pero la diferencia no es tan extrema como en Bradypodidae). Cola pequeña o inexistente. Los cráneos son relativamente cortos y carecen de bulla timpánica. Arco zigomático incompleto. Presentan 5/4-5 dientes de mejilla. Incisivos y caninos ausentes. Se alimentan de hojas, algunos frutos, brotes e incluso pequeños vertebrados. Al igual que *Bradypus*, se mueven muy lentamente, pero *Choloepus* son más rápidos que los bradipódidos. La mayor parte de sus vidas se pasan en lo alto de los árboles y, al igual que bradipódidos, bajan a tierra para defecar aproximadamente cada cinco días (Myers, 2001). Casi todo lo que hace un perezoso, comer, dormir, aparearse y parir, lo hace colgado de las ramas de los árboles. *Choloepus hoffmanni* es estrictamente nocturno (Chiarello, 2008); mientras *C. didactylus* es diurno. Los machos son solitarios y las hembras pueden vivir en grupos.





Figura 325: Distribución de Megalonychidae.



### VERMILINGUA

Los Vermilingua ("lengua en forma de gusano"), son conocidos comúnmente como osos hormigueros, osos meleros, palmeros, etc.; son nativos del sureste de Camargo (México), América Central y del Sur. Incluye dos grupos, Cyclopedidae y Myrmecophagidae. Se caracterizan por carecer de dientes, tienen el hocico alargado y una lengua larga y pegajosa, utilizada para llevar a la boca hormigas y termitas que les sirven de alimento (dieta mirmecófaga). Utilizan las extremidades anteriores para alimentarse, defenderse y trepar. Entre las numerosas sinapomorfías morfológicas del grupo, se encuentran: ausencia de dientes, hocico alargado, pterigoides ampliado posteriormente, bulla auditiva osificada, costillas aplanadas; entotimpánico reducido (ver Gaudin y McDonald, 2008). Análisis morfológicos (Gaudin y Branham, 1998; Gaudin, 2003) y estudios moleculares (Delsuc et al., 2002; 2003) apoyan la alianza de los géneros *Tamandua* y *Myrmecophaga* en un clado monofilético (Myrmecophagidae), con el tercer género existente, *Cyclopes*, colocado en un grupo separado (Cyclopedidae).

**MYRMECOPHAGIDAE.**— Los osos hormigueros y meleros se encuentran desde el sur de México hasta el norte de Argentina (Figura 326). Viven principalmente en las selvas tropicales, en parejas o solitarios; diurnos o nocturnos. Son terrestres o arbóreos, se apoyan principalmente con el lado externo de las manos, provistas de grandes almohadillas, con las garras dirigidas hacia adentro. Cuando se encuentran en actitud defensiva se ponen en posición semierecta con las patas anteriores levantadas para golpear con sus garras, manteniéndose apoyados con las patas posteriores y la cola. Se alimentan generalmente de hormigas y termitas.



Figura 326: Distribución de Myrmecophagidae.

Tienen el rostro tubuliforme terminado en una boca diminuta sin dientes (Figura 327). Lengua lamedora, cilíndrica, larga y pegajosa. Miembros anteriores cortos con cuatro a cinco dedos curvados, el tercero muy desarrollado, con garras cavadoras muy robustas. Miembros posteriores con cuatro o cinco dedos. Cuerpo cubierto por pelos largos. Cola larga, generalmente con un estandarte de pelos que cuelga hacia abajo.

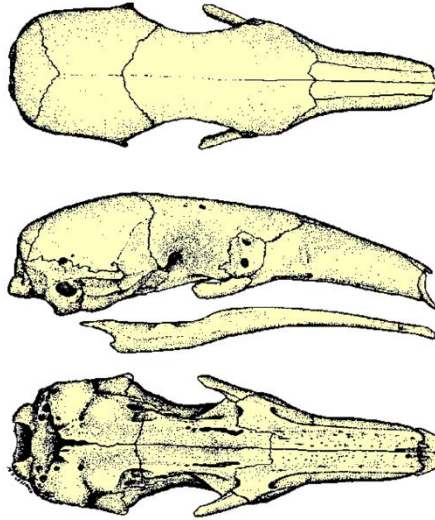


Figura 327: Cráneo de *Tamandua tetradactyla* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

En Argentina hay dos especies: *Myrmecophaga tridactyla* (oso hormiguero), terrestre, con las patas posteriores plantígradas y las anteriores con tres dedos; camina con los nudillos y las uñas dirigidas hacia adentro; se alimenta de hormigas y termitas. Se distribuye en Chaco, Corrientes, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fé, Santiago del Estero y Tucumán (Redford y Eisenberg, 1992; Díaz et al., 2000); extinto en Tucumán (Mares et al., 1996). *Tamandua tetradactyla* (oso melero), tiene un pelaje característico de color amarillo dorado con una especie de chaleco negro en el dorso, vientre y los hombros; semiarborícola con cola prensil peluda en la base y pelada en la punta, muy engrosada en su tercio anterior; cuatro dedos con garras en los miembros anteriores (el tercero con garra en forma de gancho, para la defensa y destrucción de termiteros); se alimentan de insectos, miriápodos, raíces, miel y abejas; se distribuye en Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Formosa, Jujuy, La Rioja, Misiones, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero y Tucumán (Díaz et al., 2000; Vizcaíno et al., 2006; Miranda et al., 2014). El oso melero del sudeste de Brasil está en importante regresión de población, debido a que son cazados por los gruesos tendones de sus colas para la fabricación de cuerdas de instrumentos musicales.

**CYCLOPEDIDAE.**— Los hormigueros de dos dedos y los hormigueros pigmeos enanos se encuentran en América Central y del Sur, y Trinidad y Tobago. Son de tamaño pequeño entre 15 y 18 cm, con una cola de 18-20 cm. El pelaje es sedoso y de color castaño claro rojizo, con reflejos dorados. Los ojos son de color negro, y las palmas de las manos son rojas. Tiene uñas en dedo índice y dedo medio, siendo mayor la de este último. El cuarto dedo es muy pequeño mientras que los otros dos son vestigiales o carecen de ellos. Las patas traseras tienen cuatro dedos de igual longitud, con uñas largas y un hallux vestigial no visible externamente. Las costillas son anchas y planas, que se superponen formando una caja torácica para proteger el pecho (Hayssen et al., 2012). Son solitarios, nocturnos y exclusivamente arborícolas. Se desplazan sobre las ramas y lianas, sosteniéndose con la planta de las patas traseras asegurándose a ellas, con su cola prensil y su fuerte garra delantera. Con las garras abren orificios en los tallos huecos e introducen la lengua, larga y pegajosa, para capturar las hormigas que son su alimento preferido (mir-

mecofagia). Un género *Cyclopes* y siete especies: *C. didactylus*, *C. dorsalis*, *C. ida*, *C. catellus*, *C. rufus*, *C. thomasi*, *C. xinguensis* (Miranda et al., 2017). Sin representantes en Argentina.



Figura 328: Distribución de Cyclopedidae.

## AFROTHERIA

Esta compuesto por tres grandes clados: Afroinsectiphilia (Afrosoricida), Pseudungulata (Macroscelidea y Tubulidentata), y Paenungulata (Hyracoidea, Proboscidea y Sirenia).

Varios trabajos moleculares muestran la clara monofilia de este clado de mamíferos de origen africano (Springer et al., 1997; Stanhope et al., 1998; Mouchaty et al., 2000; Madsen et al., 2001; Van Dijk et al., 2001; Asher et al., 2003; Murata et al., 2003; Robinson y Seiffert, 2004; Goloboff et al., 2009). Las sinapomorfias morfológicas son mucho más difíciles de determinar (Asher et al., 2003) y varias de las propuestas han sido criticadas (como la de Whidden, 2002). Entre las características morfológicas encontramos: criptorquidia (retención de los testículos en la cavidad abdominal) y hocico largo, móvil y táctil; incremento en el número de las vértebras toraco-lumbares (Sánchez-Villagra et al., 2007); retardo en la erupción de la segunda generación dental (Asher y Lehmann, 2008); placenta endotelicorial y hemocorial (nótese que la placentación epitelicorial no se encuentra en Afrotheria ni en Xenarthra que son los grupos más antiguos de mamíferos, Carter et al., 2004); características de las membranas fetales (Vogel, 2005; Mess y Carter, 2006; Wildman et al., 2006); fosa cotilar del astrágalo cóncava (Tabuce et al., 2007); calcáneo-navicular en contacto (Seiffert, 2007).

### AFROSORICIDA

Hay numerosas críticas sobre la denominación de este orden y una final aceptación (debido al uso) (Bronner y Jenkins, 2003). El nombre del orden es considerado como inadecuado por algunos autores, porque este clado no incluye a los Soricidae (Orden Soricomorpha). Presenta dos clados: Tenrecidae y Chrysochloridae. Los tenrecidos viven principalmente en Madagascar, con algunas especies en África y en las islas Comores donde han sido introducidos. Son de tamaño pequeño y hocico más o menos largo y puntiagudo que utilizan para desenterrar gusanos e insectos del suelo (omnívoros). La mayoría son nocturnos y habitan en madrigueras excavadas por ellos mismos. Han evolucionado sorprendentemente, dando lugar a una gran variedad de formas con parecido superficial a los insectívoros, como las musarañas o los erizos; además, ocupan una gran diversidad de nichos ecológicos y están adaptados a vivir en ambientes muy diferentes (bosques, desiertos o medios acuáticos).

Los Chrysochloridae (topos dorados como *Chrysochloris*) son pequeños y excavadores, insectívoros nativos de África del sur. Son taxonómicamente distintos de los verdaderos topes, que algunos autores ubican en el orden Eulipotyphla. Otros autores los ubican en el orden Tenrecomorpha, mientras otros lo incluyen en Afrosoricida, y reservan Tenrecomorpha para Tenreci-

dae. Un análisis combinado de datos moleculares y caracteres morfológicos muestran una filogenia de especies de la familia Chrysochloridae (Asher et al., 2010).



### HYRACOIDEA

Actualmente se extienden por casi toda África y la península arábiga (Figura 329). Los damanes son animales herbívoros similares a un roedor (marmota), orejas redondeadas, cola rudimentaria y patas cortas. Tienen dos incisivos superiores largos y curvados, de corte triangular (en las hembras son redondeados) y crecimiento continuo y dos pares de I inferiores. Son arborícolas de selva y ágiles trepadores de rocas, en zonas áridas. Tres géneros: *Procavia*, *Dendrohyrax* y *Heterohyrax*.

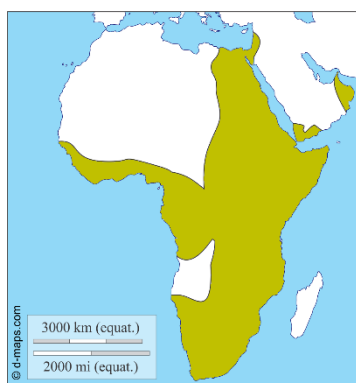


Figura 329: Distribución de los Hyracoidea.



### MACROSCELIDEA

Grupo africano (norte de África y sur del desierto de Sahara). Viven en arbustales espinosos, hierbas, nivel inferior de los bosques, pequeños afloramientos rocosos, alimentándose principalmente de insectos, aunque también pueden comer caracoles y pequeños vertebrados. Hocico largo y estrecho, ancho en la base y extremadamente sensible y flexible como una trompa, por lo que se los conoce como musarañas elefante. El canino superior tiene dos raíces, como un premolar. Los premolares son anchos y asumen la función principal al masticar. Tienen patas largas y una larga cola casi pelada. Las musarañas elefante poseen en su genoma ciertos retroposones, los llamados *afroSINES*, los cuales tienen en común con otros representantes del grupo de los Afrotheria (Nikaido et al., 2003). Una solo clado (Macroscelididae) con cuatro géneros vivientes. Ejemplo: *Elephantulus*.



### TUBULIDENTATA

Cerdos hormigueros de África subsahariana (Figura 330). Hay un único clado (Orycteropidae) y una especie actual, *Orycteropus afer* (cerdo hormiguero). Son semifosoriales. Presentan garras que usan para excavar y lengua larga y extensible para alimentarse de insectos, hormigas y termitas. Viven en una amplia gama de hábitats, incluyendo sabanas y bosques; están ausentes en hábitats muy áridos y evitan terrenos muy rocosos difíciles de excavar. Su estado de conservación es de Preocupación Menor (IUCN).

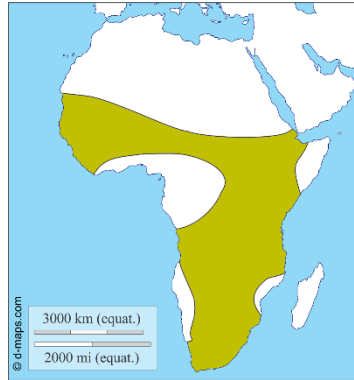


Figura 330: Distribución de los Tubulidentata.



### SIRENIA

Manatíes, dugongos y vacas marinas. El dugongo (*Dugon dugon*), se encuentra exclusivamente en las aguas costeras del océano Índico, incluyendo el Mar Rojo (Figura 331). Las tres especies del manatí (*Trichechus*) se reparten por una región del golfo de México y el sudeste de EE.UU., así como la costa septentrional de Sudamérica (manatí del Caribe); en la región del río Amazonas en América del Sur (manatí amazónico); y en el río Níger y otros ríos de África occidental (manatí africano) (Figura 331). Viven en aguas tropicales, en las costas, estuarios y ríos. Son los únicos mamíferos marinos herbívoros (por ello son llamados "vacas marinas"). La vaca marina de Steller (*Hydrodamalis gigas*) es una especie extinta desde el año 1768, por la caza indiscriminada a la que fue sometida por la demanda de carne, grasa y piel; habitaba las aguas polares del Mar de Bering. Los manatíes y dugongos son animales completamente acuáticos, de piel casi desnuda, lisa o arrugada y con una capa gruesa de grasa subcutánea; hocico con cerdas y con el extremo curvado hacia abajo. Sin pabellones de las orejas. Miembros anteriores transformados en aletas y sin miembros posteriores; cola transformada en aleta transversal. En la actualidad, las cuatro especies vivientes están clasificadas como vulnerables por la IUCN (la amenaza consiste en las hélices de las embarcaciones y la destrucción del hábitat). Los fósiles del Eoceno tenían las cuatro extremidades no modificadas (*Pezosiren portelli*: Prorastomidae; Domning, 2001). El manatí tiene sólo seis vértebras cervicales (excepción entre los mamíferos; Weichert, 1966).

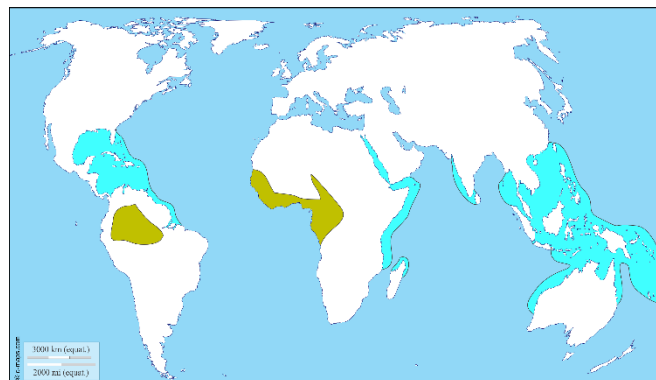
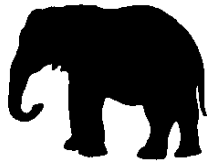


Figura 331: Distribución de los Sirenia.



### PROBOSCIDEA

Elefantes del sur y sudeste de Asia; África al sur del Sahara (Figura 332). Con un único clado en la actualidad (Elephantidae), que está representado por tres especies: el elefante africano de sabana y matorral (*Loxodonta africana*), de la selva (*L. cyclotis*), y el asiático o indio (*Elephas maximus*). (Roca et al., 2001). Viven en bosques, sabanas y semidesiertos. Su estado de conservación es en Peligro de extinción. Las dos especies de *Loxodonta* fueron reconocidas sobre la base de evidencia genética, pero también se reconocieron diferencias morfológicas (*L. cyclotis* es más pequeña, tiene orejas redondeadas y colmillos más rectos) y ecológicas (*L. cyclotis* vive en bosques, mientras que *L. africana* es habitante de sabanas).

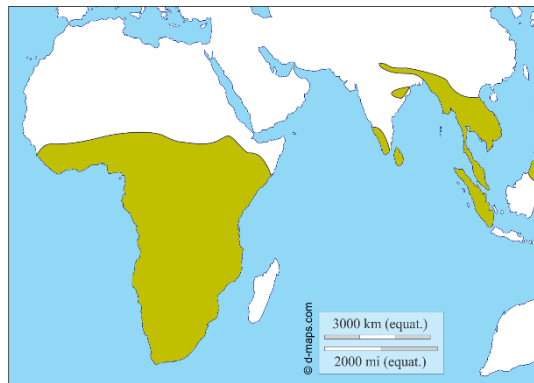


Figura 332: Distribución de los Proboscidea.

Son grandes mamíferos terrestres herbívoros; el período de gestación es de 22 meses, el más largo de cualquier animal terrestre. Cráneo alto muy acortado. Incisivos superiores convertidos en un largo colmillo (salen de su mandíbula superior y crecen curvos a los lados de la trompa), sin esmalte (sólo dentina que es lo que se conoce como marfil) y de crecimiento continuo, pueden pesar hasta 120 kg y tener hasta 3 m de longitud; premolares y molares constituidos por láminas de dentina unidas por cemento. Los elefantes tienen cuatro molares, dos en la mandíbula superior y dos en la inferior que cambian dos veces durante su vida. Los primeros molares aparecen a los 13 o 15 años y cuando se desgastan son reemplazados por nuevos (entre los 28 y 30 años de vida). Los segundos molares también terminarán por desgastarse y de nuevo serán sustituidos por otros molares, esta vez los últimos, que hacen su aparición a los 40 años de edad del animal y que no se desgastarán hasta los 60 o 70 años (momento en el que el elefante muere por ser incapaz de triturar la cantidad de alimento suficiente para sobrevivir). Las patas son columnares; tienen probóscide larga y musculosa.

Entre los géneros extintos se destacan los mamuts (*Mammuthus* sp.); éstos vivieron aproximadamente hace 4,8 millones de años hasta hace aproximadamente 3.700 años atrás, en las épocas Plioceno, Pleistoceno y Holoceno (Cuaternario) (Guthrie, 2004). Entre esos gigantes se encontraban los elefantes de colmillos rectos de Eurasia (*Palaeoloxodon*) que se pensaba era pariente cercano de los elefantes asiáticos de hoy, e incluso que pertenecían al mismo género que el asiático, *Elephas*. Analizando el ADN recuperado de cuatro *Palaeoloxodon* de Alemania (Meyer et al., 2017) descubrieron que el paleogenoma de *Palaeoloxodon*, era el más cercano al del elefante de bosque africano actual, *L. cyclotis*. Esto no solo coloca a los elefantes de colmillos rectos en un nuevo lugar del árbol genealógico de los elefantes, sino que altera lo que los paleontólogos pensaban sobre la larga historia de los elefantes. *Palaeoloxodon* es ahora un ejemplo de evolución convergente, comenzando por un ancestro que tenía más en común con los elefantes

africanos pero que se hacía anatómicamente más parecido a los elefantes asiáticos. O sea que la enorme rama que condujo a los elefantes africanos actuales, que se suponía que estaba aislada en África, en realidad abandonó el continente y se multiplicó por Eurasia (Meyer et al., 2017).

### EUARCHONTA-GLIRES

El término “Euarchonta” (significa “verdaderos antepasados”) apareció por primera vez en la literatura científica general en 1999, cuando estudios moleculares sugirieron que debía excluirse a los Chiroptera de este grupo. Los Euarchonta contienen tres órdenes actuales, Dermoptera, Scandentia, Primates y los extintos Plesiadapiformes. Un análisis filogenético sugiere que Dermoptera y Scandentia forman un clado, Sundatheria, hermano de Primates (O’Leary et al., 2013). Algunos estudios moleculares apoyan la hipótesis de los Euarchonta (Murphy et al., 2001; Kriegs et al., 2007), mientras que otros sugieren un árbol de diferente topología (Arnason et al., 2002). Sin embargo, los datos morfológicos, junto con la crítica de la fiabilidad de los datos moleculares, ponen en duda si los murciélagos deben ser excluidos de Archonta o no. Euarchontoglires probablemente se separó del su grupo hermano Laurasiatheria, durante el Cretácico, y se desarrolló en las islas Laurasia, que más tarde se convertiría en el continente de Europa. Apoyan esta hipótesis evidencias moleculares; hasta ahora, el fósil más antiguo conocido es del Paleoceno inferior (O’Leary et al., 2013).

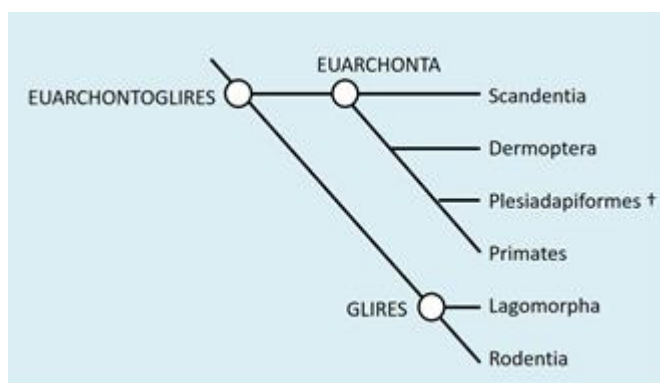


Figura 333: Cladograma de los Euarchontoglires.

Euarchonta y Glires juntos forman los Euarchontoglires, uno de los cuatro grandes clados euterios (Figura 333) (Goloboff et al., 2009). Glires es un clado compuesto por Rodentia y Lagomorpha (conejos, liebres y pikas). La hipótesis de que estos forman un grupo monofilético, se ha debatido mucho sobre la base de pruebas morfológicas que apoyan la monofilia de Glires (Meng y Wyss, 2001; Meng et al., 2003). En particular, el descubrimiento de nuevos fósiles basales de este grupo, ha contribuido a reducir la brecha entre roedores y lagomorfos (Meng et al., 2003; Asher et al., 2005; Kriegs et al., 2007). Estudios moleculares apoyan que Glires es el grupo hermano de Euarchonta (Dermoptera, Scandentia y Primates) para formar Euarchontoglires (Murphy et al, 2001b; Madsen et al., 2001; Goloboff et al., 2009), pero algunos de los datos genéticos tanto nucleares como mitocondriales de ADN han sido menos favorables (Arnason et al., 2002).



## PRIMATES

Grupo muy heterogéneo y diverso. Generalmente diurnos y en parte nocturnos. En su mayoría arborícolas, pero algunos terrestres. Omnívoros; algunos comen frutos, insectos y otros grupos son exclusivamente herbívoros. Altamente sociales. El hombre es cosmopolita, pero los demás primates se distribuyen en América Central y del Sur (algunos llegan hasta México), Madagascar, África, Asia meridional y oriental hasta Japón, archipiélago Malayo hasta las Célebes y Filipinas (Figura 334). En Europa solo hay una población silvestre de macacos en Gibraltar (*Macaca sylvanus*), la cual fue introducida por los ingleses en 1704, y no cuenta como distribución natural de la especie. Australia carece de primates porque cuando la placa australiana se separó de la Antártida hace 40 millones de años, especies de este grupo aún no habían llegado a estas tierras.

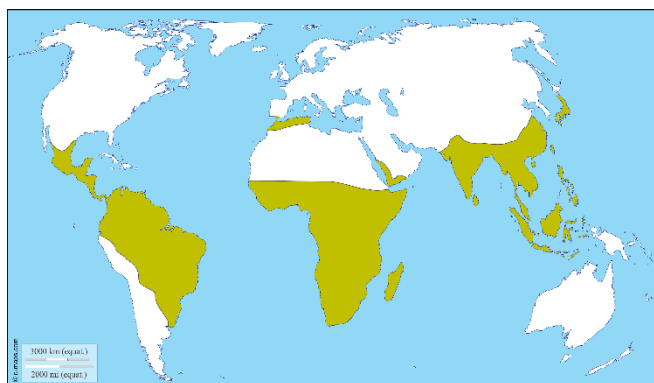


Figura 334: Distribución de los Primates.

El cráneo tiene la porción facial corta y la caja craneal muy desarrollada y redondeada. El foramen magnum es ventral. Visión binocular (o sea los dos ojos se encuentran mirando hacia el frente y esto facilita la percepción de la profundidad). Las órbitas están cerradas por una barra y placa postorbitales. La fórmula dentaria es variable:  $i0-2/1-2$ ;  $c0-1/0-1$ ;  $pm2-4/2-4$ ;  $m2-3/2-3$ . Los incisivos son especialmente variables. En algunas formas, la mayoría de los incisivos se han perdido, a pesar de que conservan al menos un incisivo inferior. En otros son de tamaño intermedio y pareciera que funcionan como pinzas. En algunos primates, incluidos los strepsirinos, los incisivos inferiores forman como un peine que se utiliza en aseo y quizás forrajeo. Los caninos varían en tamaño, y a veces hay un notable dimorfismo sexual dentro de las especies. Premolares y molares bunodontes. Encéfalo bien desarrollado, el polo occipital está relacionado con la visión y las áreas frontales (donde se localizan los centros motores) están desarrolladas en grupos superiores. Toda esta estructura está en correlación con los cambios de los receptores sensoriales, vista y oído, los que son de primordial importancia para la vida arborícola. Los ojos están ubicados en la parte frontal del cráneo apuntando en dirección anterior, lo que les confiere visión binocular, y les permite calcular adecuadamente la distancia (Pough et al., 2005). Visión a color (en la gran mayoría de las especies).

Manos y pies con cinco dedos (pentadactilia), con algunas excepciones en las especies vivientes. Pies plantígrados. Tienen gran habilidad prensora. Manos y pies con modificaciones a la vida arborícola, pueden presentar el pulgar y dedo gordo del pie, oponibles (algunas especies, como el hombre, han perdido la capacidad de tener oponible el dedo gordo del pie). En algunos grupos, el pulgar y dedo gordo del pie están reducidos o ausentes. Las uñas siempre presentes en el pulgar y, en la mayoría de las especies, hay uñas en los otros dedos. Las garras son secundarias y



se transforman en uñas aplanadas (en la gran mayoría de las especies). Palmas de las manos y de los pies casi siempre desnudas. Articulaciones del hombro y del codo bien desarrolladas. La articulación del codo permite la rotación del antebrazo y la del hombro el movimiento del brazo en todas las direcciones. Escápulas bien desarrolladas. Clavícula grande, especialmente desarrollada, que permite movimientos del antebrazo. Radio y cúbito separados permiten la pronación y supinación.

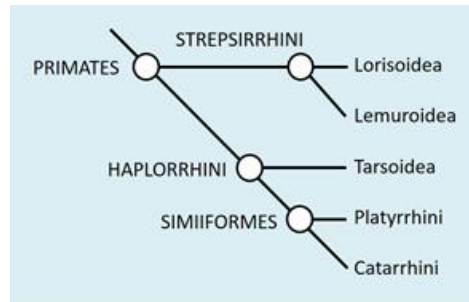


Figura 335: Filogenia de los principales grupos de Primates

Durante la evolución de los primates se han dado ciertas tendencias en su anatomía, como la preservación de cinco dedos en las extremidades; el aumento de la motilidad libre de los dedos, especialmente del pulgar; el reemplazo de las garras por uñas planas; la disminución progresiva del hocico; la menor dependencia del sentido del olfato y mayor dependencia de la vista; la preservación del patrón de cúspide simple en los molares; el desarrollo progresivo del cerebro, especialmente de la corteza cerebral; el desarrollo progresivo de la verticalidad del tronco; la prolongación de los períodos de vida postnatal; el desarrollo de los procesos gestacionales relacionados con la nutrición del feto.

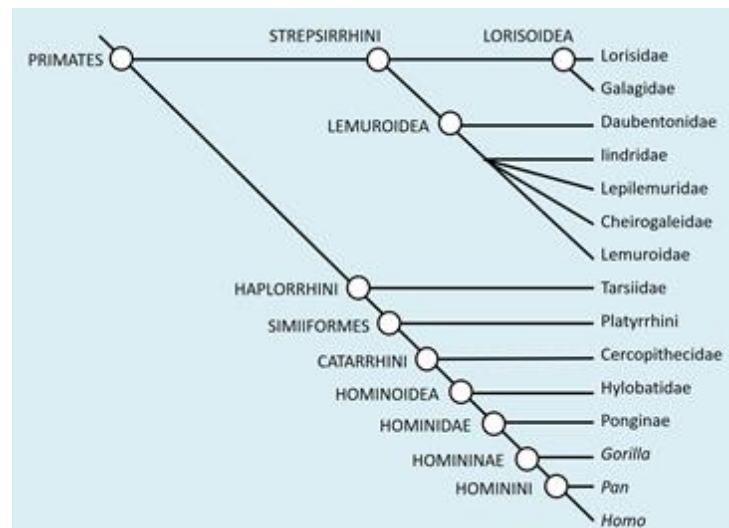


Figura 336: Filogenia de los principales grupos de Primates (basada en la versión 3 de 10Ktrees web-site; Arnold et al., 2010).

Los fósiles más basales de los primates se remontan al Paleoceno (reunidos en el grupo Pleiadapiformes (extinguido en el Eoceno), opuesto al de los Euprimates que contiene a los grupos actuales y que apareció en el Eoceno (Bloch y Boyer, 2002). Durante el Mioceno se originó en África el grupo de los hominoideos, superfamilia a la que pertenece el hombre y los grandes simios. *Proconsul* vivió antes de la separación del linaje de los gibones. Posteriores a éste, encon-

tramos a *Afropithecus*, *Kenyapithecus* y *Moropithecus*, este último considerado como el simio más antiguo con un plan corporal más parecido a los antropomorfos vivientes.

El género *Homo* y sus relaciones con los grandes monos ha sido plasmado en numerosos estudios (ver Figura 335; Gagneux y Varki, 2001; Bradley, 2008; Drapeau, 2008; Elton, 2008; Robson y Wood, 2008; Tocheri et al., 2008; entre muchos otros). La incorporación de estudios moleculares y paleontológicos cambian las interpretaciones de las relaciones de los primates, y en particular de los Hominidae (por ejemplo, Goodman et al., 1994; Soshani et al., 1996; Gebo et al., 2000; y otros).

Seguimos aquí las clasificaciones de Arnold et al., 2010, Springer et al., 2012. Los Primates, según esta clasificación, se dividen en dos grandes grupos: Strepsirrhini y Haplorrhini. La dicotomía entre haplorrinos y estrepsirrininos se produjo en el Eoceno temprano, habiéndose descrito hace unos pocos años un fósil de posición intermedia entre estos dos grupos: *Darwinius masillae* (Franzen et al., 2009). Las pruebas de ADN favorecen a mantener Cheirogaleidae dentro de Lemuriformes, en contraste con algunos estudios morfológicos que incluyen a este clado en Lorisiformes. Los grupos Hominidae, y los subgrupos Hominini y Hominina son monofiléticos (Salem et al., 2003).

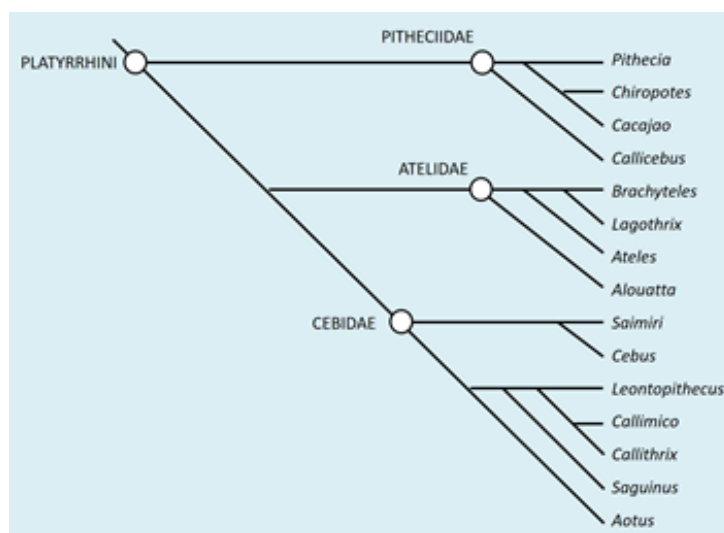


Figura 337: Filogenia de Platyrrhini (basada en Springer et al., 2012).

### STREPSIRRHINI

Se encuentran en Madagascar y el sudeste de Asia. Compenden los Lemuroidea (lemures, aye aye, indris) y Tarsoidea (loris, potos, anguatibos, gálagos). Casi todas las especies son nocturnas, arborícolas y no tienen cola prensil. La característica principal de los representantes de este grupo, es su nariz húmeda. O sea, presentan un rinario, región húmeda que se extiende desde el interior del labio superior, el cual se encuentra hendido, hasta la base de las fosas nasales (Figura 338). La función del rinario está asociada con el sentido del olfato, más precisamente con una estructura quimiosensorial llamada órgano vomeronasal, el cual es estimulado con las sustancias que se encuentran en la orina de las hembras primates. Tienen elevado uso del olfato. La cavidad ocular no presenta cierre postorbital. Su grupo hermano es Haplorrhini, y se considera que tienen características más basales que éstos. El tamaño del cerebro es menor en Strepsirrhini y su bulbo olfatorio mayor que en los haplorrinos. Con la excepción del aye-aye, todos los estrepsirrininos tienen los incisivos muy apiñados y un único canino. Junto con los tarsios (hoy considerados Haplorrhini) formaban el antiguo grupo de los Prosimios que, así definidos son un grupo parafilético.

**LEMURIFORMES**

Los lémures, termino derivado del latín cuyo significado es “espíritus de la noche”, debido a las vocalizaciones que emiten, sus ojos brillantes y los hábitos nocturnos de algunas de sus especies; son endémicos de Madagascar. Muchas especies están en peligro de extinción, por destrucción de su hábitat (deforestación), por la caza (para consumo de su carne), para el comercio de mascotas exóticas y por el cambio climático. Los lémures evolucionaron de forma independiente en su aislamiento en la isla de Madagascar. Hay diferentes arreglos taxonómicos para este grupo. En una taxonomía, Lemuriformes comprende dos grandes clados: Lemuroidea para todos los lémures y Lorisioidea para lorises y gálagos (Godinot 2006; Arnold et al., 2010). A veces a los lorises y los gálagos se los separa de los lémures y los ubican en su propio infraorden, Lorisiformes. En otro trabajo (Groves, 2005), el aye-aye fue situado en su propio infraorden, Chiromyiformes, mientras que los lorises y los gálagos se los ubicó en Lorisiformes y al resto de los lémures en Lemuriformes. Aunque todos los estudios sitúen Cheirogaleidae y Lepilemuridae como un clado hermano a Indriidae y Lemuroidae, algunos sugieren que Cheirogaleidae y Lepilemuridae divergieron primero (Orlando et al., 2008; McLain, 2012), otros autores consideran que Indriidae y Lemuridae fueron los primeros en separarse (Horvath et al., 2008).

**LORISOIDEA**

Contiene a los lórises, potos, anguatibos y gálagos de África y Asia. Su nombre significa “paysano”; los navegantes holandeses los llamaron así cuando llegaron a las costas africanas, por su aspecto y forma de moverse. Tienen ojos enormes y brillantes adaptados a la visión nocturna, pabellones auriculares móviles, y curiosos hábitos de locomoción. Es el grupo más basal de los primates. Son arborícolas, nocturnos, trepadores o saltadores, de hábitos solitarios o pueden vivir en pequeños grupos. Tienen 36 dientes en su fórmula dentaria.

**LORISIDAE.**— Lorísidos de África tropical central, sur y sudeste de Asia. Tienen las extremidades de igual longitud; son trepadores, de movimientos lentos; nocturnos y omnívoros.

**GALAGIDAE.**— Gálagos, potos y aguantibos que son pequeños animales nocturnos de África, muy abundantes. Tienen ojos grandes, que les dan una buena visión nocturna; fuertes patas traseras y cola larga y tupida, la cual les ayuda a balancearse. Son ágiles y rápidos. Llevan uñas en la mayoría de los dedos, salvo el segundo dedo de la pata trasera, que tiene la garra de aseo. Son omnívoros, tienen incisivos pectinizados (tipo peine) y en total 36 dientes.

**LEMUROIDEA**

Segundo dedo del pie con uña especial para rascarse y acicalarse (garra de aseo); en la mayoría de las especies, los incisivos y caninos inferiores se alargan hacia delante formando un peine dental para acicalarse o alimentarse. Mantienen el peine dental limpio utilizando un órgano sublingual delgado, que cubre gran parte de la base de la lengua; esta “segunda lengua” se extiende por debajo de la punta de la lengua verdadera y tiene unos puntos dentados queratinizados que rastrillan entre los dientes incisivos (Ankel-Simons, 2007).

**CHEIROGALEIDAE.**— Lémures enanos y lémures ratones. Como todos los lemuriformes, son endémicos de Madagascar. Comprende a los lémures y primates más pequeños; son nocturnos, solitarios, arborícolas; muy buenos trepadores, saltan largas distancias entre las ramas de los árboles para lo cuál usan su cola como balance; son omnívoros.

**LEMUROIDAE.**— Lémures de Madagascar e Islas Comores. Tienen cola larga y los miembros posteriores son un poco más largos que los anteriores. La mayoría de las especies son muy ágiles y pueden saltar varios metros entre árboles. Tienen un buen sentido del olfato y visión binocular. El oído está bien desarrollado, para captar el sonido de los insectos voladores. Son de hábitos terrestres y arborícolas, generalmente nocturnos, omnívoros o frugívoros.

**LEPILEMURIDAE.**— Un solo género existente, *Lepilemur* (lemur saltador), así como el extinto género *Megaladapis*. Están estrechamente relacionados con los lémures y viven exclusivamente en la isla de Madagascar. Son muy pequeños, de 30 a 35 cm; nocturnos y arborícolas, se mueven entre los árboles con largos saltos mediante sus fuertes patas traseras, principalmente herbívoros.

**INDRIIDAE.**— Comprende a los indris, exclusivos de Madagascar. Su pelaje es largo y en su mayoría de color blanquecino, puede llevar partes rojizas hasta gris; mientras que sus rostros contrastan por su color negro. Las extremidades posteriores son más largas que las anteriores; trepadores y saltadores, arborícolas, herbívoros.

**DAUBENTONIIDAE.**— Comprende a los Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*, antes *Chiromys madagascarensis*). Es el único representante vivo de su género, lo que deja bien en claro su extrema rareza. Está al borde de su extinción debido a la destrucción de su hábitat (tala de árboles, incendios, agricultura), y la explotación a niveles insostenibles de la caza, por lo que se encuentra Protegido en Madagascar. Según la UICN, el aye-aye es una especie en Peligro de extinción, se piensa que existen solamente 2500 individuos (Andrainarivo et al., 2014; Andriaholinirina et al., 2014). Tiene amplias orejas; ojos, grandes y amarillos, típicos del animal nocturno y su olfato es bastante fino. Extremidades posteriores más largas que las anteriores, éstas últimas tienen un tercer dedo bastante largo que lo usan para recoger la pulpa carnosa de los frutos y se la introduce en la boca como si estuviese usando una cuchara. Su cola es larga y tupida. Son trepadores, arborícolas, nocturnos; comen larvas de insectos, hojas y frutos. Debido a su apariencia, el folklore malgache lo considera como una criatura mágica, siendo objeto de superstición. Sólo se conoce otra especie próxima a éste, el aye-aye gigante (*Daubentonia robusta*), que se extinguió hacia 1920.

#### **HAPLORRHINI**

Incluye a los tarseros, monos y simios, que incluyen a los Catarrhini (monos del Viejo Mundo, incluido el hombre), y los Platyrrhini (monos del Nuevo Mundo). Presentan el labio superior continuo y generalmente hay una región peluda entre la base de las aberturas nasales y el labio (Figura 338). Tienen una placa postorbital a diferencia de los Strepsirrhini que tienen barra postorbital. Poco uso del olfato, pero más uso de la visión. Poseen un útero de cámara única, a excepción de los tarseros, que lo tienen bicorne como los estrepsirrinos. Generalmente paren una única cría (pero puede haber mellizos o trillizos), y pasan más tiempo con ella que los Strepsirrhini. Generalmente son de mayor tamaño, poseen un diámetro cerebral mayor y una visión más desarrollada (distinguiendo colores), que los Strepsirrhini. Generalmente son diurnos salvo los tarseros y los monos nocturnos. Han perdido la función de la enzima terminal que produce vitamina C, a diferencia de los estrepsirrinos y la mayoría de los otros órdenes de mamíferos, que la conservan (Pollock y Mullin, 1987). Los monos del Nuevo Mundo se separaron de los del Viejo mundo aproximadamente hace 40 millones de años, mientras que los Hominoidea se separaron de los Cercopithecoidea aproximadamente hace 25 millones de años. La evidencia fósil indica que Hominoidea y Cercopithecoidea, tuvieron origen en África.

#### **TARSIIFORMES**

Son unos pequeños primates arborícolas del sudeste asiático. Son llamados “tarseros” porque sus huesos tarsales (ubicados en el pie), son largos. Contienen varios géneros extintos, y tres actuales: *Tarsius*, *Carlito* y *Cephalopachus* (Groves y Shekelle, 2010).

**TARSIIDAE.**— Su distribución está restringida a varias islas del sudeste asiático en Filipinas, Malasia e Indonesia. Son animales pequeños que llaman la atención por sus ojos muy grandes, que están dirigidos hacia adelante; la cavidad orbitaria está comunicada parcialmente con la fosa temporal. Segundo y tercer dedos de las patas con uñas especializadas para limpiarse el pelaje; los demás dedos con uñas planas. Viven en bosques secundarios, activos durante la noche y muy arbóreos; tienen el sentido auditivo bien desarrollado. Se alimentan de insectos y vertebrados (aves, serpientes, murciélagos y lagartos). El gobierno de Malasia los protege al incluirlos en los Animales Totalmente Protegidos de Sarawak (Borneo, Malasia).

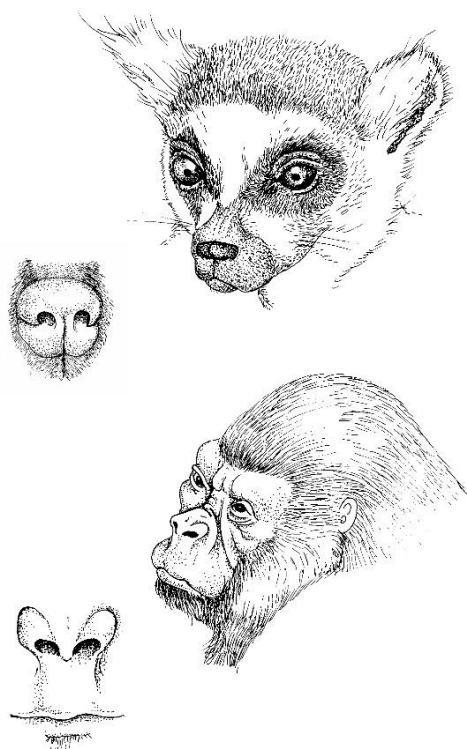


Figura 338: Arriba, fosas nasales con rinario (detalle) en *Lemur* (Strepsirrhini); abajo, sin rinario en *Gorilla* (Haplorrhini).

### SIMIIFORMES

Antiguamente Anthropeidea. Grupo formado por los monos del Viejo Mundo (Catarrhini) y los del Nuevo Mundo (Platyrrhini). La forma de la nariz sirve como distintivo de los grupos. Fosas nasales con márgenes completos (no en forma de hendidura); con septo postorbital que separa la órbita de la fenestra temporal; con grandes cavidades en maxila y esfenoides; caninos agrandados. A finales del Eoceno o comienzos del Oligoceno, monos de África colonizaron América del Sur dando lugar a los monos del Nuevo Mundo. Entonces los monos del Nuevo y Viejo Mundo evolucionaron aislados unos de otros, volviendo a encontrarse cuando el hombre llegó a América hace unos 15000 años.

### PLATYRRHINI

Monos del Nuevo Mundo, nativos de América Central y del Sur. Grupo monofilético de historia evolutiva relativamente larga de entre 20 y 30 millones de años en América Central y del Sur, que evolucionaron aisladamente de otros clados de Primates, se diversificaron en unas 125 especies actuales, en una amplia gama de nichos ecológicos y en una gran variación en la forma craneana y tamaño corporal (Tejedor, 2008; Aristide y Pérez, 2017). Actualmente hay consenso basado en estudios morfológicos y moleculares, de la existencia de tres clados: Atelidae, Cebidae y Pitheciidae (Springer et al., 2012; Tejedor y Novo, 2017). En esta agrupación solo la presencia de *Aotus* es controvertida ya que las filogenias moleculares lo incluyen en Cebidae (Schneider, 2000), mientras que estudios morfológicos, comportamentales y ecológicos concuerdan que tiene mas afinidad con Pitheciidae (Rosenberger y Tejedor, 2013). Varias especies están incluidas en el Libro Rojo de Especies Amenazadas de la IUCN. Platirrino significa "nariz plana", ya que en ellos, las fosas nasales se encuentran separadas y dirigidas hacia adelante. Incluye a los titíes, tamarinos, capuchinos, monos ardilla, sakis, uakarís, cacaos, coxiús, monos aulladores, monos araña, muriquí, monos lanudos y mono de noche. Tienen cola larga, en ocasiones prensil y ventralmente lampiña. Cráneo acortado, caja craneana grande y órbitas dirigidas hacia adelante (Figura 339). Carecen de un tubo auditivo óseo. La fórmula dentaria es:  $i\ 2/2; c\ 1/1; pm\ 3/3; m$

2-3/2-3. Hembras con un tipo incipiente de menstruación. Arborícolas, saltadores, trepadores. Comen frutas, nueces, insectos, flores, huevos de aves, arañas y pequeños mamíferos. A diferencia de los humanos y la mayoría de los monos del Viejo Mundo, sus pulgares no son oponibles (a excepción de algunos Cebidae).

**ATELIDAE.**— Comprende dos clados: **Alouattinae** con el género *Alouatta* (monos aulladores) y **Atelinae** con *Ateles* (monos araña), *Brachyteles* (muriquis), *Lagothrix* (monos lanudos), *Oreonax* (choro de cola amarilla), algunos autores consideran que no hay mérito suficiente para considerar a este último, como género separado de *Lagothrix*. Son diurnos y tienen una cola prensil casi sin pelo, que utilizan con frecuencia como “quinta pata” mientras se desplazan a través de los árboles, donde construyen sus refugios. Tienen uñas en los dedos de manos y patas, lo que les permite escalar. Son principalmente frugívoros, pero también comen hojas, brotes, flores e insectos. Los monos aulladores machos tienen un amplio hioides que utilizan para ayudar a sus potentes vocalizaciones, que pueden ser oídas hasta a 2 kilómetros de distancia (Dewey, 2007). El dentario está agrandado lo que facilita su uso como caja de resonancia (Figura 339). Se encuentran en todas las regiones boscosas de América Central y del Sur, desde México hasta el norte de Argentina. En Argentina: *Alouatta caraya* (mono aullador negro y dorado), en Corrientes, Chaco, Formosa, Misiones, Salta y Santa Fe (Mudry et al., 2006) y *Alouatta guariba* (mono aullador marrón), vive en bosques de Misiones y el sureste de Brasil (Mudry et al., 2006).

**PITHECIIDAE.**— Incluye a los titíes, uakaris, sakis, cacajaos, coxiús. Habitan los bosques tropicales de América Central y del Sur, desde Panamá hasta Paraguay y el norte de Argentina. Este clado es considerado monofilético, formado por tres clados: **Pitheciinae** con los géneros *Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao*; **Homunculinae** con *Callicebus*; y **Aotinae** con *Aotus*. Son arborícolas y diurnos; predominantemente herbívoros, aunque algunas especies también comen insectos. Se encuentran principalmente en las selvas tropicales de América del Sur, particularmente en la cuenca del Amazonas, del Orinoco y el bosque costero sobre el Atlántico del sureste de Brasil. Son casi exclusivamente arborícolas y habitan gran variedad de bosques de baja altura, pantanos y bosques de galería. Algunas especies como las de *Chiropotes* y *Cacajao* están restringidas a bosques no inundables, bosques de sabana y bosque húmedos de montaña (Myers et al., 2008). Los *Callicebus* (titis) son los más pequeños de tamaño y los *Cacajao* (uakaris), son los más grandes. Los Pitheciidae tienen los caninos separados de los incisivos por un diastema; los incisivos se angulan anteriormente, que en conjunto con los caninos, constituyen una adaptación para consumir frutas y semillas de corteza dura (Myers et al., 2008). Titís, sakis y uakaris usan amplias vocalizaciones para comunicarse con sus congéneres y defender sus territorios. Son cazados por su carne y se los captura para el comercio de mascotas (Grooves, 2001). Las especies de *Callicebus* están en Peligro crítico de extinción, se conocen sólo de pequeños fragmentos de bosques. El saki barbudo (*Chiropotes satanas*), está en Peligro de extinción como consecuencia de la fragmentación de los bosques. Todos los miembros de Pitheciidae están en el Apéndice II de CITES (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 2007) (Dewey, 2007).

En Argentina: *Aotus azarae* (miriquiná, mono de noche), de Chaco y Formosa (Mudry et al., 2006).

*Aotus* significa “sin orejas” (aunque tienen excelente oído). El pelaje es denso, ojos grandes, cara redondeada y plana (Martin, 2004; Cawthon Lang y Fernandez-Duque, 2005).

Se alimentan de frutos, néctar, hojas, insectos, lagartijas, aves y pequeños mamíferos. Viven en pareja, junto con una o más crías de diferentes edades, y defienden su territorio. Los monos nocturnos se destacan por emitir sistemáticamente una gran variedad de sonidos diferenciados y distinguidos por ellos para comunicarse. Son eficientes controladores de insectos nocturnos que atacan algunas especies importantes del bosque, y actúan como dispersadores y polinizadores de especies vegetales (Dewey, 2007).

**CEBIDAE.**— Incluye a los monos capuchinos y monos ardilla. Comprende dos clados: **Callitrichinae** con los géneros *Callithrix*, *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Callimico*, y **Cebinae**: con los géneros *Cebus* y *Saimiri*. Se encuentran en zonas tropicales y subtropicales de América Central y del

Sur, desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Son omnívoros (comen frutas e insectos y también carne cuando pueden obtenerla) (Myers, 2000). Son sociales y generalmente diurnos

La fórmula dentaria es:  $i2/2; c1/1; pm3/3; m2-3/$ . La presencia de un tercer premolar es un carácter basal en comparación con cercopitécidos (Myers, 1999). Presentan largas extremidades, dedos con uñas curvadas (no garras), pulgar no oponible y, en algunos casos estos últimos son pequeños o están ausentes, en contraste con el dedo gordo del pie que es oponible grande y fuerte. El cráneo es globoso, con una caja craneana alta y rostro corto; órbitas dirigidas hacia adelante, lo que corresponde a un alto grado de visión binocular.

Actualmente, se reconocen seis géneros. En Argentina un género y dos especies: *Cebus (Sapajus) cay* (Jujuy y Salta) y *C. (Sapajus) nigritus* (Misiones) (Fernández et al., 2017; Teta et al., 2018).

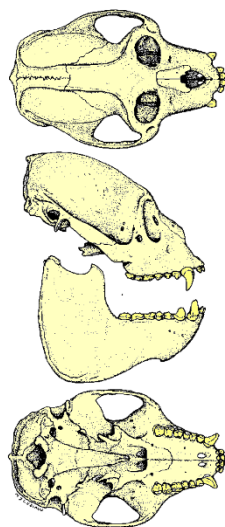


Figura 339: Cráneo de *Alouatta caraya*. Nótese la expansión del dentario para formar la caja de resonancia (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

### CATARRHINI

Son los primates del Viejo Mundo. Catarrhino significa “nariz hacia abajo”, o sea que las fosas nasales se dirigen hacia dicho lado. Incluye a macacos, langures, colobos, papiones, mandriles, gibones, gorilas, chimpancés y el hombre. Arborícolas inicialmente, adaptados a la locomoción terrestre. Miembros con pulgar oponible y todos con uñas. Cara lampiña; nasales acortados, septo internasal estrecho, aproximando los orificios nasales que quedan dirigidos hacia abajo y al frente. Presentan sólo dos premolares; los huesos frontal y esfenoides están en contacto y el hueso timpánico se extiende lateralmente formando un tubo auditivo óseo. Encéfalo grande, con la porción facial acortada, aunque en ocasiones está secundariamente alargada. Con marcado dimorfismo sexual, machos con caninos agrandados. Cola larga o ausente. La fórmula dentaria es:  $i 2/2; c 1/1; pm 2/2; m 3/3$ . Son todos nativos de Asia y África.

La historia filogenética del grupo ha sido estudiada en detalle por el interés en conocer el origen del hombre. Evidencia molecular (como Sibley y Ahlquist, 1987; Miyamoto et al., 1988) y morfológica (como Andrews y Martín, 1987) indican que los chimpancés (*Pan*) son los parientes más cercanos al hombre, seguidos por los gorilas (*Gorilla*) y el orangután (*Pongo*) (Figura 340).

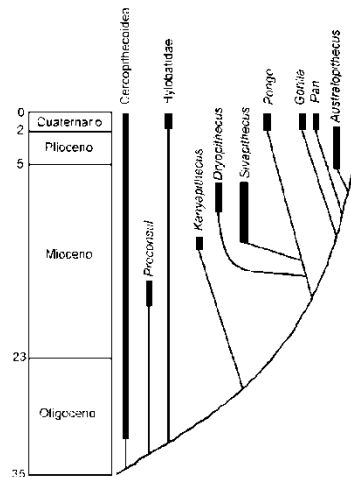


Figura 340: Filogenia de los Catarrhini incluyendo algunos grupos fósiles importantes (Basada en Benton, 2000).

### CERCOPITHECOIDEA

Tronco largo. Caja torácica comprimida (también el resto de primates). Omóplatos a los lados del cuerpo. Cerebros más pequeños que los hominoideos. Clavículas cortas. Zona lumbar más larga que la de los hominoideos. Con dos premolares en cada hemimandíbula; molares con crestas (lofas) que unen pares de cúspides (condición bilofodonta); son omnívoros. La cola es larga, no prensil, o se encuentra ausente (Figura 341).

**CERCOPITHECIDAE.**— Incluye a mandriles, macacos, cercopitecos, babuinos, colobos y muchos otros. En parte arborícolas y en parte secundariamente terrestres de andar cuadrúpedo. Están ampliamente distribuidos desde el sur de Europa (Gibraltar), noroeste de África, en toda África al sur del Sahara, y por el centro y sudeste de Asia, incluyendo el sur de China y la mayor parte de Japón. Con colas largas o cortas, pero nunca prensiles. La fórmula dentaria es:  $i\ 2/2; c\ 1/1; pm\ 2/2; m\ 3/3$ . Pulgares de la mano y dedo gordo del pie oponibles, a excepción del género *Colobus*, que presenta atrofia en los pulgares. Palma y planta de los pies desnudos. Tienen callosidades isquiáticas rodeadas de piel desnuda y vivamente coloreadas; las hembras, antes de la ovulación, las tienen notoriamente ensanchadas.

Se distinguen dos clados tanto ecológico como morfológicamente diferentes. Los **Cercopithecinae**, con representantes principalmente africanos, pero que incluye a los macacos que son asiáticos y norteafricanos; son omnívoros, tienen bolsas en las mejillas y estómagos simples. Los **Colobinae** son folívoros, sin bolsas en las mejillas y con estómagos complejos (Myers, 2000c). Estos incluyen la mayoría de los géneros asiáticos, pero también los monos colobos africanos.

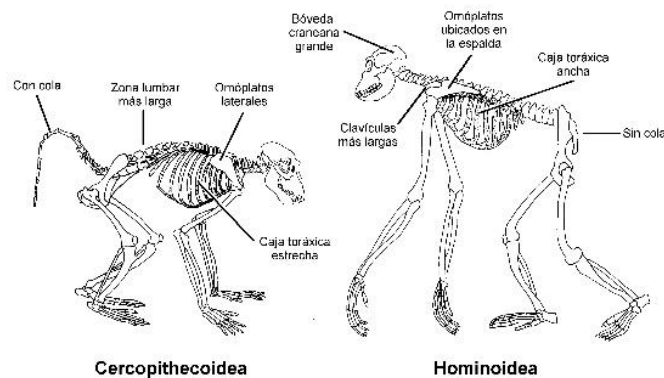


Figura 341: Diferencias esqueléticas entre Cercopitecoideos y Hominoideos.



**HOMINOIDEA**

Incluye al hombre y otros monos estrechamente emparentados. Caja torácica deprimida. Omóplatos en la espalda. Clavículas y cerebro más grandes que los cercopitecoideos. Esternón más ancho que en éstos (Figura 341). Tres premolares en cada hemimandíbula. Molares con cúspides bajas. Los hominoideos son escaladores ágiles de los árboles con excepción de los gorilas y los humanos. Presentan columna vertebral corta y poco móvil, con vértebras caudales (cola) muy reducidas, lo que resulta en la pérdida completa de la cola en especies vivas. Además de la columna vertebral corta, presentan otras características anatómicas que les permite la braquiación (locomoción por balanceo entre los árboles), como las clavículas largas, omóplatos en la espalda, esternón y caja torácica ancha. La mayoría de los hominoideos no humanos son raros o están en peligro de extinción debido a la pérdida del hábitat de la selva tropical, o por la caza de carne de animales silvestres. Los grandes monos de África además enfrentan la amenaza del virus del Ébola, siendo responsable de la muerte de al menos un tercio de las especies desde 1990 (Rush, 2015).

**HYLOBATIDAE.**— Comprende a los gibones y siamang. Habitan en casi todo el sudeste de Asia, en selva tropical lluviosa y en selva subtropical. Son más pequeños que los grandes monos (gorilas, orangutanes, chimpancés); tienen sus brazos muy largos; forman parejas monogámicas como unidad social permanente; no construyen nidos o camas con ramas en los árboles. Los gibones han evolucionado en una poderosa capacidad propulsora en sus extremidades superiores (o verdadera braquiación). También son capaces de dar saltos superiores a 8 m, y pueden caminar bípedamente utilizando sus brazos para balancearse. Al igual que los demás hominoideos su cavidad craneal es voluminosa; sus órbitas son grandes. Algunas especies tienen un saco gular que sirve como caja de resonancia. Sus cantos los hacen fácilmente ubicables por los traficantes de fauna silvestre y por quienes los cazan para vender partes del cuerpo para medicina tradicional. Obtienen su alimento en las horas del día y la mayoría de las especies se alimentan principalmente de pulpa de frutas, hojas e invertebrados (Hutchins, 2003). En la Lista Roja de la UICN, la mayor parte de las especies se clasifican como en peligro de extinción y dos de ellas se catalogan como en Peligro Crítico (Mittermeier et al., 2009). La amenaza de las especies es debido a la deforestación de sus hábitats, caza, para insumos para medicina tradicional, para mascotas o zoológicos.

**HOMINIDAE.**— Incluye al hombre (*Homo sapiens*), chimpancés, gorilas, orangutanes y a varias especies y géneros fósiles. En la clasificación tradicional este clado sólo incluía a los seres humanos; mientras que los orangutanes, gorilas y chimpancés eran colocados en Pongidae. Las clasificaciones modernas dividen a los Hominidae en dos clados: **Ponginae** (orangutanes) y **Homininae** (gorilas, chimpancés y seres humanos).

El origen de este clado es presumiblemente africano (el fósil más antiguo es *Sahelanthropus*, del Mioceno superior (Brunet et al., 2002). El hombre se expandió desde allí por el resto del mundo (Cann, 2001; Ke et al., 2001), y llegó a América hace 16 000 años (Marshall, 2001). No existen evidencias físicas de que haya ningún tipo de homínido nativo de América, y únicamente el que cruzó de Eurasia a América de forma natural fue *Homo sapiens*. Hay dos teorías sobre el origen del hombre y los primeros estadios de la evolución homínida: una postula que la particular anatomía de los homínidos (como el bipedalismo, habilidad manual, cerebro agrandado, y otros) evolucionó sólo una vez y a partir de entonces una secuencia escalonada de ancestro-descendientes culminó en el hombre; la otra postula que la evolución humana ocurrió en una serie de radiaciones adaptativas sucesivas en las cuales las características humanas fueron adquiriéndose en momentos distintos e, inclusive, paralelamente en distintos linajes (Wood, 2002).

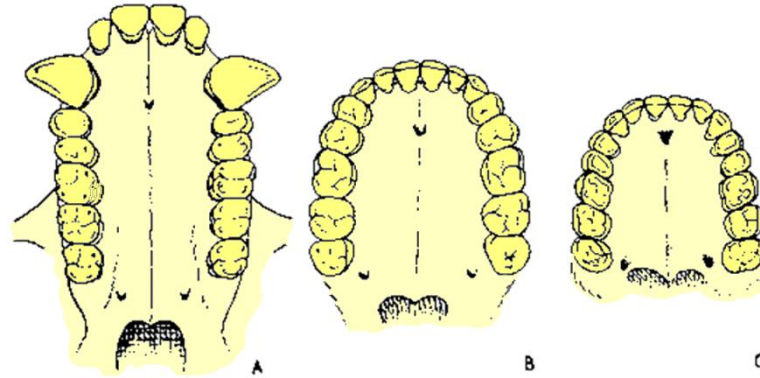


Figura 342: Arcada dentaria de, A: Chimpancé; B: Australopitecino; C: Hombre.

Las principales diferencias morfológicas del hombre con sus parientes más cercanos están relacionadas básicamente con el bipedalismo (pie con pulgar no oponible; cambio en las articulaciones de la rodilla y cadera; acortamiento de la región lumbar; cambio en la posición del *foramen magnum*, y otras) y el mayor tamaño del cerebro (que aumenta desde menos de 300 cm<sup>3</sup> a 1 500 cm<sup>3</sup> en el hombre moderno); concomitantemente se aumenta el tamaño de la parte posterior del cráneo, la cara se acorta y se aplanan, acortándose también la arcada dentaria (Figura 342). Los dedos gordos del pie y los pulgares son oponibles, excepto en los seres humanos, que han perdido la capacidad de oponer los primeros. Los homínidos tienen incisivos anchos y sus caninos nunca se desarrollan en colmillos. Los molares superiores e inferiores son bunodontes. Los Homínidae tienen un complejo comportamiento social. Las expresiones faciales y las complejas vocalizaciones juegan un importante papel en su comportamiento. Generalmente dan a luz a una sola cría, tras una larga gestación si se compara con los otros primates y algunos otros mamíferos. El cuidado parental también es extenso en los homínidos, y sus crías dedican parte de su tiempo al juego.

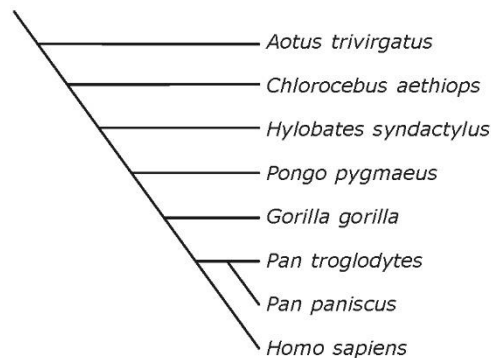


Figura 343: Filogenia de Hominidae, tomada de Salem et al. (2003).

Estudios moleculares mostraron que los primates más cercanos al humano son los chimpancés, gorilas y orangutanes (Figura 340 y Figura 343) (Goodman 1999; Gibb et al., 2000; Liu et al., 2003; Salem et al., 2003). La genómica indica que el 99% de los pares de bases del ADN son compartidos entre chimpancés y seres humanos (Britten, 2002).

En la escala del tiempo, la separación de los gorilas del clado que contiene a los seres humanos y chimpancés fue entre 6 y 7 millones de años atrás, y el ancestro común más reciente de los seres humanos y los chimpancés se ubicaría entre 5 y 6 millones de años atrás (Goodman, 1999; Wildman et al., 2003). La separación entre seres humanos y babuinos, y entre seres humanos y lémures, habría sido hace aproximadamente de 25 y 55 millones de años, respectivamente (Goodman, 1999). Análisis genómicos comparativos indican que las marcadas diferencias entre

los seres humanos modernos y los chimpancés, probablemente se deben a cambios en la regulación de genes y no a modificaciones de éstos, una idea propuesta por vez primera hace más de 30 años (Bradley, 2008).

**Ponginae:** Incluye a los orangutanes, *Pongo pygmaeus* (orangután pigmeo) y *P. abelii* (orangután). Los orangutanes se alimentan principalmente de fruta. También consumen cortezas, hongos, hojas tiernas y algunos insectos que encuentra en su hábitat.

**Homininae:** Incluye a Gorillini y Hominini, es decir a los gorilas, chimpancés y al hombre.

**Clado Gorillini:** Con *Gorilla gorilla* (gorila). Los gorilas orientales son los mas grandes, con machos que pesan entre 140 a 180 kilogramos. Cuando carecen de fruta para alimentarse, en ciertas épocas del año o en ciertas regiones, recurren a comer brotes y hojas. Los gorilas se encuentran en peligro de extinción, por la destrucción de su hábitat y la cacería. Son filogenéticamente muy cercanos a los humanos y están considerados como altamente inteligentes; también usan herramientas en estado salvaje.

**Clado Hominini:** Con *Pan troglodytes* (chimpancé común), *P. paniscus* (bonobo o chimpancé pigmeo) y *Homo sapiens* (hombre). Dentro de esta tribu está la especie viviente más pequeña de Hominidae, el bonobo, de 30 a 40 kilogramos de peso. Los chimpancés se alimentan principalmente de fruta, también de hojas, nueces, raíces e invertebrados; también cazan cerdos, aves y otros monos e incluso matan a chimpancés de otras familias. Cazán de forma cooperativa: por ejemplo, mientras uno persigue a un mono distinto por los árboles, otro obstruye la ruta de escape y un tercero lo espera para emboscarlo (Stanford, 1995). Tanto en los chimpancés como en los gorilas, los grupos incluyen al menos un macho dominante, y las hembras abandonan el grupo en la madurez. Los chimpancés usan herramientas de piedra, palos largos para cavar en los termiteros y palos pequeños que modifican en un extremo para poder sacar y capturar termitas, también se lo ha observado utilizando herramientas como lanzas que afilan con los dientes y las usan para ensartar gálagos de Senegal en los huecos de los árboles (Bijal, 2004; Fox, 2007; Pruetz, 2007).

## EVOLUCIÓN HUMANA

La evolución humana u hominización es el proceso de evolución biológica de la especie humana desde sus ancestros hasta la actualidad (Wood y Richmond, 2000). El estudio de este proceso requiere de un análisis interdisciplinario en el que intervienen por ejemplo la genética, antropología física, paleontología, arqueología y la lingüística. El término humano, está referido a los representantes de la especie *Homo sapiens*, entonces, el estudio específico de la evolución humana es el estudio del linaje, o clado, que incorpora a todas las especies más cercanas a los humanos modernos que a los chimpancés. Estudios morfológicos, genéticos y moleculares han determinado que la especie más cercana a *Homo sapiens* es *Pan troglodytes* (chimpancé) (Shoshani et al., 1996; Perelman et al., 2011), comparte casi el 99 % de los genes con el chimpancé y con el bonobo. Evidencia molecular y paleontológica (Chen y Li, 2001; Brunet et al., 2002) estimaron que el ancestro común entre *H. sapiens* y *P. troglodytes*, vivió en África entre 5 a 7 millones de años atrás. A partir de esta divergencia, dentro del linaje homínido continuaron apareciendo nuevas especies, todas ellas extintas actualmente a excepción de *Homo sapiens*.

Hay distintas etapas en la línea evolutiva humana: **Pre-australopitecinos:** Los primeros posibles homínidos bípedos (homininos) fueron *Sahelanthropus tchadiensis* encontrado en África central (Chad), pero hay dudas sobre si se encuentra en nuestra línea evolutiva (Fullola y Nadal, 2005), *Orrorin tugenensis* y *Ardipithecus* (de África oriental) con una antigüedad de entre 7 Ma y 4,5 millones de años. Los fósiles de estos homínidos son escasos y fragmentarios y no se sabía si eran totalmente bípedos, aunque al descubrirse un esqueleto casi completo de un ejemplar de *Ardipithecus ramidus* (Ardi), concluyeron que era bípedo y que caminaba con la espalda recta, pero por la forma del pie y la posición del dedo gordo dirigido hacia adentro indica que debía caminar apoyándose sobre la parte externa de los pies y que no podía recorrer grandes distancias. Los *Australopithecus*, de los que se han conservado esqueletos muy completos (como el de la famosa Lucy) fueron los primeros homínidos completamente bípedos.

**Australopitecinos:** Estos tuvieron un notable éxito ecológico en las sabanas arboladas del este de África entre 4 y 2,5 millones de años, con especies que se esparcieron desde Etiopía y el Chad hasta Sudáfrica. Su extinción se piensa que fue producto de una crisis climática que condujo a la desertificación de la sabana, dando lugar a las estepas hace unos 2,8 millones de años. Como resultado de esto, algunos *Australopithecus* se especializaron en el consumo de vegetales duros y de poco valor nutritivo, desarrollando un poderoso aparato masticador; otros se hicieron más carnívoros, originando a los primeros *Homo*.

**Primeros Homo:** No se sabe a ciencia cierta de qué especie proceden los primeros representantes de *Homo*; se han propuesto *Australopithecus africanus*, *A. afarensis*, *A. garhi* y *Kenyanthropus platyops*, pero no hay consenso general (Leakey et al., 2001). Como pertenecientes al género *Homo* se conocen los homínidos capaces de elaborar herramientas de piedra, aunque esto se encuentra en duda; por ejemplo, se sugirió que *A. ghari* fue capaz de fabricar herramientas hace 2,5 millones de años (Asfaw, 1999). Las más antiguas proceden de la región de Afar (Etiopía) y su antigüedad se estima en unos 2,6 millones de años, pero no existen fósiles de homínidos asociados a ellas (Semaw, 2000). De esta etapa se encuentran *Homo rudolfensis* y *H. habilis*, que habitaron África Oriental entre 2,5 y 1,8 millones de años atrás (algunas veces

## UN LARGO RECORRIDO HASTA LLEGAR A HOMO

**Especies primitivas:** Vivieron en clima frío con alternancia de lluvias. Se alimentaban de hierba, frutos, bayas, insectos y hormigas; tenían dientes y muelas pequeños con fina capa de esmalte. Comienza el bipedalismo. Cráneo globular con enormes arcos superciliares, sin cuello desarrollado, cerebro reducido (aspecto similar a un chimpancé), con brazos largos y piernas cortas.

**Especies de transición:** Son arbóreos y bípedos. Cráneo más alargado y plano, arcos superciliares menos pronunciados, foramen magnum más vertical; inicio del desarrollo del cuello y un ligero aumento del volumen cerebral. Dientes pequeños, muelas más grandes y capa de esmalte más gruesa. Los brazos son largos y potentes, pulgar oponible; las piernas comienzan a alargarse; los metatarsos de los pies inician una curvatura.

**Especies llamadas "Robustus":** Hay cambio climático, el clima es más árido y seco. Dieta a base de frutos, vainas, semillas, carne. Molarización muy potente, con grandes molares y gruesa capa de esmalte. Cráneo con cresta sagital que confiere a la frente una forma particular, necesaria para conectar los potentes músculos que unen la poderosa mandíbula; con arcos cigomáticos necesarios para que los potentes músculos se inserten en la mandíbula inferior.

**Especies de los *Homo* antiguos:** Se generan nuevas masas boscosas. La alimentación es más variada con frutas y verduras, y no tan duras; también comen carne y grasa, con esto consiguen reducir el tubo digestivo, gastando menos energía en la digestión; y así aumentan el tamaño del cerebro a 800 C. C. Las mandíbulas son más pequeñas y estrechas, por una alimentación más completa. Son los primeros en utilizar herramientas de piedra tallada (*Homo habilis*). Se inicia la evolución del género *Homo*, del cual procede el ser humano. Convivieron con los últimos *Australopithecus*.

**Especies de los *Homo* medio:** Hay una progresiva aridez, con expansión de sabanas herbáceas. Desaparecen rasgos primitivos como brazos largos, mandíbulas grandes y la cresta sagital solo se encuentra en forma rudimentaria. Se afianza la postura bípeda, con piernas más largas y hay un aumento del volumen de la caja craneana. Pasan de ser sedentarios a recorrer grandes distancias, descubren el fuego y su uso; tallan hachas y practican la caza sistemática que les proporciona una alimentación más rica y energética. Salen de Africa y se trasladan a Dmanisi (Georgia), China e Indonesia.

**Especies de los *Homo* modernos:** Hay cambio climático con enfriamiento de Europa y Asia (hielo y glaciares), aridez en Africa (extensión de sabana y desierto). Empiezan a aparecer rasgos modernos, el *Homo erectus* evoluciona en Africa, emigra hacia Europa adaptándose y evoluciona a los neandertales (*H. neanderthalensis*), y llega a España (Atapuerca). Este tiene una cultura más sofisticada y empieza a enterrar a sus muertos. El *H. rhodesiensis* evoluciona en Africa y consigue llegar a Australia.

***Homo* actual (*Homo sapiens*):** El *H. sapiens* surgió alrededor del año 40000 a.c. El *H. sapiens* era más alto que *H. neanderthalensis*, con cráneo alargado, la frente amplia y la quijada redondeada. Este sustituiría a *H. neanderthalensis* y hace 25 000 poblaría toda la tierra. El *H. sapiens* es el responsable de la perfección de las técnicas de obtención de alimentos, ampliación de las formas de organización social, de la religión y de las manifestaciones culturales.



## RODENTIA

Es el orden más numeroso conteniendo aproximadamente, el 42% de las especies de mamíferos. Habitan en todos los continentes excepto en la Antártida. Varían desde formas muy pequeñas (algunas especies de los géneros (*Mus*, *Calomys*) a formas de gran tamaño (*Hydrochoerus*). Ecológicamente son muy diversos, están asociados a una gran variedad de hábitats, desde selvas tropicales hasta estepas y desiertos. El grupo incluye animales terrestres, arborícolas, fosoriales, semiacuáticos, corredores y otros. La mayoría son primariamente herbívoros, aunque algunas especies incluyen en su dieta insectos y otros animales; otras son omnívoras. El orden comprende especies estrictamente solitarias (excepto en la época de apareamiento), otras han desarrollado un marcado sistema social, y algunas viven en parejas. Los roedores tienen numerosos depredadores y son la base de la alimentación de muchos de ellos, como otros mamíferos, aves, reptiles y anfibios, e incluso invertebrados cazan roedores.

Hay tendencia a la reducción de dientes. Tienen un par de incisivos de crecimiento continuo (en la mandíbula superior e inferior) con forma de arco, con esmalte en la cara externa (en la cara interna queda expuesta la dentina) y en los márgenes laterales, y su extremo distal presenta forma de cincel; para la acción de roer, los incisivos superiores ocluyen alternativamente en movimientos anteroposteriores, lo que produce que el borde biselado corte en cizalla. Si el desgaste de los incisivos no es suficiente, estos continúan creciendo y pueden penetrar dentro de una parte del cráneo. Existe un gran diastema entre los dientes incisivos y los premolares ya que los caninos están ausentes; premolares reducidos a dos o ausentes; molares muy diversificados con tendencia a la hipsodoncia. Los premolares y molares se encuentran en patrones que diferencian a los distintos grupos. En la mayoría de los casos no hay ningún cambio de dientes incisivos (monofiodoncia), pero algunas especies de cávidos presentan dientes de leche, que son sustituidos antes de nacer por los dientes permanentes. Las patas anteriores generalmente tienen cinco dedos, en algunas especies el pulgar está poco desarrollado o ausente; el número de dedos de los miembros posteriores varía entre dos y cinco. Presentan los músculos pterigoideos bien desarrollados (participan en el movimiento de la mandíbula inferior), las fosas glenoideas alargadas sin procesos postglenoideos (que permite que la mandíbula inferior pueda moverse hacia adelante y hacia atrás). La órbita ocular siempre queda abierta por la parte posterior y nunca está rodeada de hueso. El arco cigomático está bien desarrollado (Myers, 2000e) y se encuentra situado delante de los dientes posteriores (premolares y molares). En muchas especies, el foramen infraorbital es muy grande o tan grande como la órbita ocular, y está atravesado por una parte del masetero. El masetero es grande e incrementa la potencia en el momento de roer. La región cigomática del cráneo y el foramen infraorbital están modificados para el pasaje de varios brazos del masetero, principal músculo utilizado en la masticación. Según esto, se distinguen cuatro configuraciones de la musculatura masticatoria (Figura 344).

**PROTOGOMORFA:** el masetero profundo se extiende desde la parte media de la mandíbula hasta la región media del arco zigomático y el masetero lateral desde el extremo anterior del maxilar, donde se encuentra una prominencia o tubérculo masetérico (punto de origen del masetero), hasta la región posterior de la mandíbula. Esta configuración se encontraba en grupos extinguidos del Paleoceno, y en los castores de montaña. En las ratas topo, esta característica se ha desarrollado a partir de una configuración histricomorfa original.

**SCIUROMORFA:** el masetero lateral se origina en la zona alta de la placa cigomática y se inserta en la región posterior de la mandíbula; el masetero profundo se extiende desde la zona media de la mandíbula hasta la parte posterior del arco cigomático. El foramen infraorbital es muy pe-

queño (marmotas) o ausente, y no permite el paso de ningún músculo. Esta configuración se encuentra en la mayoría de las ardillas, los castores, los geómidos y en los extintos Eomidae.

**MYOMORFA:** el masetero profundo pasa a través de un foramen infraorbital pequeño, en tanto que el lateral se adelanta frontalmente. Esta configuración permite un roído óptimo, y se encuentra en los muroideos, y como rasgo convergente en algunos lirones (considerados ocasionalmente como "pseudomiomorfos").

**HYSTRICOMORFA:** masetero profundo muy desarrollado pasa a través de un foramen infraorbital de gran tamaño; el lateral no se modifica. Esta configuración se encuentra en los hystricomorfos, los anomalúridos, las ratas liebre sudafricanas, algunos muroideos y en el género *Graphiurus*.

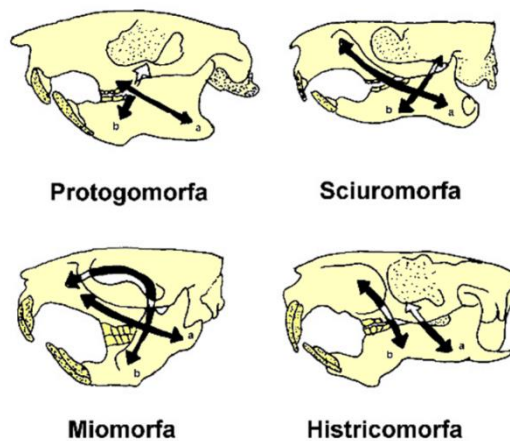


Figura 344: Disposición de las porciones lateral (a) y profunda (b) del músculo masetero.

Tullberg (1899) propuso dos divisiones (Sciurognathi e Hystricognathi), basado en el ángulo inferior de la mandíbula, en relación con el plano de los incisivos. En Sciurognathi, el cuerpo del maxilar inferior y el borde exterior de la rama mandibular inferior se encuentran prácticamente en línea recta. En Hystricognathi el cuerpo del maxilar inferior y el borde exterior de la rama mandibular forman un ángulo. La morfología de la mandíbula de Myomorpha, Sciuromorpha, Anomaluromorpha y Castorimorpha es sciurognata mientras que los Hystricomorpha tienen mandíbulas hystricognata.

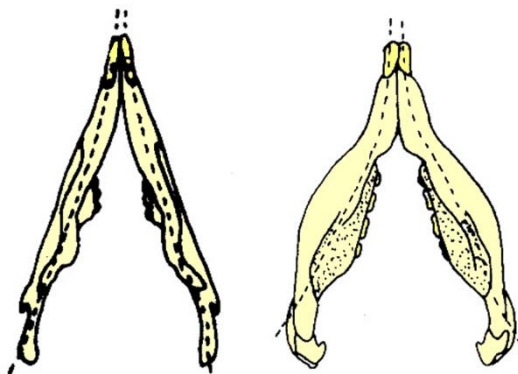


Figura 345: Mandíbula Sciurognathi e Hystricognathi.

Filogenéticamente, Rodentia pertenece a los Euarchontoglires (Archibald, 2003; Murphy et al., 2001a, b; Delsuc et al., 2002; Huchon et al., 2002; Archibald, 2003; Helgen, 2003; Huchon et al., 2002; Murphy et al., 2001a, b, Waddell y Shelley, 2003). Se considera actualmente que el

orden es monofilético, de acuerdo con resultados de diversos autores obtenidos a través de estudios morfológicos y moleculares (Nedbal et al., 1996; Huchon et al., 1999, 2000; Adkins et al., 2001; DeBry y Sagel, 2001; Murphy et al., 2001a; Lin et al., 2002; Carleton y Musser, 2005).

Durante mucho tiempo los roedores estuvieron divididos en tres grandes grupos: Sciuromorpha, Myomorpha, e Hystricomorpha (como, por ejemplo, McKenna y Bell, 1997), cuyos nombres hacían referencia a la disposición de los músculos cigomático y masetero del cráneo. Actualmente esos nombres se han descartado ya que se ha comprobado que en muchos casos hay convergencia en esos caracteres, y en otros casos los grupos comprenden más de una disposición; por lo tanto, estos nombres clásicos ya no representan clados monofiléticos.

Actualmente hay relativo consenso en que hay cinco grandes grupos de roedores, basándose en características principalmente moleculares: Sciuromorpha, Ctenohystrica, Castorimorpha, Anomaluromorpha y Myodonta (Figura 346) (Blanga-Kanfi et al., 2009; Fabre et al., 2012, 2015; Faurby y Svenning, 2015; Arregoitia et al., 2017).

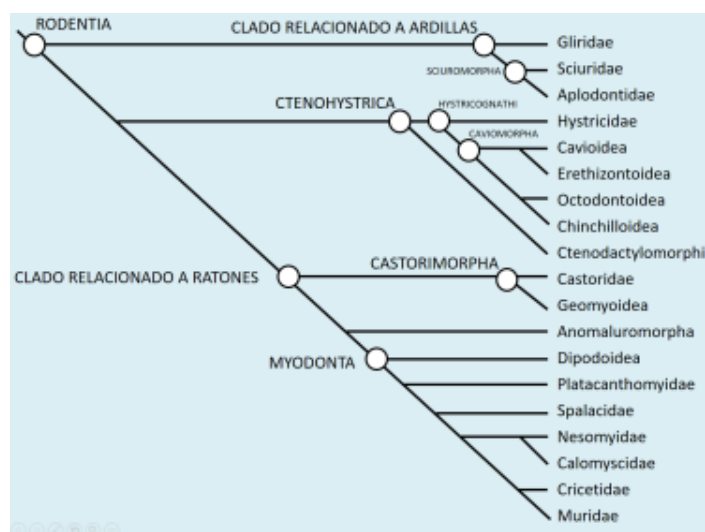


Figura 346: Filogenia de Rodentia (Basada en Fabre et al., 2012; 2015).

La posición filogenética de los clados Castorimorpha y Anomaluromorpha tienen menor sustento que los otros grupos, así que es posible que con nueva evidencia sean incluidos en alguno de los otros tres grandes grupos de roedores.

Casi el 95 % de las especies de roedores de América del Sur pertenecen a dos grandes clados: Caviomorpha (Ctenohystrica) y Sigmodontinae (Myodonta: Cricetidae) (Lessa et al., 2014; Patton et al., 2016). Por ese motivo, daremos a continuación solo una vista general de los restantes grupos, y desarrollaremos con más detenimiento a los grupos con representantes en Argentina.

### CLADO RELACIONADO A LAS ARDILLAS

Análisis filogenéticos moleculares apoyan la agrupación Sciuridae + Aplodontiidae (suborden Sciuromorpha de McKenna y Bell, 1997), y sugieren que Gliridae es el clado hermano de los anteriores (Adkins et al., 2001, 2003; Huchon et al., 2002; Montgelard et al., 2002; Fabre et al., 2012, 2015).

#### SCIUROMORPHA

Incluye a las ardillas, marmotas, perritos de la pradera, castores de montaña. Presenta dos clados: Aplodontiidae y Sciuridae. Sciuridae es el único que tiene la morfología del masetero con condición sciuromorfa (Figura 344; Maier et al., 2002); mientras que Aplodontiidae es protogomorpha en la morfología de su masetero (Figura 344).



**SCIURIDAE.**— Incluye a las ardillas terrestres, ardillas voladoras, perritos de la pradera y marmotas; ausentes sólo en Australia y Madagascar. Patas cortas, pero fuertes. Con uñas curvadas y afiladas, se agarran a la corteza cuando saltan de un árbol a otro. Miembros posteriores más largos que los anteriores, con cuatro dedos en los anteriores y cinco en los posteriores. Los arborícolas tienen cola larga y tupida que ayuda a mantener el equilibrio cuando andan por las ramas. Frontales con apófisis postorbitales muy desarrolladas. Placa zigomática ancha. Molares de corona baja y cuspidados, con un premolar en el maxilar y en la mandíbula. Las sciuridae sudamericanas tienen hábitos diurnos. Presentan buena visión para calcular las distancias y algunas son capaces de planear, ya que tienen membranas entre sus patas que ejercen la función de paracaídas. Son predominantemente herbívoros, pero algunos pueden comer insectos e incluso pequeños vertebrados. Las ardillas que viven en zonas templadas a menudo entierran los frutos secos y semillas para su uso durante el invierno, lo que las convierte en importantes dispersores de semillas. Muchas ardillas terrestres hibernan y almacenan algunos alimentos en madrigueras subterráneas (Jansa y Myers, 2000). Algunas especies del norte son cazadas por su suave y espeso pelaje y muchas de las especies más grandes son cazadas para la alimentación (Jansa y Myers, 2000). La cola de la ardilla gris se utiliza para fabricar pinceles que usan los artistas, y la grasa de la marmota como medicina (Jansa y Myers, 2000).

En América del Sur se encuentran dos clados: **Sciurillinae** con la especie *Sciurillus pusillus*, y **Sciurinae** con los géneros: *Guerlinguetus*, *Hadroscurius*, *Microsciurus*, *Notosciurus*, *Simosciurus* y *Syntheosciurus*. En Argentina dos especies selváticas: *Guerlinguetus brasiliensis* (Misiones) y *Notosciurus pucheranii* (Jujuy) (de Vivo y Carmignotto, 2015).

### CTENOHYSTRICA

La definición moderna de Hystricomorpha, también conocida como Entodacrya o Ctenohystrica, es una hipótesis taxonómica que une a los Ctenodactylidae (gundis) con los roedores Hystricognathi (Carleton y Musser, 2005). Existe consenso tanto molecular como morfológico, para esta relación (Figura 347). Ctenohystrica es uno de los principales linajes de roedores y contiene diversas formas relacionadas con gundis, puercoespines, y conejillos de Indias. Análisis filogenéticos de este grupo utilizando secuencias genómicas mitocondriales y nucleares confirman la monofilia de Hystricognathi (Patterson y Upham, 2014).

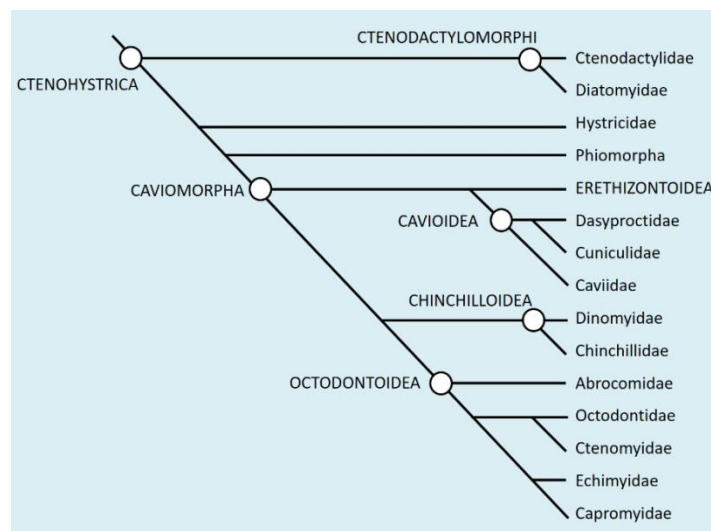


Figura 347: Filogenia de Ctenohystrica, especialmente de Caviomorpha (basada en Upham y Patterson, 2015).

## HYSTRICOGNATHI CAVIOMORPHA

Este grupo comprende de 10 a 13 clados dependiendo de diferentes autores, generalmente dispuestas en cuatro clados (Cavioidea, Erethizontoidea, Chinchilloidea, Octodontoidea). La placa zigomática se encuentra ausente. Son histicognatos, y además según la musculatura masticatoria son histicomorfos, el foramen infraorbital por donde pasa el músculo masetero está muy desarrollado (puede llegar al tamaño de la órbita).



Figura 348: Distribución de Caviomorpha en América (basada en Upham y Patterson, 2015).

Comprende un grupo numeroso de roedores, con muchas especies. Los representantes de este grupo se encuentran en África, Asia y América del Sur, aunque la mayoría se encuentran en este último continente (Figura 348). En este grupo se incluyen algunos de los roedores más grandes, como los carpinchos sudamericanos. También se encuentran en el grupo algunas de las especies de roedores más inusuales, como las ratas topo, y algunas de las más conocidas, como puercoespines, cobayos y chinchillas. Muchas especies son utilizadas como alimento por el hombre, incluidos los carpinchos, vizcachas, ratas espinosas, cobayos, pacas y agutís (Dewey, 2007). Los Caviomorpha sufrieron una diversificación explosiva en América del Sur y sacaron rápidamente de competencia a otros pequeños mamíferos de ese nicho, como algunos marsupiales (Vassallo y Antenucci, 2015). En Argentina se encuentran representadas los clados: Abrocomidae, Caviidae, Ctenomyidae, Chinchillidae, Cuniculidae, Dasyproctidae, Echimyidae, Erethizontidae y Octodontidae.

### ERETHIZONTOIDEA

Incluye a Erethizontidae (puercoespines) con dos clados: **Chaetomyinae**, con la especie *Chaetomys subspinosus* endémica de la Mata Atlántica del sudeste de Brasil, y **Erethizontinae** con el puercoespín norteamericano (*Erethizon dorsatum*) y unas 13 especies neotropicales del género *Coendou* (incluyendo los antiguos géneros *Echinoprocta* y *Sphiggurus* en *Coendou*; Voss, 2011, Voss et al., 2013).

**ERETHIZONTIDAE.**— Puercoespines o coendúes del Nuevo Mundo, propios de regiones selváticas. Se distribuye desde la costa ártica de América del Norte hasta el norte de México y los Apalaches y desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Pueden ser arborícolas (*Coendou*), y otros pueden tener sus refugios en la tierra. Son robustos, con cabezas romas y redondeadas, hocicos carnosos y móviles. Pelaje muy modificado, con pelos rígidos, algunos de los cuales se han transformado en púas o espinas; las espinas se mezclan con pelos largos y suaves. La cola puede ser prensil como en *Coendou*, tiene púas y sus puntas son desnudas; sus patas posteriores tienen cuatro dedos con uñas largas y fuertemente curvadas para trepar; son arborícolas. La fórmula dentaria es: i1/1; c0/0; pm1/1; m3/3. Molares de crecimiento continuo con pliegues de esmalte que forman islas, complejos y de tamaño similar. Incisivos anaranjados en su parte anterior. Cráneo con rostro corto, proceso angular de la mandíbula muy curvado; arcos

zigomáticos fuertes. Bulla timpánica globosa. El corto paladar termina a la altura del segundo molar. El canal infraorbital es enorme y carece de un segundo surco o canal para nervios y vasos sanguíneos. Tienen mala visión pero el sentido del olfato está bastante desarrollado (Gorog y Myers, 2000). Son nocturnos, viven solitarios o en parejas y son principalmente herbívoros (incluyendo en su dieta raíces, tallos, bayas, frutas, semillas, nueces, hierbas y flores). Algunas especies también comen insectos y pequeños reptiles. La carne de *Coendou* es consumida por indígenas de América del Sur y las púas de *Erethizon* se utilizan como decoración de algunas tribus (Gorog y Myers, 2000). En Argentina: *Coendou prehensilis*, vive en selvas de Salta (Voss, 2015); *C. bicolor* en Jujuy (Heinonen y Bosso, 1994; Díaz, 1999; Alvarez y Martínez, 2006b; Voss, 2015); *C. spinosus*, Misiones (Voss, 2015).

## CAVIOIDEA

Incluye a roedores del Nuevo Mundo con gran variedad de formas y modos de vida, entre las que se encuentran el carpincho o capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), las cutias (*Dasyprocta* sp.), la paca (*Cuniculus paca*), los apreá o cavia (*Cavia aperea*), etc. Es un grupo monofilético comprobado por numerosos estudios genéticos, moleculares y morfológicos, además de constituir una de las más importantes radiaciones de roedores sudamericanos (Rowe y Honeycutt, 2002; Fabre et al., 2012; Vasallo y Antenucci, 2015). El grupo comprende tres clados, Caviidae (que incluye los subgrupos **Caviinae**, **Hydrochoerinae** y **Dolichotinae**), Cuniculidae y Dasyproctidae (Patton, 2015). Estudios moleculares estiman una diversificación basal de los géneros y clados actuales de este grupo en 26.5 millones de años (Opazo 2005; Upham y Patterson, 2012). Algunos análisis moleculares apoyan a los Dasyproctidae (Rowe y Honeycutt 2003; Opazo 2005; Rowe et al., 2010; Pérez y Pol., 2012) o Cuniculidae (Upham y Patterson, 2012) como el grupo basal del gran clado Caviioidea.

**CAVIIDAE.**— Cobayos, cuises, maras y carpinchos. Es un grupo nativo de América del Sur que se extiende al norte hasta Panamá y ocupa una amplia gama de hábitats, incluyendo pastizales méxicos y xéricos, bordes de bosques y marismas (Dunnum, 2015). Tamaño desde pequeños (cuises), grandes (maras) o muy grandes (carpinchos). La mayoría de los cavidos tienen cuerpos cortos, pesados y cabezas grandes; la cola es muy pequeña (*Dolichotis*) o está ausente. Tienen cinco dedos en las extremidades anteriores y tres en las posteriores, con las uñas romas y con forma de garra o como un casco. La fórmula dentaria es: i1/1; c0/0; pm1/1; m3/3. Premolares y molares de crecimiento continuo, formados por prismas en forma de “V”, de relieve sencillo y coronas altas. Son terrestres, herbívoros, excavadores, crepusculares o diurnos. El cuis doméstico, *Cavia porcellus*, ha sido criado para utilizar su carne durante más de tres mil años en América del Sur, también para la investigación de laboratorio y como mascota (Gorog y Myers, 2000). *Microcavia* ha afectado negativamente a los seres humanos, como plaga de cultivos y la construcción de sus madrigueras son un peligro para los caballos (Gorog y Myers, 2000).

Se reconocen seis géneros (*Cavia*, *Galea*, *Microcavia*, *Kerodon*, *Dolichotis* e *Hydrochoerus*) en tres clados (**Caviinae**, **Dolichotinae** e **Hydrochoerinae**) (Woods y Kilpatrick, 2005). Análisis filogenéticos moleculares (Rowe y Honeycutt, 2002; Opazo, 2005; Rowe et al., 2010; Upham y Patterson, 2012) proporcionan un fuerte apoyo para los tres clados y la posición de *Hydrochoerinae* como grupo hermano de los *Dolichotinae* (Pérez y Pol, 2012). En los Caviidae hay una gran variación en sistemas sociales y de apareamiento. Los *Dolichotinae* son altamente sociales y monógamos, *Hydrochoerus* y *Kerodon* (*Hydrochoerinae*) son poligínicos y altamente sociales, mientras que *Cavia*, *Galea* y *Microcavia* son promiscuos con baja sociabilidad (Novak, 1999; Rowe y Honeycutt, 2002; Adrian y Sachser, 2011).

**Caviinae:** Incluye tres géneros de cuises (*Cavia*, *Galea* y *Microcavia*). Presentan orejas cortas, cola rudimentaria, miembros relativamente cortos. Estudios moleculares sugieren que *Microcavia* y *Cavia* están más estrechamente relacionados entre sí que con *Galea* (Woods y Kilpatrick, 2005). En Argentina (Dunnum, 2015; Teta et al., 2018): *Microcavia australis* (cuis chico), *M. jayati*, *M. maenas* y *M. shiptoni* (cuis andino); *Galea leucoblephara* (cuis de dientes amarillos de tierras

bajas), *Galea comes* (cuis de dientes amarillos de tierras altas); *Cavia aperea* (cuis campestre) y *Cavia tschudii* (cuis serrano).

**Dolichotinae:** Las maras tienen cuerpos robustos, tres dedos afilados en las patas traseras y cuatro dedos en las patas delanteras; son herbívoros. En Argentina: *Dolichotis salinicola* (mara chaqueña o conejo de los palos) y *D. patagonum* (mara patagónica) (Dunnum, 2015; Teta et al., 2018). La mara chaqueña vive en el Chaco sudamericano, el monte seco espinoso y pastizales de Argentina, Paraguay y Bolivia. La mara patagónica vive en estepas semiáridas y desiertos de arbustos espinosos del oeste, centro, y sur de la Argentina. Las maras patagónicas son monógamas y la pareja permanece junta hasta la muerte de uno de ellos; forman guarderías coloniales temporales para cuidar a las crías de madres múltiples; se alimentan de pastos y otros vegetales. La mara chaqueña vive en parejas o en grupos. La provincia de Mendoza la declaró monumento natural provincial por una ley sancionada en 1985.

**Hydrochoerinae:** Capibaras o carpinchos y mocós que habitan el sur de América Central hasta el centro-este del Cono Sur de América del Sur. Dos géneros actuales: *Hydrochoerus* y *Kerodon*. *Kerodon* está incluido en este clado debido a que estudios moleculares y morfológicos, avalan la relación de que este es el taxon hermano de *Hydrochoerus* (Rowe y Honeycutt, 2002; Opazo, 2005; Upham y Patterson, 2012). Algunos autores reconocen a Hydrochoeridae como un clado separado, mientras que para otros investigadores son un clado dentro de Caviidae (Hydrochoerinae), conclusión arribada mediante estudios filogenéticos moleculares (Rowe y Honeycutt, 2002; Woods y Kilpatrick, 2005; Honeycutt, 2012).

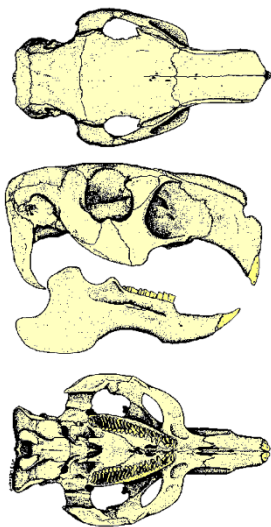


Figura 349: Cráneo de *Hydrochoerus hydrochaeris* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

Los carpinchos tienen el cuerpo robusto y grande (son los roedores más grandes conocidos actualmente), del tamaño de un cerdo (su nombre científico significa “cerdo de agua”). La piel es gruesa y los pelos son como cerdas. Patas cortas, cabeza grande, ojos ubicados dorsalmente y muy atrás en la cabeza, orejas pequeñas. Miembros anteriores con cuatro dedos y posteriores con tres con membranas natatorias cortas, terminando en uñas fuertes. Cola muy corta, hocico fuerte. Incisivos inferiores y superiores blancos con un surco longitudinal medio, premolares y molares de crecimiento continuo, el último molar superior más largo que todos los anteriores juntos (Figura 349).

Son semiacuáticos, viven cerca de estanques, ríos y pantanos alimentándose de plantas acuáticas. Son gregarios y diurnos, excelentes nadadores, capaces de bucear y permanecer bajo la superficie durante 5 minutos. También tienen la costumbre de sumergirse, de modo que sólo sus fosas nasales queden por encima de la superficie (Myers, 2000d). Una sola especie en la

Argentina, *Hydrochoerus hydrochaeris* (carpincho) vive en pantanos, esteros, ríos y lagunas con densa vegetación acuática del norte y noreste hasta Buenos Aires. En algunas regiones es considerada plaga de la agricultura. La especie está siendo criada en cautiverio ofreciendo buenas rentabilidades y productos como carne y cueros, de mejor calidad (Alvarez y Martínez, 2006c). Los capibaras viven en grupos de alrededor de 10 individuos y, a veces, muchos más, cada uno con un solo macho dominante y varias hembras, machos subordinados y juveniles.

