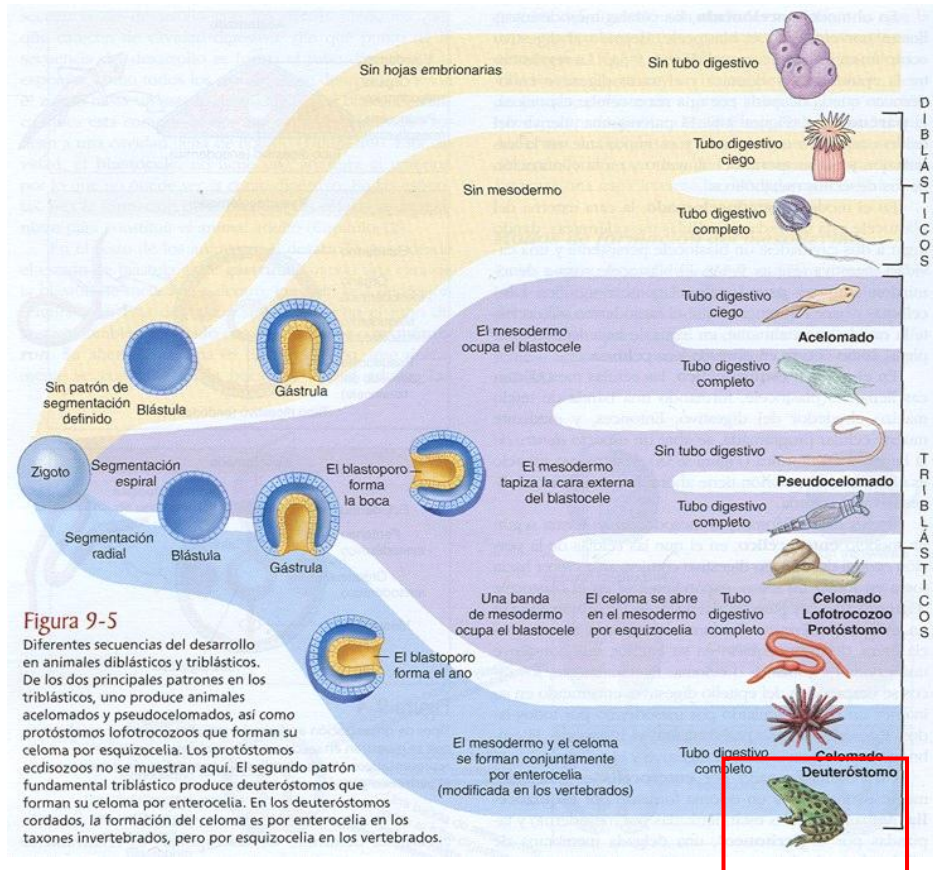


Práctico Nº 11 – Filo CHORDATA, Subfilo VERTEBRATA, Clase MAMMALIA

DOCENTE: Javier Vitancurt



INTRODUCCIÓN

Los mamíferos (del latín *mamma*, teta) son un grupo de vertebrados amniotas homeotermos y endotermos que presentan su cuerpo cubierto de pelos y alimentan a sus crías con leche proveniente de glándulas mamarias. Son el grupo con mayor diferenciación biológica en el reino animal. La esencia de los mamíferos se encuentra en la diversidad de formas y funciones y la flexibilidad individual de comportamiento que presentan sus integrantes.

Los mamíferos deben su enorme éxito evolutivo, en gran parte, a la eficacia de los mecanismos de *termorregulación*, que les ha permitido un alto nivel de actividad nocturna y colonizar todos los ecosistemas. Actualmente cubren todas las latitudes del planeta, desde los polos hasta el ecuador. Existen mamíferos acuáticos (marinos y de agua dulce), como los cetáceos y pinnípedos (que también viven en tierra), sirenios como las vacas marinas, monotremas como el ornitorrinco, mustélidos como la nutria, etc.; los hay también voladores, como los murciélagos; planeadores, como los dermópteros y algunas "ardillas voladoras"; y terrestres, éstos extendidos por los más diversos hábitats: regiones polares, trópicos, selvas, bosques templados, montañas, sabanas, desiertos, etc.

Durante su periodo adaptativo los mamíferos han manifestado una serie de mejoras o modificaciones anatómicas, la mayoría de ellas directamente relacionadas con la locomoción y forma de alimentarse. Se distinguen básicamente cinco tendencias evolutivas:

- 1) Aumento del tamaño del cuerpo**, que les permitió huir más fácilmente de sus depredadores y para obtener o capturar mejor el alimento.
- 2) Reducción y especialización de los dientes**, los cuales se fueron adaptando y especializando a las características o régimen de alimentación (carnívoros, herbívoros, insectívoros, etc.), y por lo general diferenciándose en incisivos, caninos, premolares y molares.
- 3) Aumento del tamaño del cerebro**, el cual creció igualmente en complejidad y capacidad intelectual.
- 4) Mayor número de ambientes colonizados**, se extendieron por todos los medios (preferentemente el terrestre), y colonizaron todos los hábitats, desde los más fríos e inhóspitos hasta los más cálidos y desérticos.
- 5) Aumento del tamaño y potencia de las extremidades**, se fortalecieron y adaptaron al tipo de marcha y también al tipo de alimentación, sea para correr, saltar, asir, desgarrar, e incluso volar como sucede con los quirópteros, etc.

Origen y evolución

Los mamíferos pertenecen a un grupo monofilético que desciende del linaje de los amniotas sinápsidos en el Carbonífero y que evolucionó a partir del Triásico, hace más de 200 millones de años. En el Carbonífero divergieron tres grandes grupos de amniotas que se diferenciaban en la estructura del techo del cráneo: sinápsidos, anápsidos y diápsidos. El grupo de los sinápsidos incluye a los mamíferos y sus antecesores y presentan un par de aberturas temporales en el cráneo para la inserción de los músculos de las mandíbulas. Los anápsidos no presentan ventana temporal (quelonios: tortugas) y los diápsidos presentan dos pares de aberturas temporales (dinosaurios, cocodrilos, lagartos, serpientes, aves y sus respectivos antecesores) (Figura 1).

Los sinápsidos fueron el primer linaje de amniotas que se dispersó ampliamente por el hábitat terrestre. En particular, los primeros sinápsidos se diversificaron en herbívoros y carnívoros (agrupados como **Pelicosaurios**) y fueron abundantes hasta principios del Pérmico (Figura 2). Los **terápsidos**, originados a partir de los primeros sinápsidos sobrevivieron más allá del Paleozoico y se caracterizaban por presentar las extremidades situadas debajo del cuerpo. Los **cinodontos**, un grupo de terápsidos que sobrevivió y pasó al Mesozoico (Figura 2), desarrolló una alta tasa metabólica, mayor musculatura mandibular, varios cambios esqueléticos, dientes **heterodontos**, huesos turbinados en la cavidad nasal y un paladar óseo secundario. A su vez perdieron las costillas lumbares. Dentro de este grupo, un pequeño grupo de carnívoros, los tritelodontidos es el que se asemeja más a los mamíferos.

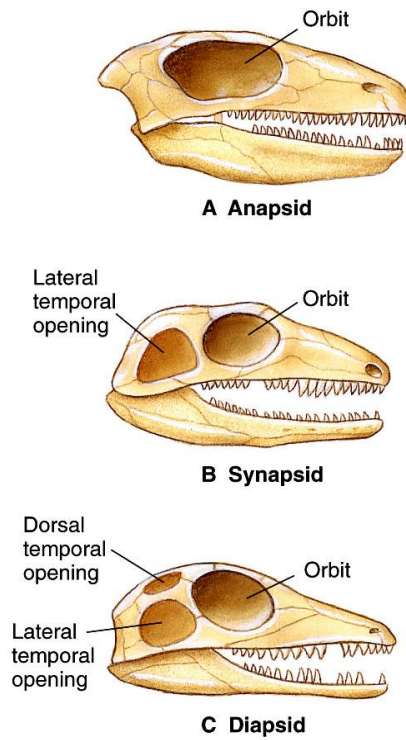


Figura 1. Cráneo de los primeros amniotas, con el patrón de aberturas temporal que distinguen a los tres grupos. Tomado de Hickman *et al.* (2008).

Los primeros mamíferos de finales del Triásico fueron pequeños animales (del tamaño de ratones) con un cráneo relativamente grande, mandíbulas masticatorias y dentición **difiodonta** (dientes que son reemplazados una sola vez; dientes de leche y dientes definitivos). La evolución de la articulación mandibular entre los huesos dentario y escamoso en los mamíferos, generó una reducción de los huesos de la articulación previa (en reptiles), el articular y el cuadrado, quedando realojados en el oído medio, dando lugar al martillo y yunque, respectivamente (Figura 3).

Durante el Triásico, los dinosaurios eran abundantes y diversos y los grupos sinápsidos no mamíferos se extinguieron. Sin embargo, los mamíferos sobrevivieron posiblemente como pequeñas criaturas nocturnas, semejantes a las musarañas. Durante el Cretácico, hace 54 millones de años, los mamíferos se diversificaron rápidamente. Esta radiación se puede explicar debido a la diversidad de ambientes que quedaron vacíos por la extinción de muchos grupos de amniotas al final del Cretácico (Figura 2).

