

# Introducción General a los Vertebrados (con énfasis en los Tetrápodos de la región)

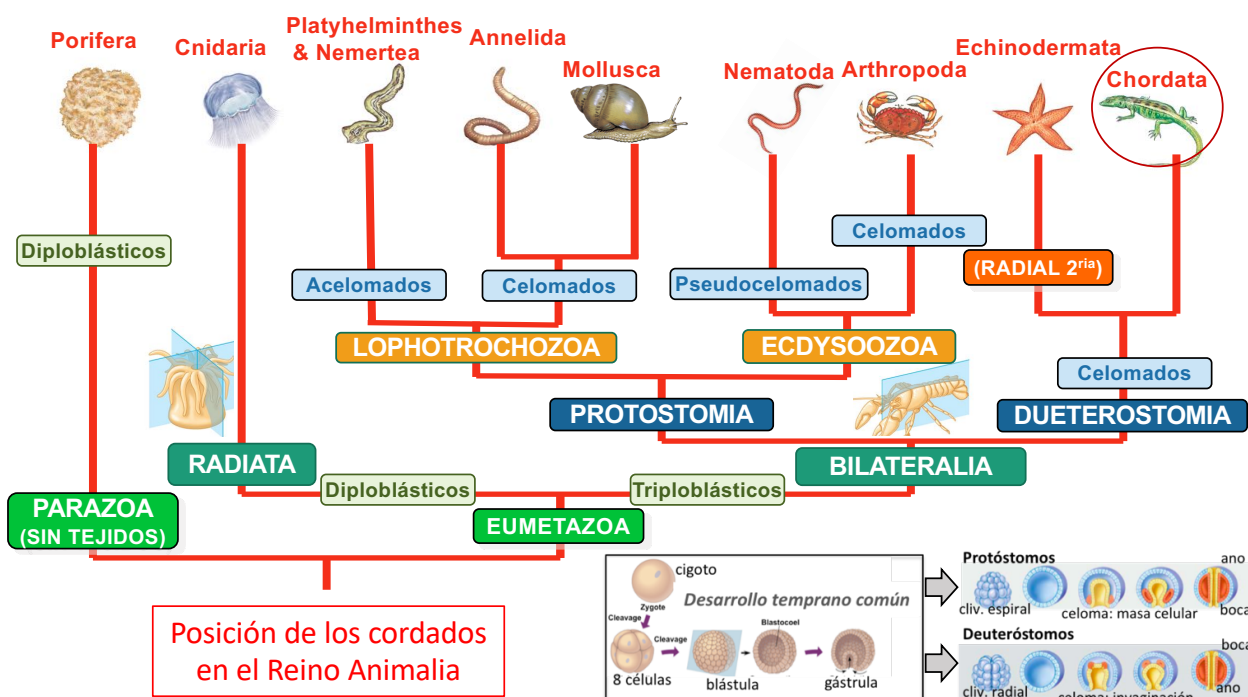
Ariel A. Farías, agosto 2024



## Cordados: Contexto Filogenético-Evolutivo

Este curso se enfocará en el estudio de los *vertebrados tetrápodos*. Éstos constituyen un clado particular dentro los cordados.

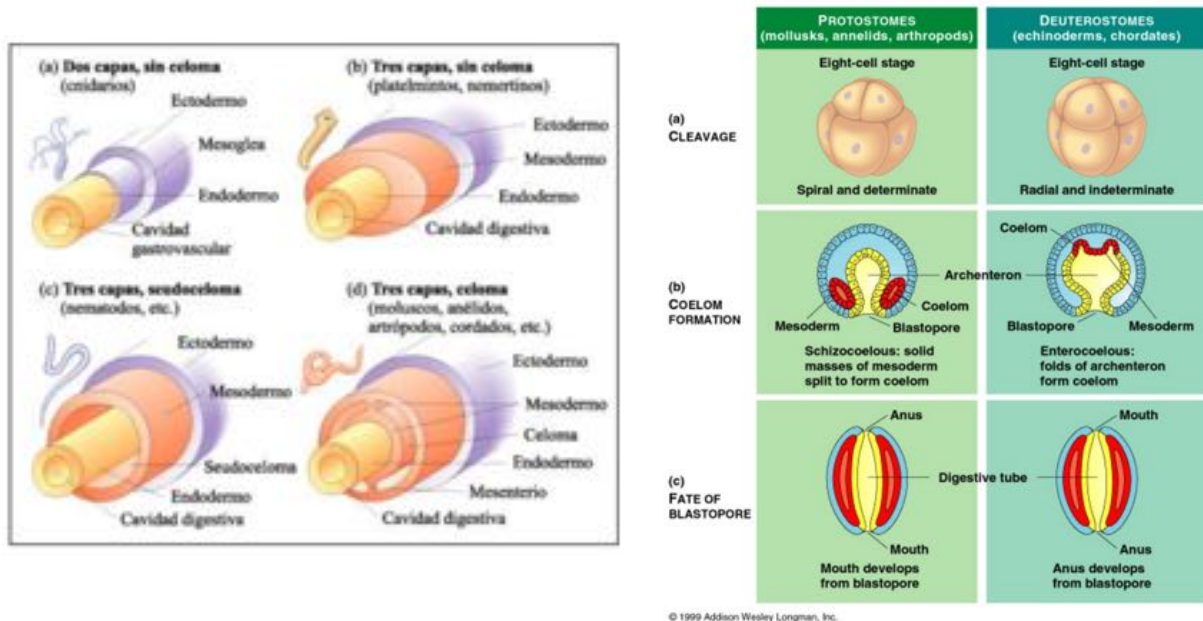
*Cordados*: animales bilaterales, deuteróstomos celomados, con notocorda (larvas).



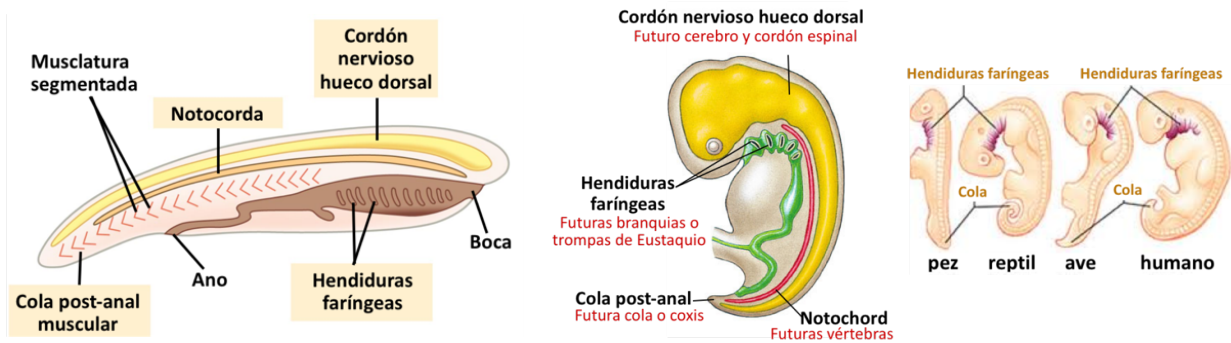
# Cordados: Contexto Filogenético-Evolutivo

Este curso se enfocará en el estudio de los *vertebrados tetrápodos*. Éstos constituyen un clado particular dentro los cordados.

*Cordados*: animales bilaterales, deuteróstomos celomados, con notocorda (larvas).