Los mocós (*Kerodon*) habitan en Brasil y son más pequeños que los *Hydrochoerus*. Son de tamaño mediano con cuerpos de conejo, patas fuertemente acolchadas, sus uñas son romas en todos los dedos excepto una pequeña garra de aseo en el dedo más externo del pie.

**DASYPROCTIDAE.**— Agutíes y acuchíes de América Central, algunas islas del Caribe y América del Sur. Las extremidades son largas y relativamente delgadas. La cabeza es grande, orejas pequeñas y redondeadas y los ojos grandes. Las patas delanteras tienen cinco dedos, los tres medios desarrollados con el dígito III alargado; el pollex se reduce a una estructura parecida a una perilla, y el dígito V es corto; patas posteriores con tres dedos (Patton y Emmons, 2015). Cola corta (*Myoprocta*) o casi vestigial (*Dasyprocta*). En general el color del pelaje varía mucho desde negro, marrón o rojizo a amarillento con pelos individuales donde alternan bandas de eumelanina y feomelanina (“pelaje bandeado agoutí”). Arcos zigomáticos relativamente delicados, sin ningún rastro de la ampliación de la placa que caracteriza a las pacas (Cuniculidae). Molares con plexos reentrantes, que les dan aspecto de islas. Incisivos relativamente delicados. Son herbívoros generalistas, consumen frutas, nueces, plantas suculentas, hojas, raíces. Viven en madrigueras y entierran algunos de sus alimentos para usarlos posteriormente. Rápidos y buenos corredores. Dos géneros: *Myoprocta* (acuchíes, agoutí enano) de la cuenca del Amazonas; generalmente viven en las riberas de los ríos, donde cavan agujeros, y *Dasyprocta* (agoutí), es nativo de América Central, norte y centro de Sudamérica y el sur de las Antillas Menores y Mayores; sus cuerpos están cubiertos de pelo áspero que se eleva cuando se alarma el animal. Al igual que las pacas, tiene su carne un sabor suave (Myers, 2000a). En Argentina *Dasyprocta azarae* (agutí bayo) de Jujuy, Misiones y Salta (Patton y Emmons, 2015; Teta et al., 2018).

**CUNICULIDAE.**— Pacas de bosques tropicales de América Central y del Sur, desde el nivel del mar hasta alrededor de 3000m de altitud. La cabeza es grande, mejillas hinchadas, gruesas y labios carnosos, narinas grandes, vibrisas prominentes y rígidas, orejas cortas y redondeadas (Patton, 2015). Los ojos son grandes y los oídos externos pequeños. Cola muy corta. Miembros anteriores con cuatro dedos funcionales y los posteriores con tres dedos (dígitos I y V están presentes pero reducidos). Las garras son muy gruesas. Dorsalmente son marrones, con manchas blanquecinas dispuestas en líneas longitudinales, que pueden extenderse lateralmente. Cráneo maciso, ancho, esculpido y arcos zigomáticos muy anchos y enormemente expandidos, con el yugal y maxilar formando una gran superficie como una placa en el exterior y una suave cámara hueca en el interior (Myers, 2000a). Bulla timpánica pequeña. Cuatro mamas funcionales.

Los incisivos superiores son moderadamente pequeños y angostos, y tienen una capa de esmalte de color naranja. Viven en general en los cursos de agua y son nocturnos. Son excelentes nadadores, y utilizan el agua como un medio de escape de los depredadores. Se ha sugerido que las cámaras huecas formadas por la ampliación de los arcos zigomáticos, actúan como elementos de resonancia para amplificar los sonidos (Myers, 2000a). El clado tiene un género y dos especies. El pelaje es grueso, varía de corto y brillante en *Cuniculus paca* (paca común), a grueso, largo y suave en *C. taczanowskii* (paca de montaña). *Cuniculus paca* tiene distribución neotropical, y *C. taczanowskii* ha sido citada en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Patton, 2015).

En Argentina, *Cuniculus paca* (paca) de Misiones y Formosa (Huck et al., 2013; Patton, 2015)). Las pacas son muy codiciadas por su carne, que es tierna y de suave sabor. Su mayor riesgo de conservación radica en la alta presión de caza por su carne. En Argentina se desarrolla

una experiencia piloto de cría en cautiverio de *C. paca*, liderada por el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) al sur de Misiones (Alvarez y Martínez, 2006c).

#### CHINCHILLOIDEA

Comprende a las chinchillas, vizcachas, pacaranas de América del Sur. Este grupo incluye a Chinchillidae (Chinchillinae y Lagostominae), más Dinomyidae. Estudios filogenéticos moleculares concluyeron que Chinchillidae y Dinomyidae, son clados hermanos (Opazo, 2005; Rowe et al., 2010; Upham y Patterson, 2012; Fabre et al., 2012). La divergencia entre los dos linajes comenzó en el Mioceno temprano (Opazo, 2005).

**DINOMYIDAE.**— Comprende a los pacarana, nativos de América del Sur. Las orejas son cortas y redondeadas; el labio superior tiene una hendidura profunda; las vibrisas son largas; la cola es corta, gruesa y sin pelos; los miembros son cortos y fuertes; son plantígrados, con cuatro dígitos, cada uno con una garra larga (Patton, 2015). El cráneo es macizo, los incisivos superiores son anchos y gruesos. Son herbívoros, solitarios o viven en pequeños grupos. Un género: *Dinomys* (con una única especie, *D. branickii*) que habita desde Venezuela hasta Bolivia.

**CHINCHILLIDAE.**— Incluye a las vizcachas y chinchillas que habitan regiones secas de América del Sur desde las tierras altas de Ecuador a través de los Andes de Perú y Bolivia, a las montañas costeras de Chile y la estepa patagónica de Argentina (Spotorno y Patton, 2015). Su pelaje, muy fino y suave, es muy estimado. La coloración dorsal general del cuerpo varía de gris a negro azulado con partes inferiores de color blanco amarillento en *Chinchilla* y *Lagidium*, y negro pardusco o grisáceo con bandas faciales llamativas en blanco y negro en *Lagostomus* (Spotorno y Patton, 2015). El cráneo es alargado y relativamente angosto. Patas posteriores bien desarrolladas y más largas que las anteriores, ojos y orejas grandes, cola tupida y corta. Plantas de las patas sin pelos, pero con almohadillas carnosas. Incisivos largos (amarillos o blancos) y estrechos, los inferiores curvados. Molares hipsodontes de crecimiento continuo formados por dos o tres prismas recubiertos por una capa de cemento. La fórmula dentaria es:  $i1/1; c0/0; pm1/1; m3/3$ . Los cráneos son histricognatos, pero la condición no está fuertemente desarrollada en este grupo, probablemente debido a una pérdida secundaria (Myers, 2000e). Sin embargo, son histricomorfos, con un muy amplio foramen infraorbital. Viven en cuevas, son coloniales.

**Chinchillinae:** Tienen el pelaje muy suave y laxo. Cuatro dedos en las patas anteriores y posteriores; las posteriores con almohadillas. El cráneo es alargado, con una amplia región interorbital, rostro largo y estrecho, y una caja craneal que varía en forma desde ligeramente redondeada (en *Lagidium*) a triangular (en *Chinchilla*), (Spotorno y Patton, 2015). Las porciones timpánica y mastoidea de las bullas auditivas están muy infladas en *Chinchilla*, y menos en *Lagidium*. El tubo auditivo está dirigido dorsalmente en lugar de lateralmente. Mandíbula con proceso angular largo y delgado (Díaz, 1999).

En Argentina dos géneros y cuatro especies (Spotorno y Patton, 2015; Teta et al., 2018): *Lagidium viscacia* (chinchillón, vizcacha montana) en altas cumbres o cañadones, desde Salta hasta Río Negro y *L. wolffshoni* (chinchillón anaranjado) de Santa Cruz, *L. moreni* (vizcacha de la sierra) en Chubut; *Chinchilla chinchilla* (chinchilla de cola corta) en Jujuy y Salta. La piel de *L. viscacia* es de menor calidad y valor comercial que la de las chinchillas y es utilizada localmente, al igual que su carne (Alvarez y Martínez, 2006d). *Lagidium wolffshoni* está considerada como Datos deficientes en vista de la ausencia de información sobre su estado y requisitos ecológicos (Ojeda y Bidau, 2013).

**Lagostominae:** Presentan el cráneo ancho con rostro relativamente ancho y corto. Bullas pequeñas que no llegan a observarse en vista dorsal. Mandíbula con proceso angular corto (Díaz, 1999). Las vizcachas presentan un notable patrón facial blanco y negro del que carecen las otras especies. Los incisivos superiores son claramente proodontes, con débil esmalte pigmentado (si es que lo tiene) y sus superficies cubiertas con débiles ranuras longitudinales (Spotorno y Patton, 2015). Las patas delanteras poseen cuatro dedos, con ausencia del dedo I; las patas posteriores son notablemente largas y angostas, y llevan tres dedos (ausencia de los dedos I y V). Cada dedo posee una almohadilla terminal muy pequeña y robusta. En Argentina: *Lagostomus*

*maximus*, distribuida en sabanas, montes y zonas áridas de casi todo el país. Es considerada plaga nacional de la agricultura. Su estado de conservación es Preocupación Menor, aunque está amenazada en varias regiones por la caza deportiva y para consumir su carne (Alvarez y Martínez, 2006d).

### **OCTONTOIDEA**

Es un grupo taxonómicamente muy diverso comprendiendo el 70% de los géneros existentes y más del 75% de las especies actuales de histicognatos, con una diversidad de especies concentrada en bosques lluviosos tropicales de la Amazonia y Bosque Atlántico (Upham y Patterson, 2012). Este grupo comprende cuatro clados sudamericanos: Abrocomidae, Echimyidae, Ctenomyidae y Octodontidae. Análisis filogenéticos moleculares dan como resultado la monofilia de estos clados, y las siguientes relaciones entre los grupos (Abrocomidae (Echimyidae) (Ctenomyidae + Octodontidae)) (Rowe y Honeycutt 2003; Opazo 2005; Rowe et al., 2010; Upham y Patterson, 2012; Fabre et al., 2012).

**ABROCOMIDAE.**— Ratas chinchillas de los Andes de América del Sur, desde el sur de Perú hasta el centro de Chile y centro-oeste de Argentina. Son llamadas ratas chinchillas porque tienen el pelaje del cuerpo suave, fino y exuberante que se asemeja al de las verdaderas chinchillas (Chinchillidae). El grupo tiene dos géneros sudamericanos: *Cuscomys* (Cordillera de los Andes de Perú) y *Abrocoma* (Cordillera de los Andes desde el sur de Perú a Chile central y Argentina). Orejas y ojos grandes. Cola corta y gruesa recubierta de pelos muy finos. Patas blancas y cola levemente bicolorada. Cráneo con bullas timpánicas desarrolladas, que se pueden observar incluso en vista dorsal. Nasales largos y delgados, paladar corto. Incisivos delgados y anaranjados, premolares y molares de crecimiento continuo, con flexos externos e internos, formando una "H" en los superiores y un relieve en forma de pino en los inferiores. Viven en colonias, en galerías subterráneas, en parajes rocosos y matorrales entre los 2500 y 5000 m de altitud. Son probablemente herbívoros, pero su dieta, al igual que la mayoría de los demás aspectos de su biología, es poco conocida (Myers, 2000e). En Argentina seis especies de *Abrocoma*: *Abrocoma budini* (Catamarca), *A. cinerea* (Catamarca, Jujuy, Salta y Tucumán), *A. famatina* (La Rioja), *A. schistacea* (San Juan), *A. uspillata* y *A. vaccarum* (Mendoza) (Braun y Mares, 2002; Alvarez y Martínez, 2006a; Taraborelli et al., 2011; Teta et al., 2018).

**OCTODONTIDAE.**— Comprenden a las ratas vizcachas, ratas de las rocas y al degu, distribuidos desde la costa de Chile Central a las laderas orientales de los Andes, incluyendo Argentina y Bolivia, (Gallardo et al., 2007, 2009; Verzi et al., 2015). El nombre octodóntido deriva de la morfología oclusal de los molares, que se asemeja a un número 8. Tienen la cabeza relativamente grande y orejas redondeadas; patas cortas, las traseras llevan un peine de pelos rígidos que se extiende más allá de los dedos medios. El pelaje es denso y sedoso, la mayoría de las especies tienen cola relativamente larga con un penacho terminal. De pequeño tamaño en relación con otros clados de roedores histicognatos. La mayoría son nocturnos, sociales y constructores de madrigueras. Son herbívoros, comen tubérculos, bulbos, cactus. El grupo comprende 16 especies actuales agrupadas en seis géneros: de hábitos terrestres (*Octomys*), fosorial (*Octodontomys*, *Octodon*, *Tympanoctomys* [incluyendo *Pipanaoctomys* y *Salinoctomys*], semisubterráneo (*Aconaemys*), y subterráneo (*Spalacopus*) (Gallardo et al., 2007; Lessa et al., 2008).

Algunos autores consideraron a Ctenomyidae como un clado separado de Octodontidae por su especialización a la vida fosorial (Woods, 1982; Redford y Eisenberg, 1992; Woods, 1993). Sobre la base de la historia evolutiva del grupo, algunos autores consideraron a los ctenómidos dentro de Octodontidae (Massarini et al., 1991; Anderson, 1997), pero actualmente estos roedores son tratados como un clado separado, los Ctenomyidae.

Los Octodontidae han desarrollado una extensa radiación morfofisiológica (Mares y Ojeda, 1982; Contreras et al., 1993; Olivares et al., 2004), evolución cariotípica (George y Weir, 1972; Gallardo, 1992) y una variación extrema del tamaño del genoma (Gallardo et al., 1999, 2003). Se consideran seis géneros: *Octodontomys*, *Octomys*, *Spalacopus*, *Tympanoctomys*, *Aconaemys* y *Octodon* (Verzi et al., 2015).

En Argentina hay cinco géneros: *Aconaemys* con tres especies conocidas como rata chilena de las rocas, rata de las rocas y rata de los pinares; *Octodon bridgesi* (degu de Bridges); *Octodontomys gliroides* (rata cola de pincel); *Octomys mimax* (rata vizcacha); *Tympanoctomys aureus* (rata vizcacha dorada), *T. barrerae* (rata vizcacha colorada), *T. kirchnerorum* (rata vizcacha de Kirchner) y *T. loschalchalerosorum* (rata vizcacha de Los Chalchaleros). *Tympanoctomys aureus* y *T. loschalchalerosorum* fueron descritas e incluidas en géneros diferentes: *Salinoctomys* y *Pipanaoctomys* (Mares et al., 2000). Estas especies se limitan a las regiones áridas de Argentina, caracterizadas por plantas del desierto con un alto contenido de sal. Barquez et al., (2002), mediante una revisión de los caracteres morfológicos, sugirieron que ambas pertenecen al género *Tympanoctomys*.

**CTENOMYIDAE.**— Ocultos o tucos tucos de América del Sur. Cabeza grande, orejas y ojos pequeños, cola muy corta y peluda. Patas cortas con garras fuertes. Para cavar sus madrigueras utiliza principalmente sus miembros anteriores, y también puede usar sus dientes para ayudar en la excavación, aunque el uso principal de éstos es para roer el material vegetal. Patas posteriores con un conjunto de cerdas duras a modo de pincel en el borde externo del pie, que les sirven para empujar la tierra y para actuar como peines para eliminar la suciedad de las pieles. Como es el caso de muchos otros roedores fosoriales, los ctenómidos tienen cráneos aplanados. Carecen de cresta sagital y los arcos zigomáticos son fuertes. Las bullas son grandes, al igual que los procesos paraoccipitales. Las mandíbulas son fuertemente histricognatas. Los incisivos son anchos y poderosos, generalmente con esmalte naranja brillante; los molares tienen la forma de riñón, sin pliegues reentrantes y un tercer molar muy reducido.

Son coloniales y nocturnos, herbívoros se alimentan de raíces y tallos. No son apreciados por los ganaderos y agricultores, con los que pueden competir por los cultivos. También pueden producir daños a raíces y cortezas de las plantas de cítricos y sus madrigueras puede representar algún peligro para el ganado (Myers, 2000d). El clado tiene 64 especies (Bidau, 2015). En Argentina un género con 44 especies: *Ctenomys* (tuco-tuco), ampliamente distribuido (Teta et al., 2018).

**ECHIMYIDAE.**— Ratas espinosas de América Central y del Sur. Parecidos a ratas, generalmente con pelaje cerdoso (que les sirve de protección), cola larga (muchos equímidos pueden desprenderse de su cola cuando son atacados; esta acción confunde a los depredadores el tiempo suficiente para que el animal se escape, pero la cola no puede regenerarse). Rostro y nasales cortos, con cerdas o bigotes desarrollados en el hocico. Cráneo con frontales anchos. Premolares y molares con coronas bajas, lofodontes (con pliegues profundos o acanaladuras). La mayoría de las especies se restringen a regiones con abundancia de agua y la mayoría no se adaptan a ambientes áridos. Son casi exclusivamente herbívoras; algunas son terrestres, fosoriales y otras son arborícolas. Algunas son utilizadas como alimento, como animales de laboratorio y otras consideradas plagas agrícolas. El grupo contiene cuatro clados, dos monofiléticos (*Dactylomyinae* y *Myocastorinae*), uno parafilético (*Echimyinae*) y el cuarto aparentemente parafilético o polifilético (*Eumysopinae*) (Carvalho y Salles, 2004; Olivares et al., 2012). Se mantiene esta postura hasta que aparezca una filogenia más completamente resuelta (Emmons et al., 2015).

**Dactylomyinae:** Comprende tres géneros que viven en regiones forestales tropicales de América del Sur: *Dactylomys* se encuentra en la cuenca del Amazonas y los bosques de galería en el este del Cerrado del centro de Brasil; *Kannabateomys* habita en la costa y el Bosque Atlántico montano de Brasil y se extiende hasta el nordeste de Argentina; y *Olallamys* tiene un rango limitado en bosques montañosos de los Andes del norte en Colombia y Venezuela. Son roedores arborícolas, folívoros. El pelaje carece de espinas o cerdas, la cola suele ser larga. En Argentina: *Kannabateomys amblyonyx* (rata tacuarera) en selva de Misiones (Emmons et al., 2015).

**Echimyinae:** Los géneros de este grupo son arborícolas, con un pelaje que puede ser espinoso, erizado o blando. Tienen una cola larga, y las patas son cortas y anchas, llevando almohadillas plantares suaves. Hay nueve géneros sudamericanos, sin ningún representante en Argentina.



**Eumysopinae:** Comprende nueve géneros sudamericanos: *Hoplomys*, *Proechimys*, *Trichomys* y *Trinomys* (son terrestres con miembros alargados, estrechos y patas traseras largas, garras recurvadas cortas en los miembros anteriores y posteriores, cola larga); *Carterodon*, *Clyomys*, y *Euryzygomatomys* (semifosoriales, con extremidades cortas, bien desarrolladas garras en las patas delanteras, cola corta;); *Lonchothrix* y *Mesomys* (están adaptados para escalar, miembros cortos y anchos con plantar agrandado, almohadillas y dedos bien desarrollados, cola larga) (Patton y Emmons, 2015). Los géneros comparten la misma estructura de los dientes de mejillas, éstos son redondeados y tienen pliegues estrechos que dan la apariencia de islas con esmalte. En Argentina: *Euryzygomatomys spinosus* (rata espinosa), en Misiones (Pardiñas et al., 2005).

**Myocastorinae:** Comprende a los coipos de América del Sur y el Caribe. Introducidos en los Estados Unidos, Asia, África y Europa principalmente con fines peleteros. Son roedores grandes, robustos adaptados para un estilo de vida acuático. Son principalmente herbívoros, aunque pueden consumir algunos invertebrados. Son excelentes nadadores, capaces de permanecer bajo el agua aproximadamente 5 minutos (Myers, 2000e). Construyen madrigueras en las orillas de los ríos. Especie autóctona muy utilizada por la piel. Pueden ser tremendamente destructivos para la vegetación silvestre y campos agrícolas (Myers, 2000e).

Cuerpo alargado, ojos y orejas pequeños. Cola larga y prácticamente desnuda. Miembros cortos con cuatro dedos y posteriores con membranas interdigitales. Pelaje suave y denso. Cráneo robusto, rostro ancho y fuerte. Arcos zigomáticos grandes, pero el yugal sin contacto con el lacrimal. Bullas auditivas pequeñas y proceso paraoccipital largo. Las mandíbulas son fuertemente histricognatas. Incisivos desarrollados, con el esmalte pigmentado naranja, premolares y molares complejos y de corona alta.

Honacki et al., (1982), Redford y Eisenberg (1992) y Anderson (1997), consideraron a Myocastoridae como clado separado, lo que está sustentado por análisis moleculares (Galewski et al., 2005). La revisión de McKenna y Bell (1997) la consideró como el clado Myocastorinae en Echimyidae. También llegaron a la misma conclusión análisis filogenéticos moleculares (Leite y Patton 2002; Galewski et al., 2005; Upham y Patterson, 2012), y morfológicos (Carvalho y Salles, 2004), cuyos resultados colocan sólidamente a *Myocastor* dentro del Echimyidae. En Argentina solo *Myocastor coypus* (falsa nutria o coipo) (Barquez et al., 1991; Alvarez y Martínez, 2006a).

## CLADO RELACIONADO A RATONES

Basado en análisis moleculares, contiene tres clados principales: Anomaluroidea, Castorimorpha (Castoridae + Geomyoidea), y Myodonta. Myodonta se divide en Muroidea y Dipodidae; Platacanthomyidae es el grupo hermano de todos los demás muroideos (Fabre et al., 2012). Esta filogenia también corrobora la monofilia de Spalacidae, Nesomyidae, Cricetidae y Muridae; los subgrupos de Cricetidae también son monofiléticos: Sigmodontinae, Cricetinae, Arvicolinae, Tylomyinae y Neotominae. Muridae tal como se define en los análisis (Michaux et al., 2001; Steppan et al., 2004; Jansa y Weksler, 2004) se considera monofilética incluyendo: Acomyinae, Gerbillinae, Lophiomyinae y Murinae. También se registran las monofilias de Murinae, Gerbillinae y Deomyinae (Michaux et al., 2001; Steppan et al., 2004). El clado hermano de Myodonta + Anomaluroidea es Castorimorpha (Fabre et al., 2012)

## CASTORIMORPHA

Presenta tres clados: Heteromyidae (ratas y ratones canguros) que se encuentran desde el oeste de América del Norte hasta el norte de América del Sur; Geomyidae (tuzas de bolsillo o ratas de abazones) que se encuentran en Canadá, Estados Unidos, México, América Central y Colombia; y Castoridae (castores) desde América del Norte hasta América del sur, y en Eurasia. Presentan abazones (dilatación parecida a un saco o una bolsa, situada en las mejillas que les sirven para resevar alimento). La fórmula dentaria es: I 1/1, C 0/0, PM 1-2/1, M 3/3 = 20. Los castores se han relacionado tradicionalmente con distintos grupos de Sciuromorpha o Sciurognathi. La condición sciuromorpha del masetero y la mandíbula sciurognatha, la morfología craneal primitiva, pero con una dentición muy derivada y la profunda y rica historia fósil a partir de

finés del Eoceno en América del Norte (Korth, 2001), han generado otros puntos de vista que entran en conflicto con el régimen tradicional, y por lo tanto es ubicado en Castorimorpha junto con Geomyidae y Heteromyidae.

**CASTORIDAE.**— Castores. Hay dos géneros y dos especies: *Castor canadiensis*, ampliamente distribuido en América del Norte, desde los bosques de Alaska y Canadá hasta el norte de México, además ha sido introducido en la Isla Grande de Tierra del Fuego, (Chile, Argentina), Finlandia y Rusia; y *Castor fiber* de Eurasia. Se hallan perfectamente adaptados a la vida anfibia y saben nadar y zambullirse muy bien. El cuerpo está cubierto por un espeso pelaje impermeable, tienen narices obturables, anchas patas traseras dotadas de membrana natatoria y una cola ancha y plana, cubierta únicamente de escamas dérmicas. Tienen fuertes dientes para roer los troncos de los árboles pequeños y se alimentan de hojas y corteza. También de este modo, obtienen los materiales necesarios para la construcción de sus diques y madrigueras. Estas se hallan formadas por ramas y en su interior se encuentra el refugio. A veces los castores también excavan madrigueras en los bordes de los ríos, pero la salida siempre está bajo el agua. En Argentina una especie introducida, *Castor canadiensis* (Tierra del Fuego). Modo de vida anfibio, corta troncos, construye diques y realiza una vivienda con material vegetal.

#### **GEOMYOIDEA**

Comprende a roedores como las tuzas de bolsillo (Geomyidae), los ratones y las ratas canguro (Heteromyidae), y sus parientes fósiles. En la actualidad, estos roedores sólo se encuentran en América. Los Heteromyidae se distribuyen desde oeste de América del Norte hasta el norte de América del Sur, y los Geomyidae desde Canadá hasta Colombia.

**GEOMYIDAE.**— Son fosoriales con cuerpos fusiformes adaptados a la vida subterránea, lo que facilita el movimiento en los angostos túneles que excavan mientras buscan raíces, tubérculos y partes de plantas. Tienen preferencia por ciertos cultivos, como alfalfa, raíces de banano y yuca, lo que las convierte en plagas agrícolas en el rango geográfico que habitan. Ejemplo: *Orthogeomys dariensis* desde el este de Panamá hasta Colombia.

**HETEROMYIDAE.**— Son pequeños roedores, el más grande es la rata canguro gigante (*Dipodomys ingens*). Tienen extremidades anteriores cortas y las bullas timpánicas están muy agrandadas (huesos con forma de burbuja en el cráneo). Están adaptados para vivir en desiertos y otros ambientes áridos, donde se alimentan principalmente de semillas secas; excavan madrigueras. Ejemplo: *Heteromys anomalus* (Colombia, Trinidad y Tobago, Venezuela).

#### **MYODONTA**

##### **MYOMORPHA**

Parte del músculo masetero pasa a través del foramen infraorbital. Éste está agrandado dorsalmente lo que permite el pasaje de los músculos, y estrechado ventralmente para permitir el paso de nervios y vasos sanguíneos (Figura 344). Se encuentran en todo el mundo, con excepción de Antártida, en casi todos los hábitats terrestres. Son por lo general nocturnos y comedores de semillas.

Estudios moleculares permitieron inferir las relaciones filogenéticas dentro y entre los principales linajes de roedores Muroidea (Jansa y Weksler, 2004; Steppan et al., 2004). Solamente Cricetidae y Muridae están representadas en Argentina.

**CRICETIDAE.**— Este clado de roedores comprende a los hámsters, ratas campestres, lemmings y ratones de campo de América. Ampliamente distribuidos en todo el mundo, en un extenso rango de hábitats. Es el segundo clado de mamíferos más numeroso. Pueden ser herbívoros, omnívoros o insectívoros. Con pocas excepciones, la fórmula dentaria para la gran mayoría de las especies es: i1/1; c0/0; pm0/0; m 3/3. Algunas especies son monógamas pero la mayoría son polígamas o promiscuas. Hay especies arborícolas, fosoriales, acuáticas y terrestres. Generalmente son nocturnos.

Los cricétidos fueron inicialmente clasificados como parte de Muridae y luego como un subgrupo de ella. Estudios genéticos han puesto en evidencia que parte de los subgrupos y géneros que fueron incluidos entre los cricétidos, no forman parte de este clado. En los últimos años, los

análisis de grandes bases de datos moleculares han ayudado a comprender mejor las relaciones evolutivas de estos grupos (Figura 350). Arvicolinae, Cricetinae, Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae forman un clado hermano de Muridae y distinto de todos los demás grupos de Murroidea (Steppan et al., 2004; Musser y Carleton, 2005). Cricetidae y su taxón hermano, Muridae, divergieron hace aproximadamente 24 millones de años (Steppan et al., 2004).

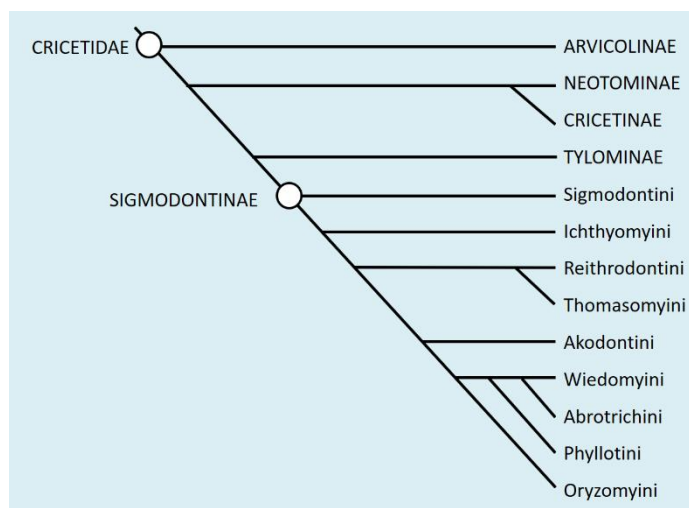


Figura 350: Filogenia de los Cricetidae, especialmente de los Sigmodontinae (basada en Parada et al., 2013; Salazar-Bravo et al., 2013).

Algunos cricétidos son vectores de enfermedades humanas, incluido el hantavirus. Las especies que habitan en áreas agrícolas provocan daños en los cultivos. Son consideradas molestas cuando entran en casas, tiendas de alimentos o construyen nidos en lugares no deseados (Nowak, 1999). Algunas especies, particularmente los hámsters, prosperan en cautiverio y son populares como mascotas. Son útiles en investigación científica como también en ecología, fisiología y genética. Algunas especies se cazan para la alimentación o por su valiosa piel, y también desempeñan un papel importante en el control de poblaciones de plagas de insectos (Nowak, 1999).

**Neotominae:** Ratones ciervos, ratones de patas blancas, ratones saltamontes, entre otros. Se distribuyen por América del Norte, Central y del Sur. Los géneros, *Isthomys* y *Reithrodontomys*, son sudamericanos.

**Sigmodontinae:** Ratas y ratones de América, que ocupan una amplia variedad de hábitats. Patas con cinco dedos, a veces con membranas. Molares con superficie oclusal crestada, aterrazada o plana, con cúspides ordenadas en dos hileras; el tercer molar suele ser más pequeño que el segundo. Fórmula dentaria característica de Cricetidae, con excepción de una especie. Tienen vida corta (la mayoría no llegan al año). En cautiverio algunas especies han vivido alrededor de cinco años (Nowak, 1999).

En Argentina 40 géneros: *Abrawayaomys*, *Abrothrix*, *Akodon*, *Andalgalomys*, *Andinomys*, *Auliscomys*, *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Calomys*, *Castoria*, *Deltamys*, *Delomys*, *Eligmodontia*, *Euneomys*, *Euryoryzomys*, *Geoxus*, *Graomys*, *Gyldenstolpia*, *Holochilus* (Figura 351), *Irenomys*, *Juliomys*, *Loxodontomys*, *Nectomys*, *Necromys*, *Neotomys*, *Notiomys*, *Oecomys*, *Oligoryzomys*, *Oxymycterus*, *Paynomys*, *Phyllotis*, *Pseudoryzomys*, *Reithrodon*, *Rhipidomys*, *Salinomys*, *Scapteromys*, *Sooretamys*, *Tapecomys* y *Thaptomys* (Díaz et al., 2006a y b; Pardiñas et al., 2006; Patton et al., 2015; Teta et al., 2018).

**Tylomyinae:** Ratas trepadoras del Nuevo Mundo. Comprende cuatro géneros arborícolas (*Nyctomys*, *Otonyctomys*, *Ototylomys* y *Tylomys*). *Tylomys mirae* es sudamericana (Colombia y Ecuador).

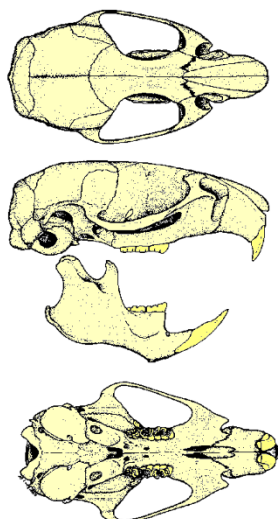


Figura 351: Cráneo de *Holochilus chacarius* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

**MURIDAE.**— Es la familia de mamíferos con mayor número de especies. Se encuentran naturalmente en toda Eurasia, África y Australia; se han introducido en todo el mundo. El grupo incluye ratones, ratas, gerbos y especies afines. En general tienen excelentes sentidos del oído y del olfato; viven en una amplia gama de hábitats incluyendo bosques tropicales húmedos, campos agrícolas y ciudades del mundo (Nowak, 1999). Los gerbos están adaptados a condiciones áridas del desierto y pueden sobrevivir durante mucho tiempo con un mínimo de agua. Sus especies pueden ser omnívoras, carnívoras, insectívoras o herbívoras. La fórmula dentaria es:  $i1/1; c0/0; pm\ 0/0; m1-3/1-3$ . Viven poco tiempo, muchos de ellos no más de un año, aunque algunas especies alcanzan los tres años. En cautiverio o como mascotas pueden vivir durante más de una década (Nowak, 1999). Algunas especies comen sus propias heces, una práctica conocida como coprofagia (Nowak, 1999).

Debido a que tienen una sorprendente variedad de depredadores, han desarrollado numerosas estrategias para evitar ser comidos. Muchas especies se mantienen como mascotas y algunas se venden como alimento para otros tipos de animales, como serpientes y lagartos. Son utilizados en laboratorios para investigación científica y médica. A lo largo de la historia, los seres humanos han recurrido a comer ratas durante las épocas de hambruna, aunque esta práctica ha contribuido a la propagación de enfermedades; actualmente, algunas especies son apreciadas como alimento humano o por sus pieles (Nowak, 1999). Son comunes como plagas del hogar, cocinas e incursionan en graneros pudiendo causar mucho daño a las cosechas cuando la población es abundante. Además, son portadores de agentes patógenos causantes de numerosas enfermedades en el hombre, desde casos leves de intoxicación alimentaria hasta el tifus murino (Nowak, 1999; Roberts y Janovy Jr, 2000).

**Murinae:** Ratas y ratones del Viejo Mundo. Introducidos en todos los continentes excepto Antártida, pueden constituir graves plagas. Introducidos en Argentina. Cola desnuda o cubierta finamente de pelo, de modo que se observa la piel escamada. Molares tuberculados con cúspides ordenadas en tres hileras. La fórmula dentaria es:  $i1/1; c0/0; pm\ 0/0; m\ 3/3$  en la mayoría de los géneros. Los incisivos pueden ser opistodontes, ortodontes o proodontes. Molares braquiodontes a hypsodontes y el tercer molar es siempre más pequeño que el primero y segundo (Poor, 2005). Los murinos varían mucho en las características del cráneo. La diversidad es tan grande que no hay sinapomorfias del cráneo que se puedan identificar, a excepción de la falta de un foramen esfenofrontal o ranura escamosoaliesfenoidal. Todos los géneros comparten la presencia de una destacada espina neural en la segunda vértebra torácica (Nowak, 1999; Poor, 2005). Asociados con hábitats antrópicos; pueden causar pestes y daños a los alimentos. En

Argentina: *Rattus rattus* (rata europea), *R. norvegicus* y *Mus musculus* (laucha) (Redford y Eisenberg, 1992; Díaz, 1999).

#### ANOMALUROMORPHA

Con dos clados (Anomaluridae y Pedetidae) africanos, sin representantes en Argentina.

#### ARTRÓPODOS ECTOPARÁSITOS DE MAMÍFEROS

Los ectoparásitos inciden mayormente en los meses cálidos; afectan la piel de los animales, y pueden ser vectores de graves enfermedades, lo que los hace muy importantes desde el punto de vista sanitario, tanto animal como humano.

Un ectoparásito es un organismo que vive en el exterior de otro organismo llamado hospedador, y se beneficia de la relación a expensas de este. Algunas especies viven bajo del tegumento, pero no se localizan en el interior del organismo.

Los principales parásitos externos -por ser los más comunes- que pueden afectar a los mamíferos, incluidos el hombre, son pulgas, piojos, garrapatas, ácaros y chinches. Otros grupos son más específicos, como algunos Diptera (Streblidae y Nycteribiidae) y algunos Hemiptera (Polyctenidae), que son ectoparásitos exclusivos de murciélagos.

Las pulgas (**Siphonaptera**) son ectoparásitos hematófagos de aves y mamíferos en su fase adulta (pero las larvas son detritívoras y viven en el suelo).

Los piojos (**Phthiraptera**) son sumamente especializados como ectoparásitos permanentes, completando todo el ciclo vital en el mismo hospedador.

Los **Acarina** comprenden a ácaros y garrapatas, que parasitan anfibios, reptiles, aves y mamíferos, y son extremadamente diversos y de distribución mundial (Lareschi, 2017); aunque son ectoparásitos, pero una pequeña proporción se puede alojar en cavidades conectadas con el exterior, como el tracto respiratorio, oído medio e interno y fosas nasales (Guimarães et al., 2001).

Los **hemípteros** Cimicidae, uno de los más conocidos es la chinche de la cama *Cimex lectularius*. son pequeños insectos ectoparásitos que se alimentan exclusivamente de la sangre de animales de sangre caliente.



#### LAGOMORPHA

En todos los continentes excepto Antártida, Madagascar, Antillas. Indonesia y la mayoría de las islas del sudeste de Asia. Fueron introducidos en Australia, Nueva Zelanda y América del Sur. En Australia han colonizado con éxito muchas partes del país causando trastornos en las especies nativas (Klappenbach, 2017). Comparten un ancestro común con Rodentia, formando el clado Glires (latín: "lirón"). Los lagomorfos más antiguos surgieron probablemente en Asia, en el Eoceno, y se extendieron por el hemisferio norte. Los Ochotonidae aparecieron posteriormente en el Oligoceno de Asia oriental (Rose, 2006). Más tarde, los roedores llegaron a dominar más nichos ambientales, y los lagomorfos entraron en declinación. Hallazgos posteriores sugieren un

origen indio para el clado Lagomorpha, que posiblemente haya evolucionado de forma aislada cuando la India era un continente insular en el Paleoceno, y posiblemente la dicotomía entre los dos clados, ya había comenzado en el Eoceno temprano (Rose et al., 2008).

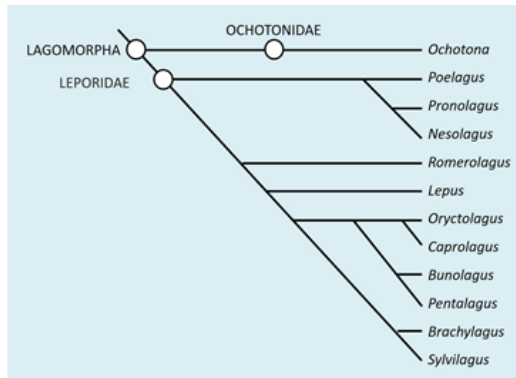


Figura 352: Filogenia de los géneros de Lagomorpha (basada en Matthee et al., 2004).

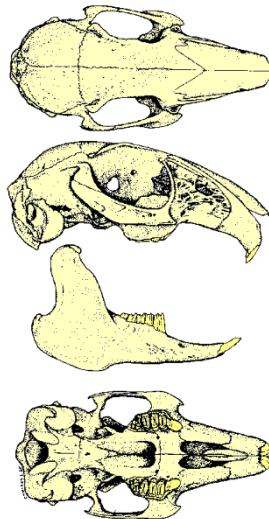


Figura 353: Cráneo de *Sylvilagus brasiliensis* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

Los lagomorfos tienen el cuerpo recubierto por un pelaje suave y largo. Tanto los Leporidae como los Ochotonidae difieren en su apariencia general. Las liebres y los conejos son más grandes y tienen largas patas traseras, cola corta y tupida y orejas largas; mientras que las picas, son más pequeñas con cuerpos redondos, patas cortas y una pequeña cola apenas visible, orejas prominentes y redondeadas. Presentan el cráneo con maxilares perforados lateralmente (Figura 353); paladar corto, frontal con apófisis postorbitaria o sin ella. Labio superior partido al medio por un surco vertical (labio leporino). Miembros anteriores cortos con cinco dedos y posteriores largos (Leporidae), y miembros más cortos con cuatro o cinco dedos (Ochotonidae). La fórmula dentaria es:  $i\ 2/1; c\ 0/0; pm\ 3/2; m\ 2-3/3$ . En los adultos el primer par de incisivos superiores es grande, con esmalte en las caras anterior y posterior (a diferencia de los roedores que solamente lo tienen en la cara anterior), en forma de cincel y de crecimiento continuo; el segundo es pequeño y está situado detrás de los primeros. Cada diente incisivo tiene un surco longitudinal, en su cara externa. Caninos ausentes (diastema); premolares y molares de corona alta y raíz cerrada. Estos dientes son relativamente simples, con las cuencas transversales separadas por crestas de esmalte (Myers y Sorin, 2002). Tienen el escroto por delante del pene (al igual que marsupiales). Practican la coprofagia (reingestión de heces para extraerles al máximo los nu-

trientes). Terrestres y herbívoros. Diurnos, crepusculares o nocturnos. Solitarios o gregarios. Hay dos clados: Ochotonidae (picas) en América del Norte y Asia, y Leporidae (conejos y liebres) de amplia distribución.

#### ¿LIEBRE O CONEJO?

Tanto la liebre y el conejo pertenecen a los Lagomorpha, Leporidae: *Lepus capensis* (liebre europea), *Sylvilagus brasiliensis* (tapití o liebre brasileña), y *Oryctolagus cuniculus* (conejo); sin embargo, tienen algunas diferencias y curiosidades entre ellos.

- Las liebres nacen desarrolladas, con pelo y los ojos abiertos siendo capaces de caminar a los pocos minutos de haber nacido; los conejos nacen con los ojos cerrados, completamente desvalidos, sin pelo, y son incapaces de caminar sin perder el equilibrio.
- Los conejos son más sociables que las liebres y viven en comunidad, forman colonias en la que un macho es el dominante. Las liebres son más solitarias y no tienen un grupo definido, solo se juntan por parejas cuando quieren aparearse.
- Las liebres son de mayor tamaño, con orejas y extremidades más grandes que los conejos. Los conejos cavan hoyos en la superficie y viven en madrigueras, mientras que las liebres lo hacen en nidos que ellas mismas construyen en el suelo.
- Ante la amenaza de cualquier depredador, los conejos optan por esconderse en la madriguera hasta que el peligro haya pasado. Las liebres se muestran mucho más confiadas y utilizan su velocidad para intentar escapar. Alcanzan una velocidad de entre 30 y 40 kilómetros por hora en línea recta, y además realizan saltos en zigzag sobre sus patas traseras. De ello depende su vida.
- Las liebres tienen un ritual de apareamiento muy complejo. El macho persigue a la hembra durante varios kilómetros, de esta forma se determina si el aspirante es un buen candidato para ser padre. Si el ritual no resulta exitoso, la hembra golpeará a su pretendiente con las patas posteriores.
- Los conejos y las liebres son muy prolíficos, paren una camada numerosa, entre tres y ocho crías, y se reproducen entre cuatro y ocho veces al año. El periodo de gestación dura cerca de un mes, las crías alcanzan la madurez sexual a los seis meses de edad y su longevidad es de unos diez años.
- Tanto la carne de las liebres como de los conejos son muy saludables, son blancas y magras. El conejo aporta 140 calorías cada 100 gramos de carne, y la liebre 114 calorías. Por eso y su escasez de grasa son muy recomendables para dietas equilibradas y de adelgazamiento. También aportan proteínas, vitaminas y minerales.

En la Argentina, la liebre y el conejo pueden llegar a ser perjudiciales para la producción agrícola-ganadera, debido a que pueden causar daños en cultivos de granos, pasturas y en plantaciones de árboles frutales y maderables. Ambas son consideradas plaga por la legislación vigente, ya sea de carácter nacional o provincial (Bonino, 2009).

**LEPORIDAE.**— Liebres y conejos, distribuidos en todo el mundo (África, Asia, Europa, América del Norte, e introducidos en América del Sur, Australia, Nueva Zelanda, Java y otras islas). Miembros posteriores muy largos adaptados para el salto y con cuatro dedos. Orejas largas y móviles; cola corta y peluda. Plantas de las patas peludas para mejorar la adherencia en los terrenos y garras fuertes en todos los dedos de las patas. Tienen un excelente sentido del oído. Sus ojos son grandes y su visión nocturna es buena, lo que refleja principalmente su modo de vida crepuscular o nocturno. Frontal con apófisis postorbital desarrollada. La fórmula dentaria es:  $i2/1; c0/0; pm3/2; m3/3$ .

Generalmente viven en galerías bajo tierra. Son herbívoros. Las liebres son solitarias y nidífugas, en tanto que los conejos son coloniales y nidícolas. Algunas especies son económicamente importantes para los seres humanos. Pueden dañar los cultivos y plantaciones de árboles frutales y maderables (Bonino, 2006). Al introducirse en nuevas áreas también puede poner en peligro las especies autóctonas (Angerbjörn, 2003). Son cazados para la obtención de su carne, piel y con fines deportivos. El conejo doméstico europeo es bien conocido en todo el mundo y se utiliza ampliamente en la investigación de laboratorio, y como mascota. En Argentina: *Sylvilagus brasiliensis* (tapití o liebre brasileña), especie autóctona de nuestro país, en Chaco, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán (Bonino, 2009). *Lepus capensis* (liebre) introducida desde Europa, y *Oryctolagus cuniculus* (conejo) introducido desde Europa y África.



#### SCANDENTIA

Comprenden a las musarañas arborícolas o tupayas. Este grupo inicialmente fue incluido en Insectívora (actualmente en desuso) y luego en Primates, hasta que finalmente mediante estudios filogenéticos moleculares se ubican en un clado independiente.

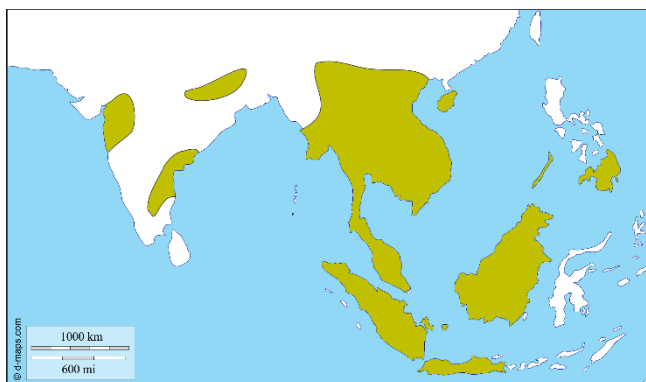


Figura 354: Distribución de Scandentia.

Se distribuyen en los bosques tropicales del sudeste de Asia (Figura 354). Son pequeños animales con incisivos superiores largos y caniniformes, caninos pequeños; molares superiores anchos, con cúspides puntiagudas en forma de W. Cola larga, casi siempre tupida. Buenos trepadores, arborícolas y algunos terrestres; omnívoros, nocturnos y diurnos la mayoría. Ejemplos: *Tupaia* y *Dendrogale*.





## DERMOPTERA

Colugos del sudeste de Asia (Figura 355). Tienen una membrana de vuelo (patagio) con pelo, que se extiende desde la cabeza hasta la punta de la cola, incluyendo las extremidades. Los dientes incisivos son muy característicos; tienen forma de peine con hasta 20 “dientes” en cada diente. Trepadores nocturnos y planeadores; se alimentan de hojas, yemas, flores, savia y frutos de los árboles en los que viven. Un clado actual: *Cynocephalidae*, con *Cynocephalus volans* y *Galeopterus variegatus*. Ambas especies estaban consideradas por la IUCN como Vulnerables por la destrucción de bosques y la caza; en 2008 fueron pasados al estado de Preocupación menor; sin embargo, siguen enfrentando las mismas amenazas. Aunque los colugos a veces son cazados por el hombre por su carne y piel suave, son la presa favorita del águila de Filipinas.

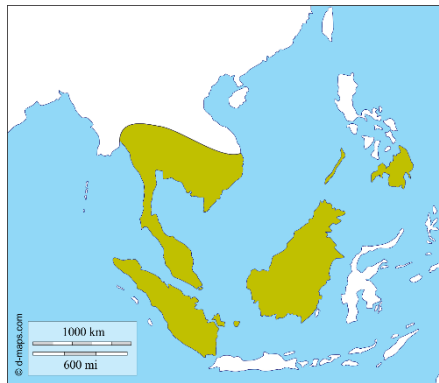


Figura 355: Distribución de los Dermoptera.

## LAURASIATHERIA

Es un grupo compilado a partir de estudios moleculares (Kriegs et al., 2006; Goloboff et al., 2009). El nombre proviene de la teoría de que estos mamíferos evolucionaron en el supercontinente de Laurasia, luego de su separación de Gondwana. Es el grupo hermano de Euarchontoglires y Afrotheria. Incluye los siguientes órdenes: Eulipotyphla, Cetartiodactyla, Pholidota, Carnivora, Chiroptera y Perissodactyla (Figura 356).

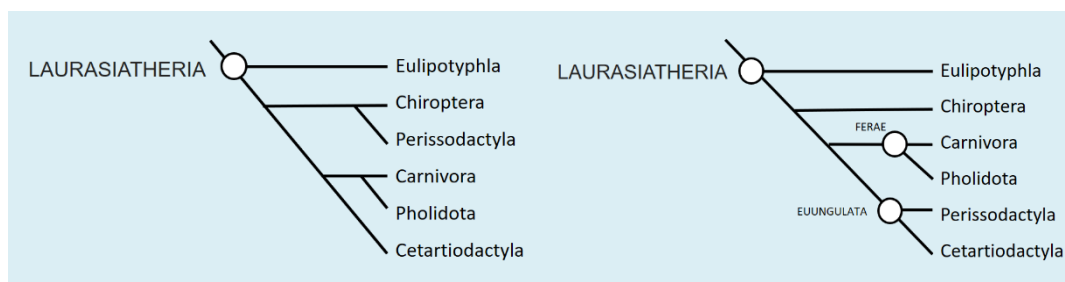


Figura 356: Filogenias de los Laurasiatheria; izquierda basada en Cheng et al. (2017); derecha basada en Esselstyn et al. (2017).

Laurasiatheria es uno de los grupos más diversos de mamíferos placentarios, y su evolución representa una típica radiación rápida antigua. Las relaciones filogenéticas entre los seis órdenes de Laurasiatheria son actualmente un tema muy debatido (Nikolaev et al., 2007; Prasad et al., 2008; Meredith et al., 2011; Zhou et al., 2012; dos Reis et al., 2012; McCormack, et al., 2012;

Nery et al., 2012; Song et al., 2012; O'Leary et al., 2013; Romiguier et al., 2013; Tsagkogeorga et al., 2013, entre otros). Después de años de estudios intensivos, solo hay dos ubicaciones con cierta certeza: Eulipotyphla es el grupo hermano de todos los demás Laurasiaterios, y Pholidota es el grupo hermano de Carnivora. Las ubicaciones filogenéticas de Carnivora, Perissodactyla, Cetartiodactyla y Chiroptera siguen siendo un tema de acalorado debate, y existen muchas hipótesis. Por ejemplo, algunos autores argumentan que Chiroptera es clado hermano de los otros Laurasiatheria, con la exclusión de Eulipotyphla (Murphy et al., 2001; Song et al., 2012; Tsagkogeorga et al., 2013), pero también hay evidencia de que Cetartiodactyla debe colocarse en esta posición (dos Reis et al., 2012; McCormack et al., 2012). Algunos autores han argumentado que Perissodactyla y Cetartiodactyla son un clado (Meredith et al., 2011; Zhou et al., 2011; O'Leary et al., 2013; Esselstyn et al., 2017), mientras que otros investigadores han especulado que Perissodactyla es, en cambio, cercano a Carnivora (Nery et al., 2012; Romiguier et al., 2013). Es difícil descartar cualquiera de estas hipótesis, porque la divergencia entre los principales linajes Laurasiaterios se produjo en un período relativamente corto de 1-4 millones de años (Hallstrom y Janke, 2010). Por lo tanto, la reconstrucción de las verdaderas relaciones filogenéticas de Laurasiatheria proporciona un caso ideal de estudio, para la resolución de una antigua y rápida radiación.

Basado en los estudios anteriores la filogenia de Laurasiatheria en el nivel de ordenes sigue siendo un problema muy importante en la sistemática de mamíferos, debido a las contradictorias conclusiones alcanzadas en diferentes conjuntos de datos, especialmente en el caso de las posiciones filogenéticas de Perissodactyla, Cetartiodactyla y Chiroptera (Jingyang et al., 2012).



#### **EULIPOTYPHILA**

Eulipotyphla es un clado de mamíferos sugerido por estudios filogenéticos moleculares, y comprende los erizos y gymnuros (Erinaceidae, anteriormente orden Erinaceomorpha), solenodontes (Solenodontidae), los desmanes, topos, y los topos tipo musaraña (Talpidae) y las verdaderas musarañas (Soricidae). Soricidae, Talpidae y Solenodontidae se encontraban anteriormente en el clado Soricomorpha; sin embargo, se ha descubierto que Soricomorpha es parafilético, ya que los Erinaceidae son el grupo hermano de las musarañas.

Los Erinaceidae se distribuyen en Eurasia y África y los gymnuros son del sudeste asiático. Este clado fue considerado parte del orden Insectivora (actualmente en desuso). Los erizos adultos presentan pelos transformados en espinas que no son venenosas. Cuando están bajo tensión extrema o enfermos, pueden perder sus espinas. En algunos lugares del Reino Unido se los utiliza como control de plagas en los jardines, porque comen aproximadamente 200 gramos de insectos por noche; sin embargo, en Nueva Zelanda (donde fueron introducidos), al no tener enemigos naturales se transformaron en una plaga. Son inmunes a varios venenos, pero no a los pesticidas. Los gymnuros son más parecidos a ratas grandes que a los otros erizos y son principalmente carnívoros, crepusculares o nocturnos.

Las musarañas son pequeños mamíferos que se encuentran en casi todo el mundo, con las excepciones de las regiones polares, Australia y el sur de América del Sur. Se caracterizan por sus pequeños ojos y un largo hocico con bigotes muy sensibles. Son similares a un ratón, pero están emparentadas con los topos. Algunas especies tienen saliva venenosa. Los topos (Talpidae) viven bajo la tierra, cavando agujeros y pueden encontrarse en América del Norte, Europa y Asia. Algunas especies son acuáticas o semiacuáticas. Los solenodóntidos o almiquís son mamíferos insectívoros de las Antillas que se encuentran entre los más extraños del mundo. Existen dos especies muy parecidas: el almiquí de Cuba (*Solenodon cubanus*) y el almiquí paradójico (*Solenodon paradoxus*), que habita en la isla La Española. La saliva es venenosa, el segun-

do incisivo de cada lado de su mandíbula inferior tiene una ranura comunicada con una glándula venenosa.



## CHIROPTERA

Los murciélagos se encuentran en todos los continentes excepto en las regiones polares. Después de Rodentia es el grupo mas numeroso con aproximadamente 1300 especies. Tienen los miembros anteriores modificados para volar. El pulgar es robusto y externo al ala y siempre está provisto de uña (en el caso de los megamurciélagos también el segundo dedo); el resto de metacarpianos y falanges proximales están especialmente alargados para sostener el patagio (extensa y fina membrana de piel, flexible y elástica que les permite la sustentación en el aire), y las falanges distales son relativamente cortas. De acuerdo con la ubicación el patagio se divide en propatagio (la parte que va desde el cuello hasta el primer dedo), dactilopatagio (entre los dedos), plagiopatagio (entre el último dedo y las patas posteriores) y uropatagio (membrana caudal, que une ambas extremidades posteriores entre sí, incluyendo parte o toda la cola); el uropatagio puede estar desarrollado, reducido o ausente dependiendo de las especies y su estilo de vuelo. Las extremidades posteriores son débiles y cuentan con cinco dedos provistos de uñas, que utilizan para colgarse sin necesidad de contracción muscular. Además, presentan un cartílago de desarrollo variable denominado calcar que ayuda a sostener el uropatagio. El esternón forma una quilla donde se insertan sus potentes músculos pectorales. Hay fusiones de las costillas y el esternón para proporcionar rigidez a la parte delantera del cuerpo al volar, y también pueden fusionarse con las vértebras. El cráneo tiene las fosas orbitaria y temporal unidas (Figura 360). En general, todos los huesos de la región facial son reducidos en tamaño y la mayor parte de la bóveda craneal la constituyen los parietales. La región timpánica es sencilla, con el hueso timpánico en forma de anillo. La bulla tiene diferentes grados de desarrollo según las especies. Cóndilos occipitales de posición casi horizontal. La fórmula dentaria es variable, con modificaciones para los distintos hábitos alimentarios.

Son muy importantes ya que cumplen un papel ecológico vital como polinizadores, como controladores de plagas de insectos y pequeños vertebrados, y además intervienen en la dispersión de semillas; muchas plantas tropicales dependen por completo de los murciélagos.

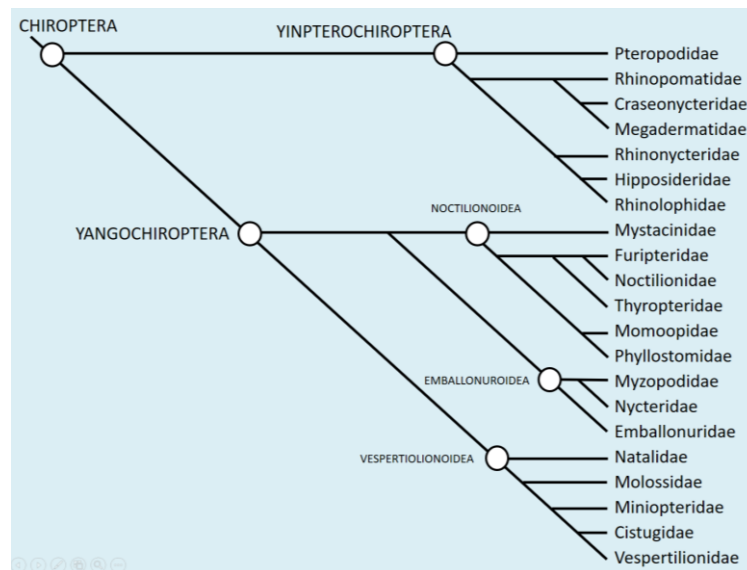


Figura 357: Filogenia molecular de Chiroptera (Modificado de Amador et al., 2016).

Muchos análisis han proporcionado un buen apoyo a la monofilia de los murciélagos con datos morfológicos (Simmons, 1994), de ADN (Kirsch, 1996) y moleculares (Miyamoto, 1996; Murphy et al., 2001b; Arnason et al., 2002; Teeling et al., 2002; Nikaido et al., 2004). Aunque los estudios morfológicos han considerado a los murciélagos dentro del Grandorden Archonta, (junto con Dermoptera, Primates y Scandentia), los estudios moleculares han refutado esta hipótesis, ubicando este grupo dentro de Laurasiatheria (Gunnell y Simmons, 2005; Teeling et al., 2005). Algunos trabajos moleculares apoyan la parafilia de los Microchiroptera (Eick et al., 2005; Teeling et al., 2005). Otros autores basándose en la morfología del pene y el sistema nervioso han propuesto que los Chiroptera son difiléticos (Pettigrew, 1986, 1995; Pettigrew et al., 1989).

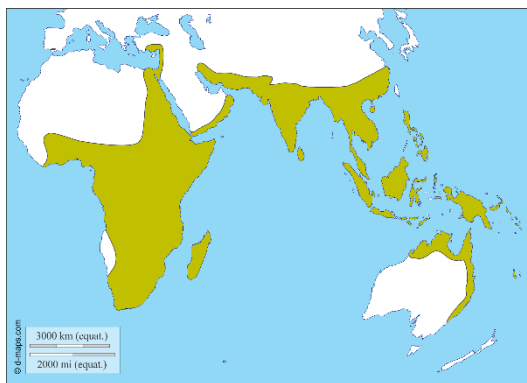
Trabajos moleculares actuales concluyen que Chiroptera es monofilético y sólidamente ubicado dentro de Laurasiatheria, con dos subordenes: Yinpterochiroptera y Yangochiroptera (Amador et al., 2016; Lei y Dong, 2016). Yinpterochiroptera y Yangochiroptera son monofiléticos con un soporte alto del 70% (Amador et al., 2016).

#### **YINPTEROCHIROPTERA**

Clado formado por los megamurciélagos (Pteropodidae) y los siguientes clados de micromurciélagos: Rhinopomatidae, Rhinolophidae, Rhinonycteridae, Hipposideridae, Craseonycteridae y Megadermatidae. Este taxón se basa principalmente en análisis moleculares. El término Yinpterochiroptera se construye a partir de las palabras Pteropodida y Yinchiroptera (un término propuesto en 1984 por Karl F. Koopman para referirse a ciertos grupos de micromurciélagos). Como una alternativa a los nombres Yinpterochiroptera y Yangochiroptera (formado por la mayoría de los clados de micromurciélagos), algunos investigadores usan los términos Pteropodiformes y Vespertilioniformes (Hutcheon y Kirsch, 2006). Se distribuyen en las regiones tropicales de África, Asia y Oceanía.

#### **PTEROPODOIDEA**

**PTEROPODIDAE.**— Murciélagos frugívoros o zorros voladores. Viven en regiones tropicales y subtropicales del Viejo Mundo, desde África, Pakistán por el sudeste de Asia a Australasia, incluyendo islas de los Océanos Pacífico e Índico (Figura 358). La mayoría de las especies son formas grandes que pueden alcanzar 1,50 a dos metros de envergadura y un peso de hasta un kilo o medio, sin embargo, algunas especies no superan en tamaño a los micromurciélagos.



**Figura 358: Distribución de Pteropodidae.**

Las vertebrales cervicales no están modificadas, la postura de la cabeza es ventral. Segundo dedo de la mano con garra. Incisivos superiores 1-2 de cada lado, e inferiores 2-0. Molares de corona plana, con cúspides marginales bajas para aplastar los frutos. Generalmente sin cola, ni uropatagio. Sin ecolocación, salvo el murciélago frugívoro egipcio *Rousettus aegyptiacus* (emite ruidos o “clicks” de baja frecuencia al golpear la lengua contra sus mejillas, lo que le permite desplazarse fácilmente por las cuevas).

Consumen frutos, néctar y polen, desempeñan un importante papel en la dispersión de semillas de numerosas especies vegetales. En muchas ocasiones son perseguidos por los agricultores locales, por dañar las plantaciones comerciales de fruta. No hibernan. Son diurnos y crepusculares. Sistema visual complejo con ojos grandes, son el principal órgano de la orientación; también tienen el olfato bien desarrollado. Su vista se adapta tanto a la visión nocturna como a la luz diurna, incluida alguna visión del color (Wang et al., 2004).

### **RHINOLOPOIDEA**

Comprende seis clados. Los Rhinopomatidae incluye a micromurciélagos cola de ratón que contiene un único género vivo, *Rhinopoma*. Los Rhinolophidae, son llamados murciélagos de herradura ya que tienen protuberancias en forma de hojas, sobre su nariz y los Hipposideridae, tienen protuberancias en forma de lanza. Los Rhinolophidae emiten llamadas de ecolocalización a través de esas estructuras, que pueden servir para enfocar el sonido. En Craseonycteridae se encuentra el pequeño murciélago nariz de cerdo de Kitti o murciélago moscardón (*Craseonycteris thonglongyai*), especie amenazada originaria del oeste de Tailandia y el sureste de Birmania, donde vive en cuevas de cal, cerca de ríos. Los Megadermatidae son conocidos como falsos vampiros o murciélagos aliamarillos, de África central, Asia meridional y Australia tropical. Son relativamente grandes, con ojos grandes, orejas y nariz prominentes. Los Rhinonycteridae previamente estaban incluidos en los Hipposideridae (con los que comparten importantes características morfológicas) pero se diferencian por la estructura particular de la hoja nasal, que presenta tres protuberancias puntiagudas similares a un tridente.

Estudios moleculares consideran orígenes múltiples de la ecolocalización laríngea o un solo origen con la subsecuente pérdida secundaria en los macromurciélagos y la recuperación rudimentaria en *Rousettus* (Teeling et al., 2000, 2002, 2003, 2005). Filogenias moleculares han encontrado que ciertos murciélagos con sofisticada ecolocalización, como los Rhinolophoidea, comparten un ancestro común con los que no ecolocalizan como los zorros voladores (salvo *Rousettus*) (Jones y Teeling, 2006). Una interpretación de esos árboles es que la ecolocalización laríngea probablemente evolucionó, en el antecesor de los murciélagos actuales.

### **YANGOCHIROPTERA**

Es un clado basado principalmente en datos de genética molecular que incluye la mayoría de los clados de micromurciélagos. Algunos autores prefieren el término *Verperilioniformes*, para referirse a este grupo (Hutcheon y Kirsch, 2006). Son cosmopolitas, a excepción de los polos. Tienen régimen alimentario variado (nectívoros, insectívoros, hematófagos, frugívoros, piscívoros y carnívoros). Los molares tienen cúspides en W para triturar los alimentos. Son principalmente nocturnos. Vértebras cervicales modificadas, la postura de la cabeza es dorsal. Segundo dedo sin garra (con sólo una o dos falanges). Sistema visual menos complejo que los Yinpterochiroptera. Los ojos de la mayoría de las especies son pequeños y están poco desarrollados, lo que conduce a una mala agudeza visual, pero ninguna especie es ciega. La mayoría tienen visión mesópica, lo que significa que solo pueden detectar luz en niveles bajos (Sophasarun, 2017). Con ornamentaciones faciales (rostrales o nasales). Generalmente con cola y uropatagio. Algunas especies hibernan. Vuelo nocturno orientado por estímulos auditivos (ecolocalización), que se logra por la emisión de vibraciones de alta frecuencia producida por la laringe grande y de cartílagos osificados. En esta actividad colabora el gran desarrollo de los pabellones auditivos, caracol grande y membrana basilar estrecha. La ecolocalización laríngea ayuda al murciélago a detectar presas, y a orientarse durante el vuelo. Muchas especies han desarrollado extensiones carnosas alrededor y por encima de las fosas nasales (hojas nasales), que desempeñan un papel importante en la transmisión del sonido. Los murciélagos pequeños que comen insectos pueden tener hasta 38 dientes, mientras que los hematófagos tienen solo 20; los incisivos superiores de éstos carecen de esmalte, lo que los mantiene afilados como navajas. Cuando no están volando, se cuelgan boca abajo de sus miembros posteriores (posición de descanso).

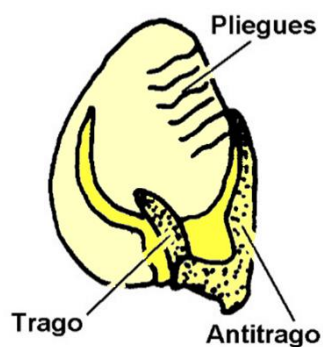


Figura 359: Trago y antitrago de la oreja de un murciélago.

La mayoría de los Yangochiroptera presentan trago (lóbulo carnoso que se proyecta desde el ángulo inferior del pabellón de la oreja). En los que tienen el trago poco desarrollado o reducido (Molossidae), está desarrollado el antitrago (lengüeta ubicada en el ángulo inferior del margen externo del pabellón de la oreja) (Figura 359).

Comprende tres grandes clados: **Emballonuroidea** (Emballonuridae, Myzopodidae y Nycteridae), **Noctilionoidea** (Furipteridae, Mormoopidae, Mystacinidae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Thyropteridae) y **Vespertilionoidea** (Cistugidae, Miniopteridae, Molossidae, Natalidae y Vespertilionidae). Cuatro clados están representados en Argentina con 65 especies (Barquez y Díaz, 2009; Díaz et al., 2016; Urquizo et al., 2017).

#### NOCTILIONOIDEA

**FURIPTERIDAE.**— Murciélagos insectívoros de América Central y del Sur. Comprende dos géneros monoespecíficos, *Amorphochilus* y *Furipterus*. Viven en muchos hábitats diferentes y suelen alojarse en cuevas.

**MORMOOPIDAE.**— Murciélagos insectívoros de América Central y del Sur. Forman colonias con cientos o miles de ejemplares, produciendo suficiente guano como para hacer viable su explotación industrial. Viven en cuevas y túneles.

**MYSTACINIDAE.**— Murciélagos de Nueva Zelanda, con un sólo género, *Mystacina*.

**NOCTILIONIDAE.**— Murciélagos pescadores de selvas y bosques húmedos de la región Neotropical; se alimentan de peces, insectos acuáticos y anfibios. Las orejas son tubulares y las alas son fuertes. El labio superior está partido por un tabique trasversal (labio leporino), y en las mejillas tienen bolsas para almacenar alimentos, algo inusual entre los murciélagos. El proceso postorbital, presente en otros murciélagos, está ausente. Tienen patas relativamente largas, con dedos alargados que llevan grandes garras curvas que junto con los calcares, ayudan a capturar el alimento. La cola sobresale dorsalmente por el uropatagio. Se alimentan de invertebrados acuáticos y de peces a quienes cazan durante la noche, ya que en el día se encuentran dentro de madrigueras (huecos en troncos de árboles o cuevas en barrancas). Al atardecer salen de ellas y vuelan junto a la superficie de ríos o arroyos, hasta que detectan una presa, a la que capturan atrapándola con las garras con forma de garfio de sus patas traseras, con la membrana interfemorales o usando ambas. La fórmula dentaria es: i 2/2; c 1/1; pm 1/2; m 3/3. En el norte de Argentina se encuentra el género *Noctilio* con dos especies: *N. albiventris* (pescador chico) de Corrientes, Chaco, Formosa, Misiones y Santa Fe (Barquez, 2006; Barquez y Díaz, 2009) y *N. leporinus* (pescador grande) de más amplia distribución que la anterior.

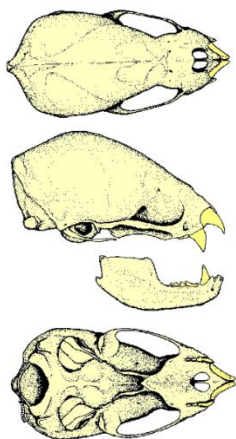


Figura 360: Cráneo de *Desmodus rotundus*. Nótese los incisivos modificados (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

**PHYLLOSTOMIDAE.**— Se encuentran en gran parte del Continente Americano, entre el sudoeste de los Estados Unidos y el norte de Argentina, en climas subtropicales, tropicales y ecuatoriales. Es un clado muy diverso en cuanto a su morfología y a su comportamiento. Tienen excrescencias cutáneas sobre el extremo anterior del hocico formando una hoja nasal (usadas para modificar y direccionar el sonar que generan en la laringe y emplean para la ecolocación) (Figura 361); en los vampiros está reducida en forma de disco. En este grupo, y a diferencia de la mayoría de los murciélagos, las señales acústicas se emiten por las narinas y no por la boca. El uropatagio es de desarrollo variable. Trago y antitrago de tamaño variable. La fórmula dentaria es:  $i\ 2/1-0$ ;  $c\ 1/1$ ;  $pm\ 3-2/2-3$ ;  $m\ 2-3/2-3$ . Alimentación muy variada (nectarívoros, frugívoros, carnívoros, insectívoros y hematófagos). La mayor parte son insectívoros, pero hay muchas especies polinívoras y nectarívoras (Glossophaginae) y frugívoras (Stenodermatinae y Carollinae). Hay especies que se alimentan de peces, ranas, lagartos, y otros vertebrados, incluyendo en su dieta otros murciélagos y aves. En las especies hematófagas los incisivos y caninos superiores están comprimidos, con el borde posterior afilado y cortante (Figura 47). La saliva contiene una glicoproteína, la draculina, que impide que la sangre de la presa coagule (Fernández et al., 1998). Solamente hay tres especies que se nutren únicamente con sangre: el vampiro común (*Desmodus rotundus*), el vampiro de alas blancas (*Diaemus youngi*) y el vampiro de patas peludas (*Diphylla ecaudata*). Los dos primeros están presentes en Argentina, *D. rotundus* se alimenta de sangre de ganado y *D. youngi* de aves.

Los Phyllostomidae se resguardan en cuevas, madrigueras de otros mamíferos, árboles huecos, troncos o grandes hojas de plantas, minas, edificaciones, etc. Algunas especies son coloniales de varios centenares de ejemplares. No hibernan. En Argentina hay 15 géneros con 19 especies (Barquez, 2006; Barquez y Díaz, 2009): *Anoura*, *Artibeus*, *Carollia*, *Chrotopterus*, *Desmodus*, *Diaemus*, *Glossophaga*, *Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Platyrrhinus*, *Pygoderma*, *Sturnira*, *Tonatia*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*.

**THYROPTERIDAE.**— Murciélagos de ventosas, insectívoros, que se encuentran en América Central y del Sur. Contiene un sólo género, *Thyroptera*, que se caracterizan por la reducción de sus dedos, englobados en el patagio, y la forma de embudo de sus orejas. Viven en cuevas, en colonias de pequeño tamaño (a veces en solitario).

#### EMBALLONUROIDEA

Solamente Emballonuridae tiene distribución tropical y subtropical tanto en el Nuevo como el Viejo Mundo. Incluye a algunos de los murciélagos de menor tamaño, entre 3,5 y 10 cm de largo. Los representantes americanos se distribuyen desde el norte de México hasta el sur de Brasil. La coloración del pelaje suele ser marrón o grisácea, aunque el género *Diclidurus* (cono-

cidos como murciélagos fantasmas por su coloración) se caracteriza porque la tiene blanca. Éstos, a menudo duermen individualmente en hojas de palma.



Figura 361: Hocico de un filostómido, de perfil y de frente, mostrando la hoja nasal.

### VESPERTILIONOIDEA

Comprende cinco clados: Cistugidae, Miniopteridae, Natalidae, Vespertilionidae y Molossidae. Cistugidae contiene un único género *Cistugo*, del sur de África. El género con sus dos especies estaba incluido en el género *Myotis* (Vespertilionidae), pero estudios moleculares los colocan en su propio clado (Lack et al., 2010). Los Miniopteridae (murciélagos de alas “curvadas”), son insectívoros de amplia distribución, desde África subsahariana, Paleártica (norte de África y Eurasia), Indomalaya (sur y sudeste de Asia) y Australasia (Australia, Nueva Guinea e islas vecinas) (Simmons, 2005).

**NATALIDAE.**— Son conocidos como murciélagos de orejas de embudo, distribuidos desde el México a Brasil y también en Indias Orientales. Comprende tres géneros insectívoros, *Natalus*, *Chilonatalus* y *Nyctiellus*. Se destacan por su larga cola y la forma de las orejas, en embudo.

**MOLOSSIDAE.**— Murciélagos exclusivamente insectívoros, llamados de cola de ratón, que se distribuyen en zonas cálidas y tropicales de todo el mundo. Las alas son relativamente largas y estrechas; la cola es gruesa (generalmente la mantienen extendida cuando están en reposo), con una importante porción libre del uropatagio (a excepción de *Tomopeas* que tiene solo dos vértebras libres). Las orejas no presentan lóbulo basal; con trago diminuto (inconspicuo) y el antitrago desarrollado. Sus hocicos son normalmente cortos y anchos, y pueden tener labios con pliegues. Las patas son cortas y robustas, y los pies cortos y anchos con largos pelos sensoriales. Pueden ser solitarios o coloniales (pueden formar colonias de millones de individuos que consumen toneladas de insectos). La fórmula dentaria es: i 1/1-3; c 1/1; pm 1-2/2; m 2-3/3. En Argentina siete géneros y 19 especies (Barquez, 2006; Barquez y Díaz, 2009; Díaz et al., 2016): *Cynomops*, *Eumops*, *Molossops*, *Molossus*, *Nyctinomops*, *Promops* y *Tadarida*.

**VESPERTILIONIDAE.**— Grupo cosmopolita, coloniales, solitarios o viven en grupos aislados; son insectívoros (con excepciones de algunas especies que se alimentan de peces, y otras especies de aves Passeriformes que capturan al vuelo). Pocas especies migradoras. Tienen la cola totalmente incluida en el uropatagio o excediendo ligeramente de éste. El cráneo carece de procesos postorbitales; las orejas tienen lóbulo basal, el trago está bien desarrollado y antitrago ausente. Sin hoja nasal. Los premaxilares están separados y el paladar está emarginado anteriormente. Incisivos superiores internos separados entre sí por un espacio muy amplio. El número de dientes en este grupo varía de 28 a 38 dependiendo de las especies. La fórmula dentaria es: i 1-2/2-3; c 1/1; pm 1-3/2-3; m 3/3. La mayoría de las especies se refugian en cuevas, otras en árboles huecos, grietas de las rocas, madrigueras de animales, o pueden tener otros refugios. En América del Sur se encuentran cinco géneros (*Eptesicus*, *Histiotus*, *Lasiurus*, *Myotis* y *Rhogeessa*) con aproximadamente 32 especies. En Argentina hay cuatro géneros y 25 especies (Díaz et al., 2016; Barquez et al., 2017; Urquiza et al., 2017): *Eptesicus*, *Histiotus*, *Myotis* y *Lasiurus*. *Lasiurus ega* debería ser incluido dentro del género *Dasypterus* por la dentición y la coloración escarchada (Díaz et al., 2016).



#### ALGUNOS MITOS SOBRE LOS MURCIÉLAGOS

Debido a que los murciélagos tienen generalmente mala reputación entre los humanos, esclareceremos algunos mitos sobre los mismos.

**“No todos chupan sangre”:** Existen solamente tres especies de murciélagos hematófagos, dos en Argentina (*Desmodus rotundus* y *Diaemus youngi*) que se alimentan de sangre de ganado y de aves. La otra especie es *Diphylla ecaudata* que se distribuye desde México hasta Brasil, y se alimenta de sangre de aves. Solamente lamen el equivalente a una cucharada de sangre, y su saliva tiene una enzima anticoagulante denominada draculina.

**“No son ciegos”:** No solo no son ciegos, sino que pueden “ver” en la oscuridad, pudiendo localizar con su “biosonar” objetos (lo que les permite volar por la noche sin chocar contra ellos), o localizar fruta en los árboles. Este mecanismo de visión por radar se llama ecolocalización y es característico de los Yngochiroptera. Los Yinpteropchiroptera en general tienen marcados centros visuales y ojos grandes, dado que utilizan los sentidos de la vista y el olfato para capturar a sus presas.

**“No se quedan enredados en los cabellos de las personas”:** Quizás, por la forma como vuelan, dan la impresión de que van a atacar tu cabeza. Los murciélagos cuelgan cabeza abajo agarrados de sus perchas, de modo que estos animales necesitan caer para “obtener cierto impulso y empezar a aletear”. Con este comportamiento da la impresión de que pueden lanzarse sobre las cabezas de las personas, pero no es así. No hacen nidos como las aves y menos en los cabellos de las personas.

**“No todos tienen rabia”:** De hecho, muy pocos murciélagos tienen rabia. La rabia transmitida por murciélagos es un problema solo de América, pues es aquí donde están presentes las tres especies hematófagas que hay en el mundo. Los vulgarmente llamados vampiros, son vectores importantes de contagio de la rabia al ganado, y eventualmente a los humanos. Un insectívoro difícilmente puede contagiar rabia, salvo que se lo toque y muerda (contacto dérmico). La rabia en los murciélagos no genera un comportamiento agresivo como en a los perros y gatos, por lo que en las poblaciones naturales de murciélagos tiene una incidencia muy baja, 0,5 a 1% en líneas generales. Nunca va a haber muertes masivas de murciélagos por rabia, ya que no se agreden entre ellos, siendo mamíferos notablemente altruistas entre miembros de la misma colonia.

**“No son un enemigo perverso”:** Todo lo contrario. Ellos tienen un enemigo implacable: el síndrome de la nariz blanca, producido por un hongo que se desarrolla en el frío. Se produce el crecimiento de hongos alrededor de las bocas y en las alas de los murciélagos en hibernación, y ocasiona que consuman su grasa corporal al extremo de morir de hambre antes que termine el invierno. Esta enfermedad produjo la muerte de entre 5,7 a 6,7 millones de murciélagos de América del Norte.

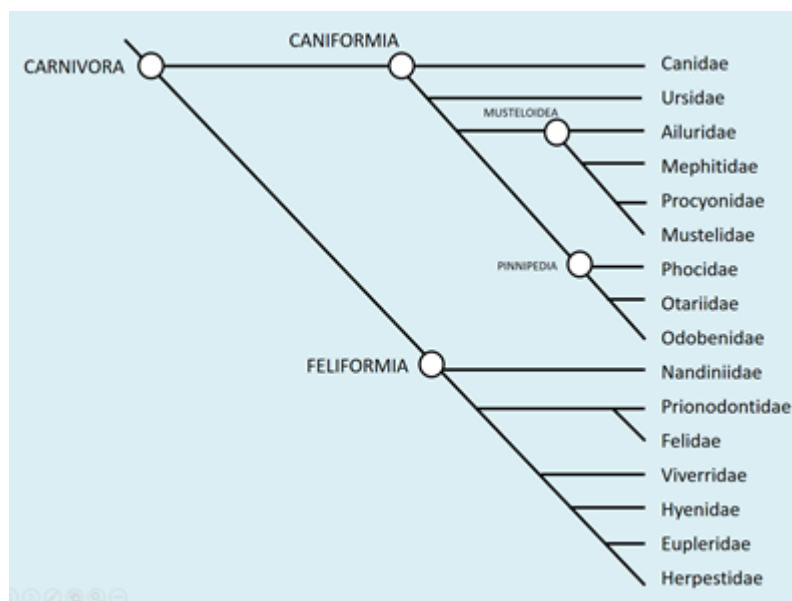
**“No son dañinos”:** Los murciélagos son muy importantes ya que muchas especies son dispersoras de semillas e intervienen en la regeneración de los bosques, otras se alimentan de insectos plaga para los cultivos actuando como controlador biológico; otros son polinizadores de flores que únicamente se abren en la noche; sus excrementos (guano) son fertilizantes muy buenos que ya se usaron comercialmente en varios países por sus componentes minerales y naturales, e incluso los vampiros, son útiles ya que su saliva anticoagulante, está en procesos de experimentación en medicina para tratamientos cardíacos.

**FERAE**

Clado de mamíferos formado por Carnivora (más de 260 especies, en todo el mundo) y Pholidota (ocho especies de pangolines en África tropical y Asia). Algunos órdenes extintos, parientes de Pholidota, como Creodontos (Halliday et al., 2017), también pertenecen a Ferae. Los parientes más cercanos de Ferae son Perissodactyla y Cetartiodactyla (Beck et al., 2006; Zhou et al., 2011; Esselstyn et al., 2017).

**CARNIVORA**

Casi cosmopolitas, y en todos los océanos (no se encontraban originalmente en Australia). Con el asentamiento humano, fueron introducidos en Australia algunos animales placentados, y una parte de ellos se asilvestraron. El primero fue el dingo (*Canis lupus dingo*), un perro doméstico que introdujeron los indígenas y que ha pasado al estado salvaje. Cuando los europeos colonizaron Australia, liberaron algunas especies en la naturaleza, como el zorro rojo, y el gato (especie doméstica que se asilvestró). La mayoría de los Carnivora son terrestres, otros trepadores y algunos semiacuáticos.



**Figura 362: Filogenia de los carnívoros recientes (basada en Flynn et al., 2005; Zhou et al., 2017).**

Generalmente tienen garras fuertes y afiladas, típicamente con cinco, pero nunca menos de cuatro, dedos en cada pata. Con mandíbulas poderosas y cresta sagital prominente en la parte superior del cráneo. Mandíbula inferior con la cabeza articular transversal, lo que limita los movimientos laterales. Arcos zigomáticos bien desarrollados con órbita y fosa temporal confluyentes. Tendencia a la reducción del número de dientes que preceden o siguen a las muelas carniceras o molares secodontes. Muelas carniceras (último premolar superior P4 y primer molar inferior M1) más desarrolladas en predadores y reducidas en omnívoros y herbívoros

(focas, osos, mapaches, entre otros). Las muelas carniceras tienen coronas de esmalte en forma de cuchilla que se cierran con una acción similar a una tijera, para principalmente cortar la carne; están desarrolladas en los Felidae y menos en los Ursidae. Los cánidos tienen molares detrás de las carniceras para aplastar los huesos, pero los gatos solo tienen un molar muy reducido y sin función detrás de la muela carnicera en la mandíbula superior. Caninos fuertes, cónicos y curvados, para desgarrar, los I1 son más pequeños y los I3 más grandes (suelen ser grandes y filosos, parecidos a un canino). Con glándulas sudoríparas, sebáceas y sacos anales a ambos lados del ano asociados con glándulas odoríferas, desarrolladas en herpéstidos, hiénidos y mustélidos, utilizadas para defensa. Son relativamente pequeñas en cánidos y félidos y empleadas en comunicación intraespecífica; están ausentes en úrsidos y algunos prociénidos. Garras desarrolladas en todos los dedos, son retráctiles en félidos (con excepción de Hyaenidae) y algunos vivérridos. Son cursoriales digitígrados, caminadores plantígrados, acuáticos palmeados o con aletas. La mayoría tienen muy desarrollados los sentidos de la vista y el oído, y tienen un sentido del olfato muy agudo en muchas especies de Caniformia. Son excelentes corredores, algunas especies de larga distancia y a gran velocidad. La dieta puede ser carnívora, algunos son omnívoros e incluso algunas especies herbívoras como el panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) que se alimenta mayormente de bambú (99% de su dieta).

Tradicionalmente se dividía a los Carnivora en Pinnipedia (carnívoros acuáticos con miembros en forma de aleta) y Fissipedia (carnívoros terrestres con miembros en forma de pata); sin embargo, esta división no está sustentada ni por la morfología ni por la filogenia, por lo que actualmente no se la mantiene. Basándose en la anatomía del aparato auditivo, Wozencraft (1989, 1993) propone la organización de Carnivora en dos grupos monofiléticos, Feliformia y Caniformia (Figura 362).

Estudios filogenéticos moleculares consideran a Carnivora monofilético y dividido en dos grandes grupos: Caniformia y Feliformia (Flynn et al., 2005; Fulton y Strobeck, 2006; Arnason et al., 2007).

En la actualidad, la mayoría de los sistemáticos están de acuerdo con esta división, pero hay discordancia, sin embargo, en cómo se relacionan los clados de Caniformia entre ellos, sobre todo con los acuáticos (Phocidae, Otariidae, Odobenidae). Actualmente, el modelo más fuertemente apoyado es aquél en que este grupo es considerado monofilético dentro del linaje de los Caniformia. El grupo hermano a este clado sería Musteloidea que incluye a los pandas rojos (Ailuridae), mofetas (Mephitidae), mapaches (Procyonidae) y nutrias y hurones (Mustelidae). Los Canidae aparecen como uno de los primeros grupos del linaje de los Caniformia (Flynn et al., 2005; Zhou et al., 2017) (Figura 362).

Los carnívoros acuáticos tienen el esqueleto postcraneal muy modificado, especialmente las extremidades que están transformadas en aletas para la natación. Sin embargo, la estructura del cráneo está poco modificada y la estructura de la región auditiva demuestra sus relaciones con los Caniformia: los otáridos con los úrsidos y los fócidos con los mustélidos (Morales y Soria, 1990). Feliformia es de origen monofilético también y está respaldado por datos moleculares y morfológicos (Bininda-Emonds et al., 1999; Flynn et al., 2005; Gaubert et al., 2006; Zhou et al., 2017).

### **FELIFORMIA**

Bullas timpánicas (cápsulas óseas que encierra el oído medio e interno) osificadas, divididas en dos cavidades por un tabique (Figura 363), compuestas de dos huesos unidos por un tabique (excepto en los hiénidos en los que llega a ser unicameral). Sin tercer molar superior. Garras retráctiles, o semiretráctiles (excepto en Hyaenidae). Rostro corto. Pocos dientes y muelas carniceras más especializadas que en los caniformia. Tienden a ser más carnívoros y generalmente cazan a sus presas mediante emboscada. Muchos son arbóreos o semiarbóreos y tienden a ser más digitígrados (caminan con los dedos de los pies). Tienen un báculo (hueso peneano) que es relativamente corto en felinos y ausente en las hienas.

Se distribuyen por todo el mundo, excepto en Antártida; en Australia no hay carnívoros nativos sino introducidos. El grupo incluye a los gatos, hienas, civetas, mangostas, suricatas y otros, en siete clados: Nandiniidae, Prionodontidae, Herpestidae, Eupleridae, Hyaenidae, Viverridae y Felidae (también monofiléticos Zhou et al., 2017). Sólo Felidae está representada en Argentina.

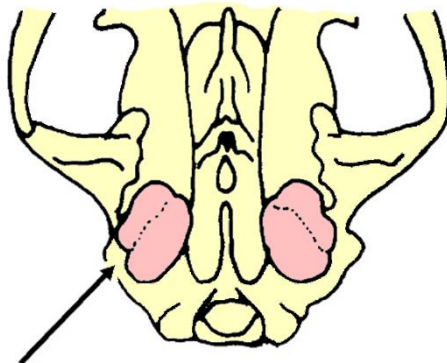


Figura 363: Cráneo de un Felidae mostrando la bulla auditiva dividida.

**FELIDAE.**— Gatos de distribución mundial. Los felinos silvestres son nativos de todos los continentes excepto Australasia y la Antártida. Tienen ojos relativamente grandes y visión binocular. La visión nocturna es buena debido a la presencia de un “tapetum lucidum”, que refleja la luz dentro del globo ocular y otorga a los ojos de los felinos su brillo distintivo; los ojos son muy sensibles a la luz más que los del hombre; la retina tiene una proporción relativamente alta de células de bastón, adaptadas para distinguir los objetos en movimiento en condiciones de poca luz, pero parecen tener una visión del color relativamente pobre en comparación con los humanos (Sunquist y Sunquist, 2002). Generalmente sus cuerpos son gráciles y musculosos, las extremidades anteriores son fuertes con garras retráctiles para sostener a las presas; tienen adaptaciones dentarias y craneales para una mordida fuerte; son carnívoros obligados. Cráneo redondeado con fuerte arco cigomático y una importante cresta sagital, que permiten la unión de fuertes músculos de la mandíbula (Sunquist y Sunquist, 2002) (Figura 364). Los más grandes pueden rugir gracias a que el hioides está reemplazado por cartílago flexible; la mayoría de las especies pequeñas ronronean (haciendo vibrar los músculos de la laringe para producir un zumbido característico), pero también los guepardos, pumas y otros felinos grandes ronronean. El rugido se produce cuando el aire pasa a través de la laringe, y el cartilago de sus paredes vibra produciendo un sonido característico; leones, leopardos, tigres y jaguares son capaces de rugir. Con reducción o pérdida dentaria mayor que en otros carnívoros, con 28 o 30 dientes. Dentición muy especializada; las series premolar y molar están fuertemente reducidas (Figura 365), las muelas carniceras son prominentes y adecuadas para rasgar y cortar carne, I pequeños, C grandes (alcanzando un tamaño excepcional en las especies extintas de diente de sable), M pequeños y simples. La fórmula dentaria es:  $i\ 3/3; c\ 1/1; pm\ 23/2; m\ 1/1$ . Los molariformes no están adaptados a triturar como en cánidos e hiénidos. Fuerte musculatura masticadora. La lengua de los felinos está cubierta de papilas córneas, que raspan la carne de las presas (Kitchener et al., 2010). Matan a su presa por sofocación o mordiendo el cuello, de manera que los caninos puedan penetrar en las vértebras y separar la médula espinal. Son digitígrados, con almohadillas suaves, y uñas retráctiles grandes y curvadas. La mayoría nocturnos, sumamente ágiles, acechan, se abalanzan o emboscan a sus presas.

En Argentina encontramos cuatro géneros: *Puma*, *Leopardus*, *Herpailurus* y *Panthera* (Teta et al., 2018). Consideramos *Herpailurus* distinto de *Puma*, siguiendo a Barnett et al., (2005). Con respecto a *Leopardus* seguimos a Johnson et al. (2006). Se consideran 11 especies de Felidae en Argentina (Teta et al., 2018): *Puma concolor* (Puma o león americano), *Herpailurus yagouaroundi* (Gato eira, moro o yaguarundí), *Leopardus colocolo*, *L. geoffroyi*, *L. guigna*, *L. guttulus*, *L. jacobi*

ta, *L. tigrinus*. *L. wiedii* y *L. pardalis*. *Leopardus guttulus* (Gato pintado chico) con poblaciones en Misiones (Nascimento y Feijó, 2017). Esta especie anteriormente se encontraba en la sinonimia de *L. trigrinus* y es considerada como una especie distinta según datos morfológicos y moleculares (Nascimento, 2010; Trigo et al., 2013). *Leopardus tigrinus* (Tirica), en Salta y Chaco (Nascimento y Feijó, 2017). *Leopardus tigrinus* es una especie rara en la mayor parte de su extensión geográfica y distribuida en parches (Perovic y Pereira, 2006; Cuyckens y Perovic, 2013). *Leopardus wiedii* (Gato pintado o margay), en Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán (Perovic y Pereira, 2006). *Leopardus pardalis* (Ocelote o gato onza), en el norte del país. García Perea (1994) consideró la presencia del género *Lynchailurus* en Argentina y teniendo en cuenta caracteres morfológicos, lo dividió en tres especies, *L. braccatus*, *L. colocolo* y *L. pajeros*. La evidencia genética contradice este esquema, por lo tanto, se sugiere su tratamiento como una sola especie, *Leopardus colocolo* (Johnson et al., 2006). *Leopardus colocolo* (Gato del pajonal) habita las ecorregiones de los Altos Andes, la Puna, el Monte, el Espinal, los límites del Chaco Serrano y de altura en las Yungas, las Pampas secas y la Estepa patagónica (hasta el estrecho de Magallanes). La distribución de este felino comprende desde el Ecuador hasta la Patagonia argentina. En Argentina se distribuye por casi todo el territorio, alcanzando alturas de hasta 5000 m en los Andes. *Leopardus geoffroyi* (Gato montés o gato del monte), tiene una amplia distribución geográfica en Argentina y una considerable variación de tamaño y coloración. *Leopardus guigna* (Gato guigna o huiña), en bosques patagónicos desde Neuquén a Santa Cruz. *Leopardus jacobita* (Gato andino) en las altas montañas del noroeste hasta Mendoza. Presenta una distribución en parches (Perovic y Pereira, 2006). Su estado de conservación en Argentina es Vulnerable, pero a escala internacional se considera como en Peligro de Extinción (Novell, 2002; Villalba et al., 2016). *Panthera onca* (Yaguareté o jaguar), en el norte. Esta especie, considerada como Casi Amenazada por la IUCN (Quigley et al., 2017) está considerada como Monumento Nacional y Provincial en Misiones y Salta (Perovic y Pereira, 2006).

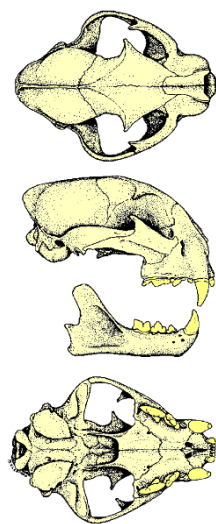


Figura 364: Cráneo de *Puma concolor* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

## CANIFORMIA

Bullas timpánica indivisas o parcialmente divididas, compuestas por un solo hueso. En los Canidae actuales existe un septo incipiente que no llega a dividir completamente la bulla. Garras no retráctiles o sólo parcialmente. El rostro es alargado y por lo tanto las mandíbulas más largas, con más dientes, y los molares carnívoros son menos especializados. Tienen una alimentación más de tipo omnívora y son oportunistas. Digitígrados, plantígrados y semiplantígrados. Las

glándulas bulbouretrales y la vesícula seminal siempre están ausentes; también tienen báculo o hueso peneano, pero en relación con el tamaño corporal, suele ser más largo que en los Feliformia.

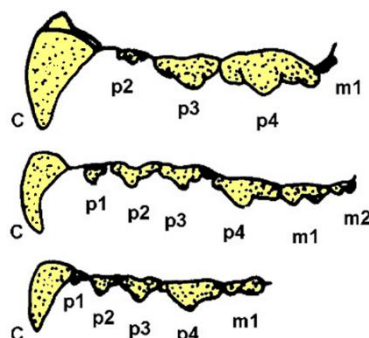


Figura 365: Hileras dentarias superiores de Felidae (arriba), Canidae (medio) y Mustelidae (abajo).

Los Caniformia se encuentran distribuidos en todos los continentes con excepción de la Antártida, mientras que los marinos se distribuyen por todos los océanos del mundo. Es uno de los pocos grupos que llegaron a la región neotropical durante su aislamiento en el Terciario (Morales y Soria, 1990). Comprende nueve clados monofiléticos (Eizirik et al., 2010; Zhou et al., 2017): Ailuridae (panda chico o rojo), Canidae (coyotes, chacales, dingos, perros, zorros y otros), Mephitidae (mofetas, zorrinos y otros), Mustelidae (armiños, visones, hurones, nutrias y otros), Odobenidae (morsas), Otariidae (leones marinos y otros), Phocidae (focas), Procyonidae (mapaches, coatíes, mayuatos y otros) y Ursidae (osos, oso panda grande, oso de anteojos). En Argentina no están presentes Ailuridae y Odobenidae; Ursidae (en discusión constante).

La división basal de Caniformia, entre Cynoidea (Canidae) y Arctoidea (Ursidae, Pinnipedia y Musteloidea) es soportada por estudios moleculares (Delisle y Strobeck, 2005; Flynn et al., 2005; Fulton y Strobeck, 2006; Sato et al., 2006; Yu y Zhang, 2006; Arnason et al., 2007).

**CANIDAE.**— Perros, lobos, zorros, coyotes, dingos, aguará guazú, chacales y otros de distribución mundial, excepto Antártida. Presentan generalmente hocico largo y fino, orejas erguidas, y cuerpo esbelto. Las patas son largas y delgadas, digitígrados, cola peluda. Cráneo con rostro relativamente alargado y bullas infladas, los arcos cigomáticos son anchos y en algunas especies hay una cresta sagital que va de adelante hacia atrás; las órbitas nunca forman un anillo completo (Figura 366). La fórmula dentaria es:  $i\ 3/3; c\ 1/1; pm\ 4/4; m\ 2/3$  (en la mayoría de las especies). Tienen dientes adaptados para romper huesos y cortar carne. Incisivos pequeños, caninos puntiagudos, por lo menos dos molares fuertes detrás de las muelas carniceras en la mayoría de las especies, lo que permite a los animales romper el hueso hasta alcanzar la médula (Figura 365). Son tanto carnívoros como omnívoros. Generalmente son animales sociales, viven juntos en familia o en pequeños grupos, y se comportan de forma cooperativa. Se comunican entre ellos por vocalizaciones y señales de olor. El perro doméstico (*Canis lupus familiaris*) fue la primera especie domesticada, y se asoció a los humanos.

En Argentina: *Cerdocyon*, *Chrysocyon*, *Lycalopex* y *Speothos*. *Cerdocyon thous* (Aguará chico o zorro de monte), en el norte y nordeste; *Chrysocyon brachyurus* (Lobo de crin o aguará guazú), existen ejemplares al este del Chaco, en Formosa, en Misiones, en Corrientes, Santiago del Estero, extremo noreste de Córdoba y en el norte de Santa Fe (Jayat et al., 1999; Díaz y Lucherini, 2006). Está protegido en todo su hábitat. El estado de conservación del aguará guazú es En Peligro (Ojeda et al., 2012). *Speothos venaticus* (Zorro vinagre), nordeste de la provincia de Misiones en selvas de tipo paranaense, en sitios cercanos al agua y está afectado por la destrucción del hábitat, su estado de conservación es En Peligro (Díaz y Lucherini, 2006); *Lycalopex culpaeus* (Zorro colorado o culpeo), de amplia distribución llegando hasta Tierra del Fuego; *Lycalopex*

*gymnocercus* (Zorro pampa), norte de la Patagonia, gran parte del norte y centro del país, al este de los Andes (Prevosti et al., 2013). Zunino et al., (1995) consideraron a *Lycalopex* como género válido para las especies sudamericanas con prioridad sobre *Pseudalopex*; y de acuerdo con esos mismos autores y Prevosti et al., (2013), *L. griseus* (Zorro gris chico), es un sinónimo de *L. gymnocercus*.

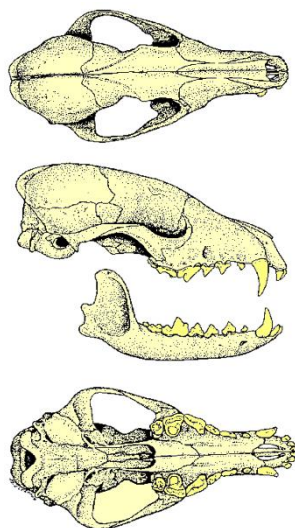


Figura 366: Cráneo de *Lycalopex gymnocercus* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

#### MUSTELOIDEA

Grupo donde sus integrantes comparten caracteres craneales y dentarios. Comparten un ancestro común con los Phocidae (focas y elefantes marinos) (Welsey-Hunt y Flynn, 2005). Los musteloideos incluye a los Ailuridae (pandas rojos), Mustelidae (mustélidos), Procyonidae (mapaches y parientes) y Mephitidae (mofetas, zorrinos). En América del Sur y Argentina se encuentran Ursidae, Mephitidae, Procyonidae y Mustelidae.