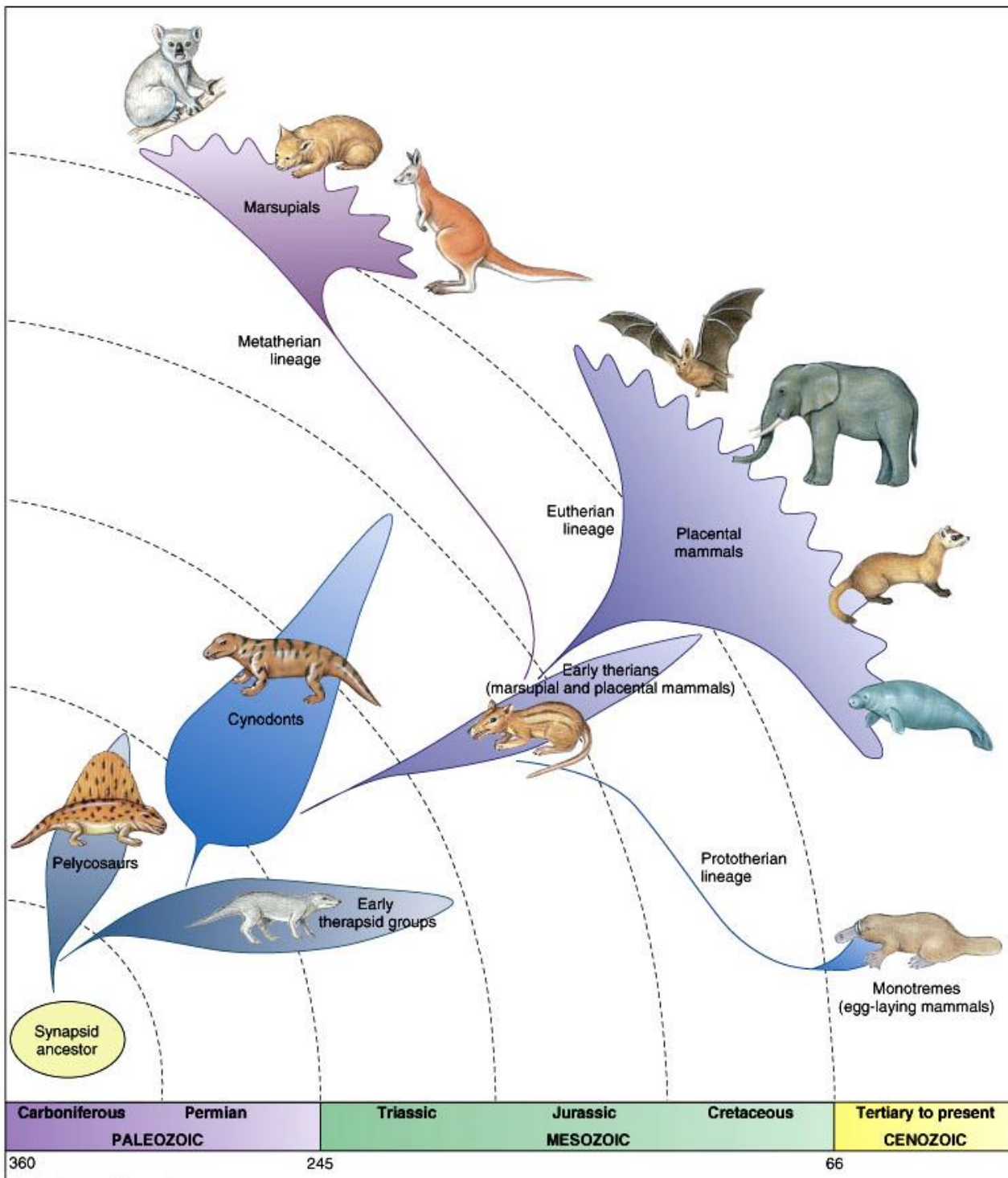


Figura 2. Evolución de los principales grupos de sinápsidos. Comenzó con los pelicosaurios a principios del Pérmico. Éstos sufrieron una extensa radiación y desarrollaron cambios en las mandíbulas, dientes y forma corporal, cuya tendencia continuó en sus sucesores, los terápsidos, especialmente en los cinodontos. En el Triásico, una línea de cinodontos dio lugar a los Terios, mamíferos placentarios. Los tres órdenes de mamíferos actuales derivan del mismo origen. La gran radiación de los mamíferos placentarios ocurrió en los períodos Cretácicos y Triásico. Tomado de Hickman *et al.* (2008)



Figura 3. Evolución de la articulación mandibular desde los primeros sinápsidos (*Dimetrodon*, Pelicosaurio) a un mamaliaforme (*Morganucodon* del Triásico, 250ma) (arriba) y del oído medio de los mismos ejemplares (abajo). Nótese que el hueso dentario se va extendiendo sobre la mandíbula y los huesos auricular y cuadrado se reducen hasta migrar hacia el oído medio, donde dan lugar al martillo y yunque, respectivamente (abajo).

En particular, los marsupiales de Australia han realizado de forma paralela la radiación adaptativa que en otras áreas geográficas del planeta realizaron los placentarios, existiendo especies marsupiales y placentarias que ocupan similares nichos ecológicos y hábitos de vida (Figura 4).

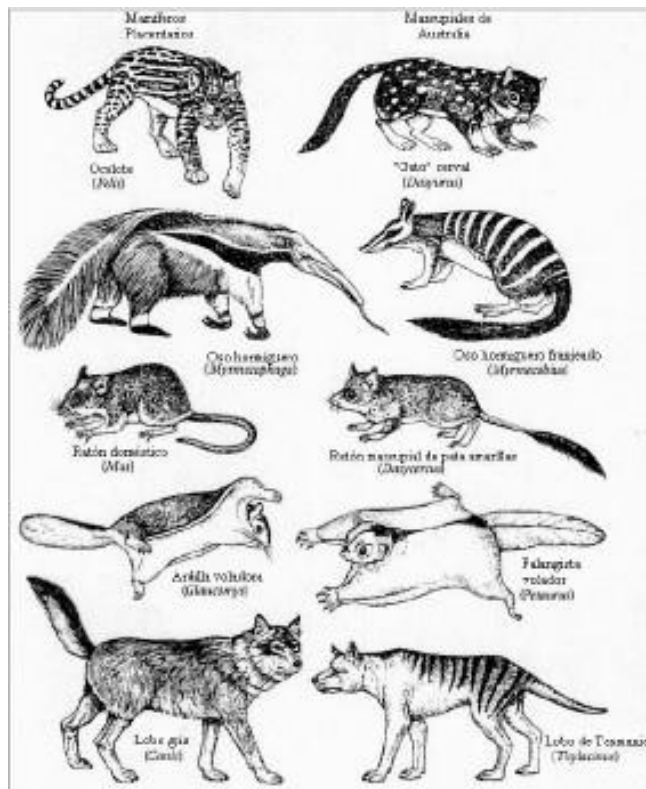


Figura 4. Evolución convergente de Marsupiales de Australia (derecha) y Mamíferos placentarios de otros continentes. Cada par es similar en la forma y en los hábitos ecológicos.

CARACTERÍSTICAS DIAGNÓSTICAS

- Vertebrados homeotermos y endotermos
- Cráneo **sinápsido** (un par de aberturas temporales), **dos cóndilos occipitales**, **paladar óseo secundario** y **huesos turbinados** en cavidad nasal
- Articulación entre el cráneo y la mandíbula ocurre entre los huesos **dentario y escamoso**.
- Presentan tres huesos en el oído medio: **estribo** (homólogo de la columela de los Reptiles), **martillo** (homólogo del articular de los Reptiles) y **yunque** (homólogo del cuadrado de los Reptiles).
- Oído medio rodeado por el **hueso timpánico** (homólogo del angular de los Reptiles).
- Párpados móviles
- Cámaras del corazón completamente separadas por un septo.
- Arco aórtico derecho completamente reducido. Eritrocitos no nucleados y bicóncavos.
- **Diafragma muscular**, que separa la cavidad abdominal de la torácica.
- Tegumento cubierto de **pelos** (aunque reducido en algunas especies) y cubierto por glándulas sudoríparas, sebáceas, odoríferas y **mamarias** (producción de leche).
- Dentición tecodonta, con dos generaciones de dientes (**difiodoncia**) y diferentes formas (**heterodoncia**).
- Desarrollo del pabellón auricular (oreja), con la excepción de los cetáceos y focas.
- Cerebro muy desarrollado, con notable ampliación de su superficie.
- Musculatura facial altamente diferenciada
- Fecundación interna: **huevos se desarrollan en un útero con unión placentaria** (rudimentaria en marsupiales, inexistente en monotremas), membranas fetales (**amnios, corion y alantoides**)

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

Los mamíferos se dividen en dos subclases de acuerdo a la forma de reproducción. La clase Mamíferos incluye 27 órdenes: un orden de monotremas perteneciente a la subclase Prototherios (incluye al ornitorrinco y equidna), siete órdenes de marsupiales y 19 órdenes de mamíferos placentarios, ambos pertenecientes a las subclase Terios y a las infraclases Metaterios y Euterios, respectivamente. Actualmente se conocen aproximadamente 5500 especies.