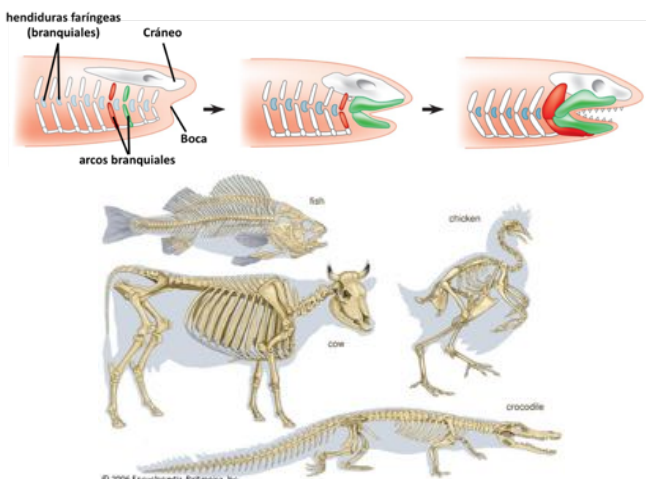


# Cordados: Plan Corporal Básico (ancestral)

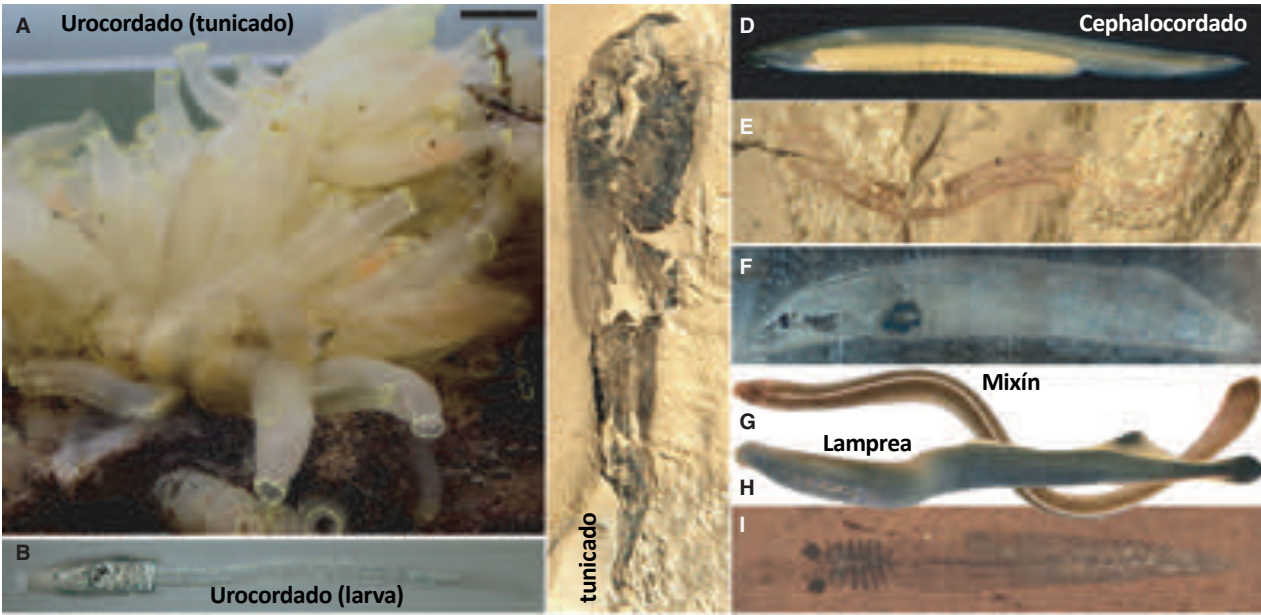


*Cordados*: animales bilaterales, celomados, deuteróstomos, con notocorda (larvas).

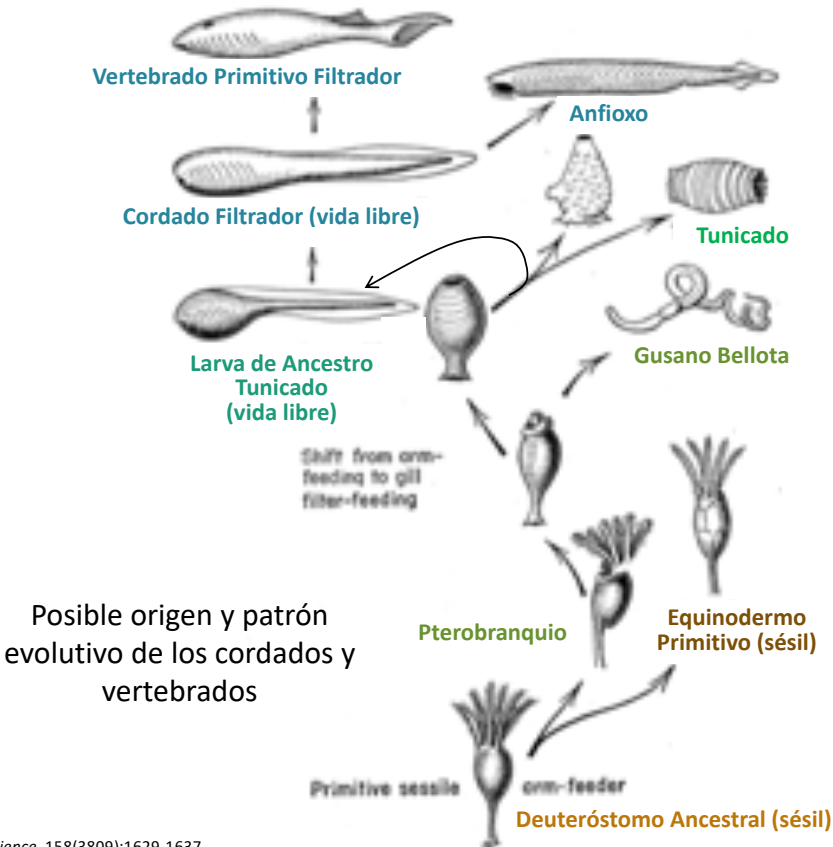
- En vertebrados, todas estas características aparecen en estados embrionario.
- La notocorda se reduce y da lugar a diversas estructuras cartilaginosas en la columna vertebral (e.g. discos vertebrales).
- Los arcos faríngeos dan lugar a branquias (o a la glotis en tetrápodos), las mandíbulas y huesos del oído.



Cordados: Plan Corporal Básico (ancestral)



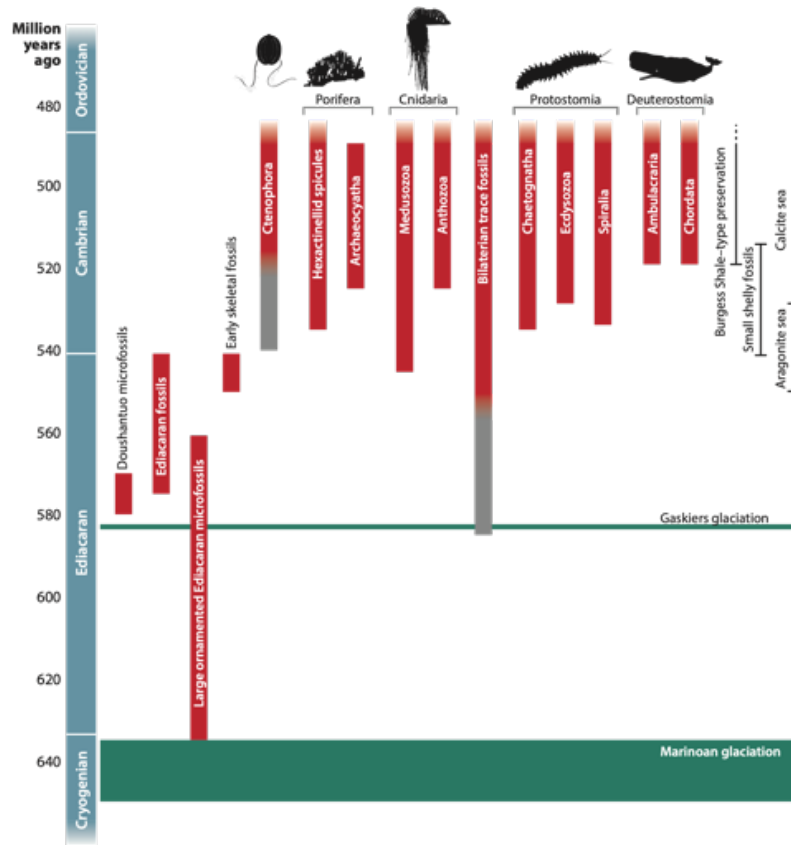
Cordados: Plan Corporal Básico (ancestral)



Posible origen y patrón evolutivo de los cordados y vertebrados

Sherwood Romer 1967 Science, 158(3809):1629-1637

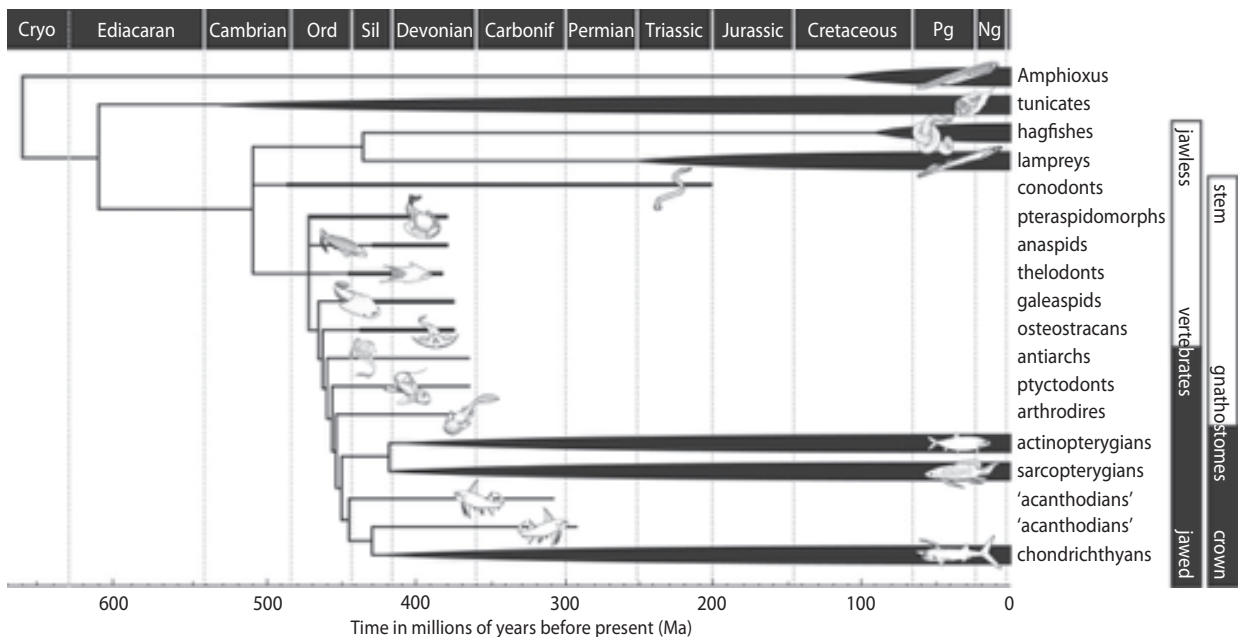
# Cordados: Contexto Filogenético-Evolutivo



# Cordados & Vertebrados: Contexto Filogenético

Los cordados en general, y los vertebrados en particular, son muy antiguos, con su origen en el Precámbrico y Cámbrico, respectivamente.