**URSIDAE.**— Osos, oso de anteojos, oso panda gigante. Se distribuyen en Eurasia y América del Norte, en las montañas Atlas del norte de África, y en los Andes de América del Sur (el oso de anteojos solamente, *Tremarctos ornatus*). Presentan una cabeza grande, orejas pequeñas y redondeadas, ojos pequeños, cuerpo robusto y cola corta; las patas son cortas y poderosas, con cinco dedos provistos de uñas fuertes y recurvadas; son plantígrados y pueden desplazarse cortas distancias erguidos sobre las patas traseras; poseen un olfato excelente. Los incisivos no son especializados, los caninos son alargados, los primeros tres premolares se encuentran reducidos o ausentes, y los molares poseen una corona ancha y baja especialmente apta para una alimentación omnívora.

Se consideran dos subgrupos: **Tremarctinae** (monotípica con el oso de anteojos), y **Ursinae** (que contiene seis especies divididas en uno o tres géneros, dependiendo de los autores). Los Ursinae son típicamente laurásicos (Europa, Asia y América del Norte), mientras que los Tremarctinae ingresaron en América del Sur recién luego de la formación del Istmo de Panamá en el Plio-Pleistoceno hace aproximadamente 3 millones de años, distribuyéndose actualmente en los Andes hasta Bolivia (Figura 367).

*Tremarctos ornatus* (oso andino o ucumar) es la única especie actual; tiene un par de círculos de pelo blanco rodeando los ojos, que contrasta con su abundante pelaje negro. Su presencia en Argentina (por ejemplo, en el listado de mamíferos de Teta et al., 2018) es muy discutida; hay registros indirectos de su presencia (Del Moral Sachetti y Bracho, 2009; Del Moral Sachetti y Camacaro, 2011), pero que fueron cuestionados (Rumiz et al., 2012); posteriormente se encon-

traron restos genéticos (Cosse et al., 2014), pero es posible que su presencia sea ocasional y que no representa poblaciones residentes (Velez-Liendo y García-Rangel, 2017).



Figura 367: Distribución de *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en América del Sur (basada en Velez-Liendo y García-Rangel, 2018).

**MEPHITIDAE.**— Mofetas, zorrinos y otros. La fórmula dentaria es:  $i\ 3/3; c\ 1/1; pm\ 4/4; m\ 2/3$ . Tienen un característico pelaje bicolor, con un color de fondo en negro sobre el cual se presentan rayas o bandas de color blanco. Tienen la cola muy larga, las garras delanteras son largas para excavar sus propias madrigueras (aunque a veces ocupan otras construidas por otros animales). Con glándulas de olor anales, que pueden usar como defensa. Están ubicadas a los costados del ano, producen una mezcla de azufre y otros químicos que les da un olor muy fuerte y desagradable. Antes de eliminar la sustancia, según la especie, adoptará una posición corporal distinta, levantando la cola o las patas traseras, quedando apoyados solamente sobre las delanteras; eliminan la sustancia hasta dos metros de distancia y el olor desagradable de la misma puede durar entre dos semanas y un mes sino se neutraliza el olor. Son omnívoros, incluyen en su dieta insectos, huevos, frutas, mamíferos pequeños, aves y miel. Mephitidae antes era considerada dentro de Mustelidae (donde algunos taxónomos todavía la ubican). Fue elevada a otro rango basándose en estudios de ADN mitocondrial combinado con citocromo *b* y caracteres morfológicos, y es considerada como monofilética (Dragoo y Honecutt, 1997). Por lo tanto, no están estrechamente relacionados con Mustelidae como se pensaba.

Tres géneros habitan en América (desde Canadá, América Central y del Sur), y el restante en Indonesia y Filipinas. Un género y especie para la Argentina: *Conepatus chinga* (Zorrino común), de amplia distribución (Schiaffini et al., 2013; Teta et al., 2018).

**PROCYONIDAE.**— Osos lavadores, mayuatos, coatíes, mapaches, y otros. Se localizan solamente en América, desde el sur de Canadá al norte de Argentina. Varios representantes de este clado tienen manchas faciales en forma de máscara y el pelaje de la cola con forma de anillos o bandas. Plantígrados o semiplantígrados y arborícolas; los coatíes de hábitos diurnos y los demás nocturnos.

El cráneo tiene el rostro relativamente corto (más corto que en los cánidos y más largo que en los félidos). Incisivos no especializados, caninos fuertemente desarrollados, premolares pequeños y puntiagudos, molares anchos de coronas bajas (Díaz, 1999). Debido a su dieta omnívora perdieron algunas de las adaptaciones para comer carne, si bien tienen molares carnívoros se encuentran poco desarrollados en la mayoría de las especies. La fórmula dentaria es:  $i\ 3/3; c\ 1/1; pm\ 3-4/3-4; m\ 2/2$ .

El Panda rojo (*Ailurus*) era clasificado en este grupo, pero estudios basados en biología molecular lo ubican en su propio clado, Ailuridae (Wilson y Reeder, 2005).

En Argentina: *Procyon cancrivorus* (Mayuato o aguará popé), y *Nasua nasua* (Coatí o sacha mono), ambas en el norte hasta Santa Fe. El mayuato tiene cara blancuzca con un antifaz negro sobre los ojos; cola negra con anillos blanco-amarillentos; es nocturno, solitario, terrestre, buen



trepador; sus refugios siempre se encuentran cerca de cursos de agua y se alimenta principalmente de cangrejos, caracoles, insectos, vertebrados pequeños, y algunos vegetales. *Nasua nasua* tiene cabeza delgada con una nariz alargada; su pelaje es pardo suave o negro con vientre más claro, y en muchos casos lleva anillos en la cola.

**MUSTELIDAE.**— Armiños, visones, hurones, nutrias y otros de distribución mundial, excepto Australia y Antártida. Generalmente son pequeños con patas y orejas cortas, y pelo grueso; la mayoría son nocturnos y solitarios. Principalmente de alimentación carnívora; tanto terrestres como acuáticos y marinos. Digitígrados o plantígrados; en la nutria hay membranas interdigitales. Excepto la nutria marina, tienen glándulas anales que producen una secreción de olor muy fuerte usadas para la señalización sexual y marcar el territorio (menos desarrolladas que en Mephitidae). Cráneo aplanado o achatado en la porción dorsal. Incisivos pequeños no especializados, caninos elongados y puntiagudos, segundo molar inferior reducido (ausente en la mayoría de los géneros), segundo molar superior ausente y fuerte tendencia al acortamiento del cuarto premolar superior y muelas carniceras bien desarrolladas (Figura 365). La fórmula dentaria es: i 3/3; c 1/1; pm 2-4/2-4; m 1/1-2 (con variaciones). Muchos mustélidos ayudan a controlar poblaciones de roedores pestes; otros se cazan ya que sus pieles son consideradas muy valiosas como las del visón (*Neovison vison*); algunas especies han sido domesticadas como los hurones.

Para la taxonomía de este clado se sigue a Sato et al., 2012, Nascimento 2014, quienes trabajaron fundamentalmente con marcadores moleculares.

En Argentina (Teta et al., 2018): **Lutrinae** con cuatro especies: *Lontra felina* (Gatuna o lobito marino), en Tierra de Fuego, y algunos ejemplares en las Islas Malvinas, donde se naturalizaron después de que fueran introducidos para criarlos; está catalogada por la IUCN como en Peligro de Extinción (Valqui y Rheingantz, 2015). *Lontra longicaudis* (Lobito de río común), se distribuye desde el norte hasta Buenos Aires. *Lontra provocax* (Huillín o lobito patagónico), en ríos y lagos andino patagónicos y zonas aledañas, también en ambiente marino fueguino de Argentina (Bastida, com. pers.). Esta especie se encuentra amenazada y en riesgo de extinción, debido a su caza ilegal por su piel, destrucción del hábitat, polución de aguas y la deforestación (Sepulveda et al., 2015). *Pteronura brasiliensis* (Lontra gigante o lobo gargantilla), en Misiones. La distribución histórica comprendía seis provincias más, además de Misiones. Está catalogada por la IUCN como en Peligro de Extinción (Díaz y Lucherini, 2006, Groenendijk et al., 2015)). **Guloninae** comprende a *Eira barbara* (Hurón mayor o tayra), en Misiones, Formosa, Chaco, Jujuy, Salta y Tucumán (Villafañe-Trujillo et al., 2018). **Ictonychinae** con tres especies: *Galictis cuja* (Hurón menor), de amplia distribución. *Galictis vittata* (Hurón grande), en Misiones. *Lyncodon patagonicus* (Huroncito), de amplia distribución. Se la utiliza en algunos lugares para controlar ratas.

## PINNIPEDIA

Los pinnípedos modernos comprenden a los Phocidae (focas y), Otariidae (osos, lobos y leones marinos) y Odobenidae (morsas). Tienen hábitos semiacuáticos, son carnívoros alimentándose de vertebrados, crustáceos, calamares, pulpos; sus extremidades están modificadas como aletas. Los estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos y moleculares apoyan la monofilia pinnípeda (Flynn et al., 2005; Zhou et al., 2017). Se separaron de otros caniformes hace 50 millones de años, durante el Eoceno (Hammond et al., 2012).

**PHOCIDAE.**— Focas y elefantes marinos en océanos de ambos hemisferios, principalmente en climas polares, subpolares y templados excepto las focas monje (*Monachus monachus*) que son mas tropicales. Solamente hay una especie endémica del lago Baikal en Rusia (*Pusa sibirica*), que vive en agua dulce. En algunos países como Canadá se los caza indiscriminadamente para fabricar vestimenta de abrigo (varios países han legislado ya contra el producto de la matanza canadiense). Cuerpo hidrodinámico (más que los lobos y los leones marinos, por lo que pueden nadar con mayor eficacia largas distancias); generalmente con un grueso pelaje debajo del cual hay una delgada epidermis y un grueso panículo adiposo. Durante la natación sus movimientos son eficientes y económicos; nadan por los movimientos laterales de sus cuerpos, utilizando sus

aletas traseras para un efecto máximo. Sus aletas anteriores son cortas y aplanadas, utilizadas principalmente para la dirección; mientras que las posteriores (no son funcionales en el desplazamiento terrestre) adoptan una posición fija (unidas a la pelvis), de modo que no pueden llevarlas debajo de sus cuerpos para caminar sobre ellas; junto con la cola forman un remo dirigido hacia atrás, que es el que le da el impulso principal. Sin embargo, debido a que no pueden girar sus aletas traseras hacia abajo son muy torpes en tierra, teniendo que retorcerse con sus aletas delanteras y sus músculos abdominales. Orificios nasales cerrados por músculos especiales. Sin pabellones auditivos, carecen de oído externo. Se alimentan de peces, moluscos y crustáceos (algunas especies capturan pingüinos y focas pequeñas). Presentan un número reducido de dientes, aunque conservan los caninos desarrollados; algunos carecen de molares. La fórmula dentaria es: i 2-3/1-2; c 1/1; pm 4/4; m 0-2/0-2.

En Argentina: *Hydrurga leptonyx* (foca leopardo); *Leptonychotes weddellii* (foca de Weddell); *Lobodon carcinophaga* (foca cangrejera); *Mirounga leonina* (elefante marino del sur), en Península Valdés, Islas Malvinas, Georgias y otras; aparece con bastante frecuencia en las costas de la provincia de Buenos Aires, islas uruguayas y sur de Brasil (aunque hay registros aislados más al norte también, durante las estaciones frías del año); *Ommatophoca rossii* (foca de Ross), rara vez se la observa fuera de la zona Antártica, aunque ejemplares errantes fueron registrados en Tierra del Fuego. Las distribuciones corresponden a Bastida y Rodríguez (2006).

**OTARIIDAE.**— Leones, osos y lobos marinos de aguas de los Océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Viven en aguas subpolares, templadas y ecuatoriales. El nombre proviene del griego otarion que significa "pequeña oreja", referidas a las pequeñas orejas externas visibles, que las distinguen de los Phocidae. Miembros útiles para la locomoción en tierra. Son más móviles que las focas en el suelo, ya que las extremidades posteriores están dirigidas hacia adelante y son funcionales en el desplazamiento terrestre e incluso pueden trepar rocas. Se alimentan de peces, moluscos y crustáceos. En el agua son veloces y tienen mayor maniobrabilidad; el poder de natación se basa en el uso de las aletas, más que de los movimientos sinuosos del cuerpo típicos de los Phocidae. La fórmula dentaria es: i 3/2; c 1/1; pm 4/4; m 1-3/1. Los dientes postcaninos son homodontes y generalmente de forma cónica. Los primeros dos incisivos tienen una ranura transversa distintiva que los divide en dos cúspides y son de aspecto caniniforme; caninos superiores e inferiores bien desarrollados, los superiores curvados.

Tradicionalmente se separó a esta clado en dos subgrupos: Otariinae (lobos marinos de un pelo) y Arctocephaliinae (lobos marinos de dos pelos). Revisiones de evidencia fósil, morfológica y estudios moleculares confirmaron la falta de caracteres que justifiquen esta división (Bininda-Emonds et al., 1999; Wynen et al., 2001; Brunner, 2003; Arnason et al., 2006; Yonezawa et al., 2009). En vez de esta división se sugieren tres clados; uno que incluye a los leones marinos del norte (*Eumetopias* y *Zalophus*), otro con los lobos marinos del norte (*Callorhinus*) y sus parientes extintos, y el tercero con todas las especies restantes del hemisferio sur (Berta y Churchill, 2012).

En Argentina: *Arctophoca australis* (lobo de dos pelos sudamericano), en Buenos Aires (Mar del Plata), costas Patagónicas, Islas de Los Estados y Malvinas; la colonia más importante a nivel mundial es la de las islas uruguayas (R. Bastida, com. pers.). También ejemplares jóvenes que provienen de las cercanas colonias uruguayas, suelen llegar a las costas de Buenos Aires e islas deltaicas del extremo sudeste de Entre Ríos. *Arctophoca gazella* (lobo de dos pelos antártico), en Malvinas y el Mar Argentino suelen registrarse ejemplares aislados durante invierno y primavera. *Arctophoca tropicalis* (lobo marino de dos pelos subantártico), en el Mar Argentino, entre junio y diciembre principalmente en Buenos Aires.

*Otaria flavescens* (lobo de un pelo sudamericano, león marino), áreas portuarias de la provincia de Buenos Aires y a lo largo de las costas de la Patagonia, Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Esta especie tiene colonias reproductivas también en Uruguay, donde la población está declinando vertiginosamente en las últimas décadas; otro tanto ha ocurrido en Islas Malvinas donde sólo queda un 10% de los censos registrados algunas décadas atrás, cuando ya no había

explotación comercial (Bastida et al., 2007). Las distribuciones corresponden a Bastida y Rodríguez (2006).



### PHOLIDOTA

Pangolines, del sur y sudeste de Asia tropical y de zonas subtropicales de África (Figura 368). Cuerpo recubierto por grandes escamas endurecidas en forma de placas de queratina, que le dan el aspecto de piña, y están entremezcladas con pelos. Sin dientes, lengua larga (aproximadamente 25 cm) y vermiforme para alimentarse de hormigas y termitas.

Evidencias genéticas indican que están relacionados a los Carnivora formando el clado Ferae. (Amrine Madsen et al., 2003; Beck et al., 2006). Terrestres, arborícolas o excavadores; nocturnos (una especie, *Manis tetradactyla*, es diurna); pasan la mayor parte de día durmiendo enroscados formando una bola. Un clado, Manidae, con el género *Manis*. Hay cuatro especies en África y cuatro en Asia. Actualmente, debido a la destrucción del hábitat, abusos de pesticidas y la caza (se consumen en África y China porque su carne es considerada una delicadeza; las escamas se utilizan con fines médicos y su piel es considerada afrodisíaca), algunas especies como el pangolín del Cabo, el indio, el chino y el pangolín malayo, están catalogadas por la IUCN como Casi amenazadas.

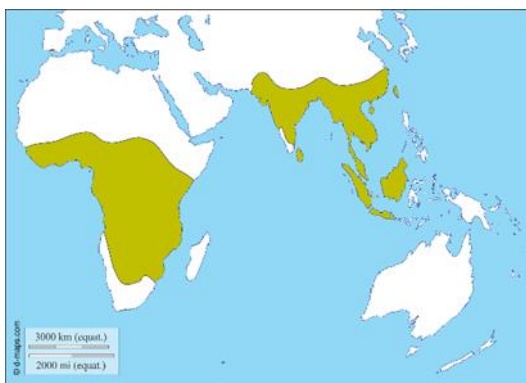


Figura 368: Distribución de los Pholidota.



### PERISSODACTYLA

Incluye los actuales caballos, asnos y cebras (Hippomorpha), rinocerontes y tapires (Tapiromorpha), repartidos en las regiones Etiópica, Paleártica, Oriental y Neotropical (Figura 369). Hay dos especies domesticadas, el caballo (*Equus ferus caballus*) y el burro o asno (*E. africanus asinus*); que han sido introducidas en casi todo el mundo. Los rinocerontes tienen escasa pelo y una epidermis gruesa, mientras que los tapires y los caballos tienen pelaje corto y denso.

Tienen labios móviles, musculosos, el labio superior en parte está aumentado de tamaño, algunos en forma de trompa. La mandíbula superior es larga con un diastema extendido entre el frente y los dientes de la mejilla. Cráneo con parte facial notablemente alargada y numerosas aberturas para el pasaje de nervios y vasos sanguíneos; huesos nasales se proyectan libremente, al menos una parte de su longitud. Huesos mandibulares unidos en una sínfisis ósea. Los cuernos están

presentes en todos los miembros vivos de Rhinocerotidae. Son de origen dérmico y compuestos de queratina (son como pelos muy compactados), no tienen un núcleo óseo como los de los "Artiodactyla" y se encuentran en los nasales y/o frontales, en la línea media del cráneo. La fórmula dentaria del orden es variable:  $i$  0-3/1-3;  $c$  0-1/1;  $pm$  2-4/2-4;  $m$  3/3. Los incisivos pueden ser en forma de cincel o cónicos, y se usan para cortar la hierba; caninos reducidos o ausentes; entre los caninos y premolares hay un diastema grande; el primer premolar persiste como diente de leche, los demás con tendencia a la molarización; premolares y molares selenolofodontes o lofodontes; con cemento sobre el esmalte. Los molares son de estructura compleja, de corona baja (braquiodontes en el tapir) a alta (hipsodontes en los caballos).

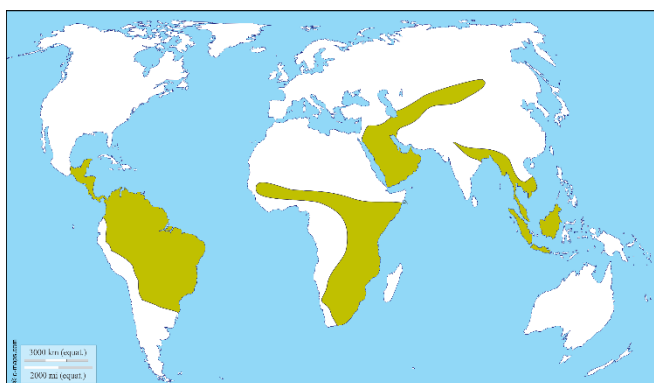


Figura 369: Distribución de los Perissodactyla.

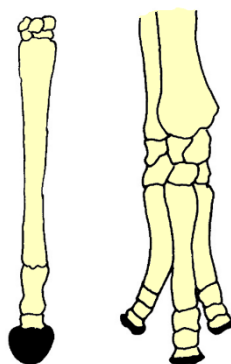


Figura 370: Condición mesoaxónica de la extremidad del caballo (izquierda) y del tapir (derecha).

Ungulígrados; con condición mesoaxónica (Figura 370), donde el eje del miembro pasa por el dedo medio, el tercero (que sirve de apoyo) siempre es el más grande y desarrollado que los demás; el primero ausente, dedos laterales reducidos. El tobillo es en forma de silla de montar, entre el astrágalo y el escafoides, lo que restringe en gran medida la movilidad del pie. Los tapires tienen cuatro dedos en las patas delanteras y tres en las patas traseras; los rinocerontes tienen tres dedos en ambas extremidades; los equinos poseen un solo dedo cubierto por una pezuña; los rinocerontes y tapires tienen pezuñas, pero éstas solamente cubren el borde anterior de los dedos del pie. Son herbívoros, con estómago simple (no presenta cámaras). El aparato digestivo está menos especializado que en los "artiodáctilos"; la digestión de la celulosa tiene lugar en el ciego e intestino grueso (muy desarrollado; Young, 1971). A diferencia de los rumiantes, los perisodáctilos almacenan alimentos digeridos que han salido del estómago en un ciego agrandado, donde la comida es digerida por bacterias. No poseen vesícula biliar.

Hay un continuo debate sobre las relaciones filogenéticas de los órdenes laurasiaterios; algunos autores basados en estudios moleculares consideran que Perissodactyla y Cetartiodactyla forman el clado Euungulata (Meredith et al., 2011; Zhou et al., 2011; O'Leary et al., 2013; Esselstyn et al., 2017), mientras que otros concluyen que son cercanos a Carnivora (Nery et al., 2012; Romiguier et al., 2013). Algunos agruparon los órdenes Perissodactyla, Carnivora, Chiroptera, Pholidota, Creodonta y Cimolesta en el clado Pegasoferae (Nishihara et al., 2006; Matthee et al., 2007; Springer et al., 2007), otros citan un clado que contiene Carnivora, Chiroptera y Cetartiodactyla (Scornavacca y Galtier, 2017).

Los Perissodactyla probablemente surgieron en lo que ahora es Asia durante el Paleoceno tardío (Hooker, 2005). En el inicio del Eoceno (hace 55 millones de años) se han diversificado y ocuparon varios continentes. De los 15 clados que existían, sólo tres sobreviven (Figura 371) (McKenna y Bell, 1997; Hooker, 2005; Holbrook y Lapergola, 2011).

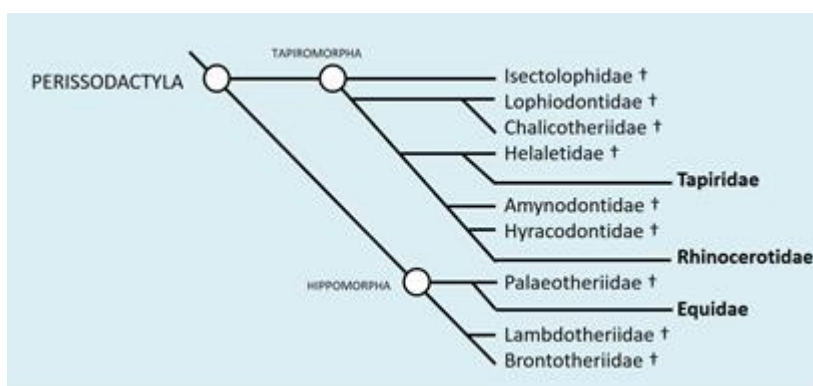


Figura 371: Filogenia de los Perissodactyla (basada en Holbrook y Lapergola, 2011).

### TAPIROMORPHA

Tapiromorpha es el clado que contiene a *Tapirus terrestris* y todos los integrantes que comparten un ancestro común más reciente con *T. terrestris* que con *Equus caballus* (Equidae). Tapiromorpha (Froehlich, 1999; Holbrook, 1999) fue aplicada a varios ensamblajes taxonómicos diferentes en el pasado (ver Schoch, 1989), y comúnmente se considera que es el taxón hermano de Hippomorpha. Comprende dos clados actuales: Tapiridae (tapires) y Rhinocerotidae (rinocerontes). Tienen miembros mesoaxónicos, con tres o cuatro dedos funcionales. Son más pesados y más lentos que los Hippomorpha.

**TAPIRIDAE.**— Los tapires actuales se encuentran, por un lado, en México, América Central y América del Sur, representados por tres especies; y, por otro, en el sudeste asiático (sur de Birmania, Tailandia, Malasia y Sumatra) con el tapir malayo (Figura 372). Frecuentan selvas, bosques y sabanas cerca de los cursos de agua. Presentan una corta trompa carnosa y móvil que sobresale del labio inferior, y llevan las narinas en el extremo. La trompa es usada fundamentalmente para arrancar las hojas, hierbas y raíces que constituyen su alimento, también para recolectar plantas acuáticas. Los miembros anteriores tienen cuatro dedos y los posteriores tres (siempre con predominio del dedo medio), que les ayudan a caminar sobre terrenos fangosos y blandos.

Cráneo relativamente corto y alto, con huesos nasales cortos, triangulares, arqueados, proyectados libremente y afilándose hacia el frente (Figura 373). Abertura nasal ensanchada. La fórmula dentaria es: i 3/3; c 1/1; pm 4/3-4; m 3/3. Incisivos en forma de bisel; tercer incisivo superior cónico similar a un canino y separado de éste por un corto espacio; tercer incisivo inferior reducido; caninos desarrollados y cónicos. Diastema moderado entre caninos y premolares. Premolares y molares braquiodontes y lofodontes.

Cráneo relativamente corto y alto, con huesos nasales cortos, triangulares, arqueados, proyectados libremente y afilándose hacia el frente (Figura 373). Abertura nasal ensanchada. La fórmula dentaria es:  $i\ 3/3$ ;  $c\ 1/1$ ;  $pm\ 4/3-4$ ;  $m\ 3/3$ . Incisivos en forma de bisel; tercer incisivo superior cónico similar a un canino y separado de éste por un corto espacio; tercer incisivo inferior reducido; caninos desarrollados y cónicos. Diastema moderado entre caninos y premolares. Premolares y molares braquiodontes y lofodontes.

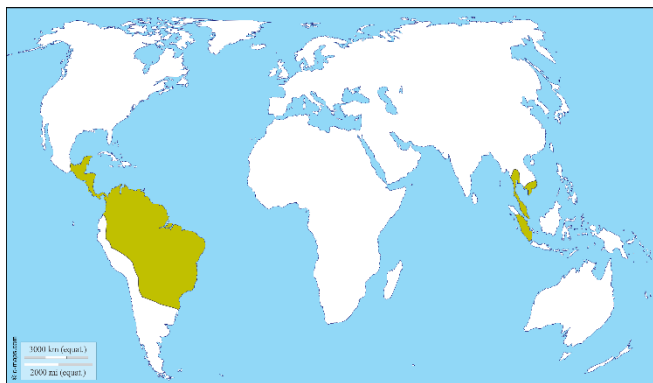


Figura 372: Distribución de los Tapiridae.

En Argentina hay una sola especie, *Tapirus terrestris* (tapir o anta), cuya distribución actual está sufriendo una fuerte retracción por las modificaciones ambientales y la fuerte presión de la caza; hoy está limitada al extremo norte del país; está catalogada como En Peligro de Extinción (Díaz y Ojeda, 2000; Chalukian et al., 2012) y en toda su área de distribución como Vulnerable (Naveda et al., 2008). En Argentina las mayores poblaciones se concentran en áreas protegidas nacionales y en algunas provinciales (Chalukian y Merino, 2006). Es una especie sensible a la deforestación y las actividades humanas, se ven afectados por las actividades madereras ilegales, son cazados, perseguidos por perros y se ven afectados negativamente por la competencia con el ganado; ha desaparecido en muchas áreas de transición entre los bosques montañosos y del Chaco en Anta (Salta) (Naveda et al., 2008). Actualmente, está extinto en Tucumán, aunque en la Reserva de Horco Molle (dependiente de la Universidad Nacional de Tucumán) se encuentran varios ejemplares introducidos en óptimas condiciones y donde se reproducen bien.



Figura 373: Cráneo de *Tapirus terrestris* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

**RHINOCEROTIDAE.**— Rinocerontes de África (dos especies) y sudeste de Asia (tres especies). Cuerpo grande, maciso. Cráneo largo, con órbita abierta, caracterizado por la presencia de cuer-

nos de queratina (uno nasal o dos, nasal y frontal, sobre la línea media), de distinto desarrollo según la especie. Miembros con tres dedos, predominando el del medio, terminados en pezuñas. La fórmula dentaria es:  $i\ 0-2/0-1, c\ 0/0, pm\ 3-4/3-4, m\ 3/3$ . Molares lofodontes sencillos. Presentan una piel muy gruesa, en algunos casos formando como escudos. Algunos tienen el labio superior prensil. El sentido de la vista está muy poco desarrollado, al contrario que el oído y el olfato.

La arraigada creencia oriental del valor medicinal de sus cuernos que son comprados y vendidos en el mercado negro (por peso, cuestan tanto como el oro) y también son utilizados por algunas culturas como adornos, ha provocado la caza excesiva de los rinocerontes, lo cual ha llevado a la extinción de algunas subespecies en época reciente. La caza ilegal, junto con la destrucción de sus hábitats, ha puesto a todas las especies en grave peligro de extinción. La Lista Roja de la UICN identifica al rinoceronte Negro, Javan y Sumatra como críticamente amenazados.

### HIPPOMORPHA

Presentan sólo un dedo desarrollado (el III). Son corredores rápidos de patas largas. Un clado actual, Equidae con un solo género, *Equus*; sin embargo, durante el Cenozoico fue muy próspero y diverso, con numerosos géneros en la actualidad extintos. Este grupo comprende a los caballos, cebras y burros.

**EQUIDAE.**— Caballos, asnos y cebras de Asia y África, introducidos y domesticados por el hombre en todo el mundo. Se reconoce un solo género actual *Equus*, con siete especies y varios subgéneros; dos están domesticados, el caballo (*E. ferus caballus*) y el asno (*E. africanus asinus*) y cuatro salvajes, el asno africano (*E. africanus*), el onagro (*E. hemionus*), y tres cebras (*E. quagga*, *E. grevyi* y *E. zebra*). Presentan el cráneo largo, con órbita cerrada. Miembros con un solo dedo funcional (3ero.) cubierto de casco, adaptados para la carrera. Incisivos en forma de bisel, C vestigiales o ausentes en las hembras. Dientes yugales de corona alta, con premolares molarizados; son dientes de crecimiento continuo, selenolofodontes (variedad plicodontos), con esmalte muy plegado, aptos para pastar hierba. Las especies equinas pueden cruzarse entre sí, siendo el híbrido más común la mula, una cruce entre un burro macho y un caballo hembra; con raras excepciones, estos híbridos son estériles y no pueden reproducirse. *Equus* apareció durante el Pleistoceno en América del Norte, y luego colonizó progresivamente América del Sur, Europa, Asia y África. Hace aproximadamente 8000 años se extinguieron en América, donde fueron reintroducidos durante la conquista española.



### CETARTIODACTYLA

Los cetartiodáctilos son un grupo formado por los Cetacea (delfines, ballenas y semejantes) y Tylopoda, Suina, Ruminantia e Hippopotamidae (= "Artiodactyla tradicionales"). Durante mucho tiempo, la hipótesis dominante sobre el origen de los cetáceos lo situaba en los Mesonychia, un orden completamente extinto de ungulados carnívoros estrechamente emparentados con los "artiodáctilos". Fósiles encontrados en Pakistán confirmaron, en cambio, que los cetáceos evolucionaron a partir de artiodáctilos, cuando éstos ya se habían diferenciado de sus antepasados mesoniquios (Nikaido *et al.*, 1999). Las primeras pistas acerca de esta relación surgieron hacia 1990, por la comparación de moléculas y genes entre mamíferos actuales. Estudios filogenéticos moleculares llegaron a la conclusión de que los hipopótamos y las ballenas están más estrechamente relacionados entre sí que con otros "artiodáctilos" (Gatesy, 1997; Shi *et al.*, 2003; Boissérie *et al.*, 2005 a y b; O'Leary, 2007) (Figura 374). Hay diferentes sinapomorfías moleculares, y entre las morfológicas encontramos la articulación de las superficies de ambos extremos del astrágalo en forma de puela, lo que da mayor flexibilidad al miembro posterior (pruebas fósiles

de cetáceos primitivos indican que las ballenas también tienen esta característica) (Thewissen et al., 2001). Cetartiodactyla incluye a cuatro taxones: Tylopoda (Camelidae), Suina (Suidae, Tayassuidae), Ruminantia (Antilocapridae, Giraffidae, Cervidae, Bovidae, Moschidae y Tragulidae; ver Hassanin y Douzery, 2003) y Whippomorpha (Hippotamidae y Cetacea). La clasificación que seguimos aquí es la división en cuatro clados: Suina o Suiformes, Tylopoda, Ruminantia y Whippomorpha.

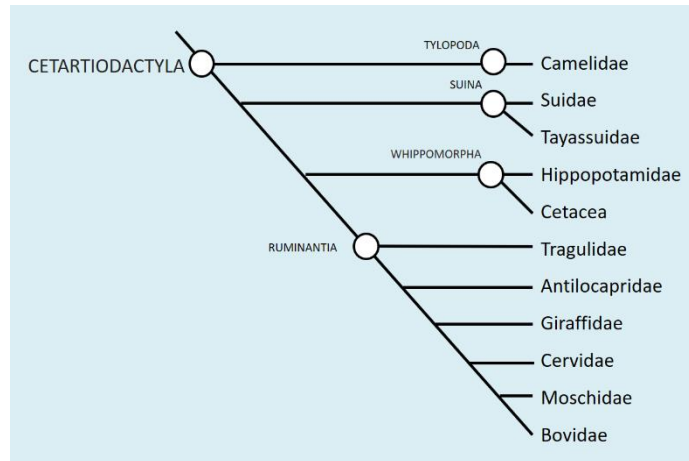


Figura 374: Cladograma de Cetartiodactyla, modificado de distintos autores.

Los Tylopoda, Suina, Ruminantia e Hippopotamidae (=“Artiodactyla”) se distribuyen en todos los continentes, excepto la Antártida y Australia (los que se encuentran en Australia han sido introducidos por el hombre). El grupo contiene una serie de especies domesticadas. Tienen muchas áreas glandulares, relacionadas con la vida sexual y social. Muchos con procesos óseos simples o ramificados, permanentes o renovables. Los cuernos o astas se presentan con frecuencia, por lo general en los frontales. El eje del miembro pasa por el medio de dos dedos (3ero y 4to) que están bien desarrollados, denominada condición paraxónica (Figura 375). El 1er dedo siempre ausente y dedos 2do y 5to reducidos en diferentes grados, vestigiales o ausentes. Formas herbívoras y omnívoras, estómago simple o compuesto por tres o cuatro cámaras (antílopes y ciervos).

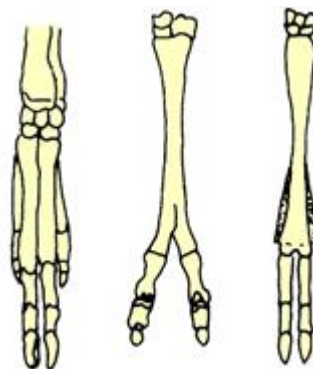


Figura 375: Condición paraxónica de pecarí (izquierda), camello (centro) y ciervo (derecha).

Sección preorbital del cráneo larga, con barra postorbital. Tendencia a la reducción del número de incisivos, los superiores reducidos o ausentes, caninos reducidos en número o ausentes, aunque en algunas especies pueden estar alargados y parecidos a colmillos. El espacio o



diastema entre los dientes del frente y los de la mejilla es marcado en los rumiantes, especialmente en la mandíbula inferior. Premolares simples y molares cuadracuspidados hipsodontes, bunodontes o selenodontes con coronas bajas y cúspides. Como todos los ungulados, tienen costillas torácicas altas y costillas que actúan como puntales de la columna junto con las patas anteriores. Los más pesados tienen costillas numerosas que llegan hasta cerca de la pelvis y la columna vertebral forma una especie de viga; a éstos se los conoce como graviportales. Pueden presentar cuernos verdaderos que son los que tienen un núcleo óseo que tiene una cubierta permanente de queratina y no se reemplazan anualmente (Bovidae); las astas o estructuras óseas que se desprenden y se reemplazan cada año se encuentran en miembros de Cervidae; otros crecen a partir de una extensión permanente del hueso frontal llamado pedículo y pueden ramificarse, como en el venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) o palmeada, como en el alce (*Alces alces*). Las astas están presentes solo en los machos de los ciervos excepto en el reno (*Rangifer tarandus*), donde se encuentran en adultos de ambos sexos. Las osiconas son protuberancias óseas permanentes cubiertas de piel presentes en la cabeza de los Giraffidae (ambos sexos) y en los machos del okapi (*Okapia johnstoni*); en *Antilocapra americana* ambos sexos poseen cuernos curvos y dirigidos hacia atrás que mudan cada año, pero nunca se desprenden de la base ósea que hay bajo la superficie córnea.

Los Suina y los Hippopotamidae tienen molares con raíces bien desarrolladas y un estómago simple para digerir los alimentos y por lo tanto no son rumiantes. Todos los demás ungulados tienen molares selenodontes (cúspides en forma de media luna) y tienen la capacidad de rumiar, lo que requiere regurgitar la comida y volver a masticarla. Las diferencias en la construcción del estómago indicaron que la rumiación evolucionó de forma independiente entre Tylopoda y Ruminantia; por lo tanto, los tilopodos fueron excluidos de este último grupo.

#### TYLOPODA

Tylopoda ("pies con almohadillas") comprende solo un clado actual, Camelidae (llamas, camellos, guanacos, y afines). Presentan el estómago dividido en tres cámaras (rumen, retículo y abomaso) y rumian. Probablemente los Tylopoda y los Ruminantia han adquirido la facultad de rumiar independientemente uno del otro; el sistema dental se adaptó a la doble masticación de alimentos vegetales; el animal joven posee la dotación completa de incisivos en su maxilar superior, mientras el adulto posee sólo el tercer incisivo de cada lado; tienen procesos angulares mandibulares que no están presentes en Ruminantia. El tercero y cuarto metapodial están fusionados en un extremo y en el otro separados formando una Y invertida (Figura 64). Los huesos cuboide y navicular del tobillo, no están fusionados, lo que separa también a Tylopoda de Ruminantia.

**CAMELIDAE.**— Camellos, dromedarios, guanacos, llamas (domésticas), alpacas (domésticas) y vicuñas. Con especies en Asia central, África y América del Sur. Todos los miembros de este clado son reconocidos por "escupir" cuando son molestados, pero esto en realidad se trata de contenido gástrico para expulsar objetos molestos. Digitígrados, dos dedos en cada pata ubicados en almohadillas amplias. Cuello largo y delgado, hocico delgado y labio superior profundamente hendido. Pelaje suave y lanoso. Cráneo con rostro alargado, cresta sagital bien desarrollada y barra postorbital completa. Carecen de cuernos o astas. Incisivos superiores presentes; en los jóvenes hay tres de cada lado, pero los adultos tienen sólo uno, que es como canino o caniniforme. Incisivos inferiores espatulados dirigidos hacia delante y superiores caniniformes, con diastema entre caninos y premolares. Caninos erectos, presentes en ambas mandíbulas, son de tamaño mediano. Premolares y molares selenodontes. La fórmula dentaria varía en los camélidos adultos del Viejo y Nuevo Mundo. Los de América del Sur tienen la fórmula dentaria:  $i\ 1/3$ ;  $c\ 1/1$ ;  $pm\ 2/1$ ;  $m\ 3/3$ . Son estrictamente herbívoros.

La posición de este grupo en Cetartiodactyla fue confundida por el hecho de que los camélidos rumian. En este clado también se incluye a *Camelus* (camellos o dromedarios de África y Asia). Los camélidos sudamericanos están representados por dos géneros, *Lama* y *Vicugna*, y

cuatro especies: dos de ellas salvajes, el guanaco (*L. guanicoe*) y la vicuña (*L. vicugna*), y las otras dos han sido domesticadas, la alpaca (*L. pacos*) y la llama (*L. glama*).

En Argentina: *Lama vicugna* (vicuña) en Catamarca, La Rioja, Jujuy, Salta y San Juan (con poblaciones relictuales en la provincia de Tucumán) (Lichtenstein et al., 2008). *Lama guanicoe* (guanaco), especie típica de la zona andina desde el norte argentino hasta la Patagonia. La presencia de guanacos en la Argentina es muy amplia ya que posee el 90% de todos los guanacos del mundo; aunque su distribución abarca casi toda la Patagonia, las poblaciones parecen estar más dispersas hacia las provincias del norte del país (Baldi et al., 2016). *Lama glama* (llama) en Catamarca, Jujuy, La Rioja, Salta y varias provincias por traslado de ejemplares a ellas (Vilá, 2006). En las últimas décadas, numerosos productores de provincias como Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, La Pampa, Neuquén, San Juan, San Luis y Santa Fe han visto incrementar de manera exponencial sus rodeos de llamas y se calcula que la población “extrapuneña” ronda los 35 000 ejemplares; además de generar carne, cuero y fibra de gran calidad, las llamas y las alpacas tienen bajos requerimientos de forraje y de agua y restauran pasturas en suelos degradados (Puccio, 2016). *Lama pacos* (alpaca), presenta escasos ejemplares en el norte, introducidos de otros países (Vilá, 2006). Son aproximadamente 1 000 ejemplares, siendo Perú el país con mayor cantidad de estos animales; debido a la finura de su fibra la producción de alpacas resulta de gran interés en la Argentina, pero es necesario aumentar la población de esta especie en nuestro país (Trasorras et al., 2011).

Mantenemos a *Vicugna* como subgénero de *Lama* (Weinstock et al., 2009; Teta et al., 2018). Otros autores la consideran como un género válido (Marín et al., 2007) o como un sinónimo de *Lama* (Groves y Grubb, 2011).

## SUINA o SUIFORMES

Incluye a cerdos y pecaríes, y algunos grupos extintos. Generalmente conservan cuatro dedos, tienen los dientes de mejilla bunodontes que les permiten una adecuada masticación de los alimentos; patas cortas y a menudo caninos que forman colmillos. En general, son omnívoros y tienen un estómago simple.

**SUIDAE.**— Cerdos, jabalíes, babirusas (*Babryrousa babyrussa*) y el facóquero (*Phacochoerus aethiopicus*). Todas las especies se encuentran en el Viejo Mundo, y van desde Asia y sus islas, a Europa y África. Introducidos en el resto del mundo. Tienen incisivos superiores, que se pierden en otros grupos. Algunos tienen los C superiores que crecen externamente y hacia atrás, los inferiores crecen en sentido ascendente y hacia atrás. En otros como *Babryrousa*, los caninos superiores se curvan hacia arriba atravesando la piel del hocico, asemejándose a un par de cuernos; y a veces incluso llegan a tocar con el extremo la frente del animal. La cantidad de dientes varía según la especie, pero la fórmula dentaria general es: i 1-3/3; c 1/1; pm 2-4/2; m 3/3. Cráneo con cresta occipital saliente (formada por la unión de los huesos supraoccipital y parietal) y un hueso prenasal especial en forma de punta y situado debajo del nasal. Miembros con cuatro dedos, aunque solo caminan en los dos dígitos medios, mientras que los otros se mantienen alejados del suelo. Generalmente omnívoros; habitantes de bosques o estepas. En América, una especie introducida desde Europa, *Sus scrofa* (cerdo común).

**TAYASSUIDAE.**— Pecaríes o chanchos del monte. Se encuentran en la zona suroeste de América del Norte y en toda América Central y del sur. En general son animales de tamaño mediano, con un gran parecido con un cerdo (Suidae), igual que ellos presenta un hocico que termina en un disco cartilaginoso, y ojos que son pequeños en relación con su cabeza. Hocico alargado, móvil y cartilaginoso con una superficie terminal desnuda donde se ubican las narinas (Díaz, 1999). Los caninos superiores son cortos y rectos de contorno triangular, con forma de colmillo y dirigidos hacia abajo (Figura 376); mandíbula superior con fosetas para alojar los caninos inferiores. Premolares y molares incrementan de tamaño desde el primero al último, molares con cuatro cúspides (bunodontes). La fórmula dentaria es: i 2/3; c 1/1; pm 3/3; m 3/3. Cráneo con cresta occipital saliente y un hueso prenasal especial en forma de punta y situado debajo del nasal.

Miembros anteriores con cuatro dedos y posteriores con tres; como los Suidae usan los dos dedos centrales de sus miembros anteriores para caminar, pero a diferencia de ellos, los otros dedos pueden estar totalmente ausentes en algunas especies. Estómago de tres cámaras, pero no rumian. Son principalmente nocturnos y omnívoros, habitantes de bosques y estepas, viven en grupos.

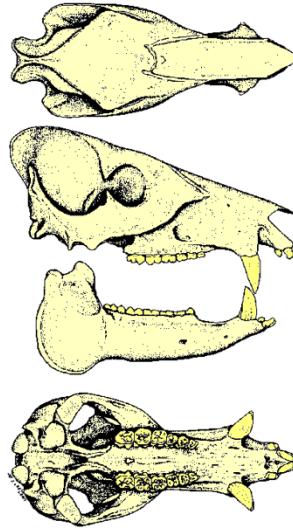


Figura 376: Cráneo de *Tayassu pecari* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

Para la sistemática de este grupo seguimos a Parisi Dutra et al., (2016), quienes reconocen a *wagneri*, antes incluido en *Catagonus*, dentro del género *Parachoerus*. En Argentina: *Pecari tajacu* (Pecarí de Collar), en el norte, también ocurre en las cuencas altas del río Paraná y Paraguay; está extinta en las porciones oriental y meridional de su distribución original; la población de Misiones está aislada del resto del país (Gongora et al., 2011); *Tayassu pecari* (Pecarí Labiado) (Figura 376), en el norte hasta el sur de Entre Ríos (Keuroghlian et al., 2013); y *Parachoerus wagneri* (Pecarí Quimilero), en el gran Chaco Argentino (Chaco, Formosa, Jujuy, Salta, Santiago del Estero y Tucumán) (Gasparini et al., 2006). *Parachoerus wagneri* fue declarado monumento natural provincial por la provincia del Chaco en 1996.

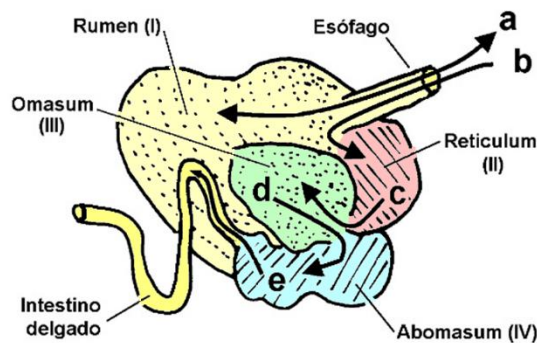


Figura 377: Estómago complejo de rumiantes. a: ingestión y posterior fermentación de partículas grandes en el rumen; b: regurgitación de alimento hasta que las partículas son lo suficientemente pequeñas; c: procesamiento y paso del retículo al omasum; d: procesamiento y paso del omasum al abomasum; e: paso al intestino delgado.

**RUMINANTIA**

Incluye a Tragulidae, Giraffidae, Cervidae, Moschidae, Antilocapridae y Bovidae (Figura 374), además de una serie de grupos extintos.

Las patas tienden a ser más largas que los Suina y conservan sólo dos dedos. Los naviculares y cuboides están fusionados, terceros y cuartos metapodiales generalmente parcial o completamente fusionados, incisivos superiores ausentes, generalmente caninos superiores ausentes, dientes de mejilla selenodontes. Estos son adecuados para moler material vegetal. Todos los miembros de Ruminantia son rumiantes, o sea digieren los alimentos en dos fases: primero realizan la masticación y la deglución de forma normal y luego regurgitan los alimentos semidigeridos para volver a masticarlos o rumiar y volver a tragar. De este modo extraen el máximo valor nutritivo posible a los alimentos, contando con estómagos multicamerados (cuatro cámaras en bovinos, ovinos y caprinos) (Figura 377).

**CERVIDAE.**— Ciervos y venados, ampliamente distribuidos en todo el mundo. Introducidos en Australia y Nueva Zelanda. Verdaderos rumiantes con estómago dividido en cuatro cámaras. Cráneo con barra postorbital y sagital ausente (Figura 378). Conducto lacrimal con dos aberturas. Incisivos y caninos superiores pueden estar ausentes; tres incisivos inferiores están presentes a cada lado de la mandíbula. Dientes de mejilla selenodontes. La mayoría de los ciervos tienen 32 dientes con la siguiente fórmula dentaria:  $i0/3; c0-1/1; pm3/3; m3/3$ . El alce y el reno pueden retener sus caninos superiores y entonces tienen 34 dientes ( $i0/3; c1/1; pm3/3; m3/3$ ). Presentan cuatro dedos en cada pata, pero el lateral es pequeño y por lo general no está en contacto con el terreno. Astar renovables en los machos, excepto en el venado acuático o chino (*Hydropotes inermis*), en el que están ausentes en los dos sexos. Presentan una serie de glándulas en las patas y rostro (cerca del ojo que contiene feromonas), que se utilizan en la comunicación intraespecífica, y para marcar su territorio. Son herbívoros y además necesitan una gran cantidad de minerales como calcio y fosfato para mantener el crecimiento de las astas, y esto requiere una dieta rica en nutrientes. Estudios filogenéticos basados en análisis mitocondriales y nucleares, encontraron que Moschidae y Bovidae forman un clado hermano de Cervidae (Hassanin y Douzery, 2003).

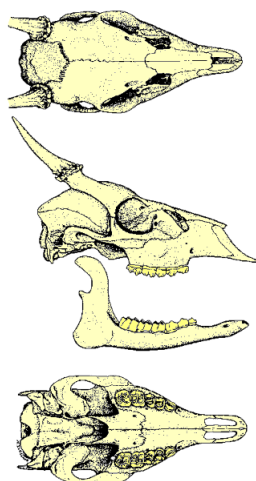


Figura 378: Cráneo de *Mazama americana* (Tomado de Chebez y Massoia, 1996).

En Argentina hay cinco géneros con especies autóctonas: *Mazama americana* (corzuela colorada) en el norte; *M. gouazoubira* (corzuela parda) de amplia distribución; *M. nana* (corzuela enana) en Misiones; *Pudu puda* (ciervo enano, pudú), en Chubut, Neuquén, Río Negro y Santa Cruz; *Hippocamelus antisensis* (taruca), noroeste hasta La Rioja, está catalogada como Vulnerable (VU) a nivel internacional (UICN), está en el apéndice I de CITES y se encuentra en numerosas áreas protegidas a lo largo de su distribución (Barrio et al., 2017); *H. bisulcus* (huemul) de

Chubut, Neuquén, Río Negro y Santa Cruz; *Blastocerus dichotomus* (ciervo de los pantanos) de Buenos Aires, Corrientes, Chaco, Entre Ríos y Formosa; *Ozotoceros bezoarticus* (venado de las pampas) se encuentra en poblaciones insulares en el oeste, norte y centro de Argentina, tiene un estado de conservación Amenazado, mientras que *H. antisensis* y *B. dichotomus* están catalogados como Vulnerables (Barrio et al., 2017; Duarte et al., 2016); mientras que *H. bisulcus* se encuentra En peligro de extinción (Black-Decima et al., 2016). En Argentina se introdujeron especies para la caza, como por ejemplo el ciervo dama (*Dama dama*), el axis (*Axis axis*) y el ciervo colorado (*Cervus elaphus*). Los ciervos tienen una considerable importancia económica en todo el mundo. Se los persigue para el deporte, carne y pieles. Algunas especies se han introducido en detrimento de las especies nativas.

**BOVIDAE.**— Búfalos, antílopes, gacelas, cabras de montaña y formas domésticas (ovinos, caprinos, vacunos). Se encuentran en todo el mundo, fueron introducidos en América del Sur y Australia. Ambos sexos tienen generalmente cuernos, no renovables y huecos a diferencia de los ciervos que son sólidos; los cuernos tienen una cubierta de queratina. Los cráneos de los miembros de este grupo carecen de crestas sagital; presentan barra postorbital; canal lacrimonasal con una sola abertura y se encuentra dentro de la órbita. Vacuidad preorbital a menudo presente. Incisivos superiores ausentes y en su lugar tienen una capa gruesa y dura de tejido (almohadilla dental) que proporciona una superficie para agarrar hierbas y follaje; tres incisivos inferiores presentes a cada lado de la mandíbula y los caninos (por lo general ausentes en el maxilar superior) son modificados y parecen un nuevo par de incisivos (uno a cada lado). Diastema desarrollado. Molares y premolares con crestas con esmalte. La mayoría de los bóvidos tienen entre 30 y 32 dientes con una fórmula dentaria:  $i0/3; c0/1; pm2-3/3; m3/3$ .

El ganado vacuno (*Bos taurus*) fue domesticado, posiblemente en el cercano oriente, hace aproximadamente 16000 años (Troy et al., 2001). En Argentina todas las especies son introducidas: *Antilope cervicapra* (antílope negro) introducido desde Asia (India), en el centro; *Ovis aries* (muflón) introducido de Europa, en las provincias de Buenos Aires y Neuquén; *Capra hircus* (cabra o ibex pireneo) introducido desde España tiene la misma distribución que el anterior; *Bos taurus* (vaca), en todo el país.

## WHIPPOMORPHA

Es el clado que contiene los cetáceos (ballenas, delfines, y afines) y sus parientes vivos más cercanos, los Hippopotamidae (Waddell et al., 1999). Este grupo incluye todas las especies descendientes del antepasado común más reciente de *Hippopotamus amphibius* (Hippopotamidae) y *Tursiops truncatus* (Delphinidae). No está claro cuánto tiempo hace que las ballenas y los hipopótamos comparten un ancestro común, aunque hay evidencias genéticas de que los cetáceos surgieron de los “artiodáctilos”, lo que haría de estos últimos un grupo parafilético. Algunos autores propusieron el uso de Cetancodonta, en reemplazo de Whippomorpha (Arnason et al., 2000; Spaulding et al., 2009), pero Whippomorpha se mantiene como precedente (Asher et al., 2010).

**HIPPOPOTAMIDAE.**— Los hipopótamos son animales grandes, con cabeza grande, boca amplia y fosas nasales situadas en lo alto del hocico; piernas cortas, rechonchas, y cuerpos en forma de barril. Están restringidos al continente africano. Tienen cuatro dedos en el pie, utilizándolos a todos para andar. No tienen pezuñas, pero en su lugar tienen almohadillas de resistente tejido conjuntivo. Su estómago tiene tres cámaras, pero no rumian. Las fosas nasales y las orejas se pueden cerrar bajo el agua. La fórmula dentaria es:  $i 2-3/1-3, c 1/1, p 4/4, m 3/3$ . Tanto los incisivos como los caninos son parecidos a colmillos, crecen continuamente, y se utilizan para la competencia intraespecífica. Los dientes postcaninos son grandes y complejos, adecuados para masticar la materia vegetal que conforma su dieta. Ambas especies son anfibia; la mayor parte de la actividad terrestre (forrajeo) ocurre por la noche, y durante el día se pasan sumergidos en el agua. Este clado se originó en África durante el Mioceno temprano y rápidamente se expandió a Europa y Asia a fines del Mioceno. Las especies actuales son de piel lisa y carecen de glándulas

sebáceas y sudoríparas. La epidermis es relativamente delgada, por lo que se deshidratan rápidamente en ambientes secos. Investigaciones moleculares y morfológicas sobre los orígenes de Hippopotamidae, sugiere que estos y las ballenas son grupos hermanos (Figura 63), y comparten un antepasado semiacuático derivado de otros “Artiodactyla” (Gatesy, 1997; Boisserie et al., 2005a y b). Comparten varias características con Cetacea, aunque es incierto si son rasgos compartidos o el resultado de convergencia evolutiva. Hipopótamos y cetáceos poseen testículos internos, piel prácticamente desnuda (los únicos pelos en los hipopótamos se encuentran en la cara y la cola), y dan a luz en el agua. Observaciones de hipopótamos bajo el agua han revelado vocalizaciones que suenan similares a los clics de ecolocalización utilizados por los cetáceos.



### CETACEA

Incluye a las ballenas, cachalotes, zifios, rorcuales, delfines, orcas y marsopas. Habitan todos los océanos del mundo y algunos lagos y ríos de agua dulce en América del Sur, América del Norte y Asia. Generalmente se encuentran en grupo y muchos de ellos migran. Se alimentan de peces, focas o plancton. La aparición de Cetacea representa una de las más sorprendentes transiciones evolutivas dentro de Mammalia (Thewissen et al., 2009; Uhen, 2010). Para el regreso a un modo de vida totalmente acuático, se requirieron muchos reordenamientos anatómicos permitiendo a los cetáceos modernos prosperar en hábitats marinos y de agua dulce (Thewissen y Bajpai, 2001).

Presentan un cuerpo fusiforme con forma hidrodinámica, parecida a la de los peces. Los miembros anteriores están modificados en aletas achatadas y rígidas en forma de remo, lo que les permite modificar la dirección y ofrecer estabilidad al cuerpo durante la natación (Bastida et al., 2007). Faltan los miembros posteriores, sólo vestigios de la pelvis. Las costillas son libres (no unidas ventralmente al esternón), lo que les permite una gran plasticidad del volumen pulmonar. La cola es muy fuerte y musculosa y termina en una aleta horizontal fibrosa, formada por dos lóbulos de tejido conectivo y es usada para propulsarse. La mayoría tienen una aleta dorsal fibrosa que colabora para mantener la estabilidad del cuerpo durante la natación, evitando que el animal pueda volcarse durante los desplazamientos laterales veloces (Bastida et al., 2007).

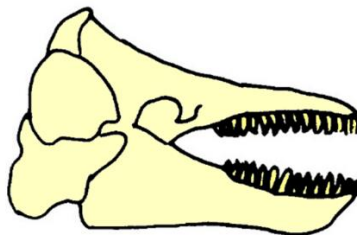


Figura 379: Cráneo de Odontoceti.

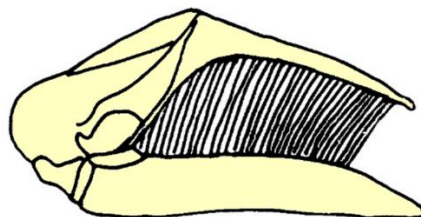


Figura 380: Cráneo de Mysticeti.

Los Cetacea tienen un característico alargamiento de los maxilares y premaxilares que forman un largo rostro, lo que se conoce como telescopización del cráneo. Las ballenas no respiran por la boca, su nariz no se abre cerca de ésta. Presentan una migración de las aberturas nasales hacia la parte superior de la cabeza y constituyen los espiráculos; un tubo continuo lleva aire directamente desde la parte alta de la cabeza a la tráquea y a los pulmones. La migración de las fosas nasales permite que puedan respirar mientras está sumergido el resto de la cabeza. Cuando suben a la superficie, lanzan con tremenda fuerza el aire caliente contenido en sus pulmones y saturado de humedad, por lo que apenas entra en contacto con el aire externo (más frío), se condensa en un vapor visible. El aire eliminado se eleva en una fuente o columna de agua sobre la superficie del mar como un aerosol.

Los mysticetos tienen dos orificios nasales y los odontocetos sólo uno. Los pelos desaparecen completamente después de los primeros meses de vida; hay cerdas sensoriales alrededor del hocico en algunas especies. Sin glándulas sebáceas. Debajo de la piel existe una capa adiposa dérmica que actúa como aislante térmico, reserva de alimento, protege de la presión y disminuye el peso específico. La piel de la cabeza y de las aletas pectorales de muchas ballenas está colonizada por una serie de parásitos cutáneos (Cyamidae), conocidos como piojos de ballena.

La función masticatoria de los dientes es reducida, y probablemente sirven para retener las presas. Cuando están presentes, los dientes son homodontes (Figura 379), pero pueden ser reemplazados por barbas (placas córneas; Figura 380). Dedos con hiperfalangia. Vértebras aplanadas, conectadas por cartílagos intervertebrales, lo que les da flexibilidad.

Ojos modificados a la vida acuática, encerrados en una esclerótica gruesa con musculatura especial para los párpados, protegidos por una secreción grasa producida por las glándulas de Harder. Oído medio con expansiones que forman sacos neumáticos en la base del cráneo y sirven para aislar el sonido y equilibrar las presiones a las que están sometidos debajo del agua (Young, 1971). El oído es el sentido más desarrollado y son capaces de determinar bajo el agua de qué dirección proviene el sonido, una capacidad que no tienen los mamíferos terrestres. Los sonidos que emiten sirven como medio de ecolocación o para la comunicación entre los individuos. Los Odontoceti (delfines y ballenas con dientes) tienen el órgano de Espermaceti (que contiene aceites particulares conocidos antiguamente como “esperma de ballena”), cuya función está discutida (es utilizado para enfocar los sonidos producidos para la ecolocación, o cumple funciones en la regulación de parámetros fisiológicos durante los prolongados buceos; Parera, 2002). En los fisetéridos (cachalotes), es usado para regular la flotación. Tienen válvulas para cerrar los orificios nasales cuando están sumergidos, momento en que disminuyen los latidos del corazón y la respiración, utilizando además el oxígeno presente en la mioglobina. Los genitales externos de los machos están ocultos en el interior de bolsillos genitales.

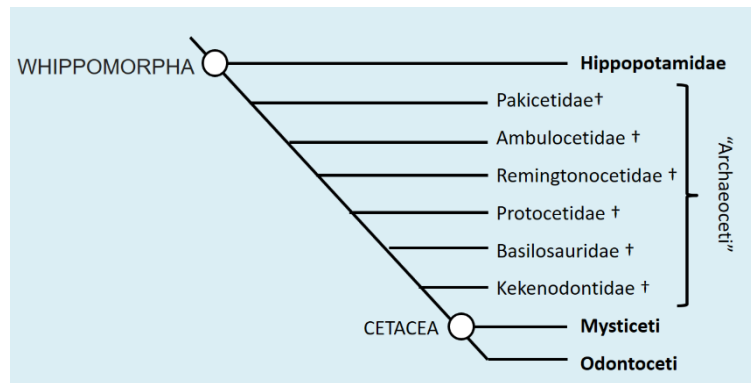
Los cetáceos se han diferenciado alrededor del Eoceno hace 53 millones de años (Gatesy y O’Leary, 2001). Las discrepancias entre las hipótesis morfológicas y moleculares han disminuido, de hecho los últimos descubrimientos de las ballenas primitivas de Pakicetidae y Protocetidae del Eoceno temprano de Pakistán, permitió la descripción de cráneos y miembros posteriores típicos de los cetáceos primitivos y encontraron caracteres derivados de “artiodáctilos” (Gingerich et al., 2001; Thewissen et al., 2001). La morfología del tobillo (principalmente del astrágalo y calcáneo) de los miembros posteriores indican que los cetáceos son el grupo hermano monofilético de los “artiodáctilos”, y que “artiodáctilos” +cetáceos forman el grupo hermano de los mesoníquidos. *Pakicetus* (Pakicetidae) presentaban la región auditiva muy rara que se asemeja a los cráneos de ballenas. Esta característica es diagnóstica para los cetáceos y no se encuentra en ninguna otra especie.

Desde comienzos de la década de 1990, con los análisis de una amplia variedad de proteínas y de ADN, científicos llegaron a la conclusión de que las ballenas deben incluirse entre los “artiodáctilos”, posiblemente relacionados con los hipopótamos (Gatesy et al., 1999; De Muizon, 2001; Thewissen et al., 2001;). Estudios moleculares proporcionan apoyo para una agrupación de Cetacea con “Artiodactyla”, pero no están de acuerdo, con la inclusión de Cetacea dentro de

“Artiodactyla” (Theodor y Foss, 2005; O’ Leary y Gatesy, 2008; Gatesy et al., 2012). Algunos autores han realizado un profundo análisis con más taxones y caracteres morfológicos que los anteriores análisis y encontraron apoyo a la relación cercana entre hipopótamos y cetáceos (Geisler y Uhen, 2003). Por lo tanto, sin “Artiodactyla”, Cetacea sería un grupo parafilético. Por esta razón, el término Cetartiodactyla se acuñó para hacer referencia al grupo que incluye a los “artiodáctilos” y ballenas. Las relaciones filogenéticas entre los clados de cetáceos existentes siguen siendo problemáticos y hay distintas hipótesis sobre los distintos nodos de los árboles filogenéticos, según sean con estudios paleontológicos (por ejemplo, Geisler y Sanders, 2003), moleculares (por ejemplo, Milinkovitch et al., 1993, 1994; Cassens et al., 2000) o una combinación de estos (Milinkovitch, 1995; Gatesy et al., 1999).

Muchas especies de cetáceos han sido cazadas hasta el borde de la extinción para obtener su carne, su grasa (utilizada para producir aceite para lámparas) o el ámbar gris (propio de los cachalotes), usado para perfumes. El Convenio Internacional para la Regulación de la Caza de Ballenas (ICRW), en vigor desde 1948, regula la explotación de cetáceos, administrado por la Comisión Ballenera Internacional.

Cetacea se compone de dos grupos monofiléticos, Odontoceti y Mysticeti, que son grupos hermanos (Geisler et al., 2011; Marx et al., 2016).



**Figura 381: Filogenia de los Whippomorpha, mostrando el stem group de Cetacea, los Archaeoceti (basado en Marx et al., 2016).**

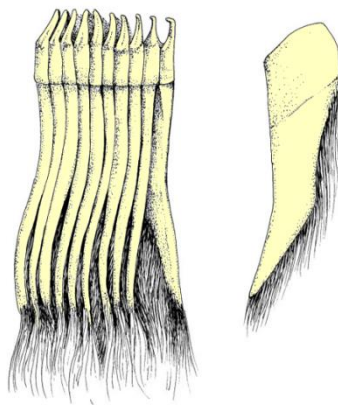
## MYSTICETI

Cetáceos con placas o barbas de queratina (la misma sustancia que forma las uñas y el pelo en los seres humanos), que cuelgan de la mandíbula superior (Figura 380 y Figura 382). Las láminas que están más cerca del borde labial son más grandes, y disminuyen de tamaño a medida que van hacia el interior del maxilar (Fudge et al., 2009). Las barbas actúan como un filtro gigante, reteniendo pequeños animales (peces y especialmente krill). Tienen una gruesa capa de grasa bajo la piel, para mantener el calor corporal en las aguas frías. Cráneo simétrico, con dos orificios nasales o espiráculos que se ubican en la parte superior del cráneo. El melón está presente sólo en la etapa fetal y ausente o poco desarrollado en adultos, y no tiene capacidad de ecolocalización. A pesar de que no ecolocalizan, la producción de sonido está bien desarrollada y les sirve para la comunicación entre individuos. Se desconoce si estos sonidos tienen una función solamente comunicativa o también los utilizan como instrumentos para la orientación y navegación (Bastida et al., 2007). A diferencia de los Odontoceti, retienen el sentido del olfato (Thewissen et al., 2010) pero han perdido sus dientes, tienen cuerpos muy grandes y un elaborado aparato de alimentación por filtración (Deméré et al., 2008).

Comúnmente las ballenas se alimentan en las capas más superficiales del mar; no realizan buceos muy prolongados ni profundos (Bastida et al., 2007). Las áreas de alimentación se hallan generalmente separadas por miles de kilómetros de las zonas de reproducción, por lo tanto



varias especies deben realizar largas migraciones anuales como *Eubalaena australis* (ballena franca austral), que tiene una máxima concentración en la zona reproductiva de la Península Valdés (Chubut). Algunas migran más de 10000 km anuales como la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) (Bastida et al., 2007). Las ballenas han sido cazadas indiscriminadamente desde tiempos antiguos y las capturas se prolongaron hasta el siglo XX, en el cuál fueron exterminadas cerca de 2 millones sólo en el hemisferio sur (Bastida et al., 2007). En contraposición, organizaciones de países como Brasil, Argentina, Sudáfrica y otros, sostienen que la observación de ballenas es una industria creciente que proporciona más ingresos que los que proporcionaría la caza comercial (Black, 2009). La IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) cataloga a cinco especies de ballenas barbadas en su Lista Roja como especies en peligro de extinción: la ballena franca glacial (*Eubalaena glacialis*), el rorcual norteño (*Balaenoptera borealis*), la ballena azul (*B. musculus*), el rorcual común (*B. physalus*) y la ballena franca del Pacífico norte (*Eubalaena japonica*). Mycticeti incluye los siguientes clados: Balaenidae (ballenas francas), Cetotheriidae (ballena franca pigmea o enana), Balaenopteridae (rorcuales) y Eschrichtiidae (ballena gris).



**Figura 382: Barbadas de ballena Mysticeti. A la izquierda un paquete de barbadas, vistos desde la parte labial (exterior); a la derecha una barbada individual mostrando el margen labial entero y el lingual desflechado en pelos filtradores.**

**BALAENIDAE.**— Ballena de Groenlandia y ballenas francas de los mares fríos de ambos hemisferios. Cuerpo robusto y cabeza muy grande; sin surcos ventrales y con barbadas sumamente largas y estrechas. Sin aleta dorsal. Se alimentan de crustáceos. En Argentina: *Eubalaena australis* (ballena franca austral) que es el primer Monumento Natural de la Argentina por ley 23.094 del año 1984. La ballena franca austral fue cazada hasta casi su extinción a mediados del siglo XX, gracias a la protección internacional su población ha estado creciendo un 7 % anual desde 1970; actualmente se encuentra catalogada por la IUCN como de Preocupación Menor (White, 2010; Reilly et al., 2013). Con la nueva sensibilidad ambiental, existe el turismo de avistamiento de cetáceos en lugares de concentración de estos animales, como la Patagonia.

**CETOTHERIIDAE.**— Ballena franca pigmea, distribuida exclusivamente en el hemisferio sur. Rostro y borde de los labios arqueados, similar a las ballenas francas. Tienen una aleta dorsal y un cuerpo alargado y esbelto, pero carecen de pliegues gulares. En Argentina: *Caperea marginata* (ballena franca pigmea). Los registros corresponden a varamientos en Península Valdés (Chubut), Islas Malvinas y Tierra del Fuego (Bastida et al., 2007).

**BALAENOPTERIDAE.**— Rorcuales. En todos los océanos. Con vértebras cervicales no fusionadas y aleta dorsal pequeña. Con profundos surcos dérmicos que se extienden paralelamente desde la garganta hasta el pecho y vientre (pliegues gulares). Se alimentan de animales pelágicos. Estos surcos les permiten distender enormemente la cavidad de la boca, donde alojan grandes volúmenes de agua y alimento, que luego filtran a través de sus barbadas más bien cortas (Bas-

tida et al., 2007). La forma del cráneo visto lateralmente es recto y plano. En Argentina: *Balaenoptera*, con seis especies (ballena Minke enana, Minke Antártica, rorcual de Rudolphi, rorcual tropical, rorcual común, ballena azul) y *Megaptera novaeangliae* (yubarta o ballena jorobada), de amplia distribución en todos los océanos y mares del mundo (Bastida y Rodríguez, 2006b). Algunas especies pueden superar los 30 metros de largo como *Balaenoptera musculus* (ballena azul), que es uno de los animales más grandes conocidos.

#### **ODONTOCETI**

Delfines, marsopas y ballenas dentadas. Dentadura simplificada, generalmente numerosa y cónica (Figura 69) para cazar peces, calamares y otros mamíferos marinos. No mastican su alimento, sino que lo tragan prácticamente entero. Mandíbula inferior más corta o igual que la superior. Cráneo asimétrico. Un solo orificio respiratorio. Tienen un “Melón” bien desarrollado (órgano de tejido graso de la parte anterior de la cabeza), que juega un papel principal en la ecolocación. Cabeza con un complejo sistema de sacos nasales que con el melón intervienen en la emisión de sonidos y en la ecolocación (los primeros generan el sonido y el melón actúa como un órgano proyector de ondas) (Bastida et al., 2007). Los pulsos de sonido se emiten a través de sus frentes en forma de melón, se reflejan en los objetos y se recuperan a través de la mandíbula inferior. Bucean más profundo que las ballenas; el cachalote puede realizar inmersiones a más de 2000 m de profundidad, para alimentarse de calamares gigantes (Bastida et al., 2007) y el zifio de Couvier (*Ziphius cavirostris*) es el mamífero que mayor profundidad y tiempo puede estar sumergido, llegando a records de 137 minutos bajo el agua y una profundidad de 2992 metros (Schorr et al., 2014). Los representantes de este grupo han perdido el sentido del olfato y utilizan un sofisticado sistema de ecolocalización para detectar presas (Cranford et al., 2011); presentan un gran tamaño del cerebro, complejos comportamientos sociales y uso de herramientas, lo que indica un complejo de habilidades de algunos miembros de este clado (Marino et al., 2007). La audición se encuentra bien desarrollada, y bien adaptada tanto para el aire como para el agua. Casi todos tienen una capa de grasa bajo de la piel para mantenerse calientes en el agua fría, con la excepción de los delfines de río.

Comprende los clados: Physteridae, Kogiidae, Ziphiidae, Delphinidae, Phocoenidae, Monodontidae, Pontoporiidae, Lipotidae, Iniidae y Platanistidae. Los clados Pontoporiidae, Lipotidae, Platanistidae e Iniidae, incluyen delfines de hábitos dulceacuícolas. A continuación, se hace referencia a los clados y especies representadas en Argentina.

**PONTOPORIIDAE.**— Franciscana o delfín del Plata, característico del gran estuario del Río de la Plata y las costas del Océano Atlántico en Sudamérica. Tienen rostro largo formando un pico. Dientes numerosos; se alimentan de peces y cefalópodos. Presentan una aleta dorsal con su extremo redondeado. Es el único miembro del grupo de los delfines de río que vive también en agua salada (estuarios y el océano), además en agua dulce, lo que indica la gran tolerancia de la especie a los cambios de hábitat. En Argentina: *Pontoporia blainvillei* (delfín del Plata o franciscana) desde el estuario del Río de la Plata hasta el norte de Chubut (Bastida y Rodríguez, 2006a). Fue declarado monumento natural de la provincia de Buenos Aires, por una ley sancionada en 2017.

**ZIPHIIDAE.**— Zifios y ballenas rostradas. Pelágicas de alta mar. Generalmente con un rostro u hocico muy pronunciado; aletas dorsales y pectorales pequeñas y dos surcos en la garganta en forma de V (Bastida et al., 2007). Los surcos están asociados con su mecanismo de alimentación único, que es por succión; en lugar de capturar presas con sus dientes, las succionan en su cavidad oral (Rommel et al., 2006). La mayoría de las especies solo tienen un par de dientes que son similares a los colmillos. En los machos generalmente están presentes uno o dos pares de dientes largos de cada lado, que a veces se proyectan fuera de la boca. En *Berardius* hay dos pares de dientes en machos y hembras; en *Tasmacetus*, ambos sexos tienen dos largas líneas de dientes pequeños. Los dientes tienen importancia sistemática y son utilizados por los machos adultos en forma agresiva, por ello es frecuente observar marcas y cicatrices en sus cuerpos (Bastida et al., 2007). Son buceadores de profundidades, se alimentan de calamares y otros

animales marinos. En Argentina cinco géneros: *Mesoplodon* (zifio de Gray, zifio de Héctor, zifio de Layard), *Ziphius* (zifio de Cuvier), *Berardius* (ballena rostrada), *Hyperoodon* (zifio nariz de botella), *Tasmacetus* (zifio de Shepherd) (Bastida y Rodríguez, 2006a).

**PHYSETERIDAE.**— Cachalotes. De todos los océanos, pero más numerosos en aguas tropicales. Cuerpos muy robustos, con aletas con forma de paleta. El orificio respiratorio desemboca en el lateral izquierdo de la cabeza (Bastida et al., 2007). Cabeza muy voluminosa con un órgano de espermaceti lleno de una sustancia semilíquida de color blanco ceroso, que desempeña un papel principal en la producción y manipulación direccional de sonidos utilizados para la ecolocación. También puede funcionar como un mecanismo de flotabilidad para el animal. Tienen dientes similares relativamente simples, generalmente sólo en la mandíbula inferior. Se alimentan de pulpos, calamares, medusas y cangrejos. Con áreas de alimentación y reproducción separadas, que visitan alternativamente luego de largas migraciones (Bastida et al., 2007). En Argentina: *Physeter macrocephalus* (cachalote), el más grande de los odontocetos vivos. La especie se alimenta de calamares y peces. Se ha registrado una importante área de concentración al norte de la provincia de Buenos Aires, durante primavera-verano (Bastida y Rodríguez, 2006a).

**KOGIIDAE.**— Cachalotes enano y pigmeo. Anteriormente estaban incluidos en Physeteridae, pues comparten algunas características óseas con el cachalote, pero se diferencian por su tamaño pequeño y aspecto escualiforme (Bastida et al., 2007). Tienen la boca en posición ventral en relación al cráneo (a diferencia de los delfines y la mayoría de los odontocetos); los dientes son finos y puntiagudos solamente en la mandíbula inferior, y su alimentación se basa principalmente en calamares. Aletas dorsales pequeñas, diferentes a las del cachalote, pero a igual que éste poseen espermaceti en el melón. Ante el peligro, pueden eliminar por el ano una sustancia pardo rojiza; no realizan migraciones, ni suelen formar grandes manadas (Bastida et al., 2007). En Argentina: *Kogia breviceps* (cachalote pigmeo) y *K. sima* (cachalote enano).

**DELPHINIDAE.**— Delfines, toninas y orcas. Marinos y migradores. Se encuentran relativamente cerca de las costas y a menudo interactúan con el ser humano. Tienen un cuerpo fusiforme, adaptado a la natación rápida; la aleta caudal es utilizada para la propulsión, y las aletas pectorales para el control direccional de la natación. Tienen un hocico chato, y rostro bien separado de la frente. Hasta 260 dientes cónicos, homodontes, y en ambas mandíbulas. Las especies que la integran son ampliamente variables en tamaño, aspecto y hábitos (Bastida et al., 2007). Están entre las especies más inteligentes que habitan en el planeta.

Delfines y toninas: En Argentina (Teta et al., 2018): *Cephalorhynchus commersonii* (tonina overa), *Tursiops truncatus* (delfín nariz de botella) y *T. gephyreus* (delfín mular), *Stenella attenuata* y *S. coeruleoalba* (delfín moteado pantropical y delfín listado), *Sagmatias australis*, *S. cruciger*, *S. obscurus* (delfín austral, cruzado y oscuro), *Delphinus delphis* (delfín común de pico corto), *Lagenodelphis hosei* (delfín de Fraser), *Grampus griseus* (delfín de Risso), *Lissodelphis peronii* (delfín liso).

Orcas: tienen relativamente pocos dientes (en comparación con los delfines), aleta dorsal muy larga. Predadoras, *Orcinus* (orca) y *Pseudorca crassidens* (falsa orca), *Feresa attenuata* (orca pigmea).

Calderones: cabeza en forma de botella, con un abultamiento o melón (acumulación de grasa). En Argentina, *Globicephala melas* (calderón de aletas largas).

**PHOCOENIDAE.**— Marsopas. Nadadoras muy rápidas. Cabeza cónica o chata. Rostro corto. Dientes en forma de espátula. Son eminentemente costeros y llegan a medir hasta 2,50 m de largo. Tienen una aleta dorsal pequeña y triangular (ausente en *Neophocaena*), mientras que los delfines presentan aletas de formas redondeadas. Algunas de las especies como *Phocoena sinus* (vaquita) del Pacífico mejicano y *Phocoenoides dalli* (marsopa de Dall) de costas de Japón, se encuentran en serio riesgo poblacional por su explotación (Bastida et al., 2007). En Argentina: *Phocoena dioptrica* (marsopa de anteojos) y *P. spinipinnis* (marsopa espinosa).

# La mastozoología en Argentina, un panorama histórico

**Rubén M. Barquez**

Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán -  
CONICET

Desde los inicios de su historia en ciencias naturales, la Argentina ha sufrido fluctuaciones, no sólo en la cantidad y calidad de científicos dedicados a sus temáticas, sino también en la producción surgida de ellos (Barquez, 2001). En este escenario se incluyen casi todas las especialidades de la biología y las ciencias naturales, que han estado en sus orígenes ligadas a esfuerzos y motivaciones personales de unos pocos naturalistas e investigadores.

Para el área de la mastozoología, esta historia es igualmente cierta y recientemente Barquez y Díaz (2014) presentaron un relato sobre el desarrollo de esta ciencia en Argentina. Dicho análisis histórico pone en escena a los primeros naturalistas arribados al país desde la misma colonización de América en el Siglo XVI, hasta la actualidad, cuando la mastozoología ya ha adquirido roles de importancia en los escenarios académicos, universitarios y sociedades científicas del continente y del mundo. Resulta destacable que la historia de esta ciencia en Argentina puede ser separada en dos períodos básicos, el anterior y el posterior al nacimiento de una sociedad científica aglutinante de mastozoólogos, investigadores, estudiantes y técnicos, la SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos), creada en 1983, con el advenimiento de la democracia en la Argentina, luego de años de dictaduras militares, que influían en contrasentido sobre el desarrollo de las ciencias naturales en el país.

La etapa más cercana a nosotros, la del siglo XX, es la que marca en mi opinión, la orientación de los estudios que habrían de desarrollarse en los años siguientes, hasta la actualidad. Es entonces cuando aparecen los más destacados profesionales que aportan al conocimiento de los mamíferos de Argentina, siendo digna de mención la relación establecida entre el reconocido mastozoólogo británico, Sr. Oldfield Thomas (1858-1929) y el Sr. Emilio Budin (1877-1935) quién actuara como su naturalista coleccionista, de mamíferos y de fauna y flora en general, dejando un acervo museológico para el mundo y la ciencia en general, altamente significativa. Según Barquez (1997) "Ninguna relación ha sido tan afortunada para el conocimiento de la mastofauna argentina, como la establecida entre Emilio Budin y Oldfield Thomas". Es importante resaltar que las formas descritas por el mastozoólogo británico, basadas en ejemplares colectados por Emilio Budin, fueron 2 especies y 1 subespecie de Didelphidae; 1 especie de Scuridae; 3 géneros, 29 especies y 13 subespecies de Cricetidae; 6 especies de Chinchillidae; 2 especies y 3 subespecies de Caviidae; 12 especies y 4 subespecies de Ctenomyidae; 1 género y 2 especies de Octodontidae; 5 especies de Abrocomidae; 1 subespecie de Leporidae; 2 especies y 1 subespecie de Canidae; 4 especies y 3 subespecies de Mustelidae; y 1 especie de Cervidae. En total, Thomas

describió 96 nuevas formas de mamíferos basado solamente en los ejemplares coleccionados por Budin, entre los cuales se incluyen 4 géneros y 66 especies colectadas en territorio argentino. La mayoría de estas formas descritas por Thomas aún son válidas, aunque algunas han sido sometidas a los inevitables “cambios” sistemáticos, sinonimizaciones, basados en nuevas interpretaciones taxonómicas, que en general son aún variables y sujetas a revisiones. Es destacable que el naturalista Emilio Budin era tucumano por adopción, desarrolló toda su vida en la provincia y mantuvo relaciones académicas con el propio Miguel Lillo; además parte de sus colecciones, de ejemplares topotípicos y otros, se encuentran depositados en la Colección Mamíferos Lillo (CML) de la Universidad Nacional de Tucumán, donde pueden ser estudiados y examinados en la actualidad.

En esta etapa de la historia de la mastozoología, previa a SAREM, merece especial mención el destacado zoólogo español, radicado en Argentina, el Dr. Ángel Cabrera y Latorre (1879–1960) quien se transformó en uno de los más relevantes impulsores del conocimiento de la mastozoología de América del Sur con su obra “Mamíferos Sud Americanos”, cuya primera edición fue publicada en 1940 en coautoría con José Yepes (1897–1976), y más tarde con dos tomos que recopila toda la información disponible, hasta ese momento, sobre todos los mamíferos de América del Sur (Cabrera, 1958, 1961).

Mares (2009) relata que, a su arribo a la Argentina, en 1970, el estado de la mastozoología no era bueno, que eran pocas las personas que desarrollaban proyectos o que estaban entrenadas para el estudio de los mamíferos. Esta situación se revierte en el período SAREM, a partir de 1983, la que estimula el crecimiento de esta ciencia mediante sus reuniones anuales, congresos, jornadas y talleres, como también la inserción del dictado de materias con contenido mastozoológico en las universidades. Así comienzan a surgir publicaciones, libros, claves de identificación de especies para el campo y laboratorio, como también listados ejecutados por la convocatoria a los investigadores nacionales, especializados en diferentes grupos sistemáticos.

En este sentido se destacan los listados publicados por la SAREM en diferentes oportunidades, desde la primera lista (Galliari et al., 1996) pasando por el primer libro (Barquez, Díaz y Ojeda, 2006) hasta la más reciente lista sistemática de Teta et al. (2018). También se publicaron compilaciones adicionales como las de Ojeda et al. (2002) o la primera guía de los Mamíferos de Argentina, publicada por Olrog y Lucero en 1981, que sirviera por varios años como la única fuente integral, disponible para el estudio de los mamíferos de Argentina y su identificación a campo. La publicación de Teta et al. (2018), también difundida por SAREM mediante su revista Mastozoología Neotropical, producto argentino disponible para esta ciencia en el continente, pone en conocimiento la presencia en Argentina de 409 especies nativas de mamíferos, correspondientes a 181 géneros, 46 familias y 12 órdenes. Adicionalmente citan 23 especies introducidas con poblaciones silvestres, lo que nos alerta sobre la llegada y desarrollo de un serio problema ambiental al que se ha sometido al territorio nacional con la introducción de especies exóticas.

La diversidad de especies en Argentina sigue sujeta a necesidades de estudios permanentes, lo que debe ser una preocupación inexcusable de las autoridades gubernamentales de turno, para que el planeta y la Argentina tengan posibilidades de una supervivencia racional.

**RESUMEN**

- Mammalia se caracteriza por ser homeotermos, con glándulas mamarias productoras de leche con las que alimentan a las crías y con pelo.
- Se reconocen tres grandes grupos actuales: Monotremata (Prototheria), Marsupialia (Metatheria) y Placentalia (Eutheria).
- Los Monotremata (ornitorrinco y equidnas) son ovíparos, mientras que los Theria (Metatheria y Eutheria) son vivíparos.
- El nombre Monotremata refiere a la presencia de un solo orificio (cloaca) para la desembocadura del sistema urogenital y el digestivo. Marsupialia refiere a la presencia de marsupio (característica no generalizada en el grupo, sino que es una novedad en algunos). Placentalia se refiere a la presencia de una placenta corioalantóidea.
- Marsupialia comprende tres grupos americanos (Didelphimorphia, Paucituberculata, y Microbiotheria), y cuatro australásicos (Notoryctemorphia, Dasyuromorphia, Peramelemorphia y Diprotodontia).
- Placentalia comprende cuatro grandes clados: Xenarthra, Afrotheria, Euarchonta-Glires y Laurasiatheria; incluyen 19 órdenes y aproximadamente 5100 especies actuales.

**SISTEMÁTICA**

Mammalia  
 Prototheria  
 Monotremata  
 Theria  
 Metatheria  
 Marsupialia  
 Eutheria  
 Placentalia  
 Xenarthra  
 Afrotheria  
 Euarchonta-Glires  
 Laurasiatheria

**Literatura recomendada**

- Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 330 pp.
- Chevez, J. C. 2008. Los que se van. Fauna argentina amenazada. Editorial Albatros, Buenos Aires, 3: 336 pp.
- Grzimek, B.; Schlager, N.; Olendorf, D. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Thomson Gale. Detroit.
- MacDonald, D. 2001. The Encyclopedia of Mammals. New York. Facts on File.
- Martin, R. E.; Pine, R. H.; DeBlase A. F. 2001. A Manual of Mammalogy. McGraw-Hill. San Francisco.
- Ojeda, R. A.; Chillo, V.; Diaz Isenrath, G. B. (Eds.). 2012. Libro rojo de especies amenazadas de la Argentina. Sociedad Argentina para el estudio de lo Mamíferos (SAREM), 257 pp.
- Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. El Ateneo, Buenos Aires, 453 pp.
- Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. 2013. Vertebrate Life. 9th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- Wilson, D. E.; Reeder, D. M. 2005. Mammal Species of the World. Johns Hopkins University Press. Baltimore.

**Links de Interés**

- [Mammal Species of the World](#) – Base de datos de los mamíferos del mundo actualizada hasta el año 2008 por Don E. Wilson y DeeAnn M. Reeder (editores).
- [Mamíferos argentinos](#) – Fotografías e información de fauna argentina.
- [Mamíferos en Argentina](#) – Fotografías e información en forma de fichas de mamíferos terrestres de Argentina.
- [Fauna marina en Argentina](#) – Fotografías e información de fauna marina de Argentina.

# Literatura Citada

- Abdala F.; Ribeiro A. M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 286: 202–217.
- Abdala, C. S. 2005. Sistemática y filogenia del grupo de *L. boulengeri* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*) en base a caracteres morfológicos y moleculares. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán.
- Abdala, C. S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa*, 1538: 1–84.
- Abdala, C. S.; Acosta, J. L.; Acosta, J. C.; Alvarez, B.; Arias, F.; Avila, L.; Blanco, G.; Bonino, M.; Boretto, J. M.; Brancatelli, G.; Breitman, M. F.; Cabrera, M. R.; Cairo, S.; Corbalán, V.; Hernando, A.; Ibarguengoytia, N. R.; Kacoliris, F.; Laspiur, A.; Montero, R.; Morando, M.; Pelegrin, N.; Perez, C. H. F.; Quinteros, S.; Semhan, R.; Tedesco, M. E.; Vega, L.; Zalba, S. M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (S1): 215–248.
- Abdala, C. S.; Quinteros, A. S. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina: Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de herpetología*, 28: 55–82.
- Abdala, Cristián S.; Diego Baldo; Ricardo A. Juárez; Robert E. Espinoza 2016. The First Parthenogenetic Pleurodont Iguanian: A New All-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina. *Copeia*, 104: 487–497
- Abdala, F. 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa and the cladistic relationships of Eutheriodontia. *Palaeontology*, 50: 591–618.
- Abdala, F.; Gaetano, L. C. en prensa. The Late Triassic record of cynodonts: time of innovations in the mammalian lineage. En: Tanner, L. H. (ed.), *The Late Triassic World*, Vol. 46, Springer International Publishing.
- Abdala, F.; Jashashvili, T.; Rubidge, B. S.; van den Heever, J. 2014. New material of *Microgomphodon oligocynus* (Eutherapsida, Therocephalia) and the taxonomy of southern African Bauriidae; pp. 209–231 in C. Kammerer, K. Angielczyk, and J. Fröbisch (eds.), *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Abdala, F.; Ribeiro, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139: 529–545.
- Abdala, F.; Rubidge, B. S.; Heever, J. van den. 2008. The oldest therocephalians (Therapsida, Eutheriodontia) and the early diversification of Therapsida. *Palaeontology*, 51: 1011–1024.
- Abdala, F.; Rubidge, B. S.; van den Heever, J. 2008. The oldest therocephalians (Therapsida, Eutheriodontia) and the early diversification of Therapsida. *Palaeontology*, 51: 1011–1024.
- Abdala, V. 1995. Aportes a la osteología comparada en el género *Homonota*. II. Postcráneo. *Acta Zoológica Lilloana*, 43: 25–30.
- Abdala, V. S. L.; Manzano, A. S.; Nieto, L.; R. Diogo. 2009. Comparative myology of Leiosauridae (Squamata) and its bearing on their phylogenetic relationships. *Belgian Journal of Zoology*, 139: 109–123.
- Abdala, V.; Diogo, R. 2010. Comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature of tetrapods with special attention to extant limbed amphibians and reptiles. *Journal of anatomy*, 217: 536–573.
- Abdala, V.; Montero, R.; Moro, S. 2004. Lagartos y anfisbenas del litoral fluvial argentino y áreas de influencia. Estado del conocimiento. En: Aceñolaza, F. G. (Ed.) *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*, INSUGEO Miscelánea, 12: 303–316. (Argentina).
- Abitua et al., 2012. Identification of a rudimentary neural crest in a non-vertebrate chordate. *Nature* 492, 104–107.
- Abitua, P. B.; Wagner, E.; Navarrete, I. A.; Levine, M. 2012. Identification of a neural crest rudiment in a non-vertebrate chordate. *Nature*, 492: 104.
- Achaval, F.; Olmos, A. 2007. *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Tercera Edición. Serie Fauna, 1. (A. Olmos, editor). Montevideo. 160 pp.
- Acosta Hospitaleche, C. 2004. Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina
- Acosta Hospitaleche, C. 2014. New giant penguin bones from Antarctica: systematic and paleobiological significance. *Comptes Rendus Palevol*, 13: 555–560.
- Acosta, J. C.; Avila, L.; Martori, R. 1991. Ecología trófica de *Teius oculatus* (Sauria: Teiidae) en el sur de la provincia de Córdoba. Composición, variación anual y estacional de la dieta. *Cuadernos de Herpetología*, 6: 12–22.
- Acosta, J. C.; Martori, R. 1990. Ecología de una Población de *Teius oculatus* (Sauria: Teiidae) de Río Cuarto. II-Utilización espacio-temporal y relaciones térmicas. *Cuadernos de Herpetología*, 5: 19–22.
- Adachi, N., Takechi, M., Hirai, T.; Kuratani, S. 2012. Development of the head and trunk mesoderm in the dogfish, *Scyliorhinus torazame*: II. Comparison of gene expression between the head mesoderm and somites with reference to the origin of the vertebrate head. *Evolution and Development*, 14: 257–276.
- Adachi, N.; Kuratani, S. 2012. Development of head and trunk mesoderm in the dogfish, *Scyliorhinus torazame*: I. Embryology and morphology of the head cavities and related structures. *Evolution; development* 14: 234–256.

- Adalsteinsson, S. A.; Branch, W. R.; Trapé, S.; Vitt, L. J.; Hedges, S. B. 2009. Molecular phylogeny, classification, and biogeography of snakes of the Family Leptotyphlopidae (Reptilia, Squamata). *Zootaxa*, 2244: 1–50.
- Adkins, R. M.; Gelke, E. L.; Rowe, D.; Honeycutt, R. L. 2001. Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: Evidence from multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 777–791.
- Adkins, R. M.; Walton, A. H.; Honeycutt, R. L. 2003. High-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 409–420.
- Adrian, O., and N. Sachser. 2011. Diversity of social and mating systems in caviés; a review. *Journal of Mammalogy*, 92: 39–53.
- Agnarsson I, Kuntner M, May-Collado LJ. 2010. Dogs, cats, and kin: a molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 726–745.
- Agnolin, F.; Novas, F. E. 2013. Avian ancestors: a review of the phylogenetic relationships of the theropods unenlagiidae, Microraptor, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer Science Business Media.
- Aguiar, O.; Bacci, M.; Lima, A. P.; Rossa-Feres, D. C.; Haddad, C. F. B.; Recco-Pimentel, S. M. 2007. Phylogenetic relationships of *Pseudis* and *Lysapsus* (Anura, Hylidae, Hylinae) inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Cladistics*, 23: 455–463.
- Aguilar, R. 2006. Uso diferencial de refugios en *Homonota darwini* (Gekkonidae). La importancia de un ambiente térmico adecuado determinado según el rango de temperatura óptimo. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue.
- Aguilar, R.; Cruz, F. B. 2010. Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology*, 44: 236–241.
- Aguilera, G.; Mirande, J. M.; Calviño, P. A.; Lobo, L. F. 2013. *Jenynsia luxata*, a new species from Northwestern Argentina, with additional observations of *J. maculate* Regan and phylogeny of the genus (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Neotropical Ichthyology*, 11: 565–572.
- Ahlberg, P. E.; Clack, J. A.; Blom, H. 2005. The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*, 437: 137–140.
- Akmentins, M. S.; Pereyra, L. C.; Lescano, J. N. 2009. Primer registro de una población asilvestrada de rana toro (*Lithobates catesbeianus*) en la provincia de Córdoba, Argentina. *Notas sobre la biología de la especie. Cuadernos de Herpetología*, 23: 25–32.
- Albert, J. S.; Crampton, W. G. R. 2005. Diversity and Phylogeny of Neotropical Electric Fishes (Gymnotiformes): 360–409. En: T. H. Bullock, C. D. Hopkins, A. N. Popper, R. R. Fay (Eds.) "Electroreception" Springer Handbook of Auditory Research.
- Albino, A. M.; S. Brizuela. 2014. An Overview of the South American Fossil Squamates. *The Anatomical Record*, 297: 349–368.
- Albuixech-Crespo B.; López-Blanch L.; Burguera D.; Maeso I.; Sánchez-Arrones L.; Moreno-Bravo JA.; et al. 2017. Molecular regionalization of the developing amphioxus neural tube challenges major partitions of the vertebrate brain. *PLoS Biol* 15: e2001573. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001573>
- Alcaraz, M.; Almeda, R.; Duarte, C. M.; Horstkotte, B.; Lasternas, S.; Agustí, S. 2014. Changes in the C, N and P cycles by the predicted salps-krill shift in the Southern Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 1: 45. doi: 10.3389/fmars.2014.00045
- Aldridge, R. J.; Briggs, D. E. G.; Smith, M. P.; Clarkson, E. N. K.; Clark, N. D. L. 1993. The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 19: 279–291.
- Alencar, L. R.; Quental, T. B.; Graziotin, F. G.; Alfaro, M. L.; Martins, M.; Venzon, M.; Zaher, H. 2016. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105: 50–62.
- Alexander D. E.; Gong E.; Martin L. D.; Burnham D. A.; Falk A. R. 2010. Model tests of gliding with different hindwing configurations in the four-winged dromaeosaurid *Microraptor gui*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 107: 2972–2976.
- Alfaro, M. E.; Faircloth, B. C.; Harrington, R. C.; Sorenson, L.; Friedman, M.; Thacker, C. E.; ... & Near, T. J. 2018. Explosive diversification of marine fishes at the Cretaceous–Palaeogene boundary. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4): 688.
- Alföldi, J.; Di Palma, F.; Grabherr, M.; Williams, C.; Kong, L.; Mauceli, E.; ... Ray, D. A. 2011. The genome of the green anole lizard and a comparative analysis with birds and mammals. *Nature*, 477: 587–591.
- Alibardi, L. 2003. Adaptation to the land: the skin of reptiles in comparison to that of amphibians and endotherm amniotes. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 298: 12–41.
- Allard, M. W.; Honeycutt, R. L.; Novacek, M. J. 1999. Advances in higher level mammalian relationships. *Cladistics*, 15: 213–219.
- Allard, M. W.; McNiff, B. E.; Miyamoto, M. M. 1996. Support for interordinal relationships with emphasis on primates and their achontan relatives. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 78–88.
- Alonso, P. D.; Milner, A. C.; Ketcham, R. A.; Cookson, M. J.; Rowe, T. B. 2004. The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature*, 430: 666–669.
- Altshuler, D. L.; Dudley, R.; McGuire, J. A. 2004. Resolution of a paradox: Hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 101: 17731–17736.