Subclase **Prototheria**

Infraclase Ornithodelphia –

Orden **Monotremas** (ovíparos): ornitorrinco y equidna

Presentan un hocico largo y estrecho en forma de pico que utilizan para alimentarse de invertebrados de agua dulce (ornitorrinco) o de hormigas (equidna). Las tres especies de este orden habitan Australia, Tasmania y Nueva Guinea. Son ovíparos, la hembra pone huevos que son incubados en el nido. Cuando nacen, las crías lame la leche directo del cuerpo del adulto (no tienen pezones), segregada a través de las glándulas mamarias. Presentan cloaca.

Subclase **Theria**

Infraclase **Metatheria** – marsupiales (vivíparos, marsupio)

1. Orden Didelphiomorpha (comadreja, zarigüeyas), 2. Orden Paucituberculados (ratones marsupiales), 3. Orden Microbioterios (monito del monte), 4. Orden

Dasiuromorfos (mamíferos carnívoros australianos), 5. Orden Peramelemorfos (bandicuts), 6. Orden Notorictemorfos (topo marsupial), 7. Orden Diprodontos (canguros, koalas, wombats)

Presentan un bolsillo o bolsa abdominal (marsupio) donde terminan de desarrollarse las crías muy prematuras y se adhieren al pezón para mamar. Tiene una placenta coriovitelina. Presenta una gestación corta y una lactancia larga. Presentan el paladar fenestrado y cinco pares de dientes incisivos. Habitan en Australia (260 especies), Sudamérica (80 especies) y América del Norte (1 especie).

Infraclase **Eutheria** – placentarios (vivíparos, placenta corioalantoidea)

1. Orden Xenartha (armadillos, hormigueros, perezosos), 2. Orden Artiodactyla (cerdos, camellos, ciervos, antílopes, ovejas, vacas, cabra), 3. Orden Perissodactyla (caballos, asnos, cebras, tapires, rinocerontes), 4. Orden Carnivora (zorros, cánidos, felinos, lobos marinos, osos), 5. Orden Lagomorpha (conejos, liebres), 6. Orden Rodentia (ratones, ratas, ardillas, carpincho, castor, nutria), 7. Orden Chiroptera (murciélagos), 8. Orden Cetacea (ballenas, delfines, marsopas), 9. Orden Primates (prosimios, monos, simios, humanos), 10. Orden Proboscidea (elefantes), 11. Orden Hyracoidea (damanes), 12. Orden Sirenia (vacas marinas y manatíes), 13. Orden Pholidota (pangolines), 14. Orden Scandentia (musarañas arborícolas), 15. Orden Tubulidentata (cerdo hormiguero), 16. Orden Dermoptera (lémures voladores), 17. Orden Insectivora (musarañas, erizos, tenrecs, topos)

Mamíferos vivíparos donde el embrión se desarrolla completamente dentro del útero materno durante largo tiempo y el mismo intercambia alimento y desechos a través de la placenta corioalantoidea con la madre. No existe cloaca. Cráneo con hemisferios cerebrales bien desarrollados y conectados por un cuerpo caloso.

FORMA Y FUNCION

Tegumentos y derivados

La piel de los mamíferos está formada por una epidermis, una dermis y una hipodermis (capa subcutánea).

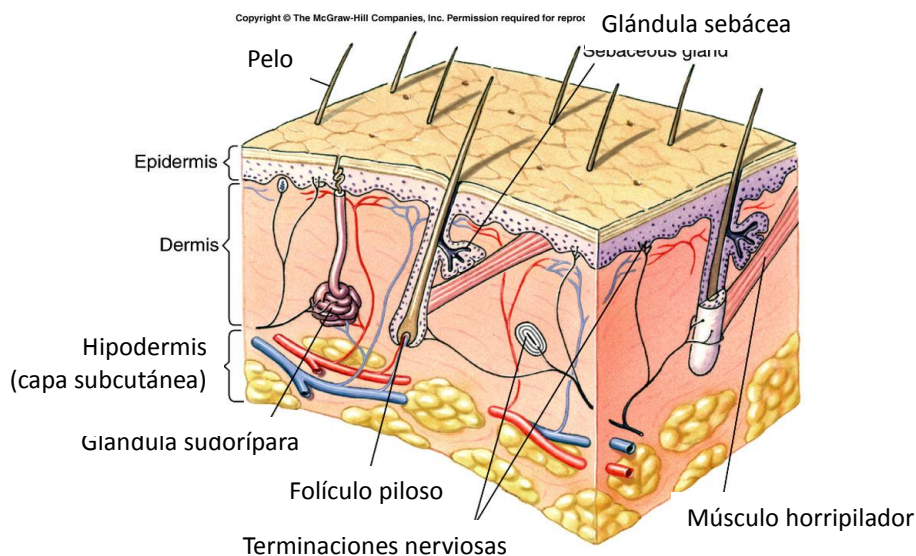


Figura 5. Estructura de la piel de un mamífero (ser humano).

Esta última es una capa de grasa que sirve de protección contra la pérdida de calor, que es especialmente gruesa en animales con importante masa muscular como cetáceos, elefantes o rinocerontes (Figura 5). La piel de los mamíferos consta de diversas estructuras y receptores sensoriales:

Glándulas

- *Glándulas sudoríparas*: participan en la regulación de la temperatura corporal (transpiración), aspectos del ciclo sexual y reconocimiento individual.
- *Glándulas odoríferas*: secretan hormonas y feromonas para defensa, reconocimiento sexual y comportamiento.
- *Glándulas sebáceas*: íntimamente asociadas con folículos pilosos (hay libres), secretan una sustancia aceitosa que lubrica e impermeabiliza el pelo y la piel.
- *Glándulas mamarias*: son glándulas sudoríparas modificadas presentes en ambos sexos (rudimentaria en los machos) que producen leche para alimentar a las crías. La leche es una mezcla acuosa de grasas, azúcares y proteínas. Se activan al momento del parto por efecto de hormonas ováricas y pituitarias. La ubicación en el cuerpo y el número de mamas varía dependiendo del número de crías por gestación, factores genéticos, de alimentación y ambientales según las especies (Figura 6).

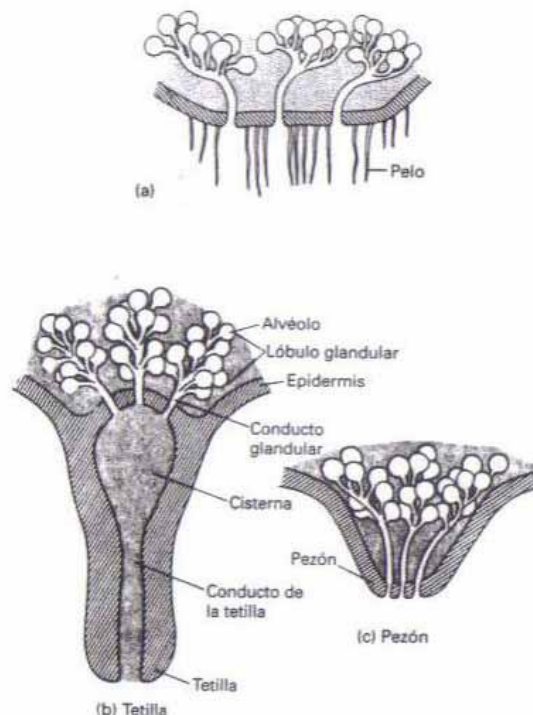


Figura 6. Glándulas Mamarias. El tejido de la glándula mamaria es un derivado del tegumento que se encuentra en la dermis, y sus conductos alcanzan la superficie atravesando la epidermis. Las glándulas mamarias están distribuidas en lóbulos, cada uno de los cuales están formados por un conjunto de alvéolos y sus conductos. **(a)** Las glándulas mamarias de los monotremas desembocan directamente en la superficie de la piel sin especializar, y los jóvenes presionan sobre ella su hocico, que tiene la forma del lugar donde desembocan éstas glándulas. **(b)** En algunos marsupiales y en muchos mamíferos placentarios los conductos de las glándulas mamarias desembocan a través de especializaciones del tegumento. La tetilla es una especialización tubular de la epidermis que se dilata en una cisterna basal, una cámara que recibe la leche de las glándulas mamarias antes de pasar por el conducto común de la tetilla a la cría que mama. **(c)** El pezón es una papila epidérmica alrededor de la cual se colocan directamente los flexibles labios de la cría para beber la leche secretada. Tomado de Kardong (1998).

Pelo

El pelo es una característica especial de los mamíferos. Están formados por la *raíz*, que se encuentra en el *folículo piloso*, a partir del cual crece continuamente, y el *tallo*, que está compuesto de células córneas muertas (queratina) y dispuestas en capas concéntricas (Figura 5). Su función es la del mantenimiento de la temperatura corporal, protección contra agentes externos, exceso de radiación ultravioleta, coloración defensiva, flotación, aviso de señales, entre otras.