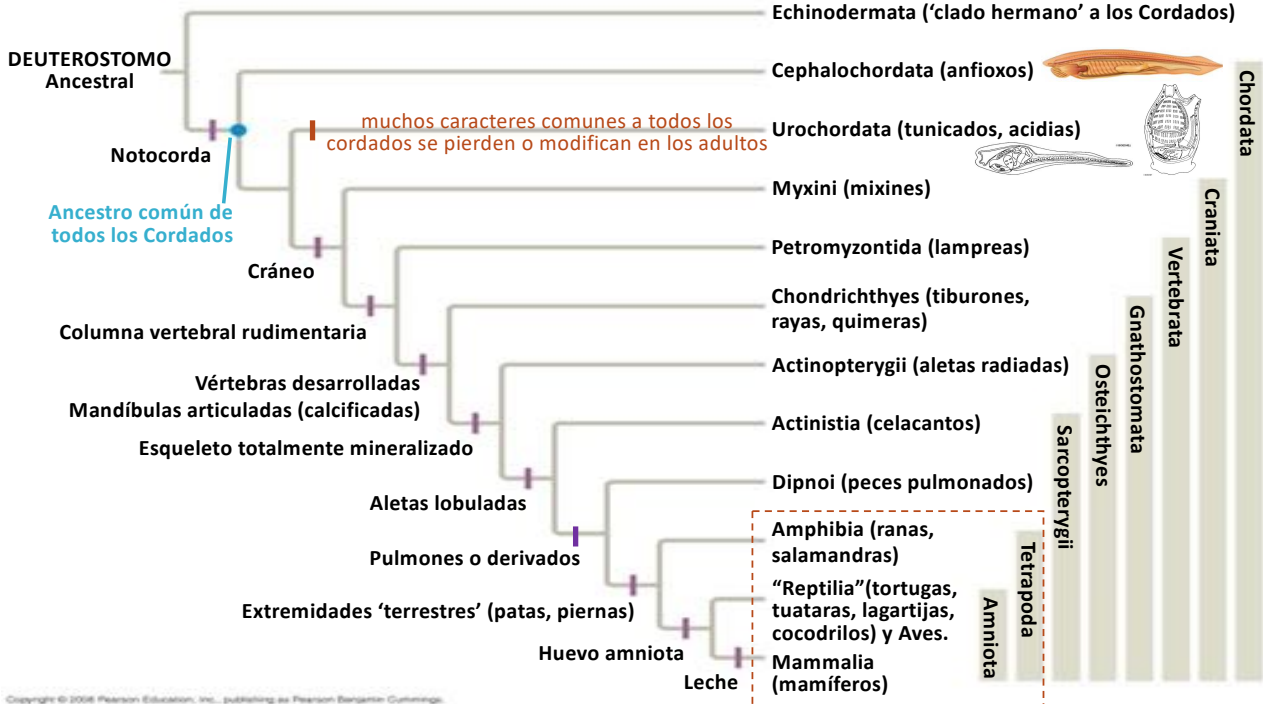
Durante el Ordovícico se da una gran radiación, con la aparición de los principales grupos; la adquisición de mandíbulas representa uno de los principales hitos evolutivos en este período



# Vertebrados & Tetrápodos: Contexto Filogenético

## Filogenia (simplificada) & principales caracteres derivados

## Clados con representantes actuales

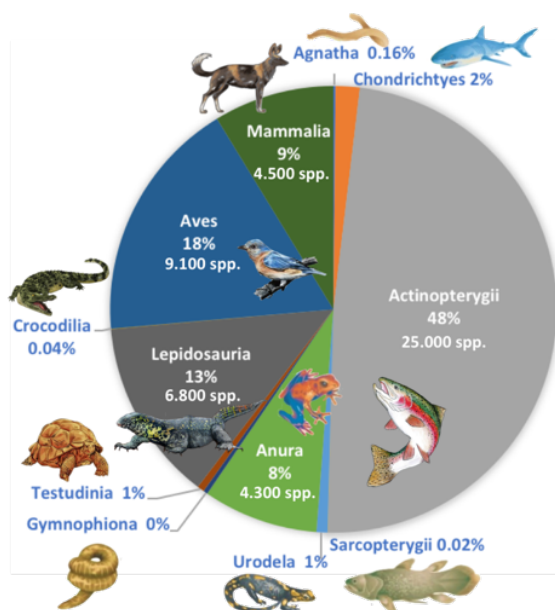


Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

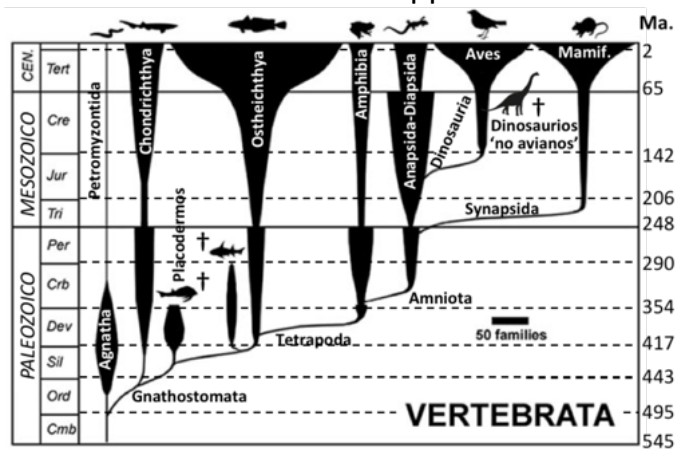
Este curso: se enfocará en los *vertebrados tetrápodos*, un clado particular dentro los Cordados.

# Vertebrados & Tetrápodos: Diversidad

- Los "peces" (*sensu lato*) constituyen ca. 50% de la diversidad de vertebrados actuales.
- El resto son *tetrápodos*, la mayoría de ellos (ca. 40% de los vertebrados) *amniotas*.



## Vertebrados: ca. 52.000 spp. actuales



# Tetrápodos ('Anamniotas', 'Amphibia'): Diversidad Presente y Pasada

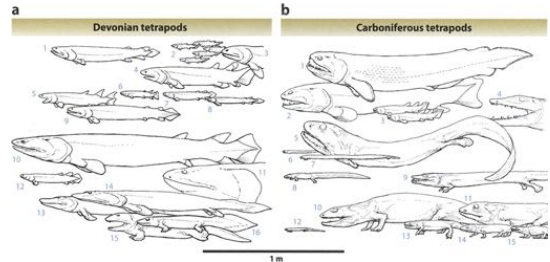
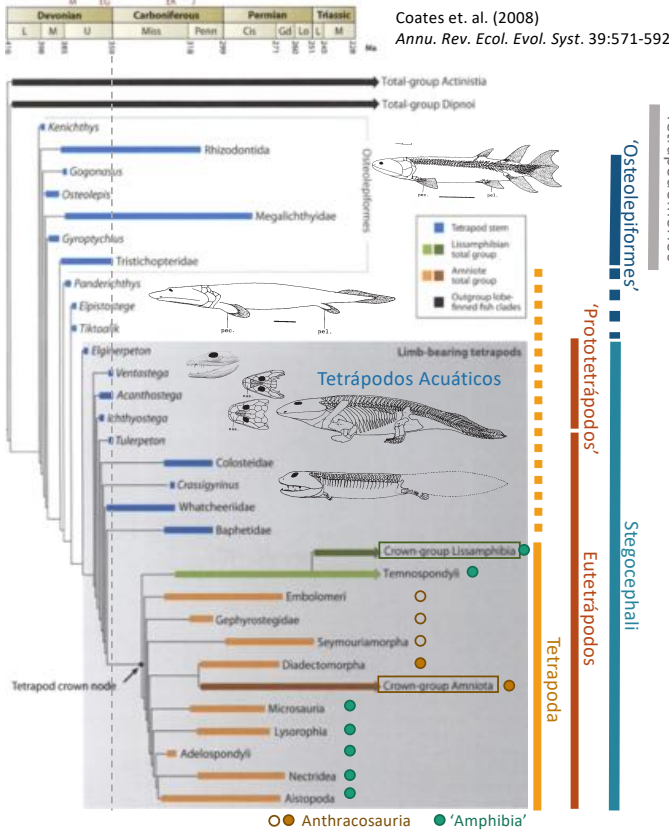