- Álvarez, M. R.; Martínez, R. A. 2006a. Abrocomidae, Echimyidae y Myocastoridae: 236–240. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Álvarez, M. R.; Martínez, R. A. 2006b. Familia Erethizontidae. 202–203. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Álvarez, M. R.; Martínez, R. A. 2006c. Hydrochoeridae, Agoutidae y Dasyproctidae. 210–212. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Álvarez, M. R.; Martínez, R. A. 2006d. Erethizontidae y Chinchillidae. 202–206. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, 356 pp.
- Amador, L. I.; Arévalo, R. L. M.; Almeida, F. C.; Catalano, S. A.; Giannini, N. P. 2016. Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution*, 2016: 1–34.
- Amador, L. I.; Moyers Arévalo, R. L.; Almeida, F. C.; Catalano, S. A.; Giannini, N. P. 2016. Bat Systematics in the Light of Unconstrained Analyses of a Comprehensive Molecular Supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution*, 25: 37–70.
- Amemiya, C. T.; Alföldi, J.; Lee, A. P.; Fan, S.; Philippe, H.; MacCallum, I.; . . Organ, C. 2013. The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. *Nature*, 496: 311–316.
- Ames, P. L. 1971. The morphology of the syrinx in passerine birds. *Bulletin Peabody Peabody Museum of Natural History*, 37: 1–194.
- Amrine-Madsen, H.; Koepfli, K.; Wayne, R. K.; Springer, M. S. 2003. A new phylogenetic marker, apolipo-protein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 225–240.
- Andersen, V. 1998. Salp and pyrosomid blooms and their importance in biogeochemical cycles: 125–137. En: Bone, Q. (Ed.) *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press.
- Anderson, J. S. 2001. The phylogenetic trunk: maximal inclusion of taxa with missing data in an analysis of the Lepospondyli (Vertebrata, Tetrapoda). *Systematic Biology* 50: 170–173.
- Anderson, J. S. 2001. The phylogenetic trunk: Maximal inclusion of taxa with missing data in an analysis of the Lepospondyli (Vertebrata, Tetrapoda). *Systematic Biology*, 50: 170–193.
- Anderson, J. S. 2008. Focal Review: The Origin(s) of Modern Amphibians. *Evolutionary Biology*, 35: 231–247.
- Anderson, J. S.; Reisz, R. R.; Scott, D.; Fröbisch, N. B.; Sumida, S. S. 2008. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*, 453: 515–518.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231: 1–652.
- Andrainarivo, C. et al. 2014. *Daubentonia madagascariensis*. Lista Roja de especies amenazadas de la UICN 2014.2 (en inglés). Consultado el 15 de diciembre de 2017.
- Andrews, P. 1988. A phylogenetic analysis of the primates. En: Benton, M. J. (Ed.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, Vol. 2: Mammals. Systematics Association Special Volume, vol. 35B, Clarendon Press, Oxford, pp. 143–175.
- Andrews, P.; Martin, L. 1987. Cladistic relationships of extant and fossil hominoids. *Journal Human Evolution*, 16: 101–118.
- Andriaholinirina, N.; Baden, A.; Blanco, M.; Chikhi, L.; Cooke, A.; Davies, N.; Dolch, R.; Donati, G.; Ganzhorn, J.; Golden, C.; Groeneveld, L. F.; Hapke, A.; Irwin, M.; Johnson, S.; Kappeler, P.; King, T.; Lewis, R.; Louis, E. E.; Markolf, M.; Mass, V.; Mittermeier, R. A.; Nichols, R.; Patel, E.; Rabarivola, C. J.; Raharivololona, B.; Rajaobelina, S.; Rakotoarisoa, G.; Rakotomanga, B.; Rakotonanahary, J.; Rakotondrainibe, H.; Rakotondratsimba, G.; Rakotondratsimba, M.; Rakotonirina, L.; Ralainasolo, F. B.; Ralison, J.; Ramahaleo, T.; Ranaivoarisoa, J. F.; Randrianahaleo, S. I.; Randrianambinina, B.; Randrianarimanana, L.; Randrianasolo, H.; Randriatahina, G.; Rasamimanana, H.; Rasolofoharivelo, T.; Rasoloharijaona, S.; Ratelolahy, F.; Ratsimbazafy, J.; Ratsimbazafy, N.; Razafindraibe, H.; Razafindramanana, J.; Rowe, N.; Salmons, J.; Seiler, M.; Volampeno, S.; Wright, P.; Youssouf, J.; Zaonarivelo, J. & Zaramody, A. 2014. *Daubentonia madagascariensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014. Downloaded on 09 July 2018.
- Angelescu, V.; Prenschi, L. B. 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (*Merluccidae*, *Merluccius hubbsi*). Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución. *Contr. INIDEP Nro. 561*: 1–205.
- Angerbjörn, A. 2003. Hares and rabbits. 505–515. En: Grzimek's Animal Life Encyclopedia (Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C.; Eds.). *Mammals I-V*, 2nd edition. Volumes 12–16, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Ankel-Simons, F. 2007. *Primate Anatomy* (3ª edición). Academic Press.
- Antelo, C.; Brandán, Z. 1999. Diversidad de Aves de Tucumán: una revisión. Pp. 158. Libro de resúmenes de las IV Jornadas de Comunicaciones Internas de la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Antoine, P.; Marivaux, L.; Croft, D. A.; Billet, G.; Ganerød, M.; Jaramillo, C.; Martin, T.; Orliac, M. J.; Tejada, J.; Altamirano, A. J.; Duranthon, F.; Fanjat, G.; Rousse, S.; Salas Gismondi, R. 2012. Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 279: 1319–1326.
- Apesteguía, S.; Daza, J. D.; Simões, T. R.; Rage, J. C. 2016. The first iguanian lizard from the Mesozoic of Africa. *Royal Society Open Science*, 3: 160462.

- Apesteeguía, S.; Gomez, R. O.; Rougier, G. W. 2012. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. *Zoological journal of the Linnean Society*, 166: 342–360.
- Apesteeguía, S.; Novas, F. E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*, 425: 609–612.
- Apesteeguía, S.; R. Ares. 2010. Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica. 1ra edición, Buenos Aires, Vázquez Massini editores, 384 pp.
- Apesteeguía, S.; Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, 440: 1037–1040.
- Archibald, J. D. 2003. Timing and biogeography of the eutherian radiation: fossils and molecules compared. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 350–359.
- Arcila, D.; Ortí, G.; Vari, R.; Armbruster, J. W.; Stiassny, M. L.; Ko, K. D.; . . . Betancur-R, R. 2017. Genome-wide interrogation advances resolution of recalcitrant groups in the tree of life. *Nature Ecology Evolution*, 1: 0020.
- Arias, F. J.; R. Recoder; B. B. Álvarez; E. Ethcepare; M. Quipildor; F. Lobo; M. Trefaut Rodrigues. 2018. Cryptic diversity of teiid lizards from Gran Chaco region (Squamata: Teiidae) revealed by morphological and molecular evidence. *Zoologica Scripta*, 47: 144–158.
- Aristide, L.; Pérez, B. 2017. Patterns of phylogenetic divergence and phenotypic variation among genera of Platyrrhini monkeys: 49-67. En: Kowalewski, M. M.; Oklander, L. I. (Eds.) *Primatologia in Argentina*, 1era edición, SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos), Mendoza, Argentina.
- Armbruster, J. W. 2004. Phylogenetic relationships of the sucker-mouth armored catfishes (Ioricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141: 1–80.
- Arnaiz-Villena, A.; Moscoso, J.; Ruiz-del-Valle, V.; Gonzalez, J.; Reguera, R.; Ferri, A.; Wink, M.; Serrano-Vela, J. I. 2008. Mitochondrial DNA Phylogenetic Definition of a Group of 'Arid-Zone' Carduelini Finches. *The Open Ornithology Journal*, 1: 1–7.
- Arnason, U.; Gullberg, A.; Gretasdottir, S.; Ursing, B.; Janke, A. 2000. The mitochondrial genome of the sperm whale and a new molecular reference for estimating eutherian divergence dates. *Journal of Molecular Evolution*, 50: 569–578.
- Arnason, U.; Adegoke, J. A.; Bodin, K.; Born, E. W.; Esa, Y. B.; Gullberg, A.; Nilsson, M.; Short, R. V.; Xu, X.; Janke, A. 2002. Mammalian mitogenomic relationships and the root of the eutherian tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 9: 8151.
- Arnason, U.; Gullberg, A.; Janke, A. 2001. Molecular phylogenetics of gnathostomous fishes: old bones and new cartilage. *Zoologica Scripta*, 30: 249–255.
- Arnason, U.; Gullberg, A.; Janke, A.; Kullberg, M. 2007. Mitogenomic analyses of caniform relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 863–874.
- Arnason, U.; Gullberg, A.; Janke, A.; Kullberg, M.; Lehman, N.; Petrov, E. A.; Väinölä, R. 2006. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 345–354.
- Arnold C.; Matthews L.; Nunn C. 2010. The 10kTrees website: a new online resource for primate phylogeny. *Evolutionary Anthropology*, 19: 114–118.
- Arratia, G. 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements: 265–334. En: Arratia, G.; Schultze, H. P. (Eds.) *Mesozoic Fishes 2, Systematics and fossil Record*.
- Arratia, G. 2000. Phylogenetic relationships of teleostei. *Estudios Oceanológicos*, 19: 19–51.
- Arratia, G. 2001. The sister-group of teleostei: consensus and disagreements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (4): 767–773.
- Arratia, G.; Peñafort, M. B.; Menu-Marque, S. 1983. Peces de la Región Sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta*, 7: 48–107.
- Arratia, G.; Quezada-Romegialli, C. 2017. Understanding morphological variability in a taxonomic context in Chilean diplomystids (Teleostei: Siluriformes), including the description of a new species. *PeerJ*, 5: e2991.
- Arratia, G.; Schultze, H. -P.; Casciott, J. 2001. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: development and homology. *Journal of Morphology*, 250: 101–172.
- Arratia, G.; Schultze, H. -P. 1991. Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, 208: 1–81.
- Arregoitia, L. D. V.; Fisher, D. O.; Schweizer, M. 2017. Morphology captures diet and locomotor types in rodents. *Open Science*, 4(1), 160957.
- Arthur, W. 2002. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, 415: 757–764.
- Artigas, J. N.; Papavero, N. 1990. Studies of Mydidae (Diptera). V. Phylogenetic and biogeographic notes, key to the American genera and illustrations of spermathecae. *Gayana Zoología*, 54: 87–116.
- Arzamendia, V. 2012. *Tomodon dorsatus* Duméril, Bibron & Duméril, 1854. Falsa yarára caracolera de Misiones. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (Supl. 1): 366.
- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R. 2009. Influence of large South American rivers of the Plata Basin in distributional patterns of tropical snakes: a panbiogeographical analysis. *Journal of Biogeography*, 36: 1739–1749.
- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R. 2012a. A panbiogeographical model to prioritize areas for conservation along large rivers. *Diversity Distribution*, 18: 168–179.

- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R. 2012b. *Erythrolamprus aesculapii* (Wied, 1821). Falsa coral misionera. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología, 26 (supl. 1): 352.
- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R. 2012c. *Erythrolamprus frenatus* (Werner, 1909). Falsa coral acuática misionera. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología, 26 (supl. 1): 352–353.
- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R. 2012d. *Pseudoeryx plicatilis plicatilis* (Linnaeus, 1758). Culebra acuática amazónica. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología, 26 (supl. 1): 362.
- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R. 2012e. *Oxyrhopus clathratus* Duméril, Bibron Duméril, 1854. Falsa coral serrana misionera. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología, 26 (supl. 1): 357.
- Arzamendia, V.; Giraudo, A. R.; Bellini, G. P. 2012. *Erythrolamprus reginae* (Linnaeus, 1758). Culebra acuática de panza anaranjada. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología, 26 (supl. 1): 353.
- Asara, J. M.; Schweitzer, M. H.; Freimark, L. M.; Phillips, M.; Cantley, L. C. 2007. Protein Sequences from *Mastodon* and *Tyrannosaurus rex* Revealed by Mass Spectrometry. *Science*, 316: 280–285.
- Aschliman, N. C.; K. M. Claeson, and J. D. McEachran. 2012a. Phylogeny of Batoidea. Pp. 57–95. En: J. C. Carrier, J. A. Musick, M. R. Heithaus (eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives* (2nd ed.). CRC Press, Boca Raton, FL.
- Aschliman, N. C.; Nishida, M.; Miya, M.; Inoue, J. G.; Rosana, K. M.; and Naylor, G. J. P. 2012b. Body plan convergence in the evolution of skates and rays (Chondrichthyes: Batoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63: 28–42.
- Asfaw, B.; White, T.; Lovejoy, O.; Latimer, B.; Simpson, S.; Suwa, G. 1999. *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia. *Science*, 23(5414): 629–635.
- Asher R. J.; Meng, J.; Wible, J. R.; McKenna, M. C.; Rougier, G. W.; Dashzeveg, D.; Novacek, M. J. 2005. Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. *Science*, 307: 1091–1094.
- Asher R. J.; Novacek M. J.; Geisler J. H. 2003. Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. *Journal Mammalian Evolution*, 10: 131–194.
- Asher, R. J.; Helgen, K. M. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogen. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 102.
- Asher, R. J.; Horovitz, I.; Sánchez-Villagra, M. 2004. First combined cladistic analysis of marsupial mammal interrelationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 240–250.
- Asher, R. J.; Lehmann, T. 2008. Dental eruption in afrotherian mammals. *BMC Biology*, 6: 14.
- Asher, R. J.; Maree, S.; Bronner, G.; Bennett, N. C.; Bloomer, P.; Czechowski, P.; Meyer, M.; Hofreiter, M. 2010. A phylogenetic estimate for golden moles (Mammalia, Afrotheria, Chrysochloridae). *BMC evolutionary biology*, 10: 69.
- Astíe, A. A.; Reboreda, J. C. 2005. Creamy-bellied Thrush defenses against Shiny Cowbird brood parasitism. *Condor*, 107: 788–796.
- Astíe, A. A.; Reboreda, J. C. 2006. Costs of egg punctures and parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) at Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*) nests. *Auk*, 123: 23–32.
- Astort, E. 1984. Las ñacaninaes. Fauna Argentina, 100. Centro Ed. América Latina. 32 pp.
- Astort, E. D. 1983. Observaciones sobre el comportamiento estacional de *Hydromedusa tectifera* Cope, *Phrynops hilarii* y *Platemys spixii* Dum. y Bib. en cautiverio (Testudines-Chelidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 1: 8.
- Astort, E. D. 1984. Dimorfismo sexual secundario de *Phrynops (Phrynops) hilarii* (D. y B.; 1835) y su conducta reproductora en cautiverio (Testudines-Chelidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología*, 13: 107–113.
- Astudillo, G. V.; J. C. Acosta; H. J. Villavicencio; M. A. Córdoba. 2015. Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan. *Cuadernos de Herpetología*, 29: 27–39.
- Atkinson, A.; Siegel, V.; Pakhomov, E.; Rothery, P. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432: 100–103.
- Attademo, A.; Bertona, M.; Kozykarisky, M.; Chiaraviglio, M. 2004. Uso del hábitat por *Boa constrictor occidentalis* (Serpentes: Boidae) durante la estación seca en Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 18: 33–41.
- Aún, L.; Martori, R. 1994. Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuadernos de Herpetología*, 8: 90–96.
- Aureliano, T.; Ghilardi, A. M.; Guilherme, E.; Souza-Filho, J. P.; Cavalcanti, M.; Riff, D. 2015. Morphometry, bite-force, and paleobiology of the late Miocene caiman *Purussaurus brasiliensis*. *PloS one*, 10: e0117944.
- Autino, A. G.; Barquez, R. 1994. Patrones reproductivos y alimenticios de especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical*, 1: 73–80.
- Autino, A. G.; Montero, R. 2012. Guía de Vertebrados de Bajo La Alumbreira, Catamarca, Argentina. Minera Alumbreira Limited, 224 pp.
- Autino, A. G.; Montero, R. 2014. A guide to Vertebrates of Bajo de la Alumbreira, Catamarca, Argentina. Minera Alumbreira Limited, 225 pp.
- Autumn, K.; Dittmore, A.; Santos, D.; Spenko, M.; Cutkosky, M. 2006. Frictional adhesion: a new angle on gecko attachment. *Journal of Experimental Biology*, 209: 3569–3579.
- Autumn, K.; Liang, Y. A.; Hsieh, S. T.; Zesch, W.; Chan, W. P.; Kenny, T. W.; Fearing, R.; Full, R. J. 2000. Adhesive force of a single gecko foot-hair. *Nature*, 405: 681–685.

- Autumn, K.; Niewiarowski, P. H.; Puthoff, J. B. 2014. Gecko adhesion as a model system for integrative biology, interdisciplinary science, and bioinspired engineering. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45: 445–470.
- Autumn, K.; Sitti, M.; Peattie, A.; Hansen, W.; Sponberg, S.; Liang, Y. A.; Kenny, T.; Fearing, R.; Israelachvili, J.; Full, R. J. 2002. Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 99: 12252–12256.
- Ávila, L. J.; Acosta, J. C.; Martori, R. 1992. Composición, variación anual y estacional de la dieta de *Teius suquiensis* (Sauria: Teiidae) en la provincia de Córdoba. *Cuadernos de Herpetología*, 7: 5–13.
- Ávila, L. J.; D'Hervé, F. 1999. Natural History Notes: *Leiosaurus belli*. Clutch size. *Herpetological Review*, 30: 97.
- Ávila, L. J.; D'Hervé, F. 1999. Natural History: *Leiosaurus belli*. Clutch size. *Herpetological Review*, 30: 97.
- Ávila, L. J.; G. R. Carrizo. 2003. Lista comentada y distribución geográfica de la herpetofauna de la provincia de San Luis, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 47: 93–115.
- Ávila, L. J.; J. C. Acosta; F. Murúa. 1998. Herpetofauna de la provincia de San Juan, Argentina: lista comentada y distribución geográfica. *Cuadernos de Herpetología*, 12: 11–29.
- Ávila, L. J.; M. Morando; D. R. Perez; J. W. Sites Jr. 2009. A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmannii* species group. (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa*, 2234: 39–55.
- Ávila, L. J.; Martínez L. E.; Morando, M. 2013a. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: An update. *Zootaxa*, 3616: 201–38.
- Ávila, L. J.; Martori, R. A. 1991. A unisexual species of *Teius* Merrem 1820 (Sauria Teiidae) from central Argentina. *Tropical Zoology*, 4: 193–201.
- Ávila, L. J.; Morando, M.; Sites, J. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89: 241–275.
- Ávila, L. J.; Olave, M.; Pérez, C. H. F.; Pérez, D. R.; Morando, M. 2013b. Molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus rothi* complex and a new species of lizard from Auca Mahuida Volcano (Squamata: Liolaemini). *Zootaxa*, 3608: 221–238.
- Ávila, L. J.; Perez, C. H. F.; Minoli, I.; Morando, M. 2012. A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) from the Ventania mountain range, Southeastern Pampas, Buenos Aires Province, Argentina. *Zootaxa*, 3431: 19–36.
- Ávila, L. J.; R. Montero; M. Morando; M. E. Tedesco; J. C. Acosta; L. Federico; F. Lobo; L. Vega. 2000. Categorización de las lagartijas y anfisbaenas de Argentina. Pp: 51–74. En: Lavilla, E. O.; G. Scrocchi y E. Richard (Eds), *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.
- Ávila, L.; Acosta, J. C.; Martori, R. 1992. Composición, variación anual y estacional de la dieta de *Teius suquiensis* (Sauria: Teiidae) en la provincia de Córdoba. *Cuadernos de Herpetología*, 7: 5–13.
- Ax, P. 2003. *Multicellular Animals: Order in Nature-System Made by Man (Vol. 3)*. Springer Science Business Media.
- Azpelicueta, M. D. L. M.; Cione, A. L.; Cozzuol, M. A.; Mirande, J. M. 2015. *Kooiichthys jono* n. gen. n. sp.; a primitive catfish (Teleostei, Siluriformes) from the marine Miocene of southern South America. *Journal of Paleontology*, 89: 791–801.
- Azpelicueta, M. de las M.; Almirón, A. 1999. A sturgeon (Acipenseridae) in temperate waters of the South Hemisphere, Río de la Plata, Argentina. *Biogeographica*, 75: 129–130.
- Azpelicueta, M. de las M.; Figueroa, D.; Herrera, R.; Gosztonyi, A. 2001. The macrophthalmia stage of *Geotria australis* Gray, 1851 (Petromyzontiformes: Geotriidae), in Argentina. *Neotrópica*, 47: 81–84.
- Báez, A. M.; Basso, N. G. 1996. The Earliest Known Frogs of the Jurassic of South America: Review and Cladistic Appraisal of their Relationships. En: Arratia, G. (Ed.) *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, München Geowiss. Abh. (A), 30: 131–158.
- Bager, A. 1996. Evidência de que *Phrynops hilarii* (Testudines, Chelidae) pode realizar duas oviposturas por periodo de desova. Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Herpetología; Chile.
- Baker, A. J.; Haddrath, O.; McPherson, J. D.; Cloutier, A. 2014. Genomic support for a moa-tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites. *Molecular Biology and Evolution*, 31: 1686–1696.
- Baker, A. J.; Pereira, S. L.; Paton, T. A. 2007. Phylogenetic relationships and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds. *Biology Letters*, 3: 205–209.
- Baker, C. 2005. Neural crest and cranial ectodermal placodes. In *Developmental Neurobiology*, 2005: 67–127.
- Baker, C. V.; Modrell, M. S.; Gillis, J. A. 2013. The evolution and development of vertebrate lateral line electroreceptors. *Journal of Experimental Biology*, 216: 2515–2522.
- Baker, M. L.; Wares, J. P.; Harrison, G. A.; Miller, R. D. 2004. Relationships Among the Families and Orders of Marsupials and the Major Mammalian Lineages Based on Recombination Activating Gene-1. *Journal of Mammalian Evolution*, 11: 1–16.
- Baldi, R. B.; Acebes, P.; Cuéllar, E.; Funes, M.; Hoces, D.; Puig, S.; Franklin, W. L. 2016. *Lama guanicoe*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T11186A18540211. Downloaded on 25 July 2018.
- Baldo, D.; Borteiro, C.; Brusquetti, F.; García, J. E.; Prigioni, C. 2008. Reptilia, Gekkonidae, *Hemidactylus mabouia*, *Tarentola mauritanica*: Distribution extension and anthropogenic dispersal. *Check List*, 4(4): 434–438.
- Balech, E. E. 1964. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. *Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata*, 7: 107–112.

- Balon, E. K. 2003. Coelacanthiformes: 189–196. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Barbini, S. 2006. Hábitos alimentarios y selectividad de hábitat de la guitarra chica, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), en el ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Tesis de Grado, UNMDP, 37 pp.
- Barker, D. G.; Barker, T. M. 2003. Boas (Boidae): 409–417. En: Schlager, N. (Ed.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Barker, F. K.; Barrowclough, G. F.; Groth, J. G. 2002. A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence. *Proceedings of the Royal Society of London*, 269: 295–308.
- Barker, F. K.; Cibois, A.; Schikler, P. A.; Feinstein, J.; Cracraft, J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 101 (30): 11040–11045.
- Barker, F. K.; K. J. Burns, J. Klicka, S. M. Lanyon, I. J. Lovette 2013. Going to Extremes: Contrasting Rates of Diversification in a Recent Radiation of New World Passerine Birds. *Systematic Biology*, 62: 298–320.
- Barnett, R.; Barnes, I.; Phillips, M. J.; Martin, L. D.; Harington, C. R.; Leonard, J. A.; Cooper, A. 2005. Evolution of the extinct sabretooths and the American cheetah-like cat. *Current Biology*, 15: 589–590.
- Barnosky, C. W. 1987. Response of Vegetation to Climatic Changes of Different Duration in the Late Neogene. *Trends in Ecology Evolution*, 2 (8): 247–250.
- Baron, M. G.; Norman, D. B.; Barrett, P. M. 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature*, 543: 501–506.
- Barquez, R. M. 1997. Viajes de Emilio Budin: La expedición al Chaco, 1906–1907. *Mastozoología Neotropical Publicaciones Especiales* N° 1, 82 pp.
- Barquez, R. M. 2001. Mastozoología Argentina: Escenario actual y pautas para el crecimiento de una ciencia. *Mastozoología Neotropical*, 8:167–170.
- Barquez, R. M. 2006. Orden Chiroptera. 56–86. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Barquez, R. M. 2006. Orden Chiroptera: 56–86. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza.
- Barquez, R. M.; D. A. Flores.; M. M. Díaz.; N. P. Giannini.; D. Verzi. 2002. Análisis filogenético preliminar de los octodóntidos vivos basado en caracteres morfológicos. 38. En: Libro de resúmenes de las XVII Jornadas Argentinas de Mastozoología (SAREM), Mar del Plata, Argentina.
- Barquez, R. M.; D. A. Flores.; M. M. Díaz.; N. P. Giannini.; D. Verzi. 2002. Análisis filogenético preliminar de los octodóntidos vivos basado en caracteres morfológicos. Resúmenes de las XVII Jornadas Argentinas de Mastozoología (SAREM), Mar del Plata, Argentina: 38.
- Barquez, R. M.; Díaz, M. M. 2009. Los murciélagos de Argentina. Clave de identificación (Key of the bats of Argentina). *Publicación especial Nro. 1, PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina)*, 68 pp.
- Barquez, R. M.; Díaz, M. M. 2014. Historia de la Mastozoología Argentina. Pp. 15–50, en: *Historia de la mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe* (J. Ortega Reyes, J. L. Martínez y D. G. Tirira, eds.). Editorial Murciélago Blanco y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Quito y México, D. F.
- Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza. 330 pp.
- Barquez, R. M.; Mares, M. A.; Braun, J. K. 1999. The bats of Argentina. *Special Publications, Museum of Texas Tech University*, 42: 1–275.
- Barquez, R. M.; Mares, M. A.; Ojeda, R. A. 1991. Mamíferos de Tucumán. *Oklahoma Museum of natural History, University of Oklahoma*, 282 pp.
- Barquez, R. M.; Miotti, M. D.; Idoeta, F. M.; Díaz, M. M. 2017. Two new species of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) for Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 57: 287–294.
- Barraso, D. A.; Cajade, R.; Baloriani, G.; Nenda, S. J. 2007. Introducción de *Lithobates catesbeianus* en ambientes naturales y seminaturales de la provincia de Buenos Aires: Un problema de conservación creciente en Argentina. VIII Congreso Argentino de Herpetología, Córdoba: 82.
- Barrington, E. J. W. 1937. The digestive system of *Amphioxus (Branchiostoma) lanceolatus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 228: 269–311.
- Barrio, J.; Nuñez, A.; Pacheco, L.; Regidor, H. A.; Fuentes-Allende, N. 2017. *Hippocamelus antisensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T10053A22158621. Downloaded on 16 May 2018.
- Barrionuevo, J. S. 2016. Frogs at the summits: phylogeny of the Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Anura, Telmatobiidae) based on phenotypic characters. *Cladistics*, 33: 41–68.
- Barrionuevo, J. S.; Ponsa, M. L. 2008. Decline of three species of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Tucumán province, Argentina. *Herpetologica*, 64: 47–62.
- Bastida, R.; Rodríguez, D. 2006a. Orden Cetacea. 122–144. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.

- Bastida, R.; Rodríguez, D. 2006b. Otariidae y Phocidae. 107–113. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Bastida, R.; Rodríguez, D.; Secchi, E.; Da Silva, V. 2007. Mamíferos acuáticos de Sudamérica y Antártica. Edit. Vazquez Manzini, Buenos Aires, 366 pp.
- Bateman, P. W.; Fleming, P. A. 2009. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology*, 277: 1–14.
- Bauer, A. M. 1990a. Phylogenetic systematics and biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). *Bonner Zoologische Monographien*, 30.
- Bauer, A. M. 1998. Morphology of the adhesive tail tips of Carphodactylidae geckos (Reptilia: Diplodactylidae). *Journal of Morphology*, 235: 41–58.
- Bauer, A. M. 2002. Lizards: 138–175. En: Halliday, T.; Adler, K. (Eds.). *The Encyclopedia of Amphibians and Reptiles*. Andromeda Oxford Ltd.; Abingdon UK.
- Beck, R. M. D.; Bininda-Emonds, O. R. P.; Cardillo, M.; Liu, Fu-Guo R.; Purvis, A. 2006. A higher-level MRP supertree of placental mammals. *BMC Evolutionary Biology*. 6: 93.
- Beck, R. M.; Godthelp, H.; Weisbecker, V.; Archer, M.; Hand, S. J. 2008. Australia's oldest marsupial fossils and their biogeographical implications. *PLoS one*, 3(3), e1858.
- Beebe, W. 1915. A tetrapteryx stage in the ancestry of birds. *Zoological Society*.
- Beer, A. J. 2003a. Monotremata. 227–234. En: Grzimek's Animal Life Encyclopedia (Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C.; Eds.). *Mammals I*, 2nd edition. Volumes 12, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Beer, A. J. 2003b. Notoryctemorphia. 25–29. En: Grzimek's Animal Life Encyclopedia (Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C.; Eds.). *Mammals II*, 2nd edition. Volumes 13, Farmington Hills, MI: Gale Group, 580 p.
- Beer, A. J. 2003c. Diprotodontia. 31–41. En: Grzimek's Animal Life Encyclopedia (Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C.; Eds.). *Mammals II*, 2nd edition. Volumes 13, Farmington Hills, MI: Gale Group, 580 p.
- Beer, A. J. 2003d. Paucituberculata: 267–271. En: Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. *Mammals I*, 2nd edition. Volumes 12, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Beh, J., Shi, W., Levine, M., Davidson, B.; Christiaen, L. 2007. FoxF is essential for FGF-induced migration of heart progenitor cells in the ascidian *Ciona intestinalis*. *Development* 134: 3297–3305.
- Belgacem, M. R., Escande, M. L., Escriva, H.; Bertrand, S. 2011. Amphioxus *Tbx6/16* and *Tbx20* embryonic expression patterns reveal ancestral functions in chordates. *Gene expression patterns: GEP* 11: 239–243.
- Bell, P. R.; Campione, N. E.; Persons, I. V. W. S.; Currie, P. J.; Larson, P. L.; Tanke, D. H.; Bakker, R. T. 2017. Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. *Biology Letters*, 13: 20170092.
- Belleggia, M.; Barbini, S. A.; Scenna, L. B.; Figueroa, D. E.; Díaz de Astarloa, J. M. 2008. First record of *Torpedo puelcha* (Chondrichthyes, Torpedinidae) in an Argentinean coastal lagoon. *Journal of Applied Ichthyology*, 24: 348–350.
- Belver, L. C.; Ávila, L. J. 2002. Diet composition of *Liolaemus bibronii* (Iguania: Liolaemidae) in southern Rio Negro Province, Argentina. *Herpetological Journal*, 12: 39–42.
- Bemis, W. E. 1984. Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. *Paleobiology*, 10: 293–307.
- Benito-Gutiérrez, E. 2006. A gene catalogue of the amphioxus nervous system. *International Journal of Biological Sciences*, 2: 149–160.
- Bennett, A. F.; Ruben, J. A. 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids. In Hotton III, N.; MacLean, P. D.; Roth, J. J.; et al. *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Washington: Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 207–218.
- Benson, R. B. 2018. Dinosaur Macroevolution and Macroecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49: 379–408.
- Benson, R. B. J. 2012. Interrelationships of basal synapsids: cranial and postcranial morphological partitions suggest different topologies. *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 601–624.
- Benton, M. J. 1988. The relationships of the major group of Mammals: new approaches. *Trends in Ecology Evolution*, 3: 40–45.
- Benton, M. J. 2000. *Vertebrate palaeontology*. Second Edition. Blackwell Science, Inglaterra, 452 pp.
- Benton, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria: 7–24. En: Weishampel, D. B.; Dodson, P.; Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd edition. University of California Press, Berkeley.
- Benton, M. J. 2005. *Vertebrate palaeontology*. 3ra ed. Blackwell Publishing, EEUU. xi + 455 pp.
- Benton, M. J. 2006. The origin of the Dinosaurs. En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense (Ed.) *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. 1–10. Burgos, España.
- Benton, M. J. 2015. *Vertebrate palaeontology*, 4th ed. WileyBlackwell, Chichester, UK.
- Benton, M. J.; Clark, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia: 295–338. En: M. J. Benton (Ed.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Systematics Association Special Volume 35 A. Clarendon Press, Oxford.
- Benz, G. W. 2003. Order Squaliformes: 151–159. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Berestovskij, E. G. 1994. Reproductive biology of skates of the family Rajidae in the seas of the far north. *Journal of Ichthyology* 34: 26–37.
- Berg, M. L.; Bennett, A. T. 2010. The evolution of plumage colouration in parrots: a review. *Emu*, 110: 10–20.

- Bergmann, K. G. L. C. 1847. Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien, 3: 595–708.
- Berra, T. M.; Crowley, L. E. L.; Ivantsoff, W.; Fuerst, P. A. 1996. *Galaxias maculatus*. An explanation of its biogeography. Marine and Freshwater Resources, 47: 845–849.
- Berta, A.; Churchill, M. 2012. Pinniped Taxonomy: evidence for species and subspecies. Mammal Review, 42 (3): 207–234.
- Bertelli, S. 2016. Advances on tinamou phylogeny: an assembled cladistic study of the volant palaeognathous birds. Cladistics.
- Bertelli, S.; Chiappe, L. M.; Mayr, G. 2014. Phylogenetic interrelationships of living and extinct Tinamidae, volant palaeognathous birds from the New World. Zoological Journal of the Linnean Society, 172(1), 145–184.
- Bertelli, S.; Giannini, N. P. 2005. A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. Cladistics, 21 (3): 209–239.
- Bertelli, S.; Giannini, N.; Goloboff, P. A. 2003. A Phylogeny of the Tinamous (Aves, Palaeognathiformes) based on Integumentary Characters. Systematic Biology, 51: 959–979.
- Bertelli, S.; Porzecanski, A. L. 2004. Tinamou (Tinamidae) systematics: a preliminary combined analysis of morphology and molecules. Ornithología Neotropical, 15 (Suppl.): 1–7.
- Bertiller, M. B.; Marone, L.; Baldi, R.; Ares, J. O. 2009. Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. Journal of Arid Environments, 73 (2): 212–221
- Bertona, M. 2003. Bioecología y estrategias reproductivas de *Boa constrictor occidentalis* (Serpentes: Boidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 94 pp.
- Betancur-R, R.; E. Wiley, N. Bailly, A. Acero, M. Miya, G. Lecointre, and G. Ortí. 2016. Phylogenetic Classification of Bony Fishes -Version 4.
- Betancur-R, R.; Wiley, E. O.; Arratia, G.; Acero, A.; Bailly, N.; Miya, M.; . . Ortí, G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. BMC Evolutionary Biology, 17(1), 162.
- Betancur-R, R., Broughton RE, Wiley EO, Carpenter K, López JA, Li C, Holcroft NI, Arcila D, Sanciangco M, Cureton II JC, Zhang F, Buser T, Campbell MA, Ballesteros JA, Roa-Varon A, Willis S, Borden WC, Rowley T, Reneau PC, Hough DJ, Lu G, Grande T, Arratia G, Ortí G. 2013. The Tree of Life and a New Classification of Bony Fishes. PLOS Currents Tree of Life. 2013 Apr 18 . Edition 1. doi: 10. 1371/currents.tol.53ba26640df0c8ae75bb165c8c26288.
- Bever, G. S.; Lyson, T. R.; Field, D. J.; Bhullar, B. A. S. 2015. Evolutionary origin of the turtle skull. Nature, 525(7568), 239–242.
- Bewick, A. J.; Chain, F. J.; Heled, J.; & Evans, B. J. (2012). The pipid root. Systematic biology, 61:913-926.
- Bezzi, S. I.; Dato, C. V. 1995. Conocimiento biológico pesquero del recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) y su pesquería en la República Argentina. INIDEP, Documento Científico 4: 1–52.
- Bickford, D.; D. Isakandar A. Barlian, 2008. A lungless frog discovered on Borneo. Current Biology 18: R374–R375
- Bidau, C. 2015. Family Ctenomyidae. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) Mammals of South America, Volume 2. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Bijal, T. 2004. Chimps Shown Using Not Just a Tool but a "Tool Kit". Consultado el 14 de febrero de 2018.
- Bininda-Emonds, O. R. P.; Gittleman, J. L.; Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 74: 143–175.
- BirdLife International. 2016. *Anodorhynchus glaucus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22685527A93078084. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22685527A93078084.en>. Downloaded on 30 August 2018.
- BirdLife International. 2016. *Opisthocomus hoazin*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22684428A93028795. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22684428A93028795>. Downloaded on 08 May 2017.
- BirdLife International. 2016. *Pipile grayi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22727333A94946850. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22727333A94946850.en>. Downloaded on 30 August 2018.
- BirdLife International. 2016. *Steatornis caripensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22689633A93240317. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22689633A93240317>. Downloaded on 04 May 2017.
- Biuw, L. W.; Hulting, G. 1971. Fine-grained secretory cells in the intestine of the lancelet, *Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum*, studied by light microscopy. Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie, 120: 546–554.
- Black, R. 2009. Whale watching 'worth billions. BBC News. Consultado el 26 de mayo de 2018.
- Blackburn, D. C.; and D. B. Wake. 2011. Class Amphibia Gray, 1825. Zhang, Z. -q. (Ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa, 3148: 39–55.
- Blackburn, D. G. 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. Journal of Morphology, 276:961–990.
- Blackburn, D. G.; Vitt, L. J. 2002. Specializations of the chorioallantoic placenta in the brazilian scincid lizard, *Mabuya heathi*: a new placental morphotype for Reptiles. Journal of Morphology, 254: 121–131.

- Black-Decima, P.A.; Corti, P.; Díaz, N.; Fernandez, R.; Geist, V.; Gill, R.; Gizejewski, Z.; Jiménez, J.; Pastore, H.; Saucedo, C.; Wittmer, H. 2016. *Hippocamelus bisulcus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T10054A22158895. Downloaded on 16 May 2018.
- Blanco G. M.; J. C. Acosta; S. Castro; J. H. Villavicencio; R. A. Martori. 2015. Reproducción y actividad en un ensamble de saurios de un sector altamente degradado del Monte de San Juan. En: Carretero E. M. y Dalmaso A. D. (Eds.) Restauración ecológica en la diagonal árida de la Argentina. Iadiza, Mendoza.
- Blanco, G. M.; H. J. Villavicencio; J. C. Acosta. 2009. Field body temperature, diet, and reproduction of *Homonota andicola* (Gekkonidae) in Catamarca, Argentina. *Herpetological Review*, 40: 156–158.
- Blanco, G.; Acosta J. C. 2003. Natural History Notes: *Leiosaurus catamarcensis* (NCN). Clutch size. *Herpetological Review*, 34: 145.
- Blanga-Kanfi, S.; Miranda, H.; Penn, O.; Pupko, T.; DeBry, R. W.; Huchon, D. 2009. Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 71.
- Bleiweiss, R. 2002. Patagial complex evolution in hummingbirds and swifts (Apodiformes): A molecular phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77: 211–219.
- Blendinger, P. G. 1999. Facilitation of sap-feeding birds by the White-fronted Woodpecker in the Monte desert, Argentina. *Condor*, 101: 402–407.
- Blendinger, P. G. 2001. Ecología trófica de aves de zonas áridas del Monte. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- Blendinger, P. G. 2005. Foraging behaviour of birds in an arid sand-dune scrubland in Argentina. *Emu*, 105: 67–79.
- Blendinger, P. G.; Ojeda, R. A. 2001. Seed supply as a limiting factor for granivorous bird assemblages in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, 26: 413–422.
- Blengini, C.; Naretto, S.; Cardozo, G.; Giojalas, L.; Chiaraviglio, M. 2014. Variability in sperm form and function in the context of sperm competition risk in two *Tupinambis* lizards. *Ecology and Evolution*, 4: 4080–4092.
- Blengini, C.; Naretto, S.; Cardozo, G.; Giojalas, L.; Chiaraviglio, M. 2016. Relationship between pre- and post-copulatory traits in *Salvator rufescens* (Squamata: Teiidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 119: 932–942.
- Blengini, C.; Naretto, S.; Cardozo, G.; Giojalas, L.; Chiaraviglio, M. 2017. Comparative sperm ultrastructure of two tegu lizards (genus *Salvator*) and its relation to sperm competition. *Zoologischer Anzeiger*, 267: 63–68.
- Bloch, J. I.; Boyer, D. M. 2002. Grasping Primate origins. *Science*, 298: 1606–1610.
- Blotto, B. L.; J. J. Nuñez, C. A. Úbeda, W. C. Wheeler, and J. Faivovich. 2012. Phylogenetic relationships of a Patagonian frog radiation, the *Alsodes + Eupsophus* clade (Anura: Alsodidae), with comments on the supposed paraphyly of *Eupsophus*. *Cladistics* 29: 113–131.
- Blotto, B. L.; Pereyra, M. O.; Faivovich, J.; Dias, P. H. D. S.; Grant, T. 2017. Concentrated evolutionary novelties in the foot musculature of Odontophrynidae (Anura: Neobatrachia), with comments on adaptations for burrowing. *Zootaxa*, 4258: 425–442.
- Bocxlaer, I. V.; Roelants, K.; Biju, S.; Nagaraju, J.; Bossuyt, F. 2006. Late Cretaceous Vicariance in Gondwanan Amphibians. *PloS one*, 1: e74.
- Böhm, M.; Collen, B.; Baillie, J. E. M.; Bowles, P.; Chanson, J.; Cox, N.; Hammerson, G.; Hoffmann, M.; Livingstone, S. R.; Ram, M.; Rhodin, A. G. J.; Stuart, S. N.; van Dijk, P. P.; Young, B.; Afiang, L. E.; Aghasyan, A.; Aguayo, A. G.; Aguilar, C.; Ajtic, R.; Akarsu, F.; Alencar, L. R. V.; Allison, A.; Ananjeva, N.; anderson, S.; andren, C.; Ariano-Sanchez, D.; Arredondo, J. C.; Auliya, M.; Austin, C. C.; Avci, A.; Baker, P. J.; Barreto-Lima, A. F.; Barrio-Amoros, C. L.; Basu, D.; Bates, M. F.; Batistella, A.; Bauer, A.; Bennett, D.; Böhme, W.; Broadley, D.; Brown, R.; Burgess, J.; Captain, A.; Carreira, S.; Castaneda, M. R.; Castro, F.; Catenazzi, A.; Cedeno-Vazquez, J. R.; Chapple, D.; Cheylan, M.; Cisneros-Heredia, D. F.; Cogalniceanu, D.; Cogger, H.; Corti, C.; Costa, G. C.; Couper, P. J.; Courtney, T.; Crnobrnja-Isailovic, J.; Crochet, P. -A.; Crother, B.; Cruz, F.; Daltry, J.; Daniels, R. J. R.; Das, I.; de Silva, A.; Diesmos, A. C.; Dirksen, L.; Doan, T. M.; Dodd, K.; Doody, J. S.; Dorcas, M. E.; Duarte de Barros Filho, J.; Egan, V. T.; El Mouden, E. H.; Embert, D.; Espinoza, R. E.; Fallabrino, A.; Feng, X.; Feng, Z. -J.; Fitzgerald, L.; Flores-Villela, O.; Franca, F. G. R.; Frost, D.; Gadsden, H.; Gamble, T.; Ganesh, S. R.; Garcia, M. A.; Garcia-Perez, J. E.; Gatus, J.; Gaulke, M.; Geniez, P.; Georges, A.; Gerlach, J.; Goldberg, S.; Gonzalez, J. -C. T.; Gower, D. J.; Grant, T.; Greenbaum, E.; Grieco, C.; Guo, P.; Hamilton, A. M.; Hare, K.; Hedges, S. B.; Heideman, N.; Hilton-Taylor, C.; Hitchmough, R.; Hollingsworth, B.; Hutchinson, M.; Ineich, I.; Iverson, J.; Jaksic, F. M.; Jenkins, R.; Joger, U.; Jose, R.; Kaska, Y.; Kaya, U.; Keogh, J. S.; Köhler, G.; Kuchling, G.; Kumlutas, Y.; Kwet, A.; La Marca, E.; Lamar, W.; Lane, A.; Lardner, B.; Latta, C.; Latta, G.; Lau, M.; Lavin, P.; Lawson, D.; LeBreton, M.; Lehr, E.; Limpus, D.; Lipczynski, N.; Lobo, A. S.; Lopez-Luna, M. A.; Luiselli, L.; Lukoschek, V.; Lundberg, M.; Lymberakis, P.; Macey, R.; Magnusson, W. E.; Mahler, D. L.; Malhotra, A.; Mariaux, J.; Maritz, B.; Marques, O. A. V.; Marquez, R.; Martins, M.; Matternson, G.; Mateo, J. A.; Mathew, R.; Mathews, N.; Mayer, G.; McCranie, J. R.; Measey, G. J.; Mendoza-Quijano, F.; Mene-gon, M.; Metrailler, S.; Milton, D. A.; Montgomery, C.; Morato, S. A. A.; Mott, T.; Munoz-Alonso, A.; Murphy, J.; Nguyen, T. Q.; Nilson, G.; Nogueira, C.; Núñez, H.; Orlov, N.; Ota, H.; Ottenwalder, J.; Papenfuss, T.; Pasachnik, S.; Passos, P.; Pauwels, O. S. G.; Pérez-Buitrago, N.; Pérez-Mellado, V.; Pianka, E. R.; Pleguezuelos, J.; Pollock, C.; Ponce-Campos, P.; Powell, R.; Pupin, F.; Quintero Díaz, G. E.; Radder, R.; Ramer, J.; A. R.; Rasmussen, A. R.; Raxworthy, C.; Reynolds, R.; Richman, N.; Rico, E. L.; Riservato, E.; Rivas, G.; Rocha, P. L. B.; Rödel, M. -O.; Rodríguez Schettino, L.; Roosenburg, Ross, J. P.; W. M.; Sadek, R.; Sanders, K.; Santos-Barrera, G.; Schleich, H. H.; Schmidt, B. R.; Schmitz, A.; Sharifi, M.; Shea, G.; Shi, H.; Shine, R.; Sindaco, R.; Slimani, T.; Somaweera, R.; Spawls, S.; Stafford, P.; Stuebing, R.; Sweet, S.; Sy, E.; Temple, H.; Tognelli, M. F.; Tolley, K.; Tolson, P. J.; Tuniyev, B.; Tuniyev, S.; Üzümlü, N.; van Buurt, G.; Van Sluys, M.; Velasco, A.; Vences, M.; Veselý, M.; Vinke, S.; Vinke, T.; Vogel, G.; Vogrin, M.; Vogt, R. C.; Wearn, O. R.; Werner, Y. L.;



- Whiting, M. J.; Wiewandt, T.; Wilkinson, J.; Wilson, B.; Wren, S.; Zamin, T.; Zhou, K.; Zug, G. 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157: 372–385.
- Boisserie, J. R.; Lihoreau, F.; Brunet, M. 2005a. The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 1537–1541.
- Boisserie, J. R.; Lihoreau, F.; Brunet, M. 2005b. Origins of Hippopotamidae (Mammalia, Cetartiodactyla): towards resolution. *Zoologica Scripta*, 34: 119–143.
- Bolt, J. R. 1991. Lissamphibians origins: 194–222. En: Schultze, H. P.; Trueb, L. (Eds.) *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and Consensus*. Comstock Publ. Assoc.
- Boltovskoy, D. (Ed.) 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental, y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial INIDEP, Mar del Plata, Argentina, xxix + 936 pp.
- Bonaparte, C. L. 1838. *Selachorum tabula analytica*. *Nuov. Ann. Sci. Nat. Bologna Ser. 1* 2: 195–214.
- Bond, M.; Tejedor, M. F.; Campbell, K. E.; Chornogubsky, L.; Novo, N.; Goin, F. 2015. Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature* 520: 538–541.
- Bonetto, A. 1994. Austral rivers of South America: 425–472. En: R. Margalef (Ed.) *Limnology Now: A Paradigm of Planetary Problems*.
- Bonino, M. F.; Moreno Azócar, D. L.; Schulte II, J. A.; Abdala, C. S.; Cruz, F. B. 2015b. Thermal sensitivity of cold climate lizards and the importance of distributional ranges. *Zoology*, 118: 281–290.
- Bonino, M. F.; Moreno Azócar, D. L.; Schulte II, J. A.; Cruz, F. B. 2015a. Climate change and lizards: changing geographic range in Patagonia. *Regional Environmental Change*, 15: 1121–1132.
- Bonino, M. F.; Moreno Azócar, D.L.; Tulli, M.J.; C. S. Abdala; M. G. Perotti; F. B. Cruz. 2011. Running in cold weather: morphology, thermal biology and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 315: 495–503.
- Bonino, N. 2009. Liebres y conejos como plagas de plantaciones forestales: 2-12. En: Villacide, J. M.; Corley, J. C. (Eds.) *Serie técnica: Manejo Integrado de Plagas Forestales, Cuadernillo n° 7*, INTA EEA Bariloche.
- Boos, A. D. S.; Kammerer, C. F.; Schultz, C. L.; Paes Neto, V. D. 2015. A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 63: 375–384.
- Boretto, J. M.; F. Cabezas; E. L. Kubisch; B. Sinervo; N. Ibarguengoytía. 2014b. Changes in female reproduction and body condition in an endemic lizard, *Phymaturus spectabilis*, following the Puyehue volcanic ashfall event. *Herpetological Conservation and Biology*, 9: 181–191.
- Boretto, J. M.; F. Cabezas; F. Tappari; F. Méndez de la Cruz; B. Sinervo. 2014a. Reproductive biology of *Phymaturus spectabilis* (Liolaemidae): females skip reproduction in cold and harsh environments of Patagonia, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology*, 9: 170–180.
- Boretto, J. M.; F. Cabezas-Cartes; N. R. Ibarguengoytía. 2015. Energy allocation to growth and reproduction in a viviparous lizard endemic to the highlands of the andes, Argentina. *Journal of Zoology*, 297: 77–86.
- Boretto, J. M.; F. Cabezas-Cartes; N. R. Ibarguengoytía. 2018. Slow life histories in lizards living in the highlands of the andes Mountains. *Journal of Comparative Physiology B*, 188: 491–503.
- Boretto, J. M.; G. A. Jahn; M. W. Fornés; V. E. Cussac; N. R. Ibarguengoytía. 2012. How males synchronize their reproductive cycles with females to cope with seasonal climate: An endocrinal and ultrastructural study of *Phymaturus zapalensis* lizard. *The Herpetological Journal*, 22: 33–42.
- Boretto, J. M.; Ibarguengoytía N. R. 2006. Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 27: 25–36.
- Boretto, J. M.; Ibarguengoytía, N. R. 2009. *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. *Journal of Herpetology*, 43: 96–104.
- Boretto, J. M.; Ibarguengoytía, N. R.; Jahn, Acosta; Vincenti; Fornés. 2010. Asynchronic steroid activity of Leydig and Sertoli cells related to spermatogenic and testosterone cycle in *Phymaturus antofagastensis*. *General and Comparative Endocrinology*, 166: 556–564.
- Boretto, J. M.; M.W. Fornés; G.A. Jahn; J.C. Acosta; N. R. Ibarguengoytía. 2014c. Testosterone Cycle and Regulation of Reproductive Events in the Lizard *Phymaturus punae* (Liolaemidae) from the Highlands of the andes, Argentina. *Journal of Herpetology*, 48: 172–180.
- Boretto, J. M.; N. R. Ibarguengoytía, J. C. Acosta, G. M. Blanco, J. Villavicencio, J. A.; Marinero. 2007. Reproductive biology and sexual dimorphism of a highaltitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 28: 427–432.
- Botha, J.; Abdala, F.; Smith, R. M. H. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 477–492.
- Botha-Brink J.; Modesto, S. P. 2007. A mixed-age classed 'pelycosaur' aggregation from South Africa: earliest evidence of parental care in amniotes? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274: 2829–2834.
- Bothe, I.; Dietrich, S. 2006. The molecular setup of the avian head mesoderm and its implication for craniofacial myogenesis. *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists* 235: 2845–2860.

- Boukhatmi, H. et al. 2012. Tup/Islet1 integrates time and position to specify muscle identity in *Drosophila*. *Development* 139: 3572-3582.
- Boukhatmi, H. et al. 2014. An Org-1-Tup transcriptional cascade reveals different types of alary muscles connecting internal organs in *Drosophila*. *Development* 141: 3761-3771.
- Boulenger, G. A. 1885. Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History) London.
- Bour, R.; Pauler, I. 1987. Identité de *Phrynops vanderhaegei* Bour, 1973, et des espèces affines (Reptilia-Chelonii-Chelidae). *Mesogee*, 47: 3-23.
- Bour, R.; Zaher, H. 2005. A new species of *Mesoclemmys*, from the open formations of northeastern Brazil (Chelonii, Chelidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 295-311.
- Bourlat, S. J.; Juliusdottir, T.; Lowe, C. J.; Freeman, R.; Aronowicz, J.; Kirschner, M.; et al.; 2006. Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, 444: 85-88.
- Bourlat, S. J.; Nielsen, C.; Lockyer, A. E.; Littlewood, D. T. J.; Telford, M. J. 2003. *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs. *Nature*, 424: 925-928.
- Bradley, B. J. 2008. Reconstructing phylogenies and phenotypes: a molecular view of human evolution. *Journal of Anatomy*, 212: 337-353.
- Brainerd, E. L.; Owerkowitz, T. 2006. Functional morphology and evolution of aspiration breathing in tetrapods. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, 154: 73-78.
- Brandán Fernández, Z. J.; Marigliano, N. L.; Navarro, C. I. 2016. Nuevos registros de cóndor andino (*Vultur gryphus*) en Sierras de Burruyacu, Tucumán. *Nótulas Faunísticas (segunda serie)*, 201: 1-4.
- Brandán, Z. J.; Navarro, C. I. 2009. Lista actualizada de las aves de la provincia de Tucumán. *Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina*. 62 pp.
- Brandt, J. F. 1855. Beiträge zur nähern Kenntniss der Säugethiere Russlands. *Mémoires Académie Impériale St. Petersburg*, 6: 1-375.
- Brazeau, M. D. 2009. The braincase and jaws of a Devonian "acanthodian" and modern gnathostome origins. *Nature*, 457: 305-308.
- Brazeau, M. D.; Ahlberg, P. E. 2006. Tetrapod-like middle ear architecture in a Devonian fish. *Nature*, 439: 318-321.
- Brazeau, M. D.; M. Friedman. 2015. The origin and early phylogenetic history of jawed vertebrates. *Nature*, 520: 490-497.
- Breitman, M. F.; Bonino, M.; Sites, J. W., Jr.; Ávila, L. J.; Morando, M. 2015a. Morphology, niche modeling and phylogeography of four species of lizards of the *Liolaemus lineomaculatus* section species (Liolaemini) from southern Patagonia. *Herpetological Monographs*, 29: 65-88.
- Breitman, M. F.; L. J. Ávila; J. W. Sites, Jr.; M. Morando. 2011. Lizards from the end of the world: Phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59: 364-376.
- Breitman, M. F.; M. Morando; L. J. Ávila. 2013. Past and present taxonomy of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Liolaemidae): Is the morphological arrangement hypothesis valid? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 612-668.
- Breitman, M. F.; Martínez Neyro, R. J.; Ávila, L. J.; Sites, J. W., Jr.; Morando, M. 2015b. Phylogeography and morphological variation of the northernmost distributed species of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Liolaemini) from Patagonia. *Amphibia-Reptilia*, 36: 373-387.
- Breitman, M. F.; Minoli, I.; Ávila, L. J.; Medina, C. D.; Sites, J. W., Jr.; Morando, M. 2014. Lagartijas de la provincia de Santa Cruz, Argentina: distribución geográfica, diversidad genética y estado de conservación. *Cuadernos De Herpetología*, 28: 83-110.
- Bridge, E. S.; Jones, A. W.; Baker, A. J. 2005. A phylogenetic framework for the terns (Sternini) inferred from mtDNA sequences: implications for taxonomy and plumage evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35: 459-469.
- Briggs, D. E. G.; Clarkson, E. N. K.; Aldridge, R. J. 1983. The conodont animal. *Lethaia*, 16: 1-14.
- Briggs, J. C. 1974. *Marine Zoogeography*. Mc-Graw Hill series on population biology, i-xii, 1-475.
- Briggs, J. C.; Bowen, B. W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distribution. *Journal of Biogeography*, 39: 12-30.
- Brinkman, D. B.; Holroyd, P. A.; Gardner, J. D. (Eds.). 2012. *Morphology and evolution of turtles*. Springer Science Business Media.
- Brito, P. M.; P. P. Deynat. 2004. Freshwater stingrays from the Miocene of South America with comments on the rise of potamotrygonids (Batoidea, Myliobatiformes). En: G. Arratia, M. V. H. Wilson, and R. Cloutier (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*, pp. 575-582. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Britten, R. J. 2002. Divergence between Samples of Chimpanzee and Human DNA Sequences is 5%, Counting Intels. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 13633-13635.
- Britton, A. R. C. 2003. Crocodylians (Crocodyles, alligators, caimans, and gharials): 157-165. En: Schlager, N. (Ed.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Brochu, C. A. 1997. Morphology, fossils, divergence timing and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Biology*, 46: 471-522.
- Brochu, C. A. 2001. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology* 75: 1185-1201.
- Bronner, G. N.; Jenkins, P. D. 2002. Order Afrosoricida: 71-77. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) *Mammal species of the world*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

- Bronner, M. E.; Le Douarin, N. M. 2012. Development and evolution of the neural crest: an overview. *Developmental Biology*, 366: 2–9.
- Broom, R. 1903. On an almost perfect skull of a new primitive theriodont (*Lycosuchus vanderrieti*). *Transactions of the South African Philosophical Society*, 14: 1, 197–205.
- Brown, J. H.; Gibson, A. C. 1983. *Biogeography*. C. V. Mosby, St. Louis, USA, 644 pp.
- Brunet, M.; Guy, F.; Pilbeam, D.; Mackaye, H. T.; Likius, A.; Ahounta, D.; ... De Bonis, L. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418: 145–151.
- Brunner, S. 2003. Fur seals and sea lions (Otariidae): identification of species and taxonomic review. *Systematics and Biodiversity*, 1: 339–349.
- Brusatte, S. L. 2017. Evolution: Uprooting the Dinosaur Family Tree. *Current Biology*, 27(10): R390–R392.
- Brusca, R. C.; Brusca, G. J. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Massachusetts. XVIII + 922 pp.
- Bryan, D. C.; Kirwan, G. M. 2017. Limpkin (*Aramus guarana*). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Buckup, P. A. 1998. Relationships of the Characidiinae and the phylogeny of Characiform Fishes (Teleostei, Ostariophysi): 123–144. En: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Lucena, C. A. C.; Lucena, Z. M. (Eds.) *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre.
- Burgers, P.; Chiappe, L. M. 2001. The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. *Nature*, 399: 60–62.
- Burkart, R.; Bárbaro, N. O.; Sánchez, R. O.; Gómez, D. A. 1999. *Eco-Regiones de la Argentina*. Programa Desarrollo Institucional Ambiental, Administración de Parques Nacionales: 1–42.
- Burleigh, J. G.; Kimball, R. T.; Braun, E. L. 2015. Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 84, 53–63.
- Burrett, C.; Duhig, N.; Berry, R.; Varne, R. 1991. Asian and South-western Pacific Continental Terranes Derived from Gondwana, and their Biogeographic Significance. *Australian Systematic Botany*, 4: 13–24.
- Burridge, C. P.; McDowall, R. M.; Craw, D.; Wilson, M. V.; Waters, J. M. 2012. Marine dispersal as a pre-requisite for Gondwanan vicariance among elements of the galaxiid fish fauna. *Journal of Biogeography*, 39: 306–321.
- Buskirk, J. R. 1989. Field observations on *Phrynops williamsi* and other uruguayan chelonians. *The Vivarium*, 1: 8–11.
- Butí, C. 1995. Ictiofauna del embalse Celestino Gelsi (El Cadillal), Tucumán, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 43, Tucumán.
- Butí, C.; Miquelarena, A. 1995. Ictiofauna del Río Salí, Departamento Trancas, Tucumán, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 43, Tucumán.
- Butler, A. B. 2006. The serial transformation hypothesis of vertebrate origins: comment on "The new head hypothesis revisited". *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 306: 419–424.
- Cabezas-Cartes, F.; E. Kubisch; N. R. Ibargüengoytía. 2014. Consequences of volcanic ash deposition on the locomotor performance of the *Phymaturus spectabilis* lizard from Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Zoology Part A Ecological Genetics and Physiology*, 321: 164–172.
- Cabezas-Cartes, F.; J. Boretto; J. C. Acosta; G. Blanco; A. Laspiur; N. Ibargüengoytía. 2010. Reproductive Biology of *Phymaturus cf. palluma* an Endangered Species from Highlands of the andes, San Juan, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology*, 5: 430–440.
- Cabezas-Cartes, F.; J. M. Boretto; M. Halloy; J. D. Krenz; N. R. Ibargüengoytía. 2017. Maternal behavior in response to predation threats in a vulnerable lizard from Patagonia, Argentina. *Journal of Zoology*, 304: 175–181.
- Cabezas-Cartes, F.; J. M. Boretto; N. R. Ibargüengoytía. 2015. Age, growth and life-history parameters of an endemic vulnerable lizard from Patagonia, Argentina. *Herpetological Journal*, 25: 215–224.
- Cabot, J. 2017. Tinamous (Tinamidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/52189> on 4 May 2017).
- Cabrera Á.; Yepes, J. 1940. *Mamíferos Sud Americanos (vida, costumbres y descripción)*. Historia natural. 1a edición. Ediar Ediciones. Buenos Aires.
- Cabrera, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas*, 4:1–308.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas*, 4:309–732.
- Cabrera, A. L.; Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Monografía 13 (2da edición), 122 pp.
- Cabrera, M. P.; G. Scrocchi; F. B. Cruz. 2013. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (Sauria: Liolaemidae): Morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger*, 252: 299–306.
- Cabrera, M. R. 1995. Comparative composition of turtle species in four natural regions of the Chacoan Domain, South America. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 23: 41–52.
- Cabrera, M. R. 1998. *Las Tortugas Continentales de Sudamérica Austral*. Edición Independiente, Córdoba. 119 pp.
- Cabrera, M. R. 2015. *Reptiles del Centro de la Argentina*. Editorial de la UNC, Córdoba, 298 pp.
- Cabrera, M. R.; Böhm, S. 2015. The identity of a controversial Neotropical turtle hatchling (Reptilia: Testudines: Chelidae). *Herpetological Review*, 46: 510–512.

- Cabrera, M. R.; Colantonio, S. E. 1997. Taxonomic revision of the South American subspecies of the turtle *Kinosternon scorioides*. *Journal of Herpetology*, 31: 507–513.
- Cabrera, M. R.; Peñaranda Barrios, E. M.; Castro, J. M.; Cortez, E.; Maldonado, Y. 2016 ("2015"). Anuros y Reptiles. Pp. 48–75, En: Guía ilustrada Fauna Silvestre. Áreas de Operación San Alberto, San Antonio e Itaú, Gran Chaco-Tarija. Peñaranda Barrios, E. M.; Castro Claros, J. M. (Eds.). Petrobras Bolivia-GeoAmbiente Ltda.; Santa Cruz de la Sierra.
- Cacciali, P. I. E. R.; Scott, N. J. 2015. Key to the Ophiodes (Squamata: Sauria: Diploglossidae) of Paraguay with the description of a new species. *Zootaxa*, 3980: 042–050.
- Cacciali, P.; F. Bauer. 2011. *Pantodactylus schreibersii*, habitat and diert. *Herpetological Review*, 34: 370.
- Cacciali, P.; Morando, M.; Kohler, G.; Ávila, L.J. 2016. On the distribution of the genus *Teius* Merrem, 1820 (Reptilia: Squamata: Teiidae). *Zootaxa*, 4136: 491–514.
- Cacciali, P.; Morando, M.; Medina, C. D.; Köhler, G.; Motte, M.; Avila, L. J. 2017. Taxonomic analysis of Paraguayan samples of *Homonota fasciata* Duméril & Bibron (1836) with the revalidation of *Homonota horrida* Burmeister (1861) (Reptilia: Squamata: Phyllodactylidae) and the description of a new species. *PeerJ*, 5:e3523.
- Cacciali, P.; Scott, N. J.; Aquino Ortiz, A. L.; Fitzgerald, L. A.; Smith, P. 2016. The Reptiles of Paraguay: Literature, Distribution, and an Annotated Taxonomic Checklist. *Special Publication of the Museum of Southwestern Biology*, 11: 1–373.
- Cai, C. L. et al. 2003. Isl1 identifies a cardiac progenitor population that proliferates prior to differentiation and contributes a majority of cells to the heart. *Developmental Cell* 5:877–889.
- Cajade, R.; Etchepare, E. G.; Falcione, C.; Barrasso, D. A.; Álvarez, B. B. 2013. A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros, Corrientes Province, Argentina. *Zootaxa*, 3709: 162–176.
- Caldwell, M. W. 1999. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125: 115–147.
- Caldwell, M. W.; Lee, M. S. Y. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature*, 386: 705–709.
- Camargo, A.; L. J. Ávila; M. Morando; J. W. Sites, Jr. 2012b. Accuracy and precision of species trees: effects of locus, individual, and basepair sampling on inference of species trees in lizards of the *Liolaemus darwini* group (Squamata, Liolaemidae). *Systematic Biology*, 61: 272–288.
- Camargo, A.; Morando, M.; Ávila, L. J.; J. W. Sites, Jr. 2012a. Species delimitation with abc and other coalescent-based methods: a test of accuracy with simulations and an empirical example with lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae). *Evolution*, 66: 2834–2849.
- Cambra-Moo, O.; Delgado Buscalioni, Á. D.; Cubo, J.; Castanet, J.; Loth, M. M.; de Margerie, E.; de Ricqlès, A. 2006. Histological observations of Enantiornithine bone (Saurischia, Aves) from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 5: 685–691.
- Cameron, C. B. 2002. Particle Retention and Flow in the Pharynx of the Enteropneust Worm *Harrimania planktophilus*: The Filter-Feeding Pharynx May Have Evolved before the Chordates. *The Biological Bulletin*, 202: 192–200.
- Cameron, C. B. 2005. Review: A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 196–215.
- Cameron, C. B.; Garey, J. R.; Swalla, B. J. 2000. Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 97: 4469–4474.
- Camp, A. L.; Konow, N.; Sanford, C. P. 2009. Functional morphology and biomechanics of the tongue-bite apparatus in salmonid and osteoglossomorph fishes. *Journal of Anatomy*, 214: 717–728.
- Campanella, D.; Hughes, L. C.; Unmack, P. J.; Bloom, D. D.; Piller, K. R.; Ortí, G. 2015. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Molecular phylogenetics and evolution*, 86: 8–23.
- Cañestro, C.; Bassham, S.; Postlethwait, J. 2005. Development of the central nervous system in the larvacean *Oikopleura dioica* and the evolution of the chordate brain. *Developmental Biology*, 285: 298–315.
- Canevari, M.; Canevari, P.; Carrizo, G.; Harris, G.; Mata, J.; Straneck, R. 1991. Nueva guía de las aves argentinas. Fundación Acindar. 2 Tomos.
- Cann, R. L. 2001. Genetic clues to dispersal in Human populations: retracing the past from the present. *Science*, 291: 1742–1748.
- Cannatella, D.; Ford, L.; Bockstanz, L. 2008. Neobatrachia. "Higher" Frogs. Version 11 January 2008. <http://tolweb.org/Neobatrachia/16987/2008.01.11> En The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>.
- Cánovas, M. G.; J. C. Acosta; H. J. Villavicencio; A. J. Marinero. 2006. *Liolaemus olongasta*. Body Temperature. *Herpetological Review*, 37: 87–88.
- Cao, Y.; Sorenson, M. D.; Kumazawa, Y.; Mindell, D. P.; Hasegawa, M. 2000. Phylogenetic position of turtles among amniotes: evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Gene*, 259: 139–148.
- Capitanio, F.; Pájaro, M.; Esnal, G. 1997. Appendicularians (Chordata, Tunicata) in the diet of anchovy (*Engraulis anchoita*) in the Argentine Sea. *Sci. Mar.*; v. 61, n. 1, p. 9–15.
- Cappellari, L. H.; Balestrin, R.L.; De Lema, T.; Rocha, C. F. D. 2011. Reproductive biology of *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) in Southern Brazil (Dom Feliciano, Rio Grande do Sul). *North-Western Journal of Zoology*, 7: 270–276.
- Cappellari, L.H.; De Lema, T.; Prates Jr., P.; Da Rocha, C. F. D. 2007. Diet of *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) in southern Brazil (Dom Feliciano, Rio Grande do Sul). *Iheringia-Serie Zoologia*, 97: 31–35.

- Caprette, C. L.; Lee, M. S. Y.; Shine, R.; Mokany, A.; Downhower, J. F. 2004. The origin of snakes (Serpentes) as seen through eye anatomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 469–482.
- Carballido, J. L.; Pol, D.; Otero, A.; Cerda, I. A.; Salgado, L.; Garrido, A. C.; Ramezani, J.; Cúneo, N. R.; Krause, J. M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proc. R. Soc. B* 284: 20171219.
- Carboneras, C. 2017. Screamers (Anhimidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Cardillo, M.; Bininda-Emonds, O. R. P.; Boakes, E.; Purvis, A. 2004. A species-level phylogenetic super-tree of marsupials. *Journal of Zoology*, London, 264: 11–31.
- Cardozo, G.; Chiaraviglio, M. 2008. Landscape changes influence the reproductive behaviour of a key 'capital breeder' snake (*Boa constrictor occidentalis*) in the Gran Chaco region, Argentina. *Biological Conservation* 141: 3050–3058.
- Cardozo, G.; Chiaraviglio, M. 2011. Phenotypic plasticity of life history traits in relation to reproductive strategies in *Boa constrictor occidentalis*. *Evolutionary Ecology* 25: 1163–1177.
- Cardozo, G.; Naretto, S.; Blengini, C.; Chiaraviglio, M. 2015. Phenotypic diversity in female body shape is related to reproductive potential in *Tupinambis meriana* lizards. *Annales Zoologici Fennici*, 52: 129–144.
- Cardozo, G.; Rivera, P. C.; Lanfri, M.; Scavuzzo, M.; Gardenal, C. N.; Chiaraviglio, M. 2007. Effects of habitat loss on populations of the Argentine Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*): 300–310. En: Henderson, R. W. Powell, R. (eds.) *Biology of Boas and Pythons*. Eagle Mountain Publishing, Utah.
- Carleton, M. D.; Musser, G. G. 2005. Orden Rodentia. 745–1600. En: *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Third Edition. (Wilson, D. E.; Reeder, D. M.; Eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 pp.
- Carleton, M. D.; Musser, G. G. 2005. Orden Rodentia: 745–1600. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Third Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Carothers, J. H.; Fox, S. F.; Marquet, P. A.; Jaksic, F. M. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 297–309.
- Carr, R. K.; Z. Johanson, A. Ritchie. 2009. The phyllolepid placoderm *Cowralepis mclachlani*: Insights into the evolution of the feeding mechanism in jawed vertebrates. *Journal of Morphology*, 270: 775–804.
- Carranza, S.; Arnold, E. N. 2003. Investigating the origin of transoceanic distributions: mtDNA shows *Mabuya* lizards (Reptilia, Scincidae) crossed the Atlantic twice. *Systematics and Biodiversity*, 1: 275–282.
- Carrasco, P. A.; Mattoni, C. I.; Leynaud, G. C.; Scrocchi, G. J. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 41: 109–124.
- Carreira Vidal, S. 2002. Alimentación de los ofidios de Uruguay. *Monografías de Herpetología, Asociación Herpetológica Española*, 6: 127 pp.
- Carreira, S.; Maneyro, R. 2013. *Guía de Reptiles del Uruguay*. Ediciones de la Fuga, Montevideo. 287 pp.
- Carreira, S.; Meneghel, M.; Achaval, F. 2005. *Reptiles del Uruguay*. D. I. R. A. C. Ediciones, Facultad de Ciencias, Montevideo. 637 pp.
- Carrier, D. R.; Farmer, C. G. 2000. The Integration of Ventilation and Locomotion in Archosaurs. *American Zoologist*, 40: 87–100.
- Carrier, J. C.; Pratt, H. L.; Castro, J. I. 2004. Reproductive biology of elasmobranchs. En: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds) *Biology of Sharks and their Relatives*, Chapter 10: 269–286.
- Carroll, J. P. 2017. New World Quails (Odontophoridae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Carroll, L. 2007. The Palaeozoic Ancestry of Salamanders, Frogs and Caecilians. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 1–140.
- Carroll, R. L. 1988. An articulated gymnarthrid microsaur (Amphibia) from the upper Carboniferous of Czechoslovakia. *Acta Zoológica Cracoviensia*, 31: 441–450.
- Carroll, R. L.; Irwin, J.; Green, D. M. 2005. Thermal physiology and the origin of terrestriality in vertebrates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143: 345–358.
- Carroll, S. B.; Grenier, J. K.; Weatherbee, S. D. 2001. *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the evolution of animal design*. Blackwell: 214 pp.
- Carter, A. M.; Enders, A. C.; Künzle, H.; Oduor-Okelo, D.; Vogel, P. 2004. Placentation in species of phylogenetic importance: the Afrotheria. *Animal Reproduction Science*, 82–83: 35–48.
- Carvajal-Vallejos, F. M.; Montellano, S. V.; Lizarro, D.; Villafán, S.; Zeballos, A. J.; Van Damme, P. A. 2017. La introducción del paiche (*Arapaima gigas*) en la Cuenca Amazónica boliviana y síntesis del conocimiento. *Bases técnicas para el manejo y aprovechamiento del paiche (Arapaima gigas) en la cuenca amazónica boliviana*, 21–42.
- Carvalho, G. A. S.; Salles, L. O. 2004. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142: 445–77.
- Casas, M. H.; Aráoz, E.; Montero, R. 2016. Prevalence of autotomy and tail regeneration in *Teius teyou* (Reptilia, Teiidae). *Journal of Herpetology*, 50: 449–456.
- Casciotta, J. R.; Almirón, A.; Bechara, J. A. 2005. *Peces del Iberá: hábitat y diversidad*. Ed. Grafikar.
- Casciotta, J.; López, H.; Menni, R.; Miquelarena, A. 1989. The first fish fauna from the Salado river (Central Argentina, South America) with additions to the Dulce river and limnological comments. *Archiv für Hydrobiologie*, 115: 603–612.

- Cassens, I.; Vicario, S.; Waddell, V. G.; Balchowsky, H.; Van Belle, D.; Wang Ding; Chen Fan, R.; Lal Mohan, S.; Simões-Lopes, P. C.; Bastida, R.; Meyer, A.; Stanhope, M. J.; Milinkovitch, M. C. 2000. Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 11343–11347.
- Castañeda, M. D. R.; de Queiroz, K.; 2013. Phylogeny of the Dactyloa clade of Anolis lizards: New insights from combining morphological and molecular data. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 160, 345–398.
- Castellanos, R., Xie, Q., Zheng, D., Cvekl, A.; Morrow, B. E. 2014. Mammalian TBX1 preferentially binds and regulates downstream targets via a tandem T-site repeat. *PLoS One* 9, e95151.
- Castello, J. A.; Gil Rivas, M. J. J. 1980. Proposal for a predator for the destruction of *Triatoma infestans*: *Tarentola mauritanica*. *Medicina*, 40: 673–677.
- Castillo G. N.; Villavicencio, H. J.; Acosta, J. C.; Marinero J. 2015. Field body temperature and temporal activity of lizards *Liolaemus vallecurensis* and *Liolaemus ruibali* in rigorous climate of the central andes of Argentina. *Multequina*, 24: 19–31.
- Castoe, T. A.; Parkinson, C. L. 2006. Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 91–110.
- Castro, S. A.; A. Laspiur; J. C. Acosta. 2013. Variación anual e intrapoblacional de la dieta de *Phymaturus cf. palluma* (Iguania: Liolaemidae) en los andes Centrales en Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 1258–1265.
- Cawthon Lang, K.; Fernandez-Duque, E. 2005. Primate Factsheets: Owl monkey (*Aotus*) Taxonomy, Morphology, Ecology. (On-line). Primate Info Net. Accessed Abril, 2008 at [http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/owl\\_monkey](http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/owl_monkey).
- Cecchetto, N. R.; Naretto, S. 2015. Do sex, body size and reproductive condition influence the thermal preferences of a large lizard? A study in *Tupinambis merianae* *Journal of Thermal Biology*, 53: 198–204.
- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano, Monografie*, 2: 1–609.
- Cei, J. M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino. Monografia IV.* 527 pp.
- Cei, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino. Monografia XIV.* 949 pp.
- Cei, J. M. Videla, F. 2003. A new *Phymaturus* species from volcanic cordilleran Mountains of the south-western Mendoza province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 20: 291–314.
- Cei, J. M.; J. Scolaro; Videla, F. 2003a. A taxonomic revision of recognized Argentine species of the leiosaurid genus *Diplolaemus* (Reptilia: Squamata: Leiosauridae). *Facena*, 19: 87–106.
- Cei, J. M.; Scolaro, J. A.; Videla, F. 2001. The present status of Argentinean polychrotid species of the genus *Pristidactylus* and description of its southernmost taxon as a new species. *Journal of Herpetology*, 35: 597–605.
- Cei, J. M.; Videla, F.; Vicente, L. 2003b. From oviparity to viviparity: A preliminary note on the morphometric differentiation between oviparous and viviparous species assigned to the genus *Liolaemus* (Reptilia, Squamata, Liolaemidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41: 152–156.
- Celedón-Neghme, C.; San Martín, L. A.; Victoriano, P. F.; Cavieres, L. A. 2008. Legitimate seed dispersal by lizards in an alpine habitat: The case of *Berberis empetrifolia* (Berberidaceae) dispersed by *Liolaemus belii* (Tropiduridae). *Acta Oecologica*, 33: 265–271.
- Censky, E. J. 1988. *Geochelone carbonaria* (Reptilia: Testudines) in the West Indies. *Florida Scientist*, 51: 108–114.
- Chaisson, M. J.; Raphael, B. J.; Pevzner, P. A. 2006. Microinversions in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103: 19824–19829.
- Chalukian, S.; Merino, M. 2006. Orden Perissodactyla. 113–114. En: Mamíferos de Argentina. *Sistemática y distribución* (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Chalukian, S.; Merino, M. 2006. Orden Perissodactyla: 113–114. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) Mamíferos de Argentina. *Sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza.
- Chang Y-H.; Ting, L. H. 2017. Mechanical evidence that flamingos can support their body on one leg with little active muscular force. *Biol. Lett.* 13: 20160948.
- Chang, M. M.; Zhang, J.; Miao, D. 2006. A lamprey from the Cretaceous Jehol biota of China. *Nature*, 441: 972–974.
- Chatterjee, S.; Templin R. J. 2003. The flight of *Archaeopteryx*. *Naturwissenschaften* 90, 27–3210.
- Chatterjee, S.; Templin, R. J. 2007. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(5), 1576–1580.
- Chebez, J. C. 1994. Los que se van. *Especies argentinas en peligro*. Albatros, Bs. As.; 604 pp.
- Chébez, J. C. 2009. Otros que se van. *Fauna argentina amenazada*. 545 pp.; Ed. Albatros, Buenos Aires, Argentina
- Chebez, J. C.; Massoia, E. 1996. Mamíferos de la provincia de Misiones: 198–329. En: Chebez, J. C. (Ed.) *Fauna misionera. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los vertebrados de la provincia de Misiones (Argentina)*. Ediciones LOLA: 8, Buenos Aires.
- Chen, F. Ch.; Li, W. H. 2001. Genomic Divergences between Humans and Other Hominoids and the Effective Population Size of the Common Ancestor of Humans and Chimpanzees. *The American Journal of Human Genetics*, 68: 444–456.
- Chen, G. -y.; B. Wang, J. -g. Liu, F. Xie, and J. -p. Jiang. 2011. Complete mitochondrial genome of *Nanorana pleskei* (Amphibia: Anura: Dicroglossidae) and evolutionary characteristics. *Current Zoology*, 57: 785–805.

- Chen, J.-Y.; Dzik, J.; Edgecombe, G. D.; Ramsköld, L.; Zhou, G.-Q. 1995. A possible early cambrian chordate. *Nature*, 377: 720-722.
- Chen, J.-Y.; Huang, D.-Y.; Li, C.-W. 1999. An early cambrian craniate-like chordate. *Nature*, 402: 518-522.
- Chen, L., Fulcoli, F. G., Tang, S.; Baldini, A. 2009. Tbx1 regulates proliferation and differentiation of multipotent heart progenitors. *Circulation Research* 105, 842-851.
- Chen, M. Y.; Liang, D.; Zhang, P. 2017. Phylogenomic resolution of the phylogeny of laurasiatherian mammals: Exploring phylogenetic signals within coding and noncoding sequences. *Genome Biology and Evolution*, 9: 1998-2012.
- Chen, W. -J.; Bonillo, C.; Lecointre, G. 2003. Repeatability of clades as a criterion of reliability: A case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 262-288.
- Chesser, R. T. 2004. Molecular systematics of New World suboscine birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 11-24.
- Chesser, R. T.; Yeung, C. K.; Te Yao, C.; Tian, X. H.; Li, S. H. 2010. Molecular phylogeny of the spoonbills (Aves). *Zootaxa*, 2603: 53-60.
- Chiappe, L. M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature*, 378: 349-355.
- Chiappe, L. M.; Dyke, G. 2006. The early evolutionary history of birds. *Journal of the Paleontological Society of Korea* 22: 133-151.
- Chiappe, L. M.; Qingjin, M. 2016. The Significance and Magnificence of Jehol Biota. *Natural History*, 124: 20-27.
- Chiappe, L. M.; Witmer, L. M. (Eds.) 2002. Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs. University of California Press. 536 pp.
- Chiaromonte, G. E. 1998. The shark genus *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in Argentine waters. *Marine and Freshwater Research*, 49: 601-609.
- Chiaromonte, G. E.; A. D. Petovello. 2000. The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia Argentina. *Journal of Fish Biology* 57: 930-942.
- Chiaraviglio, M. 2006. The effects of reproductive condition on thermoregulation in the Argentine *Boa constrictor* (*Boa constrictor occidentalis*) (Boidae). *Herpetological Monographs* 20: 172-177.
- Chiaraviglio, M.; Bertona, M. 2007. Reproduction and thermoregulation as main factors influencing habitat choice in the Argentine *Boa constrictor*: 478-488. En: Henderson R. W. Powell, R. (eds.) *Biology of Boas and Pythons*. Eagle Mountain Publishing, Utah.
- Chiaraviglio, M.; Bertona, M.; Sironi, M.; Cervantes, R. 1998. Distribución de *Boa constrictor occidentalis* (Serpentes: Boidae) en el noroeste de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Gayana Zoología*, 62: 75-77.
- Chiaraviglio, M.; Cardozo, G.; Rivera, P.; Di Cola, V.; Giraud, A. R.; Arzamendia, V. 2012a. *Boa constrictor occidentalis* Philippi, 1873. Lampalagua / Ampalagua / Boa de las vizcacheras. En: *Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina*. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 329.
- Chiaraviglio, M.; Cardozo, G.; Rivera, P.; Di Cola, V.; Giraud, A. R.; Arzamendia, V. 2012b. *Epicrates alvarezii* Ábalos, Baez Nader, 1964. Boa arco iris chaqueña En: *Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina*. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 331.
- Chiaraviglio, M.; Cardozo, G.; Rivera, P.; Di Cola, V.; Giraud, A. R.; Arzamendia, V. 2012c. *Bothrops jararaca* (Wied, 1824). Yraraca. En: *Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina*. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 334-335.
- Chiaraviglio, M.; Sironi, M.; Cervantes, R.; Bertona, M.; Lucino, S. 1998. Imágenes de ultrasonido de estructuras reproductivas en *Boa constrictor occidentalis* (Serpentes: Boidae). *Gayana Zoología*, 62: 91-95.
- Chiarello, A. G. 2008. Sloth ecology. An overview of field studies. 269-279. En: Vizcaíno, S. F.; Loughry, W. J. (Eds.) *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, 640 pp.
- Chiari, Y.; Cahais, V.; Galtier, N. and Delsuc, F. 2012. Phylogenomic analyses support the position of turtles as sister group of birds and crocodiles. *BMC Biology*, 10, 65.
- Chiu, C.; Dewar, K.; Wagner, G. P.; Takahashi, K.; Ruddle, F.; Ledje, C.; Bartsch, P.; Scemama, J. L.; Stellwag, E.; Fried, C.; Prohaska, S. J.; Stadler, P. F.; Amemiya, C. T. 2004. Bichir HoxA Cluster Sequence Reveals Surprising Trends in Ray-Finned Fish Genomic Evolution. *Genome Research*, 14: 11-17.
- Christ, B.; Huang, R.; Scaal, M. 2004. Formation and differentiation of the avian sclerotome. *Anatomy and embryology*, 208: 333-350.
- Christiaen, L. et al. 2008. The transcription/migration interface in heart precursors of *Ciona intestinalis*. *Science* 320, 1349-1352.
- Christiaen, L. et al. Pitx genes in Tunicates provide new molecular insight into the evolutionary origin of pituitary. *Gene* 287, 107-113.
- Christiaen, L., Bourrat, F. & Joly, J. S. A modular cis-regulatory system controls isoform-specific pitx expression in ascidian stomodaeum. *Developmental biology* 277, 557-566.
- Christiaen, L., Stolfi, A.; Levine, M. 2010. BMP signaling coordinates gene expression and cell migration during precardiac mesoderm development. *Developmental Biology* 340, 179-187.
- Christiansen, H. E.; Cousseau, M. B. 2005. Acción injuriante del ataque del chucho (Chondrichthyes, Fam. Myliobatidae). Estudio histológico de los tegumentos presentes en su espina. *Acta Toxicológica Argentina*, 13: 17-19.

- Chu, P. C. 1998. A phylogeny of the gulls (Aves: Larinae) inferred from osteological and integumentary characters. *Cladistics*, 14: 1–43.
- Cieri, R. L.; Craven, B. A.; Schachner, E. R.; Farmer, C. G. 2014. New insight into the evolution of the vertebrate respiratory system and the discovery of unidirectional airflow in iguana lungs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 17218–17223.
- Cieri, R. L.; Farmer, C. G. 2016. Unidirectional pulmonary airflow in vertebrates: a review of structure, function, and evolution. *Journal of Comparative Physiology B*, 186: 541–552.
- Cione, A. L. 1998. Record of a sleeper shark, *Somniosus* (Squaliformes), on the Argentinean coast. *Neotrópica* 44: 125–127.
- Cione, A. L.; Dahdul, W.; Lundberg, J. and Machado-Allison, A. 2009. *Megapiranha paranensis*, a new genus and species of Serrasalmidae (Characidae, Teleostei) from the Upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 350–358.
- Cione, L. A.; M. A. Cozzuol; M. T. Dozo; C. Acosta Hospitaleche. 2011. Marine vertebrate assemblages in the southwest Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 442–440.
- Cisneros J. C.; Abdala F.; Jashashvili T.; Bueno A. O.; Dentzien-Dias P. 2015 *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. *Royal Society Open Science*, 2: 150090.
- Cisneros J. C.; Abdala F.; Rubidge, B. S.; Dias, P. C. D.; Bueno, A. O. 2011 Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. *Science*, 331: 1603–1605.
- Cisneros, J. C.; Abdala, F.; Atayman-Guven, S.; Rubidge, B. S.; Celâl Şengör, A. M.; Schultz, C. L. 2012. Carnivorous dinocephalian from the middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109: 1584–1588.
- Cisneros-Heredia, D. F.; McDiarmid, R. W. 2007. Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glassfrogs. *Zootaxa*, 1572: 3–82.
- Clack, J. A. 2002. An early tetrapod from “Romer’s Gap”. *Nature*, 418: 72–76.
- Clack, J. A. 2002. *Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods*. Indiana University Press. 369 pp.
- Clack, J. A. 2006. The emergence of early tetrapods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 167–189.
- Claeson, K. M.; C. J. Underwood, and D. J. Ward. 2013. †*Tingitanius enuimandibulus*, a new platyrhinid batoid from the Turonian (Cretaceous) of Morocco and the Cretaceous radiation of the Platyrhinidae. *J. Vertebr. Paleontol.* 33: 1019–1036.
- Claessens, L. P. A. M. 2004. Dinosaur gastralia: origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 89–106.
- Claramunt, S.; Cracraft, J. 2015. A new time tree reveals Earth history’s imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, 1(11), e1501005.
- Clark, A. J.; Summers, A. P. 2007. Morphology and kinematics of feeding in hagfish: possible functional advantages of jaws. *Journal of Experimental Biology*, 210: 3897–3909.
- Clark, J.; Middleton, K. 2006. Bird evolution. *Current Biology*, 16: R350–R354.
- Clarke, J. A.; Norell, M. A. 2002. The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 3387: 1–46.
- Clarke, J. A.; Tambussi, C. P.; Noriega, J. I.; Erickson, G. M.; Ketchum, R. A. 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, 433: 305–308.
- Clause, A. R.; Capaldi, E. A. 2006. Caudal autotomy and regeneration in lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 305A: 965–973.
- Clause, A. R.; Capaldi, E. A. 2006. Caudal autotomy and regeneration in lizards. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 305: 965–973.
- Clayton, N. Emery, N. 2005. Corvid cognition. *Current Biology*, 15: R80–R81.
- Cleere, N. 2018. Nightjars (Caprimulgidae). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/52265> on 28 August 2018).
- Clements, J. F.; Schulenberg, T. S.; Iliff, M. J.; Roberson, D.; Fredericks, T. A.; Sullivan, B. L.; Wood, C. L. 2017. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2016.
- Cloutier, R.; Ahlberg, P. E. 1996. Morphology, characters, and the interrelationships of basal sarcopterygians: 445–479. In: M. L. J. Stiassny; L. R. Parenti; G. D. Johnson (Eds.) *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego, CA.
- Cloutier, R.; Arratia, G. 2004. Early diversification of actinopterygians. *Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 217–270.
- Coates, M. I.; Clack, J. A. 1991. Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. *Nature*, 352: 234–236.
- Coates, M. I.; M. Ruta; Milner, A. R. 2000. Early tetrapod evolution. *Trends Ecology Evolution*, 15: 327–328.
- Coates, M.; Ruta, M. 2000. Nice snake, shame about the legs. *Trends in Ecology Evolution*, 15: 503–507.
- Codd, J. R.; Boggs, D. F.; Perry, S. F.; Carrier, D. R. 2005. Activity of three muscles associated with the uncinate processes of the giant Canada goose *Branta canadensis maximus*. *Journal of Experimental Biology*, 208: 849–857.
- Codd, J. R.; Manning, P. L.; Norell, M. A.; Perry, S. F. 2008. Avian-like breathing mechanics in maniraptoran dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 275: 157–161.



- Cody, S.; Richardson, J. E.; Rull, V.; Ellis, C.; Pennington, R. T. 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography* 33: 326–332.
- Cohn, M. J.; Tickle, C. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature*, 399: 474–479.
- Cohn-Haft, M. 2017. Potoos (Nyctibiidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Colgan, D. J. 1999. Phylogenetic studies of marsupials based on Phosphoglycerate Kinase DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11: 13–26.
- Collard, M.; Aiello, L. C. 2000. From forelimbs to two legs. *Nature*, 404: 339.
- Collin, S. P.; Trezise, A. E. O. 2004. The Origins of Colour Vision in Vertebrates. *Clinical and Experimental Optometry*, 87: 217–223.
- Colonello, J. 2009. Ecología reproductiva de tres batoideos (Chondrichthyes): *Atlantoraja castelnaui* (Rajidae), *Rioraja agassizi* (Rajidae) y *Zapteryx brevirostris* (Rhinobatidae). Implicancias de distintas estrategias adaptativas en un escenario de explotación comercial intensiva. Tesis Doctoral de la Universidad Nacional de La Plata. 181 pp.
- Colonello, J.; Lucifora, L. O.; Massa, A. 2006. Reproduction of the angular shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 131–140.
- Common M. S.; Norton, T. W. 1992. Biodiversity: Its Conservation in Australia. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 21: 258–265.
- Compagno, L. J. V. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. *American Zoologist*, 17: 303–322.
- Compagno, L. J. V. 1984. *FAO species Catalogue. Vo. 4. Sharks of the World. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*. FAO. viii + 1–655.
- Compagno, L. J. V. 2001. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO species catalogue for fishery purposes Nro. 1, vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)*. FAO, Rome, 260 pp.
- Compagno, L. J. V. 2005. Checklist of Chondrichthyes: 503–547. En: W. C. Hamlett (Ed.) *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Conrad, J. L. 2004. Is the 'stem\_gecko' body plan really plesiomorphic for Squamata. *Journal of Morphology (Abstracts from the 7th International Congress of Vertebrate Morphology)*, 260: 284.
- Conrad, J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 310: 1–183.
- Conrad, J. L.; Ast, J. C.; Montanari, S.; Norell, M. A.; 2010. A combined evidence phylogenetic analysis of Anguimorpha (Reptilia: Squamata). *Cladistics* 27, 230–277.
- Conte, D. J.; Thomson, D. J.; Moses, L. L. 1994. *Earth Science. A Holistic Approach*. Wm. C. Brown Pub.; Dubuque Iowa, 439 pp.
- Contreras, L. C.; Torres- Mura, J. C.; Spotorno, A. E.; Catzeflis, F. M. 1993. Morphological variation of the glans penis of South American octodontid and abrocomid rodents. *Journal of Mammalogy*, 74: 926– 35.
- Contreras-Cadena, D. A.; Gómez-Pech, C.; Rangel-García, M.; Ruiz-Hernández, A.; Martínez-Bulit, P.; Barba-Behrens, N. 2014. La importancia del vanadio en los seres vivos. *Educación Química*, 25, 245–253.
- Cooper, M. R. 1985. A revision of the ornithischian dinosaur *Kangnasaurus coetzeei* Houghton, with a classification of the Ornithischia. *Annals of the South African Museum*, 95: 281–317.
- Corbalán, V.; Debandi, G. 2013. Basking behaviour in two sympatric herbivorous lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*) from the Payunia volcanic region of Argentina. *Journal of Natural History*, 47: 1365–1378.
- Corbalán, V.; Debandi, G. 2014. Resource segregation in two herbivorous species of mountain lizards from Argentina. *Herpetological Journal*, 24: 201–208.
- Corbalán, V.; Debandi, G.; Kubisch, E. 2013. Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus* from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology*, 38: 384–389.
- Corbalán, V.; Tognelli, M.; Scolaro, J. A.; Roig-Juñent, S. 2011. Lizards as conservation targets in Argentinean Patagonia. *Journal for Nature Conservation*, 19: 60–67.
- Cordeiro de Castro, M. 2014. Revisión, Morfología, Filogenia y Evolución de los Dasypodini (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 295 pp.
- Córdoba, M. A.; Acosta, J. C.; Villavicencio, H. J.; Astudillo, V. 2015. Trophic analysis of *Phymaturus punae* (Iguania: Liolaemidae): Seasonal and sexual variation in the most southern region of the Argentina Puna. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 1004–1013.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet composition and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 707–717.
- Cosse, M.; Del Moral Sachetti, J. F.; Mannise, N.; Acosta, M. 2014. Genetic evidence confirms presence of Andean bears in Argentina. *Ursus*, 25: 163-171.
- Cousseau M. B.; Figueroa, D. E.; Díaz de Astarloa, J. M. 2000. Clave de identificación de las rayas del litoral marítimo de Argentina y Uruguay (Chondrichthyes, Familia Rajidae). INIDEP, SAGPyA, Mar del Plata, Argentina, 35pp.
- Cousseau, B.; Perrotta, R. G. 1998. *Peces marinos de Argentina. Biología, distribución, pesca*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina. 163 p.
- Cousseau, M. B. 2009. *Ictiología. Aspectos fundamentales. La vida de los peces sudamericanos*. Editorial de la Universidad Nacional de Mar del Plata (EUDEM).

- Cousseau, M. B.; Figueroa, D. E.; Díaz de Astarloa, J. M.; Mabrugaña, E.; Lucifora, L. O. 2007. Rayas, chuchos y otros batoides del Atlántico Suroccidental (34°-55° S). Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata. 102 pp.
- Cousseau, M. B.; J. M. Díaz de Astarloa, M. D. Ehrlich, N. N. Fabrè and D. E. Figueroa. 2010. Ictiología. Aspectos Fundamentales. La Vida de los Peces Sudamericanos. Mar del Plata: Editorial Universitaria de Mar del Plata (EUDEM). 670 pp.
- Cousseau, M. B.; Perrotta, R. 2004. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. Publicaciones Especiales INIDEP. Mar del Plata, 167 pp.
- Cousseau, M. B.; Perrotta, R. G. 2013. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. 4a. ed. Mar del Plata : Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP. 193 p
- Cox, C. B. 1968. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. IV. The dicynodont fauna. *Breviora* 295, 1–27.
- Cox, P. G.; Hautier, L. (Eds.). 2015. Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development (No. 5). Cambridge University Press.
- Cracraft, J. 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis*, 116: 494–521.
- Cracraft, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of the recent Birds of the world (Class Aves). *The Auk*, 98: 681–714.
- Cracraft, J. 1988. The major clades of birds: 333–355. En: Benton, M. J. (Ed.) The phylogeny and classification of the Tetrapods. Systematics Assoc. Special Vol. N° 35A, Clarendon Press, Oxford.
- Cracraft, J. 2013. Avian higher-level relationships and classification: Nonpasseriforms. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world, 1: 21–43.
- Cracraft, J.; Barrer, F. K.; Braun, M. J.; Harshman, J.; Dyke, G. J.; Feinstein, J.; Stanley, S.; Cibois, A.; Schikler, P.; Beresford, P.; García-Morena, J.; Sorenson, M. D.; Yuri, T.; Mindell, D. P. 2004. Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life: 468–489. En: Cracraft, J.; Donoghue, M. J. (Eds.) Assembling the tree of life. New York: Oxford University Press.
- Cracraft, J.; Mindell, D. P. 1989. The early history of modern birds: a comparison of molecular and morphological evidence: 389–403. En: Fernholm, B.; Bremer, K.; Jörnvall, H. (Eds.) Proceedings of Nobel Symposia. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Cranford, T. W.; Elsberry, W. R.; Van Bonn, W. G.; Jeffress, J. A.; Chaplin, M. S.; Blackwood, D. J.; Carder, D. A.; Kamolnick, T.; Todd, M. A.; Ridgway, S. H. 2011. Observation and analysis of sonar signal generation in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence for two sonar sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 407: 81–96.
- Crawford, N. G.; Faircloth, B. C.; McCormack, J. E.; Brumfield, R. T.; Winker, K. and Glenn, T. C. 2012. More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biology Letters*, 8, 783–86.
- Crawford, N. G.; Parham, J. F.; Sellas, A. B.; Faircloth, B. C.; Glenn, T. C.; Papenfuss, T. J.; Simison, W. B. 2015. A phylogenomic analysis of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 83, 250–257.
- Cree, A. 2014. Tuatara: biology and conservation of a venerable survivor. Canterbury University Press.
- Creuzet, S.; Couly, G.; Vincent, C.; le Douarin, N. M. 2002. Negative effect of Hox gene expression on the development of the neural crest-derived facial skeleton. *Development*, 129: 4301–4313.
- Crisci, J. V.; Cigliano, M. M.; Morrone, J. J.; Roig-Juñent, S. 1991. Historical Biogeography of Southern South America. *Systematic Zoology*, 40: 152–171.
- Crisci, J. V.; López Armengol, M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía Numérica. Serie Biología de la OEA, vi + 1–132.
- Crisci, J. V.; Posadas, P.; Katinas, L.; Miranda Esquivel, D. R. 1999. Estrategias evolutivas para la conservación de la biodiversidad en América del Sur Austral: 175–198 En: Matteucci, S. D.; Solbrig, O. T.; Morello, J.; Halfter, G. (Eds.) Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica. Colección CEA. Eudeba, Buenos Aires.
- Croizat L. 1964. Space, Time, Form: The Biological Synthesis. Caracas. Publicado por el autor.
- Crow, K. D.; Stadler, P. F.; Lynch, V. J.; Amemiya, C.; Wagner, G. P. 2005. The “fish-specific” Hox cluster duplication is coincident with the origin of teleosts. *Molecular Biology and Evolution*, 23(1), 121–136.
- Crowe, T. M.; Bowie, R. C. K.; Bloomer, P.; Mandiwana, T.; Hedderson T.; Randi, E.; Pereira, S. L.; Wakeling, J. 2006 Phylogenetics and biogeography of, and character evolution in gamebirds (Aves: Galliformes): effects of character exclusion, partitioning and missing data. *Cladistics*, 22: 495–532.
- Crozatier, M.; Vincent, A. 1999. Requirement for the *Drosophila* COE transcription factor Collier in formation of an embryonic muscle: transcriptional response to notch signalling. *Development* 126: 1495-1504.
- Crump, M. L. 2015. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *Journal of Herpetology*, 49: 1–16.
- Cruz, F. B. 1994. Actividad reproductiva en *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del chaco occidental en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 9: 119–125.
- Cruz, F. B. 1994a. Actividad reproductiva en *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del chaco occidental en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 9: 119–125.
- Cruz, F. B. 1994b. Actividad reproductiva en *Vanzosaura rubricauda* (Sauria: Teiidae) del chaco occidental en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 9: 112–118.
- Cruz, F. B. 1996. Reproductive cycle in the lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria: Teiidae) in the dry chaco of Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 17: 80–86.
- Cruz, F. B. 1997. Reproductive activity in *Tropidurus etheridgei* (Squamata: Tropiduridae) in the semiarid chaco of Salta, Argentina. *Journal of Herpetology*, 31: 444–450.