El pelo recubre el cuerpo de los mamíferos formando el pelaje. El pelaje puede dividirse en distintos tipos de pelo: pelo de cobertura o principal y el vello o borra. El **pelo de cobertura** (de guarda o jarra) es de mayor longitud y grosor que el resto de los pelos y está pigmentado, participando en la protección y coloración del animal. El **vello** o borra es un pelo aislante, denso y suave con función de aislamiento térmico. En los mamíferos acuáticos como las nutrias el vello es un muy buen aislante del agua. En los cetáceos (ballenas y delfines) y sirénidos (manatíes y vacas marinas) apenas existe pelo, presentando pelos vestigiales en el hocico. Los pelos pueden especializarse en vibrisas (pelos sensitivos) o en púas (puercoespines y erizos).

La mayor parte de los mamíferos tienen dos mudas anuales del pelo, una en primavera y otra en otoño.

Garras, uñas y pezuñas

Las garras, uñas y pezuñas son formaciones queratinosas de mayor dureza que la piel que crecen en los extremos de los dedos de todos los mamíferos, a excepción de los de vida acuática que tienen modificadas sus extremidades, brindando protección y otras funciones. Las garras son características de los insectívoros, carnívoros y quirópteros. En el caso de los insectívoros, como osos, cerdos y marsupiales hormigueros, han desarrollado poderosas garras que les permiten abrir o rasgar los hormigueros y termiteros. En el caso de los carnívoros, las garras están especialmente diseñadas para lacerar la carne de sus presas.

Las uñas son formaciones córneas epidérmicas, que recubren la parte dorsal y terminal de los dedos, no sólo de los mamíferos, sino también de muchos otros vertebrados terrestres. Son típicas de los primates (uñas aplanadas o chatas). Además de una función defensiva o de agresión, sirven también como protección para los dedos. En muchos mamíferos las uñas son retráctiles para evitar su desgaste durante la carrera.

Las pezuñas son una cápsula córnea sólida que cubre las falanges terminales y se observan en ungulados (Figura 7).

Cuernos y astas

Los cuernos son vainas huecas de epidermis queratinizada que se disponen alrededor de un núcleo de hueso que sale del cráneo (Figura 8a). Son permanentes (no se mudan) y no se ramifican, aunque pueden estar curvados y siempre están presentes en los dos sexos. Se encuentran en la familia Bovidae (Orden Artiodactyla).

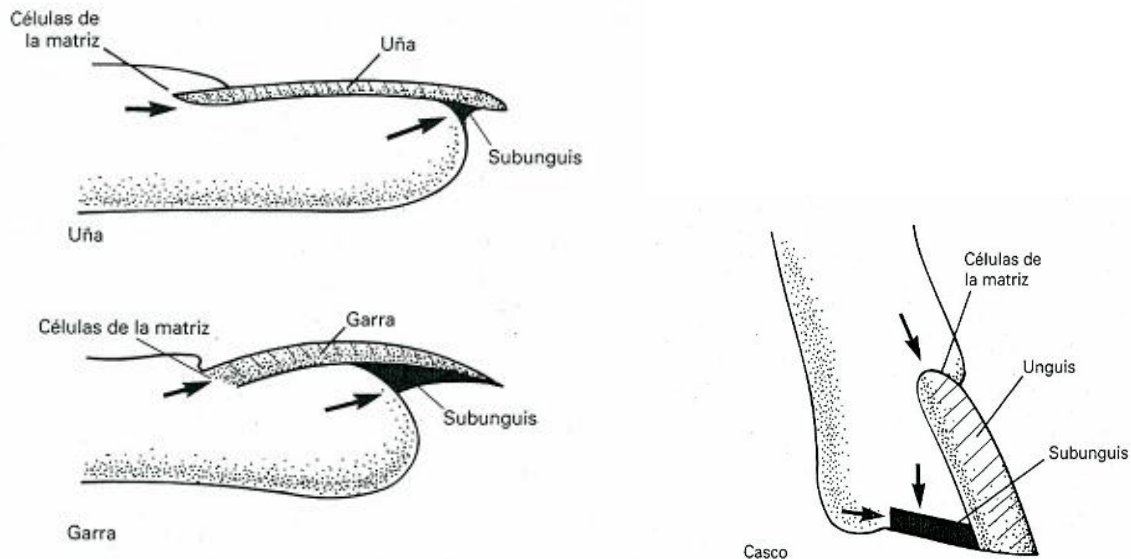


Figura 7. Uñas, garras y pezuñas-cascos de mamíferos. Las uñas son láminas de células epiteliales cornificadas sobre la superficie de los dedos que crece de una matriz de células en proliferación, donde la uña renueva empujando la ya existente (Orden Primates). Las garras son expansiones queratinizadas en el extremo de los dedos, curvadas y comprimidas lateralmente (anfibios, reptiles, aves, y mamíferos). Los cascos son láminas queratinizadas gruesas situadas sobre el extremo de los dedos de ungulados.

Las astas son totalmente óseas cuando están completamente formadas y se renuevan todos los años en cada estación reproductiva (Figura 8b). Durante el crecimiento, las astas se desarrollan por debajo de una cobertura de piel (terciopelo) que es desgastada por el macho cuando termina su crecimiento. Están presentes en la familia Cervidae (Orden Artiodactyla) y con las excepciones del caribú y el reno, sólo los machos portan astas. Los “cuernos” de los rinocerontes carecen de hueso y están formados por fibras queratinizadas compactadas y en las jirafas son salientes cartilaginosas osificadas con piel viva.

Ambas estructuras cumplen función defensiva, de reconocimiento social, o despliegue sexual.

Escamas

Son derivados cornificados de la epidermis. Presentes en la cola de algunos roedores y marsupiales. También cubren todo el cuerpo de los pangolines.

Armadura dérmica

Deriva de la dermis. Presente sólo en armadillos.

Barbas

Derivan del tegumento del interior de la boca de las ballenas (Misticetos). Consisten en láminas córneas queratinizadas que cuelgan de la mandíbula superior y se utilizan para filtrar el alimento del agua.

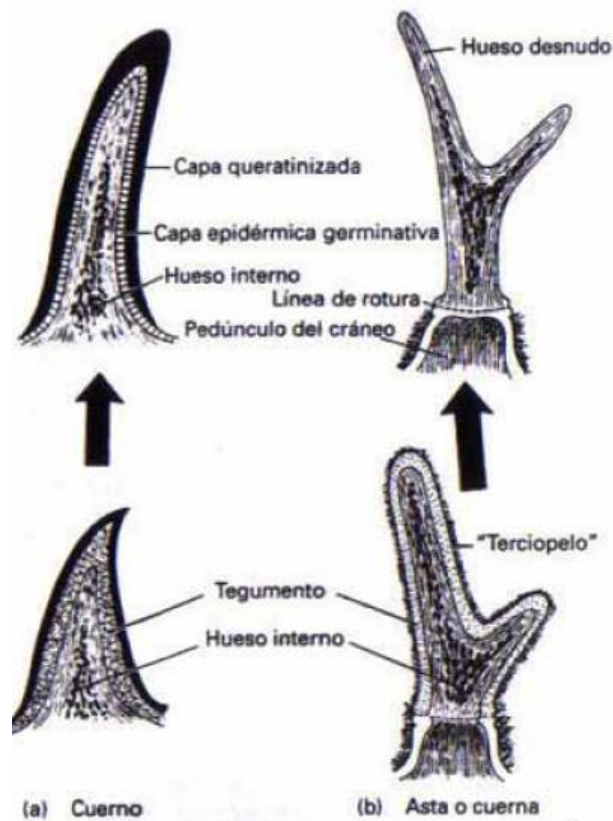


Figura 8. Cuernos y astas. **(a)** Los cuernos son salientes del cráneo cubiertas por el tegumento, que forma un estuche queratinizado. **(b)** Las astas también son extensiones del cráneo recubiertas de tegumento (terciopelo), el cual una vez seco, se cae, quedando las astas de hueso. Tomados de Kardong (1998).

Sistema esquelético

La tendencia en los mamíferos ha sido disminuir el número de huesos en el esqueleto, reduciéndose varios huesos del cráneo (Figura 3) y simplificando estructuras de extremidades y cinturas, con el fin de disminuir el peso del animal.