Figure 2  
 (a) Devonian tetrapods drawn to scale, illustrating anatomical diversity; all taxa are stem members. 1. *Goniatodus*, a rhizodont; 2. *Osteolepis*, an osteolepidid; 3. *Kuhnialepis*, an osteolepidid; 4. *Cassinichthys*, an osteolepidid; 5. *Euzonopterus*, a trischopterid; 6. *Trischopterus*, a trischopterid; 7. *Gyrropterus agassizi*, an osteolepidid; 8. *Gyrropterus dalichotus*, an osteolepidid; 9. *Cabanisichthys*, a trischopterid; 10. *Mandageria*, a trischopterid; 11. *Fantodon*, a trischopterid; 12. *Glyptopus*, an osteolepidid; 13. *Tiatia*, an osteolepidid; 14. *Panderichthys*, an osteolepidid; 15. *Biolophus*, a lobe-finned tetrapod; 16. *Acrochorda*, a lobe-finned tetrapod. (b) Carboniferous tetrapods drawn to scale, illustrating anatomical diversity. Taxa shown include stem (1-5, 9, 11) and crown group (6-8, 10, 12-15) members. 1. *Siropterus*, a rhizodont; 2. *Megalichthys*, a megalichthyid; 3. *Rhinonchus*, a megalichthyid; 4. *Megalophis*, a lepidoid (stem tetrapod); 5. *Coelacanth*, a stem tetrapod; 6. *Palaeoniscus*, an adelospondyliid (stem amniote or stem tetrapod); 7. *Brachyotus*, a lysorophiid (stem amniote); 8. *Urolophus*, a nectridiid (stem amniote); 9. *Grewyopterus*, a colossoid (stem tetrapod); 10. *Phanogonius*, an embolomerid (stem amniote); 11. *Phalops*, a whatcheeriid (stem tetrapod); 12. *Winkleria*, a stem amniote; 13. *Silurescyon*, an embolomerid (stem amniote); 14. *Dendrocyon*, a temnospondyliid (stem lissamphibian); 15. *Gephyrotrichus*, a gephyrotrichid (stem amniote).

Considerando la diversificación temprana de los tetrápodos, la distinción "peces" vs. tetrápodos es ambigua (e.g. "peces tetrapodomorfos").

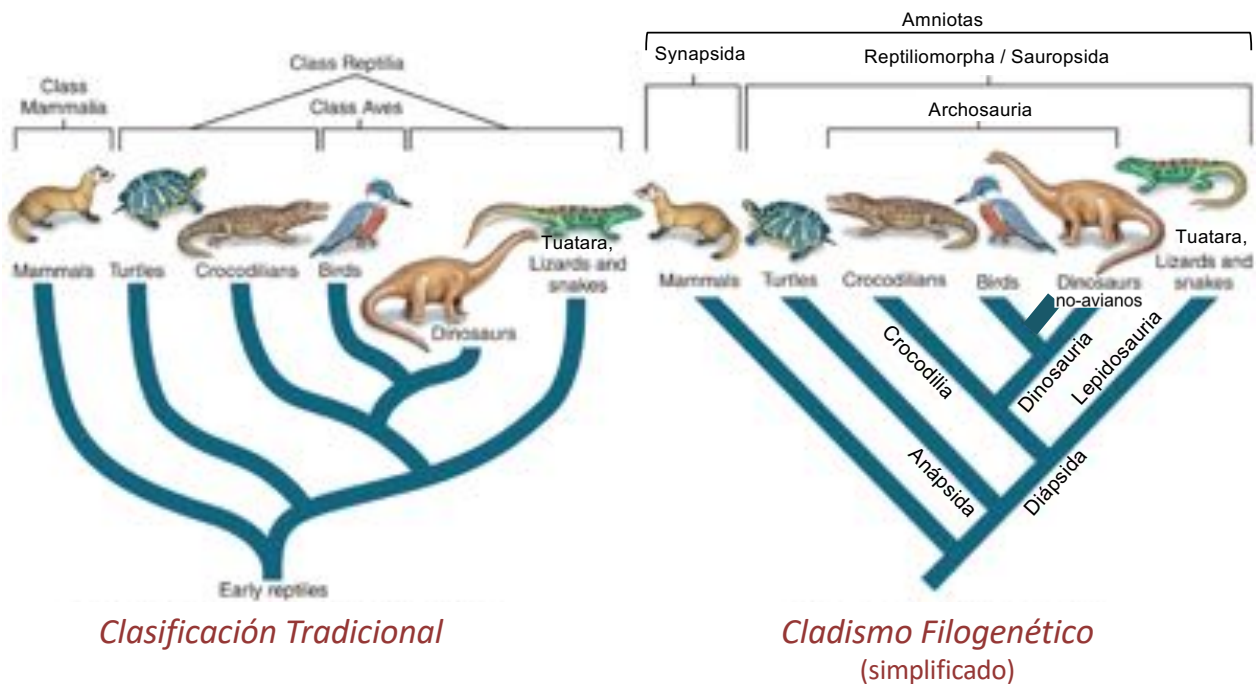
Considerando los taxa extintos, 'Amphibia' es un grupo parafilético y controvertido.

Gran parte de la diversidad de tetrápodos y taxa relacionados se encuentra actualmente extinta.

Ahlberg & Milner (1994) *Nature*, 368:507-514; Laurin et al. (2000) *Trends Ecol. Evol.*, 15(3):118-125; Long & Gordon (2022) *Physiol. Biochem. Zool.* 77(5):700-719

# Tetrápodos (Amniotas): Clasificación Tradicional vs. Cladística

Este curso seguirá la clasificación tradicional de los tetrápodos en su estructura, pero sin perder de vista las relaciones evolutivas entre los distintos linajes (cladística).



## Tetrápodos (Amniotas): Clasificación Tradicional vs. Cladística

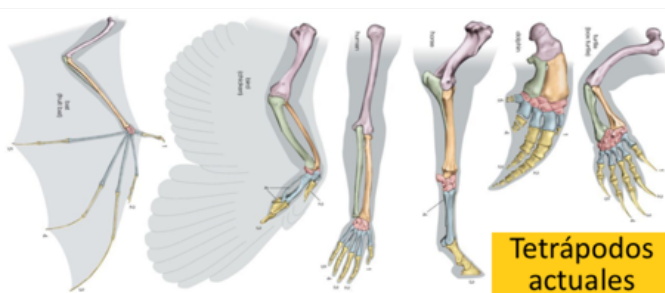
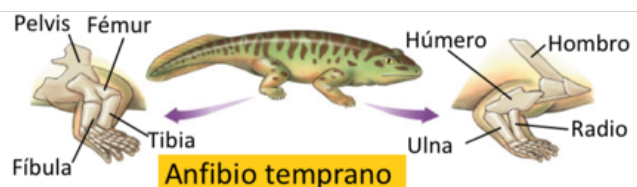
Este curso seguirá la clasificación tradicional de los tetrápodos en su estructura, pero sin perder de vista las relaciones evolutivas entre los distintos linajes (cladística).

	(a) Classical classification	(b) "Lumpers" alternative	(c) "Splitters" alternative	(d) Another alternative
Mammals	Class Mammalia	Class Mammalia	Class Mammalia	Class Mammalia
Turtles			Class Testudines	
Tuataras			Class Sphenodontia	
Lizards and snakes	Class Reptilia	Class Reptilia	Class Squamata	Class Lepidosauria
Crocodiles and alligators			Class Crocodylia	
Birds	Class Aves		Class Aves	Class Archosauria

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

## Tetrápodos: Plan Corporal, Extremidades "Caminadoras" (hito evolutivo)

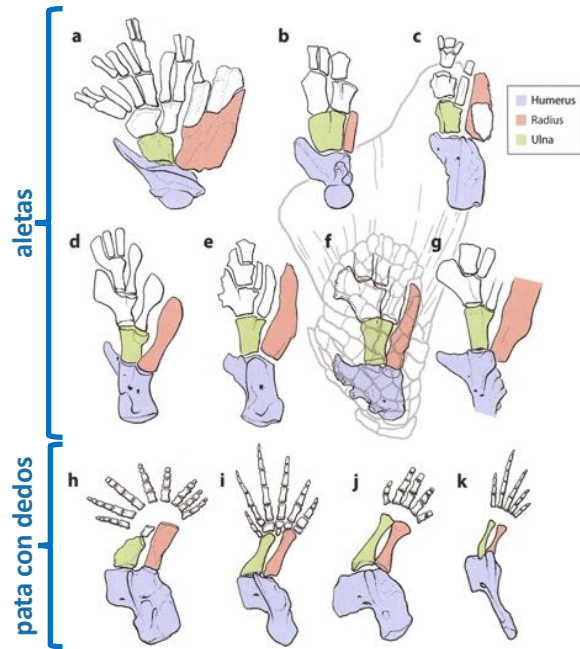
- Los tetrápodos aparecen en el registro fosil de los vertebrados asociados a la *colonización del ambiente terrestre*.
- Esto involucra la aparición de una serie de adaptaciones para la vida en un medio físico completamente distinto.
- Los distintos grupos se distinguen entre sí fundamentalmente por adaptaciones progresivas hacia una *mayor independencia del medio acuático* y un incremento en la tolerancia a la variabilidad ambiental.
- La adaptación más distintiva, que da nombre al grupo, es la aparición de *extremidades caminadoras*, luego modificadas para una diversidad de funciones.