- Cruz, F. B. 1998. Natural History of *Tropidurus spinulosus* (Squamata: Tropiduridae), from the dry chaco of Salta, Argentina. *Herpetological Journal*, 8: 107–110.
- Cruz, F. B.; Antenucci, D.; Luna, F.; Abdala, C. S.; Vega, L. E. 2011. Energetics in Liolaemini lizards: implications of a small body size and ecological conservatism. *Journal of Comparative Physiology B*, 181: 373–382.
- Cruz, F. B.; Belver, L.; Acosta, J. C.; Villavicencio, H. J.; Blanco, G.; Cánovas, M. G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation?. *Zoology*, 112: 425–432.
- Cruz, F. B.; Fitzgerald, L. A.; Espinoza, R. E.; Schulte, II J. A. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1559–1578.
- Cruz, F. B.; Kozykariski, M.; Perotti, M. G.; Pueta, M.; Moreno L. 2004. Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata, Gekkonidae, *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuadernos de Herpetología*, 18: 15–22.
- Cruz, F. B.; Moreno Azócar, D. L.; Bonino, M.; Schulte, II J. A.; Abdala, C. S.; Perotti, M. G. 2014. Distribución y viviparidad en especies de *Liolaemus*: el clima y cuando las hipótesis se ponen a prueba. *Ecosistemas*, 23: 37–45.
- Cruz, F. B.; Perotti, M. G.; Fitzgerald, L. A. 1993. Lista de anfibios y reptiles de una localidad del Chaco Salteño. *Acta Zoológica Lilloana*, 42: 101–107.
- Cruz, F. B.; Ramírez Pinilla M. P. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae). *Revista Española de Herpetología*, 10: 33–39.
- Cruz, F. B.; Silva, S.; Scrocchi, G. J. 1998b. Ecology of the lizard *Tropidurus etheridgei* (Squamata: Tropiduridae) from the dry chaco of Salta, Argentina. *Herpetological Natural History*, 6: 23–31.
- Cruz, F. B.; Teisaire, E.; Nieto, L. O. 1998a. Reproductive biology of *Tropidurus spinulosus* in the chaco of Salta, Argentina. *Studies of Neotropical Fauna and Environment*, 38: 28–32.
- Cruz, F. B.; Teisaire, E.; Nieto, L.; Roldán, A. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* (Squamata: Teiidae), in the semiarid chaco, Salta, Argentina. *Journal of Herpetology*, 33: 420–429.
- Cruz, F.; Scrocchi, G. 1990. *Typhlops brongersmianus*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 5: 14–15.
- Cuenca Bescós, G. 1990. Glires (Roedores y Lagomorphos): 269–312. En: Meléndez, B. (Ed.) *Paleontología 3. Mamíferos* (1ra parte). Editorial Paraninfo S. A.; Madrid.
- Cueto, V. R.; Marone, L.; López de Casenave, J. 2006. Seed preferences in sparrow species of the Monte Desert, Argentina: implications for seed-granivore interactions. *Auk*, 123: 358–367.
- Cunha, O. R.; do Nascimento, F. P. 1981. Ofidios da Amazônia. XII Observações sobre a viviparidade em ofidios do Pará e Maranhão (Ophidia: Aniliidae, Boidae, Colubridae e Viperidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, nova série, Zoologia*, 109: 1–20.
- Cupello, C.; Brito, P. M.; Herbin, M.; Meunier, F. J.; Janvier, P.; Dutel, H.; Clément, G. 2015. Allometric growth in the extant coelacanth lung during ontogenetic development. *Nature communications*, 6.
- Cupello, C.; Meunier, F. J.; Herbin, M.; Clément, G.; Brito, P. M. 2017. Lung anatomy and histology of the extant coelacanth shed light on the loss of air-breathing during deep-water adaptation in actinistians. *Royal Society Open Science*, 4(3), 161030.
- Curson, J.; Bonan, A. 2017. New World Warblers (Parulidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Cuyckens, G. A. E.; Perovic, P. G. 2013. Distribución y conservación del Tirica (*Leopardus tigrinus*) en las Yungas, Argentina. *Agraria*, 7: 17–21.
- D'Elia G.; Hurtado, N.; D'Anatro, A. 2016. Alpha taxonomy of *Dromiciops* (Microbiotheriidae) with the description of 2 new species of monito del monte. *Journal of Mammalogy* 97: 1136–1152.
- D'Elia G.; Hurtado, N.; D'Anatro, A. 2016. Alpha taxonomy of *Dromiciops* (Microbiotheriidae) with the description of 2 new species of monito del monte. *Journal of Mammalogy*, 97: 1136–1152.
- Da Cruz Lotufo, T. M. 2002. Ascidiacea (Chordata: Tunicata) do litoral tropical Brasileiro. Tesis presentada para optar al título de Dr. En Ciencias, Area zoología. Universidad de Sao Paulo, Brasil, 183 pp.
- Daeschler, E. B.; Shubin, N. H.; Jenkins, F. A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440: 757–763.
- Dalton, R. 2000. Feathers fly in Beijing. *Nature*, 405: 992.
- D'Amato, A. F.; Morato, S. A. A. 1991. Notas biológicas e localidades de registro de *Platemys spixii* (Duméril Bibron, 1835) (Testudines: Chelidae) para o estado do Paraná, Brasil. *Acta Biologica Leopoldensia*, 13: 119–129.
- Danto, M.; Witzmann, F.; Pierce, S. E.; Fröbisch, N. B. 2017. Intercentrum versus pleurocentrum growth in early tetrapods: A paleohistological approach. *Journal of Morphology*, 2017: 1–22.
- Daponte, M. C.; Capitanio, F. L.; Esnal, G. B. 2001. A mechanism for swarming in the tunicate *Salpa thompsoni* (Foxton, 1961). *Antarctic Science*, 13: 240–245.
- Darst, C. T.; Menéndez-Guerrero, P. A.; Coloma, L. A.; Cannatella, D. C. 2005. Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): A comparative analysis. *The American Naturalist*, 165: 56–69.
- Daugherty, C. H.; Cree, A.; Hay, J. M.; Thompson, M. B. 1990. Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature*, 347: 177–179.
- Davesne, D.; Gallut, C.; Barriol, V.; Janvier, P.; Lecointre, G.; Otero, O. 2016. The phylogenetic intrarelationships of spiny-rayed fishes (Acanthomorpha, Teleostei, Actinopterygii): fossil taxa increase the congruence of morphology with molecular data. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 129.

- David, B.; Mooi, R. 2014. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes. *EvoDevo* 5: 22.
- Davidson, B., Shi, W., Beh, J., Christiaen, L.; Levine, M. 2006. FGF signaling delineates the cardiac progenitor field in the simple chordate, *Ciona intestinalis*. *Genes; Development* 20, 2728-2738.
- Davidson, B., Shi, W.; Levine, M. 2005. Uncoupling heart cell specification and migration in the simple chordate *Ciona intestinalis*. *Development* 132, 4811-4818.
- Davis, M. C.; Shubin, N. H.; Force, A. 2004. Pectoral Fin and Girdle Development in the Basal Actinopterygians *Polyodon spathula* and *Acipenser transmontanus*. *Journal of Morphology*, 262: 608-628
- Day, M.O.; Rubidge, B. S. L.; Abdala F. 2016. A new mid-Permian burnetiamorph therapsid from the Main Karoo Basin of South Africa and a phylogenetic review of Burnetiamorpha. *Acta Paleontologica Polonica*, 61: 701-719.
- Daza, J. D.; Abdala, V.; Arias, J. S.; García-López, D.; Ortiz, P. 2012. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the Late Pliocene of Northwestern Argentina. *Journal of Herpetology*, 46: 104-119.
- Daza, J. D.; Abdala, V.; Thomas, R.; Bauer, A. M. 2008. Skull anatomy of the miniaturized gecko *Sphaerodactylus roosevelti* (Squamata: Gekkota). *Journal of Morphology*, 239: 1340-1364.
- Daza, J. D.; Bauer, A. M.; Snively, E. D. 2014. On the fossil record of the Gekkota. *The Anatomical Record*, 297: 433-462.
- De Carvalho, A. L. G.; Da Silva, H. R.; De Araújo, A. F. B.; Alves-Silva, R.; Da Silva-Leite, R. R. 2007. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marabá Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24: 222-227.
- de Carvalho, M. 2003a. Ceratodontiformes: 197-200. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de Carvalho, M. 2003b. Lepidosireniformes: 201-207. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de Carvalho, M. 2003c. Gasterosteiformes: 131-149. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de Carvalho, M. R. 1996. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly: 35-62. En: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti y G. D. Johnson (Eds.) *Interrelationships of Fishes*, London, Academic Press.
- de Carvalho, M. R. 2003. Order Hexanchiformes: 143-149. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de Carvalho, M. R. 2003. Order Pristiophoriformes: 167-171. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de Carvalho, M. R. 2003. Order Squatiniformes: 161-165. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de Carvalho, M. R.; Maisey, J. G.; Grande, L. 2004. Freshwater stingrays of the Green River formation of Wyoming (early Eocene), with the description of a new genus and species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 284: 1-136.
- de Carvalho, M.; Schelly R., 2003. Polypteriformes: 209-212. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- de la Peña, M. R. 1988. Guía de aves argentinas. Passeriformes. Tomo V. L. O. L. A. Buenos Aires, Argentina.
- de la Peña, M. R. 1994. Guía de aves argentinas. Segunda edición. (Incluye nidos y huevos). Tomo III. L. O. L. A. Buenos Aires, Argentina.
- de Muizon, C. 2001. Walking with whales. *Nature*, 413: 259-260.
- de Pinna M. C. C. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi); historical overview and synthesis of hypotheses: 279-330. En: Malabarba, L.; Reis, R.; Vari, R. P.; Lucena, C.; Lucena, M. (Eds.) *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Museu de Ciências e Tecnologia-PUCRS. Porto Alegre, Brazil.
- de Pinna, M. C. C. 1996. Teleostean monophyly. En: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, G. D. Johnson (eds.), *Interrelationships of Fishes*: 147-162. Academic Press, San Diego, CA.
- de Pinna, M.; Zuanon, J.; Rapp Py-Daniel, L.; Petry, P. 2017. A new family of neotropical freshwater fishes from deep fossorial Amazonian habitat, with a reappraisal of morphological characiform phylogeny (Teleostei: Ostariophysi). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182: 76-106.
- de Sá, R. O. D.; Grant, T.; Camargo, A.; Heyer, W. R.; Ponssa, M. L.; Stanley, E. 2014. Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9(s1): S1-S100.
- de Sá, R. O.; Streicher, J. W.; Sekonyela, R.; Forlani, M. C.; Loader, S. P.; Greenbaum, E.; Richards, S.; Haddad, C. F. B. 2012. Molecular phylogeny of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) with emphasis on relationships among New World genera. *BMC Evolutionary Biology*, 12, 1-21.
- de Vienne, D. M. 2016. Lifemap: Exploring the Entire Tree of Life. *PLoS Biology*, 14(12): e2001624.
- de Vivo, M.; Carmignotto, A. P. 2015. Orden Rodentia (Familia Sciuridae): 3-47. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elia, G. (Eds.) *Mammals of South America*, Volume 2. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Debandi, G.; Corbalán, V.; Scolaro, J. A.; Roig-Juñent, S. 2012. Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are palluma and patagonicus groups ecologically differentiated? *Austral Ecology*, 37: 392-400.
- deBraga, M.; Rieppel, O. 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal Linnean Society*, 120: 281-354.

- DeBry, R. W. 2003. Identifying conflicting signal in a multigene analysis reveals a highly resolved tree: The phylogeny of Rodentia (Mammalia). *Systematic Biology*, 52: 604–617.
- DeBry, R. W.; Sagel, R. M. 2001. Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from nuclear-encoded gene IRBP. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19: 290–301.
- Dehal, P. et al.; 2002. The draft genome of *Ciona intestinalis*: insights into Chordate and Vertebrate origins. *Science*, 298: 2157–2167.
- Dehal, P.; Boore, J. L. 2005. Two rounds of whole genome duplication in the ancestral vertebrate. *PLoS Biology*, 3: e314.
- del Hoyo, J. 2017. Guans, Chachalacas, Curassows (Cracidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Hoyo, J.; Collar, N. J.; Christie, D. A.; Elliott, A.; Fishpool, L. D. C. 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World*. Lynx Edicions BirdLife International, Barcelona, Spain and Cambridge, UK.
- del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A.; de Juana, E. 2015. *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Del Moral Sachetti, J. F.; Bracho, A. E. 2009. Indicios indirectos de la presencia del oso andino *Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) en el noroeste de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 11: 69-76.
- Del Moral Sachetti, J. F.; Lameda Camacaro, F. I. 2011. Registros de ocurrencia del oso andino *Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) en sus límites de distribución nororiental y austral. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 13: 7-19.
- Delarbre, C. et al. 2000. The complete nucleotide sequence of the mitochondrial DNA of the agnathan *Lampetra fluviatilis*: bearings on the phylogeny of cyclostomes. *Molecular Biology and Evolution* 17, 519-529.
- Delarbre, C., Gallut, C., Barriol, V., Janvier, P.; Gachelin, G. 2002. Complete mitochondrial DNA of the hagfish, *Eptatretus burgeri*: the comparative analysis of mitochondrial DNA sequences strongly supports the cyclostome monophyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22, 184-192.
- Delisle, I.; Strobeck, C. 2005. A phylogeny of the Caniformia (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 192–201.
- Delsuc F.; Catzeflis, F. M.; Stanhope, M. J.; Douzery, E. J. 2001 The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 268: 1605–1615
- Delsuc, F.; Brinkmann, H.; Chourrout, D.; Philippe, H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature*, 439: 965–968.
- Delsuc, F.; Douzery, E. J. P. 2008. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. 11–23. En: *The Biology of the Xenarthra* (Vizcaíno, S. F.; Loughry, W. J.; Eds.). University Press of Florida, 640 pp.
- Delsuc, F.; Gibb, G. C.; Kuch, M.; Billet, G.; Hautier, L.; Southon, J.; Rouillard, J. N.; Fernicola, J. N.; Vizcaíno, S. F.; MacPhee, R. D. E.; Poinar, H. N. 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Current Biology*, 26: R155–R156.
- Delsuc, F.; Scally, M.; Madsen, O.; Stanhope, M. J.; de Jong, W. W.; Catzeflis, F. M.; Springer, M. S.; Douzery, E. J. P. 2002. Molecular Phylogeny of Living Xenarthrans and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1656–1671.
- Delsuc, F.; Scally, M.; Madsen, O.; Stanhope, M.J.; De Jong, W.W.; Catzeflis, F.M.; Springer, M.S.; Douzery, E. J. P. 2002. Molecular phylogeny of living Xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19(10): 1656–1671.
- Delsuc, F.; Stanhope, M. J.; Douzery, E. J. P. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 261–275.
- Deméré, T.A., McGowen, M.R., Berta, A., Gatesy, J., 2008. Morphological and molecular evidence for a stepwise evolutionary transition from teeth to baleen in mysticete whales. *Systematic Biology*, 57: 15–37.
- Devine, W. P., Wythe, J. D., George, M., Koshiba-Takeuchi, K.; Bruneau, B. G. 2014. Early patterning and specification of cardiac progenitors in gastrulating mesoderm. *Elife*, 03848.
- Dewey, T. 2007a. "Aotidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 02, 2008 at [http:// animal-diversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Aotidae.html](http://animal-diversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Aotidae.html).
- Dewey, T. 2007b. "Atelidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 02, 2008 at <http:// animal-diversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Atelidae.html>.
- Dewey, T. 2007c. "Castoridae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 02, 2008 at <http:// animal-diversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Aotidae.html>.
- Dewey, T. 2007d. "Pitheciidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed April 30, 2008 at <http:// animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Pitheciidae.html>.
- Di Giácomo, E.; Perier, M. R. 1991. Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marítimo*, 9 A: 7–13.
- Di Tada, I. E.; Martori, R.; de Ocaña, A. C.; Kufner, M. B. 1977. Herpetofauna endémica de la Pampa de Achala Córdoba, Argentina. *I Reunión Ibero-americana de Zoología de Vertebrados*, La Rábida: 493–512
- Dial, K. P. 2003. Wing-Assisted Incline Running and the Evolution of Flight. *Science*, 299: 402–404.
- Dial, K. P.; Randall, R. J.; Dial, T. R. 2006. What Use Is Half a Wing in the Ecology and Evolution of Birds? *BioScience*, 56: 437–445.

- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7: 129–146.
- Dias, P.; H. dos S.; R. C. Amaro, A. M. P. T. de Carvalho-e-Silva, M. T. Rodrigues. 2013. Two new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura; Odontophrynidae) from the Atlantic forest, with taxonomic remarks on the genus. *Zootaxa*, 3682: 277–304.
- Dias-da-Silva, S.; Modesto, S. P.; Schultz, C. L. 2006. New material of *Procolophon* (Parareptilia: Procolophonoidea) from the Lower Triassic of Brazil, with remarks on the ages of the Sanga do Cabral and Buena Vista formations of South America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43: 1685–1693.
- Díaz de Astarloa, J. M. D.; Figueroa, D. E.; Lucifora, L.; Menni, R. C.; Prenske, B. L.; Chiaramonte, G. 1999. New records of the Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus* (Chondrichthyes: Squalidae), from the southwest Atlantic. *Ichthyological Research*, 46: 303–308.
- Díaz de Astarloa, J. M.; Aubone, A.; Cousseau, M. B. 1999. Asociaciones ícticas de la plataforma costera de Uruguay y Norte de Argentina, y su relación con los parámetros ambientales. *Physis A*, 57: 29–45.
- Díaz de Astarloa, J. M.; Figueroa, D. E.; Lucifora, L. O.; Menni, R. C.; Prenske, B. L.; Chiaramonte, G. 1999. New records of the Pacific sleeper sharks, *Somniosus pacificus* (Chondrichthyes: Squalidae) from the southwest Atlantic. *Ichthyological Research*, 46: 303–308.
- Díaz de Astarloa, J. M.; Mabragaña, E.; Hanner, R.; Figueroa, D. E. 2008. Morphological and molecular evidence for a new species of longnose skate (Rajiformes: Rajidae: *Dipturus*) from Argentinean waters. *Zootaxa*, 1921: 35–46.
- Díaz Gómez, J. M. 2009. Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from andean and patagonian South America. *Zoologica Scripta*, 38: 1–7.
- Díaz Gómez, J. M.; Lobo, F. 2006. Historical Biogeography of a Clade of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) based on ancestral areas and Dispersal-Vicariance Analysis (Diva). *Papeis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 46: 261–274.
- Díaz, G. B.; Ojeda, R. A. 2000. Libro Rojo de Mamíferos amenazados de la Argentina. SAREM, 106 pp.
- Díaz, M. M. 1999. Mamíferos de la provincia de Jujuy: sistemática, distribución y ecología. Tesis doctoral, no publicada, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. Tomo I: 1–359.
- Díaz, M. M. 2000. Key to the native mammals of Jujuy Province, Argentina. *Occasional Papers of the Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History*, 7: 1–29.
- Díaz, M. M.; Barquez, R. M. 2002. Los mamíferos de Jujuy. Argentina. L. O. L. A.; Buenos Aires. 308 pp.
- Díaz, M. M.; Braun, J. K.; Mares, M. A.; Barquez, R. M. 2000. An update of the taxonomy, systematics and distribution of the mammals of Salta Province, Argentina. *Occasional Papers of the Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History*, 10: 1–52.
- Díaz, M. M.; Lucherini, M. 2006. Mephitidae, Mustelidae, Procyonidae. 100–107. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Díaz, M. M.; Lucherini, M. 2006. Orden Carnivora. 89–93. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Díaz, M. M.; Pardiñas, U. F. J.; Barquez, R. M. 2006. Tribu Thomasomyini. 191–192. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Díaz, M. M.; Solari, S.; Aguirre, L. F.; Aguiar, L. M. S.; Barquez, R. M. 2016. Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica. Publicación especial Nro. 2, PCMA (Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina), 157 pp.
- Díaz, M. M.; Teta, P.; Pardiñas, U. F. J.; Barquez, R. M. 2006. Tribu Phyllotini. 175–189. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Didier, D. A. 1995. Phylogenetic systematics of extant chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei). *American Museum Novitates*, 3119: 1–86.
- Didier, D. A. 2003. Fishes I: 91–95. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Gale Group.
- Didier, D. A. 2004. Phylogeny and classification of extant Holocephali: 115–135. En: J. C. Carrier; J. A. Musick; M. R. Heithaus (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Didier, D. A.; J. M. Kemper, and D. A. Ebert. 2012. Chapter 4, Phylogeny, biology, and classification of extant holocephalans. In *Biology of Sharks and Their Relatives* (2nd ed.), pp. 70–121. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Diogo, R. 2003. Higher-level phylogeny of Siluriformes: an overview: 353–384. En: Arratia G.; Kapoor B. G.; Chardon M.; Diogo R. (Eds.), *Catfishes*. Science Publishers Inc, Enfield.
- Diogo, R. 2004. Phylogeny, origin and biogeography of catfishes: support for a Pangean origin of 'modern teleosts' and reexamination of some Mesozoic Pangean connections between the Gondwanan and Laurasian supercontinents. *Animal Biology*, 54: 331–351.
- Diogo, R. 2005. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Pimelodus blochii*, comparison with other pimelodines, and comments on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Pimelodinae (Ostariophysi: Siluriformes). *European Journal of Morphology*, 42: 115–126.

- Diogo, R., Abdala, V., Lonergan, N.; Wood, B. A. 2008. From fish to modern humans--comparative anatomy, homologies and evolution of the head and neck musculature. *Journal of Anatomy* 213, 391-424.
- Diogo, R., Hinitis, Y.; Hughes, S. M. 2008. Development of mandibular, hyoid and hypobranchial muscles in the zebrafish: homologies and evolution of these muscles within bony fishes and tetrapods. *BMC Developmental Biology* 8, 24.
- Diogo, R.; Abdala, V. 2010. *Muscles of vertebrates. Comparative Anatomy, Evolution, Homologies and Development*. Boca Bacon, New York, Oxon / Enfield: CRC Press / Science Publishers. 477 pp.
- Diogo, R.; Abdala, V. 2010. *Muscles of vertebrates: comparative anatomy, evolution, homologies and development*. CRC Press; Enfield, N.H.: Science Pub.
- Diogo, R.; Chardon, M. 2000. The structures associated with catfish (Teleostei: Siluriformes) mandibular barbels: Origin, anatomy, function, taxonomic distribution, nomenclature and synonymy. *Netherlands Journal of Zoology*, 50: 455-478.
- Diogo, R.; Kelly, R. G.; Christiaen, L.; Levine, M.; Ziermann, J. M.; Molnar, J. L.; Noden, D. M.; Tzahor, E. 2015. A new heart for a new head in vertebrate cardiopharyngeal evolution. *Nature*, 520 (7548): 466-433.
- Diogo, R.; Vandewalle, P. 2003. Catfishes as a Case Study for Discussions on General Evolution: The Importance of Functional Uncouplings in Morphological Macroevolution. *European Journal of Morphology*, 41: 139-148.
- Diogo, R.; Wood, B. A. 2012. *Comparative anatomy and phylogeny of primate muscles and human evolution*. Science Publishers; Marketed and Distributed by CRC Press.
- Ditrich, H. 2007. The origin of vertebrates: a hypothesis based on kidney Development. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 435-441.
- Dixon, J. R.; Soini, P. 1986. *The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru*. Milwaukee Public Museum, Milwaukee; 154 pp.
- Docker, M. F. (Ed.). 2014. *Lampreys: Biology, Conservation and Control (Vol. 1)*. Springer.
- Dodou, E., Verzi, M. P., Anderson, J. P., Xu, S. M.; Black, B. L. 2004. Mef2c is a direct transcriptional target of ISL1 and GATA factors in the anterior heart field during mouse embryonic development. *Development* 131, 3931-3942.
- Dominguez, P.; Jacobson, A. G.; Jefferies, R. P. 2002. Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. *Nature*, 417: 841-844.
- Domning, D. P. 2001. The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature*, 413: 625-427.
- Donoghue, P. C. J.; Forey, P. L.; Aldridge, R. J. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews*, 75: 191-251.
- Donoghue, P. C. J.; Purnell, M. A. 2005. Genome duplication, extinction and vertebrate evolution. *Trends in Ecology Evolution*, 20: 312-319.
- Donoghue, P. C. J.; Sansom, I. J. 2002. Origin and early evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy Research and Technique*, 59: 352-372.
- Donoghue, P. C. J.; Sansom, I. J.; Downs, J. P. 2006. Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 306: 278-294.
- Donoghue, P. C. J.; Sansom, I. J.; Downs, J. P. 2006. Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development. *Journal of Experimental Zoology, Molecular and developmental evolution*, 306B: 278-294.
- Donoghue, P. C.; Keating, J. N. 2014. Early vertebrate evolution. *Palaeontology*, 57: 879-893.
- Douady, C. J.; Dosay, M.; Shivji, M. S.; Stanhope, M. J. 2003. Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 215-221.
- Douady, C. J.; Douzery, E. J. P. 2003. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 285-296.
- Douglas, D. A.; Janke, A.; Arnason, U. 2006. A mitogenomic study on the phylogenetic position of snakes. *Zoologica Scripta*, 35: 545-558.
- Douglas, R. H.; Collin, S. P.; Corrigan, J. 2002. The eyes of suckermouth armoured catfish (Loricariidae, subfamily Hypostomus): pupil response, lenticular longitudinal spherical aberration and retinal topography. *Journal of Experimental Biology*, 205: 3425-3433.
- Dragoo, J. W.; Honecutt, R. L. 1997. Systematics of mustelid-like carnivores. *Journal of Mammalogy*, 78: 426-443.
- Drapeau, M. S. M. 2008. Enthesis bilateral asymmetry in humans and African apes. *Journal of Comparative Human Biology*, 59: 93-109
- Duarte, J. M. B.; Varela, D.; Piovezan, U.; Beccaceci, M. D.; Garcia, J. E. 2016. *Blastocerus dichotomus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T2828A22160916. Downloaded on 16 May 2018.
- Dubois, A. 2017. The nomenclatural status of *Hysaplesia*, *Hylaplesia*, *Dendrobates* and related nomina (Amphibia, Anura), with general comments on zoological nomenclature and its governance, as well as on taxonomic databases and web-sites. *Bionomina* 11: 1-48.
- Dubois, A.; Bour, R. 2010. The distinction between family-series and class-series nomina in zoological nomenclature, with emphasis on the nomina created by Batsch (1788, 1789) and on the higher nomenclature of turtles. *Bonn Zoological Bulletin*, 57(2): 149-171.
- Duellman, W. E. 1970. *The hylid frogs of Middle America*. Monographies of the University of Kansas Museum of Natural History, 1: xi + 753 pp.

- Duellman, W. E. 2001. En: The Hylid frogs of Middle America, Volume 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca: 695–1159.
- Duellman, W. E.; Marion, A. B.; Hedges, S. B. 2016. Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa*, 4104: 1–109.
- Duellman, W. E.; Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibia*. McGraw Hill Public Co.; 605 pp.
- Dulvy, N. K.; Reynolds, J. D. 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 264: 1309–1315.
- Dumbacher, J. P.; Wako, A.; Derrickson, S. R.; Samuelson, A.; Spande, T. F.; Daly, J. W. 2004. Melyrid beetles (Choresine): A putative source for the batrachotoxin alkaloids found in poison-dart frogs and toxic passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 101: 15857–15860.
- Dunnum, J. L. 2005. Familia Caviidae: 688-690. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Duque-Osorio, J. F. 2003. Crestas Neurales, placodas y arcos branquiales: una revisión evolutiva y embriológica de datos básicos y recientes. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27: 291–307.
- Duran, F.; E. L. Kubisch; J. M. Boretto. 2018. Thermal physiology of three sympatric and syntopic Liolaemidae lizards in cold and arid environments of Patagonia (Argentina). *Journal of Comparative Physiology B*, 188: 141–152.
- Dyer, B. S.; Chernoff, B. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zoological Journal Linnean Society*, 117: 1–69.
- Dyke, G. J.; Gulas, B. E.; Crowe, T. M. 2003. The suprageneric relationships of galliform birds (Aves: Galliformes): a cladistic analysis of morphological characters. *Zoological Journal Linnean Society*, 137: 227–244.
- Dyke, G.; Kaiser, G. (Eds.). 2011. *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds*. John Wiley Sons.
- Ebert, D. 2003. *Sharks, rays, and chimaeras of California*. University of California Press, Ltd. California Natural History Guides, 71: 284 pp.
- Ebert, D. A.; Davis, C. D. 2007. Description of skate egg cases (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from the eastern North Pacific. *Zootaxa*, 1393: 1–18.
- Edgeworth, F. H. 1935. *The cranial muscles of vertebrates*. The University Press.
- Ehrlich P. R.; Daily, G. C. 1993. Population Extinction and Saving Biodiversity. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 22: 64–73.
- Eick, G. N.; Jacobs, D. S.; Matthee, C. A. 2005. A Nuclear DNA Phylogenetic Perspective on the Evolution of Echolocation and Historical Biogeography of Extant Bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution*, 22: 1869–1886.
- Eizirik E.; Murphy W. J.; Koepfli K. P.; Johnson W. E.; Dragoo J. W.; O'Brien S. J. 2010. Pattern and timing of the diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56 (1): 49–63.
- Elinson, R. P. 2001. Direct development: an alternative way to make a frog. *Genesis*, 29: 91–95.
- Elton, S. 2008. The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa. *Journal of Anatomy*, 212: 377–393. Ltd
- Elzanowski, A. 2001. A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46: 519–532.
- Elzanowski, A. 2002. Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany): 129–159. En: Chiappe, L.; Witmer, L. (Eds.) *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley, University of California Press.
- Emerling, C. A. 2016. Archelosaurian color vision, parietal eye loss and the crocodylian nocturnal bottleneck. *Molecular Biology and Evolution*, 34: 666–676.
- Emery, N.; Clayton, N. 2004. The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science*, 306: 1903–1907.
- Emmons, L. H.; Patton, J. L.; Leite, Y. L. R. 2015b. Subfamily Dactylomyiinae: 880–886. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Emmons, L.H.; Leite, Y. L. R.; Patton, J. L. 2015a. Family Echimyidae: 877. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Enders, A. C. 2008. Placentation in armadillos, with emphasis on development of the placenta in polyembryonic species. 171–180. En: *The Biology of the Xenarthra* (Vizcaíno, S. F.; Loughry, W. J.; Eds.). University Press of Florida, 640 pp.
- Engelmann, G. F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilings. *Smithsonian Institution Press, Washington, DC*: 51–64.
- Engelmann, G. F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra: 51–63. En: Montgomery, G. G. (Ed.) *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilings*. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Enriquez, J., de Taffin, M., Crozatier, M., Vincent, A.; Dubois, L. 2012. Combinatorial coding of *Drosophila* muscle shape by Collier and Nautilus. *Developmental Biology* 363, 27–39.
- Enriquez, P. L.; Eisermann, K.; Mikkola, H.; Motta-Junior, J. C. 2017. A Review of the Systematics of Neotropical Owls (Strigiformes). En: Enriquez, P. L. (Ed.) *Neotropical Owls* (pp. 7–19). Springer, Cham.
- Erdmann, M. V.; Caldwell, R. L. 2000. How new technology put a coelacanth among the heirs of Piltown man. *Nature*, 406: 343.
- Erickson, G. M.; Gignac, P. M.; Stepan, S. J.; Lappin, A. K.; Vliet, K. A.; Brueggen, J. A.; Inouye, B. D.; Kledzik, D.; Webb, G. J. W. 2012. Insights into the ecology and evolutionary success of crocodylians revealed through bite-force and tooth-pressure experimentation. *PloS One*, 7(3): e31781.



- Ericson, P. 1998. Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes). *Zoological Journal Linnean Society*, 121: 429–483.
- Ericson, P. G. P.; Anderson, C. L.; Britton, T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Källersjö, M.; Ohlson, J. I.; Parsons, T. J.; Zuccon, D.; Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, 2: 543–547.
- Ericsson, J.; Larson, G.; Gunnarsson, U.; Bed'hom, B.; Tixier-Boichard, M.; et al. 2008. Identification of the Yellow Skin Gene Reveals a Hybrid Origin of the Domestic Chicken. *PLoS Genetics*, 4: e1000010.
- Escalante, P. 1993. Curación moderna de colecciones ornitológicas. Unión de Ornítólogos Americanos, Washington, D. C.; 119 pp.
- Eschmeyer, W. N. 1998. Catalog of fishes. California Academy of Sciences, 2905 pp.
- Escobar Gutiérrez, A.; Amezcuza de Bernés, M. E. 1981. El armadillo: un nuevo animal de experimentación para el estudio de la zoonosis. *Ciencia Veterinaria*, 3: 199–229.
- Escriva, H.; Manzon, L.; Youson, J.; Laudet, V. 2002. Analysis of Lamprey and Hagfish Genes Reveals a Complex History of Gene Duplications During Early Vertebrate Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1440–1450.
- Escudero, P. C.; Minoli, I.; Gonzalez Marin, M. A.; Morando, M.; Ávila, L. J. 2016. Melanism and ontogeny: a case study in lizards of the *Liolaemus fitzingerii* group (Squamata: Liolaemini). *Canadian Journal of Zoology*, 2016, 94: 199–206.
- Esnal, G. B. 1981. Thaliacea: Salpidae: 793–808. En: Boltovskoy, D. (Ed.) Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental, y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Esnal, G. B. 1999a. Appendicularia: 1375–1399. En: Boltovskoy, D. (Ed.) South Atlantic Zooplankton, vol. 2, Backhuys Publishers, Leiden.
- Esnal, G. B. 1999b. Pyrosomatida: 1401–1408. En: South Atlantic Zooplankton (Boltovskoy, D. (Ed.)), vol. 2, Backhuys Publishers, Leiden.
- Esnal, G. B.; Daponte, M. C. 1999a. Doliolida: 1409–1421. En: Boltovskoy, D. (Ed.) South Atlantic Zooplankton, vol. 2, Backhuys Publishers, Leiden.
- Esnal, G. B.; Daponte, M. C. 1999b. Salpida: 1423–1443. En: Boltovskoy, D. (Ed.) South Atlantic Zooplankton, vol. 2, Backhuys Publishers, Leiden.
- Espinosa, A. 1998. Phylogenetic relationships among the Trogons. *The Auk*, 115: 937–954.
- Espinosa, D.; Llorente B.; J. 1991. Biogeografía de la Vicarianza: historia e introducción a los fundamentos y métodos: 35–96. En: Llorente B. J. (Ed.) Historia de la biogeografía, centros de origen y vicarianza. Facultad de Ciencias, Servicios Editoriales, UNAM, México.
- Espinosa, D.; Llorente B.; J. 1993. Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas. Edic. Técnico Científicas S. A. de C. V.; México, 133 pp.
- Espinoza, R. E. 1996. Correlaciones ecológicas y evolutivas del viviparismo en lagartos de género *Liolaemus* (Iguania: Tropicuridae). Resúmenes IV Congreso Latinoamericano Herpetológica, octubre 14-19, Santiago de Chile.
- Espinoza, R. E.; Wiens, J. J.; Tracy C. R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 101: 16819–16824.
- Esselstyn, J. A.; Oliveros, C. H.; Swanson, M. T.; Faircloth, B. C. 2017. Investigating difficult nodes in the placental mammal tree with expanded taxon sampling and thousands of ultraconserved elements. *Genome Biology and Evolution*, 9: 2308–2321.
- Estalles, M. L.; Chiamonte, G. E.; Faria, V. V.; Luzzatto, D. C.; Díaz de Astarloa, J. M. D. 2016. The southernmost range limit for the hidden angelshark *Squatina occulta*. *Marine Biodiversity Records*, 9: 58.
- Estes, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, USA.
- Estes, R.; de Queiroz, K.; Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata: 119–281. En: Estes, R.; Pregill, G. (Eds.). Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California.
- Etchepare, E.; Bellini, G. P.; Giraudo, A. R.; Arzamendia, V.; Calamante, C.; Williams, J. 2012b. *Tomodon ocellatus* Duméril, Bibron Duméril, 1854. Falsa yarará caracolera pampeana En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 354.
- Etchepare, E.; Giraudo, A. R. 2012. *Hydrops caesus* Scrocchi, Ferreira, Giraudo, Ávila Motte, 2005. Falsa coral de estero sureña. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 354.
- Etchepare, E.; Giraudo, A. R.; Arzamendia, V. 2012a. *Philodryas agassizii* Jan, 1863. Culebra verde listada En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 354.
- Etheridge, R. E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adpersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum Novitates*, 3142: 1–34.
- Etheridge, R. E. 2000. A review of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropicuridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs*, 14: 293–352.
- Evans, H. E. 1982. En: Petrak, M. L. (Ed.) Diseases of cage and aviary Birds. 2da edición, Lee Febiger, Philadelphia, USA.
- Evans, S. E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the origin, evolution and early diversification of squamate reptiles (Lepidosauria: Diapsida). *Biological Reviews*, 78: 513–551.

- Evans, S. E. 2008. The skull of lizards and Tuatara: 1–348. En: Gans, C.; Gaunt, A. S.; Adler, K. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Evans, S. E.; Chure, D. 1988. Paramaceloid lizard skulls from Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 99–114.
- Excurra, M. D.; Novas, F. E. 2016. Theropod dinosaurs from Argentina. *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN, 6, 139–56.
- Fabius, D. 2004. *Phrynosops hilarii*: general information and notes on captive husbandry and breeding. *Manuoria*, 7: 28–38.
- Fabre, O.; Guyot, J. L.; Salas-Gismondi, R.; Malaver-Pizarro, M.; Maniero, E. 2008. Los chachapoya de la región de Soloco: Chaquil, del sitio de hábitat a la cueva funeraria. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 37: 271–292.
- Fabre, P. H.; Hautier, L.; Dimitrov, D.; Douzery, E. J. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC evolutionary biology*, 12: 88.
- Fabre, P. H.; Hautier, L.; Douzery, E. 2015. A synopsis of rodent molecular phylogenetics, systematics and biogeography. *Evolution of the Rodents*. En: Cox, P. G.; Hautier, L. (Eds.). *Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge University Press, Cambridge, 5: 19–69.
- Fabrezi M. 2006. Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 44: 153–166.
- Fabrezi M. 2011. Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. *Evolutionary Biology*, 38: 390–411.
- Fabrezi M.; Quinzio S. I. 2008. Morphological evolution in Ceratophryinae frogs (Anura, Neobatrachia): the effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154: 752–780.
- Fabrezi, M. 2012. Heterocronía y variación morfológica en anuros. *Cuadernos de Herpetología*, 26; 29–47.
- Fabrezi, M.; Cruz, J. C. 2014. Ontogeny of the thyroid glands during larval development of South American horned frogs (Anura, Ceratophryidae). *Evolutionary Biology*, 41; 606–618.
- Fabrezi, M.; Marcus, A.; Scrocchi, G. 1985. Contribución al conocimiento de los Leptotyphlopidae de Argentina: I. *Leptotyphlops weyrauchi* y *L. albipuncta*. *Cuadernos de Herpetología*, 1: 1–20.
- Fagundes, V.; Camancho, J. P. M.; Yonenaga-Yassuda, Y. 2004. Are dot-like chromosomes in *Trinomys iheringi* (Rodentia, Echimyidae) B chromosomes?. *Cytogenetic and Genome Research*, 106: 159–64.
- Fain, M. G.; Houde, P. 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution*, 58: 2558–2573.
- Fain, M. G.; Houde, P. 2007. Multilocus perspectives on the monophyly and phylogeny of the order Charadriiformes (Aves). *BMC Evolutionary Biology*, 7: 35.
- Fain, M. G.; Krajewskib, C.; Houde, P. 2007. Phylogeny of “core Gruiformes” (Aves: Grues) and resolution of the Limpkin-Sungrebe problem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43: 515–529.
- Faivovich J.; Ferraro D. P.; Basso N. G.; Haddad C. F. B.; Rodrigues M. T.; Wheeler W. C.; Lavilla E. O. 2012. A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution. *Cladistics* 28: 460–482.
- Faivovich J.; Haddad C. F. B.; Garcia P. C. A.; Frost D. R.; Campbell J. A.; Wheeler W. C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1–240.
- Faivovich J.; Pereyra M. O.; Luna M. C.; Hertz A.; Blotto B. L.; Vásquez-Almazán C. R.; ... Haddad C. F. B. 2018. On the monophyly and relationships of several genera of Hylini (Anura: Hylidae: Hylinae), with comments on recent taxonomic changes in hylids. *South American Journal of Herpetology* 13:1–32.
- Faivovich, J.; Haddad, C. F. B.; Baêta, D.; Jungfer, K. -H.; Álvares, G. F. R.; Brandão, R. A.; Sheil, C.; Barrientos, L. S.; Barrio-Amorós, C. L.; Cruz, C. A. G. Wheeler, W. C. 2009. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics*, 26, 227–261.
- Faivovich, J.; Haddad, C. F. B.; Garcia, P. C. A.; Frost, D. R.; Campbell, J. A.; Wheeler, W. C.; 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: a phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294: 1–240.
- Faivovich, J.; L. Nicoli, B. L. Blotto, M. O. Pereyra, D. Baldo, J. S. Barrionuevo, M. Fabrezi, E. R. Wild, and C. F. B. Haddad. 2014. Big, bad, and beautiful: phylogenetic relationships of the Horned Frogs (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 9: 207–227.
- Falabella, V.; Campagna, C. y Croxall, J. (eds.). 2009. *Atlas del Mar Patagónico. Especies y espacios*. Buenos Aires, Wildlife Conservation Society y BirdLife International.
- Falkenmark, M.; Klohn W.; Lundqvist, J.; Postel, S.; Rockström, J.; Seckler D.; Shuval, H.; Wallace, J. 1998. Water Scarcity as a Key Factor Behind Global Food Insecurity: Round Table Discussion. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 27: 148–154.
- Fang, Y. Q.; Weng, Y. Z. 2002. Neuroendocrine regulation of structure and function in the endostyle of amphioxus, *Branchiostoma belcheri*. *Progress in Natural Science*, 12: 904–908.
- Farmer, C. G 2015. Similarity of crocodylian and avian lungs indicates unidirectional flow is ancestral for archosaurs. *Integr Comp Biol* pp 1–10.
- Farmer, C. G. 2006. On the origin of avian air sacs. *Respiration Physiology and Neurobiology* 154: 89–106.

- Farmer, C. G. 2010. The provenance of alveolar and parabronchial lungs: insights from paleoecology and the discovery of cardiogenic, unidirectional airflow in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 83: 561–575.
- Farmer, C. G.; Sanders K. 2010. Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science*, 327: 338–340.
- Faurby, S.; Svenning, J.-C. 2015 A species-level phylogeny of all extant and late Quaternary extinct mammals using a novel heuristic-hierarchical Bayesian approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 84: 14–26.
- Feduccia, A. 1999. The Origin and Evolution of Birds, Second Edition. Yale University Press, New Haven.
- Feduccia, A. 2002. Birds are Dinosaurs: Simple Answer to a Complex Problem. *The Auk*, 119: 1187–1201.
- Feller, A. E.; Hedges, S. B. 1998. Molecular evidence for the early history of living amphibians. *Molecular phylogenetics and evolution*, 9: 509–516.
- Feller, A. E.; Hedges, S. B. 1998. Molecular evidence for the early history of living amphibians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 509–516.
- Feng, Y. J.; Blackburn, D. C.; Liang, D.; Hillis, D. M.; Wake, D. B.; Cannatella, D. C.; Zhang, P. 2017. Phylogenomics reveals rapid, simultaneous diversification of three major clades of Gondwanan frogs at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: E5864–E5870.
- Fernandez, A. Z.; Tablante, A.; Bartoli, F.; Beguin, S.; Hemker, H. C.; Apitz-Castro, R. 1998. Expression of biological activity of draculin, the anticoagulant factor from vampire bat saliva, is strictly dependent on the appropriate glycosylation of the native molecule. *Biochim Biophys Acta*, 1425 (2): 291–299. PMID 9795244.
- Fernández, G. J.; Rebores, J. C. 2003. Male parental care in Greater Rheas (*Rhea americana*) in Argentina. *The Auk* 120: 418–428.
- Fernández, H. R.; Cuezco, M. G. 1997. La Región Neotropical: Algunos Aspectos Históricos. Serie Monográfica y Didáctica, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, 35: 1–40.
- Fernández, H. R.; Fernández, L. 1995. La biodiversidad del zoobentos en ríos de montaña de Tucumán, la trucha como amenaza: 149–156. En: Brown, A. D.; Grau, H. R. (Eds.) *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. Proyecto de Desarrollo agroforestal/ L. I. E. Y.*
- Fernández, H. R.; Fernández, L. 1998. Introduction of Rainbow Trout in Tucumán Province, Argentina: Problems and Solutions. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 27: 584–585.
- Fernández, J. B.; Kubisch, E. L.; Ibarguengoytia, N. R. 2017. Viviparity Advantages in the Lizard *Liolaemus sarmientoi* from the End of the World. *Evolutionary Biology*, 44: 325–338.
- Fernández, J. B.; Smith, J.; Scolaro, A.; Ibarguengoytia, N. R. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology*, 36: 15–22.
- Fernández, L. 1994. Clave para la identificación de los peces de la Provincia de Tucumán (Argentina). *Misceláneas de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán*, 97: 1–27.
- Fernández, L. 2005. Risk of Extinction of a Rare Catfish of Andean Groundwater and its Priority for Conservation. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 34: 269–270.
- Fernández, L. 2018. Family Trichomycteridae—Pencil catfishes, torrent catfishes, and parasitic catfishes (candirús). Pp 311–322. En: van der Sleen, P.; Albert, J. S. (Eds.). *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. Princeton University Press.
- Fernandez, L.; Andreoli Bize, J.; López, H. L. 2017. Peces subterráneos de Sudamérica. *Ciencia Hoy*, 27: 43–47.
- Fernández, L.; Aquino, A. 1994. Nuevas localidades para peces de la cuenca del Río Salí (Tucumán). *Acta Zoológica Lilloana*, 42: 305–308.
- Fernández, L.; de Pinna, M. C. C. 2005. Phreatic Catfish of the Genus *Silvinichthys* from Southern South America (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae). *Copeia*, 2005: 100–108.
- Fernández, V. A.; Rhigini, N.; Rothman, J. M. 2017. Diet and nutritional ecology of Primates in Argentina: current knowledge and new directions: 127–150. En Kowalewski, M. M.; Oklander, L.I. (Eds.) *Primatología in Argentina, 1era edición, SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos)*, Mendoza, Argentina.
- Ferro, L. I. 2006. Familia Sciuridae. 44–45. En: *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución* (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Fialho, R. F.; Rocha, C. F. D.; Vrcibradic, D. 2000. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus*: Ontogenetic shift in plant consumption and seasonal trends in diet. *Journal of Herpetology*, 34: 325–330.
- Field, D. J.; Bercovici, A.; Berv, J. S.; Dunn, R.; Fastovsky, D. E.; Lyson, T. R.; Vajda, V.; Gauthier, J. A. 2018. Early Evolution of Modern Birds Structured by Global Forest Collapse at the End-Cretaceous Mass Extinction. *Current Biology*, 28: 1825–1831.
- Field, D. J.; Gauthier, J. A.; King, B. L.; Pisani, D.; Lyson, T. R.; Peterson, K. J. 2014. Toward consilience in reptile phylogeny: miRNAs support an archosaur, not lepidosaur, affinity for turtles. *Evolution development*, 16: 189–196.
- Field-Cortazares, J.; R. Calderón-Campos. 2009. *Bol Clin Hosp Infant Edo Son*, 26: 33–37
- Figueiredo, J. L.; Menezes, N. A. 1978. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. Museu de Zoologia Universidade de São Paulo, 110 pp.
- Figueroa, A.; McKelvey, A. D.; Grismer, L. L.; Bell, C. D.; Lailvaux, S. P. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PloS one*, 11(9): e0161070.
- Figueroa, D. E.; Martos, P.; Reta, R.; Cousseau, M. B.; Díaz de Astarloa, J. M. 1999. Distribución de las rayas de Argentina y Uruguay y su relación con las masas de agua. VIII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, Trujillo, Perú.

- Finarelli, J. A.; Liow, L. H. 2016. Diversification histories for North American and Eurasian carnivorans. *Biol. J. Linn. Soc.* 118: 26–38.
- Fink, S. V.; Fink, W. L. 1996. Interrelationships of the Ostariophysi: 209–249. En: M. Stiassney, L. Parenti, D. Johnson (Eds.) *Interrelationships of Fishes*. Academic Press.
- Finnerty, J. R. 2000. Head start. *Nature*, 408: 778–781.
- Fischer J, Licht M, Kriwet J, Schneider JW, Buchwitz M, Bartsch P. 2014. Egg capsule morphology provides new information about the interrelationships of chondrichthyan fishes. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12: 389–99.
- Fitzgerald, L. A.; Chani, J. M.; Donadio, O. E. 1991. *Tupinambis* lizards in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. En: Robinson, J.; Redford, K. (Eds.) *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Fitzgerald, L. A.; Cruz, F. B.; Perotti M. G. 1993. The reproductive cycle and size at first maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the dry chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, 27: 70–78.
- Fitzgerald, L. A.; Cruz, F. B.; Perotti, M. G. 1999. Phenology of a lizard assemblage in the dry chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, 33: 522–535.
- Fitzgerald, L. A.; Porini, G.; Lichtschein, V. 1994. Aspectos históricos, estado actual, y perspectivas futuras del manejo de *Tupinambis* en Argentina. *Interciencia*, 19: 166–170.
- Fjeldså, J.; Bonan, A. 2017. Seedsnipes (Thinocoridae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/52246> on 11 May 2017).
- Fjeldså, J.; Irestedt, M.; Ericsson, P. G. P. 2005. Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. *Journal of Ornithology*, 146: 1–13.
- Fjeldså, J.; Zuccon, D.; Irestedt, M.; Johansson, U. S.; Ericson, P. G. P. 2003. *Sapayoa aenigma*: a New World representative of “Old World suboscines”. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 270 (Supplement 2): 238–241.
- Flemming, A. F.; Branch, W. R. 2001. Extraordinary case of matrotrophy in the African skink *Eumecia anchietae*. *Journal of Morphology*, 247: 264–287.
- Flood, P. R. 1968. Structure of the segmental trunk muscle in *Amphioxus* with notes on the course and “endings” of the so-called ventral root fibres. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*; 84: 389–416.
- Flood, P. R. 2003. House formation and feeding behaviour of *Fritillaria borealis* (Appendicularia: Tunicata). *Marine Biology*, 143: 467–475.
- Flores, D. A. 2003. Estudio sistemático y zoogeográfico de los marsupiales argentinos (Mammalia, Marsupialia). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina. 325 pp.
- Flores, D. A. 2006. Orden Didelphimorphia. 31–46. En: Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución (Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Flores, D. A. 2009. Phylogenetic Analyses of Postcranial Skeletal Morphology in Didelphid Marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 320: 1–81.
- Flores, D. A.; Díaz, M. M.; Barquez, R. M. 2000. Mouse opossums (Didelphimorphia, Didelphidae) of north-western Argentina: systematics and distributions. *Zeitschrift für Saugtierkunde*, 65: 1–19.
- Flynn, J. J.; Finarelli, J. A.; Zehr, S.; Hsu, J.; Nedbal, M. A. 2005. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Systematic Biology*. 54: 317–37.
- Fonseca de Almeida-Val, V.; Nozawa, S.; Lopes, N.; Aride, P.; Mesquita-Saad, L.; Mazare Paula da Silva, M.; et al. 2011. Biology of the South American lungfish, *Lepidosiren paradoxa*. En: *The Biology of Lungfishes*, eds J. Jorgensen and J. Joss (Enfield: Science Publishers): 129–148.
- Font, E. 1996. Capítulo 5: Los sentidos químicos de los reptiles. Un enfoque etológico. Pages 197–260 En: *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*.
- Ford, L. S. 1993. The phylogenetic position of the dart-poison frogs (Dendrobatidae) among anurans: an examination of the competing hypotheses and their characters. *Ethology, Ecology and Evolution*, 5: 219–231.
- Ford, L.; Cannatella, D. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, 7: 94–117.
- Forey, P. L.; Littlewood, D. T. J.; Ritcher, P.; Meyer, A. 1996. Interrelationships of Elopomorph Fishes. Cap. IX. *Interrelationships of Fishes*. Academic Press.
- Fox, M. 2007. Hunting chimps may change view of human evolution. Archivado desde el original el 24 de febrero de 2007. Consultado el 14 de febrero de 2018.
- Fox, S. F.; Shipman P. 2003. Social behaviour at high and low elevations: Environmental release and phylogenetic effects in *Liolaemus* pp. 310–355. En: Fox S. F.; McCoy J. K.; T. A. Baird (Eds.). *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins press, USA.
- Foxton, P. 1966. The distribution and life-history of *Salpa thompsoni* Foxton with observations on a related species, *Salpa gerlachei* Foxton. *Discovery Reports*, 34: 1–116.
- Fraga, R. Bonan, A. 2017. New World Blackbirds (Icteridae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Fraga, R. M. 1985. Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds: 829–844. En: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S.; Buckley, F. G. (eds.) *Neotropical Ornithology*. *Ornithological Monographs*, 36.
- Francini, F.; Peluso, F. O.; Grisolia, C. S. 1991. Observaciones sobre una postura de *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron y Duméril, 1854). (Ophidia: Colubridae). *Neotropica*, 37: 25–29.

- Franzen J. L.; Gingerich, P. D.; Habersetzer, J.; Hurum, J. H.; von Koenigswald, W.; Smith, B. H. 2009. Complete Primate Skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology. *PloS one*, 4: e5723.
- Fraser, G. J.; Cerny, R.; Soukup, V.; Bronner-Fraser, M.; Streebman, J. T. 2010. The odontode explosion: the origin of tooth-like structures in vertebrates. *Bioessays*, 32(9), 808–817.
- Frazaõ, A.; H. R. da Silva, and C. A. de M. Russo. 2015. The Gondwana breakup and the history of the Atlantic and Indian Oceans unveils two new clades for early neobatrachian diversification. *PloS one*, 10: e0143926: 1–18.
- Frazier, J. 1984. Las tortugas marinas en el Océano Atlántico sur occidental. *Asociación Herpetológica Argentina, Serie Divulgación*, 2: 1–22.
- Freiberg, M. 1981. *Turtles of South America*. TFH Publ.; Neptune City, N. J. 125 pp.
- Freiberg, M. A. 1947. El alotipo de la tortuga *Platemys pallidipectoris* Freiberg. *Physis*, 20: 112–114.
- Freiberg, M. A. 1954. Vida de batracios y reptiles sudamericanos. *Cesarini Hnos.; Bs. As.*; 192 pp.
- Freiberg, M. A. 1967. Tortugas de la Argentina. *Ciencia e Investigación*, 23: 351–363.
- Freiberg, M. A. 1975. El mundo de las tortugas. 2ª edición. *Albatros, Bs. As.*; 143 pp.
- Freiberg, M. A. 1977. Reptilia. Testudines o Chelonia. En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. FECIC, Bs. As.; 42: 1–55.
- Freire, S. E.; Morrone, J. J.; Crisci, J. V. 1998. Cladistic measures for conservation in Southern South America: A view the Asteraceae (Angiosperms) and Curculionidae (Insecta: Coleoptera). *Physis, Secc. C*, 55: 27–32.
- Freitas, R.; Zhang, G.; Cohn, M. J. 2006. Evidence that mechanisms of fin development evolved in the midline of early vertebrates. *Nature*, 442: 1033–1037.
- Fricke, H.; Hissmann, K.; Schauer, J.; Erdmann, M.; Moosa, M. K.; Plante, R. 2000. Biogeography of the Indonesian coelacanth. *Nature*, 403: 38.
- Friedman, M. 2010. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 1675–1683.
- Friedman, M.; Brazeau, M. D. 2010. Sequences, stratigraphy and scenarios: what can we say about the fossil record of the earliest tetrapods? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20101321.
- Friedman, M.; Coates, M. I. 2006. A newly recognized fossil coelacanth highlights the early morphological diversification of the clade. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 273, 245–250.
- Fritz, U.; P. Havaš. 2007. Checklist of Chelonians of the World. *Vertebrate Zoology*, 57: 149–368.
- Fröbisch, N. B.; Carroll, R. L.; Schoch, R. R. 2007. Limb ossification in the Paleozoic branchiosaurid *Apateon* (Temnospondyli) and the early evolution of preaxial dominance in tetrapod limb development. *Evolution Development*, 9: 1, 69–75.
- Fröbisch, N. B.; Reisz, R. R. 2008. A new Lower Permian amphibamid (Dissorophoidea, Temnospondyli) from the fissure fill deposits near Richards Spur, Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 1015–1030.
- Froehlich, D. J. 1999. Phylogenetic systematics of basal perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 140 - 159.
- Froese, R.; Pauly, D. (Eds.) 2008. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (07/2008).
- Frost, D. (Ed.) 1985. *Amphibian species of the world*. Allen Press. xi + 1–732.
- Frost, D. R. 2018. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6. 0 (Consultada el 2/3/2018). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost, D. R.; Etheridge, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian Lizards (Reptilia: Squamata). *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 81: 1–65.
- Frost, D. R.; Etheridge, R.; Janies, D.; Titus, T. A. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates*, 3343: 1–38.
- Frost, D. R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R. H.; Haas, A.; Haddad, C. F. B.; De Sá, R. O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S. C.; Raxworthy, C. J.; Campbell, J. A.; Blotto, B. L.; Moler, P.; Drewes, R. C.; Nussbaum, R. A.; Lynch, J. D.; Green, D. M.; Wheeler, W. C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (297): 1–370.
- Frutos, N.; Belver, L. C. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, (1993) (Iguania: Liolaemini) en el noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 21: 83–32.
- Frutos, N.; Camporro, L. A.; Ávila, L. J. 2007. Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el Centro de Chubut, Argentina. *Gayana*, 71: 142–149.
- Fry, B. G.; Vidal, N.; Norman, J. A.; Vonk, F. J.; Scheib, H.; Ryan Ramjan, S. F.; Kuruppu, S.; Fung, K.; Hedges, S. B.; Richardson, M. K.; Hodgson, W. C.; Ignjatovic, V.; Summerhayes, R.; Kochva, E. 2006. Early evolution of the venom system in lizards and snakes. *Nature*, 439: 584–588.
- Fry, B. G.; Wroe, S.; Teeuwisse, W.; van Osch, M. J.; Moreno, K.; Ingle, J.; . . Winter, K. L. 2009. A central role for venom in predation by *Varanus komodoensis* (Komodo Dragon) and the extinct giant *Varanus (Megalania) priscus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 8969–8974.
- Frydlová, P.; Frynta, D. 2015. Strong support for Rensch's rule in an American clade of lizards (Teiidae and Gymnophthalmidae) and a paradox of the largest tejus. *Science of Nature*, 102: 11 p.
- Fuchs, J.; Johnson, J. A.; Mindell, D. P. 2015. Rapid diversification of falcons (Aves: Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene. *Molecular phylogenetics and evolution*, 82, 166–182.

- Fudge, D. S.; Szewciw, L. J.; Schwalb, A. N. 2009. Morphology and Development of Blue Whale Baleen: An Annotated Translation of Tycho Tullberg's Classic 1883 Paper. *Aquatic Mammals*, 35 (2): 226-252.
- Fugler, C. M. 1986. La estructura de una comunidad herpetológica en las selvas benianas en la estación de sequía. *Ecología en Bolivia*, 8: 1-20.
- Fujita, M. K.; Engstrom, T. N.; Starkey, D. E.; Shaffer, H. B. 2004. Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 1031-1040.
- Fullola, J. M.; Nadal, J. 2005. Introducción a la prehistoria: 55. En: UOC (Ed.) *La evolución de la cultura humana*. Barcelona (primera edición). ISBN 84-9788-153-2.
- Fulton, T. L.; Strobeck, C. 2006. Molecular phylogeny of the Arctoidea (Carnivora): Effect of missing data on supertree and supermatrix analyses of multiple gene data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 165-181.
- Fulvio Pérez, C.; K. Delhey; P. Petracci; L. Ávila. 2009. Natural History: *Leiosaurus belli*. Predation. *Herpetological Review*, 40: 89-89.
- Fulvio Pérez, C.; N. Frutos; M. Kozykariski; M. Morando; D. Pérez; L. Ávila. 2011. Lizards of Rio Negro Province, northern Patagonia, Argentina. *Check List*, 7: 202-219.
- Funk, V. A. 1997. Using Collection Data and GIS to examine Biodiversity Information Levels in Guyana: 117-128. En: Hoagland, E.; Rossman, A. Y. (Eds.) *Global Genetic Resources: Access, Ownership, and Intellectual Property Rights*. K. Association of Systematics Collections. U. S. A.
- Furlong, R. F.; Holland, P. W. H. 2002. Bayesian phylogenetic analysis supports monophyly of ambulacraria and of cyclostomes. *Zoological Science*, 19: 593-599.
- Gaetano, L. C.; Abdala, F. 2015. The stapes of gomphodont cynodonts: insights into the middle ear structure of non-mammaliaform cynodonts. *PloS one*, 10: e0131174.
- Gaffney, E. S. 1979. Tetrapod monophyly: a phylogenetic analysis. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 13: 92-105.
- Gaffney, E. S.; Meylan, P. A. 1988. A phylogeny of turtles: 157-219. En: Benton, M. J. (Ed.) *The phylogeny and classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Systematic Association Special Volume 35A.
- Gaffney, E. S.; Tong, H.; Meylan, P. A. 2006. Evolution of the side-necked turtles: the Families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 300: 1-698.
- Gagneux, P.; Varki, A. 2001. Genetic differences between humans and great apes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 2-13.
- Galewski, T.; Mauffrey, J. F.; Leite, Y. L. R.; Patton, J. L.; Douzery, E. J. P. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 601-615.
- Galis, F.; Kundrát, M.; Metz, J. A. J. 2005. Hox genes, digit identities and the theropod/bird transition. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 304B: 198-205.
- Gallardo, G.; Scrocchi, G. 2006. Parámetros reproductivos de ocho especies de culebras ovíparas neotropicales. *Cuadernos de Herpetología*, 20: 33-36.
- Gallardo, G.; Scrocchi, G.; Di Giacomo, A.; Giraudo, A. 2006. *Boiruna maculata* preys and predation behavior. *Herpetological Review*, 37: 349-350.
- Gallardo, J. M. 1977. Reptiles de los alrededores de Buenos Aires. EUDEBA, Buenos Aires. 213 pp.
- Gallardo, J. M. 1982. Anfibios y reptiles del Parque Nacional El Palmar de Colón, Prov. de Entre Ríos. *Anales de Parques Nacionales*, 15: 65-75.
- Gallardo, J. M. 1987. Anfibios y reptiles del Partido de Magdalena (provincia de Buenos Aires). *Fundación Elsa Shaw de Pearson, Bs. As.*; 46 pp.
- Gallardo, M. H. 1992. Karyotypic evolution in octodontid rodents based on C-band analysis. *Journal of Mammalogy*, 73: 89-98.
- Gallardo, M. H.; Bickham, J. W.; Honeycutt, R. L.; Ojeda, R. A.; Köhler, N. 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal. The red viscacha rat is unaffected by having double the usual number of chromosomes. *Nature*, 401: 341.
- Gallardo, M. H.; Bickham, J. W.; Kausel, G.; Köhler, N.; Honeycutt, R. L. 2003. Gradual and quantum genome size shifts in the hystricognath rodents. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 163-169.
- Gallardo, M. H.; Kausel, G.; Jiménez, A.; Bacquet, C.; González, C.; Figueroa, J.; Köhler, N.; Ojeda, R. A. 2004. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 82: 443-451.
- Gallardo, M. H.; Ojeda, R. A.; González, C. A.; Ríos, C. A. 2007. The Octodontidae revisited: 695-719. En: Kelt, D. A.; Lessa, E. P.; Salazar-Bravo, J.; Patton, J. L. (Eds.) *The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*, University of California publications in zoology, 134:v-xii + 1-981.
- Gallardo, M. H.; Udrizar Sauthier, D. E.; Ojeda, R. A.; Pardiñas, U. F. J. 2009. Discovery of desert-adapted *Tympanoctomys barrerae* in central Patagonia, Argentina. *Mammalia*, 73:158-61.
- Galliari, C. A.; Pardiñas, U. F. J.; Goin, F. J. 1996. Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical*, 3: 39-63.
- Gallus, S.; Janke, A.; Kumar, V.; Nilsson, M. A. 2015. Disentangling the relationship of the Australian marsupial orders using retrotransposon and evolutionary network analyses. *Genome biology and evolution*, 7: 985-992.
- Gamble, T. 2010. A review of sex determining mechanisms in geckos (Gekkota: Squamata). *Sexual Development*, 4: 88-103.

- Gamble, T.; Bauer, A. M.; Colli, G. R.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R.; Vitt, L. J.; Simons, A. M. 2011. Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of evolutionary biology*, 24: 231–244.
- Gamble, T.; Bauer, A. M.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R. 2008. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards. *Journal of Biogeography*, 35: 88–104.
- Gamble, T.; Bauer, A. M.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R. 2008. Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). *Zoologica Scripta*, 37: 355–366.
- Gamble, T.; Bauer, A. M.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R. 2008a. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards. *Journal of Biogeography*, 35: 88–104.
- Gamble, T.; Bauer, A. M.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R. 2008b. Out of the blue: a novel, transAtlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). *Zoologica Scripta*, 37: 355–366.
- Gamble, T.; E. Greenbaum; T. R. Jackman; A. M. Bauer. 2015. Into the light: Diurnality has evolved multiple times in geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115: 896–910.
- Gamble, T.; Greenbaum, E.; Jackman, T. R.; Russell, A. P.; Bauer, A. M. 2012. Repeated origin and loss of adhesive toepads in geckos. *PloS One*, 7(6): e39429.
- Gans, C. 1970. Strategy and sequence in the evolution of the external gas exchangers of ectothermal vertebrates. *Forma Functio*, 3: 61–104.
- Gans, C. 1974. *Biomechanics: An Approach to Vertebrate Biology*. Philadelphia: J. B. Lippincott Company.
- Gans, C. 1978. The Characteristics and Affinities of the Amphisbaenia. *Transactions of the Zoological Society of London*, 34: 347–416.
- Gans, C. 1989. Stages in the origin of vertebrates: analysis by means of scenarios. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 64: 221–268.
- Gans, C. 1996. Study of lancelets: the first 200 years: 1–12. En: Gans, C.; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) *The lancelets (Cephalochordata): A new look at some old beasts*. *Israel Journal of Zoology*, 42.
- Gans, C. 2005. Checklist and Bibliography of the Amphisbaenia of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 289: 1–130.
- Gans, C.; Clark, B.; 1976. Studies on ventilation of Caiman crocodilus (Crocodylia: Reptilia). *Respiration Physiology*, 26: 285–301.
- Gans, C.; Kemp, N. E.; Poss, S. G. 1996. *The lancelets: A new look at some old beasts (Vol. 42)*. Laser Pages Pub.
- Gans, C.; Montero, R. 2008. An Atlas of Amphisbaenian Skull Anatomy. En: C. Gans, A. S. Gaunt, and K. Adler (Eds.) *Biology of the Reptilia*, vol. 21, Morphology I, The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, *Contrib. Herpetol.*, 24: 621–738.
- Gans, C.; Northcutt, R. G. 1983. Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. *Science*, 220: 268–274.
- Gans, C.; Northcutt, R. G. 1983. Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. *Science* 220, 268–273.
- Gans, C.; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) 1996. *The lancelets (Cephalochordata): a new look at some old beast*. *Israel Journal of Zoology*, 42 (supplement): 1–446.
- Gao, K.; Norell, M. 1998. Taxonomic revision of *Carusia* (Reptilia: Squamata) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and phylogenetic relationships of the anguimorph lizard. *American Museum Novitates*, 3230: 1–51.
- García-Bellido, D. C.; Lee, M. S.; Edgecombe, G. D.; Jago, J. B.; Gehling, J. G.; Paterson, J. R. 2014. A new vetulicolian from Australia and its bearing on the chordate affinities of an enigmatic Cambrian group. *BMC evolutionary biology*, 14: 214.
- García-Dávila, C. R.; Renno, J. F. 2017. Manejo genético de reproductores de paiche *Arapaima gigas* para reproducción en cautiverio. *Folia Amazónica*, 25: 179–182.
- García-Fernández, J.; Benito-Gutiérrez, È. 2009. It's a long way from amphioxus: descendants of the earliest chordate. *Bioessays*, 31: 665–675.
- García-Moreno, J.; Sorenson, M. D.; Mindell, D. P. 2003. Congruent avian phylogenies inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Molecular Biology*, 57: 27–37.
- García-Perea, R. 1994. The Pampas cat group (Genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora: Felidae) a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates*, 3096: 1–35.
- Garda, A. A.; Costa, G. C.; França, F. G. R.; Giugliano, L. G.; Leite, G. S.; Mesquita, D. O.; Nogueira, C.; Tavares-Bastos, L.; Vasconcellos, M. M.; Vieira, nG. H. C.; Vitt, L. J.; Werneck, F. P.; Wiederhecker, H. C.; G. R. Colli. 2012. Reproduction, Body Size, and Diet of *Polychrus acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in Two Contrasting Environments in Brazil. *Journal of Herpetology*, 46: 2–8.
- Gardiner, B. G.; Schaeffer, B; Massarie, J. A. 2003. A review of the lower actinopterygian phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 511–525.
- Gardiner, G.; J. G. Maisey; D. T. J. Littlewood. 1996. *Interrelationships of basal Neopterygians*. Cap. VI. *Interrelationships of Fishes*. Academic Press.
- Gardner, A. L. (Ed.). 2007 [2008]. *Mammals of South America*. Volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, and London, United Kingdom, 669 pp.
- Garraffo, H. M.; Andriamiharavo, N. R.; Vaira, M.; Quiroga, M. F.; Heit, C.; Spande, T. F. 2012. Alkaloids from single skins of the Argentinian toad *Melanophryniscus rubriventris* (Anura, Bufonidae): an unexpected variability in alkaloid profiles and a profusion of new structures. *SpringerPlus*, 1: 51.
- Gaskell, W. H. 1908. *The origin of Vertebrates*. Longmans, Greene and Co.; Londres, New York, 537 pp.

- Gasparini, G. M.; Ortiz-Jaureguizar, E.; Carlini, A. A. 2006. Orden Artiodactyla, Suborden Suiformes: 114–115. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 365 pp.
- Gatesy, J. 1997. More DNA support for a Cetacea/ Hippopotamidae clade: The blood-clotting protein gene Y-Fibrinogen. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 537–543.
- Gatesy, J.; Amato, G.; Norell, M.; DeSalle, R.; Hayashi, C. 2003. Combined support for whole sale taxic atavism in Gavialine crocodylians. *Systematic Biology*, 52: 1–21.
- Gatesy, J.; Geisler, J. H.; Chang, J.; Buell, C.; Berta, A.; Meredith, R. W.; Springer, M. S.; McGowen, M. R. 2012. A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1-28.
- Gatesy, J.; Hayashi, C.; Cronin, M.; Arctander, P. 1996. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Molecular Biology and Evolution*, 13: 954–963.
- Gatesy, J.; Milinkovitch, M.; Waddell, V.; Stanhope, M. 1999. The stability of chadistic relationships between Cetacea and higher level artiodactyl taxa. *Systematic Biology*, 48: 6–20.
- Gatesy, J.; O' Leary, M. A. 2001. Deciphering whale origins with molecules and fossils. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 562–570.
- Gaubert, P.; Cordeiro-Estrela, P. 2006. Phylogenetic systematics and tempo of evolution of the Viverrinae (Mammalia, Carnivora, Viverridae) within feliformians: implications for faunal exchanges between Asia and Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 266–278.
- Gaudin, T. J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana (Geology)*, n. s.; 41: 1–38.
- Gaudin, T. J. 2003. Phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). En: R. A. Fariña, S. F. Vizcaino, and G. Storch (eds.): *Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia)*. *Senckenbergiana biologica*, 83: 27–40.
- Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140: 255–305.
- Gaudin, T. J.; A. A. Biewener. 2005. The functional morphology of xenarthrous vertebrae in the armadillo *Dasybus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Morphology*, 214: 63–81.
- Gaudin, T. J.; Branham, D. G. 1998. The Phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the Relationship of *Eurotamandua* to the Vermilingua. *Journal of Mammalian Evolution*, 5: 237–265.
- Gaudin, T. J.; McDonald, H. G. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans: 24–36. En: Vizcaíno, S. F.; Loughry, W. J. (Eds.) *The Biology of the Xenarthra*. Florida University Press, 640 pp.
- Gaudin, T. J.; Wible, J. R. 2005. Chapter 6. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis: 153–198. En: Carrano, M. T.; Gaudin, T. J.; Blob, R. W.; Wible, J. R. (Eds.) *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago.
- Gauthier, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of Birds. En: Pandian, K. (Ed.) *The origin of Birds and the evolution of flight*. *Memoirs of the California Academy of Science*, 8: 1–55.
- Gauthier, J. A. 1994. The diversification of the Amniotes: 129–159. En: Prothero, D. R.; Schoch, Y. R. M.; (Eds.) *Major features of vertebrate evolution*. The Paleontological Society, University of Tennessee, Knoxville.
- Gauthier, J. A.; Cannatella, D. C.; De Queiroz, K.; Kluge, A. G.; Rowe, T. 1989. Tetrapod phylogeny: 337–353. En: B. Fernholm, K. Bremer, and H. Jornvall (Eds.) *The Hierarchy of Life*. New York: Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division).
- Gauthier, J. A.; de Queiroz, K. 2001. Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name “Aves”: 7–41. En: Gauthier, J.; Gall, L. F. (Eds.) *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. *Proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom*, Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Gauthier, J. A.; Estes, R.; de Queiroz, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha: 15–98. En: Estes, R.; Pregill, G. (Eds.) *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Santford University Press.
- Gauthier, J. A.; Kearney, M.; Maisano, J. A.; Rieppel, O.; Behlke, A. D. 2012. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 53: 3–308.
- Gauthier, J. A.; Kluge, A. G.; Rowe, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4: 105–209.
- Gauthier, J. A.; Kluge, A. G.; Rowe, T. 1988. The early evolution of the Amniota. Pp. 103–155. En: *The phylogeny and classification of the tetrapods*.
- Gavryushkina, A.; Heath, T. A.; Ksepka, D. T.; Stadler, T.; Welch, D.; & Drummond, A. J. 2017. Bayesian total-evidence dating reveals the recent crown radiation of penguins. *Systematic biology*, 66: 57–73.
- Gayet, M.; Meunier, F. J.; Werner, C. 2002. Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Palaeontology*, 45: 361–372.
- Gayet, Y. 2008. *Las Tortugas de Chovoreca*. Sambucú Editores, Areguá, Paraguay. 221 pp.
- Gebauer, E. V. I. 2014. Reassessment of the taxonomic position of the specimen GPIT/RE/7113 (*Sauroctonus parringtoni* comb. nov.; Gorgonopsia). pp. 185–207. En: C. Kammerer, K. Angielczyk, J. Fröbisch (eds.). *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Gebhard, L. G.; Carrizo, F. U.; Stern, A. L.; Burgardt, N. I.; Faivovich, J.; Lavilla, E.; Ermacora, M. R. 2004. A Kazal prolyl endopeptidase inhibitor isolated from the skin of *Phyllomedusa sauvagii*. *European Journal of Biochemistry*, 271: 2117–2126.
- Gebo, D. L.; Dagosto, M.; Beard, K. C.; Qi, T.; Wang, J. 2000. The oldest known anthropoid postcranial fossils and the early evolution of higher primates. *Nature*, 404: 276–278.



- Gee, H. 2001. En: Major events in early vertebrate evolution: palaeontology, phylogeny, genetics and development. En: P. E. Ahlberg (Ed.) 1-14. Taylor; Francis.
- Gee, H. 2001. On being vetulicolian. *Nature*, 414: 408-409.
- Gegenbaur, C. 1878. (s.n., S.I., 1878).
- Geisler, J. H., McGowen, M. R., Yang, G., Gatesy, J., 2011. A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC Evolutionary Biology* 11, Contrib. 112.
- Geisler, J. H.; Sanders, A. E. 2003. Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*, 10: 23-129.
- Geisler, J. H.; Uhen, M. D. 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 991-996.
- Geist, N. R.; Feduccia, A. 2000. Gravity-defying behaviors: identifying models for Protoaves. *American Zoologist*, 40: 664-675.
- Gemballa, S. 2004. The musculoskeletal system of the caudal fin in basal Actinopterygii: heterocercy, diphyrcercy, homocercy. *Zoomorphology*, 123: 15-30.
- Gemballa, S.; Weitbrecht, G. W.; Sánchez-Villagra, M. R. 2003. The myosepta in *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata): 3D reconstruction and micro-anatomy. *Zoomorphology*, 122: 169-179.
- Genise, J. I.; Straneck, R. I.; Hazeldine, P. 1993. Sapsucking in the White-fronted Woodpecker *Melanerpes cactorum*. *Ornitología Neotropical*, 4: 77-82.
- George W.; Weir, B. J.; Bedford, J. 1972. Chromosome studies in some members of the family Caviidae (Mammalia: Rodentia). *Journal of Zoology Society of London*, 168: 81- 89.
- George, J.; Bada, J.; Zeh, J.; Scott, L.; Brown, S. 1999. Age and Growth Estimates of Bowhead Whales (*Balaena mysticetus*) Via Aspartic Acid Racemization. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1182-1198.
- Georges, A.; Birrell, J.; Saint, K. M.; McCord, W.; Donnellan, S. C. 1998. A phylogeny for side-necked turtles (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 213-246.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press, San Diego, California, 416 pp.
- Germano, D. J.; Bury, R. B.; Esque, T. C.; Fritts, T. H.; Médica, P. A. 1994. Range and habitats of the desert tortoise: 73-84. En: *Biology of North American tortoises* (R. B. Bury D. J. Germano, eds.), U. S. Dept. Interior; Natnl. Biol. Surv.; Fish and Wildlife Research, 13; Washington, D. C.
- Gess, R. W.; Coates, M. I.; Rubidge, B. S. 2006. A lamprey from the Devonian period of South Africa. *Nature*, 443: 981-984.
- Giannini, N. P. 1999. La interacción de aves-murciélagos-plantas en el sistema de frugivoría y dispersión de semillas en San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- Giannini, N. P.; Bertelli, S. 2004. Phylogeny of extant penguins based on integumentary and breeding characters. *The Auk*, 121: 422-434.
- Gibb, G. C.; Condamine, F. L.; Kuch, M.; Enk, J.; Moraes-Barros, N.; Superina, M.; Poinar, H. N.; Delsuc, F. 2016. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. *Molecular biology and evolution*, 33: 621-642.
- Gibb, G. C.; Kardailsky, O.; Kimball, R. T.; Braun, E. L.; Penny, D. 2007. Mitochondrial genomes and avian phylogeny: Complex characters and resolvability without explosive radiations. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 269-280.
- Gibbs, S.; Collard, M.; Wood, B. 2000. Soft-tissue characters in higher primate phylogenetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 11130-11132.
- Gibson-Brown, J. J.; Osoegawa, K.; McPherson, J. D.; Waterson, R. H.; De Jong, P. J.; Rokhsar, D. S.; Holland, L. Z. 2003. A proposal to sequence the amphioxus genome. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 300: 5-22.
- Gill, F.; Donsker (Eds). 2017. IOC (International Ornithologists Committee) World Bird List (v 7.2). <http://www.worldbirdnames.org/>. Consultado el 02/05/2017.
- Gill, H. S.; Renaud, C. B.; Chapleau, F.; Mayden, R. L.; Potter, I. C. 2003. Phylogeny of living parasitic lampreys (Petromyzontiformes) based on morphological data. *Copeia*, 2003: 687-703.
- Gillis, J. A.; Dahn, R. D.; Shubin, N. H. 2009. Shared developmental mechanisms pattern the vertebrate gill arch and paired fin skeletons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 5720-5724.
- Gillis, J. A.; Fritzenwanker, J. H.; Lowe, C. J. 2012. A stem-deuterostome origin of the vertebrate pharyngeal transcriptional network. *Proceedings Biological Sciences*, 279, 237-246.
- Gillis, J. A.; Modrell, M. S.; Northcutt, R. G.; Catania, K. C.; Luer, C. A.; Baker, C. V. 2012. Electrosensory ampullary organs are derived from lateral line placodes in cartilaginous fishes. *Development*, 139: 3142-3146.
- Gillooly, J. F.; Allen, A. P.; Charnov E. L. 2006. Dinosaur Fossils Predict Body Temperatures. *PLoS Biology*, 4: e248.
- Gilmour, T. H. J. 1996. Feeding methods of cephalochordate larvae: 87-96. En: Gans, C.; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) *The lancelets (Cephalochordata): A new look at some old beasts*. *Israel Journal of Zoology*, 42 (supp.).
- Gingerich, P. D.; Ul Haq, M.; Zalmout, I. S.; Khan, I. H.; Malkani, M. S. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science*, 293: 2239-2242.
- Ginter, M.; O. Hampe, and C. J. Duffin. 2010. Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii. Teeth. Vol. 3D. En: H. -P. Schultze (ed.), *Handbook of Paleichthyology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich. 168 pp.
- Giraud, A. 2004. Serpientes de la selva paranaense y del chaco humedo. L. O. L. A.; Buenos Aires, Argentina, 328 pp.

- Giraud, A. R. 2004. Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo. Segunda Edición. Editorial L. O. L. A. Buenos Aires. Argentina.
- Giraud, A. R. 2012a. *Clelia clelia* (Daudin, 1803). Musurana de panza blanca. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 348–349.
- Giraud, A. R. 2012b. *Oxyrhopus petola* (Linnaeus, 1758). Falsa coral selvática del Iguazú. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 357–358.
- Giraud, A. R. 2012c. *Micrurus corallinus* (Merrem, 1820). Coral / Mboi chumbé En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 339.
- Giraud, A. R. 2012d. *Micrurus frontalis* (Duméril, Bibron Duméril, 1854). Coral / Mboi chumbé En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 340.
- Giraud, A. R. 2012e. *Bothrops cotiara* (Gomes, 1913). Yará de vientre negro / Yará
- Giraud, A. R. 2012f. *Bothrops jararacussu* Lacerda, 1884. Yará-cusú / Urutú dorada. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 335–336.
- Giraud, A. R. 2012g. *Micrurus lemniscatus* (Linnaeus, 1758). Coral / Mboi chumbé En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 340.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V. 2012a. *Xenodon newiedii* Günther, 1863. Falsa yará misionera En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 368.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V. 2012b. *Micrurus baliocoryphus* (Cope, 1860). Coral mesopotámica En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 338–339.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V.; Bellini, G. P. 2012d. *Clelia plumbea* Wied, 1820. Musurana misionera o gris. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 349–350.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V.; Bellini, G. P. 2012e. *Bothrops moojeni* Hoge, 1966. Yará del Cerrado. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 337.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V.; Bellini, G. P.; Bessa, C. A.; Calamante, C. C.; Cardozo, G.; . . Di Pietro, D. O. 2012. Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. Cuadernos de herpetología, 26, 303–326.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V.; Bellini, G. P.; Chiaraviglio, M.; Cardozo, G.; Rivera, P.; Di Cola, V. 2012c. *Eunectes notaeus* Cope, 1862. Curiyú / Anaconda amarilla. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 333.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V.; Rivera, P. C.; Chiaraviglio, M.; Di Cola, V.; Cardozo, G. 2012b. *Epicrates crassus* Cope, 1862. Boa arco iris misionera. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 331.
- Giraud, A. R.; Arzamendia, V.; Rodríguez, M. E. 2012e. *Micrurus altirostris* (Cope, 1860). Coral misionera / Mboi chumbé En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 338.
- Giraud, A. R.; Bosso, A. 1998. Herpetofauna associated with *Eryngium paniculatum* shrub in sub-tropical savannas from the northeast of Argentina. British Herpetological Bulletin, 63.
- Giraud, A. R.; Etchepare, E. 2012. *Phalotris reticulatus* Peters, 1860. Falsa coral correntina En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 359.
- Giraud, A. R.; Scrocchi, G. J. 2002. Argentinian snakes: an annotated checklist. Smithsonian Herpetological Information service, 132: 1–53.
- Giraud, A.; Arzamendia V.; Bellini G. P.; Bessa C. A.; Calamante, C. C.; Cardozo G.; Chiaraviglio, M.; Costanzo, M. B.; Etchepare, E.; Di Cola, V.; Di Pietro D.; Kretzschmar S.; Palomas S.; Nenda S. J.; Rivera, P.; Rodríguez, M. E.; Scrocchi G. J.; Williams, J. D. 2012a. Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 26 (Supl. 1): 303–326.
- Gnida, G. 1985. Observaciones sobre la reproducción de *Leimadophis poecilogyrus* (Wied). Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina, 2: 21–23.
- Godefroit P, Sinitza SM, Dhouailly D, Bolotsky YL, Sizov AV, Mcnamara ME, Benton MJ, Spagna P. 2014. A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. Science, 345: 451–455.
- Godefroit, P.; Cau, A.; Dong-Yu, H.; Escuillíe, F.; Wenhao, W.; Dyke, G. 2013. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. Nature, 498(7454), 359–362.
- Godinot, M. 2006. «Lemuriform origins as viewed from the fossil record». Folia Primatologica, 77 (6): 446–464.

- Goeldi, E. A. 1906. Chelonios do Brazil. (Jabotys-Kága-dos-Tartarugas). Boletim do Museu Goeldi, Pará, 4: 699–765.
- Goicoechea, N.; Frost, D. R.; De la Riva, I.; Pellegrino, K.; Sites, J.; Rodrigues, M. T.; Padial, J. M. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics*, 32: 624–671.
- Goicoechea, O.; Garrido, O.; Jorquera, B. 1986. Evidences for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwini*. *Journal of Herpetology*, 20: 168–178.
- Goicoechea, O.; O. Garrido B. Jorquera. 1986. Evidence for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwini*. *Journal of Herpetology*, 20: 168–178.
- Goin, C. J.; Goin, O. B.; Zug, G. R. 1978. Introduction to Herpetology. 3d. Ed. W. H. Freeman, San Francisco. 378 pp.
- Goldschmidt, R. 1905. Amphioxides. *Wiss Ergeb Dtsch Tiefsee- Expedition* 12, 1-92.
- Goloboff, P. A. 1998. Principios básicos de cladística. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. ix + 81 pp.
- Goloboff, P. A.; Catalano, S. A.; Mirande, J. M.; Szumik, C. A.; Arias, J. S.; Källersjö, M.; Farris, J. S. 2009. Phylogenetic analysis of 73,060 taxa corroborates major eukaryotic groups. *Cladistics*, 25: 1–20.
- Gomes, N.; Krause, L. 1982. Lista preliminar de répteis da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zoologia*, 1: 71–77.
- Gómez Alés, R.; Acosta, J. C.; Laspiur, A. 2017. Thermal biology in two syntopic lizards, *Phymaturus extrilidus* and *Liolaemus parvus*, in the Puna region of Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 68: 73–82.
- Gómez, P. F.; J. Acosta. 1998. Datos biológicos de *Homonota borelli* (Squamata, Gekkonidae) en la provincia de San Juan, Argentina. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 69: 123–129.
- Gómez, S. E.; Cassará, H.; Bordone, S. 1994. Producción y comercialización de los peces ornamentales en la República Argentina. *Revista de Ictiología*, 2/3: 13–20.
- Gongora, J.; Reyna-Hurtado, R.; Beck, H.; Taber, A.; Altrichter, M.; Keuroghlian, A. 2011. *Pecari tajacu*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T41777A10562361. Downloaded on 16 May 2018.
- Gonzaga, Luiz P. Bonan, A. 2017. Seriemas (Cariamidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- González, L.; Reichle, S. 2002. Singularidades de la herpetofauna de la Serranía de Santiago de Chiquitos, Santa Cruz-Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología*, 11: 77–85.
- González Carman, V.; Alvarez, K. C.; Prosdocimi, L.; Inchaurrega, M. C.; Dellacasa, R. F.; Faiella, A.; Echenique, C.; González, R.; Andrejuk, J.; Mianzan, H. W.; Campagna, C.; Albareda, D. A. 2011. Argentinian coastal waters: A temperate habitat for three species of threatened sea turtles. *Marine Biology Research*, 7: 500–508.
- Goodman, M. 1999. The genomic record of humankind's evolutionary roots. *American Journal of Human Genetics*, 64: 31–39.
- Goodman, M.; Bailey, W.; Hayasaka, K.; Stanhope, M. J.; Slightom, J.; Czelusniak, J. 1994. Molecular evidence on primate phylogeny from DNA sequences. *American Journal of Physical Anthropology*, 94: 3–24.
- Gorbman, A.; Nozaki, M.; Kubokawa, K. 1999. A brain-Hatschek's pit connection in amphioxus. *General and Comparative Endocrinology*, 113: 251–254.
- Gorog, T.; Myers, P. 2000. "Erethizontidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed June 04, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Erethizontidae.html>.
- Goto, T. 2001. Comparative anatomy, phylogeny and cladistic classification of the order Orectolobiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Memoirs of the Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University*, 48: 1–100.
- Goujet, D.; and G. C. Young. 2004. Placoderm anatomy and phylogeny: New insights. En: G. Arratia, M. V. H. Wilson, and R. Cloutier (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*, pp. 109–126. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Goujet, D.; Young, G. C. 2004. Placoderm anatomy and phylogeny: new insights: 109–126. En: G. Arratia, M.; Wilson, V. H.; Cloutier, R. (Eds.) *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.
- Govardovskii, V. I.; Reuter, T. 2014. Why do green rods of frog and toad retinas look green?. *Journal of Comparative Physiology A*, 200: 823–835.
- Govindarajan A. F.; Bucklin A.; Madin L. P. 2011. A molecular phylogeny of the Thaliacea. *Journal of Plankton Research* 33: 843–853.
- Grady, J. M.; Enquist, B. J.; Dettweiler-Robinson, E.; Wright, N. A.; Smith, F. A. 2014. Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science*, 344: 1268–1272.
- Graham, A.; Shimeld, S. M. 2013. The origin and evolution of the ectodermal placodes. *Journal of Anatomy*, 222: 32–40.
- Graham, J. B. 1997. Air-breathing Fishes: Evolution, Diversity and Adaptation. Academic Press, San Diego. 299 pp.
- Graham, J. B.; Wegner, N. C.; Miller, L. A.; Jew, C. J.; Lai, N. C.; Berquist, R. M.; . . . Long, J. A. 2014. Spiracular air breathing in polypterid fishes and its implications for aerial respiration in stem tetrapods. *Nature communications*, 5.
- Grant, T.; Frost, D. R.; Caldwell, J. P.; Gagliardo, R.; Haddad, C. F. B.; Kok, P. J. R.; Means, D. B.; Noonan, B. P.; Schargel, W. E.; Wheeler, W. C.; 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatana: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299: 1–262.
- Grant, T.; Rada, M.; Anganoy-Criollo, M.; Batista, A.; Dias, P. H.; Jeckel, A. M.; Machado, D. J.; Rueda-Almonacid, J. V. 2017. Phylogenetic Systematics of Dart-Poison Frogs and Their Relatives Revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology*, 12(s1): S1–S90.
- Grassé, P. P. 1958a. *Traité de Zoologie*. Tomo XI. Echinodermes-Stomocordés- Procordés. Masson Editeurs.

- Grassé, P. P. 1958b. *Traité de Zoologie*. Tomo XIII. Agnatos et Poissons. Fascículo I. Masson Editeurs.
- Graur, D.; Higgins, D. 1994. Molecular evidence for the inclusion of cetaceans within the order Artiodactyla. *Molecular Biology and Evolution*, 11: 357–364.
- Gray, J. E. 1870. Notice of a new Chilian tortoise (*Testudo chilensis*). *Annals and Magazine of Natural History*, 4th series, 6: 190–191.
- Grazziotin, F. G.; Zaher, H.; Murphy, R. W.; Scrocchi, G.; Benavides, M. A.; Zhang, Y. P.; Bonato, S. L. 2012. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. *Cladistics*, 28: 437–459.
- Greene, H. W. 1997. *Snakes. The evolution of mystery in nature*. University of California press, Berkeley, Los Angeles, Londres. 351 pp.
- Greene, H. W. 1997. *Snakes*. University of California Press, Berkeley, California.
- Greene, H. W.; Cundall, D. 2000. Limbless tetrapods and snakes with legs. *Science*, 287: 1939–1941.
- Greenlees, M. J.; Brown, G. P.; Webb, J. K.; Phillips, B. L.; Shine, R. 2007. Do invasive cane toads (*Chaunus marinus*) compete with Australian frogs (*Cyclorana australis*)? *Austral Ecology*, 32: 900–907.
- Greenwood, A. D.; Castresana, J.; Feldmaier-Fuchs, G.; Pääbo, S. A Molecular Phylogeny of Two Extinct Sloths. 2001. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 94–103.
- Greenwood, P. H.; Rosen, D. E.; Weitzman, S. H.; Myers, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 131: 339–456.
- Grehan, J. R. 1989. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 731–748.
- Griffith, O. W.; Wagner, G. P. 2017. The placenta as a model for understanding the origin and evolution of vertebrate organs. *Nature Ecology Evolution*, 1, 0072.
- Griffiths, C. S.; G. F. Barrowclough; J. G. Groth; L. Mertz. 2004. Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 101–109.
- Grifone, R.; Kelly, R. G. 2007. Heartening news for head muscle development. *Trends in Genetics: TIG* 23, 365–369.
- Grigg, G.; Kirshner, D. 2015. *Biology and evolution of crocodylians*. Clayton South (VIC): CSIRO Publishing.
- Grismer, L. L. 1988. Phylogeny, taxonomy, classification, and biogeography of Eublepharid geckos: 369–469. En: Estes, R.; Pregill, G. (Eds.), *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Groenendijk, J.; Duplaix, N.; Marmontel, M.; Van Damme, P.; Schenck, C. 2015. *Pteronura brasiliensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T18711A21938411. Downloaded on 26 April 2018.
- Grogan, E. D.; Lund, R. 2000. *Debeerius ellefseni* (Fam. Nov.; Gen. Nov. Spec. Nov.), an autodiastyle chondrichthyan from the Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana (USA), the relationships of the Chondrichthyes, and comments on gnathostome evolution. *Journal of Morphology*, 243: 219–245.
- Grogan, E. D.; Lund, R. 2004. The origin and relationships of early Chondrichthyes: 3–31. En: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Groth, J. G.; Barrowclough, G. F. 1999. Basal divergences in birds and the phylogenetic utility of the nuclear RAG-1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 115–123.
- Groves, C. 2001. *Primate Taxonomy*. Washington, D. C.: The Smithsonian Institution Press.
- Groves, C. 2005. Strepsirrhini. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) *Mammal Species of the World (3ª edición)*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Groves, C. P. 1993. Order Primates: 243–277. En: Wilson, D.; Reeder, D. (Eds.) *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Second Edition*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres.
- Groves, C. P. 2005. Order Primates: 111–184. En: Wilson, D.; Reeder, D. (Eds.) *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Third Edition (vol. 1)*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 743 pp.
- Groves, C.; Grubb, P. 2011. *Ungulate taxonomy*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Groves, C.; Shekelle, M. 2010. The Genera and Species of Tarsiidae. *International Journal of Primatology*, 31 (6): 1071–1082.
- Grus, W. E.; Zhang, J. 2006. Origin and evolution of the vertebrate vomeronasal system viewed through system-specific genes. *BioEssays*, 28: 709–718.
- Gruss, J. X.; Waller, T. 1986. Resumen del problema de la conservación de la herpetofauna argentina. *Amphibia Reptilia. Boletín Grupo Herpetofauna, Fundación Vida Silvestre Argentina*, 1: 3–24.
- Gruss, J. X.; Waller, T. 1988. Diagnóstico y recomendaciones sobre la administración de recursos silvestres en Argentina: la década reciente (un análisis sobre la administración de la fauna terrestre). *Traffic Sudamerica (ed.)*, Buenos Aires. 113 pp.
- Gudynas, E. 1979. Notes on the ecology of *Lystrophis dorbignyi* in Uruguay. *ASRA Journal*, 1: 24–33.
- Gudynas, E. 1989. Amphibians and reptiles of a coastal periurban ecosystem (Solymar, Uruguay): List, preliminary analysis of community structure, and conservation. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 25: 85–123.
- Guerra, C.; Montero, R. 2009. The skull of *Vanzosaura rubricauda* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Acta Zoologica*, 90: 359–371.
- Guillon, J. M.; Guéry, L.; Hulin, V.; Girondot, M. 2012. A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. *Contributions to Zoology*, 81(3).
- Guimarães J. H.; Tucci E. C.; Barros-Battesti D. M. 2001. *Ectoparasitos de importância veterinária*. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo, Brazil, 218 pp.

- Gunnell, G. F.; Simmons, N. B. 2005. Fossil Evidence and the Origin of Bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12: 209–246.
- Gussekloo, S. W. S.; Bout, R. G. 2005. Cranial kinesis in palaeognathous birds. *Journal of Experimental Biology*, 208: 3409–3419.
- Guthrie, R. D. 2004. Radiocarbon evidence of mid-Holocene mammoths stranded on an Alaskan Bering Sea island. *Nature*, 429: 746–749.
- Gutiérrez, J. A.; Krenz, J. D.; Ibarguengoytía, N. R. 2010. Effect of altitude on thermal responses of *Liolaemus pictus argentinus* in Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 35: 332–337.
- Haas, A. 1995. Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Journal of Morphology*, 224: 241–264.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19: 23–89.
- Habit, E. M.; Ortiz, J. C. 1996. Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropiduridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 67: 7–14.
- Hackett, S. J.; R. T. Kimball; S. Reddy; R. C. K. Bowie; E. L. Braun; M. J. Braun; J. L. Chojnowski; W. A. Cox; K. -L. Han; J. Harshman; C. Huddleston; B. D. Marks; K. J. Miglia; W. S. Moore; F. H. Sheldon; D. W. Steadman; C. C. Witt; T. Yuri. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*; 320: 1763–1768
- Hackett, S. J.; Kimball, R. T.; Reddy, S.; Bowie, R. C. K.; Braun, E. L.; Braun, M. J.; Chojnowski, J. L.; Cox, W. A.; Han, K. -L.; Harshman, J.; Huddleston, C. J.; Marks, B. D.; Miglia, K. J.; Moore, W. S.; Sheldon, F. H.; Steadman, D. W.; Witt, C. C.; Yuri, T. 2008. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History, *Science*, 320: 1763–1768.
- Haddad, C. F. B.; C. P. A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55: 207–217.
- Haddrath, O.; Baker, A. J. 2001. Complete mitochondrial DNA genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and the vicariance biogeography hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 268: 939–945.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131–137.
- Haffer, J. 1982. General Aspects of the Refuge Theory: 6–24. En: Prance, G. T. (Ed.) *The Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Halanych, K. M. 2004. The new view of animal phylogeny. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 229–56.
- Halanych, K. M.; Bachelor, J.; Aguinaldo, A. M. A.; Liva, S.; Hillis, D. M.; Lake, J. A. 1995. 18S rDNA evidence that the lophophorates are protostome animals. *Science*, 267: 1641–1643.
- Halanych, K. M.; Passamanek, Y. 2001. A Brief Review of Metazoan Phylogeny and Future Prospects in Hox-Research. *American Zoologist*, 41: 629–639.
- Hall, B. K. 2005. *Bones and cartilage: developmental skeletal biology*. Amsterdam: Elsevier. 792p.
- Hallermann, J. 1998. The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122: 385–426.
- Halliday, T. J.; Upchurch, P.; Goswami, A. 2017. Resolving the relationships of Paleocene placental mammals. *Biological Reviews*, 92: 521–550.
- Halloy, M. 2012. Visual display variations in neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to sex and season. *The Herpetological Journal*, 22: 265–268.
- Halloy, M.; Belmonte, T. 1984. Estudio comparativo del comportamiento de cuatro especies de culebras en los primeros meses de vida. *Neotropica*, 30: 201–213.
- Halloy, M.; Etheridge, R.; Burghardt, G. M. 1997. To bury in the sand: phylogenetic relationships among lizard species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia, Squamata, Tropiduridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 12: 1–37.
- Halloy, M.; J. M. Boretto; N. R. Ibarguengoytía. 2007. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology*, 2: 141–147.
- Halloy, M.; Robles, C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 38: 118–129.
- Halloy, M.; Robles, C.; Salica, M. J.; Semhan, R.; Juárez Heredia, V.; Vicente, N. 2013. Estudios del comportamiento y ecología de lagartijas de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* (Iguania: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología*, 27: 15–26.
- Hallström B. M.; Kullberg M.; Nilsson M. A.; Janke A. 2007. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 2059–2068.
- Hami, D.; Grimes, A. C.; Tsai, H. J.; Kirby, M. L. 2011. Zebrafish cardiac development requires a conserved secondary heart field. *Development* 138, 2389–2398.
- Hamlett, W. C.; Koob, T. J. 1999. Female reproductive system. En: Hamlett, W. C. (Ed.) *Sharks, skates and rays. The biology of elasmobranch fishes*. pp. 398–443, Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Hammond, J. A.; Hauton, C.; Bennett, K. A.; Hall, A. J. 2012. Phocid seal leptin: Tertiary structure and hydrophobic receptor binding site preservation during distinct leptin gene evolution. *PLoS ONE*, 7 (4): e35395.
- Han, D.; Zhou, K.; Bauer, A. M. 2004. Phylogenetic relationships among gekkotan lizards inferred from C-mos nuclear DNA sequences and a new classification of the Gekkota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 353–368.
- Hansen, W. R.; Autumn, K. 2005. Evidence for self-cleaning in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 385–389.