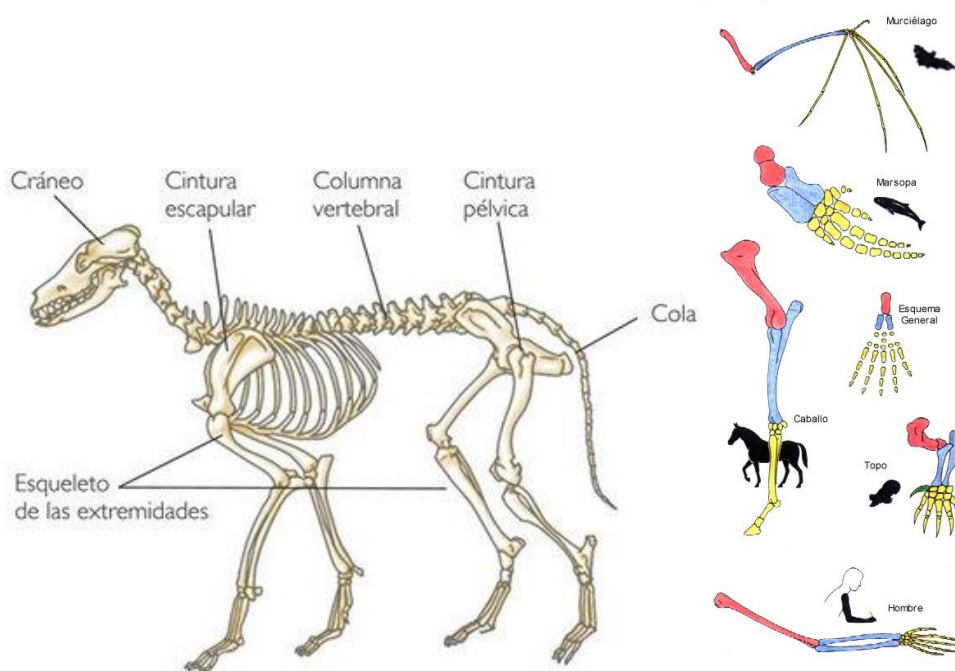


Figura 9. Esqueleto de mamíferos (perro) y estructura de las extremidades anteriores para de las diversas adaptaciones (vuelo, natación, carrera, excavación).

A nivel del cráneo, se aprecia una considerable reducción del número de huesos con respecto a los reptiles, a pesar, de contar con una mayor cavidad encefálica. La mandíbula, en particular está reducida a un único hueso (dentario) articulando directamente con el cráneo. El cráneo articula con el atlas mediante **dos cóndilos occipitales**. Un **paladar secundario** separa claramente la parte olfatorrespiratoria de la destinada a la nutrición, permitiendo al animal respirar mientras se alimenta. El oído se divide en tres partes: externa, media e interna. Los huesos del oído medio: **martillo y yunque** son propios de los mamíferos, mientras que el estribo está presente en los tetrápodos. Presentan huesos turbinados en cavidad nasal (cornetes) que subdividen a las fosas nasales y contribuyen al mantenimiento del calor corporal.

A nivel del esqueleto axial, se reconocen 5 regiones: cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal. Los principales movimientos de la columna durante la locomoción son en sentido vertical, lo que favoreció la reducción de las costillas lumbares. Los mamíferos presentan costillas libres sólo en la región torácica.

El esqueleto apendicular también cambió para permitir que las patas se coloquen bajo el tronco y el animal permanezca sostenido separado del suelo. La cintura pectoral está constituida por escápula y clavícula. Los monotremas tienen además interclavícula, coracoides anterior (precoracoides) y coracoides posterior. La cintura pélvica consta de tres huesos fusionados: ilion, isquion y pubis. En Monotremas y Marsupiales, los huesos epipúbicos se extienden hacia adelante a partir del pubis en ambos sexos.

En general los mamíferos presentan miembros pentadáctilos, aunque debido a las distintas evoluciones filogenéticas, se aprecia gran diversidad (Figura 10). Entre los animales terrestres podemos distinguir:

- **Plantígrados:** Animales que andan apoyando toda la superficie de la palma y la planta (Oso, insectívoros, monos, humanos, etc).
- **Digitígrados:** Animales que andan sobre los dedos, sosteniendo el cuerpo por metacarpos y metatarsos. Elevan las muñecas y tobillos y usualmente caminan y corren más ligero que los plantígrados; son más silenciosos y ágiles (conejos, roedores, muchos carnívoros, felinos).
- **Ungulígrados:** Animales que caminan con la punta de los dedos; número de dígitos reducidos; los que quedan son alargados y a veces unidos formando una pezuña o casco. Especializados para correr y/o sustratos rocosos. Se dividen en Artiodáctilos (dedos pares: 2 dedos, cerdo hipopótamos; 4 dedos, camello, girafa, vaca, oveja, llama, venado, cabra, búfalo) y Perisodáctilos (dedos impares: caballo, cebra, rinoceronte, burro).

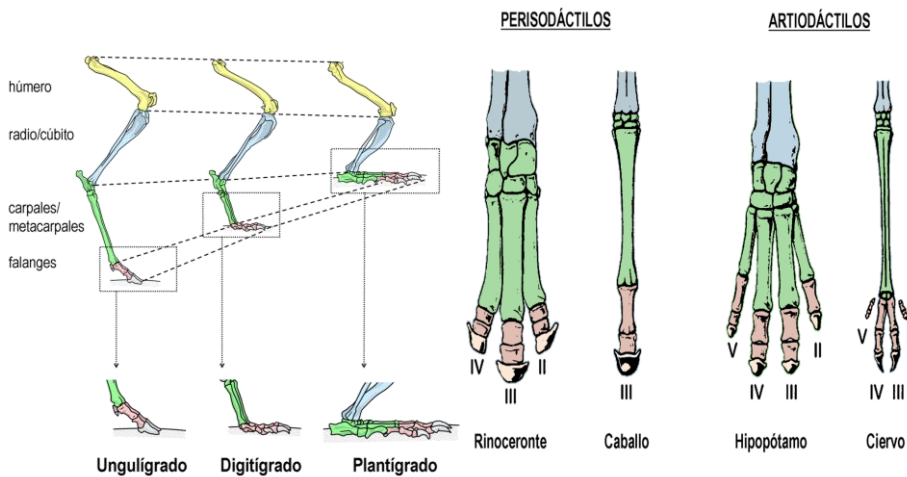


Figura 10. Modificación de miembros para la locomoción de mamíferos terrestres (izquierda). A la derecha se observa la diferencia entre Perisodáctilos y Artiodáctilos (Ungulados).

Musculatura

La musculatura de los mamíferos se caracteriza por un importante desarrollo de los músculos de los miembros (que proporcionan el impulso para la marcha), la presencia de un **diafragma muscular**, el desarrollo de los músculos de la masticación y de músculos dérmicos. El diafragma separa las cavidades torácica que contiene al corazón y los pulmones y abdominal donde se encuentran las vísceras, e interviene aumentando el volumen de aire para la respiración. Al relajarse, se arquea hacia delante y al contraerse se desplaza hacia atrás, aumentando el volumen de la caja torácica. La musculatura dérmica, que permite el movimiento de la piel y la expresión facial (boca, cejas, orejas, ojos), producen movimientos esenciales y expresiones. Además permiten la succión y también intervienen en la comunicación. La musculatura de los mamíferos representa aproximadamente del 30 al 50% del volumen corporal.

Respiración

El aparato respiratorio consta de la tráquea, la laringe (con las cuerdas vocales), los bronquios y los pulmones. El aire entra por la tráquea, la cual se divide sucesivamente en bronquios, bronquiolos, canales alveolares y alvéolos pulmonares, cada uno de menor diámetro. El intercambio gaseoso ocurre en los alvéolos. Estos alvéolos son pequeñas concavidades, revestidas de un epitelio muy fino que contiene una densa red de capilares. El aire entra y sale de los pulmones gracias a los movimientos de la caja torácica y del diafragma. Los mamíferos que viven en medios acuáticos presentan diversas adaptaciones del aparato respiratorio para realizar largas inmersiones.

Alimentación y nutrición

Todos los mamíferos tienen dientes, con excepción de las ballenas, los monotremas y los osos hormigueros, y sus modificaciones están relacionadas con lo que ingiere o come el animal. La dentición es tecodonta, pues los dientes se ubican en alvéolos dentro del hueso. Los dientes de los mamíferos se modificaron para realizar funciones específicas, como cortar, masticar, sujetar, desgarrar, triturar, etc. Estos dientes diferenciados se denominan heterodontos y se distinguen cuatro tipos de dientes: incisivos (coronas simples y extremos afilados, especializados para morder), caninos (coronas largas y cónicas, especializados para perforar), premolares y molares (coronas comprimidas y una o dos cúspides, especialmente diseñados para cortar, rebanar, triturar y masticar) (Figura 11). Todos los mamíferos además portan dos denticiones sucesivas (dentición difiodonta): la de leche (temporal) y la permanente, a excepción de los cetáceos.

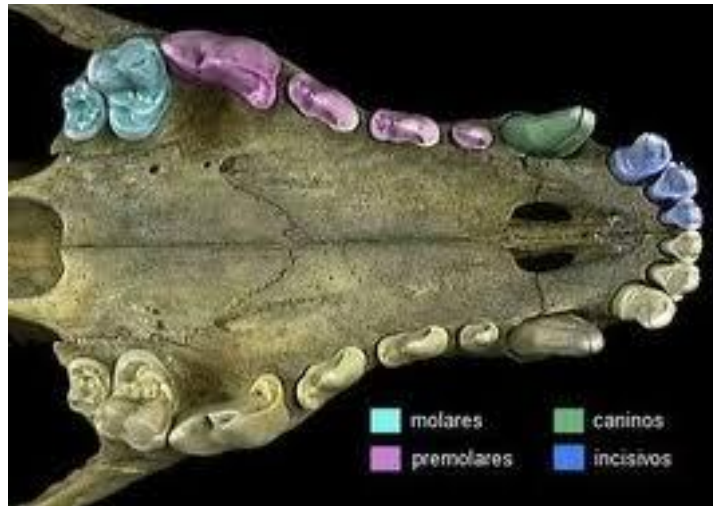


Figura 11. Tipos de dientes de mamíferos (heterodoncia).