# Tetrápodos: Plan Corporal, Extremidades “Caminadoras” (hito evolutivo)

La existencia de un **elemento óseo proximal** (húmero o fémur) y **seguido por otros dos elementos** (radio-ulna o tibia-fíbula) son **rasgos propios de los Tetrápodos**.

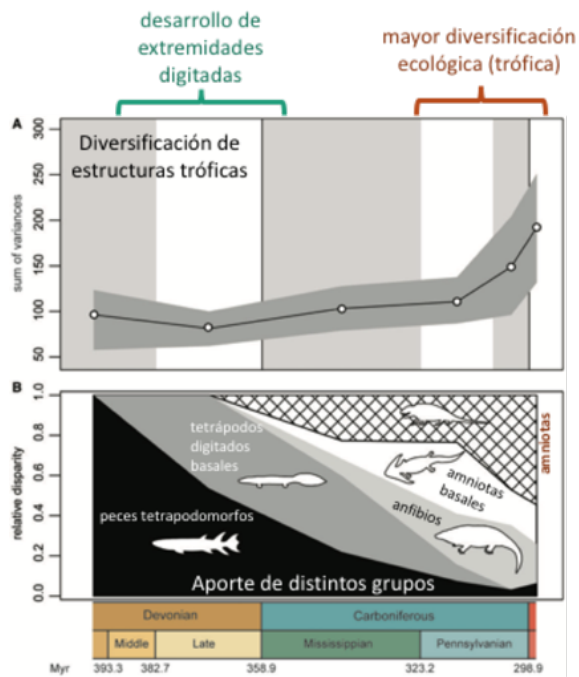
Carpos-metacarpos, tarsos-metatarsos y falanges: inicialmente variables (número y estructura) en aletas de “*peces tetrapodomorfos*”; se estabiliza posteriormente en el desarrollo de la **extremidad terrestre con dedos** (soporte en ambiente terrestre).



**Figure 4**  
Fin and limb skeletons. (a) *Sauropterus*, a rhinoceros, after Davis et al. (2004). (b) *Ilareomola*, a rhinoceros, after Long (1999) and Garvey et al. (2005). (c) *Tiktaalik*, an elpistostegid, after Shubin et al. (2006). (d) *Eusthenopteron*, a tristichopterid, after Andrews & Westoll (1970). (e) *Gogonasus*, an osteolepidid, after Long et al. (2006). (f) *Stenopterygius*, a megalichthyid (original). (g) *Rhinadactylus*, a megalichthyid, after Friedman et al. (2007). (h) *Acanthopteryx*, a limb-bearing stem tetrapod, after Coates (1996). (i) *Tetrapetos*, a limb-bearing stem tetrapod, after Lebedev & Coates (1995). (j) *Graurpeton*, a limb-bearing stem tetrapod, after Coates (1996). (k) *Histiolepis*, a stem amniote, after Smitheon et al. (1994). Dermal fin skeletons, comprising fin rays and scales, are shown in light gray for *Stenopterygius* (f); similarly elaborate dermal skeletons are present, but not illustrated, in all taxa in the top two rows. These features are absent from the digit-bearing taxa in the bottom row. All skeletons are shown with leading edge to right of figure; all are in dorsal aspect except for (a) and (f) (ventral aspect).

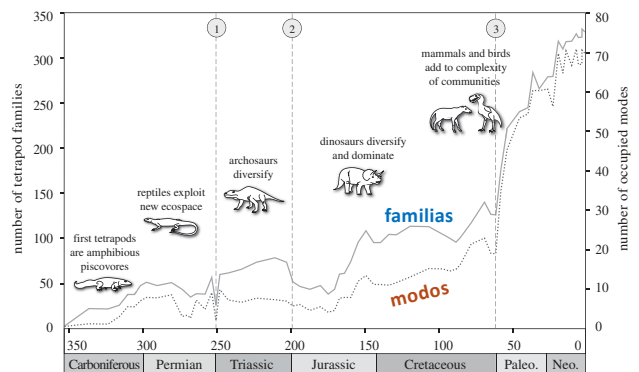
# Tetrápodos: Diversificación Ecológica

La **mayor diversificación ecológica** se dio posteriormente a la colonización del ambiente terrestre, principalmente en los **amniotas**



**Fig. 3** (A) Biomechanical disparity (measured as sum of variances) through time. Mean disparity values (white circles) and associated 95% confidence envelope (gray region) are based on 10,000 bootstrap replicates. Disparity remains constant through most of the Devonian and Carboniferous until an almost exponential increase characterizes the latest Carboniferous and earliest Permian. (B) Partial disparity (sensu Foote 1993) graph. This shows the relative contributions of five groups to overall disparity: tetrapodomorph fishes (black), digitated stem tetrapods (dark gray), temnospondyls (stem amphibians; light gray), lepospondyls (herewith assigned to stem amniotes; white), and amniotes (cross hatched). The overall increase in disparity reflects the dominant contribution of amniotes.

## Diversificación taxinómica (familias) vs. ecológica (modos ecológicos)



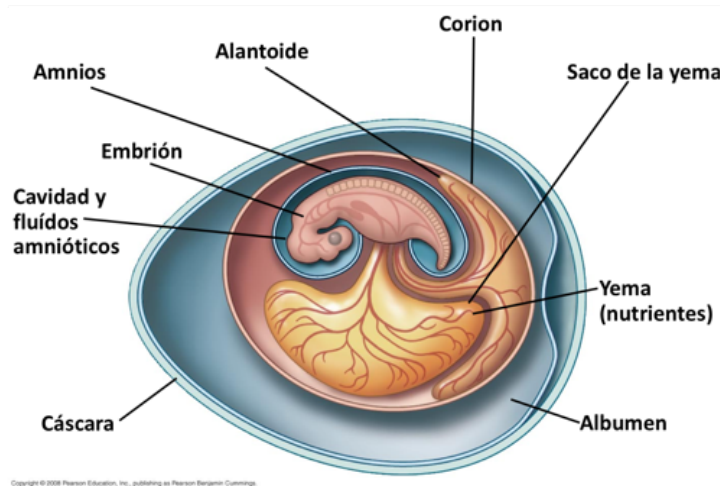
**Figure 1.** Global taxonomic diversity of monotypic tetrapod families and ecological diversity of modes used by tetrapod families. These two measures of diversity correlate, with a Spearman's rank correlation coefficient of  $\rho = 0.9727$ ,  $p < 0.001$  and a linear regression of  $y = 0.2518x$ . Mass extinctions are Ⓞ end-Permian extinction, Ⓞ end-Permian extinction and Ⓞ end-Cretaceous extinction (solid line, families; dashed line, modes).

Sahney et al. (2010) *Biol. Letters*, 6:544-547



## Tetrápodos: Huevo Amniota (hito evolutivo)

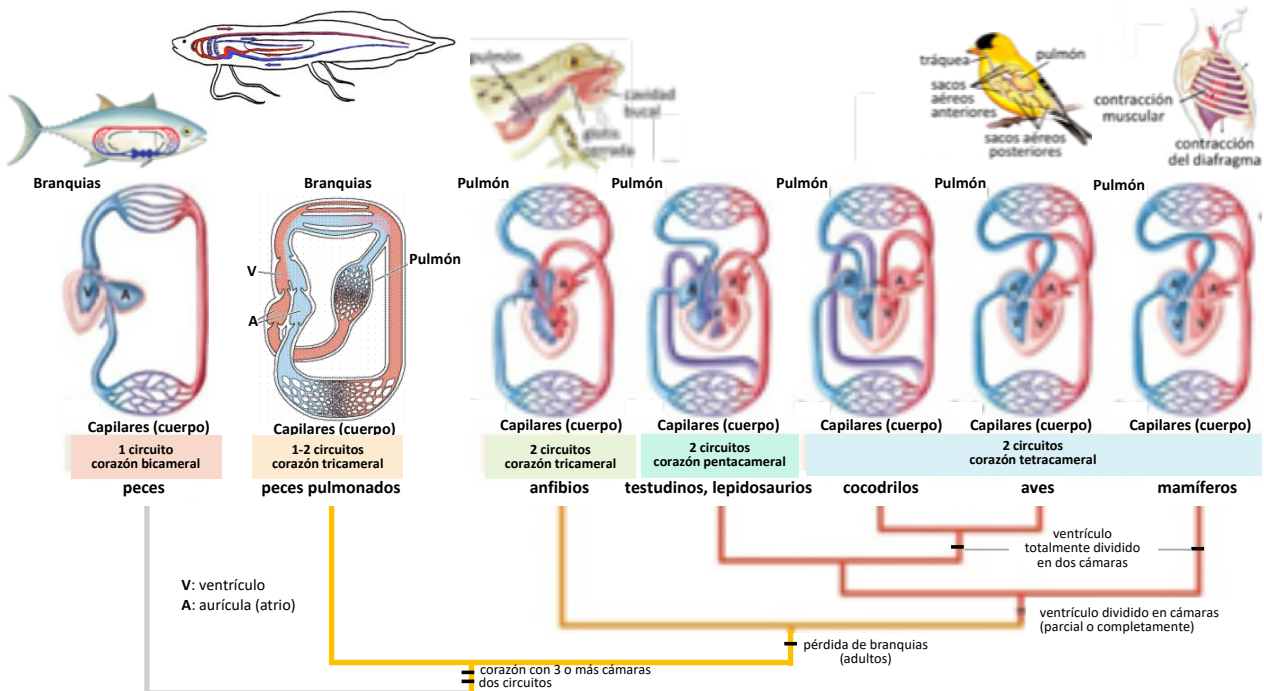
- La aparición del huevo amniota constituye un hito evolutivo principal en este clado.
- Las distintas capas protectoras del huevo amniota permiten el intercambio gaseoso y a la vez protegen contra la desecación, lo que independiza finalmente a los tetrápodos del medio acuático para la reproducción.