- Hantak, M. M.; Grant, T.; Reinsch, S.; McGinnity, D.; Loring, M.; Toyooka, N.; Saporito, R. A. 2013. Dietary alkaloid sequestration in a poison frog: an experimental test of alkaloid uptake in *Melanophryniscus stelzneri* (Bufonidae). *Journal of chemical ecology*, 39: 1400–1406.
- Harafuji, N., Keys, D. N.; Levine, M. 2002. Genome-wide identification of tissue-specific enhancers in the *Ciona* tadpole. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 6802–6805.
- Harant, H. 1948. Systématique et éthologie des tuniciers: 895–930. En: Grassé, P. P. (Ed.) *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*. Masson et Cie. Éditeurs, Paris. Tomo XI.
- Harbison, G. R.; McAlister, V. L.; Gilmer, R. W. 1986. The response of the salp, *Pegea confoederata*, to high levels of particulate material: Starvation in the midst of plenty. *Limnology and Oceanography*, 31: 371–382.
- Harder, W. 1975. *Anatomy of Fishes*. Schweizerbartsche Verlagbuchhandlung. xii + 1–602 + Atlas.
- Hardisty MW. 1979. *Biology of the Cyclostomes*. London: Chapman Hall.
- Harel, I. et al. 2009. Distinct origins and genetic programs of head muscle satellite cells. *Developmental Cell* 16, 822–832.
- Harel, I. et al. 2012. Pharyngeal mesoderm regulatory network controls cardiac and head muscle morphogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 18839–18844.
- Hargreaves, A. D.; Swain, M. T.; Logan, D. W.; Mulley, J. F. 2014. Testing the Toxicofera: comparative transcriptomics casts doubt on the single, early evolution of the reptile venom system. *Toxicon*, 92, 140–156.
- Harrington, R. C.; Faircloth, B. C.; Eytan, R. I.; Smith, W. L.; Near, T. J.; Alfaro, M. E.; Friedman, M. 2016. Phylogenomic analysis of carangimorph fishes reveals flatfish asymmetry arose in a blink of the evolutionary eye. *BMC evolutionary biology*, 16: 224.
- Harshman, J.; Huddleston, C. J.; Bollback, J. P.; Parsons, T. J.; Braun, M. J. 2003. True and false Gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia. *Systematic Biology*, 52: 386–402.
- Hartwig, W. 2011. Chapter 6: Primate evolution: 19–31. En: Campbell, C. J.; Fuentes, A.; MacKinnon, K. C.; Bearder, S. K.; Stumpf, R. M. (Eds.) *Primates in Perspective* (2nd ed.). Oxford University Press.
- Harvey, M. B.; Ugueto, G. N.; Gutberlet Jr, R. L. 2012. Review of teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa*, 3459: 156.
- Hassanin, A.; Douzery, E. J. P. 2003. Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae. *Systematic Biology*, 52: 206–228.
- Hausmann, F.; Arnold, K. E.; Marshall, N. J.; Owens, I. P. F. 2003. Ultraviolet signals in birds are special. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 270: 61–67.
- Hay, J. M.; Ruvinsky, I.; Hedges, S. B.; Maxson, L. R. 1995. Phylogenetic relationships of amphibian families from DNA sequences of mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 928–937.
- Hecht, J.; Stricker, S.; Wiecha, U.; Stiege, A.; Panopoulou, G. et al.; 2008. Evolution of a Core Gene Network for Skeletogenesis in Chordates. *PLoS Genetics*, 4: e1000025.
- Hecht, M. 1975. The morphology and relationships of the largest known terrestrial lizard, *Megalania prisca* Owen, from the Pleistocene of Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 87: 239–250.
- Heckner, U. 1990. Egg-laying mammals (Monotremes): 192–207. En: Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Mammals I*, 2nd edition. Volumes 12, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Hedges, S. B. 2014. The high-level classification of skinks (Reptilia, Squamata, Scincomorpha). *Zootaxa*, 3765(4), 317–338.
- Hedges, S. B.; Conn, C. E. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa*, 3288: 1–244.
- Hedges, S. B.; Duellman, W. E.; Heinicke, M. P. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737: 1–182.
- Hedges, S. B.; Poling, L. L. 1999. A molecular phylogeny of reptiles. *Science*, 283: 998–1001.
- Hedges, S. B.; Thomas, R. 2001. At the lower size limit in amniote vertebrates: a new diminutive lizard from the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 37: 168–173.
- Heimberg, A.M.; Cowper-Sallari, R.; Sémon, M.; Donoghue, P. C. J.; Peterson, K. J. 2010. MicroRNAs reveal the interrelationships of hagfish, lampreys, and gnathostomes and the nature of the ancestral vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 19379–19383
- Heinicke, M. P.; Duellman, W. E.; Hedges, S. B. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (PNAS), 104: 10092–10097.
- Heinicke, M. P.; Lemmon, A. R.; Lemmon, E. M.; McGrath, K.; Hedges, S. B. 2018. Phylogenomic support for evolutionary relationships of New World direct-developing frogs (Anura: Terraranae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118: 145–155.
- Heinonen, S.; Bosso, A. 1994. Nuevos aportes para el conocimiento de la mastofauna del Parque Nacional Calilegua (Provincia de Jujuy, Argentina). *Mastozoología Neotropical*, 1: 51–60.
- Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. 1997. *The diversity of Fishes*. Blackwell Science. 528 pp.
- Helgen, K. M. 2003. Major mammalian clades: a review under consideration of molecular and paleontological evidence. *Mammalian Biology*, 68: 1–15.
- Hembree, D. 2006. Amphisbaenian paleobiogeography: Evidence of vicariance and geodispersal patterns, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 235: 340–354.

- Hembree, D. I. 2007. Phylogenetic revision of Rhineuridae (Reptilia: Squamata: Amphisbaenia) from the Eocene to Miocene of North America.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Ed. EUDEBA, Buenos Aires, 353 pp.
- Heredia J. 2011. Picaflores De Argentina. Editorial Lola (Literature of Latin America), Buenos Aires.
- Herrel, A.; Van Damme, J.; Aerts, P. 2007. Cervical anatomy and function in turtles: 145–167. En: J. Wyneken; V. L. Bels; M. H. Godfrey (Eds.) The Biology of turtles. CRC Press, Boca Raton.
- Hertz, P. E.; Huey, R. B.; Nevo, E. 1983. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution*, 37: 1075–1084.
- Hervé, P.; Lartillot, N.; Brinkmann, H. 2005. Multigene Analyses of Bilaterian Animals Corroborate the Monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 1246–1253.
- Heude, E. et al. 2010. Jaw muscularization requires Dlx expression by cranial neural crest cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 11441–11446.
- Hill, R. V. 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling, *Systematic Biology*, 54: 530–547.
- Hillenius, W. J.; Ruben, J. A. 2004. The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? *Physiological and Biochemical Zoology*, 77: 1019–1042.
- Hillis, D. M.; Ammerman, L. K.; Dixon, M. T.; de Sá, R. O. 1993. Ribosomal DNA and the phylogeny of frogs. *Herpetological Monographs*, 7: 118–131.
- Hilton, E. J. 2001. Tongue bite apparatus of osteoglossomorph fishes: variation of a character complex. *Copeia*, 2001: 372–381.
- Hilton, E. J. 2003. Comparative osteology and phylogenetic systematics of fossil and living bony-tongue fishes (Actinopterygii, Teleostei, Osteoglossomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137, 1–100.
- Hilton, E. J. 2004. Tongue Bite Apparatus of Osteoglossomorph Fishes: Variation of a Character Complex. *Copeia*, 2001: 372–381.
- Hirano, T.; Nishida, H. 1997. Developmental fates of larval tissues after metamorphosis in ascidian *Halocynthia roretzi*. I. Origin of mesodermal tissues of the juvenile. *Developmental Biology* 192, 199–210.
- Holbrook, L. T. 1999. The phylogeny and classification of tapiromorph perissodactyls (Mammalia). *Cladistics*, 15: 331–250.
- Holbrook, L. T.; Lapergola, J. 2011. A new genus of perissodactyl (Mammalia) from the Bridgerian of Wyoming, with comments on basal perissodactyl phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 31: 895–901.
- Holland, L. Z. 2016. Tunicates. *Current Biology*, 26: R146–R152.
- Holland, L. Z., Schubert, M., Kozmik, Z.; Holland, N. D. 1999. *AmphiPax3/7*, an amphioxus paired box gene: insights into chordate myogenesis, neurogenesis, and the possible evolutionary precursor of definitive vertebrate neural crest. *Evolution; Development* 1, 153–165.
- Holland, L. Z.; Albalat, R.; Azumi, K.; Benito-Gutiérrez, E. et al.; 2008. The amphioxus genome illuminates vertebrate origins and cephalochordate biology. *Genome Research*, 18: 1100–1111.
- Holland, L. Z.; Holland, N. D. 2001. Evolution of neural crest and placodes: amphioxus as a model for the ancestral vertebrate? *Journal of Anatomy*, 199: 85–98.
- Holland, N. D., Venkatesh, T. V., Holland, L. Z., Jacobs, D. K.; Bodmer, R. 2003. *AmphiNk2-tin*, an amphioxus homeobox gene expressed in myocardial progenitors: insights into evolution of the vertebrate heart. *Developmental Biology* 255, 128–137.
- Holman, J. A. 2003. Evolution of the reptiles. En: Schlager, N. (Ed.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Honacki, J. H.; Kinman, K. E.; Koepl, J. W. (Eds.) 1982. *Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Allen Press, Inc. and The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, 694 pp.
- Hone, D. W. E.; Benton, M. J. 2007. An evaluation of the phylogenetic relationships of the pterosaurs among archosauromorph reptiles. *Journal of Systematic Palaeontology*, 5: 465–469.
- Hoogmoed, M. S.; Maciel, A. O.; Coragem, J. T. 2011. Discovery of the largest lungless tetrapod, *Atretochoana eiselti* (Taylor, 1968) (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae), in its natural habitat in Brazilian Amazonia. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, 6: 241–262.
- Hooker, J. J. 2005. Perissodactyla: 199–214. En: Rose, K. D.; Archibald, J. D. (Eds.) *The Rise of Placental Mammals, Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Hopson, J. A. 1987. The mammal-like reptiles. *The American Biology Teacher*, 49: 16–26.
- Hopson, J. A. 1991. Systematics of the non-mammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synsids: 635–693. En: Schultze, H. -P.; Trueb, L. (eds.) *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and Consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- Hopson, J. A.; Kitching, J. W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 156: 5–35.
- Horne, B. D. 1993. Courtship behavior and oviposition of captive *Acanthochelys pallidipectoris* (Freiberg). *Herpetological Review*, 24: 25.
- Horovitz, I.; Sanchez-Villagra, M. R. 2003. A morphological analysis of marsupial higher level phylogenetic relationships. *Cladistics*, 19: 181–212.

- Horvath, J. E. Weisrock, D. W.; Embry, S. L.; Fiorentino, I.; Balhoff, J. P.; Kappeler, P.; Wray, G. A.; Willard, H. F.; Yoder, A. D. 2008. Development and application of a phylogenomic toolkit: Resolving the evolutionary history of Madagascar's lemurs. *Genome Research*, 18 (3): 489-499.
- Hosner, P. A.; Braun, E. L.; Kimball, R. T. 2015. Land connectivity changes and global cooling shaped the colonization history and diversification of New World quail (Aves: Galliformes: Odontophoridae). *Journal of Biogeography*, 42: 1883-1895.
- Hou, L.; Martin, L. D.; Zhou, Z.; Feduccia, A.; Zhang, F. 1999. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. *Nature*, 399: 679-682.
- Houssay, B. A. 1936. The hypophysis and metabolism. *New England Journal of Medicine*, 214: 961-971.
- Houssay, B. A. 1936. What we have learned from the toad concerning hypophyseal functions. *New England Journal of Medicine*, 214: 913-926.
- Houssay, B. A. 1949. Hypophyseal functions in the toad *Bufo arenarum* Hensel. *The Quarterly Review of Biology*, 24: 1-27.
- Houssay, B. A.; Anderson, E. 1949. Diabetogenic action of purified anterior pituitary hormones. *Endocrinology*, 45: 627-629.
- Houston, D. 2017. New World Vultures (Cathartidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Howard, R.; Moore, A. 1980. *A complete checklist of the birds of the world*. Oxford University Press. 701 pp.
- Huchon, D.; Catzeflis, F. M.; Douzery, E. J. P. 1999. Molecular evolution of the nuclear von Willebrand Factor gene in mammals and the phylogeny of rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 577-589.
- Huchon, D.; Catzeflis, F.; Douzery, E. J. P. 2000. Variance of molecular datings, evolution of rodents and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 267: 393-402.
- Huchon, D.; Douzery, E. J. P. 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20: 238-251.
- Huchon, D.; Madsen, O.; Sibbald, M. J. B.; Ament, K.; Stanhope, M. J.; Catzeflis, F.; De Jong, W. W.; Douzery, E. J. P. 2002. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1053-1065.
- Huck, M.; Juárez, C. P.; Rotundo, M. A.; Fernández-Duque, E. 2013. Primera evidencia craneal y registros documentados de *Cuniculus paca* (Rodentia, Cuniculidae) para el Chaco Húmedo de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 20(1): 153-157.
- Hueber, S. D.; Rauch, J.; Djordjevic, M. A.; Gunter, H.; Weiller, G. F.; 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.
- Hugall, A. F.; Foster, R.; Lee, M. S. Y. 2007. Calibration choice, rate smoothing, and the pattern of tetrapod diversification according to the long nuclear gene RAG-1. *Systematic Biology*, 56: 543-563.
- Hughes, A. L.; Friedman, R. 2003. 2R or not 2R: Testing hypotheses of genome duplication in early vertebrates. *Journal of Structural and Functional Genomics*, 3: 85-93.
- Hughes, A. L.; Hughes, M. K. 1995. Small genomes for better fliers. *Nature*, 377: 391.
- Hulsey, C. D.; Fraser, G. J.; Streebman, J. T. 2005. Evolution and Development of Complex Biomechanical Systems: 300 Million Years of Fish Jaws. *Zebrafish*, 2: 243-257.
- Humphries, C. J.; Parenti, L. 1986. *Cladistic Biogeography*. Oxford Monographs 2. Oxford Univ. Press.
- Humphries, S.; Bonser, R. H. C.; Witton, M. P.; Martill, D. M. 2007. Did pterosaurs feed by skimming? Physical modelling and anatomical evaluation of an unusual feeding method. *PLoS Biology*, 5: e204.
- Hutcheon, J. M.; Kirsch, J. A. W. 2006. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. *Acta Chiropterologica*, 8(1): 1-10.
- Hutchins, M. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia: 1-22. En: Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) *Mammals III - Primates* (2ª edición). Farmington Hills, Michigan, EE. UU. Gale Group.
- Hutchins, M.; Duellman, W. E.; Schlager, N. 2003. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 6, Amphibians. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Hutchison, V. H.; Haines, H. B.; Engbretson, G. 1976. Aquatic life at high altitude: respiratory adaptations in the Lake Titicaca frog, *Telmatobius culeus*. *Respiration physiology*, 27: 115-129.
- Hutson, M. R.; Kirby, M. L. 2003. Neural crest and cardiovascular development: a 20-year perspective. *Birth Defects Res C Embryo Today* 69, 2-13.
- Huttenlocker, A. K.; Abdala, F. 2015. Revision of the first therocephalian (Therapsida), *Theriognathus microps* Owen, and implications for cranial ontogeny and allometry in nonmammalian eutheriodonts. *Journal of Paleontology* 89: 645-664.
- Huttenlocker, A. K.; Sidor, C. A. 2016. The first karenitid (Therapsida, Therocephalia) from the upper Permian of Gondwana and the biogeography of Permo-Triassic therocephalians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36: e1111897.
- Huttenlocker, A. K.; Sidor, C. A.; Angielczyk, K. D. 2015. A new eutheriocephalian (Therapsida: Therocephalia) from the upper Madumabisa Mudstone Formation (Luangwa Basin) of Zambia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: e969400.



- Huttenlocker, A. K.; Sidor, C. A.; Smith, R. M. H. 2011. A new specimen of *Promoschorhynchus* (Therapsida: Therocephalia: Akidnognathidae) from the Lower Triassic of South Africa and its implications for theriodont survivorship across the Permo-Triassic boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 405–421.
- Ibargüengoytía, N. R., J. C. Acosta, J. M. Boretto, H. J. Villavicencio, J. A. Marinero, J. D. Krenz. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 72: 1620–1630.
- Ibargüengoytía, N. R. 2004. Prolonged Cycles as a Common Reproductive Pattern in Viviparous Lizards from Patagonia, Argentina: Reproductive Cycle of *Phymaturus patagonicus*. *Journal of Herpetology*, 38: 73–79.
- Ibargüengoytía, N. R.; 2005. Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongates* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Arid Environments*, 62: 73–86.
- Ibargüengoytía, N. R.; Bird, P. S.; Uzal, F. A.; Cipolla A. L. 2005. Oral microbiota of patagonian lizards of genus *Diplolaemus* (Leiosauridae): fable to facts. *Cuadernos de Herpetología*, 18: 37–41.
- Ibargüengoytía, N. R.; Casalins, L. M. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko: *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology*, 41: 72–80.
- Ibargüengoytía, N. R.; Cussac, V. E. 1996. Reproductive biology of *Liolaemus pictus* (*Tropiduridae*): a biennial viviparous lizard? *Herpetological Journal*, 6: 137–143.
- Ibargüengoytía, N. R.; Cussac, V. E. 1998. Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of Patagonia: plastic cycles in *Liolaemus* as a response to climate? *Herpetological Journal*, 8: 99–105.
- Ibargüengoytía, N. R.; F. Cabezas-Cartes; J. M. Boretto; C. Piantoni; E. L. Kubisch; M. S. Fernández; R. A. Lara-Resendiz; F. R. Méndez-De La Cruz; A. Scolaro; B. Sinervo. 2016. Volcanic ash from Puyehue-Cordón Caulle eruptions affects running performance and body condition of *Phymaturus* lizards in Patagonia, Argentina. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118: 842–851.
- Ibargüengoytía, N. R.; J. C. Acosta; J. M. Boretto; H. J. Villavicencio; J. A. Marinero; J. D. Krenz. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 72: 1620–1630.
- Ibargüengoytía, N. R.; L. Casalins. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology*, 41: 71–79.
- Ibargüengoytía, N. R.; M. L. Renner; J. M. Boretto; C. Piantoni; V. E. Cussac. 2007. Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia*, 28: 235–246.
- Ibargüengoytía, N. R.; S. Marlin Medina; J. B. Fernández; J. A. Gutiérrez; F. Tappari; A. Scolaro. 2010. Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology*. 35: 21–27.
- Ihle, J. E. W. 1935. Letzte Ordnung der Thaliaceae: Desmomyaria. En: Kükenthal, W.; Krumbach, T. (Eds.) *Handbuch der Zoologie*. Berlin y Leipzig, 5: 401–532.
- Ikuta, T.; Saiga, H. 2005. Organization of Hox genes in ascidians: present, past, and future. *Developmental dynamics*, 233: 382–389.
- Infante, C. R.; Mihala, A. G.; Park, S.; Wang, J. S.; Johnson, K. K.; Lauderdale, J. D.; Menke, D. B. 2015. Shared enhancer activity in the limbs and phallus and functional divergence of a limb-genital cis-regulatory element in snakes. *Developmental cell*, 35: 107–119.
- Inoue, J. G.; M. Miya, M. J. Miller, T. Sado, R. Hanel, K. Hatooka, J. Aoyama, Y. Minegishi, M. Nishida, and K. Tsukamoto. 2010. Deep-ocean origin of the freshwater eels. *Biology Letters*, 6: 363–366.
- International Chicken Genome Sequencing Consortium. 2004. Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. *Nature*, 432: 695–777.
- Irestedt, M.; Fjeldså, J.; Johansson, U. S.; Ericson, P. G. P. 2002. Systematic relationships and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23: 499–512.
- Irestedt, M.; Fjeldså, J.; Nylander, J. A. A.; Ericson, P. G. P. 2004. Phylogenetic relationships of typical antbirds (Thamnophilidae) and test of incongruence based on Bayes factors. *BMC Evolutionary Biology*, 4: 23.
- Irisarri, I.; Baurain, D.; Brinkmann, H.; Delsuc, F.; Sire, J. Y.; 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.
- Irschick D. J.; Herrel, A.; Vanhooydonck, B. 2006. Whole-organism studies of adhesion in pad-bearing lizards. *Journal of Comparative Physiology A*, 192: 1169–1177.
- IUCN (The World Conservation Union). 2017. IUCN Red List of Threatened Species 2017. Summary Statistics for Globally Threatened Species. Table 1: Numbers of threatened species by major groups of organisms (1996–2017).
- Iverson, J. B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Edición independiente, Richmond; 363 pp.
- Iwabe, N.; Hara, Y.; Kumazawa, Y.; Shibamoto, K.; Saito, Y.; Miyata, T.; Katoh, K. 2004. Sister group relationship of turtles to the bird-crocodylian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 810–813.
- Jackman, W. R., Langeland, J. A.; Kimmel, C. 2000. B. islet reveals segmentation in the *Amphioxus* hindbrain homolog. *Developmental Biology* 220, 16–26.

- Jacobs, G. H. 1992. Ultraviolet Vision in Vertebrates. *American Zoologist*, 32: 544–554.
- Jacobs, G. H. 1993. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biological Reviews*, 68: 413–471.
- Jaillon, O. y otros 60 autores. 2004. Genome duplication in the teleost fish *Tetraodon nigroviridis* reveals the early vertebrate proto-karyotype. *Nature*, 431: 946–957.
- Jaksic, F. M.; Núñez, H.; Ojeda, F. P. 1980. Body proportions, microhabitat selection, and adaptive radiation of *Liolaemus* lizards in central Chile. *Oecologia*, 45: 178–181.
- Jañez J. A.; Sueiro, M. C. 2007. Size at hatching and incubation period of *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae) bred in captivity at the Temaiken Aquarium. *Journal of Fish Biology* 70: 648–650.
- Janke, A.; Gemmell, N.; Feldmaier-Fuchs, G.; von Haeseler, A. von; Paabo, S. 1996. The mitochondrial genome of a monotreme - The platypus (*Ornithorhynchus anatinus*). *Journal of Molecular Evolution*, 42: 153–159.
- Janke, A.; Magnell, O.; Wieczorek, G.; Westerman, M.; Arnason, U. 2002. Phylogenetic Analysis of 18S rRNA and the Mitochondrial Genomes of the Wombat, *Vombatus ursinus*, and the Spiny Anteater, *Tachyglossus aculeatus*: Increased Support for the Marsupionta Hypothesis. *Journal of Molecular Evolution*, 54: 71–80.
- Janke, A.; Xu, X.; Arnason, U. 1997. The complete mitochondrial genome of the wallaroo (*Macropus robustus*) and the phylogenetic relationship among Monotremata, Marsupialia, and Eutheria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 1276–1281.
- Jansa S.; Weksler, M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 256–276.
- Jansa, S. A.; Voss, R. S. 2000. Phylogenetic studies on Didelphid Marsupials. I. Introduction and Preliminary results from nuclear IRBP gene sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 7: 43–77.
- Jansa, S. A.; Weksler, M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 256–276.
- Jansa, S.; Myers, P. 2000. Sciuridae (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 29, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Sciuridae.html>.
- Janvier, P. 1981. The phylogeny of the craniata, with particular reference to the significance of fossil "Agnaths". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1: 121–159.
- Janvier, P. 1995. The dawn of the vertebrates: characters versus common ascent in the rise of current vertebrate phylogenies. *Paleontology* 39: 259–287.
- Janvier, P. 1997. Gnathostomata. Jawed Vertebrates. <http://tolweb.org/Gnathostomata/14843/1997.01.01>. En: "The Tree of Life Web Project", <http://tolweb.org>, acceso agosto de 2008.
- Janvier, P. 1997. Hyperoartia. Lampreys. Version 01 January 1997. <http://tolweb.org/Hyperoartia/14831/1997.01.01> en The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org>, acceso agosto de 2008.
- Janvier, P. 2003. Vertebrate characters and the Cambrian vertebrates. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 523–531.
- Janvier, P. 2011. Comparative anatomy: all vertebrates do have vertebrae. *Current Biology*, 21(17), R661–R663.
- Janvier, P.; Arsenault, M.; Desbiens, S. 2004. Calcified cartilage in the paired fins of the osteostracan *Escuminaspis laticeps* (Traquair, 1880), from the Late Devonian of Miguasha (Québec, Canada), with a consideration of the early evolution of the pectoral fin endoskeleton in vertebrates. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 773–779.
- Jarvis, E. D. 2016. Perspectives from the Avian Phylogenomics Project: questions that can be answered with sequencing all genomes of a vertebrate class. *Annual Review of Animal Biosciences*, 4: 45–59.
- Jarvis, E. D.; Mirarab, S.; Aberer, A. J.; Li, B.; Houde, P.; Li, C.; Ho, S. Y. W.; Faircloth, B. C.; Nabholz, B.; Howard, J. T.; Suh, A.; Weber, C. C.; da Fonseca, R. R.; Li, J.; Zhang, F.; Li, H.; Zhou, L.; Narula, N.; Liu, L.; Ganapathy, G.; Boussau, B.; Bayzid, M. S.; Zavidovych, V.; Subramanian, S.; Gabaldon, T.; Capella-Gutierrez, S.; Huerta-Cepas, J.; Rekepalli, B.; Munch, K.; Schierup, M.; Lindow, B.; Warren, W. C.; Ray, D.; Green, R. E.; Bruford, M. W.; Zhan, X.; Dixon, A.; Li, S.; Li, N.; Huang, Y.; Derryberry, E. P.; Bertelsen, M. F.; Sheldon, F. H.; Brumfield, R. T.; Mello, C. V.; Lovell, P. V.; Wirthlin, M.; Schneider, M. P. C.; Prosdocimi, F.; Samaniego, J. A.; Velazquez, A. M. V.; Alfaro-Núñez, A.; Campos, P. F.; Petersen, B.; Sichert-Ponten, T.; Pas, A.; Bailey, T.; Scofield, P.; Bunce, M.; Lambert, D. M.; Zhou, Q.; Perelman, P.; Driskell, A. C.; Shapiro, B.; Xiong, Z.; Zeng, Y.; Liu, S.; Li, Z.; Liu, B.; Wu, K.; Xiao, J.; Yinqi, X.; Zheng, Q.; Zhang, Y.; Yang, H.; Wang, J.; Smeds, L.; Rheindt, F. E.; Braun, M.; Fjeldsa, J.; Orlando, L.; Barker, F. K.; Jønsson, K. A.; Johnson, W.; Koepfli, K. -P.; O'Brien, S.; Haussler, D.; Ryder, O. A.; Rahbek, C.; Willerslev, E.; Graves, G. R.; Glenn, T. C.; McCormack, J.; Burt, D.; Ellegren, H.; Alström, P.; Edwards, S. V.; Stamatakis, A.; Mindell, D. P.; Cracraft, J.; Braun, E. L.; Warnow, T.; Jun, W.; Gilbert, M. T. P. Zhang, G. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346: 1320–1331.
- Jasinoski S.; Abdala F.; Fernandez V. 2015. Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): cranial morphology. *Anatomical Record*, 298: 1440–1464.
- Jaureguizar, A. J.; R. C. Menni; C. Lasta; R. Guerrero. 2006. Fish assemblages in the northern Argentina coastal systems: spatial patterns and their variations for ecosystem-based management. *Fisheries & Oceanography*, 15: 326–341.
- Jaureguizar, A. J.; R. C. Menni; R. Guerrero; C. Lasta. 2004. Environmental factors structuring fish communities of the Río de la Plata estuary. *Fisheries Research*, 66: 195–211.
- Jayat, J. P.; Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Martínez, P. J. 1999. Aportes al conocimiento de la distribución de los carnívoros del noroeste de la Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 6: 15–30.
- Jeffery, W. R. 2007. Chordate ancestry of the neural crest: new insights from ascidians. In *Seminars in cell developmental biology* Vol. 18, No. 4, pp. 481–491).

- Jeffery, W. R.; Strickler, A. G.; Yamamoto, Y. 2004. Migratory neural crest-like cells form body pigmentation in a urochordate embryo. *Nature* 431, 696–699.
- Jenkins, F. A.; Walsh, D. M.; Carroll, R. L. 2007. Anatomy of *Eocaecilia micropodia*, a limbed gymnophionan of the Early Jurassic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard*, 158: 285–366.
- Jenkins, K. M.; Jones, M. E.; Zikmund, T.; Boyde, A.; Daza, J. D. 2017. A Review of Tooth Implantation Among Rhynchocephalians (Lepidosauria). *Journal of Herpetology*, 51: 300–306.
- Jenner, R. A. 2004. Towards a phylogeny of the Metazoa: evaluating alternative phylogenetic positions of Platyhelminthes, Nemertea, and Gnathostomulida, with a critical reappraisal of cladistic characters. *Contributions to Zoology*, 73(1/2), 3–163.
- Jennings, W. B.; Pianka, E. R.; Donnellan, S. 2003. Systematics of the lizard family Pygopodidae with implications for the diversification of Australian temperate biotas. *Systematic Biology*, 52: 757–780.
- Jerez, A.; Ramírez-Pinilla, M. P. 2001. The allanto-placenta of *Mabuya mabouya* (Sauria, Scincidae). *Journal of Morphology*, 249: 132–146.
- Jerez, A.; Ramírez-Pinilla, M. P. 2003. Morphogenesis of extraembryonic membranes and placentation in *Mabuya mabouya* (Squamata, Scincidae). *Journal of Morphology*, 258: 158–178.
- Jetz, W.; Pyron, R. A. 2018. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology & Evolution*, 1.
- Ji, Q.; Ji, S. 1997. A Chinese archaeopterygian, *Protarchaeopteryx* gen. nov. *Geological Science and Technology (Di Zhi Ke Ji)*, 238: 38–41. Traducido por Will Downs Bilby Research Center Northern Arizona University enero, 2001.
- Ji, Q.; Luo, Z.-X.; Yuan, C.-X.; Wible, J. R.; Zhang, J.-P.; Georgi, J. A. 2002. The earliest known eutherian mammal. *Nature*, 416: 816–822.
- Ji, Q.; M. A. Norell; K.-Q. Gao; S.-A. Ji; D. Ren. 2001. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature*, 410: 1084–1088.
- Jiang, Z.; Castoe, T. A.; Austin, C. C.; Burbrink, F. T.; Herron, M. D.; McGuire, J. A.; Parkinson, C. L.; Pollock, D. D. 2007. Comparative mitochondrial genomics of snakes: substitution rate dynamics and functionality of the duplicate control region. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 123.
- Johanson, Z.; Ahlberg, P. E. 2011. Phylogeny of lungfishes. *The biology of lungfishes*, 43–60.
- Johanson, Z.; Burrow, C.; Warren, A.; Garvey, J. 2005. Homology of fin lepidotrichia in osteichthyan fishes. *Lethaia*, 38: 27–36.
- Johansson, U. S.; Ericson, P. G. P. 2003. Molecular support for a sister group relationship between Pici and Galbulae (Piciformes sensu Wetmore 1960). *Journal of Avian Biology*, 34: 185–197.
- Johansson, U. S.; Parsons, T. J.; Irestedt, M.; Ericson, P. G. P. 2001. Clades within “higher land birds,” evaluated by nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 39: 37–51.
- Johnson, G. D.; Patterson, C. 1996. Relationships lower Euteleostean. En: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, and G. D. Johnson (Eds.) *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego.
- Johnson, J. A.; Brown, J. W.; Fuchs, J.; Mindell, D. P. 2016. Multi-locus phylogenetic inference among New World Vultures (Aves: Cathartidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105: 193–199.
- Johnson, K. P.; Kennedy, M.; McCracken, K. G. 2006. Reinterpreting the origins of flamingo lice: cospeciation or host-switching? *Biology Letters*, 2: 275–278.
- Johnson, W. E.; Eizirik, E.; Pecon-Slattery, J.; Murphy, W. J.; Antunes, A.; Teeling, E.; O'Brien, S. J. 2006. The late miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. *Science*, 311 (5757): 73–77.
- Jones, D.; Evans, A. R.; Siu, K. K.; Rayfield, E. J.; Donoghue, P. C. 2012. The sharpest tools in the box? Quantitative analysis of conodont element functional morphology. *Proc. R. Soc. B*, 279: 2849–2854.
- Jones, G.; E. C. Teeling. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 149–156.
- Jones, M. 2003. *Dasyuromorphia: 277–285*. En: Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Mammals I*, 2nd edition. Volumes 12, Farmington Hills, MI: Gale Group, 372 pp.
- Jones, M. E.; Anderson, C. L.; Hipsley, C. A.; Müller, J.; Evans, S. E.; Schoch, R. R. 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC evolutionary biology*, 13: 208.
- Jones, T. D.; Ruben, J. A.; Martín, L. D.; Kurochkin, E. N.; Feduccia, A.; Maderson, P. F. A.; Hillenius, W. J.; Geist, N. R.; Alifanov, V. 2000. Nonavian feathers in a late triassic archosaur. *Science*, 288: 2202–2205.
- Jonnaux, P.; Kumazawa, Y. 2007. Molecular phylogenetic and dating analyses using mitochondrial DNA sequences of eyelid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Gene*, 407: 105–115.
- Jönsson, K. A.; Fjeldså, J. 2006. A phylogenetic supertree of oscine passerine birds (Aves: Passeri). *Zoologica Scripta*, 35: 149–186.
- Joyce, W. G.; Bourque, J. R. 2016. A review of the fossil record of turtles of the clade Pan-Kinosternoidea. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 57: 57–95.
- Joyce, W. G.; Gauthier, J. A. 2004. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 271: 1–5.
- Joyce, W. G.; Rabi, M.; Clark, J. M.; Xu, X. 2016. A toothed turtle from the Late Jurassic of China and the global biogeographic history of turtles. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 236.
- Kacoliris, F. P.; Berkunsky, I.; M. A. Velasco. 2013. Sex and size affect annual survival in a threatened Argentinean sand dune lizard. *Herpetological Journal*, 23: 59–62.

- Kamei, R. G.; San Mauro, D.; Gower, D. J.; Van Bocxlaer, I.; Sherratt, E.; Thomas, A.; . . Biju, S. D. 2012. Discovery of a new family of amphibians from northeast India with ancient links to Africa. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20120150.
- Kammerer C. F. 2016a. Systematics of the Rubidgeinae (Therapsida: Gorgonopsia). *PeerJ* 4: e1608.
- Kammerer C. F. 2016b. A new taxon of cynodont from the Tropidostoma Assemblage Zone (Upper Permian) of South Africa, and the early evolution of Cynodontia. *Papers in Palaeontology*, 2: 323–461.
- Kammerer, C. F. 2011. Systematics of the Anteosauria (Therapsida: Dinocephalia). *Journal of Systematic Palaeontology*, 9: 261–304.
- Kapusta, A.; Suh, A. 2017. Evolution of bird genomes—a transposon's-eye view. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1389: 164–185.
- Kardong, K. V. 1998. *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution*. McGraw-Hill. 747 pp.
- Karin, B. R.; Metallinou, M.; Weinell, J. L.; Jackman, T. R.; Bauer, A. M. 2016. Resolving the higher-order phylogenetic relationships of the circumtropical *Mabuya* group (Squamata: Scincidae): An out-of-Asia diversification. *Molecular phylogenetics and evolution*, 102: 220–232.
- Katija, K.; Sherlock, R. E.; Sherman, A. D.; Robison, B. H. 2017. New technology reveals the role of giant larvaceans in oceanic carbon cycling. *Science Advances*, 3: e1602374.
- Kawasaki, K.; Suzuki, T.; Weiss, K. M. 2005. Phenogenetic drift in evolution: The changing genetic basis of vertebrate teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 102: 18063–18068.
- Ke, Y.; Su B.; Song X.; Lu D.; Chen L.; et al. (y 17 autores más). 2001. African origin of modern humans in east Asia: a tale of 12,000 Y chromosomes. *Science*, 292: 1151–1153.
- Kearney, M. 2002. Appendicular skeleton in amphisbaenians (Reptilia: Squamata). *Copeia*, 2002: 719–738.
- Kearney, M. 2003. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fósil forms. *Herpetological Monographs*, 17: 1–74.
- Kearney, M.; Rieppel, O. 2006. An Investigation into the Occurrence of Plicidentine in the Teeth of Squamate Reptiles. *Copeia*, 2006: 337–350.
- Kearney, M.; Stuart, B. L. 2004. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proceedings of the Royal Society of London B*; 271: 1677–1683.
- Keivany, Y.; Nelson, J. 2006. Interrelationships of Gasterosteiformes (Actinopterygii, Percomorpha). *Journal of Ichthyology*, 46 (Supplement 1): S84–S96.
- Kellner, A. W. A.; Almeida Campos, D. 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the early cretaceous of Brazil. *Science*, 297: 389–392.
- Kelly, C. M.; Barker, N. P.; Villet, M. H.; Broadley, D. G. 2009. Phylogeny, biogeography and classification of the snake superfamily Elapoidea: a rapid radiation in the late Eocene. *Cladistics*, 25: 38–63.
- Kelly, D. A. 2002. The Functional Morphology of Penile Erection: Tissue Designs for Increasing and Maintaining Stiffness. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 216–221.
- Kelly, R. G. 2012. The second heart field. *Current topics in developmental biology* 100, 33–65.
- Kelly, R. G., Brown, N. A.; Buckingham, M. E. 2001. The arterial pole of the mouse heart forms from Fgf10-expressing cells in pharyngeal mesoderm. *Dev Cell* 1, 435–440.
- Kelly, R. G., Jerome-Majewska, L. A.; Papaioannou, V. E. 2004. The del22q11.2 candidate gene *Tbx1* regulates branchio-mermic myogenesis. *Human molecular genetics* 13, 2829–2840.
- Kemp, T. S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press, Oxford, 331 pp.
- Kennedy, M.; Taylor, S. A.; Nádvořník, P.; Spencer, H. G. 2013. The phylogenetic relationships of the extant pelicans inferred from DNA sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 66: 215–222.
- Keuroghlian, A.; Desbiez, A.; Reyna-Hurtado, R.; Altrichter, M.; Beck, H.; Taber, A.; Fragoso, J.M.V. 2013. *Tayassu pecari*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T41778A44051115. Downloaded on 16 May 2018.
- Kikugawa, K.; Katoh, K.; Kuraku, S.; Sakurai, H.; Ishida, O.; Iwabe, N.; Miyata, T. 2004. Basal jawed vertebrate phylogeny inferred from multiple nuclear DNA coded genes. *BioMed Central Biology*, 2: 3.
- Killian, J.; Buckley, T.; Stewart, N.; Munday, B.; Jirtle, R. 2001. Marsupials and Eutherians reunited: genetic evidence for the Theria hypothesis of mammalian evolution. *Mammalian Genome*, 12: 513–517.
- Kirsch, J. A. W. 1996. Bats are monophyletic; megabats are monophyletic; but are microbats also? *Bat Research News*, 36: 78.
- Kirsch, J. A. W.; Dickerman, A. W.; Reig, O. A. 1996. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials IV. Inter-generic relationships of the opossum (Didelphidae). *Marmosiana. Acta Theriologica Latinoamericana*, 1: 57–78.
- Kirsch, J. A. W.; Palma, R. E. 1995. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials V. A further estimate of relationships among opossums (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia*, 59: 403–425.
- Kitchener, A. C.; Breitenmoser-Würsten, C.; Eizirik, E.; Gentry, A.; Werdelin, L.; Wilting, A.; Yamaguchi, N. 2017. A revised taxonomy of the Felidae: The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN Cat Specialist Group. *Cat News, Special Issue* 11.
- Kitchener, A. C.; Van Valkenburgh, B.; Yamaguchi, N. 2010. Felid form and function. *Biology and conservation of wild felids*, 83–106.
- Klappenbach, L. Hares, Rabbits and Pikas. <https://www.thoughtco.com/hares-rabbits-and-pikas-130307>. Revisado 15 enero de 2018.

- Kley, N. J. 2003. Early blindsnakes (Anomalepididae): 369–372. Slender blindsnakes (Leptotyphlopidae): 373–377. Blindsnakes (Typhlopidae): 379–385. En: Schlager, N. (Ed.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Kley, N. J.; Kearney. 2007. Adaptations for digging and burrowing. pp. 284–309. En: B. Hall (Ed.) Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation. Chicago: University of Chicago Press.
- Klicka, J.; Burns, K.; Spellman, G. 2007. Defining a monophyletic Cardinalini: A molecular perspective. *Molecular Phylogenetics Evolution*, 45: 1014–1032.
- Kluge, A. G. 2001. Gekkotan lizard taxonomy. *Hamadryad*, 26: 1–209.
- Kocot, K. M.; Tassia, M. G.; Halanych, K. M.; Swalla, B. J. 2018. Phylogenomics offers resolution of major tunicate relationships. *Molecular phylogenetics and evolution*, 121: 166–173.
- Koepfli, K. P.; Deere, K. A.; Slater, G. J.; Begg, C.; Begg, K.; Grassman, L.; Lucherini, M.; Veron, G.; Wayne, R. K. 2008. Multi-gene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. *BioMed Central*, 6: 10.
- Koerber, S.; T. O. Litz J. M. Mirande 2017. CLOFFAR-update 4-supplement to Checklist of the Freshwater Fishes of Argentina. *Ichthyological Contributions of PecesCriollos* 55: 1–1. available as pdf-file at [www.pecescrilloos.de](http://www.pecescrilloos.de).
- Kohl, K. D.; Brun, A.; Magallanes, M.; Brinkerhoff, J.; Laspiur, A.; Acosta, J. C.; Bordenstein, S. R.; Caviedes-Vidal, E. 2016. Physiological and microbial adjustments to diet quality permit facultative herbivory in an omnivorous lizard. *Journal of Experimental Biology*, 219: 1903–1912.
- Kohlsdorf, T.; Wagner, G. P. 2006. Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae: Squamata). *Evolution*, 60: 1896–1912.
- Kokubo, N. et al. 2010. Mechanisms of heart development in the Japanese lamprey, *Lethenteron japonicum*. *Evolution; Development* 12, 34–44.
- Koludarov, I.; Jackson, T.N.; Brouw, B.; Dobson, J.; Dashevsky, D.; Arbuckle, K.; Clemente, C.J.; Stockdale, E.J.; Cochran, C.; Debono, J.; Stephens, C.; Panagides, N.; Li, B.; Manchadi, M.-L.; Violette, A.; Fourmy, R.; Hendriks, I.; Nouwens, A.; Clements, J.; Martelli, P.; Kwok, H.F.; Fry, B.G. 2017. Enter the Dragon: The Dynamic and Multifunctional Evolution of Anguimorpha Lizard Venoms. *Toxins*, 9, 242.
- Kong, P. et al. 2014. Tbx1 is required autonomously for cell survival and fate in the pharyngeal core mesoderm to form the muscles of mastication. *Human Molecular Genetics* 23, 4215–4231.
- Kordis, D.; Gubensek, F. 1999. Horizontal transfer of non-LTR retrotransposons in vertebrates. *Genetica*, 107: 121–128.
- Korth, W. W. 2001. Comments on the systematics and classification of the beavers (Rodentia, Castoridae). *Journal of Mammalian Evolution*, 8: 279–296.
- Koslowsky, J. 1898. Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata*, 8: 161–200.
- Kott, P. 2005. Catalogue of Tunicata in Australian waters. *Australian Biological Resources Study*, 301 pp.
- Kouete, M. T.; Wilkinson, M.; Gower, D. J. 2012. First reproductive observations for *Herpele* Peters, 1880 (Amphibia: Gymnophiona: Herpeliidae): evidence of extended parental care and maternal dermatophagy in *H. squalostoma* (Stutchbury, 1836). *ISRN Zoology*, 2012: 7.
- Kowalevski, A. O. 1866. Le development de l'*Amphioxus lanceolatus*. *Bibliogr. Univ.* 25 October 1866; *Bulletin of Science*: 193–195.
- Kowalevski, A. O. 1867. On the development of *Amphioxus lanceolatus*. *Annals and Magazine of Natural History*, 19: 69–70.
- Kozykariski, M. L.; Belver, L. C.; Ávila, L. J. 2011. Diet of the desert lizard *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemini) in northern La Rioja Province, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75: 1237–1239.
- Kranenbarg, S.; van Cleynebreugel, T.; Schipper, H.; van Leeuwen, H. 2005. Adaptive bone formation in acellular vertebrae of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *The Journal of Experimental Biology*, 208: 3493–3502.
- Krenz, J. G.; Naylor, G. J. P.; Bradley Shaffer, H.; Janzen, F. J. 2005. Molecular phylogenetics and evolution of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 178–191.
- Kretzschmar, S. 1998. Geographic Distribution. *Liotyphlops ternetzii*. *Herpetological Review*, 29: 114
- Kretzschmar, S. 2006. Revisión histórica y redescrición de *Leptotyphlops albipunctus* (Serpentes: Leptotyphlopidae). *Cuadernos de Herpetología*, 19: 43–56.
- Kretzschmar, S.; Scrocchi, G. 2012 *Epicitia striatula* (Smith Laufe, 1945). Víbora ciega. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. *Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología* 26 (supl. 1): 329.
- Kriegs, J. O.; Churakov, G.; Jurka, J.; Brosius, J.; Schmitz, J. 2007. Evolutionary history of 7SL RNA-derived SINEs in Superprimates. *Trends in Genetics*, 23: 158–161.
- Kriegs, J. O.; Churakov, G.; Kiefmann, M.; Jordan, U.; Brosius, J.; Schmitz, J. 2006. Retroposed Elements as Archives for the Evolutionary History of Placental Mammals. *PLoS Biology*, 4: e91.
- Kriwet, J.; Benton, M. J. 2004. Neoselachian (Chondrichthyes, Elasmobranchii) diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214: 181–194.
- Ksepka, D. T.; Bertelli, S.; Giannini, N. P. 2006. The phylogeny of the living and fossil Sphenisciformes (penguins). *Cladistics*, 22: 412–441.

- Ksepka, D. T.; Stidham, T. A.; Williamson, T. E. 2017. Early Paleocene landbird supports rapid phylogenetic and morphological diversification of crown birds after the K-Pg mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201700188.
- Kubisch, E.; Corbalán, V.; Ibarguengoytía, N.; Sinervo, B. 2016. Local extinction risk by global warming of three species of lizards from Patagonia. *Canadian Journal of Zoology*, 94: 49–59.
- Kullberg, M.; Hallström, B. M.; Arnason, U.; Janke, A. 2008. Phylogenetic analysis of 1.5 Mbp and platypus EST data refute the Marsupionta hypothesis and unequivocally support Monotremata as sister group to Marsupialia/Placentalia. *Zoologica Scripta*, 37: 115–127.
- Kumazawa, Y. 2007. Mitochondrial genomes from major lizard families suggest their phylogenetic relationships and ancient radiations. *Gene*, 388: 19–26.
- Kumazawa, Y.; Nishida, M. 1999. Complete mitochondrial DNA sequences of the Green Turtle and Blue-Tailed Mole Skink: statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16: 784–792.
- Kumazawa, Y.; Nishida, M. 2000. Molecular Phylogeny of Osteoglossoids: A New Model for Gondwanian Origin and Plate Tectonic Transportation of the Asian Arowana. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17: 1869–1878.
- Kun, M. E.; Piantoni, C.; Krenz, J. D.; Ibarguengoytía, N. R. 2010. Dietary analysis of *Homonota darwini* (Squamata: Gekkonidae) in Northern Patagonia. *Current Zoology*, 56: 406–410.
- Kundrát, M. 2007. Avian-like attributes of a virtual brain model of the oviraptorid theropod *Conchoraptor gracilis*. *Naturwissenschaften*, 94: 499–504.
- Kupfer, A.; Müller, H.; Antoniazzi, M. M.; Jared, C.; Greven, H.; Nussbaum, R. A.; Wilkinson, M. 2006. Parental investment by skin feeding in a caecilian amphibian. *Nature*, 440: 926–929.
- Kupfer, A.; Müller, H.; Jared, C.; Antoniazzi, M.; Nussbaum, R. A.; Greven, H.; Wilkinson, M. 2006. Parental investment by skin feeding in a caecilian amphibian. *Nature*, 440: 926–929.
- Kupfer, A.; Wilkinson, M.; Gower, D. J.; Müller, H.; Jehle, R. 2008. Care and parentage in a skin-feeding caecilian amphibian. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 309: 460–467.
- Kuraku, S.; Hoshiyama, D.; Katoh, K.; Suga, H.; Miyata, T. 1999. Monophyly of lampreys and hagfishes supported by nuclear DNA-coded genes. *Journal of Molecular Evolution* 49, 729–735.
- Kuraku, S.; Meyer, A. 2009. The evolution and maintenance of Hox gen in vertebrates and the teleost-specific genome duplication. *International Journal of Developmental Biology*, 53: 765–773.
- 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.
- Kuratani, S. 2005. Craniofacial development and the evolution of the vertebrates: the old problems on a new background. *Zoological Science*, 22: 1–19.
- Kuratani, S. 2012. Evolution of the vertebrate jaw from developmental perspectives. *Evolution; Development* 14, 76–92.
- Kuratani, S. 2013. Evolution. A muscular perspective on vertebrate evolution. *Science* 341, 139–140.
- Kuratani, S., Adachi, N., Wada, N., Oisi, Y.; Sugahara, F. 2013. Developmental and evolutionary significance of the mandibular arch and prechordal/premandibular cranium in vertebrates: revising the heterotopy scenario of gnathostome jaw evolution. *Journal of Anatomy* 222, 41–55.
- Kuratani, S.; Kuraku, S.; Murakami, Y. 2002. Lamprey as an evo-devo model: Lessons from comparative embryology and molecular phylogenetics. *Genesis*, 3: 175–183.
- Kurochkin, E. N. 2006. Parallel evolution of theropod dinosaurs and birds. *Zoologicheskii Zhurnal*, 85 (3): 283–297.
- Kusakabe, R., Kuraku, S.; Kuratani, S. 2011. Expression and interaction of muscle-related genes in the lamprey imply the evolutionary scenario for vertebrate skeletal muscle, in association with the acquisition of the neck and fins. *Developmental Biology* 350, 217–227.
- Kusakabe, R.; Kuratani, S. 2005. Evolution and developmental patterning of the vertebrate skeletal muscles: perspectives from the lamprey. *Developmental Dynamics*, 234: 824–834.
- Kvon, E. Z.; Kamneva, O. K.; Melo, U. S.; Barozzi, I.; Osterwalder, M.; Mannion, B. J.; . . Kato, M. 2016. Progressive loss of function in a limb enhancer during snake evolution. *Cell*, 167: 633–642.
- Labra, A. 1995. Thermoregulation in *Pristidactylus* lizards (Polycridae): Effects of group size. *Journal of Herpetology*, 29: 260–264.
- Labra, A.; Carazo, P.; Desfilis, E.; Font, E. 2007. Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: structure of head bob displays. *Herpetologica* 63: 11–18.
- Labra, A.; J. H. Brann; D. A. Fadool. 2005. Heterogeneity of voltage- and chemosignal- activated response profiles in vomeronasal sensory neurons. *J. Neurophysiol.* 94: 2535–2548.
- Labra, A.; M. Rosenmann. 1992. Comparative diel activity of *Pristidactylus* lizards from forest and scrubland habitats. *Journal of Herpetology*, 26: 501–503.
- Labra, A.; Pienaar, J.; Hansen, T. F. 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: Adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *American Naturalist*, 174: 204–220.
- Lacalli, T. C. 1999. Tunicate tails, stolons, and the origin of the vertebrate trunk. *Biological Reviews*, 74: 177–198.
- Lacalli, T. C. 2002. Vetulicolians, are they deuterostomes? chordates? *Bioessays*, 24: 208–211.
- Lacalli, T. C. 2005. Protochordate body plan and the evolutionary role of larvae: old controversies resolved? *Canadian Journal of Zoology*, 83: 216–224.

- Lacalli, T. C.; Holland, L. Z. 1998. The developing dorsal ganglion of the salp *Thalia democratica*, and the nature of the ancestral chordate brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353.
- Lack, J. B., Roehrs, Z. P., Stanley, C. E., Ruedi, M.; Van Den Bussche, R. A. 2010. Molecular phylogenetics of Myotis indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera) (subscription required). *Journal of Mammalogy*, 91(4): 976–992.
- Lakatos, I. 1983. La metodología de los programas de investigación científica. Ed. Alianza, Madrid. 314 pp.
- Lambert, S. M.; Reeder, T. W.; Wiens, J. J. 2015. When do species-tree and concatenated estimates disagree? An empirical analysis with higher-level scincid lizard phylogeny. *Molecular phylogenetics and evolution*, 82: 146–155.
- Landberg, T.; Mailhot, J. D.; Brainerd, E. L. 2003. Lung ventilation during treadmill locomotion in a terrestrial turtle, *Terrapene carolina*. *Journal of Experimental Biology*, 206: 3391–3404.
- Langer, M. C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Parana Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 215: 69–95.
- Langer, M. C.; Benton, M. J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 309–358.
- Langer, M. C.; Ezcurra, M. D.; Rauhut, O. W. M.; Benton, M. J.; Knoll, F.; McPhee, B. W.; Novas, F. E.; Pol, D.; Brusatte, S. L. 2017. Untangling the dinosaur family tree. *Nature*, 551: E1–E5.
- Lareschi, M. 2017. Artrópodos ectoparásitos. Capítulo 11: 156–170. En: Drago, F. B. (Ed.). *Macroparásitos: Diversidad y Biología*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP).
- Larson, A.; Dimminck, W. W. 1993. Phylogenetic relationships of the salamander families: an analysis of congruence among morphological and molecular characters. *Herpetological Monographs*, 7: 77–93.
- Laspiur, A.; Sanabria, E.; J. C. Acosta. 2007. Primeros datos sobre vocalización en *Leiosaurus catamarcensis* (Koslowky, 1898) y *Pristidactylus scapulatus* Burmeister, 1861, (Iguania, Leiosauridae) de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología*, 14: 217–220.
- Lauder, G. V.; Liem, K. F. 1983. The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard*, 150: 95–197.
- Laurent, R. F. 1979. Esquisse d'une phylogénèse des anoures. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 104: 397–422.
- Laurent, R. F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 1: 15–18.
- Laurent, R. F. 1986. Sous Classe des Lissamphibiens (Lissamphibia): 594–797. En: Grassé, P. P.; Delsol, M. (Eds.) *Traite de Zoologie. XIV (I-B)*.
- Laurent, R. F.; Terán, E. 1981. Lista de los anfibios y reptiles de la Provincia de Tucumán. *Misceláneas de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán*, 7: 1–15.
- Laurin, M. 1998. A reevaluation of the origin of pentadactyly. *Evolution*, 52: 1476–1482.
- Laurin, M. 2008. Terrestrial Vertebrates. Stegocephalians: Tetrapods and other digit-bearing vertebrates. Versión 12 noviembre 2008. En: *The Tree of Life Web Project*, <http://tolweb.org/>.
- Laurin, M.; Anderson, J. S. 2004. Meaning of the name Tetrapoda in the scientific literature: an exchange. *Systematic Biology*, 53: 68–80.
- Laurin, M.; Girondot, M.; de Ricqlès, A. 2000. Early tetrapod evolution. *Trends in Ecology Evolution*, 15: 118–123.
- Laurin, M.; Reisz, R. R. 1993. A new perspective on tetrapod phylogeny: 9–59. En: Sumida, S. S.; Martin, K. L. (Eds.) *Amniote origins*. Academic Press.
- Laurin, M.; Reisz, R. R. 1996. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 95–102.
- Laurin, Michel and Gauthier, Jacques A. 1996. Amniota. Mammals, reptiles (turtles, lizards, Sphenodon, crocodiles, birds) and their extinct relatives. Version 01 January 1996. <http://tolweb.org/Amniota/14990/1996.01.01>. En *The Tree of Life Web Project*, <http://tolweb.org/>
- Lautenschlager, S.; Gill, P.; Luo, Z. -X.; Fagan, M. J.; Rayfield, E. J. 2017. Morphological evolution of the mammalian jaw adductor complex. *Biological Reviews* 92: 1910–1940.
- Lavilla, E. O. 2001. Amenazas, declinaciones poblacionales y extinciones en anfibios argentinos. *Cuadernos de herpetología*, 15: 59–82.
- Lavilla, E. O.; Barrionuevo, J. S. 2005. El género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en la República Argentina: Una síntesis: 115–165. En: Lavilla, E. O.; De la Riva, I. (Eds.) *Estudios Sobre las Ranas Andinas de los Géneros Telmatobius y Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae). Asociación Herpetológica Española, Monografías de Herpetología 7.
- Lavilla, E. O.; Cei, J. M. 2001. *Amphibians of Argentina. A second update, 1987–1997*. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino, Monografías, 27: 1–177.
- Lavilla, E. O.; Cruz, F. B.; Scrocchi, G. J. 1995. Amphibiens et reptiles de la station biologique Los Colorados dans la province de Salta, Argentina (Parte II). *Revue Francaise d'Aquariologie et Herpetologie* 22: 117–128.
- Lavilla, E. O.; M. Vaira, and L. Ferrari. 2003. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from the Andean Yungas of Argentina, with comments on the *Elachistocleis ovalis-E. bicolor* controversy. *Amphibia-Reptilia* 24: 269–284.
- Lavilla, E. O.; Ponssa, M. L.; Baldo, D.; Basso, N.; Bosso, A.; Céspedes, J.; Chebez, J. C.; Faivovich, J.; Ferrari, L.; Lajmanovich, R.; Langone, R. A.; Peltzer, P.; Úbeda, C.; Vaira, M.; Vera Candioti, F. 2000. Categorización de los Anfibios de Argentina: 11–34. En: Lavilla, E. O.; Richard, E.; Scrocchi, G. J. (Eds.) *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*. Asociación Herpetológica Argentina (AHA), Tucumán, Argentina.

- Lavilla, E. O.; Richard, E.; Scrocchi, G. J. (Eds.) 2000. Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina (AHA), Tucumán, Argentina, 97 pp.
- Lavilla, E. O.; Rougès, M. 1992. Modos de reproducción de anuros argentinos. Serie Divulgación, Asociación Herpetológica Argentina, 5: 1–66.
- Lavilla, E. O.; Scrocchi, G. J.; Laurent, R. F. 1993. Claves para la identificación de los Anfibios y Reptiles de la Provincia de Tucumán, Argentina. Misceláneas de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, 95: 1–29.
- Lavocat, R. 1993. Conclusions: 142–150. En: George, W.; Lavocat, R. (Ed.) The Africa-South America Connection. Clarendon Press, Oxford, 166 pp.
- Lawson, D. A. 1975. Pterosaur from the Latest Cretaceous of West Texas. Discovery of the Largest Flying Creature. Science, 187: 947–948.
- Lawson, R.; Slowinski, J. B.; Crother, B. I.; Burbrink, F. T. 2005. Phylogeny of Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 37: 581–601.
- Lazara, K. J. 2003. Cyprinodontiformes: 89–104. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Le Douarin, N. 1982. The Neural Crest. Cambridge University Press, Inglaterra.
- Le Douarin, N. M.; Dupin, E. 2003. Multipotentiality of the neural crest. Current Opinion in Genetics Development, 13: 529–536.
- Le Douarin, N. M.; Creuzet, S.; Couly, G.; Dupin, E. 2004. Neural crest cell plasticity and its limits. Development, 131: 4637–4649.
- Le, M.; Raxworthy, C. J.; McCord, W. P.; Mertz, L. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 40: 517–531.
- Leakey, M. G.; Spoor, F.; Brown, F. H.; Gatogo, P. N.; Kiarie C.; Leakey, L. N.; McDougall, I. 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. Nature, 410: 433–440.
- Leal, F.; Cohn, M. J. 2016. Loss and Re-emergence of Legs in Snakes by Modular Evolution of Sonic hedgehog and HOXD Enhancers. Current Biology, 26:2966–2973.
- LeBlanc, A. R. H.; MacDougall, M. J.; Haridy, Y.; Scott, D.; Reisz, R. R. 2018. Caudal autotomy as anti-predatory behaviour in Palaeozoic reptiles. Scientific Reports, 8 (3328): 1–11.
- Lebrato, M.; Jones, D. O. B. 2009. Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa). Limnology and Oceanography, 54: 1197–1209.
- Lecointre, G.; Nelson, G. 1996. Clupeomorpha, sister-group of Ostariophysi. Cap. X. Interrelationships of Fishes. Academic Press Inc.
- Lee, C. I.; Pakhomov, E.; Atkinson, A.; Siegel, V. 2010. Long-term relationships between the marine environment, krill and salps in the Southern Ocean. Journal of Marine Biology, vol. 2010, Article ID 410129, 18 pages.
- Lee, K.; Feinstein, J.; Cracraft, J. 1997. The phylogeny of ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets: 173–211. En: Mindell, D. P. (Ed.) Avian molecular evolution and systematics. San Diego Academic Press.
- Lee, M. S. Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. Biological Journal Linnean Society, 65: 369–453.
- Lee, M. S. Y. 2000. Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes. Zoologica Scripta, 29: 101–130.
- Lee, M. S. Y. 2001. Molecules, morphology, and the monophyly of diapsid reptiles. Contributions to Zoology, 70: 1–22.
- Lee, M. S. Y. 2005. Molecular evidence and marine snake origins. Biology Letters, 1: 227–230.
- Lee, M. S. Y. 2013. Turtle origins: insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. Journal of Evolutionary Biology, 26: 2729–2738.
- Lee, M. S. Y.; Anderson, J. S. 2006. Molecular clocks and the origin (s) of modern amphibians. Molecular Phylogenetics and Evolution, 40: 635–639.
- Lee, M. S. Y.; Bell, G. L. Jr.; Caldwell, M. W. 1999. The origin of snake feeding. Nature, 400: 655–659.
- Lee, M. S. Y.; Caldwell, M. W. 2000. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs and snakes. Journal of Palaeontology, 74: 915–937.
- Lee, M. S. Y.; Hugall, A. F.; Lawson, R.; Scanlon, J. D. 2007. Phylogeny of snakes (Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood, Bayesian and parsimony analyses. Systematics and Biodiversity, 5: 371–389.
- Lee, M. S.; Cau, A.; Naish, D.; Dyke, G. J. 2014. Morphological clocks in paleontology, and a mid-Cretaceous origin of crown Aves. Systematic Biology, 63: 442–449.
- Lee, M. S.; Palci, A.; Jones, M. E.; Caldwell, M. W.; Holmes, J. D.; Reisz, R. R. 2016. Aquatic adaptations in the four limbs of the snake-like reptile Tetrapodophis from the Lower Cretaceous of Brazil. Cretaceous Research, 66: 194–199.
- Lee, M. S.; Sanders, K. L.; King, B.; Palci, A. 2016. Diversification rates and phenotypic evolution in venomous snakes (Elapidae). Royal Society open science, 3: 150277.
- Lee, M. S.; Worthy, T. H. 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. Biology Letters, 8:299–303.
- Lei, M.; Dong, D. 2016. Phylogenomic analyses of bat subordinal relationships based on transcriptome data. Scientific Reports, 6: 27726. doi: 10.1038/srep27726.
- Leite, Y. L. R.; Patton, J. L. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the starphylogeny hypothesis revisited. Molecular Phylogenetics and Evolution, 25: 55– 464.



- Lema, T. D.; Sarmiento Ferreira, M. T. 1990. Contribuição ao conhecimento dos Testudines do Rio Grande do Sul (Brasil)- Lista sistemática comentada (Reptilia). *Acta Biologica Leopoldensia*, 12: 125-164.
- Lema, T. de. 1978. Relato de um envenenamento por uma cobra não venenosa. *Natureza em Revista*, Junho 1978: 62-63.
- Lenk, P.; Kalayabina, S.; Wink, M.; Joger, U. 2001. Evolutionary relationships among the true vipers (Reptilia: Viperidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19: 94-104.
- Lerner, H. R. L.; Mindell, D. P. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 327-346.
- Lescano, J.; Bonino, M.; Leynaud, G. 2007. *Hydromedusa tectifera* (South American Snake-necked Turtle). *Copulation. Herpetological Review*, 38: 332.
- Lescroart, F. et al. 2010. Clonal analysis reveals common lineage relationships between head muscles and second heart field derivatives in the mouse embryo. *Development* 137, 3269-3279.
- Lescroart, F. et al. 2014. Early lineage restriction in temporally distinct populations of *Mesp1* progenitors during mammalian heart development. *Nature Cell Biology* 16, 829-840.
- Lescroart, F., Mohun, T., Meilhac, S. M., Bennett, M.; Buckingham, M. 2012. Lineage tree for the venous pole of the heart: clonal analysis clarifies controversial genealogy based on genetic tracing. *Circulation Research* 111, 1313-1322.
- Lescroart, F.; Meilhac, S. M. 2012. Cell lineages, growth and repair of the mouse heart. *Results and Problems in Cell Differentiation* 55, 263-289.
- Lessa, E. P.; Vassallo, A. I.; Verzi, D. H.; Mora, M. S. 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 267- 83.
- Lewin, Harris A.; Gene E. Robinson; W. John Kress; William J. Baker; Jonathan Coddington; Keith A. Crandall; Richard Durbin; Scott V. Edwards; Félix Forest; M. Thomas P. Gilbert; Melissa M. Goldstein; Igor V. Grigoriev; Kevin J. Hackett; David Haussler; Erich D. Jarvis; Warren E. Johnson; Aristides Patrinos; Stephen Richards; Juan Carlos Castilla-Rubio; Marie-Anne van Sluys; Pamela S. Soltis; Xun Xu; Huanming Yang; Guojie Zhang. 2018. Earth BioGenome Project: Sequencing life for the future of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* Apr 2018, 201720115; DOI: 10.1073/pnas.1720115115.
- Lewis, O. J. 1983. The evolutionary emergence and refinement of the mammalian pattern of foot architecture. *Journal of Anatomy*, 137: 21-45.
- Leynaud, G. C.; Bucher E. H. 2005. Restoration of degraded Chaco woodlands: Effects on reptile assemblages. *Forest Ecology and Management*, 213: 384-390.
- Li, C.; Fraser, N. C.; Rieppel, O.; Wu, X.-C. 2018. A Triassic stem turtle with an edentulous beak. *Nature*, 560: 476-479.
- Li, C.; Wu, X.-C.; Rieppel, O.; Wang, L.-T.; Zhao, L.-J. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature*, 456: 497-501.
- Li, G.-Q.; Wilson, M. V. H. 1998. Osteoglossomorpha. Bonytongues. Version 06 Octubre 1998. <http://tolweb.org/Osteoglossomorpha/15071/1998>. 10. 06 en The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>.
- Li, Q.; Gao, K. Q.; Meng, Q.; Clarke, J. A.; Shawkey, M. D.; D'Alba, L.; Vinther, J. 2012. Reconstruction of *Microraptor* and the evolution of iridescent plumage. *Science*, 335: 1215-1219.
- Li, Y.; Wu, X.; Ji, X.; Yan, P.; Amato, G. 2007. The Complete Mitochondrial Genome of Salt-water Crocodile (*Crocodylus porosus*) and Phylogeny of Crocodylians. *Journal of Genetics and Genomics*, 34: 119-128.
- Liao, J. et al. 2008. Identification of downstream genetic pathways of *Tbx1* in the second heart field. *Developmental Biology* 316, 524-537.
- Lichtenstein, G.; Baldi, R.; Villalba, L.; Hoces, D.; Baigún, R.; Laker, J. 2008. *Vicugna vicugna*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T22956A9402796. Downloaded on 25 July 2018.
- Lillywhite, H. B.; Sheehy III, C. M. 2016. Synchrony of ecdysis in snakes. *Herpetological Conservation and Biology*, 11: 286-292.
- Lillywhite, H. B.; Sheehy, C. M.; Heatwole, H.; Brischoux, F.; Steadman, D. W. 2017. Why Are There No Sea Snakes in the Atlantic? *BioScience*, 68: 15-24.
- Lin, Y-H, et al. 2002. Four new mitochondrial genomes and the increased stability of evolutionary trees of mammals from improved taxon sampling. *Molecular Biology and Evolution*, 19 (2002): 2060-2070.
- Liotta, J. 2005. Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. *Probiota, Serie Documentos*, 3: 1-653.
- Liow, L. H.; Finarelli, J. A. 2014. A dynamic global equilibrium in carnivoran diversification over 20 million years. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 281: 20132312
- Liu, F.-G. R.; Miyamoto, M. M.; Freire, N. P.; Ong, P. Q.; Tennant, M. R.; Young, T. S.; Gugel, K. F. 2001. Molecular and morphological supertrees for Eutherian (Placental) mammals. *Science*, 291: 1786-1789.
- Liu, G.; Zhao, S.; Bailey, J. A.; Sahinalp, S. C.; Alkan, C.; Tuzun, E.; Green, E. D.; Eichler, E. E. 2003. Analysis of Primate Genomic Variation Reveals a Repeat-Driven Expansion of the Human Genome. *Genome Research*, 13: 358-368.
- Liu, H. 2003. Cypriniformes I: 297-320. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Liu, J. 2013. Osteology, ontogeny and phylogenetic position of *Sinophoneus yumenensis* (Therapsida, Dinocephalia) from the middle Permian Dashankou Fauna of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 1394-1407.
- Liu, J.; Olsen, P. 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*, 17: 151-176.

- Livezey, B. 1997. A phylogenetic análisis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waftrfowl. *Zoological Journal Linnean Society*, 121: 361–428.
- Livezey, B. 1998. A phylogenetic análisis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 1353: 2077–2151.
- Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2006. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. -Methods and characters. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 37: 1–556.
- Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 1–95.
- Lloris, D.; Rucabado, J. 1991. Ictiofauna del Canal Beagle (Tierra de Fuego), aspectos ecológicos y análisis biogeográfico. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 8: 1–182.
- Lobo, F. 2000. La ornamentación de los hemipenes en *Liolaemus* (Iguania: Tropicuridae). *Cuadernos de Herpetología*, 14: 145–151.
- Lobo, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropicuridae). *Herpetological Journal*, 11: 137–150
- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo *chiliensis* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoológica Lilloana*, 49: 65–87.
- Lobo, F.; C. S. Abdala. 2007. Descripción de una nueva especie de *Phymaturus* del grupo de *P. palluma* de la provincia de Mendoza, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 21: 103–113.
- Lobo, F.; C. S. Abdala; S. Valdecantos. 2012. Morphological diversity and phylogenetic relationships within a South-American clade of iguanian lizards (Liolaemidae: Phymaturus). *Zootaxa*, 3315: 1–41.
- Lobo, F.; D. A. Barrasso; M. Paz; N. G. Basso. 2018. Phylogenetic relationships within a patagonian clade of reptiles (Liolaemidae: *Phymaturus*) based on DNA sequences and morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Lobo, F.; D. Barrasso; T. Hibbard; N. Basso. 2016. On the evolution and diversification of an andean clade of reptiles: combining morphology and DNA sequences of the *palluma* group (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2016: 648–673.
- Lobo, F.; Quinteros, S. 2005. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos de Zoología (São Paulo)*, 45: 143–177.
- Lobo, F.; R. Espinoza; S. Quinteros 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa*, 2549: 1–30.
- Loeb, V.; Santora, J. A. 2011. Population dynamics of *Salpa thompsoni* near the Antarctic Peninsula: Growth rates and interannual variations in reproductive activity (1993–2009). *Progress in Oceanography*, 96: 93–107.
- Loeb, V.; Siegel, V.; Holm-Hansen, O.; Hewitt, R.; Fraser, W.; Trivelpiece, W.; Trivelpiece, S. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, 387: 897–900.
- Long, J. A. 2016. The first jaws. *Science*, 354: 280–281.
- Long, J. A.; E. Mark-Kurik, Z. Johanson, M. S. Y. Lee, G. C. Young, Z. Min, P. E. Ahlberg, M. Newman, R. Jones, J. den Blaauwen, B. Choo, K. Trinajstic. 2015. Copulation in antiarch placoderms and the origin of gnathostome internal fertilization. *Nature*, 517: 196–199.
- Long, J. A.; Gordon, M. S. 2004. The greatest step in vertebrate history: a paleobiological review of the fish-tetrapod transition. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77: 700–719.
- Long, J. A.; Trinajstic, K.; Johanson, Z. 2009. Devonian arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates. *Nature*, 457: 1124–1127.
- Long, J. A.; Trinajstic, K.; Young, G. C.; Senden, T. 2008. Live birth in the Devonian period. *Nature*, 453: 650–652.
- Longrich, N. 2006. Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology*, 32: 417–431.
- Longrich, N. R.; Bhullar, B. A. S.; Gauthier, J. A. 2012. Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 21396–21401.
- López Juri, G.; Chiaraviglio, M.; Cardozo, G. 2018. Do female reproductive stage and phenotype influence thermal requirements in an oviparous lizard? *Journal of Thermal Biology*, 71: 202–208.
- Lopez Juri, G.; Naretto, S.; Mateos, C.; Chiaraviglio, M.; Cardozo, G. 2015. Influence of Life History Traits on Trophic Niche segregation between two similar sympatric *Tupinambis* lizards. *South American Journal of Herpetology*, 10: 132–142.
- López, H. L.; García, M. L.; San Román, N. A. 1996. Lista comentada de la ictiofauna del Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. CADIC (Centro Austral de Investigaciones Científicas), Publicación Especial, 84 pp.
- López, H. L.; Menni, R. C.; Miquelarena, A. M. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática*, 12: 1–50.
- López, H. L.; Protogino, L.; Aquino, A. 1996. Ictiología continental de la Argentina: Santiago del Estero, Catamarca, Córdoba, San Luis, La Pampa y Buenos Aires. *Aquatec*, 3: 1–14.
- López, H. L.; San Román, N. A.; Di Giacomio, E. E. 2000. On the South Atlantic distribution of *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae). *Journal of Applied Ichthyology*, 16: 39.
- López, H.; Miquelarena, A.; Menni, R. 2003. Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *Probiota, Serie Didáctica*, 5: 1–87.
- López, J. A.; Chen, W. -J.; Ortí, G. 2004. Esociform Phylogeny. *Copeia*, 2004: 449–464.

- López, M. S.; Giraudo, A. R. 2001. Dieta de la Ñacaniná, *Hydrodynastes gigas* (Serpentes: Colubridae) en Argentina. Resúmenes del IV Congreso Argentino del Herpetología, Salta, Argentina: 56–57.
- López, R. B. 1963. Peces marinos de la República Argentina. Consejo Federal de Inversiones, Evaluación de Recursos Naturales de la Argentina, 7: 105–219.
- López, R. B. 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces sudamericanos. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Hidrobiología, 1: 111–135.
- López, R. B. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces sudamericanos. Boletín del Instituto de Biología Marina, 7: 57–63.
- Losos, J. B. 2009. Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles. University of California Press, Berkeley, CA.
- Lovegrove, B. G. 2017. A phenology of the evolution of endothermy in birds and mammals. Biological Reviews, 92: 1213–1240.
- Lovejoy, N. R. 1996. Systematics of myliobatoid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). Zoological Journal of the Linnean Society, 117: 207–257.
- Lovelette, I. J.; Birmingham, E. 2002. What is a wood-warbler? Molecular characterization of a monophyletic Parulidae. The Auk, 119: 695–714.
- Lönnström, S. 1977. The phylogeny of Vertebrates. J. Wiley (Ed.), 330 pp.
- Lowe, C. J.; Clarke, D. N.; Medeiros, D. M.; Rokhsar, D. S.; Gerhart, J. 2015. The deuterostome context of chordate origins. Nature, 520: 456–465.
- Lowe-McConnell, R. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge Univ. Press, 382 pp.
- Lu, J.; Zhu, M.; Long, J. A.; Zhao, W.; Senden, T. J.; Jia, L.; Qiao, T. 2012. The earliest known stem-tetrapod from the Lower Devonian of China. Nature communications, 3: 1160.
- Lucifora, L. O. 2001. Tiburones y pesca de tiburones en Mar Chiquita: 205–206. En: Iribarne, O. (ed.) Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas. UNESCO, Universidad Nacional de Mar del Plata, Editorial Martín, Mar del Plata. 319 pp.
- Lucifora, L. O. 2003. Ecología y Conservación de los Grandes Tiburones Costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Ph. D. thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 2003, 406pp.
- Lucifora, L. O. 2003. Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata. 406 pp.
- Lucifora, L. O.; Balboni, L.; Scarabotti, P. A.; Alonso, F. A.; Sabadin, D. E.; Solari, A.; Vargas, F.; Barbini, S. A.; Mabrugaña, E.; Díaz de Astarloa, J. M. D. 2017. Decline or stability of obligate freshwater elasmobranchs following high fishing pressure. Biological Conservation, 210: 293–298.
- Lucifora, L. O.; Barbini, S. A.; Vegh, S. L.; Scarabotti, P. A.; Vargas, F.; Solari, A.; Mabrugaña, E.; de Astarloa, J. M. D. 2016. Geographic distribution of the short-tailed river stingray (*Potamotrygon brachyura*): assessing habitat loss and fishing as threats to the world's largest obligate freshwater elasmobranch. Marine and Freshwater Research, 67: 1463–1478.
- Lucifora, L. O.; Menni, R. C.; Escalante, A. H. 2001. Análisis of dental insertion angles in the sand tiger shark, *Carcharias taurus* (Chondrichthyes: Lamniformes). Cybium, 25: 23–31.
- Lucifora, L. O.; Menni, R. C.; Escalante, A. H. 2005. Reproduction, abundance and feeding habits of the broadnose seven-gill shark *Notorynchus cepedianus* in north Patagonia, Argentina. Marine Ecology Progress Series, 289: 237–244.
- Lucifora, L. O.; Solari, A.; Oddone, M. C.; De Mello, F. T.; Mandelburger, D. 2017b: La familia Potamotrygonidae en Argentina, Paraguay y Uruguay. En: Rayas de agua dulce (Potamotrygonidae) de Suramérica. Parte II: Colombia, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, XV.
- Lucifora, L. O.; V. B. García; R. C. Menni; B. Worm. 2012. Spatial patterns in the diversity of sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. Biodiversity and Conservation, 21: 407–419
- Lucifora, L.; Balboni, L.; Scarabotti, P.; Alonso, F.; Sabadin, D.; Solari, A.; Vargas, F.; Barbini, S.; Mabrugaña, E.; Díaz de Astarloa, J. M. 2017a Decline or stability of obligate freshwater elasmobranchs following high fishing pressure. Biological Conservation, 210: 293–298.
- Lukoschek, V.; Keogh, S. 2006. Molecular phylogeny of sea snakes reveals a rapidly diverged adaptive radiation. Biological Journal Linnean Society, 89: 523–539.
- Lund, R.; Grogan, E. D. 1997. Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 7: 65–123.
- Luo, Z. -X. 2011. Developmental patterns in Mesozoic evolution of mammal ears. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 42: 355–380.
- Luo, Z. -X.; R. L. Cifelli and Z. Kielan-Jaworowska. 2001. Dual origin of tribosphenic mammals. Nature 409: 53–57.
- Luo, Z.; Yuan, C.; Meng, Q.; Ji, Q. 2011. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. Nature, 476: 42–45.
- Lyson, T. R.; Bever, G. S.; Bhullar, B. A. S.; Joyce, W. G. and Gauthier, J. A. 2010. Transitional fossils and the origin of turtles. Biology Letters, 6: 830–833.
- Lyson, T. R.; Rubidge, B. S.; Scheyer, T. M.; de Queiroz, K.; Schachner, E. R.; Smith, R. M.; ... Bever, G. S. 2016. Fossorial origin of the turtle shell. Current Biology, 26: 1887–1894.

- Lyson, T. R.; Rubidge, B. S.; Scheyer, T. M.; de Queiroz, K.; Schachner, E. R.; Smith, R. M.; Bever, G. S. 2016. Fossorial origin of the turtle shell. *Current Biology*, 26: 1887–1894.
- Lyson, T. R.; Sperling, E. A.; Heimberg, A. M.; Gauthier, J. A.; King, B. L. and Peterson, K. J. 2012. MicroRNAs support a turtle + lizard clade. *Biology Letters*, 8: 104–7.
- Mabee, P. M. 2000. Developmental Data and Phylogenetic Systematics: Evolution of the Vertebrate Limb. *American Zoologist*, 40: 789–800.
- Mabee, P. M.; Crotwell, P. L.; Bird, N. C.; Burke, A. C. 2002. Evolution of Median Fin Modules in the Axial Skeleton of Fishes. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 294: 77–90.
- Mabragaña, E.; Figueroa, D. E.; Scenna, L. B.; Díaz de Astarloa, J. M.; Colonello, J. H.; Delpiani, G. 2011. Chondrichthyan egg cases from the southwest Atlantic. *Journal of Fish biology*, 79: 1261–1290.
- Mabragaña, E.; Ibañez, P.; Cousseau, M. B. Reproductive biology and abundance of the freckled sand skate *Psammobatis lentiginosa* McEachran, 1983 in the southwest Atlantic. *Marine Biology Research*, 8: 292–299.
- Mabragaña, E.; Lucifora, L. O.; Corbo, M. de L.; Díaz de Astarloa, J. M. 2015b. Seasonal reproductive biology of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* (Chondrichthyes, Rajidae). *Estuaries and Coasts*, 38: 1466–1476.
- Mabragaña, E.; Lucifora, L. O.; Díaz de Astarloa, J. M. 2015a. A new report of *Lamna nasus* in coastal waters of Buenos Aires (Argentina) confirmed by DNA Barcoding. *DNA Barcodes*, 3: 139–143.
- Macey, J. R.; Papenfuss, T. J.; Kuehl, J. V.; Fourcade, H. M.; Boore, J. L. 2004. Phylogenetic relationships among amphisbaenian reptiles based on complete mitochondrial genomic sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33 2004. : 22–31.
- Macey, J. R.; Schulte II, J. A.; Larson, A.; Tuniyev, B. S.; Orlov, N.; Papenfuss, T. J. 1999. Molecular Phylogenetics, tRNA Evolution, and Historical Biogeography in Anguillid Lizards and Related Taxonomic Families. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 250–272.
- Machado Entiauspe-Neto, O.; Marques Quintela, F.; Regnet, R. A.; Teixeira, V. H.; Silveira, F.; Loebmann, D. 2017. A New and Microendemic Species of *Ophiodes* Wagler, 1828 (Sauria: Diploglossinae) from the Lagoa dos Patos Estuary, Southern Brazil. *Journal of Herpetology*, 51: 515–522.
- MacIver, M. A.; Schmitz, L.; Muga, U.; Murphey, T. D.; Mobley, C. D. 2017. Massive increase in visual range preceded the origin of terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201615563.
- Maddison, D. R. 1998. The tree of life. <http://phylogeny.arizona.edu/tree>.
- Maderson, P. F. A.; Rabinovitz, T.; Tandler, B.; Alibardi, L. 1998. Ultrastructural contributions to an understanding of the cellular mechanisms in lizard skin shedding with comments on the function and evolution of a unique lepidosaurian phenomenon. *Journal of Morphology*, 236: 1–24.
- Madin, L. P.; Deibel, D. 1998. Feeding and energetics of Thaliacea: 81–103. En: Bone, Q. (Ed.) *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press.
- Madsen O.; Scally, M.; Douady, C. J.; Kao, D. J.; DeBry, R. W.; Adkins, R.; Amrine, H. M.; Stanhope, M. J.; De Jong, W. W.; Springer, M. S. 2001 Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, 409: 610–614.
- Madsen, O. 2009. Mammals (Mammalia): 459–461. En: Edges, S. B.; Kumar, S. (Eds.) *The Timetree of Life*. Oxford University of Press.
- Mahadevan, N. R.; Horton, A. C.; Gibson-Brown, J. J. 2004. Developmental expression of the amphioxus *Tbx1/10* gene illuminates the evolution of vertebrate branchial arches and sclerotome. *Development Genes and Evolution* 214, 559–566.
- Maier, W.; Klingler, P.; Ruf, I. 2002. Ontogeny of the medial masseter muscle, pseudo-myomorphy and the systematic position of the Gliridae (Rodentia, Mammalia). *Journal of Mammalian Evolution*, 9: 253–269.
- Maina, J. N. 2017. Pivotal debates and controversies on the structure and function of the avian respiratory system: setting the record straight. *Biological Reviews*, 92: 1475–1504.
- Maisey, J. G. 1984. Chondichthyan phylogeny: a look at the evidence *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 4: 359–371.
- Maisey, J. G. 1988. Phylogeny of Early Vertebrate skeletal induction and ossification Patterns: 1–36. En: Hecht, M. K.; Wallace, B.; Prance, G. (Eds.) *Evolutionary Biology*, Vol. 22. Plenum Press, New York y Londres.
- Maisey, J. G. 2012. What is an “elasmobranch”? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. *J. Fish Biol.* 80: 918–951.
- Maisey, J. G.; G. J. P. Naylor; D. J. Ward. 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity: 17–56. En: Arratia, G.; Tintori, A. (Eds.), *Mesozoic Fishes 3-Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Maitland, P. S.; Renaud, C. B.; Quintella, B. R.; Close, D. A.; Docker, M. F. 2015. Conservation of native lampreys. (pp. 375–428). En: *Lampreys: biology, conservation and control*. Springer Netherlands.
- Mallatt, J. 1984. Early vertebrate evolution: pharyngeal structure and the origin of gnathostomes. *Journal of Zoology*, 204: 169–183.
- Mallatt, J. 1996. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth. *Zoological Journal Linnean Society*, 117: 329–404.
- Mallatt, J. 2008. The origin of the vertebrate jaw: neoclassical ideas versus newer, development-based ideas. *Zoological Science* 25, 990–998.
- Mallatt, J.; Chen, J. Y. 2003. Fossil sister group of craniates: predicted and found. *Journal of Morphology*, 258: 1–31.
- Mallatt, J.; Sullivan, J. 1998. 28S and 18S rDNA Sequences Support the Monophyly of Lampreys and Hagfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 1706–1718.

- Mallatt, J.; Winchell, C. J. 2007. Ribosomal RNA genes and deuterostome phylogeny revisited: More cyclostomes, elasmobranchs, reptiles, and a brittle star. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43: 1005–1022.
- Mangione, S.; Montero, R. 2001. The endolymphatic sacs in embryos of *Amphisbaena darwini*. *Journal of Herpetology*, 35: 524–529.
- Mann, T.; Bodmer, R.; Pandur, P. 2009. The *Drosophila* homolog of vertebrate Islet1 is a key component in early cardiogenesis. *Development* 136, 317–326.
- Mannaert, A.; Roelants, K.; Bossuyt, F.; Leyns, L. 2006. A PCR survey for posterior *Hox* genes in amphibians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 449–458.
- Mannen, H.; Li, S. -L. 1999. Molecular evidence for a clade of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, 144–148.
- Manni, L.; Lane, N. J.; Burighel, P.; Zaniolo, G. 2001. Are neural crest and placodes exclusive to vertebrates? *Evolution Development*, 3: 297–298.
- Manrod, J. D.; Hartdegen, R.; Burghardt, G. M. 2008. Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizards (*Varanus albigularis albigularis*). *Animal cognition*, 11: 267–273.
- Manzanares, M.; Nieto, M. A. 2003. A Celebration of the New Head and an Evaluation of the New Mouth. *Neuron*, Vol. 37, 895–898.
- Manzanares, M.; Wada, H.; Itasaki, N.; Trainor, P.; Krumlauf, R.; Holland, P. W. H. 2000. Conservation and elaboration of Hox gene regulation during evolution of the vertebrate head. *Nature*, 408: 854–857.
- Marcone, M. F. 2005. Characterization of the edible bird's nest the Caviar of the East. *Food Research International*, 38: 1125–1134.
- Mares, M. A. 2009. Personal reflections on the silver anniversary of SAREM. *Mastozoología Neotropical* 16:5–17.
- Mares, M. A.; Barquez, R. M.; Braun, J. K.; Ojeda, R. A. 1996. Observations on the mammals of Tucumán Province, Argentina. I. Systematics, distribution, and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Artiodactyla, and Lagomorpha. *Annals of Carnegie Museum*, 65: 89–152.
- Mares, M. A.; Braun, J. K.; Barquez, R. M.; Díaz, M. M. 2000. Two new genera and species of halophytic desert mammals from isolated salt flats in Argentina. *Occasional Papers of the Museum at Texas Tech University*, 203: 1–27.
- Mares, M. A.; Ojeda, R. A. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents: 393–432. En: Mares, M. A.; Genoways, H. H. (Eds.) *Mammalian biology in South America. The Pymatuning Symposia in Ecology* 6, Special Publications Series. Pittsburgh: Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- Mares, M. A.; Ojeda, R. A.; Barquez, R. M. 1989. *Guide to the mammals of Salta Province, Argentina*. Norman: University of Oklahoma Press, 303 pp.
- Marín, J. C.; Zapata, B.; González, B.; Bonacic, C.; Wheeler, J. C.; Casey, C.; Bruford, M. W.; Palma, R. E.; Poulin, E.; Allende, M. A.; Spotorno, A. E. 2007. Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 121–140.
- Marino, L., Connor, R.C., Fordyce, R.E., Herman, L.M., Hof, P.R., Lefebvre, L., Lusseau, D., McCowan, B., Nimchinsky, E.A., Pack, A.A., Rendell, L., Reidenberg, J.S., Reiss, D., Uhen, M.D., Van der Gucht, E., Whitehead, H., 2007. Cetaceans have complex brains for complex cognition. *PLoS Biol.* 5 (5), e139.
- Marjanovic, D.; Laurin, M. 2007. Fossils, molecules, divergence times, and the origin of Lissamphibians. *Systematic Biology*, 56: 369–388.
- Marjanović, D.; Laurin, M. 2014. An updated paleontological timetree of lissamphibians, with comments on the anatomy of Jurassic crown-group salamanders (Urodela). *Historical Biology*, 26: 535–550.
- Marone, L.; López de Casenave, J.; Milesi, F. A.; Cueto, V. R. 2008. Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert? *Oikos*, 117: 611–619.
- Marques, O. A. V. 1996. Biología reproductiva da cobra coral *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 13: 747–753.
- Marques, O. A. V.; Puerto, G. 1994. Dieta e comportamento alimentar de *Erythrolamprus aesculapii*, uma serpente ofiófaga. *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 253–259.
- Marques, T. S.; Böhm, S.; Brito, E. S.; Cabrera, M. R.; Verdade, L. M. 2014. *Mesoclemmys vanderhaegei* (Bour 1973)-Vanderhaege's Toad-headed Turtle, Karumbéhy. *Chelonian Research Monographs*, 5: 083. 1–083. 8.
- Marques-Souza, S.; Prates, I.; Fouquet, A.; et al. 2018. Reconquering the water: Evolution and systematics of South and Central American aquatic lizards (Gymnophthalmidae). *Zoologica Scripta*, 47: 255–265.
- Marshall, E. 2001. Pre-Clovis sites fight for acceptance. *Science*, 291: 1730–1732.
- Marshall, L. G. 1979. Evolution of metatherian and eutherian (mammalian) characters: a review based on cladistic methodology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 66: 369–410.
- Martill, D. M.; Tischlinger, H.; Longrich, N. R. 2015. A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. *Science*, 349: 416–419.
- Martin, A. P. 1999. Increasing Genomic Complexity by Gene Duplication and the Origin of Vertebrates. *The American Naturalist*, 154: 111–128.
- Martín, G. M. 2017. Variability and variation in *Dromiciops* Thomas, 1894 (Marsupialia, Microbiotheria, Microbiotheriidae). *Journal of Mammalogy*, 99(1). DOI: 10.1093/jmammal/gyx175
- Martin, G.; Rojas, L. M.; Ramírez, Y.; McNeil, R. 2004. The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of sensitivity. *Naturwissenschaften*, 91: 26–29.

- Martin, J. E.; Benton, M. J. 2008. Crown clades in vertebrate nomenclature: correcting the definition of Crocodylia. *Systematic Biology*, 57: 173–181.
- Martin, K. J.; Holland, P. W. H. 2014. Enigmatic orthology relationships between Hox clusters of the African butterfly fish and other teleosts following ancient whole-genome duplication. *Mol Biol Evol* 31: 2592–2611.
- Martin, P. H.; Lefebvre, M. G. 1995. Malaria and Climate: Sensivity of Malaria Potential Transmission to Climate. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 24: 200–207.
- Martin, R. 2004. Night Monkeys (Aotidae): 135–142. En: Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Mammals III, 2nd edition. Volumes 14, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Martin, R. A. 2004. Evolution and zoogeography of freshwater elasmobranchs with notes on their conservation: 1–15. En: Martin, R. A.; Mackinlay, D. (Eds.) *Biology and Conservation of Freshwater Elasmobranchs symposium proceedings*, International congress on the biology of Fish, Manaus, Brasil, 70 pp.
- Martin, R. A. 2005. Conservation of freshwater and euryhaline elasmobranchs: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 1049–1073.
- Martinelli, A. G.; Eltink, E.; Da-Rosa, A. A. S.; Langer, M. 2017. A new cynodont from the Santa Maria Formation, south Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology* 3: 401–423.
- Martinelli, A. G.; Soares, M. B.; Schwanke, C. 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American Probainognathians. *PLoS one*, 11: e0162945.
- Martino, A. L.; Sinsch, U. 2002. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. *Journal of Zoology*, 257: 67–81.
- Martins, E. P.; Labra, A.; Halloy, M. P.; Thompson, J. T. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: An interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*, 68: 453–463.
- Martori, R. 2005. Reproducción y reclutamiento en una población de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993 (Tropiduridae, Squamata). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Río Cuarto.
- Martori, R.; Acosta, J. C. 1990. Ecología de una Población de *Teiurus oculatus* (Sauria: Teiidae) de Río Cuarto. I-Estructura poblacional y crecimiento individual. *Cuadernos de Herpetología*, 5: 15–18.
- Martori, R.; Aun, L. 1994. Análisis comparativo de la composición de tres comunidades de Squamata de la sierra Grande de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8: 97–103.
- Martori, R.; Aun, L. 1994a. Análisis comparativo de la composición de tres comunidades de Squamata de la sierra Grande de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8: 97–103.
- Martori, R.; Aun, L. 1994b. Aspects of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. *Amphibia-Reptilia* 15: 317–326.
- Martori, R.; Aun, L. 1997. Reproduction and fat body cycle of *Liolaemus wiegmanni* in central Argentina. *Journal of Herpetology*, 31: 578–581.
- Martori, R.; Aun, L. 1997. Reproduction and fat body cycle of *Liolaemus wiegmanni* in central Argentina. *Journal of Herpetology*, 31: 578–581.
- Martori, R.; Juárez, L. Aun. 2002. La taxocenosis de lagartos de Achiras, Córdoba, Argentina: parámetros biológicos y estado de conservación. *Revista Española de Herpetología*, 16: 73–91.
- Marx, F. G.; Lambert, O.; Uhen, M. D. 2016. Cetacean Fossil Record. *Cetacean Paleobiology*, 19–43.
- Mason, R. T. 1992. Reptilian pheromones. Pages 114–228. En: C. Gans and D. Crews (editors). *Hormones, brain and behavior. Biology of reptilia*. The University Chicago Press, Chicago, USA.
- Masonjones, H. D.; Lewis, S. M. 1996. Courtship behaviour in the dwarf seahorse, *Hippocampus zosterae*. *Copeia*, 3: 634–640.
- Massarini, A. I.; Barros, M. A.; Roig, V. G.; Reig, O. A. 1991. Banded karyotypes of *Ctenomys mendocinus* (Rodentia: Octodontidae) from Mendoza, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 72: 194–198.
- Massoia, E.; Chebez, J. C. 1993. Mamíferos silvestres del archipiélago Fueguino. L. O. L. A.; Bs. As, Argentina, 261 pp.
- Matsuoka, T. et al. 2005. Neural crest origins of the neck and shoulder. *Nature* 436, 347–355.
- Matthee, C. A.; Eick, G.; Willows-Munro, S.; Montgelard, C.; Pardini, A. T.; Robinson, T. J. 2007. Indel evolution of mammalian introns and the utility of non-coding nuclear markers in eutherian phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 827–837.
- Matthee, C. A.; Van Vuuren, B. J.; Bell, D.; Robinson, T. J. 2004. A molecular supermatrix of the rabbits and hares (Leporidae) allows for the identification of five intercontinental exchanges during the Miocene. *Systematic biology*, 53: 433–447.
- Mayer, W.; Pavlicev, M. 2007. The phylogeny of the family Lacertidae (Reptilia) based on nuclear DNA sequences: Convergent adaptations to arid habitats within the subfamily Eremiainae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 1155–63.
- Mayr, G. 2002. Osteological evidence for paraphyly of the avian order Caprimulgiformes (nightjars and allies). *Journal für Ornithologie*, 143: 82–97.
- Mayr, G. 2003. Phylogeny of early tertiary swifts and hummingbirds (Aves: Apodiformes). *The Auk*, 120: 145–151.
- Mayr, G. 2004. Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140: 157–169.
- Mayr, G. 2005. Tertiary plotopterids (Aves, Plotopteridae) and a novel hypothesis on the phylogenetic relationships of penguins (Spheniscidae). *Journal of Zoological Systematics*, 43: 67–71.
- Mayr, G.; Clarke, J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, 19: 527–553.

- Mayr, G.; Scofield, R. P.; De Pietri, V. L.; Tennyson, A. J. D. 2017. A Paleocene penguin from New Zealand substantiates multiple origins of gigantism in fossil Sphenisciformes. *Nature Communications*, 8: 1927.
- Mazan, S.; Jaillard, D.; Baratte, B.; Janvier, P. 2000. Otx1-gene controlled morphogenesis of the horizontal semicircular canal and the origin of the Gnathostome characteristics. *Evolution Development*, 2: 186–193.
- Mazet, F. et al. 2005. Molecular evidence from *Ciona intestinalis* for the evolutionary origin of vertebrate sensory placodes. *Developmental Biology* 282, 494–508.
- Mazet, F., Masood, S., Luke, G. N., Holland, N. D.; Shimeld, S. M. 2004. Expression of *AmphiCoe*, an amphioxus COE/EBF gene, in the developing central nervous system and epidermal sensory neurons. *Genesis* 38, 58–65.
- Mazet, F.; Shimeld, S. M. 2005. Molecular evidence from ascidians for the evolutionary origin of vertebrate cranial sensory placodes. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 304, 340–346.
- McCabe, H. Paris; Wright, J. 2000. Tangled tale of a lost, stolen and disputed coelacanth. *Nature*, 406: 114.
- McCord, W. P.; Joseph-Ouni, M.; Lamar, W. W. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical*, 49: 715–764.
- McCord, W. P.; Joseph-Ouni, M.; Lamar, W. W. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical*, 49: 715–764.
- McCormack, J. E.; Harvey, M. G.; Faircloth, B. C.; Crawford, N. G.; Glenn, T. C. Brumfield, R. T. 2013. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. *PloS one*, 8: e54848.
- McCoy, V. E.; Saupe, E. E.; Lamsdell, J. C.; Tarhan, L. G.; McMahon, S.; Lidgard, S.; . . Vogt, S. 2016. The ‘Tully monster’ is a vertebrate. *Nature*, 532: 496–499.
- McCracken, K. G. 2000. The 20-cm spiny penis of the Argentine Lake Duck (*Oxyura vittata*). *The Auk*, 117: 820–825.
- McDowell, R. D. 1978. Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 88–104.
- McEachran, J. D. 2003. Evolution and systematics: 9–13. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) Grzimek’s Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- McEachran, J. D. 2003. Order Rajiformes: 173–188. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) Grzimek’s Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- McEachran, J. D.; Aschliman, N. 2004. Phylogeny of Batoidea: 79–113. En: J. C. Carrier, J. A. Musick; M. R. Heithaus (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- McEachran, J. D.; K. A. Dunn; T. Miyake. 1996. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). En: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, G. D. Johnson (eds.), *Interrelationships of Fishes*, pp. 63–84. Academic Press, San Diego, CA.
- McGuire, J. A.; Witt, C. C.; Altshuler, D. L.; Remsen Jr.; J. V. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Systematic Biology*, 56: 837–856.
- McGuire, J. A.; Witt, C. C.; Remsen, J. V.; Corl, A.; Rabosky, D. L.; Altshuler, D. L.; Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24: 910–916.
- McKenna, M. C. 1975. En: Luckett, W. R.; Szalay, F. S. (Eds.) *Phylogeny of the Primates* 21–46. Plenum Press.
- McKenna, M. C.; Bell, S. K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press, 631 pp.
- McKenzie, K. G. 1991. Implications of Shallow Tethys and the Origin of Modern Oceans. *Australian Systematic Botany*, 4: 37–40.
- McLain, A. T.; Meyer, T. J.; Faulk, C.; Herke, S. W.; Oldenburg, J. M.; Bourgeois, M. G.; Abshire, C. F.; Roos, C. et al. 2012. An Alu-based phylogeny of lemurs (Infraorder: Lemuriformes). En Murphy, W. J. *PLoS ONE*, 7 (8): e44035.
- McMillan, C. B.; Wisner, R. L. 2004. Review of the Hagfishes (Myxiniidae, Myxiniiformes) of the North-western Pacific Ocean, with Descriptions of Three New Species, *Eptatretus fernholmi*, *Paramyxine moki*, and *P. walkeri*. *Zoological Studies*, 43: 51–73.
- Medellín, R. 2003. 249–265. En: Grzimek’s Animal Life Encyclopedia (Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C.; Eds.). *Mammals I*, 2nd edition. Vols. 12–16, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Medina M.; N. R. Ibagüengoytia. 2010. How do viviparous and oviparous lizards reproduce in Patagonia? A comparative study of three species of *Liolaemus*. *Journal of Arid Environments*, 74: 1024–1032.
- Medina M.; J. Gutierrez; A. Scolaro; N. R. Ibagüengoytia. 2009. Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus bibroni* in Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 34: 32–40.
- Medina, C. D.; Ávila, L. J.; Sites, J. W.; Jr.; Morando, M. 2014. Multilocus phylogeography of the patagonian lizard complex *Liolaemus kriegi* (Iguania: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 256–269.
- Medina, C. D.; Ávila, L. J.; Sites, J. W.; Jr.; Morando, M. 2017. Phylogeographic history of Patagonian lizards of the *Liolaemus elongatus* complex (Iguania: Liolaemini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 55: 238–249.
- Medina, M. S.; Scolaro, A.; Méndez De La Cruz, F.; Sinervo, B.; Miles, D.; Ibagüengoytia, N. R. 2012. Thermal Biology of genus *Liolaemus*: a phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal Thermal Biology*, 37: 579–586.
- Meilhac, S. M., Esner, M., Kelly, R. G., Nicolas, J. F.; Buckingham, M. E. 2004. The clonal origin of myocardial cells in different regions of the embryonic mouse heart. *Developmental Cell* 6, 685–698.
- Melendez, B. 1994. *Paleontología III*, 382 pp.