Los dientes están formados por la corona y una o varias raíces, que se insertan en el hueso. Consisten de tres tejidos: dentina, esmalte (cubre la dentina en la corona) y cemento (cubre a la dentina en la raíz). Los dientes pueden clasificarse de varias maneras según:

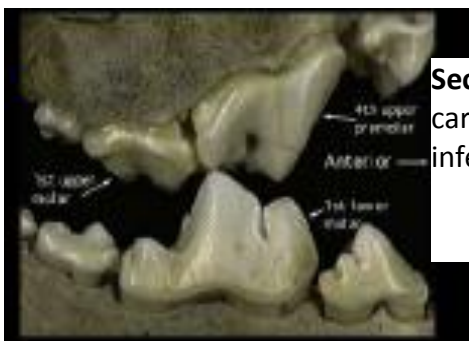
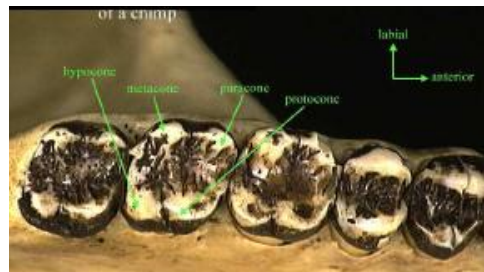
Crecimiento:

- **Braquiodontes:** se reconocen corona y raíz. Después de formado, no crece más y el desgaste rebaja la corona progresivamente.

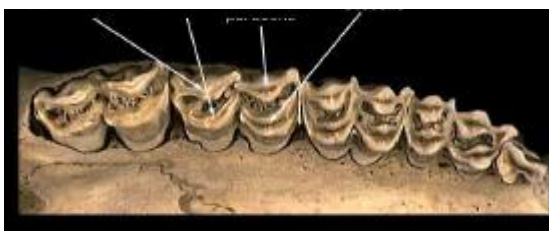
- **Hipsodontes:** dientes de crecimiento continuo. No se reconoce corona y raíz.

Morfología:

Bunodonte: forma casi cuadrada con 4 cúspides romas.
Omnívoros (cerdo, primates).

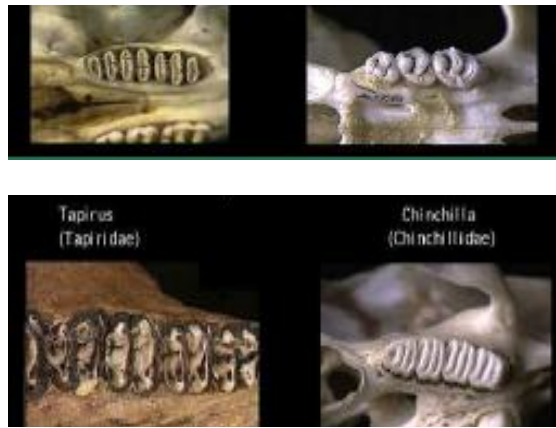


Secodontes: cúspides puntiagudas. Presentan muela carnívora (cuarto premolar superior y primer molar inferior) adaptados para cortar. Carnívoros.



Selenodonte: las cúspides toman forma de media luna. Algunos herbívoros (vaca, ciervo, llama).

Lofodonte: las cúspides se unen de dos en dos, transversalmente, mediante crestas rectas o un tanto arqueadas. Algunos herbívoros y roedores (caballo, tapir, carpincho).

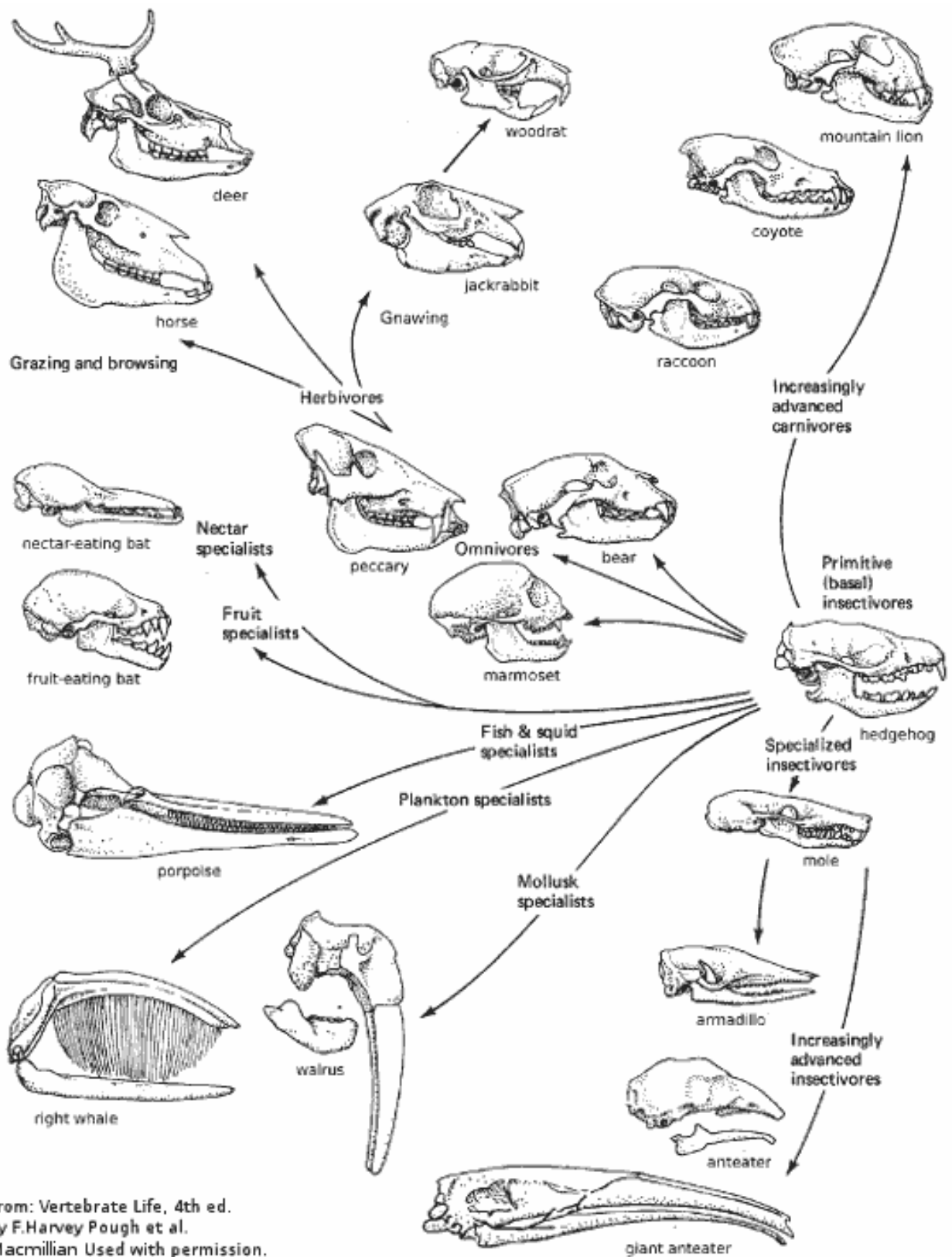


De acuerdo a los hábitos alimenticios, los mamíferos pueden dividirse en cuatro grupos tróficos: insectívoros, carnívoros, omnívoros y herbívoros (Figura 12).

En los mamíferos la lengua adquiere su máximo desarrollo y posee la musculatura más diferenciada entre los vertebrados. La parte posterior es muy musculosa y coloca el alimento entre los dientes con la ayuda de los músculos de las mejillas. La parte anterior es la que toma el alimento y puede ser vermiforme en los insectívoros, lamedora en los quirópteros frugívoros, etc. La lengua también colabora en el arreglo y limpieza del pelaje, la succión de la leche y la termorregulación por evaporación.

El estómago generalmente es una única cavidad con forma de saco, aunque está dividido en Cetáceos y Sirenios. Sin embargo, su forma y tamaño pueden ser muy variables; es muy grande en los herbívoros, ya que la digestión de los vegetales es más laboriosa. El estómago más especializado se encuentra en los rumiantes: presenta cuatro cámaras y permite que los animales ingieran rápidamente el alimento y luego lo mastiquen y digieran cuando se hallan a salvo de los depredadores (vacas, ciervos).

El intestino está dividido en delgado y grueso, pudiendo existir un ciego entre ambos (algunos herbívoros: caballos, conejos, elefantes, roedores). El intestino de los herbívoros es más largo que en los carnívoros y de una longitud intermedia en el caso de los animales omnívoros (Figura 13). En el ciego tiene lugar a la digestión de la celulosa a través de bacterias simbiotas, por lo que esta parte del intestino grueso es también muy grande en los herbívoros, excepto en los rumiantes, donde esta función se realiza en el estómago. Aunque los mamíferos suelen tener salidas separadas para los sistemas digestivo, reproductor y excretor, los monotremas, marsupiales y algunos insectívoros presentan cloaca.