**Anfibios:** *huevos no amniotas* determinan alta dependencia del medio acuático para la reproducción



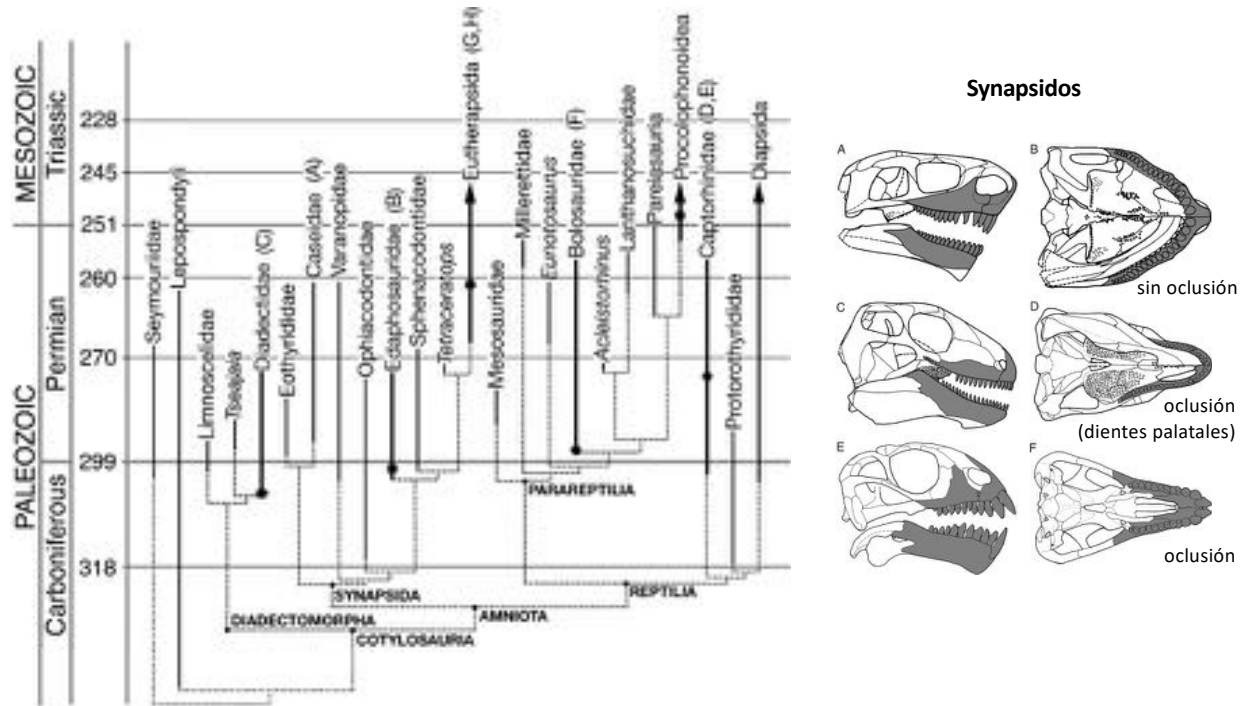
## Tetrápodos: Respiración Aérea (hito evolutivo)



- Intercambio gaseoso en estructura interna cerrada ("pulmón") con condiciones húmedas.
- Tendencia de complejización del sistema circulatorio: separación del circuito pulmonar del que abastece el resto del cuerpo, e incremento en número de cámaras en corazón (mayor eficiencia).

## Tetrápodos: Diversificación Ecológica

La **oclusión dentaria** aparece independientemente en varios clados amniotas; incrementa la **eficiencia** y **especialización dietaria** (e.g. herbivoría).

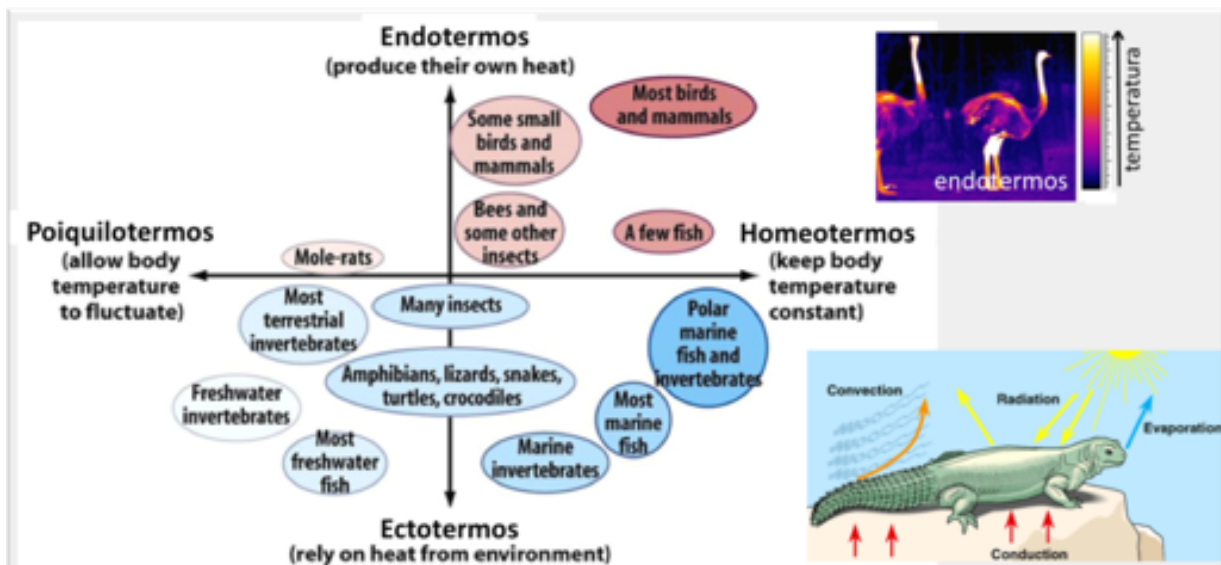


Reisz (2006) *J. Exp. Zool.*, 306B:261-277

## Tetrápodos: Homeostasis (Termorregulación y Costo Metabólico)

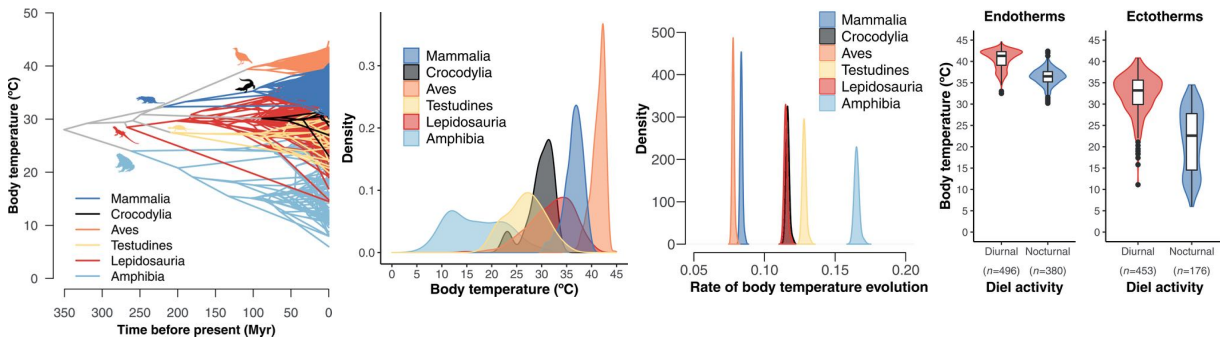
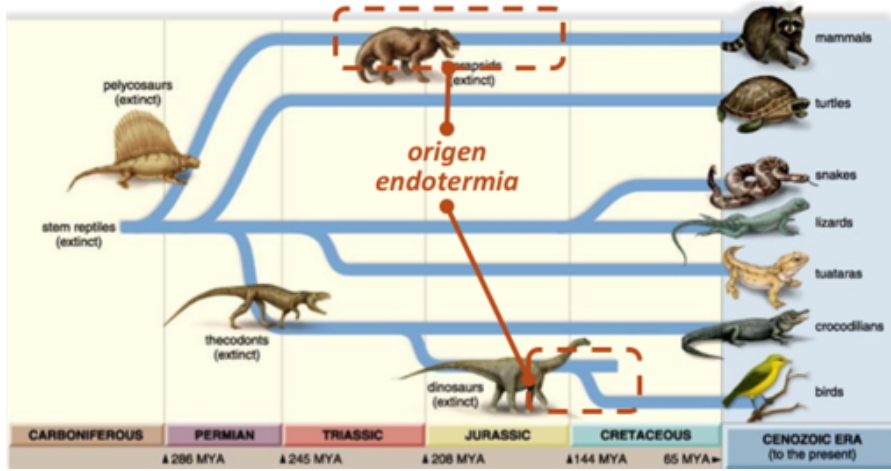
- Los **ambientes terrestres** son **extremadamente variables en sus condiciones físicas** en comparación con los acuáticos. Esto representa un **desafío para el mantenimiento de la homeostasis** (termorregulación, osmoregulación, balance de agua) en tetrápodos.