- Menezes, N. A.; O. A. Buckup, J. Lima de Figueiredo y R. L. De Moura (Editores). Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 159 pp.
- Meng J.; Hu, Y.; Li, C. 2003. The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): implications for phylogeny and evolution of Glires. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 275: 1–247.
- Meng, J. 1990. The auditory region of *Reithroparamys delicatissimus* and its systematic implications. *American Museum Novitates*, 2972: 1–35.
- Meng, J.; Wyss, A. R. 2001. The morphology of *Tribosphenomys* (Rodentiaformes, Mammalia): phylogenetic implications for basal Glires. *Journal of Mammalian Evolution*, 8: 1–71.
- Menni, R. C. 1981. Sobre la distribución de los peces marinos de la Argentina: 57–73. En: *Symposia, VI Jornadas Argentinas de Zoología, La Plata*.
- Menni, R. C. 1983. Los peces en el medio marino. *Estudio Sigma*, Buenos Aires, 169 pp.
- Menni, R. C. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5: 1–316.
- Menni, R. C.; García, M. L. 1985. Juveniles de *Notorynchus pectorosus* (Hexanchidae) y de *Sphyrna zygaena* (Sphyrnidae) frente a la boca del Río de la Plata (Chondrichthyes). *Historia Natural*, 5: 1–10.
- Menni, R. C.; Gosztonyi, A. E. 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies Neotropical fauna and Environment*, 17: 1–29.
- Menni, R. C.; Jaureguizar, A. J.; Stehmann, M. W.; Lucifora, L. O. 2010. Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodiversity and Conservation*, 19: 775–796.
- Menni, R. C.; López, H. L. 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis A*, 42: 71–85.
- Menni, R. C.; Lucifora, L. O. 2007. Condrictios de la Argentina y Uruguay. *Lista de Trabajo. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica-Didáctica, La Plata, Argentina*, 11: 1–15.
- Menni, R. C.; Ringuélet, R. A.; Aramburu, R. H. 1984. Peces marinos de la Argentina y Uruguay. *Reseña histórica. Clave de familias, géneros y especies. Catálogo crítico. Hemisferio Sur*, Buenos Aires, 359 pp.
- Menni, R. C.; Stehmann, M. F. W. 2000. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 2: 69–109.
- Meredith, R. W.; Janečka, J. E.; Gatesy, J.; Ryder, O. A.; Fisher, C. A.; Teeling, E. C.; . . . & Rabosky, D. L. 2011. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science*, 334: 521–524.
- Meredith, R. W.; Westerman, M.; Case, J. A.; Springer, M. S. 2008. A phylogeny and timescale for marsupial evolution based on sequences for five nuclear genes. *Journal of Mammalian Evolution*, 15: 1–36.
- Meredith, R. W.; Westerman, M.; Springer, M. S. 2009. A phylogeny of Diprotodontia (Marsupialia) based on sequences for five nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51: 554–571.
- Merino, M. 2006. Suborden Rumiantia, Familia Cervidae. 118–122. En: *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución* (Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A.; Eds.). *Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM)*, Mendoza, 356 pp.
- Merino, M. 2006. Suborden Rumiantia, Familia Cervidae: 118–122. En: *Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM)*, Mendoza.
- Mermoz, M. E.; Ornelas, J. F. 2004. Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology*, 15: 109–119.
- Mermoz, M. E.; Reboreda, J. C. 2003. Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-yellow Marsh-bird (*Pseudoleistes virescens*) in Argentina. *Auk*, 120: 1128–1139.
- Mess, A.; Carter, A. M. 2006. Evolutionary transformations of fetal membrane characters in Eutheria with special reference to Afrotheria. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 306B: 140–163.
- Metglitsch, P. A. 1972. *Zoología de Invertebrados. Blume Ediciones*, xviii + 906 pp.
- Métrailler, S.; Le Gratiet, G. 1996. *Tortues Continentales de Guyane Française. Edición Independiente; Suiza*. 127 pp.
- Meulemans, D.; Bronner-Fraser, M. 2007. Insights from Amphioxus into the Evolution of Vertebrate Cartilage. *PLoS one*, 2: e787.
- Meyer, A.; Van de Peer, Y. 2005. From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD). *Bioessays*, 27: 937–945.
- Meyer, A.; Zardoya, R. 2003. Recent advances in the (molecular) phylogeny of Vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 311–338.
- Meyer, M.; Palkopoulou, E.; Baleka, S.; Stiller, M.; Penkman, K.; Alt, K.; Ishida, Y.; Mania, D.; Mallick, S.; Meijer, T.; Meller, H.; Nagel, S.; Nickel, B.; Ostritz, S.; Rohland, N.; Schauer, K.; Schöler, T.; Roca, A.; Reich, D.; Shapiro, B.; Hofreiter, M. 2017. Palaeogenomes of Eurasian straight-tusked elephants challenge the current view of elephant evolution. *eLife*. doi: 10.7554/eLife.25413.
- Meylan, P. A. 2001. Testudines. Turtles, tortoises and terrapins. Version 31 May 2001. <http://tolweb.org/Testudines/14861/2001.05.31> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Michaux J.; Reyes A.; Catzeflis, F. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 2017–31.
- Michaux, R. 1991. Distributional Patterns and Tectonic Development in Indonesia: Wallace Reinterpreted. *Australian Systematic Botany*, 4: 25–36.



- Micucci, P. A.; Waller, T. 2007. The management the yellow anacondas (*Eunectes notaeus*) in Argentina: for history misuse to resource appreciation. *Iguana* 14: 160–171.
- Micucci, P. A.; Alvarenga, E.; Lerea, G. E. 2007. Programa para la conservación y aprovechamiento sustentable de la boa curiyú (*Eunectes notaeus*) en Argentina. Informe técnico Zafra 2006, Formosa. Fundación Biodiversidad Argentina, Buenos Aires.
- Milinkovitch, M. C. 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 328–334.
- Milinkovitch, M. C.; LeDuc, R. G.; Adachi, J.; Farmir, F.; Georges, M.; Hasegawa, M. 1996. Effects of character weighting and species sampling on phylogeny reconstruction: A case study based on DNA sequence data in cetaceans. *Genetics*, 144: 1817–1833.
- Milinkovitch, M. C.; Meyer, A.; Powel, J. R. 1994. Phylogeny of all major groups of cetaceans based on DNA sequences from three mitochondrial genes. *Molecular Biology and Evolution*, 11: 939–948.
- Milinkovitch, M. C.; Orti, G.; Meyer, A. 1993. Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Nature*, 361: 346–348.
- Milinkovitch, M.; Thewissen, J. 1997. Even-toed finger-prints on whale ancestry. *Nature*, 388: 622–624.
- Mills, K. E. 2003. Acipenseriformes: 213–220. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loisel, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Milner, A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. Pp. 59–102. En: M. J. Benton (Ed.). *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. 1. Amphibians, Reptiles, Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Milner, A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. En: Benton, M. J. (Ed.) *The phylogeny and classification of tetrapods. I. Amphibians, reptiles, Birds*. Systematics Association Spec., 35 (A): 59–102.
- Milner, A. R. 1993. The paleozoic relatives of Lissamphibians. *Herpetological Monographs*, 7: 8–27.
- Min, M. S.; Yang, S. Y.; Bonett, R. M.; Vieites, D. R.; Brandon, R. A.; Wake, D. B. 2005. Discovery of the first Asian plethodontid salamander. *Nature*, 435: 87–90.
- Minchin, J. E. et al. 2013. Oesophageal and sternohyal muscle fibres are novel *Pax3*-dependent migratory somite derivatives essential for ingestion. *Development* 140, 2972–2984.
- Mindell, D. P.; Sorenson, M. D.; Huddleston, C. J.; Miranda, H.; Knight, A.; Sawchuk, S. J.; Yuri, T. 1997. Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA. En: Mindell, D. P. (Ed.). *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Academic Press, New York.
- Minoli, I.; L. J. Ávila. 2011. Squamata, Iguania, Leiosauridae, *Pristidactylus nigroiugulus* Cei, Sclaro and Videla, 2001: New records for Chubut province and geographic distribution. *Checklist*, 7: 404–406.
- Minoli, I.; L. J. Ávila. 2017. Conservation assessments in climate change scenarios: spatial perspectives for present and future in two *Pristidactylus* (Squamata: Leiosauridae) lizards from Argentina. *Zootaxa*, 4237: 091–111.
- Minoli, I.; Morando, M.; Ávila, L. J. 2015. Reptiles from central Patagonia, Argentina: richness, diversity, conservation status and geographic distribution maps. *Zookeys*, 498: 103–126.
- Miquelarena, A. M.; Menni, R. C.; López, H. L.; Casciotta, J. R. 1990. Ichthyological and limnological observations on the Salí river basin (Tucumán, Argentina). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 1: 269–276.
- Miranda, E. M.; Couturier, G. A.; Williams, J. D. 1982. Guía de los ofidios bonaerenses. 2ª Edición. Asociación Cooperadora del Jardín Zoológico de La Plata. 72 pp.
- Miranda, F. R.; Casali, D. M.; Perini, F. A.; Machado, F. A.; Santos, F. R. 2017. Taxonomic review of the genus *Cyclopes* Gray, 1821 (Xenarthra: Pilosa), with the revalidation and description of new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 20: 1–35 (zlx079). doi 10.1093/zoolinnean/zlx079
- Miranda, F.; Fallabrino, A.; Arteaga, M.; Tirira, D.G.; Meritt, D.A.; Superina, M. 2014. Red List Category & Criteria: IUCN. Visitado 16 de noviembre 2017.
- Mirande, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, 8: 385–568.
- Mirande, J. M. 2017. Combined phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) and the use of morphological characters in large-scale analyses. *Cladistics*, 33: 333–350.
- Mirande, J. M. S. Koerber 2015. Checklist of the Freshwater Fishes of Argentina (CLOFFAR). *Ichthyological Contributions of PecesCriellos* 36: 1–68. available as pdf-file at www.pecescriellos.de since 13. May. 2015
- Mitchell, K. J.; Llamas, B.; Soubrier, J.; Rawlence, N. J.; Worthy, T. H.; Wood, J.; . . Cooper, A. 2014. Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution. *Science*, 344: 898–900.
- Mittermeier, R. A.; Wallis, J.; Rylands, A. B.; Ganzhorn, J. U.; Oates, J. F.; Williamson, E. A.; Palacios, E.; Heymann, E. W.; Kierulff, M. C. M.; et al. 2009. Primates in Peril: 1–92. *The World's 25 Most Endangered Primates 2008–2010*. Ilustrado por S.D. Nash. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS) y Conservación Internacional (CI).
- Miya, M.; H. Takeshima, H. Endo, N. B. Ishiguro, J. G. Inoue, T. Mukai, T. B. Satoh, M. Yamaguchi, A. Kawaguchi, K. Mabuchi, S. M. Shirai, and M. Nishida. 2003. Major patterns of higher teleosteam phylogenies: A new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 121–138.
- Miyamoto, M. M. 1996. A congruence study of molecular and morphological data for eutherian mammals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6: 373.

- Miyamoto, M. M.; Slightom, J. L.; Goodman, M.; Tennant, M. R. 1988. Molecular systematics of higher primates: genealogical relations and classification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 85: 7627–7631.
- Miyashita, T.; Coates M. I. 2015. Hagfish embryology: Staging table and relevance to the evolution and development of vertebrates. En: Edwards, S. L.; Goss, G. G. (Eds.). *Biology Hagfish*. CRC press. Florida, Boca Raton, pp 95–127.
- Mjaatvedt, C. H. et al. 2001. The outflow tract of the heart is recruited from a novel heart-forming field. *Developmental Biology* 238, 97–109.
- Mlíkovsky, J. 2003. Eggs of extinct aepyornithids (Aves: Aepyornithidae) of Madagascar: size and taxonomic identity. *Sylvia*, 39: 133–138.
- Modisakeng, K. W.; Amemiya, C. T.; Dorrington, R. A.; Blatch, G. L. 2006. Molecular biology studies on the coelacanth: a review. *South African Journal of Science*, 102: 479–485.
- Monasterio de Gonzo, G. 2003. Peces de los Ríos Bermejo, Juramento y cuencas endorreicas de la Provincia de Salta. Museo de Ciencias Naturales y Consejo de Investigación Universidad Nacional de Salta. 243 pp.
- Mongiardino Koch, N.; Gauthier, J. A. 2018. Noise and biases in genomic data may underlie radically different hypotheses for the position of Iguania within Squamata. *PLoS ONE* 13(8): e0202729.
- Monguillot, J. C.; Fabius, D. 1993. Contribución al conocimiento de *Platemys pallidipectoris* Freiberg (Reptilia: Chelidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2ª época, 8: 198–203.
- Monteiro, N.; Vieira, M. N.; Almada, V. C. 2002. The courtship behaviour of the pipefish *Nerophis lumbriciformis*: reflections of an adaptation to intertidal life. *Acta Ethologica*, 4: 109–111.
- Montero, R. 1994. Distribución de los Amphisbaenidae en la República Argentina. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 10: 43–46.
- Montero, R. 1996. Lista de localidades de Amphisbaenia de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 10: 25–45.
- Montero, R. 1999. La filogenia de los Amphisbaenia (Reptilia: Squamata). II Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía, Buenos Aires, 10 al 12 de marzo de 1999.
- Montero, R. 2001. *Amphisbaena cegei*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 726: 1–3.
- Montero, R. 2007. Amphisbaenia: distribuição e história. En: Simposio “Estudo de Anfisbenídeos no Brasil”, III Congresso Brasileiro de Herpetologia. Belém, Pará, Brasil.
- Montero, R. 2016. On the validity of several Argentinian species of *Amphisbaena* (Squamata, Amphisbaenidae). *Journal of Herpetology*, 50: 642–653.
- Montero, R.; Abdala, V.; Moro, S.; Gallardo, G. 2004. Atlas de anatomía de *Tupinambis rufescens* (Squamata: Teiidae). Anatomía externa, osteología y bibliografía. Formato digital. *Cuadernos de Herpetología*, 18: 17–32 + CD interactivo.
- Montero, R.; Céspedes, J. 2002. A new two pored *Amphisbaena* (Squamata: Amphisbaenidae) from Argentina. *Copeia*, 2002: 792–797.
- Montero, R.; Gans, C. 1999. The head skeleton of *Amphisbaena alba* (Linnaeus). *Annals Carnegie Museum*, 68: 15–80.
- Montero, R.; Gans, C.; Lions, M. L. 1999. Embryonic development of the skeleton of *Amphisbaena darwini heterozonata* (Squamata: Amphisbaenidae). *Journal of Morphology*, 239: 1–25.
- Montero, R.; Moro, S.; Abdala, V. 2002–2003. Cranial anatomy of *Euspondylus acutirostris* (Squamata: Gymnophthalmidae) and its placement within a modern phylogenetic hypothesis. *Russian Journal of Herpetology*, 9: 215–228.
- Montgelard, C.; Bentz, S.; Douady, C.; Lauquin, J.; Catzeflis, F. M. 2001. Molecular phylogeny of the sciurognath rodents families Gliridae, Anomauridae and Pedetidae. Morphological and paleontological implications. 293–307. En: Denys, C.; Granjon, L.; Poulet, A. (Eds.) *African Small Mammals*. IRD Editions, Collection colloques et Séminaires, Paris, 570 pp.
- Montgelard, C.; Bentz, S.; Tirard, C.; Verneau, O.; Catzeflis, F. M. 2002. Molecular systematics of Sciurognathi (Rodentia): The mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes support the Anomaluroidea (Pedetidae and Anomaluridae). *Molecular Phylogenetics Evolution*, 22: 220–233.
- Montgelard, C.; Catzeflis, F.; Douzery, E. 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 550–559.
- Moorman, A. F.; Christoffels, V. M. 2003. Cardiac chamber formation: development, genes, and evolution. *Physiological Reviews* 83, 1223–1267.
- Morales, J.; Soria, D. 1990. Creodontos y Carnívoros: 313–354. En: Meléndez, B. (Ed.) *Paleontología 3. Mamíferos (1ra parte)*. Editorial Paraninfo, Madrid.
- Morales-Betancourt, M. A.; Lasso, C. A. 2012. Familias y especies de tortugas dulceacuícolas y terrestres de Colombia. Pp. 235–450. En: Páez, V. P.; Morales-Betancourt, M. A.; Lasso, C. A.; Castaño-Mora, O. V.; Bock, B. C. (Eds.). *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Morando M.; Avila, L. J.; Baker, J.; Sites Jr.; J. W. 2004. Phylogeny and Phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for Introgression and Incomplete Lineage Sorting. *Evolution*, 58: 842–861.
- Morando, M. 2004. Sistemática y Filogenia de grupos de especies de los géneros *Phymaturus* y *Liolaemus* (Squamata: Tropiduridae: Liolaemidae). Tesis Doctoral Universidad Nacional de Tucumán.

- Morando, M.; Avila L. J.; Sites Jr. J. W. 2003. Sampling Strategies for Delimiting Species: Genes, Individuals, and Populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* Complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian South America. *Systematic Biology*, 52: 159–185
- Morando, M.; Ávila, L. J.; Baker, J.; Sites, Jr J. W. 2004. Phylogeny and Phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for Introgression and Incomplete Lineage Sorting. *Evolution*, 58: 842–861.
- Morando, M.; Ávila, L. J.; Perez, C. H. F.; Hawkins, M.; Sites, J. W.; Jr. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): Implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 694–714.
- Morando, M.; Avila, L. J.; Turner, C. R.; Sites, J. W. Jr. 2007. Molecular evidence for a species complex in the patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43: 952–973.
- Morando, M.; Olave, L. J. Ávila, E. Baker; J. W. Sites, Jr. 2015. Molecular phylogeny of the lizard clade Leiosaurae endemic to southern South America. *Herpetologica*, 71: 322–331. .
- Morando, M.; Medina, C. D.; Avila, L. J.; Perez, C. H.; Buxton, A.; Sites, J. W. 2014. Molecular phylogeny of the New World gecko genus *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae). *Zoologica Scripta*, 43: 249–260.
- Morando, M.; Olave, M.; Avila, L. J.; Baker, E.; Sites Jr, J. W. 2015. Molecular phylogeny of the lizard clade Leiosaurae endemic to Southern South America. *Herpetologica*, 71: 322–331.
- Moreno Azócar, D. L.; B. Vanhooydonck; M. Bonino; M. G. Perotti; C. Abdala; J. A. Schulte II; F. B. Cruz. 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of lizards of the *Liolaemus g oetschi* group (Liolaemini: Iguania) *Oecología*, 171: 773–788.
- Moreno Azócar, D. L.; Bonino, M.F.; Perotti, M.G.; Schulte II J. A.; Abdala, C. S. Cruz, F. B. 2016. Effect of body mass and melanism on heating balance in *Liolaemus* lizards of the goetschi clade. *Journal of Experimental Biology*, 219: 1162–1171.
- Moreno Azócar, D. L.; J. C. Acosta. 2011. Feeding habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte biogeographic province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology*, 45: 283–286.
- Moreno Azócar, D. L.; Perotti, M. G.; Bonino, M. F.; Schulte, II J. A.; Abdala, C. S.; Cruz, F. B. 2015. Body size and melanism: Compensatory traits? Variability in response to environmental factors in a lizard clade. *Journal of Zoology*, 295: 243–253.
- Moreno, T. R.; Rocha, R. M. 2008. Phylogeny of the Aplousobranchia (Tunicata: Ascidiacea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 25: 269–298.
- Morris, S. C.; Caron, J. B. 2014. A primitive fish from the Cambrian of North America. *Nature*, 512: 419–422.
- Morrone, J. J. 1996. The biogeographical Andean sub-region: A proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica*, 42: 103–114.
- Morrone, J. J. 1998. Biodiversidad en el espacio: La importancia de los Atlas Biogeográficos. *Physis*, 56: 47–48.
- Morrone, J. J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, 75: 1–16.
- Morrone, J. J.; Crisci, J. V. 1995. Historical Biogeography: Introduction and Methods. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, 26: 373–401.
- Moser, M. L.; Almeida, P. R.; Kemp, P. S.; Sorensen, P. W. 2015. Lamprey spawning migration. En: *Lampreys: biology, conservation and control* (pp. 215–263). Springer Netherlands.
- Moskovitz, D. K.; Bjorndal, K. A. 1990. Diet and food preferences of the tortoises *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* in Northwestern Brazil. *Herpetologica*, 46: 207–218.
- Mott, T.; Vieites, D. R. 2009. Molecular phylogenetics reveals extreme morphological homoplasy in Brazilian worm lizards challenging current taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51: 190–200.
- Motta, P. J. 2004. Prey capture behavior and feeding mechanics of Elasmobranchs: 165–202. En: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (Eds.) *Biology of Sharks and their relatives*. CRC Marine Biology Series, Press. Boca Raton, Florida.
- Mouchaty, S. K.; Gullberg, A.; Janke, A.; Arnason, U. 2000. Phylogenetic position of the tenrecs (Mammalia: Tenrecidae) of Madagascar based on analysis of the complete mitochondrial genome sequence of *Echinops telfairi*. *Zoologica scripta*, 29: 307–317.
- Moyle, R. G. 2005. Phylogeny and biogeographical history of Trogoniformes, a pantropical bird order. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 725–727.
- Moyle, R. G. 2006. A Molecular Phylogeny of King-fishers (Alcedinidae) With Insights into Early Biogeographic History. *The Auk*, 123: 487–499.
- Mudry, M. D.; Nieves, M.; Steinberg, E. R.; Zunino, G. E. 2006. Orden Primates: 86–89. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Müller, H.; Oommen, O. V.; Bartsch, P. 2005. Skeletal development of the direct developing caecilian *Gegeneophis ramaswamii* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae). *Zoomorphology*, 124: 171–188.
- Müller, J. 2003. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Naturwissenschaften*, 90: 473–476.
- Müller, J. 2004. The relationships among diapsid reptiles and the influence of taxon selection: 379–408. En: G. Arratia, M. V. H. Wilson R. Cloutier (Eds.) *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Alemania.

- Müller, J.; Reisz, R. R. 2006. The Phylogeny of Early Eureptiles: Comparing Parsimony and Bayesian Approaches in the Investigation of a Basal Fossil Clade. *Systematic Biology*, 55: 503–511.
- Munemasa, M.; Nikaido, M.; Donnellan, S.; Austin, C. C.; Okada, N.; Hasegawa, M. 2006. Phylogenetic análisis of Diprotodontian Marsupials based on complete mitochondrial genomes. *Genes Genetic Systems*, 81: 181–191.
- Munns, S.; Owerkowics, T.; Andrewartha, S.; Frappell, P. 2012. The accessory role of the diaphragmaticus muscle in lung ventilation in the estuarine crocodile *Crocodylus porosus*. *Journal of Experimental Biology*, 215: 845–852.
- Muñoz-Ramírez, C. P.; Unmack, P. J.; Habit, E.; Johnson, J. B.; Cussac, V. E.; Victoriano, P. 2014. Phylogeography of the ancient catfish family Diplomystidae: biogeographic, systematic, and conservation implications. *Molecular phylogenetics and evolution*, 73: 146–160.
- Murakami, Y.; Uchida, K.; Rijli, F. M.; Kuratani, S. 2005. Evolution of the brain developmental plan: Insights from agnathans. *Developmental Biology*, 280: 249–259.
- Murata, Y.; Nikaido, M.; Sasaki, T.; Cao, Y.; Fukumoto, Y.; Hasegawa, M.; Okada, N. 2003. Afrotherian phylogeny inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 253–260.
- Murdock, D. E.; Dong, X. -P.; Repetski, J. E.; Marone, F.; Stapanoni, M.; Donoghue, P. C. J. 2013. The origin of conodonts and of vertebrate mineralized skeletons. *Nature*, 502: 546–549.
- Murphy W. J.; Eizirik, E.; Johnson, W. E.; Zhang, Y. P.; Ryder, O. A.; O'Brien, S. J. 2001a. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614–618.
- Murphy, T. G. 2007. Lack of melanized keratin and barbs that fall off: how the ricketed tail of the turquoise-browed motmot *Eumomota superciliosa* is formed. *Journal of Avian Biology*, 38: 139–143.
- Murphy, W. J.; Eizirik, E. 2009. Placental mammals (Eutheria): 471-474. En: Edges, S. B.; Kumar, S. (Eds.) *The Timetree of Life*, Oxford University of Press.
- Murphy, W. J.; Eizirik, E.; Johnson, W. E.; Zhang, Y. P.; Ryder, O. A.; O'Brien, S. J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614–618.
- Murphy, W. J.; Eizirik, E.; O'Brien, S. J.; Madsen, O.; Scally, M.; Douady, C. J.; Teeling, E.; Ryder, O. A.; Stanhope, M. J.; De Jong, W. W.; Springer, M. S. 2001b. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 294: 2348–2351.
- Murphy, W. J.; Eizirik, E.; Johnson, W. E.; Zhang, Y. P.; Ryder, O. A.; O'Brien, S. J. 2001c. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614–618.
- Murphy, W. J.; Pringle, T. H.; Crider, T. A.; Springer, M. S.; Miller, W. 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genome Research*, 17: 413–421.
- Musick, J. A.; Ellis, J. K. 2005. Reproductive evolution of Chondrichthyans, pp. 45–79. En: W. C. Hamlett (Ed.) *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Myers, P. 1999. "Primates" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed April 21, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Primates.html>.
- Myers, P. 2000a. "Agoutidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed June 12, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Agoutidae.html>.
- Myers, P. 2000b. "Cebidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 02, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Cebidae.html>.
- Myers, P. 2000c. "Cercopithecidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 07, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Cercopithecidae.html>.
- Myers, P. 2000d. "Ctenomyidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed June 12, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Ctenomyidae.html>.
- Myers, P. 2000e. "Rodentia" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 21, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Rodentia.html>.
- Myers, P. 2001. "Megalonychidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed December 17, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Megalonychidae.html>.
- Myers, P.; Espinosa, R.; Parr, C. S.; Jones, T.; Hammond, G. S.; Dewey, T. A. 2008. Pitheciidae - titi monkeys, sakis, and uakaris (en inglés). ADW - University of Michigan Museum of Zoology. Consultado el 11 de diciembre de 2017.
- Myers, P.; Sorin, A. 2002. "Lagomorpha" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 15, 2008 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Lagomorpha.html>.
- Nair, S. V.; Ramsden, A.; Raftos, D. A. 2005. Ancient origins: complement in invertebrates. *Invertebrate Survival Journal*, 2: 114–123.
- Nakano, H.; Hibino, T.; Oji, T.; Hara, Y.; and Amemiya, S. 2003. Larval stages of a living sea lily (stalked crinoid echinoderm). *Nature*, 421: 158–160.
- Nani, A. 1950. Nota preliminar sobre la biología de la lamprea argentina *Geotria australis* Gray. Primer Congreso Nacional de Pesquerías marítimas e industrias derivadas, Buenos Aires: 147–166.
- Naretto, S.; Blengini, C.; Cardozo, G.; Chiaraviglio, M. 2015. Pre- and Postcopulatory Traits of *Salvator* Male Lizards in Allopatry and Sympatry. *Scientifica*, 2016: 1–9.
- Naretto, S.; Cardozo, G.; Blengini, C.; Chiaraviglio, M. 2014. Sexual selection and dynamics of jaw muscle in *Tupinambis* lizards. *Evolutionary Biology*, 2014: 3–11.
- Naretto, S.; Cardozo, G.; Blengini, C.; Chiaraviglio, M. 2016. Importance of reproductive biology of a harvest lizard, *Tupinambis merrianae*, for the management of commercial harvesting. *Wildlife Research*, 42: 697–704.

- Narins P. M, Lewis E. R, McClelland B. E. 2000. Hyperextended call repertoire of the endemic Madagascar treefrog, *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae) J. Zool. Lond., 250: 283–298.
- Narosky, S. 1973. Primeros nidos de la Garcita Bueyera en la Argentina (*Bubulcus ibis*). El Hornero, 11: 225–226.
- Narosky, T.; Carman, R. L. 2008. El hornero, ave nacional. Editorial Albatros. Buenos Aires.
- Narosky, T.; Yzurrieta, D. 2010. Guía para la identificación de las Aves de Argentina y Uruguay. Vazquez y Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina, 431 pp.
- Nascimento F. O. do. 2010. Revisão taxonômica do gênero *Leopardus* Gray, 1842 (Carnivora, Felidae) . Ph.D. dissertation, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Nascimento, F. O. 2014. On the correct name for some subfamilies of Mustelidae (Mammalia, Carnivora). Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo), 54: 307-313
- Nascimento, F. O. do.; Feijo, A. 2017. Taxonomic revision of the tigrina *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775) species group (Carnivora, Felidae). Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo), 57 (19): 231-264.
- Nathan, E. et al. 2008. The contribution of *Islet1*-expressing splanchnic mesoderm cells to distinct branchiomic muscles reveals significant heterogeneity in head muscle development. Development 135, 647-657.
- Naveda, A.; de Thoisy, B.; Richard-Hansen, C.; Torres, D. A.; Salas, L.; Wallace, R.; Chalukian, S.; de Bustos, S. 2008. *Ta-pirus terrestris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T21474A9285933. Downloaded on 07 June 2018.
- Naylor, G. J. P.; J. N. Cairra, K. Jensen, K. A. M. Rosana, N. Straube, and C. Lakner. 2012. Elasmobranch phylogeny: A mitochondrial estimate based on 595 species. Pp. 31–56. En: J. C. Carrier; J. A. Musick; M. R. Heithaus (Eds.), Biology of Sharks and Their Relatives (2nd ed.). CRC Press, Boca Raton, FL.
- Naylor, G. J. P.; Ryburn, J. A.; Fedrigo, O.; Lopez, A. 2005. Phylogenetic relationships among the major lineages of modern elasmobranchs, pp. 1–25. En: W. C. Hamlett (Ed.) Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. Science Publishers, New Hampshire.
- Naylor, G.; Adams, D. 2001. Are the fossil data really at odds with the molecular data? Morphological evidence for *Cetartiodactyla* phylogeny reexamined. Systematic Biology, 50: 444–453.
- Nedbal, M. A.; Honeycutt, R. L.; Schlitter, D. A. 1996. Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. Journal of mammalian evolution, 3: 201–237.
- Needham, J. G.; Needham, P. R. 1978. Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces. Editorial Reverté, xi + 131.
- Negishi, A.; Armstrong, C. L.; Kreplak, L.; Rheinstadter, M. C.; Lim, L. T.; Gillis, T. E.; Fudge, D. S. 2012. The production of fibers and films from solubilized hagfish slime thread proteins. Biomacromolecules, 13: 3475–3482.
- Neira, F. J. 1984. Biomorfología de las lampreas parasitas chilenas *Geotria australis* Gray, 1851 y *Mordacia lapicida* (Gray, 1851) (Petromyzoniformes). Gayana, Zool., 48: 3–40.
- Neira, F. J.; J. S. Bradley, I. C. Potter, Hilliard, R. W. 1988. Morphological variation among widely dispersed larval populations of anadromous southern hemisphere lampreys (Geotriidae and Mordaciidae). Zool. J. Linn. Soc., 92: 383–408.
- Nelson G.; Ladiges, P. Y. 1990. Biodiversity and Biogeography. Journal of Biogeography, 17: 559–560.
- Nelson G.; Platnick, N. I. 1991. Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. Columbia Univ. Press, New York.
- Nelson G.; Platnick, N. I. 1994. Biogeography (Head, J. J.; Ed.). Oxford/Carolina Biology Readers.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the World. 4ta Edición. John Wiley y Sons, New York. xvii + 601 pp.
- Nelson, J. S.; Grande, T. C.; Wilson, M. V. H. 2016. Fishes of the World (5th ed.). John Wiley and Sons, Hoboken, NJ. 701 pp.
- Ney-Nifle, M.; Bernstein, C.; Rebores, J. C.; Kacelnik, A. 2005. Population dynamics and avian brood parasitism: persistence and invasions in a three-species system. Journal of Animal Ecology, 74: 274–284.
- Neyt, C.; Jagla, K.; Thisse, C.; Thisse, B.; Haines, L.; Currie, P. D. 2000. Evolutionary origins of vertebrate appendicular muscle. Nature, 408: 82–86.
- Nian-Zhong, W.; Donoghue, P. C. J.; Smith, M. M.; Sansom, I. J. 2006. Histology of the galeaspid dermoskeleton and endoskeleton, and the origin and early evolution of the vertebrate cranial endoskeleton. Journal of Vertebrate Paleontology, 25: 745–756.
- Nicholson, K. E.; Crother, B. I.; Guyer, C.; Savage, J. M. 2012. It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). Zootaxa, 3477: 108.
- Niedźwiedzki, G.; Szrek, P.; Narkiewicz, K.; Narkiewicz, M.; Ahlberg, P. E. 2010. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. Nature, 463: 43–48.
- Nielsen, C. 2017. Evolution of deuteroostomy and origin of the chordates. Biological Reviews, 92: 316–325.
- Nielsen, J.; Hedeholm, R. B.; Heinemeier, J.; Bushnell, P. G.; Christiansen, J. S.; Olsen, J.; Ramsey, C. B.; Brill, R. W.; Simon, M.; Steffensen, K. F.; Steffensen, J. F. 2016. Eye lens radiocarbon reveals centuries of longevity in the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*). Science, 353: 702-704.
- Nieva, R. A.; Blanco, G. M.; Acosta, J. C.; Olmedo, M. 2013. Reproduction and sexual dimorphism in a population of *Homonota fasciata* (Squamata: Phyllodactylidae) from Mount of San Juan, Argentina. Revista Mexicana de Biodiversidad, 84: 1266–1272.
- Nikaido M.; Nishihara H.; Hukumoto Y.; Okada N. 2003. Ancient SINEs from African endemic mammals. Molecular biology and evolution, 20 (4): 522–527.
- Nikaido, M.; Harada, M.; Cao, Y.; Hasegawa, M.; Okada, N. 2000. Monophyletic Origin of the Order Chiroptera and Its Phylogenetic Position Among Mammalia, as Inferred from the Complete Sequence of the Mitochondrial DNA of a Japanese Megabat, the Ryukyu Flying Fox (*Pteropus dasymallus*). Journal of Molecular Evolution, 51: 318–328.

- Nikaido, M.; Rooney, A. P.; Okada, N. 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *PNAS*, 96: 10261–10266.
- Nilsson, M. A.; Gullberg, A.; Spotorno, A. E.; Arnason, U.; Janke, A. 2003. Radiation of marsupials after the K/T boundary: evidence from complete mitochondrial genomes. *Journal of Molecular Evolution*, 57: S3–S12.
- Nishihara, H.; Hasegawa, M.; Okada, N. 2006. Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 9929–9934.
- Noden, D. M. 1983. The embryonic origins of avian cephalic and cervical muscles and associated connective tissues. *American Journal of Anatomy* 168, 257–276.
- Noden, D. M. 1983. The role of the neural crest in patterning of avian cranial skeletal, connective, and muscle tissues. *Developmental Biology*, 96: 144–165.
- Noden, D. M. 1984. Craniofacial development: New views on old problems. *Anatomical Record*, 208: 1–13.
- Noden, D. M.; Francis-West, P. 2006. The differentiation and morphogenesis of craniofacial muscles. *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists* 235, 1194–1218.
- Noden, D. M.; Schneider, R. A. 2006. Neural crest cells and the community of plan for craniofacial development: historical debates and current perspectives. *Advances in Experimental Medicine and Biology* 589, 1–23.
- Noden, D. M.; Trainor, P. A. 2005. Relations and interactions between cranial mesoderm and neural crest populations. *Journal of Anatomy* 207, 575–601.
- Nohara, M.; Nishida, M.; Nishikawa, T. 2005. New complete mitochondrial DNA sequence of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata) and the identity of this species sequences. *Zoological Science*, 22: 671–674.
- Noonan, B. P. 2000. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? *Journal of Biogeography*, 27: 1245–1249.
- Noonan, B. P.; Chippindale, P. T. 2006. Dispersal and vicariance: The complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 347–358.
- Norell, M. A.; Clarke, J. A. 2001. Fossils that fills a critical gap in avian evolution. *Nature*, 409: 181–184.
- Nori, J.; D. L. Moreno Azócar; F. B. Cruz; M. F. Bonino; G. C. Leynaud. 2016. Translating Niche Features: Modeling Differential Exposure of Argentinian Reptiles to Global Climate Change. *Austral Ecology*, 41: 373–381.
- Normark, B. B.; Mc Cune, A. R.; Harrison, R. G. 1991. Phylogenetic relationships of neopterygian fishes, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8: 819–834.
- Northcutt, R. G. 1996. The origin of craniates: Neural Crest, Neurogenic placodes and homeobox genes: 273–313. En: Gans, C.; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) *The lancelets (Cephalochordata): A new look at some old beasts*. *Israel Journal of Zoology*, 42 (supp.).
- Northcutt, R. G. 2005. The new head hypothesis revisited. *Journal of Experimental Zoology. Part B*, 304B, 274–297.
- Northcutt, R. G.; Gans, C. 1983. The genesis of neural crest and epidermal placodes: a reinterpretation of vertebrate origins. *Quarterly Review of Biology*, 58: 1–28.
- Noss, A.; Superina, M.; Abba, A.M. 2014. *Tolypeutes matacus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T21974A47443233. Downloaded on 29 November 2017.
- Novacek, M. J. 1982. En: Goodman, M. (Ed.) *Macromolecular sequences in systematic and evolutionary biology*. Plenum Press: 59–81.
- Novacek, M. J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356: 121–125.
- Novacek, M. J. 1993. Reflections on higher mammalian phylogenetics. *Journal of Mammalian Evolution*, 1: 3–30.
- Novacek, M. J.; Wyss, A. R. 1986. Higher-level relationships of the Recent eutherian orders: Morphological evidence. *Cladistics*, 2: 257–287.
- Novacek, M. J.; Wyss, A. R.; McKenna, M. C. 1988. The major groups of eutherian mammals: 31–71. En: Benton, M. J. (Ed.) *Phylogeny of the tetrapods, Vol. 2*. Oxford University Press.
- Novaro, A. J. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species*, 558: 1–8.
- Nowak, R. 1991. Order Monotremata: 1–9. En: Walker's *Mammals of the World, Vol. 1, 5th Edition*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Nowak, R. 1999. *Walker's Mammals of the World, Vol. 2*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- Nowell, K. 2002. Revision of the Felidae Red List of Threatened Species. *Cat News*, 37: 4–6.
- Nudds, R. L.; Dyke, G. J. 2010. Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability. *Science*, 328: 887–889.
- Nussbaum, R. A. M. Wilkinson, 1995. A new genus of lungless tetrapod: a radically divergent caecilian (Amphibia: Gymnophiona). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 261: 331–335.
- Nyakatura K.; Bininda-Emonds O. R. P. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biol.*, 10: 12.
- O'Brien, S. J.; Eisenberg, J. F.; Miyamoto, M.; Hedges, B.; Kumar, S.; Wilson, D. E. 1999b. Phylogenetic tree of "Comparative Genomics, Mammalian radiations". *Science*, 286.
- O'Brien, S. J.; Menotti-Raymond, M.; Murphy, W. J.; Nash, W. G.; Wienberg, J.; Stanyon, R.; Copeland, N. G.; Jenkins, N. A.; Womack, J. E.; Marshall Graves, J. A. 1999a. The promise of comparative genomics in Mammals. *Science*, 286: 458–481.
- O'Shea, M. 1996. *A guide to the snakes of Papua New Guinea*. Independent Publishing, Port Moresby and Beaumont Publishing, Singapore. Xii + 239 pp.

- O'Shea, M. 2005. Venomous snakes of the world. Princeton University Press, Estados Unidos y Canadá. 160 pp.
- O'Connor, J. K.; Chiappe, L. M.; Bell, A. 2011. Pre-modern birds: avian divergences in the Mesozoic. Pp. 39–114. En: Living dinosaurs: the evolutionary history of birds. New Jersey: J. Wiley Sons.
- O'Connor, P. M. 2004. Pulmonary Pneumaticity in the Postcranial Skeleton of Extant Aves: A Case Study Examining Anseriformes. *Journal of Morphology*, 261: 141–161.
- O'Connor, P. M.; Claessens, L. P. A. M. 2005. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature*, 436: 253–256.
- Oaks JR. 2011. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution* 65: 3285–3297
- O'Connor, P. M. 2006. Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology*, 267: 1199–1226.
- Odierna, G.; Canapa, A.; Andreone, F.; Aprea, G.; Barucca, M.; Capriglione, T.; Olmo, E. 2002. A phylogenetic analysis of Cordyliformes (Reptilia: Squamata): comparison of molecular and karyological data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 23: 37–42.
- O'Grady, S. P.; Morando, M.; Ávila, L.; Dearing, M. D. 2005 Correlating diet and digestive tract specialization: Examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology*, 108: 201–210.
- Ohlson, J. I.; Irestedt, M.; Ericson, P. G.; Fjeldså, J. 2013. Phylogeny and classification of the New World suboscines (Aves, Passeriformes). *Zootaxa*, 3613: 1–35.
- Ohno, S. 1970. Evolution by gene duplication. Springer-Verlag, New York. 160 pp.
- Ojeda, R. A.; Borghi, C. E.; Roig, V. G. 2002. Mamíferos de Argentina. Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales (G. Ceballos y J. A. Simonetti, eds.). CONABIO-UNAM. México, D.F.
- Ojeda, R. A.; Chillo, V.; Diaz Isenrath, G. B. 2012. Libro rojo de Mamíferos amenazados de Argentina. SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos), 57: 231–264.
- Ojeda, R.; Bidau, C. 2013. *Lagidium wolffsohni*. Lista Roja de especies amenazadas de la UICN 2014.3 (en inglés). Consultado el 14 de marzo de 2018.
- Okuyama, M.; Saito, Y.; Ogawa, M.; Takeuchi, A.; Jing, Z.; Naganuma, T.; Hirose, E. 2002. Morphological studies on the bathyal ascidian, *Megalodicopia hians* Oka 1918 (Octacnemidae, Phlebobranchia), with remarks on feeding and tunic morphology. *Zoological Science*, 19: 1181–1189.
- Olave, M.; Ávila, L. J.; Sites, J. W., Jr.; Morando, M. 2014. Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (Liolaemini, *Liolaemus*). *Zoologica Scripta*, 43: 323–337.
- Olave, M.; Ávila, L. J.; Sites, J. W., Jr.; Morando, M. 2015. Model-based approach to test hard polytomies in the *Eulaemus* clade in the most diverse South American lizard genus *Liolaemus* (Liolaemini, Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174: 169–184.
- O'Leary, M. A.; Gatesy, J. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics*, 24: 397–442.
- O'Leary, M. A.; Gatesy, J. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): Combined analysis including fossils. *Cladistics*, 24: 397–442
- O'Leary, M.; Geisler, J. 1999. The position of Cetacea within Mammalia: Phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic Biology*, 48: 455–490.
- O'Leary, Maureen A.; Bloch, Jonathan I.; Flynn, John J.; Gaudin, Timothy J.; Giallombardo, Andres; Giannini, Norberto P.; Goldberg, Suzann L.; Kraatz, Brian P.; Luo, Zhe-Xi; Meng, Jin; Ni, Michael J.; Novacek, Fernando A.; Perini, Zachary S.; Randall, Guillermo; Rougier, Eric J.; Sargis, Mary T.; Silcox, Nancy b.; Simmons, Michelle; Spaulding, Paul M.; Velazco, Marcelo; Weksler, John r.; Wible, Andrea L.; Cirranello, A. L. 2013. The Placental Mammal Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science*, 339: 662–667.
- Olivares, A. I.; Verzi, D. H.; Vassalo, A. I. 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in octodontid rodents (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Zoology*, 263: 167–177.
- Olivares, A. I.; Verzi, D. H.; Vucetich, M. G.; Montalvo, C. I. 2012. Phylogenetic affinities of the late Miocene echimyid 133 *Pampamys* and the age of *Thrichomys* (Rodentia, Hystricognathi). *Journal of Mammalogy*, 93:76– 86.
- Oliveira L.; Jared C.; Costa Prudente A. L.; Hussam, Z.; Antoniazzi, M. M. 2008. Oral glands in dipsadine “goo-eater” snakes: Morphology and histochemistry of the infralabial glands in *Atractus reticulatus*, *Dipsas indica*, and *Sibynomorphus mikanii*. *Toxicon*, 51: 898–913.
- Oliveira, R. B.; Di-Bernardo, M.; Funk Pontes, G. M.; Maciel, A. P.; Krause, L. 2001. Dieta e comportamento alimentar da cobra-nariguda *Lystrophis dorbignyi* (Duméril, Bibron y Duméril, 1854), no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Cuadernos de Herpetología*, 14: 117–122.
- Oliver, P. M.; Sanders, K. L. 2009. Molecular evidence for Gondwanan origins of multiple lineages within a diverse Australasian gecko radiation. *Journal of Biogeography*, 36: 2044–2055.
- Olrog, C. 1959. Las aves argentinas, una nueva guía de campo. Universidad Nacional de Tucumán-Instituto Miguel Lillo, 343 pp.
- Olrog, C.; Lucero, M. M. 1981. Guía de los Mamíferos argentinos. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, 151 pp.
- Olson, E. N. 2006. Gene regulatory networks in the evolution and development of the heart. *Science* 313, 1922–1927.
- Olson, R.; Ericsson, R.; Cerny, R. 2005. Vertebrate head development: Segmentation, novelties, and homology. *Theory in Biosciences* 124: 145–163.

- Onimaru, K., Shoguchi, E., Kuratani, S.; Tanaka, M. 2011. Development and evolution of the lateral plate mesoderm: comparative analysis of amphioxus and lamprey with implications for the acquisition of paired fins. *Developmental Biology* 359, 124-136.
- Opazo, J. C. 2005. A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 932-937.
- Organ, C.; A. Shedlock; A. Meade; M. Pagel; S. V. Edwards. 2007. Origin of avian genome size and structure in non-avian dinosaurs. *Nature*, 446: 180-184.
- Orlando, L.; Calvignac, S.; Schnebelen, C.; Douady, C. J.; Godfrey, L. R.; Hänni, C. 2008. DNA from extinct giant lemurs links archaeolemurids to extant indriids. *BMC Evolutionary Biology*, 8 (121).
- Orlando, L.; Pereyra, I.; Silveira, S.; Paesh, L. Oddone, M. C.; Norbis, W. 2015. Determination of limited histotrophy as the reproductive mode in *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes: Triakidae): analysis of intrauterine growth of embryos. *Neotropical Ichthyology*, 13: 699-706.
- Ortiz. M. A.; Boretto, J. M.; C. Piantoni; B. B. Álvarez; N. R. Ibagüengoytia. 2014. Reproductive biology of the Amazon Lava Lizard (*Tropidurus torquatus*) from the Wet Chaco of Corrientes (Argentina): congeneric comparisons of ecotypic and inter. *Canadian Journal Of Zoology*, 92: 643-655.
- Ortiz. M. A.; Boretto, J. M.; Ibagüengoytia, N. R. 2016. Reproductive biology of the southernmost *Kentropyx* lizard from the Wet Chaco of Corrientes, Argentina. *Herpetological Journal*, 26: 119-130.
- Ortiz. M. A.; Boretto, J. M.; Ibagüengoytia, N. R. 2017. How does a viviparous semifossorial lizard reproduce? *Ophiodes intermedius* (Squamata: Anguillidae) from subtropical climate in the Wet Chaco region of Argentina. *Zoology*, 121: 35-43.
- Orton, G. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Systematic Zoology*, 6: 79-86.
- O'Shea, M. 2018. *The Book of Snakes: A life-size guide to six hundred species from around the world*. Ivy Press.
- Ostrom, J. H. 1974. *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quarterly Review of Biology*, 49: 27-47.
- Ota, K. G.; Fujimoto, S.; Oisi, Y.; Kuratani, S. 2011. Identification of vertebra-like elements and their possible differentiation from sclerotomes in the hagfish. *Nature communications*, 2: 373.
- Ota, K. G.; Kuraku, S.; Kuratani, S. 2007. Hagfish embryology with reference to the evolution of the neural crest. *Nature*, 446, 672-675.
- Ota, K. G.; Kuratani, S. 2006. The history of scientific endeavors toward understanding hagfish embryology. *Zoological Science*, 23: 403-418.
- Päckert, M.; Y. -H. Sun, P. Strutzenberger, O. Valchuk, D. T. Tietze, and J. Martens 2015.; Phylogenetic relationships of endemic bunting species (Aves, Passeriformes, Emberizidae, Emberiza) from the eastern Qinghai-Tibet Plateau, *Vertebrate Zoology*, 65: 135-150.
- Padiál, J. M.; Grant, T.; Frost, D. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa*, 3825: 1-132.
- Padiál, J. M.; Miralles, A.; De la Riva, I.; Vences, M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7: 16.
- Padian, K. 2001. Cross-testing adaptive hypotheses: phylogenetic analysis and the origin of bird flight. *American Zoologist*, 41: 598-607.
- Pakhomov, E. A.; Froneman, P. W.; Perissinotto, R. 2002. Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux. *Deep Sea Research Part II*, 49: 1881-1907.
- Pakhomov, E. A.; Fuentes, V.; Schloss, I.; Atencio, A.; Esnal, G. B. 2003. Beaching of the tunicate *Salpa thompsoni* at high levels of suspended particulate matter in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 26: 427-431.
- Palacio, F. J. 1982. Revisión zoogeográfica marina del Sur de Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 3: 69-92.
- Palma, R. E.; Spotorno, A. E. 1999. Molecular systematics of Marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorphia and the living fósil Microbiotheriid *Dromyciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13: 525-535.
- Panchen, A. L.; Smithson, T. R. 1988. The relationships of the earliest tetrapods. En: Benton, M. J. (Ed.) *The phylogeny and classification of tetrapods. I. Amphibians, reptiles, Birds*. Systematics Association Spec.; Vol. 35 (A): 1-32.
- Panopoulou, G.; Poustka, A. J. 2005. Timing and mechanism of ancient vertebrate genome duplication. *The adventure of a hypothesis*. *Trends in Genetics*, 21: 559-567.
- Papavero, N.; Llorente B, J.; Espinosa, D. 1995. *Historia de la Biología Comparada desde el Génesis hasta el siglo de las luces*. Vol. I. Del Génesis a la caída del Imperio Romano de Occidente. UNAM, Imp. Pub. S. A. de C. V.; México.
- Papenfuss, T. J. 1982. The ecology and systematics of the amphibaenian genus *Bipes*. *Occasional Papers of the California Academy of Science*, 136: 1-42.
- Parada, A.; Pardiñas, U. F.; Salazar-Bravo, J.; D'Elía, G.; Palma, R. E. 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 960-968.
- Pardiñas, U. F. J.; D' Elia, G.; Teta, P.; Ortiz, P. E.; Jayat, P. J.; Cirignoli, S. 2006. Tribu Akodontini: 146-175. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Pardiñas, U. F. J.; Teta, P.; D' Elia, G. 2006. Tribu Reithrodontini: 189-191. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.



- Parenti, L. R.; Grier, H. J. 2004. Evolution and Phylogeny of Gonad Morphology in Bony Fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 333–348.
- Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Editorial El Ateneo, Buenos Aires, 453 pp.
- Parisi-Dutra, R.; D. de Melo Casali, D.; Velloso Missaglia, R.; Gasparini, G. M.; Araujo Perini, F.; Cozzuol, M. A. 2016. Phylogenetic systematics of peccaries (Tayassuidae: Artiodactyla) and a classification of South American tayassuids. *Journal of Mammalian Evolution*, 24: 345–358.
- Parker, S. P. (Ed.) 1982. Synopsis and classification of living organisms. McGraw-Hill Book Company, New York. 2 tomos. 1232 pp.
- Pascual, R.; Archer, M.; Ortiz Jaureguizar, E. O.; Prado, J. L.; Godthelp, H.; Hand, S. J. 1992a. First discovery of monotremes in South America. *Nature*, 356: 704–705.
- Pascual, R.; Archer, M.; Ortiz-Jaureguizar, E. O.; Prado, J. L.; Godthelp, H.; Hand, S. J. 1992b. The first non Australian monotreme: an early Paleocene South American platypus (Monotremata, Ornithorhynchidae): 1–14. En: Augee, M. L. (Ed.) *Platypus and Echidnas*. The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Pascual, R.; Goin, F. J.; Balarino, L.; Udrizar Sauthier, D. E. 2002. New data on the Paleocene monotreme *Monotrematum sudamericanum*, and the convergent evolution of triangulate molars. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47: 487–492.
- Paton, T. A.; Baker, A. J.; Groth, J. G.; Barrowclough, G. F. 2003. RAG-1 sequences resolve phylogenetic relationships within charadriiform birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 268–278.
- Paton, T. A.; Haddrath, O.; Baker, A. J. 2002. Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds. *Proceedings of the Royal Society of London (Series B)*, 269: 839–846.
- Patten, W. 1912. *The evolution of the Vertebrates and their kin*. Blakinston, Philadelphia. xxi + 486 pp.
- Patterson B.; Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America: 247–309. En: Keast, A.; Erk, F. C.; Glass, B. P. (Eds.) *Evolution, mammals and southern continents*. State University of New-York Press, Albany, NY.
- Patterson B.; Segall, W.; Turnbull, W. D.; Gaudin, T. J. 1992. The ear region in xenarthrans (= Edentata, Mammalia). Part II. Sloths, Anteaters, Palaeonodons, and a Miscellany Fieldiana: *Geology*, New Ser, 24: 1–79.
- Patterson, B. D.; Upham, N. S. 2014. A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172: 942–963.
- Patthey, C.; Schlosser, G.; Shimeld, S. M. 2014. The evolutionary history of vertebrate cranial placodes--I: cell type evolution. *Developmental Biology* 389, 82–97.
- Patton, J. L. 2015. Family Dinomyidae: 783–786. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Patton, J. L. 2015. Suborder Hystricomorpha: 688–690–724. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Patton, J. L.; Emmons, L. H. 2015. Family Dasyproctidae: 733–756. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America*,
- Patton, J. L.; Emmons, L. H. 2015. Family Dasyproctidae: 733–756. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) 2016. *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. Chicago (Illinois): University of Chicago Press.
- Patton, J.L. 2015. Family Cuniculidae: 726–77. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Pelegrin, N.; Bucher, E. H. 2015. Activity and reproductive patterns of lizards in the Chaco of Argentina. *Journal of Natural History*, 49: 2693–2708.
- Pelegrin, N.; Chani, J. M.; Echevarria, A. L.; Bucher, E. H. 2009. Effects of forest degradation on abundance and microhabitat selection by ground dwelling Chaco lizards. *Amphibia-Reptilia*, 30: 265–271.
- Pelegrin, N.; Chani, J. M.; Echevarria, A. L.; Bucher, E. H. 2013. Habitat degradation may affect niche segregation patterns in lizards. *Acta Oecologica*, 51: 82–87.
- Pelegrin, N.; Mesquita, D. O.; Albinati, P.; Caldas, F. L. S.; de Queiroga Cavalcanti, L. B.; Costa, T. B.; Falico, D. A.; Galdino, J. Y. A.; Tucker, D. B.; Garda, A. A. 2017. Extreme specialization to rocky habitats in *Tropidurus* lizards from Brazil: Trade-offs between a fitted ecomorph and autoecology in a harsh environment. *Austral Ecology*, 42: 677–689.
- Pelegrin, N.; Bucher, E. H. 2012. Effects of habitat degradation on the lizard assemblage in the Arid Chaco, central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 79: 13–19.
- Pellegrino, K. C.; Rodrigues, M. T.; Yonenaga-Yassuda, Y.; Sites, Jr.; J. W. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 315–338.
- Pennisi, E. 1999. From Embryos and Fossils, New Clues to Vertebrate Evolution. *Science*, 284: 577.
- Pereira, A. G.; Sterli, J.; Moreira, F. R.; Schrago, C. G. 2017. Multilocus phylogeny and statistical biogeography clarify the evolutionary history of major lineages of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 113: 59–66.
- Perelman, P.; Johnson, W. E.; Roos, C.; Seuánez, H. N.; Horvath, J. E.; Moreira, M. A. M.; Kessing, B.; Pontius, J. et al. 2011. «A Molecular Phylogeny of Living Primates». *PLOS Genetics*, 7 (3): e1001342.
- Pereyra, M. O.; Baldo, D.; Krauczuk, E. R. 2006. La "rana toro" en la Selva Atlántica Interior argentina: un nuevo problema de conservación. *Cuadernos de herpetología* 20: 37–40.

- Pereyra, P. J.; Narvarte, M.; Tatián, M.; González, R. 2015. The simultaneous introduction of the tunicate *Styela clava* (Herdman, 1881) and the macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873, in northern Patagonia. *BioInvasions Record*, 4(3).
- Pérez, M. E.; Pol, E. 2012. Major radiations in the evolution of caviid rodents: reconciling fossils, ghost lineages, and relaxed molecular clocks. *PLoS ONE*, 7(10): e48380.
- Perez-Mellado, V.; De La Riva, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology-The case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria, Tropiduridae). *Copeia*, 1993: 969-976.
- Perissinotto, R.; Pakhomov, E. A. 1998. Contribution of salps to carbon flux of marginal ice zone of the Lazarev Sea, Southern Ocean. *Marine Biology*, 131: 25-32.
- Perovic, P. G.; Pereira, J. A. 2006. Familia Felidae: 93-100. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM)*, Mendoza, 356 pp.
- Perseke, M.; Hankeln, T.; Weich, B.; Fritzsche, G.; Stadler, P. F.; Israelsson, O.; Bernhard, D.; Schlegel, M. 2007. The mitochondrial DNA of *Xenoturbella bocki*: genomic architecture and phylogenetic analysis. *Theory In Bioscience*, 126: 35-42.
- Persons, W. S.; Currie, P. J. 2015. Bristles before down: a new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution* 69: 857-862.
- Peters, J.; Donoso-Barros, R. 1986. Catalogue of the Neotropical squamates. Part I. Snakes. Smithsonian Institution Press. 347 pp.
- Peters, J.; Orejas Miranda, B. 1986. Catalogue of the Neotropical squamates. Part II. Lizards and Amphisbaenians. Smithsonian Institution Press. 293 pp.
- Petersen, R. C.; Madsen, B. L.; Wilzbach, M. A.; Magadza, C. H. D.; Paarlberg, A.; Kullberg, A.; Cummins, K. W. 1987. Stream management: Emerging global similarities. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 16: 166-179.
- Peterson, K. J. 1995. A phylogenetic test of the calcichordate scenario. *Lethaia*, 28: 25-38.
- Peterson, K. J. 2004. Isolation of Hox and Parahox genes in the hemichordate *Ptychodera flava* and the evolution of deuterostome Hox genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 1208-1215.
- Petit, F.; Sears, K. E.; Ahituv, N. 2017. Limb development: a paradigm of gene regulation. *Nature Reviews Genetics*, 18: 245.
- Pettigrew, J. D. 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science*, 231: 1304-1306.
- Pettigrew, J. D. 1995. Flying primates: Crashed or crashed through? 3-24. En: *Ecology, Evolution and Behavior of Bats* (Racey, P. A.; Swift, S. M.; Eds.). *Symposia of the Zoological Society of London*, 67.
- Pettigrew, J. D.; Jamieson, B. G. M.; Robson, S. K.; Hall, L. S.; McAnally, K. I.; Cooper, H. M. 1989. Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates). *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 325: 489.
- Philippe, H. et al. 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature* 470, 255-258.
- Philippe, H.; Brinkmann, H.; Copley, R. R.; Moroz, L. L.; Nakano, H.; Poustka, A. J.; ... Telford, M. J. 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature*, 470: 255.
- Phillips, B. L.; Brown, G. P.; Greenlees, M.; Webb, J. K.; Shine, R. 2007. Rapid expansion of the cane toad (*Bufo marinus*) invasion front in tropical Australia. *Austral Ecology*, 32: 169-176.
- Phillips, B.; Kremer, P.; Madin, L. P. 2009. Defecation by *Salpa thompsoni* and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 156: 455-467.
- Phillips, M. J. 2016. Geomolecular dating and the origin of placental mammals. *Systematic Biology*, 65: 546-557.
- Phillips, M. J.; Bennett, T. H.; Lee, M. S. 2009. Molecules, morphology, and ecology indicate a recent, amphibious ancestry for echidnas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(40).
- Phillips, M. J.; Lin, Y. H.; Harrison, G. L.; Penny, D. 2001. Mitochondrial genomes of a bandicoot and a brushtail possum confirm the monophyly of australidelphian marsupials. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268: 1533-1538.
- Phillips, M. J.; Mclenachan, P. A.; Down, C.; Gibb, G. C.; Penny, D. 2006. Combined Mitochondrial and Nuclear DNA Sequences Resolve the Interrelations of the Major Australasian Marsupial Radiations. *Systematic Biology*, 55: 122-137.
- Phillips, M. J.; Penny, D. 2003. The root of the mammalian tree inferred from whole mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 171-185.
- Piacentino, G. L. 2008. Área de distribución para el género *Hippocampus* e *H. patagonicus* Piacentino luzzatto 2004 y nueva cita para *Hippocampus reidi* Guinsburg 1933 (Pisces, Syngnathiformes) en el mar argentino. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, 21(1).
- Pianka, E. R. 2003a. Monitors, goannas, and earless monitors (Varanidae): 359-368. En: Schlager, N. (Ed.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Pianka, E. R. 2003b. Squamata (Lizards and snakes). Pp. 195-208. En: Schlager, N. (Ed.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Pianka, E. R.; Sweet, S. S. 2005. Integrative biology of sticky feet in geckos. *BioEssays*, 27: 647-652.
- Pianka, E. R.; Vitt, L. J. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Pianka, E.; King, D. (Eds.). 2004. *Varanoid lizards of the world*. Indiana University Press.

- Piantoni, C.; Navas, C. A.; Ibarquengoytia, N. R. 2016. Vulnerability to climate warming of four genera of New World iguanians based on their thermal ecology. *Animal Conservation*, 19: 391–400.
- Pielou, E. C. 1979. *Biogeography*. J. Wiley Sons, Inc.; New York, 351 pp.
- Piette, J.; Lemaire, P. 2015. Thaliaceans, the neglected pelagic relatives of ascidians: a developmental and evolutionary enigma. *The Quarterly review of biology*, 90: 117–145.
- Pincheira–Donoso D.; D. J. Hodgson; T. Tregenza. 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology*, 8: 68e.
- Pincheira–Donoso D.; T. Tregenza, D. J. Hodgson 2007. Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the boulengeri clade: a contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2067–2071.
- Pincheira–Donoso, D. 2011. Predictable variation of range–sizes across an extreme environmental gradient in a lizard adaptive radiation: evolutionary and ecological inferences. *PLoS ONE*, 6.
- Pincheira–Donoso, D. 2012. Intraspecific predation in the *Liolaemus* lizard radiation: a primer. *Animal Biology*, 62: 277–287.
- Pincheira–Donoso, D.; Harvey, L.; Ruta, M. 2015. What defines an adaptive radiation? Macroevolutionary diversification dynamics of an exceptionally species–rich continental lizard radiation. *BMC Evolutionary Biology*, 15: 1–13.
- Pincheira–Donoso, D.; Jara, M.; Reaney, A.; García-Roa, R.; Saldarriaga–Córdoba, M.; Hodgson, D. J. 2017. Hypoxia and hypothermia as rival agents of selection driving the evolution of viviparity in lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 1238–1246.
- Pincheira–Donoso, D.; T. Tregenza; D. J. Hodgson. 2007. Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the boulengeri clade: a contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2067–2071.
- Pincheira–Donoso, D.; Tregenza, T. 2011. Fecundity selection and the evolution of reproductive output and sex–specific body size in the *Liolaemus* lizard adaptive radiation. *Evolutionary Biology*, 38: 197–207.
- Pincheira–Donoso, D.; Tregenza, T.; Witt, M. J.; Hodgson, D. J. 2013. The evolution of viviparity opens opportunities for lizard radiation but drives it into a climatic cul-de-sac. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 857–867.
- Piñeiro, G.; Ferigolo, J.; Ramos, A.; Laurin, M. 2012. Cranial morphology of the Early Permian mesosaurid *Mesosaurus tenuidens* and the evolution of the lower temporal fenestration reassessed. *Comptes Rendus Palevol*, 11: 379–391.
- Pinheiro, G.; Verde, M.; Ubilla, M.; Ferigolo, J. 2003. First basal synapsids ("pelycosaur") from the Upper Permian–Lower Triassic of Uruguay, South America. *Journal of Paleontology*, 77: 389–392.
- Pinna, M.; Grande, T. 2003. Ontogeny of the Accessory Neural Arch in Pristigasteroid Clupeomorphs and Its Bearing on the Homology of the Otophysan Claustrum (Teleostei). *Copeia*, 2003: 838–845.
- Pinto–Sánchez, N. R.; Calderón–Espinosa, M. L.; Miralles, A.; Crawford, A. J.; Ramírez–Pinilla, M. P. 2015. Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya* Fitzinger (Squamata: Scincidae) with emphasis on Colombian populations. *Molecular phylogenetics and evolution*, 93: 188–211.
- Piotrowski, T.; Nusslein–Volhard, C. 2000. The endoderm plays an important role in patterning the segmented pharyngeal region in zebrafish (*Danio rerio*). *Developmental Biology* 225, 339–356.
- Piprek, Rafal P.; Kloc, Malgorzata; Kubiak, Jacek Z. 2014. Bidder's organ–structure, development and function. *The International Journal of Developmental Biology*, 58: 819–27.
- Pires M. M.; Silvestro D.; Quental T. B. 2015. Continental faunal exchange and the asymmetrical radiation of carnivores. *Proceedings of the Royal Society of London Series B–Biological Sciences*, 282: 20151952.
- Pires, M. M.; D. Silvestro, and T. B. Quental. 2015. Continental faunal exchange and the asymmetrical radiation of carnivores. *Proceedings of the Royal Society of London Series B–Biological Sciences*, 282:20151952.
- Pisani, D.; Yates, A. M.; Langer, M. C.; Benton, M. J. 2002. A genus–level supertree of the Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 269: 915–921.
- Pisanó, A. 1962. La espuma de los nidos de *Leptodactylus bufonius* y su accion inhibidora sobre el desarrollo de las larvas. *Archivos de Bioquímica, Química y Farmacia* 10: 65–77.
- Pisanó, A.; Rengel, D.; Lavilla, E. O. 1993. Le nid souterrain comme chambre nuptiale pour un amphibien d'Argentine. *Revue Française d'Aquariologie Herpetologie*, 194: 125–1126
- Pizzatto, L.; Marques, O. A. V.; Facure, K. 2009. Food habits of Brazilian boid snakes: overview and new data, with special reference to *Corallus hortulanus*. *Amphibia–Reptilia*, 30: 533–544.
- Platnick, N. I. 1991. On Areas of Endemism: Commentary. *Australian Systematic Botany*, 4: iii–iv.
- Platt, S. G.; Elsey, R. M.; Liu, H.; Rainwater, T. R.; Nifong, J. C.; Rosenblatt, A. E.; Heithaus, M. R.; Mazzotti, F. J. 2013. Frugivory and seed dispersal by crocodylians: an overlooked form of saurochory? *Journal of Zoology*, 291: 87–99.
- Poe, S. 1996. Data set incongruence and the phylogeny of Crocodylians. *Systematic Biology*, 45: 393–414.
- Poe, S.; Chubb, A. L. 2004. Birds in a bush: five genes indicate explosive evolution of avian orders. *Evolution*, 58: 404–415.
- Poe, S.; Nieto–Montes de Oca, A.; Torres–Carvajal, O.; De Queiroz, K.; Velasco, J. A.; Truett, B.; . . . & Latella, I. 2017. A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae). *Systematic biology*, 66: 663–697.
- Pollock, J. I.; Mullin, R. J. 1987. "Vitamin C biosynthesis in prosimians: Evidence for the anthropoid affinity of Tarsius. *American Journal of Physical Anthropology*. 73 (1): 65–70.
- Pons, J. –M.; Hassanian, A.; Crochet, P. –A. 2005. Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 686–699.

- Pontes, G. M.; Di-Bernardo, M. 1988. Registros sobre aspectos reproductivos de serpentes ovíparas neotropicais (Serpentes: Colubridae e Elapidae). Comunicações do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Série Zoologia, Porto Alegre, 1: 123–149.
- Poor, A. 2005. "Cetartiodactyla" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed August 28, 2008 at [http:// animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Cetartiodactyla.html](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Cetartiodactyla.html).
- Popper, K. R. 1982. La lógica de la investigación científica. Ed. Tecnos, Madrid, 431 pp.
- Portelli, S. N.; Quinteros, A. S. 2018. Phylogeny, time divergence, and historical biogeography of the South American *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). PeerJ, 6: e4404.
- Posadas, P.; Estévez, J. M.; Morrone, J. J. 1997. Distributional Patterns and endemism areas of Vascular Plants in the Andean Subregion. Fontqueira, 48: 1–10.
- Poss, S. G.; Boschung, H. T. 1996. Lancelets (Cephalochordata: Branchiostomatidae): How many species are valid? Pp. 13–66. En: Gans, C.; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) The lancelets (Cephalochordata): A new look at some old beasts. Israel Journal of Zoology, 42 (supp.).
- Potter, I. C.; Gill, H. S.; Renaud, C. B.; Haoucher, D. 2015. The taxonomy, phylogeny, and distribution of lampreys. Pp. 35–73. En: Lampreys: biology, conservation and control. Springer Netherlands.
- Potter, I. C.; Hilliard, R. W. 1986. Growth and the average duration of larval life in the southern hemisphere lamprey, *Geotria australis* Gray. Environmental Biology of Fishes, 42: 1170–1173.
- Potter, I. C.; Prince, P. A.; Croxall, J. P. 1979. Data on the adult marine and migratory phases in the life cycle of the southern hemisphere lamprey, *Geotria australis* Gray. Environmental Biology of Fishes, 4: 65–69.
- Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. 2005. Vertebrate life. 7ma edición. Pearson Prentice Hall, New Jersey, EEUU. xvi + 684 pp.
- Pough, F. H.; Andrews, R. M.; Cadle, J. E.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D. 1998. Herpetology. Prentice Hall, New Jersey, xi + 577 pp.
- Pough, H. F.; Andrews, R. M.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D.; Brandley, M. C. 2017. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer Associates.
- Pough, H.; Janis, C. M. 2018. Vertebrate Life (10<sup>th</sup> ed.). Sinauer Associates/Oxford University Press.
- Pough, H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. 2013. Vertebrate Life (9th ed.). Glenview, IL: Pearson Education, Inc.
- Powell, M. L.; Kavanaugh, S. I.; Sower, S. A. 2005. Current Knowledge of Hagfish Reproduction: Implications for Fisheries Management. Integrative and Comparative Biology, 45: 158–165.
- Powers, T. P.; Amemiya, C. T. 2004. Evolutionary Plasticity of Vertebrate Hox Genes. Current Genomics, 5: 459–472.
- Prado, G. M.; Anelli, L. E.; Petri, S.; Romero, G. R. 2016. New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. PeerJ, 4: e1916.
- Prado, W. S.; Piña, C. I.; Waller, T. 2012. Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacarés) de la República Argentina. Cuadernos de herpetología, 26, 403–410.
- Prado, W. S.; Waller, T.; Albareda, D. A.; Cabrera, M. R.; Etchepare, E.; Giraudo, A.; González Carman, V.; Prosdocimi, L.; Richard, E. 2012. Categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología, 26 (Supl. 1): 375–387.
- Prall, O. W. et al. 2007. An Nkx2-5/Bmp2/Smad1 negative feedback loop controls heart progenitor specification and proliferation. Cell 128, 947–959.
- Pramuk, J. B. 2006. Phylogeny of South American *Bufo* (*Anura*: Bufonidae) inferred from combined evidence. Zoological Journal of the Linnean Society, 146: 407–452.
- Pramuk, J. B.; Robertson, T.; Sites Jr, J. W.; Noonan, B. P. 2007. Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (*Anura*: Bufonidae). Global Ecology and Biogeography, 17: 72–83.
- Prasad, A. B.; Allard, M. W.; Green, E. D. 2008. Confirming the Phylogeny of Mammals by Use of Large Comparative Sequence Data sets. Molecular Biology and Evolution, 25: 1795–1808.
- Prates, I.; Rodrigues, M. T.; Melo-Sampaio, P. R.; Carnaval, A. C. 2015. Phylogenetic relationships of Amazonian anole lizards (*Dactyloa*): taxonomic implications, new insights about phenotypic evolution and the timing of diversification. Molecular phylogenetics and evolution, 82: 258–268.
- Presch, W. 1988. Phylogenetic relationships of the Scincomorpha: 471–492. En: Estes, R.; Pregill, G. (Eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California.
- Prevosti, F. J.; Segura, V.; Cassini, G.; Martin, G. 2013. Revision of the systematic status of Patagonian and pampean gray foxes (Canidae: *Lycalopex griseus* and *Lycalopex gymnocercus*) using 3d geometric morphometrics. Mastozoología Neotropical, 20: 289–300.
- Price, J. J.; Johnson, K. P.; Clayton, D. H. 2004. The evolution of echolocation in swiftlets. Journal of Avian Biology, 35: 135–143.
- Pritchard, P. C. H.; Trebbau, P. 1984. The turtles of Venezuela. SSAR Contributions to Herpetology, 2; Ithaca, N. Y.; 403 pp.
- Protero, D. R.; Schoch, R. M. (Eds.) 1994. Major features of vertebrate evolution. The University of Tennessee, Knoxville, EEUU, vi + 270 pp.
- Pruetz, J. 2007. ISU anthropologist's study is first to report chimps hunting with tools. Iowa State University News Service. 22 de febrero de 2007. Consultado el 14 de febrero de 2018.
- Prum, R. O.; Berv, J. S.; Dornburg, A.; Field, D. J.; Townsend, J. P.; Lemmon, E. M.; Lemmon, A. R. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (*Aves*) using targeted next-generation DNA sequencing. Nature, 526: 569–573.

- Prum, R. O.; Brush, A. H. 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly review of biology*, 77: 261–295.
- Prum, R. O.; Brush, A. H. 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quarterly Review of Biology*, 77: 261–95.
- Pucci Alcaide, A.; M. F. Alcaide, F. J. Pucci Alcaide E. O. Lavilla. 2011. The vesicles of *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hyliidae) nest. *South American Journal of Herpetology*, 6: 20–26.
- Puccio, G. 2016. Impulsan en Argentina la producción sostenible de llamas y alpacas. Agencia CyTa (Fundación Leloir). <https://www.agenciacyta.org.ar/2016/08/impulsan-en-argentina-la-produccion-sostenible-de-llamas-y-alpacas/>
- Purnell, M. A. 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature*, 374: 798–800.
- Purnell, M. A. 2001. Scenarios, selection and the ecology of early vertebrates: 187–208. En: Ahlberg, P. E. (Ed.) *Major events in early vertebrate evolution: palaeontology, phylogeny, genetics and development*. Taylor Francis, London.
- Purnell, M. A.; Donoghue, P. C. J. 1997. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinitid conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 352, 1545–1564.
- Putnam, N. H. et al. 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453, 1064–1071.
- Putnam, N. H.; Butts, T.; Ferrier, D. E. K.; Furlong, R. F.; Hellsten, U.; Kawashima, T.; Robinson-Rechavi, M.; Shoguchi, E.; Terry, A.; Yu, J. K.; et al. (y 26 autores más). 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature*, 453: 1064–1071.
- Pyburn, W. F. 1980. The function of the eggless capsules and leaf in nests of *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura: Hyliidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 93: 153–167.
- Pyron, R. A. 2011. Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology* 60: 466–481.
- Pyron, R. A. 2014. Biogeographic analysis reveals ancient continental vicariance and recent oceanic dispersal in amphibians. *Systematic Biology* 63: 779–797.
- Pyron, R. A.; Burbrink, F. T. 2014. Early origin of viviparity and multiple reversions to oviparity in squamate reptiles. *Ecology Letters*, 17: 13–21.
- Pyron, R. A.; Burbrink, F. T.; Wiens, J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 93.
- Pyron, R. A.; Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- Qiao T, King B, Long JA, Ahlberg PE, Zhu M 2016. Early Gnathostome Phylogeny Revisited: Multiple Method Consensus. *PloS one*, 11: e0163157.
- Quigley, H.; Foster, R.; Petracca, L.; Payan, E.; Salom, R.; Harmsen, B. 2017. *Panthera onca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T15953A50658693. Downloaded on 07 June 2018.
- Quinteros A. S. 2013. A morphology-based phylogeny of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa*, 3670: 1–32.
- Quinzio S. I.; Fabrezi M. 2012. Ontogenetic and structural variation of mineralizations and ossifications in the integument within ceratophryid frogs (Anura: Ceratophryidae). *The Anatomical Record*, 295: 2089–2103
- Raff, R. A. 2000. Evo-Devo: the evolution of a new discipline. *Nature Reviews*, 1: 74–79.
- Rage, J. C. 1982. La phylogénie des Lépidosauriens (Reptilia): une approche cladistique. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Paris, Serie II*, 294: 563–566.
- Ragkousi, K.; Beh, J.; Sweeney, S.; Starobinska, E.; Davidson, B. 2011. A single GATA factor plays discrete, lineage specific roles in ascidian heart development. *Developmental Biology* 352, 154–163.
- Raikow, R. J. 1987. Hindlimb myology and evolution of the Old World suboscine passerine birds (Acanthisittidae, Pittidae, Philepittidae, Eurylaimidae). *Ornithological Monographs*, 41: 1–81.
- Raikow, R. J.; Bledsoe, A. H. 2000. Phylogeny and evolution of the passerine birds. *Bioscience*, 50: 487–499.
- Raineri, M. 2006. Are protochordates chordates? *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 261–284.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1991. Estudio histológico de los tractos reproductivos y actividad ciclica anual reproductiva de machos y hembras de dos especies del género *Liolaemus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). Tesis doctoral no publicada, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, 208 pp.
- Rana, M. S. et al. 2007. Trabeculated right ventricular free wall in the chicken heart forms by ventricularization of the myocardium initially forming the outflow tract. *Circulation Research* 100, 1000–1007.
- Rapoport, E. H. 1990. Vida en extinción. *Ciencia Hoy*, 2: 26–35.
- Raposo, M. A.; Hoefling, E. 2003. Overestimation of vocal characters in suboscine taxonomy (Aves: Passeriformes: Tyranni): causes and implications. *Lundiana, Belo Horizonte*, 4 (1): 35–42.
- Rasmussen, P. C. Collar, N. 2017. Puffbirds (Bucconidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Razy-Krajka, F. et al. 2014. Collier/OLF/EBF-dependent transcriptional dynamics control pharyngeal muscle specification from primed cardiopharyngeal progenitors. *Developmental Cell* 29, 263–276.
- Reading, C. J.; Jofré, G. M. 2003. Reproduction in the nest building vizcacheras frog *Leptodactylus bufonius* in central Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 24: 415–427.
- Reaney, A.; Saldarriaga-Cordoba, M.; Pincheira-Donoso, D. 2018. Macroevolutionary diversification with limited niche disparity in a species-rich lineage of cold-climate lizards. *BMC Evolutionary Biology*, 18: 16.

- Reboreda, J. C.; Mermoz, M. E.; Massoni, V.; Astié, A. A.; Rabuffetti, F. L. 2003. Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero*, 18: 77–88.
- Redford, K. H.; Eisenberg, J. F. 1992. *Mammals of the Neotropics. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay and Paraguay*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 430 pp.
- Reeder, T. W.; Townsend, T. M.; Mulcahy, D. G.; Noonan, B. P.; Wood, P. L.; Sites Jr.; J. W.; Wiens, J. J. 2015. Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. *PLoS One*, 10: e0118199.
- Regan, T. C. 1914. British Antarctic ("Terra Nova") expedition, 1910. *Natural History Report, Fishes Zoology*, 1: 1–54.
- Reilly, S. B.; Bannister, J. L.; Best, P. B.; Brown, M.; Brownell Jr., R. L.; Butterworth, D. S.; Clapham, P. J.; Cooke, J.; Donovan, G. P.; Urbán, J.; Zerbini, A. N. 2013. *Eubalaena australis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T8153A44230386. Downloaded on 28 May 2018.
- Reinhard, S.; Voitel, S.; Kupfer, A. 2013. External fertilisation and paternal care in the paedomorphic salamander *Siren intermedia* Barnes, 1826 (Urodela: Sirenidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 253: 1–5.
- Reiss, J. O. 2002. The phylogeny of amphibian metamorphosis. *Zoology*, 105: 85–96.
- Reiss, K. Z. 2001. Using Phylogenies to Study Convergence: The Case of the Ant-Eating Mammals. *American Zoologist*, 41: 507–525.
- Reisz, R. R. 1997. The origin and early evolutionary history of amniotes. *Trends in Ecology Evolution*, 12: 218–222.
- Remsen, J. V.; Jr.; Cadena, C. D.; Jaramillo, A.; Nores, M.; Pacheco, J. F.; Robbins, M. B.; Schulenberg, T. S.; Stiles, F. G.; Stotz, D. F.; Zimmer, K. J. Version 2008. A classification of the bird species of South America. *American Ornithologists' Union*. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>. Acceso en mayo de 2008.
- Rensberger, J. M.; Watabe, M. 2000. Fine structure of bone in dinosaurs, birds and mammals. *Nature*, 406: 619–622.
- Rest, J. S.; Ast, J. C.; Austin, C. C.; Waddell, P. J.; Tibbetts, E. A.; Hay, J. M.; Mindell, D. P. 2003. Molecular systematics of primary reptilian lineages and the tuatara mitochondrial genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 289–297.
- Retallack, G. J. 2011. Woodland hypothesis for Devonian tetrapod evolution. *The Journal of Geology*, 119: 235–258.
- Reynolds, J. D.; Goodwin, N. B.; Freckleton, R. P. 2002. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 357: 269–281.
- Reynoso, V. H. 1998. *Huehuetzcpalli mixtecus* gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 353: 477–500.
- Reynoso, V. H.; Callison, G. 2000. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 130: 183–212.
- Rheede, T. van; Bastiaans, T.; Boone D. N.; Blair Hedges, S.; de Jong, W. W.; Madsen, O. 2006. The Platypus Is in Its Place: Nuclear Genes and Indels Confirm the Sister Group Relation of Monotremes and Therians. *Molecular Biology and Evolution*, 23: 587–597.
- Rhodin, A. G. J.; Iverson, J. B.; Bour, R.; Fritz, U.; Georges, A.; Shaffer, H. B.; van Dijk, P. P. (Turtle Taxonomy Working-Group). 2017. *Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status* (8<sup>th</sup> Ed.). En: Rhodin, A. G. J.; Iverson, J. B.; van Dijk, P. P.; Saumure, R. A.; Buhlmann, K. A.; Pritchard, P. C. H.; Mittermeier, R. A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs 7.
- Rhodin, A. G. J.; Iverson, J. B.; van Dijk, P. P.; Saumure, W. A.; Buhlmann, K. A.; Pritchard, P. C. H.; Mittermeier, R. A. 2017. *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs Published by Chelonian Research Foundation and Turtle Conservancy.
- Rhodin, A. G. J.; Mittermeier, R. A. 1983. Description of *Phrynops williamsi*, a new species of Chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex: 58–73. En: Rhodin, A.; Miyata, K. (Eds.) *Advances in herpetology and evolutionary biology. Essays in honor of E. E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge.
- Rhodin, A. G.; Mittermeier, R. A.; McMorris, J. R. 1984. *Platemys macrocephala*, a new species of chelid turtle from Central Bolivia and the Pantanal region of Brazil. *Herpetologica*, 40: 38–46.
- Ribeiro, S.; Nogueira, C.; Cintra, C. E.; Silva, N. J. Jr. Zaher, H. 2011. Description of a new pored *Leposternon* (Squamata, Amphisbaenidae) from the Brazilian Cerrado. *South American Journal of Herpetology*, 6: 177–188.
- Ribeiro, S.; Santos-Jr, A. P.; Zaher, H. 2015. A new species of *Leposternon* Wagler, 1824 (Squamata, Amphisbaenia) from northeastern Argentina. *Zootaxa*, 4034: 309–324.
- Rice, D. 1984. Cetaceans: 447–490. En: Anderson, S.; Jones, J. K. Jr. (Eds) *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. New York: John Wiley and Sons.
- Rice, N. H. 2005. Further Evidence for Paraphyly of the Formicariidae (Passeriformes). *Condor*, 107: 910–915.
- Richard, E. 1987. Sobre la presencia de tortugas dulceacuícolas (Testudines: Chelidae) en la provincia de Mendoza (Argentina). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 3: 7–8.
- Richard, E. 1988. Las "Yataché" (*Chelonoidis donosobarrosi*: Chelonii, Testudinidae) de la región del Nevado (Mendoza: Argentina). *Apuntes sobre su historia natural. FVSA-Amphibia Reptilia (conservación)*, 1: 79–92.
- Richard, E. Tortugas de las regiones áridas de Argentina. L. O. L. A.; Buenos Aires. xvi + 200 pp.
- Richard, E.; Waller, T. 2000. Categorización de las tortugas de Argentina: 35–44. En: Lavilla, E. O.; Richard, E.; Scrocchi, G. J. (Eds.) *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*. Asociación Herpetológica Argentina (AHA), Tucumán, Argentina.

- Richardson, M. K.; Brakefield, P. M. 2003. Hotspots for evolution. *Nature*, 424: 894–895.
- Rieppel, O. 1988. A review of the origin of Snakes: 37–130. En: Hecht, M. K.; Wallace, B.; Prance, G. (Eds.) *Evolutionary Biology*, Vol. 22. Plenum Press, New York y Londres.
- Rieppel, O. 2000. Turtles as diapsid reptiles. *Zoologica Scripta*, 29: 199–212.
- Rieppel, O.; deBraga, M. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature*, 384: 453–455.
- Rieppel, O.; Reisz, R. R. 1999. The Origin and early evolution of turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 1–22.
- Rieppel, O.; Zaher, H. 2000a. The braincases of mosasaurs and Varanus, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129: 489–514.
- Rieppel, O.; Zaher, H. 2000b. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrachis problematicus* Haas. *Fieldiana, Geology n. s.* 43: 1–69.
- Rieppel, O.; Zaher, H.; Tchernov, E.; Polcyn, M. J. 2003. The anatomy and relationships of *Haasiophis terrasanctus*, a fossil snake with well-developed hind limbs from the mid-Cretaceous of the Middle East. *Journal of Palaeontology*, 77: 536–558.
- Ringuelet, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur*, 2: 1–151.
- Ringuelet, R. A.; Aramburu, R. H.; Alonso, A. 1967. Los peces de agua dulce de la República Argentina. Comisión Nac. Inv. Cient. Prov. Buenos Aires, 602 pp.
- Rinon, A. et al. 2007. Cranial neural crest cells regulate head muscle patterning and differentiation during vertebrate embryogenesis. *Development* 134, 3065–3075.
- Rismiller, P. 2003. Echidnas: 235–241. En: Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. Mammals I–V, 2nd edition. Vols. 12–16, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Rivas, J. 2007. Conservation of green anacondas: How tyrenol conservation and macroeconomics threaten the survival of the world's largest snake. *Iguana* 14: 74–85.
- Rivera, P. C.; Di Cola, V.; Martínez, J. J.; Gardenal, C. N.; Chiaraviglio, M. 2011. Species delimitation on the continental forms of the genus *Epicrates* (Serpentes, Boidae) integrating phylogenetics and environmental niche models. *PLoS One*, 6: e22199.
- Rivera, P. C.; Gardenal, C. N.; Chiaraviglio, M. 2006. Sex biased dispersal and high levels of gene flow among local populations in the argentine boa constrictor, *Boa constrictor occidentalis*. *Austral Ecology*, 31: 948–955.
- Roberts, L.; Janovy, J. Jr. 2000. *Foundations of Parasitology*. New York: McGraw-Hill.
- Robinson, E. S.; Potter, I. C. 1981. The chromosomes of the southern hemispheric lamprey, *Geotria australis* Gray. *Experientia*, 37: 239–240.
- Robinson, T. J.; Seiffert, E. R. 2004. Afrotherian origins and interrelationships: New views and future prospects. *Current Topics in Developmental Biology*, 63: 37–60.
- Robison, B. H.; Reisenbichler, K. R.; Sherlock, R. E. 2005. Giant larvacean houses: Rapid carbon transport to the deep sea floor. *Science*, 308: 1609–1611.
- Robles, C.; Halloy, M. 2010. Core area overlap in a neotropical lizard *Liolaemus quilmes*: relationship with territoriality and reproductive strategy. *Herpetological Journal*, 20: 243–248.
- Robles, C.; Halloy, M. 2011. Observaciones preliminares sobre la historia natural de *Liolaemus heliodermis* (Iguania: Liolaemidae): una lagartija endémica del Noroeste Argentino. *Acta Zoológica Lilloana*, 55: 264–271.
- Robson, S. L.; Wood, B. 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy*, 212: 394–425.
- Roca, A. L.; Georgiadis, N.; Pecon-Slattery, J.; O'Brien, S. J. 2001. Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science*, 293: 1473–1476.
- Rocha C. F. D.; Siqueira C. d. C.; C. V. Ariani. 2009. The endemic and threatened lizard *Liolaemus lutzae* (Squamata: Liolaemidae): current geographic distribution and areas of occurrence with estimated population densities. *Zoologia*, 26: 454–460.
- Rocha, C. F. D. 2008. Body size, female reproduction and sexual dimorphism in the lizard *Ameiva ameiva* (Teiidae) in a restinga of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25: 370–372.
- Rodrigues, J. F. M.; Diniz-Filho, J. A. F. 2016. Ecological opportunities, habitat, and past climatic fluctuations influenced the diversification of modern turtles. *Molecular phylogenetics and evolution*, 101: 352–358.
- Rodrigues, M. T. 1991. Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco: Bahia: Brasil. III. *Procellosaurinus*: um novo gênero de microteiideo sem pálpebra, com a redefinição do gênero *Gymnophthalmus* (Sauria, Teiidae). *Papeis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 37: 329–342.
- Rodríguez, C.; Rollins-Smith, L.; Ibáñez, R.; Durant-Archibold, A. A.; Gutiérrez, M. 2017. Toxins and pharmacologically active compounds from species of the family Bufonidae (Amphibia, Anura). *Journal of Ethnopharmacology*, 198, 235–254.
- Rodríguez-Serrano, E.; Navas, C. A.; Bozinovic, F. 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology*, 34: 306–309.
- Roelants, K.; Gower, D. J.; Wilkinson, M.; Loader, S. P.; Biju, S. D.; Guillaume, K.; Moiau, L.; Bossuyt, F. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 887–892.
- Roesler, I.; González Táboas, F. 2016. Lista de las aves argentinas. *Aves Argentinas*. Buenos Aires.
- Romer, A. S. 1966. *Vertebrate paleontology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- Romer, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*, 264: 1–25.
- Romer, A. S.; 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora* 344 : 1–18.
- Romer, A. S.; Parson, T. S. 1977. The vertebrate body. Vol. Vol. 4th edition. Saunder's College Publishing.
- Romero, A. 2003. Anguilliformes: 255–270. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Rommel, S. A.; Costidis, A. M.; Fernandez, A.; Jepson, P. D.; Pabst, D. A.; McLellan, W. A.; Houser, D. S.; Cranford, T. W.; van Helden, A. L.; Allen, D. M.; Barros, N. B. 2006. Elements of beaked whale anatomy and diving physiology and some hypothetical causes of sonar-related stranding. *Journal of Cetacean Research and Management*, 7 (3): 189–209.
- Rose K. D.; Emry, R. J. 1993 Relationships of Xenarthra, Pholidota, and Fossil "Edentates": the morphological evidence: 81–102. En: Sazlay, F. S.; Novacek, M. J.; McKenna, M. C. (Eds.) *Mammal phylogeny (placentals)*. Springer-Verlag, New York.
- Rose K.D.; Deleon V. B.; Mmissian, P.; Rana R. S.; Sahni A.; Singh, L.; Smith, T. 2008. Early Eocene lagomorph (Mammalia) from western India and the early diversification of Lagomorpha. *Proceedings of the Royal Society B*, 275(1639): 1203–1208.
- Rose, K. D. 2006. *The Beginning of the Age of Mammals*. The Johns Hopkins University Press. p. 315.
- Rose, K. D.; Emry, R. J.; Gaudin, T. J.; Storch, G. 2005. Xenarthra and Pholidota. 106–126. En: Rose, K. D.; Archibald, D. J. (Eds.) *The Rise of placental mammals*. The Johns Hopkins University Press, 260 pp.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159–188.
- Rosen, D. E.; Fore, P. L.; Gardiner, B. G.; Patterson, C. 1981. Lungfishes, Tetrapods, Paleontology and Plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 167: 159–276.
- Rosenberger, A. L.; Tejedor, M. F. 2013. The misbegotten: long lineages, long branches, and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus*, and the saki-uakaris: 13–22. En: Barnett, A. A.; Veiga, L.M.; Ferrari, S. F.; Norconk, M. A. (Eds.). *Evolutionary Biology and Conservation of titis, sakis and uakaris*. London.
- Rosenberger, L. J. 2001. Phylogenetic Relationships within the Stingray Genus *Dasyatis* (Chondrichthyes: Dasyatidae). *Copeia*, 3: . 615–627.
- Rosset, S. D.; Baldo, D.; Lanzone, C.; Basso, N. G. 2006. Review of the geographic distribution of diploid and tetraploid populations of the *Odontophrynus americanus* species complex (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 40: 465–477.
- Rossmann, D. A. 1974 ("1973"). Miscellaneous notes on the South American water snake genus *Helicops*. *HISS News-Journal*, 1: 189–191.
- Rossmann, D. A. 1984. *Helicops angulatus* (South American water snake). *Reproduction*. *Herpetological Review*, 15: 50.
- Rothchild, I. 2003. The Yolkless Egg and the Evolution of Eutherian Viviparity. *Biology of Reproduction*, 68: 337–357.
- Rougès, M. 2004. Bird community dynamics along an altitudinal gradient in subtropical montane forests. Ph. D. Dissertation, University of Missouri at St. Louis, St. Louis, USA.
- Rowe, D. L.; Duna, K. A.; Adkins, R. M.; and Honeycutt, R. L. 2010. Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography*, 37:305– 24.
- Rowe, D. L.; Honeycutt, R. L. 2002. Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Cavoioidea (Mammalia, Rodentia). *Molecular Biology and Evolution*, 19 (3): 263–277.
- Rowe, M. P. 2000. Inferring the Retinal Anatomy and Visual Capacities of Extinct Vertebrates. *Palaeontologia Electronica*, 3: 1–43.
- Rowe, T. 1988. Definition Diagnosis and Origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8: 241–264.
- Ruben, J. A.; Jones, T. D. 2000. Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *American Zoologist*, 40: 585–596.
- Ruben, J. A.; Jones, T. D.; Geist, N. R. 2003. Respiratory and Reproductive Paleophysiology of Dinosaurs and Early Birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 141–161.
- Ruben, J. A.; Jones, T. D.; Geist, N. R.; Hillenius, W. J. 1997. Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds. *Science*, 278: 1267–1270.
- Rubidge, B. S.; Hopson, J. A. 1996. A primitive anomodont therapsid from the base of the Beaufort Group (Upper Permian) of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 115–139.
- Rubidge, B. S.; Sidor, C. A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32; 449–480.
- Rubidge, B. S.; Sidor, C. A.; Modesto, S. P. 2006. A new burnetiamorph (Therapsida: Biarmosuchia) from the Middle Permian of South Africa. *Journal of Paleontology* 80: 740–749.
- Rücklin, M.; Donoghue, P. C.; Johanson, Z.; Trinajstić, K.; Marone, F.; Stampanoni, M. 2012. Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates. *Nature*, 491: 748–751.
- Rueda-Almonacid, J. V.; Carr, J. L.; Mittermeier, R. A.; Rodríguez-M.; J. V.; Mast, R. B.; Vogt, R. C.; Rhodin, A.; Ossa-V.; J.; Rueda, J. N.; Goettsch, C. 2007. Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico. *Conservación Internacional/Edit. Panamericana*, Bogotá, 538 pp.
- Ruiz García, J. A.; Sandoval, M. T.; Scrocchi, G. J. 2015. Ciclo espermatogénico y almacenamiento espermatozoides en *Amerotyphlops brongersmanus* (Scolopendromorpha: Typhlopidae) en el Nordeste de Argentina. *Resúmenes del XVI Con-*



- greso Argentino de Herpetología. Asociación Herpetologica Argentina. San Miguel de Tucumán, Argentina. 29/09/2015-2/10/2015.
- Ruiz-Monachesi, M. R.; Lavilla, E. O.; Montero R. 2016. The skull of *Phyllomedusa sauvagii* (Anura, Hylidae). The Anatomical Record, 299: 557–572.
- Rumiz, D. I.; Brown, A. D.; Perovic, P. G.; Chalukian, S. C.; G. A. E. Cuyckens.; Jayat, P.; Falke, f.; Ramadori, D. et al. 2012. El ucumar (*Tremarctos ornatus*), mito y realidad de su presencia en la Argentina. Mastozoología Neotropical 19:359–366.
- Ruocco, N. L. 2012. Ecología y conservación de los chuchos (Chondrichthyes, Myliobatiformes) del ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Ph. D. thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 271 pp.
- Ruocco, N. L.; Lucifora, L. O.; de Astarloa, J. D.; Mabragna, E.; Delpiani, S. M. 2012. Morphology and DNA barcoding reveal a new species of eagle ray from the southwestern Atlantic: *Myliobatis ridens* sp. nov. (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Myliobatidae). Zoological Studies, 51: 862–873.
- Ruppert, E. E. 2005. Key characters uniting hemichordates and chordates: homologies or homoplasies? Canadian Journal of Zoology, 83: 8–23.
- Rush, J. 2015. "Ebola virus 'has killed a third of world's gorillas and chimpanzees' – and could pose greatest threat to their survival, conservationists warn". The Independent. Revisado enero 2018.
- Russell, A. P. 2002. Integrative Functional Morphology of the Gekkotan Adhesive System (Reptilia: Gekkota). Integrative and Comparative Biology, 42: 1154–1163.
- Ruta, M.; Botha-Brink, J.; Mitchell, S. A.; Benton, M. J. 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. Proceedings of the Royal Society B, 280: 20131865.
- Ruta, M.; Coates, M. I. 2007. Dates, nodes and character conflict: addressing the lissamphibian origin problem. Journal of Systematic Palaeontology, 5: 69–122.
- Ruta, M.; Pisani, D.; Lloyd, G. T.; Benton, M. J. 2007. A supertree of Temnospondyli: cladogenetic patterns in the most species-rich group of early tetrapods. Proceedings of the Royal Society of London, Serie B, 274, 3087–3095.
- Rychel, A. L. Swalla, B. J. 2007. Development and evolution of chordate cartilage. J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol. 308: 325–335.
- Sabath, N.; Itescu, Y.; Feldman, A.; Meiri, S.; Mayrose, I.; Valenzuela, N. 2016. Sex determination, longevity, and the birth and death of reptilian species. Ecology and Evolution, 6: 5207–5220.
- Saggese, M. D.; Roesler, I. Marano, C. F. 2014. Wintering of Ospreys in Argentina: insights from new records between 1993–2008. J. Raptor Res. 48: 345–360.
- Saitoh, K.; Miya, M.; Inoue, J. G.; Ishiguro, N. B.; Nishida, M. 2003. Mitochondrial Genomics of Ostariophysan Fishes: Perspectives on Phylogeny and Biogeography. Journal of Molecular Evolution, 56: 464–472.
- Saitta, E. T.; Gelernter, R.; Vinther, J. 2017. Additional information on the primitive contour and wing feathering of paravian dinosaurs. Palaeontology, 2017: 1–16.
- Salazar-Bravo, J.; Pardiñas, U. F.; D'Elía, G. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllocline genera: systematics and biogeography. Zoologica Scripta, 42: 250–261.
- Salem, A. H.; Ray, D. A.; Xing, J.; Callinan, P. A.; Myers, J. S.; Hedges, D. J.; Garber, R. K.; Witherspoon, D. J.; Jorde, L. B.; Batzer, M. A. 2003. Alu elements and hominid phylogenetics. Proceedings of the National Academy of Science, 100: 12787–12791.
- Sallan, L. C. 2014. Major issues in the origins of ray-finned fish (Actinopterygii) biodiversity. Biological Reviews, 89: 950–971.
- Sambasivan, R.; Kuratani, S.; Tajbakhsh, S. 2011. An eye on the head: the development and evolution of craniofacial muscles. Development 138, 2401–2415.
- Samuels, M. E.; Regnault, S.; Hutchinson, J. R. 2017. Evolution of the patellar sesamoid bone in mammals. PeerJ, 5: e3103.
- San Mauro, D.; D. J. Gower; H. Müller; S. P. Loader; R. Zardoya; R. A. Nussbaum; M. Wilkinson. 2014. Life-history evolution and mitogenomic phylogeny of caecilian amphibians. Molecular Phylogenetics and Evolution, 73: 177–189.
- San Mauro, D.; Gower, D. J.; Oommen, O. V.; Wilkinson, M.; Zardoya, R. 2004. Phylogeny of caecilian amphibians (Gymnophiona) based on complete mitochondrial genomes and nuclear RAG1. Molecular Phylogenetics Evolution, 33: 413–427.
- San Mauro, D.; Vences, M.; Alcobendas, M.; Zardoya, R.; Meyer, A. 2005. Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. American Naturalist, 165: 590–599.
- Sanabria, E. A.; Quiroga, L. B.; Acosta, J. C. 2005. Introducción de *Rana catesbeiana* Shaw (rana toro), en ambientes precordilleranos de la Provincia de San Juan, Argentina. Multequina, 14: 67–70.
- Sanamyan, K. 2004. Sorberacea: 479–483. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Sánchez-Martínez, P. M.; Ramírez-Pinilla, M. P.; Miranda-Esquível, D. R. 2007. Comparative histology of the vaginal-cloacal region in Squamata and its phylogenetic implications. Acta Zoologica (Stockholm), 88: 289–307.
- Sanchez-Villagra, M. R.; Narita, Y.; Kuratani, S. 2007. Thoracolumbar vertebral number: the first skeletal synapomorphy for afrotherian mammals. Systematics and Biodiversity, 5: 1–7.
- Sanchiz, B. 1998. Saliencia. Part 4. En: Wellnhofer, P. (Ed.) Encyclopedia of Paleoherpetology. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich. 275 pp.
- Sanciangco, M. D.; Carpenter, K. E.; Betancur-R, R. 2016. Phylogenetic placement of enigmatic percomorph families (Teleostei: Percomorphaceae). Molecular phylogenetics and evolution, 94: 565–576.