From: Vertebrate Life, 4th ed.
 by F. Harvey Pough et al.
 Macmillan Used with permission.

Figura 12. Especialización alimenticia de los principales grupos tróficos de mamíferos euterios. Los primeros euterios eran insectívoros, todos los demás tipos proceden de ellos.

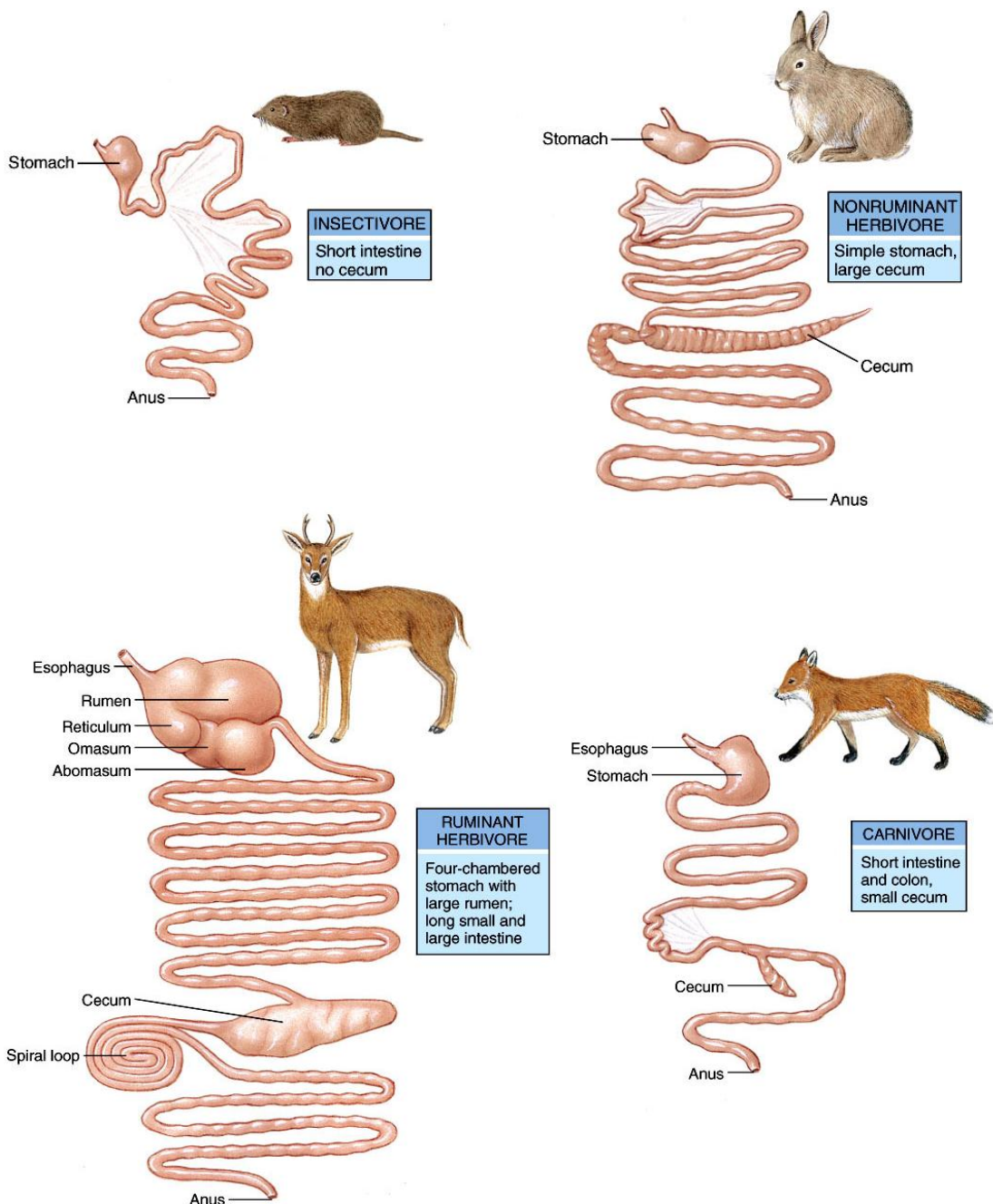


Figura 13. Morfología de los sistemas digestivos de los mamíferos de acuerdo a sus diferentes dietas.

Circulación

El corazón presenta **cuatro cámaras** que funcionan como una bomba doble. Los ventrículos están completamente separados por un septo. En los mamíferos que poseen una verdadera placenta existe un cambio drástico entre la circulación del adulto y la del feto. En el embrión, los pulmones no han entrado en funcionamiento y no les llega la sangre. El embrión toma el oxígeno de la placenta. En los individuos adultos, la sangre pasa de la aurícula derecha al ventrículo derecho y de allí a los pulmones. Desde los pulmones, la sangre oxigenada pasa a la aurícula izquierda y luego al ventrículo izquierdo, que la envía a la circulación general.

La **sangre** contiene tres tipos de células sanguíneas: eritrocitos (células bicóncavas en forma de disco y no tienen núcleo, su función es aumentar la capacidad de transporte de oxígeno); leucocitos (fagocitan bacterias y cuerpos extraños) y plaquetas (participan en el proceso de coagulación).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos

Se distingue del que se observa en el resto de los vertebrados por la forma del cerebro, su tamaño y la complejidad de la corteza cerebral. El cerebro consta de dos **hemisferios cerebrales** contiguos, que abarcan la mayor parte de la cavidad craneal. En los mamíferos placentarios, los hemisferios cerebrales alcanzan su máximo tamaño y están unidos entre si por una gran comisura blanca que constituye el **cuerpo calloso**. El cerebelo está muy bien desarrollado y situado en la parte trasera del encéfalo, es el encargado de los movimientos corporales, y por tanto del equilibrio, integrando informaciones relacionadas con los sentidos (vista, tacto y oído), tono muscular y el ajuste fino de las funciones motoras.

La visión estereoscópica está especialmente desarrollada entre los grupos arborícolas y carnívoros. La mayoría de los mamíferos nocturnos poseen **tapetum lucidum**, una capa reflectante que les permite la visión en bajas intensidades de luz. Algunos cetáceos, los cavadores y algunos mamíferos nocturnos han reducido notablemente su capacidad de visión.

La presencia de quimiorreceptores es la base del gusto. Las papilas gustativas suelen estar situadas en la lengua en los mamíferos y participan en la estimulación de la secreción de saliva y jugos gástricos. Si bien existen en humanos cuatro submodalidades: dulce, agrio, salado, amargo, éstas no se perciben de la misma manera en otros animales.

El olfato está muy desarrollado en mamíferos excepto en primates superiores y cetáceos. Presentan órgano de Jacobson (o vomerolfato), una bolsa revestida de epitelio olfativo que se comunica con la cavidad oral, y sirve para detectar feromonas y otras sustancias. El olfato es esencial para la captura de alimento y el reconocimiento entre individuos, la orientación, etc. Los bulbos y lóbulos olfatorios están más desarrollados en los insectívoros, carnívoros y roedores. En numerosas especies de cérvidos (poseen hasta 5 o 6 tipos de glándulas diferentes) la comunicación química adquiere gran importancia, así como también en los roedores.

El oído permite discriminar frecuencias excepcionalmente, una amplia sensibilidad a varias intensidades de sonido y direccionalidad. La **oreja** (pabellón auditivo externo) y el **conducto auditivo externo** largo, son propios de los mamíferos. La oreja falta en las focas, Cetáceos y algunos Insectívoros. El *oído medio* es una cámara llena de aire donde se alojan 3 huesos (martillo, yunque y estribo). En los mamíferos la lagena se enrolla para constituir la cóclea. Los Cetáceos y los Quirópteros (murciélagos) usan la ecolocalización para orientarse y obtener alimento. Existen adaptaciones para la recepción de señales en roedores subterráneos, o los cantos de llamada en primates Sudamericanos y de varios ungulados capaces de tener una adecuada propagación del sonido de varios kilómetros (Cérvidos).

Además de los receptores de la piel, los mamíferos tienen pelos especializados rígidos con elementos sensoriales en su base, llamados vibrisas. Las vibrisas se encuentran alrededor del hocico y les permiten detectar corrientes de aire, percibir distancia a obstáculos en la oscuridad o captar vibraciones producidas por las presas.

Excreción

Los riñones de los adultos conducen la orina a través del uréter hacia la vejiga urinaria, donde se acumula. Los uréteres pasan lateralmente alrededor de los ductos reproductivos para entrar en la vejiga. La orina sale de la vejiga hacia el exterior por la uretra. El riñón generalmente es compacto, aunque en Pinnípedos, Cetáceos, Úrsidos y bóvidos presenta numerosos lóbulos. La unidad básica

del riñón es el nefrón que cumple la función de eliminar desechos nitrogenados en forma de urea y mantener el equilibrio del agua. Los mamíferos de zonas desérticas son capaces de concentrar más la orina como forma de ahorrar agua.

Reproducción

En todos los mamíferos la fecundación es interna y excepto por los Monotremas que ponen huevos, los mamíferos son vivíparos. Los machos de todas las especies presentan un par de testículos y las hembras un par de ovarios.