La **temperatura** incide directamente en los procesos metabólicos y el **desempeño** de los individuos, y varía temporal y espacialmente (a distintas escalas) mucho más en ambientes terrestres que acuáticos.



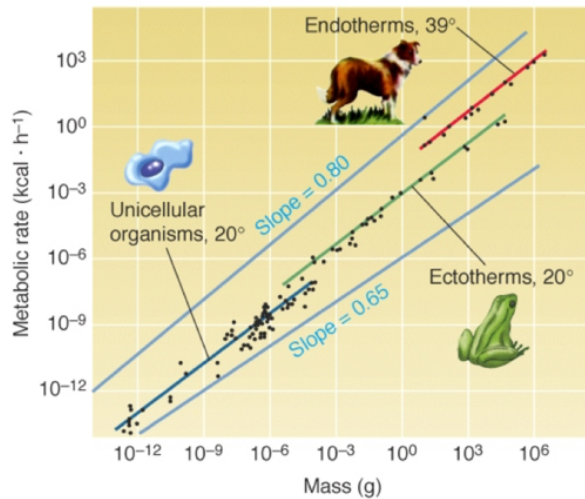
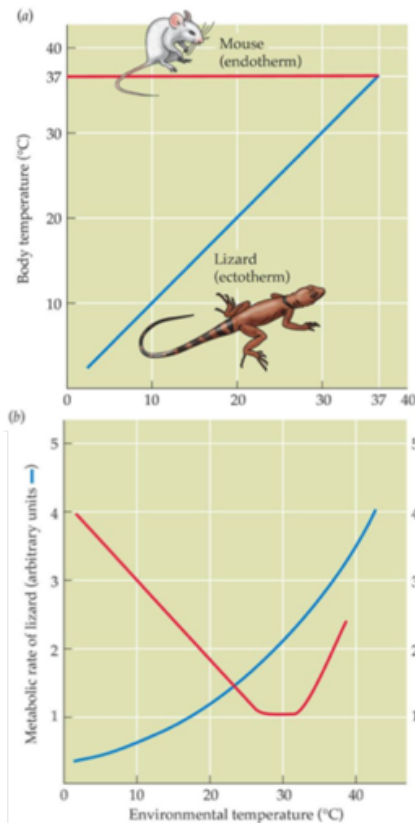
Mantener la **temperatura corporal** dentro de límites definidos, independientemente de la **temperatura ambiental**, tiene ventajas y costos.

# Tetrápodos: Homeostasis (Terморregulación y Costo Metabólico)



Moreira et al. 2021 *Evol. Letters*, 5(5):484-494

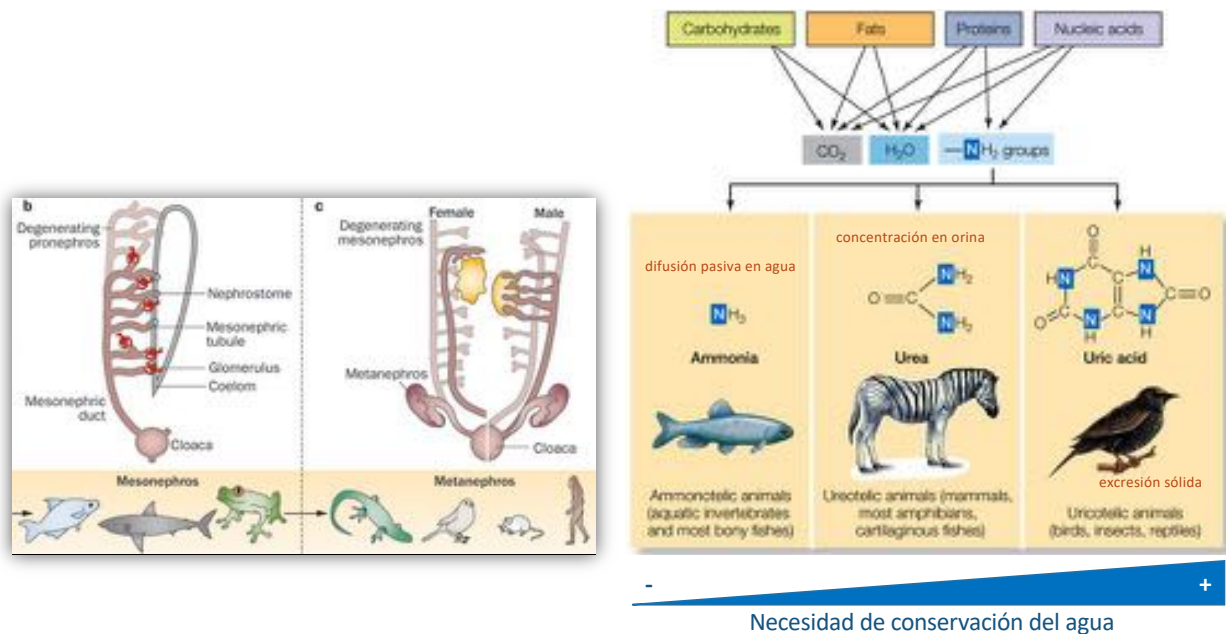
# Tetrápodos: Homeostasis (Terморregulación y Costo Metabólico)



La endotermia tiene un costo metabólico

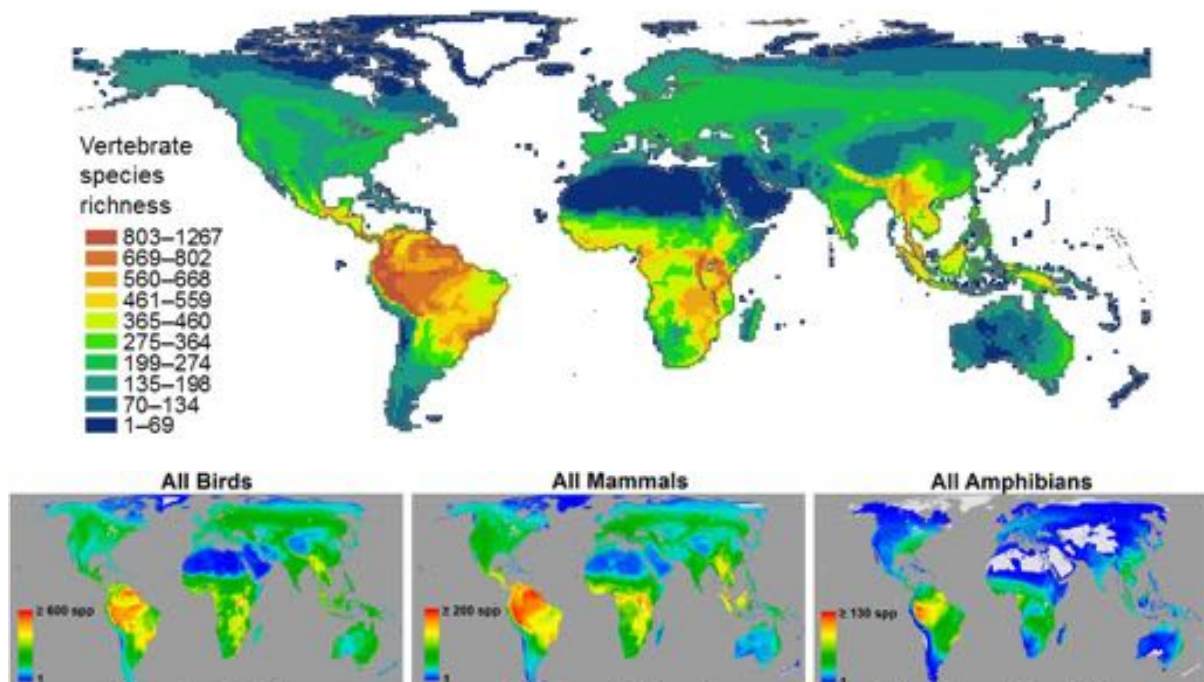
## Tetrápodos: Homeostasis (Osmorregulación y Excreción)

- Los ambientes terrestres son extremadamente variables en sus condiciones físicas en comparación con los acuáticos. Esto representa un desafío para el mantenimiento de la homeostasis (termorregulación, osmoregulación, balance de agua) en tetrápodos.