- Sanders, K. L.; Lee, M. S. Y.; Leys, R.; Foster, R.; Scott Keogh, J. 2008. Molecular phylogeny and divergence dates for Australasian elapids and sea snakes (hydrophiinae): evidence from seven genes for rapid evolutionary radiations. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 682–695.
- Sandoval, M. T.; Ruiz García J. A.; Scrocchi, G. J.; Álvarez, B. B. y Lombardo, D. 2015. Caracterización de ovarios juveniles de *Amerotyphlops brongersmianus* (Serpentes: Typhlopidae). Resúmenes del XVI Congreso Argentino de Herpetología. Asociación Herpetológica Argentina. San Miguel de Tucumán, Argentina. 29/09/2015–2/10/2015.
- Sanger, T. J.; Gredler, M. L.; Cohn, M. J. 2015. Resurrecting embryos of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, to resolve vertebrate phallus evolution. *Biology letters*, 11: 20150694.
- Sangster, G. 2005. A name for the flamingo-grebe clade. *Ibis*, 147: 612–615.
- Sansom, I. J.; Donoghue, P. C. J.; Albanesi, G. 2005. Histology and affinity of the earliest armoured vertebrate. *Biology Letters*, 1: 446–449.
- Santagati, F.; Rijli, F. M. 2003. Cranial neural crest and the building of the vertebrate head. *Nature Reviews Neuroscience*, 4: 806–818.
- Sarre, S. D.; Ezaz, T.; Georges, A. 2011. Transitions between sex-determining systems in reptiles and amphibians. *Annual review of genomics and human genetics*, 12: 391–406.
- Sartorius, S. S.; Vitt, L. J.; Colli, G. R. 1999. Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rain-forest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation*, 90: 91–101.
- Satchell, P. G.; Shuler, C. F.; Diekwisch, T. G. H. 2000. True enamel covering in teeth of the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri*. *Cell Tissue Research*, 299: 27–37.
- Sato, J. J.; Wolsan, M.; Prevosti, F. J.; D'Elfa, G.; Begg, C.; Begg, K.; Hosoda, T.; Campbell, K. L.; Suzuki, H. 2012. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63: 745–757.
- Sato, R.; Tanaka, Y.; Ishimaru, T. 2001. House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research*, 23: 415–423.
- Satoh, N.; Rokhsar, D.; Nishikawa, T. 2014. Chordate evolution and the three-phylum system. In *Proc. R. Soc. B*, 281: 20141729.
- Satou, Y.; Imai, K. S.; Satoh, N. 2004. The ascidian Mesp gene specifies heart precursor cells. *Development* 131, 2533–2541.
- Sauka-Spengler, T., Le Mentec, C., Lepage, M.; Mazan, S. 2002. Embryonic expression of Tbx1, a DiGeorge syndrome candidate gene, in the lamprey *Lampetra fluviatilis*. *Gene Expression Patterns: GEP* 2, 99–103.
- Savage, J. A. Y. M. 2015. What are the correct family names for the taxa that include the snake genera *Xenodermus*, *Pareas*, and *Calamaria*. *Herpetological Review*, 46: 664–665.
- Scaia, M. F.; Regueira, E.; Volonteri, M. C.; Ceballos, N. R. 2013. Estradiol production by the Bidder's organ of the toad *Rhinella arenarum* (Amphibia, Anura). Seasonal variations in plasma estradiol. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 319: 355–364.
- Scambler, P. J. 2010. 22q11 deletion syndrome: a role for TBX1 in pharyngeal and cardiovascular development. *Pediatric cardiology* 31, 378–390.
- Scanferla, C. A.; Montero, R.; Agnolin, F. L. 2006. The first fossil record of *Amphisbaena heterozonata* from the late Pleistocene of Buenos Aires province, Argentina. *South American Journal of Herpetology*, 1: 138–142.
- Scanlon, J. D.; Lee, M. S. Y. 2000. The pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature*, 403: 416–420.
- Schaadt, M. S. 2004. Thaliacea. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Schachner, E. R.; Cieri, R. L.; Butler, J. P.; Farmer, C. G. 2013a. Unidirectional pulmonary airflow patterns in the savannah monitor lizard. *Nature*, 506: 367–370.
- Schachner, E. R.; Hutchinson, J. R.; Farmer, C. G. 2013b. Pulmonary anatomy in the Nile crocodile and the evolution of unidirectional airflow in Archosauria. *PeerJ*, 1: e60.
- Schaub, C., Nagaso, H., Jin, H.; Frasn, M. 2012. Org-1, the *Drosophila* ortholog of Tbx1, is a direct activator of known identity genes during muscle specification. *Development* 139, 1001–1012.
- Schaub, C.; Frasn, M. 2013. Org-1 is required for the diversification of circular visceral muscle founder cells and normal midgut morphogenesis. *Developmental Biology* 376, 245–259.
- Schelly, R. 2003. Beloniformes: 79–87. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Scherz, M. D.; Daza, J. D.; Köhler, J.; Vences, M.; Glaw, F. 2017. Off the scale: a new species of fish-scale gecko (Squamata: Gekkonidae: *Geckolepis*) with exceptionally large scales. *PeerJ*, 5: e2955.
- Schiaffini, M. I.; Gabrielli, M.; Prevosti, F. J.; Cardoso, Y. P.; Castillo, D.; Bo, R.; Casanave, E.; Lizarralde, M. 2013. Taxonomic status of southern South American *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167(2): 327–344.
- Schneider, A. C. J. 1873. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Muskelsystems der Wirbeltiere. Sitzber. Oberrhein. Ges. Giessen.
- Schneider, A. C. J. 1880. Über die Nerven von *Amphioxus*, *Ammocoetes* und *Petromyzon*. *Zoologischer Anzeiger*, 3: 330–334.

- Schneider, H. 2000. The current status of the New World monkey phylogeny. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 72: 165-172.
- Schneider, L.; Ferrara, C. R.; Vogt, R. C.; Guilhon, A. V. 2011. Nesting ecology and nest predation of *Phrynops geoffroanus* (Testudines, Chelidae) in the Guaporé river of the Brazilian and Bolivian Amazon. *Chelonian Conservation and Biology*, 10: 206-212.
- Schoch, R. M. 1989. A brief historical review of perissodactyl classification; pp. 1323. In Prothero, D.R. and Schoch, R.M. (eds.), *The Evolution of the Perissodactyls*. Oxford University Press, New York.
- Schoch, R. R. 2013. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11: 673-705.
- Schoch, R. R. 2014. *Amphibian evolution: the life of early land vertebrates*. John Wiley Sons.
- Schoch, R. R.; Milner, A. R. 2004. Structure and implications of theories on the origin of lissamphibians: 345-377. En: G. Arratia, M.; Wilson, V. H.; Cloutier, R. (Eds.), *Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates*. Munich, Alemania: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Schoch, R. R.; Sues, H.-D. 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature*, 523: 584-587.
- Schodde, R.; Remsen Jr, J. V.; Schirtzinger, E. E.; Joseph, L.; Wright, T. F. 2013. Higher classification of New World parrots (Psittaciformes: Arinae), with diagnoses of tribes. *Zootaxa*, 3691: 591-596.
- Schorr, G. S.; Falcone, E. A.; Moretti, D. J.; Andrews, R. D. 2014. First Long-Term Behavioral Records from Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*) Reveal Record-Breaking Dives. *PLoS ONE*, 9(3): e92633.
- Schubert, M., Meulemans, D., Bronner-Fraser, M., Holland, L. Z.; Holland, N. D. 2003. Differential mesodermal expression of two amphioxus *MyoD* family members (*AmphiMRF1* and *AmphiMRF2*). *Gene Expression Patterns*, GEP 3, 199-202.
- Schubert, M.; Escrivá, H.; Xavier-Neto, J.; Laudet, V. 2006. *Amphioxus* and tunicates as evolutionary model systems. *Trends in Ecology Evolution*, 21: 269-277.
- Schuchmann, K. L. Bonan, A. 2017. Hummingbirds (Trochilidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Schulte, J. A. 2013. Undersampling taxa will underestimate molecular divergence dates: an example from the South American lizard clade Liolaemini. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2013: 1-12.
- Schulte, J. A.; Losos J. B.; Cruz, F. B.; Núñez, H. 2004. The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 408-420.
- Schulte, J. A.; Macey, J. R.; Espinoza, R. E.; Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal Linnean Society*, 69: 75-102.
- Schulte, J. A.; Valladares, J. P.; Larson, A. 2003. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica*, 59: 399-419.
- Schultze, H. P. 1991. A comparison of controversial hypotheses on the origin of tetrapods: 29-67. En: Schultze, H. P.; Trueb, L. (Eds.) *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and Consensus*. Comstock Publ. Assoc.
- Schultze, H. P. 2001. *Melanognathus*, a primitive dipnoan from the lower Devonian of the Canadian Arctic and the interrelationships of Devonian dipnoans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 781-794.
- Schwartz, F. J.; Maddock, M. D. 2002. Cytogenetics of the elasmobranchs: genome evolution and phylogenetic implications. *Marine and Freshwater Resources*, 53: 491-502.
- Schweitzer, M. H.; Z. Suo, R. Avci, J. M. Asara, M. A. Allen, F. T. Arce, and J. R. Horner. 2007. Analyses of Soft Tissue from *Tyrannosaurus rex* Suggest the Presence of Protein. *Science*, 316: 277-280.
- Schwenk K. 1988. Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny. En: *Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford: Stanford University Press; 569:598.
- Schwenk, K. 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology Evolution*, 10: 7-12.
- Schwindt, E.; Gappa, J. L.; Raffo, M. P.; Tatián, M.; Bortolus, A.; Orensanz, J. M.; . . . Lagger, C. 2014. Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. *Marine environmental research*, 99: 60-68.
- Scolaro, A. 2005. *Reptiles Patagónicos Sur. Una Guía de Campo*. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Trelew. 80 pp.
- Scolaro, A. 2005. *Reptiles Patagónicos: Sur. Una guía de campo*. Edic. Universidad Nacional de la Patagonia, Trelew.
- Scolaro, A. 2006. *Reptiles Patagónicos Norte. Una Guía de Campo*. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Bs. As.; 112 pp.
- Scolaro, J. A.; Cej, J. M. 2003. Una excepcional nueva especie de *Phymaturus* de la precordillera de Chubut, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Facena*, 19: 107-112.
- Scolaro, J. A.; F. Videla; J. M. Cej. 2003. Algunos modelos de especiación geográfica que interpretan aspectos de la diversidad herpetológica andino-patagónica. *Historia Natural (Segunda Serie)*, 9: 73-83.
- Scolaro, J. A.; Ibargüengoytía, N. R. 2007. A new species of *Phymaturus* from rocky outcrops in the central steppe of Río Negro province, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa*, 1524: 47-55.
- Scolaro, J. A.; Videla, F.; Cej, J. M. 2003. Algunos modelos de especiación geográfica que interpretan aspectos de la diversidad herpetológica andino-patagónica. *Historia Natural (Segunda Serie)* 9: 73-83

- Scornavacca, C.; Galtier N. 2017. Incomplete lineage sorting in mammalian phylogenomics. *Systematic Biology*, 66: 112–120.
- Scott, F. G.; Loredó, G. A.; Brukman, A.; Burke, A. C. 2001. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evolution Development*, 3: 47–58.
- Scott, N.; Giraudo, A. R.; Scrocchi, G.; Aquino, A. L.; Cacciali, P.; Motte, M. 2006. The genera *Boiruna* and *Clelia* (Serpentes: Pseudoboini) in Paraguay and Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo, 46: 77–105.
- Scrocchi, G. J.; Abdala, C. S.; Nori, J.; H. Zaher. 2010. Reptiles de la provincial de Rio Negro, Argentina. Fondo editorial Rionegrino, Viedma.
- Scrocchi, G. J.; Auger, I.; Arzamendia, V.; Cacivio, P.; Carcacha, H.; Chiaraviglio, M.; Giraudo, A.; Kretzschmar, S.; Leynaud, G.; López, M. S.; Rey, L.; Waller, T.; Williams, J. 2000. Categorización de las serpientes de Argentina: 75–93. En: Lavilla, E. O.; Richard, E.; Scrocchi, G. J. (Eds.) Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina (AHA), Tucumán, Argentina.
- Scrocchi, G. J.; Domínguez, E. 1992. Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía. *Opera Lilloana*, 40: 1–120.
- Scrocchi, G. J.; Ferreira, V. L.; Giraudo, A. R.; Ávila, R. W.; Motte, M. 2005. A new species of *Hydrops* (Serpentes: Colubridae: Hydropsini) from Argentina, Brazil and Paraguay. *Herpetologica*, 61: 468–477.
- Scrocchi, G. J.; Giraudo, A. R. 2005. Diversidad de Reptiles de la Reserva Ecológica “El Bagual” (Formosa, Argentina): 156–198. En: Di Giacomo, A. G.; S. Krapovickas (Eds.) Inventario de la biodiversidad de la Reserva Ecológica El Bagual, Formosa, Argentina. *Temas de Naturaleza y Conservación* 4, Aves Argentinas / AOP, Buenos Aires.
- Scrocchi, G. J.; Giraudo, A. R. 2005. Reptiles de la Reserva El Bagual: 155–198. En: Di Giacomo, A. G.; Krapovickas, S. F. (eds.) *Historia Natural y paisaje de la Reserva El Bagual*, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la Fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. *Temas de la Naturaleza y Conservación*, 4. Buenos Aires.
- Scrocchi, G. J.; Kretzschmar, S. 2012a. *Epictia vellardi* (Laurent, 1984). Víbora ciega En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 330.
- Scrocchi, G. J.; Kretzschmar, S. 2012b. *Drymarchon corais corais* (Boie 1827). En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología 26 (supl. 1): 330.
- Scrocchi, G. J.; Moreta, J. C.; Kretzschmar, S. 2006. Serpientes del Noroeste Argentino. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 177 pp.
- Scrocchi, G. J.; Moreta, J. C.; Kretzschmar, S. 2006. Serpientes del noroeste argentino. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. 176 pp.
- Seebacher, F. 2003. Dinosaur body temperatures: The occurrence of endothermy and ectothermy. *Paleobiology*, 29: 105–122.
- Seiffert, E. R. 2007. A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 224.
- Selvatti, A. P.; Gonzaga, L. P.; de Moraes Russo, C. A. 2015. A Paleogene origin for crown passerines and the diversification of the Oscines in the New World. *Molecular phylogenetics and evolution*, 88: 1–15.
- Semaw, S. 2000. «The World’s Oldest Stone Artefacts from Gona, Ethiopia: Their Implications for Understanding Stone Technology and Patterns of Human Evolution Between 2.6-1.5 Million Years Ago. *Journal of Archaeological Science*, 27 (12).
- Semhan, R. V.; Halloy, M. 2016. Diet and Reproductive States in a High-Altitude Neotropical Lizard Species, *Liolaemus ramirezae* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Herpetology*, 50: 589–593.
- Sepúlveda, M. A.; Valenzuela, A. E. J.; Pozzi, C.; Medina-Vogel, G.; Chehébar, C. 2015. *Lontra provocax*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T12305A21938042. Downloaded on 26 April 2018.
- Serena, M. 2003. Ornithorhynchidae: 242–248. En: Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. (Eds.) *Grzimek’s Animal Life Encyclopedia. Mammals I–V*, 2nd edition. Vols. 12–16, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Sereno, P. C. 1999. Review: The evolution of Dinosaurs. *Science*, 284: 2137–2147.
- Serrano, F. J.; Palmqvist, P.; Chiappe, L. M.; Sanz, J. L. 2016. Inferring flight parameters of Mesozoic avians through multivariate analyses of forelimb elements in their living relatives. *Paleobiology*, 43: 144–169.
- Sevilla, P. 1990. Orden Chiroptera: 251–268. En: Meléndez, B. (Ed.) *Paleontología 3. Mamíferos (1ra parte)*. Editorial Paraninfo S. A.; Madrid.
- Seymour, R. S.; Bennett-Stamper, C. L.; Johnston, S. D.; Carrier, D. R.; Grigg, G. C. 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77: 1051–1067.
- Shaffer, H. B.; McCartney-Melstad, E.; Near, T. J.; Mount, G. G.; Spinks, P. Q. 2017. Phylogenomic analyses of 539 highly informative loci dates a fully resolved time tree for the major clades of living turtles (Testudines). *Molecular phylogenetics and evolution*, 115: 7–15.
- Shaffer, H. B.; Meylan, P.; McKnight, M. L. 1997. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology*, 46: 235–268.
- Shapiro, B.; Sibthorpe, D.; Rambaut, A.; Austin, J.; Wragg, G. M.; Bininda-Emonds, O. R. P.; Lee, P. L. M.; Cooper, A. 2002. Flight of the Dodo. *Science*, 295: 1683.
- Shear, W. A.; Edgecombe, G. D. 2010. The geological record and phylogeny of the Myriapoda. *Arthropod Struct Dev*, 39: 174–190.

- Shearman, R. M.; Burke, A. C. 2009. The lateral somitic frontier in ontogeny and phylogeny. *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 312, 603-612.
- Sheldon, F. H.; Gill, F. B. 1996. A reconsideration of songbird phylogeny, with emphasis on the evolution of titmice and their sylviod relatives. *Systematic Biology*, 45: 473-495.
- Sheldon, K. S.; A. D. Leaché; F. B. Cruz. 2015. The influence of temperature seasonality on elevational range size across latitude: a test using *Liolaemus* lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 632-641.
- Shen, X. X.; Liang, D.; Wen, J. Z. and Zhang, P. 2011b. Multiple genome alignments facilitate development of NPCL markers: a case study of tetrapod phylogeny focusing on the position of turtles. *Molecular Biology and Evolution*, 28: 3237-252.
- Shen, X.; D. Liang, Y. Feng, M. Chen, and P. Zhang. 2013. A versatile and highly efficient toolkit including 102 nuclear markers for vertebrate phylogenomics, tested by resolving the higher level relationships of the Caudata. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 2235-2248.
- Shen, X.; Hittinger, C. T.; Rokas, A. 2017. Contentious relationships in phylogenomic studies can be driven by a handful of genes. *Nature Ecology Evolution*, 1: 0126.
- Shenkar, N.; Gittenberger, A.; Lambert, G.; Rius, M.; Moreira Da Rocha, R.; Swalla, B. J.; Turon, X. 2017. Ascidiacea World Database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/ascidiacea> on 2017-06-24
- Shenkar, N.; Swalla, B. J. 2011. Global diversity of Ascidiacea. *PloS One*, 6: e20657.
- Shimamura, M.; Yasue, H.; Ohshima, K.; Abe, H.; Kato, H.; Kishiro, T.; Goto, M.; Munechika, I.; Okada, N. 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. *Nature*, 388: 666-670.
- Shimeld, S. M.; Holland, N. D. 2005. Amphioxus molecular biology: insights into vertebrate evolution and developmental mechanisms. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 90-100.
- Shimeld, S. M.; Holland, P. W. H. 2000. Vertebrate innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 97: 4449-4452.
- Shimizu, T.; Patton, T. B.; Szafranski, G.; Butler, A. B. 2009. Evolution of the visual system in reptiles and birds. Pp. 1466-1472. En: *Encyclopedia of Neuroscience*. Springer Berlin Heidelberg.
- Shine, R. 1983. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia*, 57: 397-405.
- Shirai, S. 1996. Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii): 9-34. En: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. (Eds.) *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego.
- Short, L. L.; Horne, J. F. M. 2017. Toucans (Ramphastidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Shoshani, J.; Groves, C. P.; Simons, E. L.; Gunnell, G. F. 1996. Primate phylogeny: morphological and molecular results. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 102-154.
- Shoshani, J.; Groves, C. P.; Simons, E. L.; Gunnell, G. F. 1996. «Primate Phylogeny: Morphological vs Molecular Results». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5 (1): 102-154.
- Shoshani, J.; McKenna, M. C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 572-584.
- Shu, D. G. 2003. A paleontological perspective of vertebrate origin. *Chinese Science Bulletin*, 48: 725-735.
- Shu, D. G. 2005. On the Phylum Vetulicolia. *Chinese Science Bulletin*, 50: 2342-2354.
- Shu, D. G.; Conway Morris, S. C.; Zhang, Z. F.; Liu, J. N.; Han, J.; Chen, L.; Zang, X. L.; Yasui, K.; Li, Y. 2003. A new species of *Yunnanozoan* with implications for deuterostome evolution. *Science*, 299: 1380-1384.
- Shu, D. G.; Conway Morris, S.; Han, J.; Zhang, Z. F.; Yasui, K.; Janvier, P.; Chen, L.; Zhang, X. -L.; Liu, J. -N.; Li, Y.; Liu, H. -Q. 2003. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature*, 421: 526-529.
- Shu, D. G.; Conway Morris, S.; Han, J.; Zhang, Z. F.; Liu, J. N. 2004. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature*, 430: 422-428.
- Shu, D. G.; Conway Morris, S.; Zhang, X. -L. 1996. A *Pikaia*-like chordate from the Lower Cambrian of China. *Nature*, 384, 156-157.
- Shu, D. G.; Zhang, X.; Chen, L. 1996. Reinterpretation of *Yunnanozoan* as the earliest known hemichordate. *Nature*, 380: 428-430.
- Shu, D. G.; Conway Morris, S.; Han, J.; Chen, L.; Zhang, X. L.; Zhang, Z. F.; Liu, H. Q.; Li, Y.; Liu, J. N. 2001. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature*, 414: 419-424.
- Shu, D. G.; Luo, H.-L.; Conway Morris, S.; Zhang, K. L.; Hu, S. X.; Chen, L.; Han, J.; Zhu, M.; Li, Y.; Chen, L. Z. 1999. Lower cambrian vertebrates from south China. *Nature*, 402: 42-46.
- Shubin, N. H.; Daeschler, E. B.; Jenkins, F. A. 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature*, 440: 764-771.
- Shubin, N. H.; Daeschler, E. B.; Jenkins, F. A. 2014. Pelvic girdle and fin of *Tiktaalik roseae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 893-899.
- Shubin, N. H.; Jenkins Jr, F. A. 1995. An early Jurassic jumping frog. *Nature*, 377: 49-52.
- Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E. 1987. NA hybridization evidence of hominoid phylogeny: Results from an expanded data set. *Journal of Molecular Evolution*, 26: 99-121.
- Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E.; Monroe, B. L. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *The Auk*, 105: 409-423.

- Siccardi, E. A.; Gosztonyi, A.; Menni, R. C. 1981. La presencia de *Carcharodon carcharias* e *Isurus oxyrinchus* en el Mar Argentino (Chondrichthyes, Lamniformes). *Physis*, 39 A: 55–62.
- Sick, H.; Texeira, D. M. 1979. Notas sobre aves brasileiras raras ou ameaçadas de extinção. Rio de Janeiro, Publicações Avulsas do Museu Nacional, 62: 39 pp.
- Sidor, C. A.; Rubidge, B. S. 2006. *Herpetoskylax hopsoni*, a new biramosuchian (Therapsida: Biarmosuchia) from the Beaufort Group of South Africa. En: Carrano, M. T.; Gaudin, T. J.; Blob, R. W.; Wible, J. R. (eds.) *Amniote Paleobiology. Perspectives on the evolution of mammals, birds and reptiles*. University of Chicago Press. Pp. 76–113.
- Sidor, C. A.; Welman, J. 2003. A second specimen of *Lemurosaurus pricei* (Therapsida: Burnetiamorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 631–642.
- Sigurdson, T.; Green, D. M. 2011. The origin of modern amphibians: a re-evaluation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162: 457–469.
- Sigurdson, T.; Huttenlocker, A. K.; Modesto, S. P.; Rowe, T. B.; Damiani, R. 2012. Reassessment of the morphology and paleobiology of the therocephalian *Tetracyonodon darti* (Therapsida), and the phylogenetic relationships of Baurioidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 1113–1134.
- Sigurdsson, S.; Cracraft, J. 2014. Deciphering the diversity and history of New World nightjars (Aves: Caprimulgidae) using molecular phylogenetics. *Zool. J. Linn. Soc.*, 170: 506–545.
- Silva Lacaz C. D.; Barezzi, R. G.; Siquiera, W. 1972. *Introdução Geografia médica do Brasil*. Editora Edgard Blücher. Sao Paulo, 568 pp.
- Simmen, M. W.; Leitgeb, S.; Clark, V. H.; Jones, S. J. M.; Bird, A. 1998. Gene number in an invertebrate chordate *Ciona intestinalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95: 4437–4440.
- Simmons N. 2005. Order Chiroptera; 312-519. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Vol 1. 3rd ed. Baltimore (MD) Hopkins University Press.
- Simmons, N. B. 1994. The case for chiropteran monophyly. *American Museum Novitates*, 3103: 1.
- Simoes-Costa, M. S. et al. 2005. The evolutionary origin of cardiac chambers. *Developmental Biology* 277, 1-15.
- Simon, C. 1983. A review of lizard chemoreception. *Lizard ecology: Studies of a model organism*: 119–133.
- Simpson, C. 1984. Artiodactyls: 563–587. En: Anderson, J.; Jones, K. Jr. (Eds.) *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. John Wiley and Sons. New York.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and the classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1–350.
- Sinervo, B.; Mendez-de-la-Cruz, F.; Miles, D. B.; Heulin, B.; Bastiaans, E.; Villagrán-Santa Cruz, M.; Lara-Resendiz, R.; Martínez-Méndez, N.; Calderón-Espinosa, M. L.; Meza-Lázaro, R. N.; Gadsden, H.; Ávila, L. J.; Morando, M.; De la Riva, I. J.; Sepulveda, P. V.; Rocha, C. F. D.; Ibarquengoytia, N.; Puntriano, C. A.; Massot, M.; Lepetz, V.; Oksanen, T. A.; Chapple, D. G.; Bauer, A. M.; Branch, W. R.; Clobert, J.; Sites, J. W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894–899.
- Sironi, M.; Chiaraviglio, M.; Cervantes, R.; Bertona, M.; Río, M. 2000. Dietary habits of *Boa constrictor occidentalis*, in the Córdoba Province, Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 21: 226–232.
- Slack, K. E.; Delsuc, F.; McClenachan, P. A.; Arnason, U.; Penny, D. 2007. Resolving the root of the avian mitogenomic tree by breaking up long branches. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 1–13.
- Slater, G. J.; Cui, P.; Forasiepi, A. M.; Lenz, D.; Tsangaras, K.; Voirin, B.; de Moraes-Barros, N.; MacPhee, R. D. E.; Greenwood, A. D. 2016. Evolutionary relationships among extinct and extant sloths: the evidence of mitogenomes and retroviruses. *Genome biology and evolution*, 8: 607–621.
- Slowinski, J. B.; Lawson, R. 2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23: 194–202.
- Smith, A. G.; Hurley, A. M.; Briden, J. C. 1982. *Paläokontinentale Weltkarten des Phanerozoikums*. Verlag, Stuttgart, 102 pp.
- Smith, E. L.; Greenwood, V. J.; Bennett, A. T. D. 2002. Ultraviolet colour perception in European starlings and Japanese quail. *Journal of Experimental Biology*, 205: 3299–3306.
- Smith, J. V.; E. L. Braun; R. T. Kimball. 2013. Ratite nonmonophyly: independent evidence from 40 novel loci. *Systematic Biology*, 62: 35–49.
- Smith, M. M.; Johanson, Z. 2003. Separate evolutionary origins of teeth from evidence in fossil jawed vertebrates. *Science*, 299: 1235–1236.
- Smith, N. A.; Chiappe, L. M.; Clarke, J. A.; Edwards, S. V.; Nesbitt, S. J.; Norell, M. A.; Xu, X. 2015. Rhetoric vs. reality: a commentary on “Bird Origins Anew” by A. Feduccia. *The Auk*, 132: 467–480.
- Smith, W. L.; Wheeler, W. C. 2006. Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms. *Journal of Heredity*, 97: 206–217.
- Snow, D. 2017. Motmots (Motmotidae). En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Soloaga A.; Pueta M.; Cruz F. B.; Kembro J. M.; Marín, R. H. 2017. Chronic stress in lizards: studies on the behavior and benzodiazepine receptors in *Liolaemus koslowskyi* and *Cnemidophorus tergoaevigatus*. *Journal of Experimental Zoology Part A*, 325: 713–725.
- Sophasarun, N. 2017. "Experts debunk bats' bad rap". Online extra. National Geographic. Retrieved 14 November 2017.
- Souza, F. L. 2004. Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). *Phyllomedusa*, 3: 15–27.

- Souza, F. L. 2005. Geographical distribution patterns of South American side-necked turtles (Chelidae), with emphasis on Brazilian species. *Revista Española de Herpetología*, 19: 33–46.
- Souza, F. L.; Martins, M.; Sawaya, R. J. 2000. A new record and observations of Vanderhaege's toad-headed turtle, *Phrynops vanderhaegei* (Testudines, Chelidae) in SE Brazil. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11: 85–88.
- Sower, S. A.; Powell, M. L.; Kavanaugh, S. I. 2003. Myxiniformes: 77–81. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Sower, S. A.; Silver, M. R. 2003. Petromyzontiformes: 83–90. En: Hutchins, M.; Thoney, D. A.; Loiselle, P. V.; Schlager, N. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 4, Fishes I-II. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Spada, F.; Steen, H.; Troedsson, C.; Kallesøe, T.; Spriet, E.; Mann, M.; Thompson, E. M. 2001. Molecular patterning of the oikoplastic epithelium of the larvacean tunicate *Oikopleura dioica*. *Journal of Biological Chemistry*, 276: 20624–20632.
- Spath, 2014. Ecología reproductiva y hábitos alimentarios del torpedo chico, *Discopyge tschudii* (Chondrichthyes, Narciniidae) en el Atlántico Sudoccidental. Ph. D. thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 180pp.
- Spaulding, M.; O'Leary, M. A.; Gatesy, J. 2009. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) Among Mammals: Increased Taxon Sampling Alters Interpretations of Key Fossils and Character Evolution. *PLoS ONE*, 4(9): e7062.
- Spinelli, M.; Guerrero, R.; Pájaro, M.; Capitano, F. 2013. Distribution of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) associated with a coastal frontal system (39°–41° S) of the SW Atlantic Ocean in the spawning area of *Engraulis anchoita* anchovy. *Brazilian Journal of Oceanography*, 61: 141–148.
- Spotorno, A. E.; Patton, J. L. 2015. Superfamily Chinchilloidea: 762–779. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America*, Volume 2. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Springer, M. S.; Burk-Herrick A.; Meredith, R.; Eizirik, E.; Teeling, E.; O'Brien, S. J.; Murphy, W. J. 2007. The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Systematic Biology*, 56: 673–684.
- Springer, M. S.; Cleven, G. C.; Madsen, O.; De Jong, W. W.; Waddell, V. G.; Amrine, H. M.; Stanhope, M. J. 1997. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. *Nature*, 388: 61–64.
- Springer, M. S.; Emerling, C. A.; Meredith, R. W.; Janečka, J. E.; Eizirik, E.; Murphy, W. J. 2017. Waking the undead: Implications of a soft explosive model for the timing of placental mammal diversification. *Molecular phylogenetics and evolution*, 106: 86–102.
- Springer, M. S.; Meredith, R. W.; Gatesy, J.; Emerling, C. A.; Park, J.; Rabosky, D. L.; Stadler, T.; Steiner, C.; Ryder, O. A.; Janečka, J. E. 2012. Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE*, 7: e49521.
- Springer, M. S.; Westerman, M.; Kavanagh, J. R.; Burk, A. Woodburne, M. O.; Kao, D. J.; Krajewski, C. 1998. The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito del monte and marsupial mole. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 265: 2381–2386.
- Stach, T. G. 2004. Cephalochordata: 485–493. En: Schlager, N. (Ed.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. Second Edition, Vol. 1. Lower Metazoans and Lesser Deuterostomes. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Stach, T.; Turbeville, J. M. 2002. Phylogeny of Tunicata inferred from molecular and morphological characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 408–428.
- Stach, T.; Eisler, K. 1998. The ontogeny of the nephridial system of the larval amphioxus (*Branchiostoma lanceolarum*). *Acta Zoologica (Stockholm)*, 79: 113–118.
- Stahl, B. J. 1999. Chondrychthyes III. Holocephali. En: H. P. Schultze (Ed.) *Handbook of Paleichthyology* 4. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 164 pp.
- Stanford, C. B. 1995. The influence of chimpanzee predation on group size and anti-predator behaviour in red colobus monkeys. *Animal Behaviour*, 49 (3): 577–587.
- Stanhope, M. J.; Waddell, V. G.; Madsen, O.; De Jong, W.; Hedges, S. B.; Cleven, G. C.; Kao, D.; Springer, M. S. 1998. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic insectivore mammals. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 95: 9967–9972.
- Starret, P. H. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. 251–271. En: Vial, J. L. (Ed.) *Evolutionary Biology of the Anurans*. Univ. Missouri Press.
- Stavenga, D. G.; Wilts, B. D. 2014. Oil droplets of bird eyes: microlenses acting as spectral filters. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 369: 20130041.
- Steinke, D.; Hoegg, S.; Brinkmann, H.; Meyer, A. 2006. Three rounds (1R/2R/3R) of genome duplications and the evolution of the glycolytic pathway in vertebrates. *BMC Evolutionary Biology*, 4: 16.
- Stellatelli, O. A.; Villalba A.; Block C.; Vega L. E.; Dajil J. E.; Cruz F. B. 2018. Seasonal shifts in the thermal biology of the lizard *Liolaemus tandiliensis* (Squamata, Liolaemidae). *Journal of Thermal Biology*, 73: 61–70.
- Stellatelli, O. A.; Block, C.; Vega, L. E.; Cruz, F. B. 2014. Responses of two sympatric sand lizards to exotic forestations in the coastal dunes of Argentina: some implications for conservation. *Wildlife Research*, 41: 480–489.
- Stellatelli, O. A.; Block, C.; Vega, L. E.; Cruz, F. B. 2015. Non-native vegetation induces changes in predation pressure and escape behavior of two sand lizards (Liolaemidae: *Liolaemus*). *Herpetologica*, 71: 136–142.
- Stellatelli, O. A.; Block, C.; Vega, L. E.; Isacch, J. P.; Cruz, F. B. 2016. Factors affecting the spatial ecology of the lizard *Liolaemus wiegmannii* in the pampasic coastal dunes of Argentina. *Herpetological Journal*, 26: 11–19.

- Stellatelli, O. A.; Vega, L. E.; Block, C.; Cruz, F. B. 2013a. Effects on the thermoregulatory efficiency of two native lizards as a consequence of the hábitat modification by the introduction of the exotic tree *Acacia longifolia*. *Journal of Thermal Biology*, 38: 135–142.
- Stellatelli, O. A.; Vega, L. E.; Block, C.; Cruz, F. B. 2013b. Effects of tree invasion on the habitat use of sand lizards. *Herpetologica*, 69: 455–465.
- Stephens, P. R.; Wiens, J. J. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 577–610.
- Steppan, S. J.; Adkins, R. M.; Anderson, J. 2004. Phylogeny and Divergence-Date Estimates of Rapid Radiations in Muroid Rodents Based on Multiple Nuclear Genes. *Systematic Biology*, 53: 533–553.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in geographical range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140: 893–911.
- Stevens, J. 2009. *Prionace glauca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e. T39381A10222811. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T39381A10222811>. en. Downloaded on 29 November 2017.
- Stewart, J. R.; Eday, T. W.; Blackburn, D. G. 2004 Sources and timing of calcium mobilization during embryonic development of the corn snake, *Pantherophis guttatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular Integrative Physiology*, 139: 335–341.
- Stoddard M. C.; Yong, E. H.; Akkaynak, D.; Sheard, C.; Tobias, J. A.; Mahadevan, L. 2017. Avian egg shape: Form, function, and evolution. *Science*. 356:1249–1254.
- Stokes, M. D.; Holland, N. D. 1996. Life-history characteristics of the Florida lancelet, *Branchiostoma floridae*: Some factors affecting population dynamics in Tampa Bay: 67–86. En: Gans, C.; Kemp, N.; Poss, S. (Eds.) *The lancelets (Cephalochordata): A new look at some old beasts*. *Israel Journal of Zoology*, 42 (supp.).
- Stolfi, A. et al. 2010. Early chordate origins of the vertebrate second heart field. *Science* 329, 565–568.
- Stolfi, A.; Brown, F. D. 2015. Tunicata. (pp. 135–204). En: Wanninger, A. (Ed.) *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 6: Deuterostomia*. Springer-Verlag, Vienna.
- Streicher, J. W.; Schulte, J. A.; Wiens, J. J. 2016. How should genes and taxa be sampled for phylogenomic analyses with missing data? An empirical study in iguanian lizards. *Systematic biology*, 65: 128–14.
- Streicher, J. W.; Wiens, J. J. 2016. Phylogenomic analyses reveal novel relationships among snake families. *Molecular phylogenetics and evolution*, 100: 160–169.
- Streicher, J. W.; Wiens, J. J. 2017. Phylogenomic analyses of more than 4000 nuclear loci resolve the origin of snakes among lizard families. *Biol. Lett.*, 13: 20170393.
- Strüssmann, C.; Sazima, I. 1990. Esquadrinhar com a cauda: uma tática de caça da serpente *Hydrodynastes gigas* no pantanal, Mato Grosso. *Memórias do Instituto Butantan*, 52: 57–61.
- Strüssmann, C.; Sazima, I. 1993. The Snake Assemblage of the Pantanal at Poconé, Western Brazil: Composition and Ecological Summary. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 28: 157–168.
- Stuart, S. N.; Chanson, J. S.; Cox, N. A.; Young, B. E.; Rodrigues, A. S.; Fischman, D. L.; Waller, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783–1786.
- Suh, A. 2016. The phylogenomic forest of bird trees contains a hard polytomy at the root of Neoaves. *Zoologica Scripta*, 45: 50–62.
- Suh, A.; Smeds, L.; Ellegren, H. 2015. The dynamics of incomplete lineage sorting across the ancient adaptive radiation of neoavian birds. *PLoS Biology*, 13: e1002224.
- Sullivan, J. P.; Lundberg, J. G.; Hardman, M. 2006. A phylogenetic analysis of the major groups of catfish (Teleostei: Siluriformes) using *rag1* and *rag2* nuclear gene sequences. *Mol Phylogenet Evol.*; 41: 636–62.
- Sumida, S. S.; Brochu, C. A. 2000. Phylogenetic context for the origin of feathers. *American Zoologist*, 40: 486–503.
- Summers, K.; Clough, M. E. 2001. The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 98: 6227–6232.
- Sun, W.; Neuzil, P.; Kustandi, T. S.; Oh, S.; Samper, V. D. 2005. The Nature of the Gecko Lizard Adhesive Force. *Biophysical Journal*, 89: L14–L17.
- Svartman, M.; Stone, G.; Stanyon, R. 2005. Molecular cytogenetics discards polyploidy in mammals, *Genomics* 85: 425–430.
- Swalla, B. J.; Cameron, C. B.; Corley, L. S.; Garey, J. R. 2000. Urochordates are monophyletic Within the Deuterostomes. *Systematic Biology*, 49: 52–64.
- Swartz, B. 2012. A marine stem-tetrapod from the Devonian of western North America. *PloS one*, 7: e33683.
- Swisher III, C. C.; Wang, Y.; Wang, X.; Xu, X.; Wang, Y. 1999. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature*, 400: 58–61.
- Tabin, C. J. 1992. Why we have (only) five fingers per hand: hox genes and the evolution of paired limbs. *Development*, 116: 289–296.
- Taboada, C.; Brunetti, A. E.; Alexandre, C.; Lagorio, M. G.; Faivovich, J. 2017b. Fluorescent Frogs: A Herpetological Perspective. *South American Journal of Herpetology*, 12: 1–13.
- Taboada, C.; Brunetti, A. E.; Pedron, F. N.; Carnevale Neto, F.; Estrin, D. A.; Bari, S. E.; Chemes, L. B.; Pepporine Lopes, N.; Lagorio, M. G.; Faivovich, J. 2017a. Naturally occurring fluorescence in frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201701053.
- Taboada, C.; Grant, T.; Lynch, J. D.; Faivovich, J. 2013. New morphological synapomorphies for the New World direct-developing frogs (Amphibia: Anura: Terrarana). *Herpetologica*, 69: 342–357.



- Tabuce, R.; Marivaux, L.; Adaci, M.; Bensalah, M.; Hartenberger, J. L.; Mahboubi, M.; Mebrouk, F.; Tafforeau, P.; Jaeger, J. J. 2007. Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1159–1166.
- Tagawa, K.; Satoh, N.; Humphreys, T. 2001. Molecular studies of hemichordate development: a key to understanding the evolution of bilateral animals and chordates. *Evolution Development*, 3: 443–454.
- Takezaki, N.; Figueroa, F.; Zaleska-Rutczynska, Z.; Klein, J. 2003. Molecular Phylogeny of Early Vertebrates: Monophyly of the Agnathans as Revealed by Sequences of 35 Genes. *Molecular Biology and Evolution*, 20: 287–292.
- Takio, Y.; Pasqualetti, M.; Kuraku, S.; Hirano, S.; Rijli, F. M.; Kuratani, S. 2004. Lamprey Hox genes and the evolution of jaws. *Nature*, 429: 262.
- Taraborelli, P.; Moreno, P.; Sassi, P.; Dacar, M. A.; Ojeda, R. A. 2011. New eco-morphological-behavioural approach of the chinchilla rats in the pre-Andean foothills of the Monte Desert (Argentina). *Journal of Natural History*, 45: 1745–1458.
- Tatián, M.; Lagger, C.; Demarchi, M.; Mattoni, C. 2011. Molecular phylogeny endorses the relationship between carnivorous and filter-feeding tunicates (Tunicata, Ascidiacea). *Zoologica Scripta*, 40: 603–612.
- Tatián, M.; Schwindt, E.; Lagger, C.; Varela, M. M. 2010. Colonization of Patagonian harbours (SW Atlantic) by an invasive sea squirt. *Spixiana*, 33: 111–117.
- Tavares, E. S.; Baker, A. J.; Pereira, S. L.; Miyaki, C. Y. 2006. Phylogenetic relationships and historical biogeography of Neotropical parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA Sequences. *Systematic Biology*, 55: 454–470.
- Taylor, J. S.; Raes, J. 2004. Duplication and Divergence: The Evolution of New Genes and Old Ideas. *Annual Review of Genetics*, 38: 615–643.
- Tchernov, E.; Rieppel, O.; Zaher, H.; Polcyn, M. J.; Jacobs, L. L. 2000. A fossil snake with limbs. *Science*, 287: 2010–2012.
- Tedford, R. H. 1976. Relationship of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). *Systematic Zoology*, 25: 363–374.
- Teeling, E. C.; Madsen, O.; Murphy, W. J.; Springer, M. S.; O'Brien, S. J. 2003. Nuclear gene sequences confirm an ancient link between New Zealand's short-tailed bat and South American noctilionoid bats. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 308–319.
- Teeling, E. C.; Madsen, O.; Van den Bussche, R. A.; de Jong, W. W.; Stanhope, M. J.; Springer, M. S. 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 99: 1431–1436.
- Teeling, E. C.; Scally, M.; Kao, D. J.; Romagnoli, M. L.; Springer, M. S.; Stanhope, M. J. 2000. Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature*, 403: 188–192.
- Teeling, E. C.; Springer, M. S.; Madsen, O.; Bates, P.; O'Brien, S. J.; Murphy, W. J. 2005. A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science*, 307: 580–584.
- Tejedor, M. F. 2008. The origin and evolution of Neotropical primates. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 66: 251–269.
- Tejedor, M. F.; Novo, N. M. 2017. Platyrrhine evolution and paleobiogeography revisited: 25–48. En: Kowalewski, M. M.; Oklander, L. I. (Eds.) *Primatología in, 1era edición, SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos), Mendoza, Argentina*.
- Tellkamp, M. P. 2002. Ducks, geese, and swans (Anatidae): 369–392. En: Hutchins, M.; Jackson, J. A.; Bock, W. J.; Olendorf, D. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volumes 8–11, Birds I–IV. Farmington Hills, MI: Gale Group, 2002*.
- Teta, P.; Abba, A. M.; Cassini, G. H.; Flores, D. A.; Galliari, C. A.; Lucero, S. O.; Ramírez, M. 2018. Lista revisada de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 25:163–198.
- Teta, P.; Pardiñas, U. F. J.; G. D'Elia. 2006. Abrotrichinos: 192–197. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza*.
- The American Ornithologists' Union. 2008. A classification of the bird species of South America. South American Classification Comité, American Ornithologists' Union. [www.aou.org/checklist/south.php3](http://www.aou.org/checklist/south.php3). Acceso en mayo de 2008.
- The Deep Scaly Project. 2006. *Eublepharis macularius* (On-line), Digital Morphology. Accessed April 3, 2017 at [http://digimorph.org/specimens/Eublepharis\\_macularius/](http://digimorph.org/specimens/Eublepharis_macularius/)
- Theis, S. et al. 2010. The occipital lateral plate mesoderm is a novel source for vertebrate neck musculature. *Development* 137, 2961–2971.
- Theodor, J. M.; Foss, S. E. 2005. Deciduous dentitions of Eocene cebochoerid artiodactyls and cetartiodactylan relationships. *Journal of Mammalian Evolution*, 12: 161–181.
- Thewissen, J. G. M.; Bajpai, S. 2001. Whale origins as a poster child for macroevolution. *BioScience*, 51: 1037–1049.
- Thewissen, J. G. M.; Cooper, L. N.; George, J. C.; Bajpai, S. 2009. From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises. *Evolution: Education and Outreach*, 2: 272–288.
- Thewissen, J. G. M.; George, J.; Rosa, C.; Kishida, T. 2010. Olfaction and brain size in the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). *Marine Mammal Science*, 27: 282–294.
- Thewissen, J. G. M.; Williams, E. M.; Roe, L. J.; Hussain, S. T. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and relationship of whales to artiodactyls. *Nature*, 413: 277–281.
- Thomas, Gavin H.; Wills, Matthew A.; Székely, T. 2004. A supertree approach to shorebird phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, 4: 28.

- Thomason, J. J.; Russell, A. P. 1986. Mechanical factors in the evolution of the mammalian secondary palate: A theoretical analysis. *Journal of Morphology*, 189: 199–213.
- Thorington, R. W.; Jr.; Anderson, S. 1984. Primates: 187–217. En: Anderson, S.; Jones, J. K. Jr. (Eds) *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. John Wiley and Sons, N. Y. xii+686 pp.
- Thulborn, T.; Turner, S. 2003. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 985–993.
- Tian, Y.; Pesika, N.; Zeng, H.; Rosenberg, K.; Zhao, B.; McGuiggan, P.; Autumn, K.; Israelachvili, J. 2006. Adhesion and friction in gecko toe attachment and detachment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 19320–19325.
- Tickle, P. G.; Roland Ennos, A.; Lennox, L. E.; Perry, S. F.; Codd, J. R. 2007. Functional significance of the uncinatous processes in birds. *The Journal of Experimental Biology*, 210: 3955–3961.
- Tiecke, E. et al. 2007. Identification and developmental expression of two Tbx1/10-related genes in the agnathan *Lethenteron japonicum*. *Development Genes and Evolution* 217, 691–697.
- Tiranti, S. I.; L. J. Ávila. 1997. Reptiles of La Pampa province, Argentina: an annotated checklist. *Bulletin of Maryland Herpetological Society*, 33: 97–117.
- Tirosh-Finkel, L., Elhanany, H., Rinon, A.; Tzahor, E. 2006. Mesoderm progenitor cells of common origin contribute to the head musculature and the cardiac outflow tract. *Development* 133, 1943–1953.
- Tobias, J. 2017. *Jacamars (Galbulidae)*. En: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Tocheri, M. W.; Orr, C. M.; Jacofsky, M. C.; Marzke, M. W. 2008. The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Anatomy*, 212: 544–562
- Tokuoka, M., Satoh, N.; Satou, Y. 2005. A bHLH transcription factor gene, Twist-like 1, is essential for the formation of mesodermal tissues of *Ciona* juveniles. *Developmental Biology* 288, 387–396.
- Tolkin, T.; Christiaen, L. 2012. Development and evolution of the ascidian cardiogenic mesoderm. *Current topics in developmental Biology* 100, 107–142.
- Tonini, J. F. R.; Beard, K. H.; Ferreira, R. B.; Jetz, W.; Pyron, R. A. 2016. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, 204: 23–31.
- Torati, L. S.; Migaud, H.; Doherty, M. K.; Siwy, J.; Mullen, W.; Mesquita, P. E.; Albalat, A. 2017. Comparative proteome and peptidome analysis of the cephalic fluid secreted by *Arapaima gigas* (Teleostei: Osteoglossidae) during and outside parental care. *PLoS ONE*, 12: e0186692.
- Torres-Carvajal, O.; Lobos, S. 2014. A new species of *Alopoglossus* lizard (Squamata, Gymnophthalmidae) from the tropical Andes, with a molecular phylogeny of the genus. *ZooKeys*, 410: 105.
- Townsend, T.; Larson, A.; Louis, E.; Marcey, J. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Systematic Biology*, 53: 735–757
- Trainor, P. A.; Melton, K. R.; Manzanares, M. 2003. Origins and plasticity of neural crest cells and their roles in jaw and craniofacial evolution. *The International Journal of Developmental Biology*, 47: 541–553.
- Trasorras, V. L.; Chaves, M.; Aguero, A.; Neild, D.; Baca Castex, C.; Pinto, M.; Caldevilla, M.; Miragaya, M. 2011. Primeras alpacas nacidas en la Argentina por transferencia extraespecífica (alpaca-llama). *CONICET digital*, 52: 46–47.
- Tricas, T. C.; Deacon, K.; Last, P.; McCosker, J. E.; Walker, T. I.; Taylor, L. 1998. *Tiburones y rayas*. Editorial Planeta, Buenos Aires, 288 pp.
- Trigo, T. C.; Schneider, A.; de Oliveira, T. G.; Lehugeur, L. M.; Silveira, L.; Freitas, T. R.; Eizirik, E. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical wild cat. *Current Biology*, 23: 2528–2533.
- Trinajstić, K. et al. 2013. Fossil musculature of the most primitive jawed vertebrates. *Science* 341, 160–164.
- Trofimov, B. A.; Szalay, F. S. 1994. New Cretaceous marsupial from Mongolia and the early radiation of Metatheria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91: 12569–12573.
- Troy, C. S.; MacHugh, D. E.; Bailey, J. F.; Magee, D. A.; Loftus, R. T.; Cunningham, P.; ... & Bradley, D. G. (2001). Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*, 410: 1088–1091.
- Trueb, L.; Cloutier, R. 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). Pp. 223–313. En: Schultze, H. -P.; Trueb, L. (eds.) *Origins of Major Groups of Tetrapods: Controversies and Consensus*. Cornell University Press, Ithaca.
- Trueman, J. W. H. 1998. Reverse Successive weighting. *Systematic Biology*, 47: 733–737.
- Tsagkogeorga G.; Turon X.; Hopcroft R. R.; Tilak M. -K.; Feldstein T.; Shenkar N.; Loya Y.; Huchon D.; Douzery E. J. P.; Delsuc F. 2009. An updated 18S rRNA phylogeny of tunicates based on mixture and secondary structure models. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 187.
- Tu, N.; Yang, M.; Liang, D.; Zhang, P. 2018. A Large-scale Phylogeny of Microhylidae Inferred from a Combined Dataset of 121 Genes and 427 Taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 126: 85–91.
- Tubaro, P. L. 2009. Darwin y las calandrias de las Galapagos. *Ciencia Hoy*, 19: 58–64.
- Tucker, D. B.; Colli, G. R.; Giugliano, L. G.; Hedges, S. B.; Hendry, C. R.; Lemmon, E. M.; Lemmon, A. R.; Sites, J. W.; Jr.; Pyron, R. A. 2016. Methodological congruence in phylogenomic analyses with morphological support for teiid lizards (Sauria: Teiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103: 75–84.
- Tullberg, T. 1899. Ueber das System der Nagetiere. *N. Acta Reg. Soc. Sci. Ups.*, ser. 3, 18:i-v + 1–514 + A1–18 + 57 plates.
- Tullberg, T. 1899. Ueber das system der Nagetiere: Eine phylogenetische studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, 3: 1–514.

- Tulli, M. J. 2005. Morfología de las uñas en lagartos neotropicales con diferentes hábitos locomotores. VI Congreso Argentino de Herpetología, Resúmenes: 22.
- Tulli, M. J.; Abdala, V.; Cruz, F. B. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in *Liolaemini* lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 843–855.
- Tulli, M. J.; Abdala, V.; Cruz, F. B. 2012b. Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. *Journal of Experimental Biology*, 215: 774–784.
- Tulli, M. J.; Cruz, F. B.; Herrel, A.; Vanhooydonck, B.; Abdala, V. 2009. The interplay between claw morphology and habitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology*, 112: 379–392.
- Tulli, M. J.; Herrel, A.; Vanhooydonck, B.; Abdala, V. 2012a. Is phylogeny driving tendon length in lizards? *Acta Zoologica*, 93: 319–329.
- Tulli, M. J.; Scrocchi, G. J. 2005. Un Caso de puesta comunal en *Kentropyx Lagartija* (Squamata: Teiidae). *Cuadernos de Herpetología*, 19: 57–60.
- Turner, A. H.; Makovicky, P. J.; Norell, M. A. 2007. Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*. *Science*, 317: 1721.
- Turner, S.; Burrow, C. J.; Schultze, H. -P.; Blicek, A.; Reif, W. -E. †; Rexroad, C. B.; Bultynck, P.; Nowlan, G. S. 2010. False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas*, 32: 545–594.
- Twyman, H.; Valenzuela, N.; Literman, R.; Andersson, S.; Mundy, N. I. 2016. Seeing red to being red: conserved genetic mechanism for red cone oil droplets and co-option for red coloration in birds and turtles. *Proc. R. Soc. B* 283: 20161208.
- Tzahor, E. 2009. Heart and craniofacial muscle development: a new developmental theme of distinct myogenic fields. *Developmental Biology* 327, 273-279.
- Tzahor, E.; Evans, S. M. 2011. Pharyngeal mesoderm development during embryogenesis: implications for both heart and head myogenesis. *Cardiovascular Research* 91, 196-202.
- Tzahor, E.; Lassar, A. B. 2001. *Wnt* signals from the neural tube block ectopic cardiogenesis. *Genes; Development* 15, 255-260.
- Tzika, A. C.; Helaers, R.; Schramm, G. and Milinkovitch, M. C. 2011. Reptilian-transcriptome v1. 0, a glimpse in the brain transcriptome of five divergent Sauropsida lineages and the phylogenetic position of turtles. *EvoDevo*, 2: 1–18.
- Úbeda C.; Veloso A.; Núñez H.; Lavilla E. O. 2010. *Rhinoderma darwini*. En: IUCN 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014. 1. Downloaded on 08 March 2017.
- Uetz, P.; Hošek, J. 2017 (eds.), The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>.
- Uhen, M.D. 2010. The origin(s) of whales. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 38: 189–219.
- Underwood, C. J. 2006. Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. *Paleobiology*, 32: 215–235.
- Underwood, G. 1957. On lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *Journal of Morphology*, 100: 207–268.
- Upham, N. S.; Patterson, B. D. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidae (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Biology and Evolution*, 63: 417–429.
- Upham, N. S.; Patterson, B. D. 2015. Evolution of caviomorph rodents: a complete phylogeny and timetree for living genera. *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution*. Buenos Aires: SAREM Series A, 1: 63–120.
- Urban, C. C.; Daza, J. D.; Cadena, C.; Lewis, P. J.; Thies, M. L. 2014. The homology of the pelvic elements of *Zygaspis quadrifrons* (Squamata: Amphisbaenia). *The Anatomical Record*, 297: 1407–1413.
- Urquiza, J. H.; Díaz, M. M.; Barquez, R. M. 2017. Una nueva especie de *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) para la Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 24(1): 257-261.
- Uva, V.; Päckert, M.; Cibois, A.; Fumagalli, L.; Roulin, A. 2018. Comprehensive molecular phylogeny of barn owls and relatives (Family: Tytonidae), and their six major Pleistocene radiations. *Molecular phylogenetics and evolution*, 125: 127–137.
- Vaira, Marcos, Akmentins, Mauricio, Attademo, Maximiliano, Baldo, Diego, Barrasso, Diego, Barrionuevo, Sebastián, Basso, Néstor, Blotto, Boris, Cairo, Samanta, Cajade, Rodrigo, Céspedes, Jorge, Corbalán, Valeria, Chilote, Paula, Duré, Marta, Falcione, Camila, Ferraro, Daiana, Gutierrez, F. Romina, Ingaramo, Maria del Rosario, Junges, Celina, Lajmanovich, Rafael, Lescano, Julián N.; Marangoni, Federico, Martinazzo, Liza, Marti, Romina, Moreno, Liliana, Natale, Guillermo Sebastián, Pérez Iglesias, Juan Manuel, Peltzer, Paola, Quiroga, Lorena, Rosset, Sergio, Sanabria, Eduardo, Sanchez, Laura, Schaefer, Eduardo, Úbeda, Carmen, Zaracho, Víctor. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de herpetología*, 26(Supl. 1): 131–159.
- Valdecantos S.; V. Martínez; F. Lobo; F. Cruz. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high andes: being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38: 126–134.
- Valdecantos, S.; F. Arias; R. Espinoza. 2012. Herbivory in *Liolaemus poecilochromus*, a Small, Cold-Climatic Lizard from the andes of Argentina. *Copeia*, 2012: 203–210.
- Valentine, J. W. 2004. On the origin of phyla. University of Chicago Press.
- Valladares-Gómez, A.; Celis-Diez, J.L.; Palma, R.R.; Manríquez, G.S. 2017. Cranial morphological variation of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria) along its geographical distribution in south-central Chile: A three-dimensional analysis. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 87: 107-117.
- Vallin, G.; Laurin, M. 2004. Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 56–72.

- Valqui, J.; Rheingantz, M. L. 2015. Lontra felina (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T12303A117058682. Downloaded on 26 April 2018.
- Van der Meijden, A.; Vences, M.; Hoegg, S.; Boistel, R.; Channing, A. Meyer, A. 2007. Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family: Microhylidae) and a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 1017–1030.
- Van Dijk, M. A. M.; Paradis, E.; Catzeflis, F.; De Jong, W. W. 1999. The virtues of gaps: Xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in aa-crystallin. *Syst. Biol.* 48: 94–106.
- van Tuinen, M.; Hedges, S. B. 2004. The effect of external and internal fossil calibrations on the avian evolutionary time-scale. *Journal of Paleontology*, 78: 45–50.
- van Tuinen, M.; Sibley, C. G.; Hedges, S. B. 2000. The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology Evolution*, 17: 451–457.
- Vanhooydonck, B.; Cruz, F. B.; Abdala, C. S.; Moreno Azocar, D. L.; Bonino, M. F.; Herrel, A. 2010 Sex-specific evolution of bite performance in *Liolaemus* lizards (Iguania: Iguanidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 461–475.
- Vanzolini, P. E. 1951. Evolution, adaptation and distribution of the amphisbaenid lizards (Sauria: Amphisbaenidae). Ph. D. thesis, Harvard Univ.; Cambridge, Mass. 148 pp.
- Vanzolini, P. E. 1997. A note on the reproduction of *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 57: 165–175.
- Vanzolini, P. E. 1999. A note on the reproduction of *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* (Testudines, Testudinidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 593–608.
- Vanzolini, P. E.; Heyer, W. R. 1985. The American herpetofauna and the Interchange. Pp. 475–487. En: Stehli, F. G. ; S. D. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York and London, 532 pp.
- Vanzolini, P. E.; Ramos Costa; A. M. M.; BIT, L. J. 1980. Répteis das Caatingas. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro; 161 pp.
- Varela, R. O.; Bucher, E. H. 2002. The lizard *Teius teyou* (Squamata: Teiidae) as a legitimate seed disperser in the dry Chaco forest of Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37: 115–117.
- Vargas, J. A. G.; da Silva Libério, M.; de Souza Castro, M. Aplicación biotecnológica de la toxínología; la importancia del veneno de escorpiones y la secreción cutánea de anuros. *Colombia Innovación Y Ciencia*, 15: 16–25.
- Vari, R. P.; Malabarba, L. R. 1998. Neotropical ichthyology: An overview. Phylogeny and classification of Neotropical fishes: 1–9. En: Malabarba Reis, L. R.; Vari, R. P.; Lucena, C.; Lucena, M. (Eds.) *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Museu de Ciências e Tecnologia-PUCRS. Porto Alegre, Brazil.
- Varricchio, D. J.; Jackson, F. D. 2016. Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. *The Auk*, 133: 654–684.
- Vasil'eva, A. B.; Smirnov, S. V. 2001. Pedicellate teeth and the problems of amphibian phylogeny. En: *Doklady Biological Sciences*, 376: 89–90. Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers.
- Vassallo, A. I.; Antenucci, C. D. 2015. Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution. *Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM) Serie A*.
- Vaughan, T. A.; Ryan, J. M.; Czaplewski, N. J. 2013. *Mammalogy*. Jones & Bartlett Publishers.
- Vaz-Ferreira, R.; Achával, F.; Meneghel, M. D. 1980. Relaciones entre progenitores y cría en reptiles de la República Oriental del Uruguay. *Res. Jornadas de Ciencias Naturales, Montevideo* 1: 121–122.
- Vaz-Ferreira, R.; Gehrau, A. 1975. Comportamiento epimelético de la rana común, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae). I. Atención de la cría y actividades alimentarias y agresivas relacionadas. *Physis (Buenos Aires)*, 34: 1–14.
- Vaz-Ferreira, R.; Sierra de Soriano, B. 1960. Notas sobre Reptiles del Uruguay. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*, 18: 133–206.
- Vazquez, D. M.; Mabrugaña, E.; Gabbanelli, V.; Díaz de Astarloa, J. M. 2016. Exploring nursery sites for oviparous chondrichthyans in the Southwest Atlantic (36°S-41°S). *Marine Biology Research*, 12: 715–725.
- Veevers, J. J. 1991. Phanerozoic Australia in the Changing Configuration of Proto-Pangea Through Gondwanaland and Pangea to the Present Dispersed Continents. *Australian Systematic Botany*, 4: 1–11.
- Vega, L. 2001. Herpetofauna: diversidad, ecología e historia natural. En: Iribarne, O. (Ed.) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas*. Mar del Plata, Argentina: Editorial Martin, 213–226.
- Vega, L. E. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropicuridae). *Herpetologica*, 7: 49–53.
- Vega, L. E. 1999. Ecología trófica de *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropicuridae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 16: 27–38.
- Vega, L. E.; Bellagamba, P. J.; Fitzgerald, L. A. 2000. Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1653–1660.
- Velez-Liendo, X.; García-Rangel, S. 2017. *Tremarctos ornatus* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22066A123792952. Downloaded on 03 September 2018.
- Velez-Zuazo, X.; I. Agnarsson. 2011. Shark tales: A molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58: 207–217.

- Venkatesh, B.; Erdmann, M. V.; Brenner, S. 2001. Molecular synapomorphies resolve evolutionary relationships of extant jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 11382–11387.
- Verzi D. H.; Díaz, M. M.; Barquez, R. M. 2015. Family Octodontidae: 1013–1043. En: Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. J.; D'Elía, G. (Eds.) *Mammals of South America, Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Vianey-Liaud, M.; Jaeger, J. 1996. A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia). *Paleovertebrata*, 25: 349–358.
- Vicente, N. S. 2018. Headbob displays signal sex, social context and species identity in a *Liolaemus* lizard. *Amphibia Reptilia*, 39, 203–218.
- Vicente, N. S.; Halloy, M. 2015. Male headbob display structure in a neotropical lizard, *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): relation to social context. *Herpetological Journal*, 25: 49–53.
- Vicente, N. S.; Halloy, M. 2016. Chemical recognition of conspecifics in a neotropical lizard, *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): relation to visual displays, season and sex. *Journal of Ethology*, 34, 329–335.
- Vicente, N. S.; Halloy, M. 2017. Interaction between visual and chemical cues in a *Liolaemus* lizard: a multimodal approach. *Zoology* 125, 24–28.
- Vicenzi, N.; Corbalán, V.; Miles, D.; Sinervo, B.; Ibarquengoytía, N. 2017. Range increment or range detriment? Predicting potential distribution caused by Climate Change for the endemic high-andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biological Conservation*, 206: 151–160.
- Vidal, N.; Delmas, A. S.; David, P.; Cruaud, C.; Couloux, A.; Hedges, S. B. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 330: 182–187.
- Vidal, N.; Hedges, S. B. 2002. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies*, 325: 977–985.
- Vidal, N.; Hedges, S. B. 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proceedings of the Royal Society of London, Suppl.* 271: S226–S229.
- Vidal, N.; Hedges, S. B. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 328: 1000–1008.
- Vidal, N.; Hedges, S. B. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *C. R. Biologies*, 332: 129–139.
- Videla, F. 1983. Hábitos alimentarios en iguánidos del oeste árido de la Argentina. *Deserta*, 7: 192–202.
- Vidoz, F.; Giraud, A. R.; Nenda, S.; Arzamendia, V. 2012. *Tachymenis chilensis chilensis* (Schlegel, 1837). *Culebra araucana / Culebra valdiviana*. En: *Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Serpientes. Cuadernos de Herpetología* 26 (supl. 1): 364.
- Vienne, A.; Pontarotti, P. 2006. Metaphylogeny of 82 gene families sheds a new light on chordate evolution. *International Journal of Biological Sciences*, 2: 32–37.
- Vilá, V. 2006. Suborden Tylopoda, Familia Camelidae: 116–118. En: Barquez, R. M.; Díaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Villafañe-Trujillo, A. J.; López-González, C. A.; Kolowski, J. M. 2018. Throat Patch Variation in *Tayra* (*Eira barbara*) and the Potential for Individual Identification in the Field. *Diversity (en inglés)*, 10 (1): 7. Consultado el 26 de abril de 2018.
- Villalba, L.; Lucherini, M.; Walker, S.; Lagos, N.; Cossios, D.; Bennett, M.; Huaranca, J. 2016. *Leopardus jacobita*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T15452A50657407. Downloaded on 07 June 2018.
- Villard, P.; Cuisin, J.; Karasov, W. H. 2004. How do woodpeckers extract grubs with their tongues? A study of the Guadeloupe woodpecker (*Melanerpes herminieri*). *The Auk*, 121: 509–514.
- Villavicencio H. J.; J. C. Acosta; A. Marinero; M. G. Cánovas. 2007. Thermal ecology of a population of the lizard, *Liolaemus pseudoanomalus* in western Argentina. *Amphibia - Reptilia* 28: 163–165.
- Villavicencio H.; J. C. Acosta; G. M. Blanco; J. A. Marinero. 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina*, 21: 17–23.
- Vinke, S.; Vetter, H.; Vinke, T.; Vetter, S. 2008. South American Tortoises. *Chelonoidis carbonaria*, *C. denticulata* and *C. chilensis*. *Chelonian Library* 3, Edition Chimaira, Frankfurt am Main. 360 pp.
- Vinke, T.; Vinke, S.; Richard, E.; Cabrera, M. R.; Paszko, L.; Marano, P.; Métrailler, S. 2011. *Acanthochelys pallidipectoris* (Freiberg 1945)-Chaco Side-Necked Turtle. *Chelonian Research Monographs*, 5: 065. 1–065. 7.
- Vitt, L. J. 1982. Sexual dimorphism and reproduction in the microteiid lizard, *Gymnophthalmus multiscutatus*. *Journal of Herpetology*, 16: 325–329.
- Vitt, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard, *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia*, 1983: 359–366.
- Vitt, L. J. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology*, 25: 79–90.
- Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2008. *Herpetology, third edition: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.
- Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2013. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.
- Vitt, L. J.; J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*, 112: 595–608.
- Vitt, L. J.; Lacher, T. E. 1981. Behavior, Habitat, diet, and reproduction of the iguanid lizard *Polychrus acutirostris* in the caatinga of northeastern Brazil. *Herpetologica*, 37: 53–63.

- Vizcaíno S. F. 1995 Identificación específica de las "mulitas", género *Dasybus* L. (Mammalia, Dasyopodidae), del noroeste argentino. Descripción de una nueva especie. Mastozoología. Neotropical, 2: 5–13.
- Vizcaíno, S. F.; Abba, A. M.; García Esponda, C. 2006. Magnaorden Xenarthra: 46–56. En: Barquez, R. M.; Diaz, M. M.; Ojeda, R. A. (Eds.) Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, 356 pp.
- Vogel, P. 2005. The current molecular phylogeny of eutherian mammals challenges previous interpretations of placental evolution. Placenta, 26: 591–596.
- Vogt, R. C. 2008. Tortugas Amazónicas. Gráfica Biblos, Lima, 104 pp.
- Vorobyev, M. 2003. Coloured oil droplets enhance colour discrimination. Proceedings of the Royal Society of London, Serie B, 270: 1255–1261.
- Vorobyeva, E.; Schultze, H. P. 1991. Description and systematics of Panderichthyid fishes with comments on their relationships to tetrapods: 68–109. En: Schultze, H. P.; Trueb, L. (Eds.) Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and Consensus. Comstock Publ. Assoc.
- Voskoboynik, A.; Neff, N. F.; Sahoo, D.; Newman, aM.; Pushkarev, D.; Koh, W.; Quake, S. R. 2013. The genome sequence of the colonial chordate, *Botryllus schlosseri*. eLife 2: e00569–e00569.
- Voss, R. S.; Jansa, S. A. 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, 322: 1–177.
- Vrcibradic, D.; Rocha, C. F. D. 1996. Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in southeastern Brazil. Journal of Herpetology, 30: 60–67.
- Wachtler, F.; Jacob, M. 1986. Origin and development of the cranial skeletal muscles. Bibl Anat, 24-46.
- Wada, H. 1988. Evolutionary history of free swimming and sessile lifestyles in urochordates as deduced from 18S rDNA molecular phylogeny. Molecular Biology and Evolution, 15: 1189–1194.
- Wada, H.; Makabe, K. 2006. Genome duplications of early vertebrates as a possible chronicle of the evolutionary history of the neural crest. International Journal of Biological Sciences, 2: 133–141.
- Wada, H.; Makabe, K. W.; Nakauchi, M.; Satoh, N. 1992. Phylogenetic Relationships between Solitary and Colonial Ascidi-ans, as Inferred from the Sequence of the Central Region of their Respective 18s rDNAs. The Biological Bulletin, 183: 448–455.
- Wada, H.; Okuyama, M.; Satoh, N.; Zhang, S. C. 2006. Molecular evolution of fibrillar collagen in chordates, with implications for the evolution of vertebrate skeletons and chordate phylogeny. Evolution Development, 8: 370–377.
- Waddell, P. J.; Kishino, H.; Ota, R. A. 2001. Phylogenetic foundation for comparative mammalian genomics. Genome Informatics, 12: 141–154.
- Waddell, P. J.; Okada, N.; Hasegawa, M. 1999. Towards resolving the interordinal relationships of placental Mammals. Systematic Biology, 48: 1–5.
- Waddell, P. J.; Shelley, S. 2003. Evaluating placental inter-ordinal phylogenies with novel sequences including RAG 1, gamma-fibrinogen, ND 6, and mt-tRNA, plus MCMC-driven nucleotide, amino acid, and codon models. Molecular Phylogenetics and Evolution, 28: 197–224.
- Waddell, P.; Okada, N.; Hasegawa, M. 1999. Toward resolving the interordinal relationships of placental mammals. Systematic Biology, 48: 1–5.
- Waddell, P.J.; Kishino, H.; Ota, R. 2001. A phylogenetic foundation for comparative mammalian genomics. Genome Inform, 12: 141–154.
- Wagner, E.; Levine, M. 2012. FGF signaling establishes the anterior border of the *Ciona* neural tube. Development 139, 2351–2359.
- Wagner, G. P.; Amemiya, C.; Ruddle, F. 2003. Hox cluster duplications and the opportunity for evolutionary novelties. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS), 100: 14603–14606.
- Wagner, G. P.; Chiu, C. -H. 2001. The tetrapod limb: a hypothesis on its origin. Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution), 291: 226–240
- Wahlert, J. H.; Sawitzke, S. L.; Holden, M. E. 1993. Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae). American Museum Novitates, 3061: 1–32.
- Wake, M. H.; Donnelly, M. A. 2009. A new lungless caecilian (Amphibia: Gymnophiona) from Guyana. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences, 277: 915–922.
- Waldo, K. L. et al. 2001. Conotruncal myocardium arises from a secondary heart field. Development 128, 3179–3188.
- Walker, E. 1975. Mammals of the world. The Johns Hopkins University Press Baltimore and London.; 3ª edición, tomo 1: 1–644; tomo 2: 647–1500.
- Wallace, M. P. 2002. New World vultures (Cathartidae): 275–285. En: Hutchins, M.; Jackson, J. A.; Bock, W. J.; Olendorf, D. (Eds.) Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volumes 8–11, Birds I-IV. Farmington Hills, MI: Gale Group, 2002.
- Wallau, B. R.; Schmitz, A.; Perry S. F. Lung morphology in rodents (Mammalia, Rodentia) and its implications for systematics. Journal of Morphology, 246: 228–248.
- Waller, T. 1988. Notas sobre la distribución de *Acanthochelys spixii* (D. y B.; 1835) y *Acanthochelys pallidipectoris* (Freiberg, 1945) en la Argentina (Testudines: Chelidae). FVSA-Amphibia Reptilia (conservación), 1: 93–98.
- Waller, T. 2000. Categorización de los Yacarés de Argentina: 45–50. En: Lavilla, E. O.; Richard, E.; Scrocchi, G. J. (Eds.) Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina (AHA), Tucumán.

- Waller, T.; Chebez, J. C. 1987. Notas sobre las tortugas de la provincia de Misiones, Argentina e inclusión de *Phrynops williamsi* Rhodin y Mittermeier, 1983 (Testudines: Chelidae) en la herpetofauna argentina. *Historia Natural*, 7: 53–59.
- Wang, D.; Oakley, T.; Mower, J.; Shimmin, L. C.; Yim, S.; Honeycutt, R. L.; Tsao, H.; Li, W. H. 2004. Molecular evolution of bat color vision genes. *Molecular Biology and Evolution*, 21 (2): 295–302.
- Wang, M.; Wang, X.; Wang, Y.; Zhou, Z. 2016. A new basal bird from China with implications for morphological diversity in early birds. *Scientific reports*, 6: 19700.
- Wang, N.; E. L. Braun; R. T. Kimball. 2012. Testing hypotheses about the sister group of the passeriformes using an independent 30–locus data set. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 737–750.
- Wang, W., Razy-Krajka, F., Siu, E., Ketcham, A.; Christiaen, L. 2013. NK4 antagonizes *Tbx1/10* to promote cardiac versus pharyngeal muscle fate in the ascidian second heart field. *PLoS Biology* 11, e1001725.
- Wang, X.; Tedford, R. H.; Van Valkenburg, B.; Wayne, R. K. 2004. Phylogeny, classification and evolutionary ecology of Canidae. 8–20. En: Sillero-Zubiri, C.; Hoffman, M.; McDonald, D. W. (Eds.) *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, 430 pp.
- Watanabe, Y. et al. 2012. Fibroblast growth factor 10 gene regulation in the second heart field by *Tbx1*, *Nkx2-5*, and *Islet1* reveals a genetic switch for down-regulation in the myocardium. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 18273–18280.
- Waters, J. M.; López, J. A.; Wallis, G. P.; Westneat, M. 2000. Molecular phylogenetics and biogeography of galaxiid fishes (Osteichthyes: Galaxiidae): dispersal, vicariance, and the position of *Lepidogalaxias salamandroides*. *Systematic Biology*, 49: 777–795.
- Wedel, M. J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 344–357.
- Wedel, M. J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in Sauropods and its implications for mass estimates: 201–228. En: Wilson, J. A.; Curry-Rogers, K. (Eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley.
- Weeks, D. M.; Espinoza, R. E. 2013. Lizards on ice: Comparative thermal tolerances of the world's southernmost gecko. *Journal of Thermal Biology*, 38: 225–232.
- Weichert, C. K. 1966. *Elementos de anatomía de los cordados*. McGraw-Hill, New York. 509 pp.
- Weinstock, J.; Shapiro, B.; Prieto, A.; Marín, J. C.; González, B. A.; Thomas, P. G. M.; Willerslev, E. 2009. The Late Pleistocene distribution of vicuñas (*Vicugna vicugna*) and the “extinction” of the gracile llama (“*Lama gracilis*”): New molecular data. *Quaternary Science Reviews*, 28: 1369–1373.
- Weir, J. T.; Bermingham, E.; Schluter, D. 2009. The Great American Biotic Interchange in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 21737–21742.
- Weisrock, D. W.; Harmon, L. J.; Larson, A. 2005. Resolving deep phylogenetic relationships in salamanders: Analyses of mitochondrial and nuclear genomic data. *Systematic Biology*, 54: 758–777.
- Wells, K. D. 2010. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- Welsey-Hunt, G. D.; Flynn, J. J. 2005. Phylogeny of the Carnivora: basal relationships among the Carnivoramorpha, and assessment of the position of 'Miacioidea' relative to Carnivora". *Journal of Systematic Palaeontology*, 3 (1): 1–28.
- Welty, J. 1982. *The life of birds*. Saunders College Publishing. 3ª Edición.; 754 pp.
- Weng, Y. -Z.; Song, H. -X.; Fang, Y. -Q. 2006. Distribution of prolactin and PRL receptor-like immunoreactivities in the nervous system, Hatschek's pit and other tissues of amphioxus *Branchiostoma belcheri*. *Acta Zoologica Sinica*, 52: 907–915.
- Werneburg, I.; Sánchez-Villagra, M. R. 2009. Time of organogenesis support basal sauropsid position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 1–9.
- Wetherbee, B. M.; Cortés, E. 2004. Food consumption and feeding habits: 225–246. En: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (Eds.) *Biology of Sharks and their relatives*. CRC Marine Biology Series, Press. Boca Raton, Florida.
- Whidden, H. P. 2002. Extrinsic snout musculature in Afrotheria and Lipotyphla. *Journal of Mammalian Evolution*, 9: 161–184.
- White, D. 2010. Southern Right Whal. En Fitzpatrick, Lisa. *Defying Extinction - Partnerships to Safeguard Global Biodiversity*. Earth in Focus. p. 7.
- Wible, J. R. 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11: 1–28.
- Wible, J. R. 2006. *The Phylogeny of Living and Extinct Armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): A Craniodental Analysis. Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*: University of Chicago Press, Chicago, IL: 153–198.
- Wible, J. R.; Rougier, G. W.; Novacek, M. J.; Asher, R. J. 2007. Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. *Nature*, 447: 1003–1006.
- Wicht, H.; Lacalli, T. 2005. The nervous system of amphioxus: structure, development, and evolutionary significance. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 122–150.
- Wiens, J. J.; Bonnett, R. M.; Chippindale, P. T. 2005. Ontogeny discombobulates phylogeny: paedomorphosis and higher-level salamander relationships. *Systematic Biology*, 54: 91–110.

- Wiens, J. J.; Brandley, M. C.; Reeder, T. W. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in Squamate Reptiles. *Evolution*, 60: 123–141.
- Wiens, J. J.; C. A. Kuczynski; T. Townsend; T. W. Reeder; D. G. Mulcahy; J. W. Sites JR. 2010. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. *Systematic Biology*, 59: 674–688.
- Wiens, J. J.; Hutter, C. R.; Mulcahy, D. G.; Noonan, B. P.; Townsend, T. M.; Sites Jr.; J. W.; Reeder, T. W. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biol. Lett.*, 8: 1043–1046.
- Wiens, J. J.; Kuczynski, C. A.; Hua, X.; Moen, D. S. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 871–882.
- Wiens, J. J.; Slingsluff, J. L. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguillid lizards. *Evolution*, 55: 2303–2318.
- Wildman, D. E.; Chen, C.; Erez, O.; Grossman, L. I.; Goodman, M.; Romero, R. 2006. Evolution of the mammalian placenta revealed by phylogenetic analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103: 3203–3208.
- Wildman, D. E.; Uddi, M.; Liu, G.; Grossman, L. I.; Goodman, M. 2003. Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*. *Proceedings of the National Academy of Science*, 100: 7181–7188.
- Wilkinson, M.; E. Sherratt, F. Starace D. J. Gower. 2013. A new species of skin-feeding caecilian and the first report of reproductive mode in *Microcaecilia* (Amphibia: Gymnophiona: Siphonopidae). *PloS one* 8(3: e57756): 1–11.
- Wilkinson, M.; Kupfer, A.; Marques-Porto, R.; Jeffkins, H.; Antoniazzi, M. M.; Jared, C. 2008. One hundred million years of skin feeding? Extended parental care in a Neotropical caecilian (Amphibia: Gymnophiona). *Biology Letters*, 4: 358–361.
- Wilkinson, M.; Nussbaum, R. A. 1999. Evolutionary relationships of the lungless caecilian *Atretochoana eiselti* (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae). *Zoological Journal Linnean Society*, 126: 191–223.
- Wilkinson, M.; San Mauro, D.; Sherratt, E.; Gower, D. J. 2011. A nine-family classification of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Zootaxa*, 2874: 41–64.
- Wilkinson, M.; Sherratt, E.; Starace, F.; Gower, D. J. 2013. A new species of skin-feeding caecilian and the first report of reproductive mode in *Microcaecilia* (Amphibia: Gymnophiona: Siphonopidae). *PloS one*, 8: e57756.
- Wiley, A. 1894. *Amphioxus and the ancestry of the vertebrates*. MacMillan Co.
- Williams, J. D.; Donadio, O. E.; Re, I. 1993. Notas relativas a la dieta de *Tupinambis rufescens* (Reptilia: Sauria) del noroeste argentino. *Neotrópica*, 39: 45–51.
- Williams, J. D.; Donadio, O.; Re, I. 1993. Notas relativas a la dieta de *Tupinambis rufescens* (Reptilia: Sauria) del noroeste argentino. *Neotrópica*, 39: 45–51.
- Williams, J.; Scrocchi, G. 1994. Ofidios de agua dulce de la República Argentina. En: Castellanos Z. A. (ed.) *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, 42: 1–55.
- Williams, P. H.; Humphries, C. J.; Vane-Wright, R. I. 1991. Measuring Biodiversity: Taxonomic Relatedness for Conservation Priorities. *Australian Systematic Botany*, 4: 665–679.
- Willmer, E. N. 1974. Nemertines as possible ancestors of the Vertebrates. *Biological Reviews*, 49: 321–363.
- Wilson, D.; Reeder, D. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Second Edition. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 1206 pp.
- Wilson, D.; Reeder, D. 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2. 142 pp.
- Wilson, G. P. 2014. Mammalian extinction, survival, and recovery dynamics across the Cretaceous-Paleogene boundary in northeastern Montana. Pp 365–392. En: Wilson G, Clemens WA, Horner J, Hartman JE (Eds.). *Through the End of the Cretaceous in the Type Locality of the Hell Creek Formation in Montana and Adjacent Areas*. Geological Society of America, Denver).
- Wilson, J. A. 2005. Overview of Sauropod Phylogeny and Evolution: 15–49. En: Wilson, J. A.; Curry-Rogers, K. (Eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley.
- Wilson, J. A. 2006. An Overview of Titanosaur Evolution and Phylogeny: 169–190. En: *Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense* (Ed.) *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, España.
- Winchell, C. J.; Martin, A. P.; Mallatt, J. 2004. Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 214–224.
- Winkler, J. D. 2006. Testing phylogenetic implications of eggshell characters in side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). *Zoology*, 109: 127–136.
- Wisner, R. L. 1999. Descriptions of Two New Subfamilies and a New Genus of Hagfishes (Cyclostomata: Myxinidae). *Zoological Studies*, 38: 307–313.
- Witzmann, F.; Werneburg, I. 2017. The palatal interpterygoid vacuities of temnospondyls and the implications for the associated eye- and jaw musculature. *The Anatomical Record*, 300: 1240–1269.
- Wood, B. 2002. Hominid revelations from Chad. *Nature*, 418: 133–135.
- Wood, B.; Richmond, B. G. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *Journal of Anatomy*, 197: 19–60.
- Woodburne, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea levels and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245–264.



- Woods, C. A. 1982. The history and classification of South American hystricognath rodents: Reflections on the far away and long ago: 377–392. Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 539 pp.
- Woods, C. A. 1993. Suborden Hystricognathi: 771–805. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Woods, C. A.; Kilpatrick, C. W. 2005. Infraorder Hystricognathi: 1552–1555. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Wozencraft, W. C. 1989. The phylogeny of the recent Carnivora: 495–535. En: Gittleman, J. L. (Ed.) Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Cornell University Press, Ithaca.
- Wozencraft, W. C. 1993. Order Carnivora. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds.) Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Wright, G. M.; Keeley, F. W.; Robson, P. 2001. The Unusual Cartilaginous Tissues of Jawless Craniates, Cephalochordates and Invertebrates. *Cell Tissue Research*, 304: 165–174.
- Wright, T. F.; Schirtzinger, E. R.; Matsumoto, T.; Eberhard, J. R.; Graves, G. R.; Sanchez, J. J.; Capelli, S.; Muller, H.; Scharpegge, J.; Chambers, G. K.; Flesicher, R. C. 2008. A multilocus molecular phylogeny of the parrots (Psittaciformes): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular Biology and Evolution* 25: 2141–2156.
- Wu, P.; Hou, L.; Plikus, M.; Hughes, M.; Scehnet, J.; Suksaweang, S.; Widelitz, R. B.; Jiang, T. X.; Chuong, C. M. 2004. Evolution of amniote integuments and appendages. *The International Journal of Developmental Biology*, 48: 248–267.
- Wu, X.-C.; Brinkman, D. B.; Russell, A. P. (1996). *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida: Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. *Canadian Journal Earth Sciences*, 33: 541–577.
- Wund, M.; Sorin, A.; Myers, P. 2006. "Prototheria" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed April 27, 2007 <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Prototheria.html>.
- Wüster, W.; Bernils, R. S. 2011. On the generic classification of the rattlesnakes, with special reference to the Neotropical *Crotalus durissus* complex (Squamata: Viperidae). *Zoologia (Curitiba)*, 28: 417–419.
- Wyneken, J. 2004. La Anatomía de las Tortugas Marinas. U. S. Dept. Comm. NOAA Technical Memo. NMFS-SEFSC-470; Miami, FL. 172 pp.
- Wynen, L. P.; Goldsworthy, S. D.; Inasley, S. J.; Adams, M.; Bickham, J. W.; Francis, J.; Gallo, J. P.; Rus Hoelzel, A.; Majluf, P.; White, R. W. G.; Sale, R. 2001. Phylogenetic relationships within eared seals (Otariidae: Carnivora): implications for the historical biogeography of the family. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21: 270–284.
- Xi Luo, Z.; Ji, Q.; Wible, J. R.; Xi Yuan, C. 2003. An Early Cretaceous Tribosphenic Mammal and Metatherian Evolution. *Science*, 32: 1934–1940.
- Xu, X. 2006. Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters. *Integrative Zoology*, 1: 4–11.
- Xu, X. 2006. Palaeontology: Scales, feathers and dinosaurs. *Nature*, 440: 287–288.
- Xu, X.; Guo, Y. 2009. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica*, 47: 311–329.
- Xu, X.; Lai, R. 2015. The chemistry and biological activities of peptides from amphibian skin secretions. *Chemical reviews*, 115: 1760–1846.
- Xu, X.; Norell, M. A.; Kuang, X.; Wang, X.; Zhao, Q.; Jia, C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature*, 431: 680–684.
- Xu, X.; You, H.; Du, K.; Han, F. 2011. An Archaeopteryx-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, 475: 465–470.
- Xu, X.; Zheng, X.; Sullivan, C.; Wang, X.; Xing, L.; Wang, Y.; Pan, Y. 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature*, 521: 70–73.
- Xu, X.; Zhou, Z.; Dudley, R.; Mackem, S.; Chuong, C. M.; Erickson, G. M.; Varricchio, D. J. 2014. An integrative approach to understanding bird origins. *Science*, 346: 1253–293.
- Xu, X.; Zhou, Z.; Wang, X.; Luang, X.; Zhang, F.; Du, X. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421: 335–340.
- Yasui, K.; Kaji, T.; Morov, A. R.; Yonemura, S. 2014. Development of oral and branchial muscles in lancelet larvae of *Branchiostoma japonicum*. *Journal of Morphology* 275, 465–477.
- Yonezawa, T.; Kohnoc, N.; Hasegawa, M. 2009. The monophyletic origin of sea lions and fur seals (Carnivora; Otariidae) in the Southern Hemisphere. *Gene*, 441 (1-2): 89–99.
- Young, J. Z. 1971. La vida de los Vertebrados. Edic. Omega S. A.; segunda edición, 660 pp.
- Youson, J. H.; Potter, I. C. 1979. Is lamprey metamorphosis regulated by thyroid hormones? *American Zoologist*, 37: 439–458.
- Yovanovich, C. A. M.; Koskela, S. M.; Nevala, N.; Kondrashev, S.L.; Kelber, A.; Donner, K. 2017 The dual rod system of amphibians supports colour discrimination at the absolute visual threshold. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 372: 20160066.
- Yu, J. K.; Meulemans, D.; McKeown, S. J.; Bronner-Fraser, M. 2008. Insights from the amphioxus genome on the origin of vertebrate neural crest. *Genome research*, 18: 1127–1132.
- Yu, L.; Zhang, Y. P. 2006. Phylogeny of the caniform carnivora: evidence from multiple genes. *Genetica*, 127: 65–79.
- Yuri, T.; Kimball, R. T.; Harshman, J.; Bowie, R. C.; Braun, M. J.; Chojnowski, J. L.; .. Reddy, S. 2013. Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals. *Biology*, 2: 419–444.

- Yuri, T.; Mindell, D. P. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, "New World nine-primaried oscines" (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics Evolution*, 23: 229–243.
- Zaher H, Grazziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JC, Bonatto SL. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South America xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 49: 115–153.
- Zaher, H. 1998. The phylogenetic position of *Pachyrachis* within snakes (Squamata, Lepidosauria). *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 18: 1–3.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American Xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 240: 1–168.
- Zaher, H.; Grazziotin, F. G.; Cadle, J. E.; Murphy, R. T. W.; Moura-Leite, J. C. Bonato, S. L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 49: 115–153.
- Zaher, H.; Grazziotin, F. G.; Cadle, J. E.; Murphy, R. W.; Moura-Leite, J. C.; Bonatto, S. L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49: 115–153.
- Zaher, H.; Rieppel, O. 2002. On the phylogenetic relationships of the Cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrachis problematicus* (Squamata, Serpentes). *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 22: 104–109.
- Zamudio, K. R.; Bell, R. C.; Nali, R. C.; Haddad, C. F.; Prado, C. P. 2016. Polyandry, Predation, and the Evolution of Frog Reproductive Modes. *The American Naturalist*, 188(S1): S41–S61.
- Zardoya, R.; Meyer, A. 2001. On the origin of and phylogenetic relationships among living amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 7380–7383.
- Zardoya, R.; Meyer, A. 2001. The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften*, 88: 193–200.
- Zeng, L.; Swalla, B. J. 2005. Molecular phylogeny of the protochordates: chordate evolution. *Canadian journal of zoology*, 83: 24–33.
- Zervoudaki, S.; Frangoulis, C.; Svensen, C.; Christou, E. D.; Tragou, E.; Arashkevich, E. G.; . . Pagou, K. 2014. Vertical carbon flux of biogenic matter in a coastal area of the Aegean Sea: The Importance of Appendicularians. *Estuaries and Coasts*, 37: 911–924.
- Zhang, F.; Kearns, S. L.; Orr, P. J.; Benton, M. J.; Zhou, Z.; Johnson, D.; . . Wang, X. 2010. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature*, 463: 1075–1078.
- Zhang, F.; Zhou, Z. 2000. A primitive Enantiornithine Bird and the origin of feathers. *Science*, 290: 1955–1959.
- Zhang, G.; Miyamoto, M. M.; Cohn, M. J. 2006. Lamprey type II collagen and Sox9 reveal an ancient origin of the vertebrate collagenous skeleton. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 3180–3185.
- Zhang, P.; Zhou, H.; Chen, Y. -Q.; Liu, Y. -F.; Qu, L. -H. 2005. Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Systematic Biology*, 54: 391–400.
- Zhang, Y.; Shi, L. M. 1991. Riddle of giant panda. *Nature*, 352: 573.
- Zheng, Y.; Wiens, J. J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular phylogenetics and evolution*, 94: 537–547.
- Zhou Y, Wang S-R, Ma J-Z. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PLoS ONE* 12(3): e0174902.
- Zhou, K.; Li, H.; Han, D.; Bauer, A. M.; Feng, J. 2006. The complete mitochondrial genome of *Gekko gecko* (Reptilia: Gekkonidae) and support for the monophyly of Sauria including Amphisbaenia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 887–892.
- Zhou, X.; Xu, S.; Xu, J.; Chen, B.; Zhou, K.; Yang, G. 2011. Phylogenomic analysis resolves the interordinal relationships and rapid diversification of the Laurasiatherian mammals. *Systematic Biology*, 61 (1): 150–164.
- Zhou, Y.; Wang, S-R.; Ma, J-Z. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PLoS One*, 12 (3): e0174902.
- Zhu, M.; Ahlberg, P. E. 2004. The origin of the internal nostril of tetrapods. *Nature*, 432: 94–97.
- Zhu, M.; X. Yu, P. E. Ahlberg, B. Choo, J. Lu, T. Qiao, Q. Qu, W. Zhao, L. Jia, H. Blom, and Y. Zhu. 2013. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. *Nature*, 502: 188–193.
- Zhu, M.; Yu, X. 2004. A primitive fish close to the common ancestor of tetrapods and lungfish. *Nature*, 418: 767–770.
- Zhu, M.; Yu, X.; Choo, B.; Wang, J.; Jia, L. 2012. An antiarch placoderm shows that pelvic girdles arose at the root of jawed vertebrates. *Biology Letters*, 8: 453–456.
- Zhu, M.; Yu, X.; Janvier, P. 1999. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature*, 397: 607–610.
- Zhu, M.; Yu, X.; Wang, W.; Zhao, W.; Jia, L. 2006. A primitive fish provides key characters bearing on deep osteichthyan phylogeny. *Nature*, 44: 77–80.
- Ziermann, J. M., Miyashita, T.; Diogo, R. 2014. Cephalic muscles of Cyclostomes (hagfishes and lampreys) and Chondrichthyes (sharks, rays and holocephalans): comparative anatomy and early evolution of the vertebrate head. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Ziermann, J. M.; Diogo, R. 2013. Cranial muscle development in the model organism *Ambystoma mexicanum*: implications for tetrapod and vertebrate comparative and evolutionary morphology and notes on ontogeny and phylogeny. *The Anatomical Record (Hoboken)* 296, 1031-1048.

- Ziermann, J. M.; Diogo, R. 2014. Cranial muscle development in frogs with different developmental modes: direct development versus biphasic development. *Journal of Morphology* 275, 398-413.
- Zimmer, C. 2000. In search of Vertebrate origins: beyond brain and bone. *Science*, 287: 1576-1579.
- Zimmermann, E. A.; Gludovatz, B.; Schaible, E.; Dave, N. K.; Yang, W.; Meyers, M. A.; Ritchie, R. O. 2013. Mechanical adaptability of the Bouligand-type structure in natural dermal armour. *Nature communications*, 4.
- Zintzen, V.; Roberts, C. D.; Anderson, M. J.; Stewart, A. L.; Struthers, C. D.; Harvey, E. S. 2011. Hagfish predatory behaviour and slime defence mechanism. *Scientific Reports*, 1: 131.
- Ziswiler, V. 1980. *Zoología especial vertebrados*. Tomo I: Amniotas. 221 pp. Tomo II: Amniotas, 413 pp. Edic. Omega, Barcelona.
- Zuccon, D.; Prys-Jones, R.; P. C. Rasmussen; P. G. P. Ericson. 2012. The phylogenetic relationships and generic limits of finches (Fringillidae), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 581-596.
- Zug, G. R. 1993. *Herpetology. An introductory biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Inc. San Diego, New York, xvi + 527 pp.
- Zug, G. R.; Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology*. Academic Press, San Diego California.
- Zunino, G. E.; Vaccaro, O. B.; Canevari, M.; Gardner, A. L. 1995. Taxonomy of the genus *Lycalopex* (Carnivora, Canidae) in Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108: 729-747.