Los testículos son oviformes y en algunos grupos se encuentran en la cavidad abdominal, en otros se sitúan junto a la pared abdominal (e.g. Cetáceos), a veces pasan temporalmente a una bolsa cutánea llamada escroto (algunos Insectívoros y Roedores) y en otros el escroto es permanente (Marsupiales, tapires, rinocerontes, Carnívoros y Pinnípedos). Asociadas a los conductos de salida o deferentes, hay varias glándulas sexuales: seminales, próstata y glándulas de Cowper. Presentan un único pene como órgano copulador, rodeado por una vaina de piel (prepucio). En los Monotremas y Marsupiales se ubica en el lado ventral interior de la cloaca, mientras que en los Placentarios es externo. Puede existir hueso peneano (baculum) en la parte anterior, que da rigidez al pene (Insectívoros, Quirópteros, Roedores, Carnívoros y Pinnípedos), el cual se usa como carácter sistemático.

Los ovarios presentan forma relativamente uniforme, excepto en Monotremas que producen huevos ricos en vitelo (similar a Reptiles). Ambos ovarios son funcionales y la fecundación ocurre en los oviductos. El desarrollo ocurre en el útero y luego permanece en un saco amniótico lleno de líquido, nutriéndose de la sangre materna a través de la placenta (Figura 14).

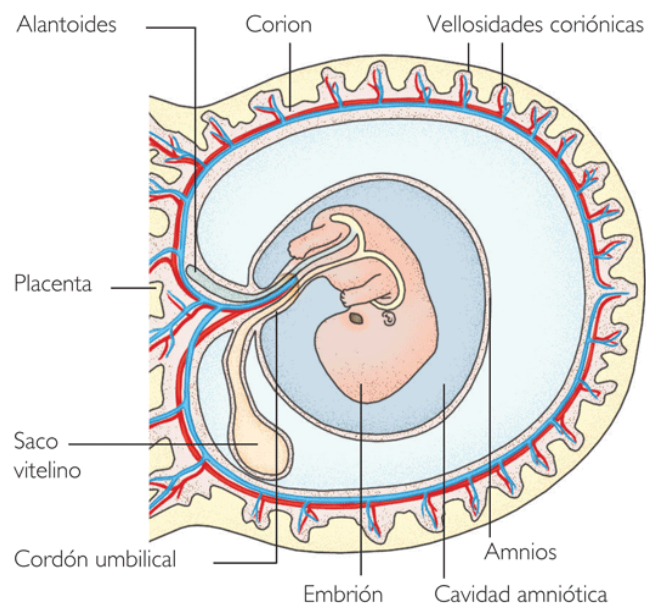


Figura 14. Desarrollo de un embrión de mamíferos euterios. Nótese la placenta y demás membranas embrionarias (amnios, corion y alantoides)

La **placenta** es característica de la subclase Terios. Es un órgano de intercambio entre el embrión en desarrollo y el útero materno, a través de la cual el embrión recibe nutrientes y oxígeno y libera su sangre de desechos. Existen dos tipos de placentas: **coriovitelina**: es el tipo más primitivo y se encuentra en los Marsupiales. El saco vitelino está muy agrandado formando una placenta. El blastocisto simplemente se hunde en una depresión de la mucosa uterina. El contacto se refuerza gracias a que la pared del blastocisto en contacto con el útero, se arruga aumentando la superficie

de absorción del embrión; **corioalantoidea**: presente en todos los Placentarios. El blastocisto se adhiere al útero y luego se hunde en el endometrio (pared del útero). Luego crecen las vellosidades coriónicas que profundizan dentro del endometrio al degradar localmente el tejido uterino. El útero se vasculariza mucho en el sitio de implantación. Facilita la difusión rápida de sustancias entre la circulación materna y fetal.

Ciclos reproductores

La mayoría de los mamíferos presentan estaciones de cría definidas y ajustadas a la época más favorable del año para criar. La cópula efectiva de la hembra está restringida a un determinado momento de un ciclo periódico (**ciclo estral**), donde es receptiva durante un período corto de tiempo, el estro o **celo**. El celo se manifiesta mediante modelos de comportamiento y sirve para sincronizar la disposición de ambos sexos a la reproducción. Generalmente la cópula y la fecundación ocurren continuas, aunque a veces existe implantación retardada (lobos marinos y focas). Existen animales monoéstricos (un celo por estación de cría: perros, zorros, murciélagos) o poliéstricos (estro recurrente: ratones de campo, ardillas, etc.). En humanos y monos del viejo mundo, este ciclo es algo diferente (ciclo menstrual).

Patrones de reproducción

Los Monotremas son ovíparos. El ornitorrinco pone dos huevos por estación de cría, los cuales son fecundados en el oviducto y los embriones se desarrollan en el útero durante 10-12 días. Luego los incuban en un nido excavado durante 12 días y luego de la eclosión el cuidado materno dura 16 semanas. Los equidnas incuban sus huevos en un saco abdominal.

Los marsupiales son vivíparos y presentan placenta coriovitelina. Las crías nacen aún como embriones y deben llegar desde la vagina al marsupio donde están los pezones. Los embriones permanecen de 8 a 42 días en la madre, 65 días de amamantamiento y la estancia en el marsupio es larga (hasta 250 días).

Los Placentarios también son vivíparos y presentan placenta corioalantoidea. En general, el embrión permanece en el útero materno alimentado por los nutrientes que recibe de la placenta. La gestación es larga y está relacionada con el tamaño corporal (14 días roedores a 22 meses en elefante). Los placentarios nacen con distintos grados de desarrollo, algunos muy inmaduros (ratones, conejos, Carnívoros) que nacen indefensos y ciegos, y otros más maduros (precoces o nidífugos extremos) como los ungulados y las ballenas.

ECOLOGÍA

Existe una gran diversidad de morfotipos y de roles ecológicos que cumplen las casi 5.500 especies existentes de mamíferos. Entre los herbívoros se cuentan miles de especies presa y entre los depredadores hay muchos que están en el tope de pirámides tróficas, tanto terrestres como acuáticas. Diversas especies carnívoras y omnívoras funcionan como controladores naturales de otras especies, ya sea de mamíferos o de otros grupos animales. Una multitud de herbívoros (en sentido amplio) son dispersores de semillas y polinizadores, y generan de ese modo una influencia determinante en el desarrollo y la conservación de diversas comunidades vegetales. Ciertos mamíferos actúan como especies ingenieras (e.g. los castores), siendo capaces de modificar sus ambientes y estructurar las comunidades y ecosistemas de los que forman parte.

Relación con el ser humano

Los mamíferos han representado y representan para la Humanidad muchos beneficios. Han sido domesticados con fines productivos, utilizados para experimentación, como animales de compañía, para exhibición, para consumo ya sea alimentación, protección, ornamentación, se han estudiado y estudian con diversos fines y sus poblaciones son manejadas en función de su uso y conservación. Algunas especies representan, sin embargo, vectores o reservorios de enfermedades y son responsables de cuantiosas pérdidas materiales, económicas y hasta humanas en algunos países. La relación del ser humano con los mamíferos silvestres es variada y compleja, y ocurre desde hace miles de años.

EL GRUPO EN URUGUAY

Una reciente revisión de mamíferos en Uruguay registró unas 128 especies (González y Martínez, 2010), perteneciendo a 9 ordenes, 33 familias, 91 géneros e incluyendo 6 especies extintas y 9 introducidas.

Brazeiro *et al.* (2008) desarrollaron un análisis territorial de la distribución de las especies de mamíferos del país, basadas en 11.000 registros de mamíferos terrestres y de las especies amenazadas, proponiendo una regionalización del territorio nacional. Detectaron tres grandes biozonas: región S y E, región centro N y región E-NE, donde los mamíferos presentaron afinidad geográfica. En particular, la zona E y NE del país (Treinta y tres, Cerro Largo, Tacuarembó y Rivera) presentó un mayor riqueza potencial de mamíferos, así como el mayor número de especies amenazadas.

En este link podrán encontrar un listado de las especies de mamíferos registradas para el Uruguay <http://zvert.fcien.edu.uy/mamif.html>

BIBLIOGRAFIA UTILIZADA

Brazeiro A, M Achkar, A Canavero, C Fagúndez, E González, I Grela, F Lezama, R Maneyro, L Bartesaghi, A Camargo, S Carreira, B Costa, D Núñez, I da Rosa & C Toranza. 2008. Prioridades Geográficas para la Conservación de la Biodiversidad Terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26. 48 pp.

González, E. y Martínez, J.A. 2010. Mamíferos del Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental (ed)

Hickman Jr. CP, LS Roberts, A Larson, H l'Anson & DJ Elsenhour. 2006. Principios integrales de zoología . 13a Edición. McGraw Hill Interamericana, España. 1022 pp.

Kardong, K. V. 1999. Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. Segunda edición. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, xx + 732 pág.

Szteren, D y Hernández, D. 2008. Práctico Mamíferos. Zoología de Vertebrados, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Monevideo, 21pp.

Solomon, E., Berg, L., Martin, D y Ville, C. 1998. Biología. McGraw-Hill Interamericana, México. 1305pp.