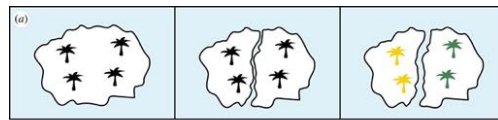
## Biogeografía de Vertebrados: Patrones Globales de Diversidad

- La diversidad de especies muestra marcado patrón latitudinal y asociación con la productividad.
- La región Neotropical se destaca por su alta diversidad de tetrápodos.

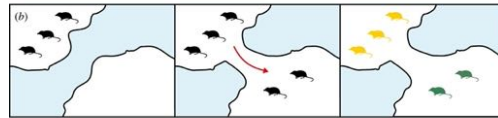


# Biogeografía de Vertebrados: conceptos generales

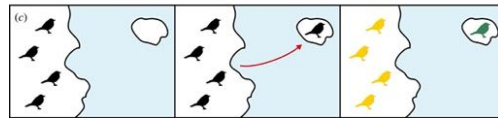
- La *Biogeografía* estudia los *patrones de distribución y diversidad* de los taxa y los *procesos históricos y ecológicos* que los generan.
- Estos procesos interactúan con *procesos evolutivos* (especiación, extinción, adaptación) en la determinación de los patrones de distribución actual.



**Vicarianza**  
(formación de una barrera)



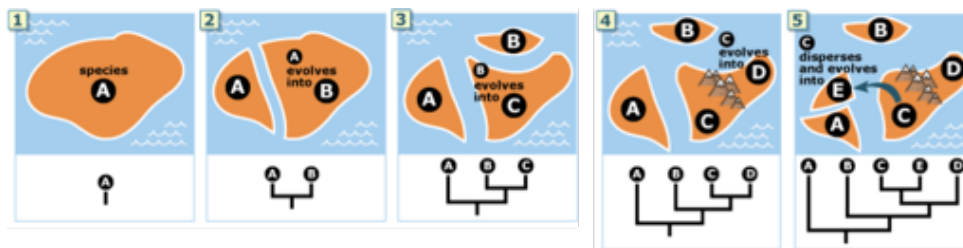
**Geodispersión**  
(remoción de una barrera)



**Dispersión Biológica ocasional**  
(dispersión a través una barrera)

Simon Y. W. Ho et al. Biol. Lett. 2015;11:20150194

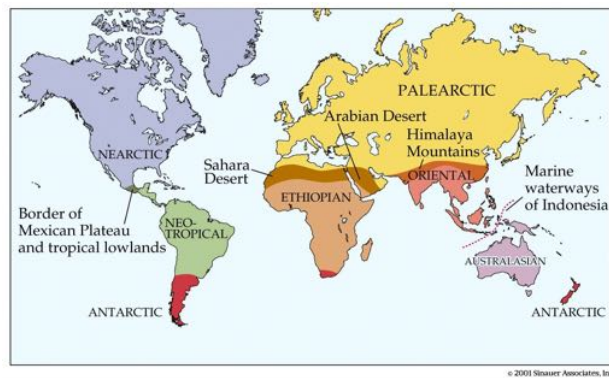
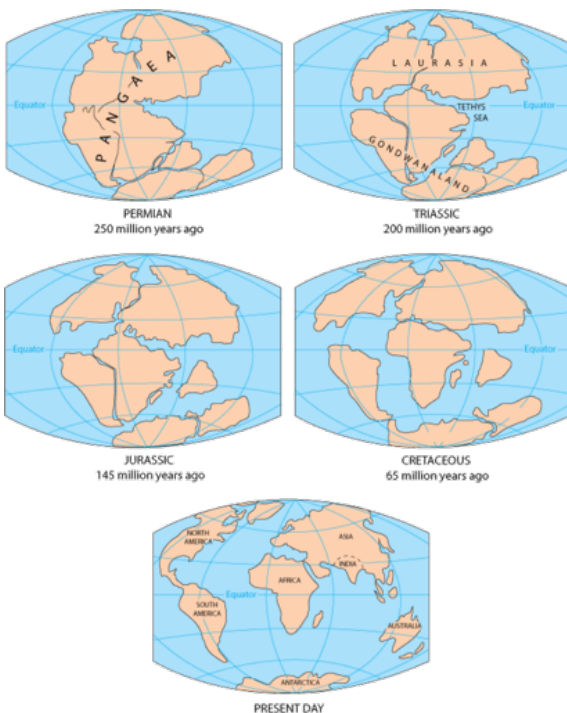
Tiempo →



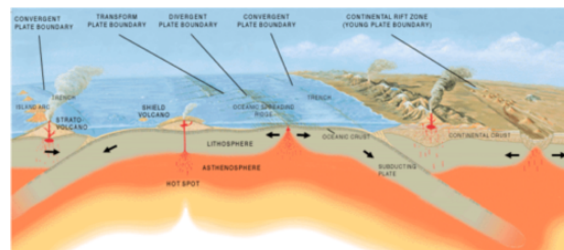
# Biogeografía de Vertebrados: Deriva Continental & Vicarianza



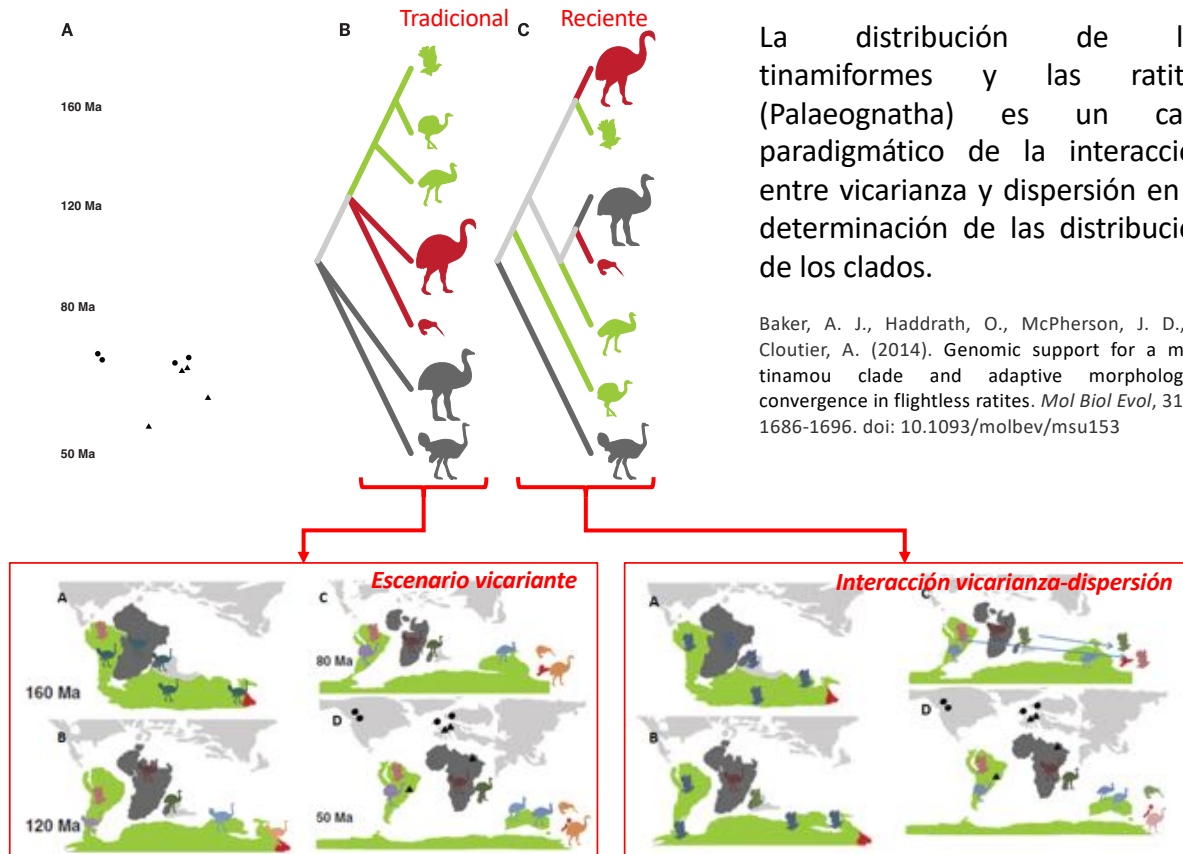
- **Deriva Continental:** Las masas continentales formaron inicialmente un continente único (Pangea), del que se subdividieron y migraron. (Alfred Wegener; 1880-1930)
- Explica en gran medida la distribución de los grandes *Dominios Biogeográficos*.



- **Tectónica de Placas (1960's):** La corteza terrestre subdividida en placas que flotan sobre el manto.

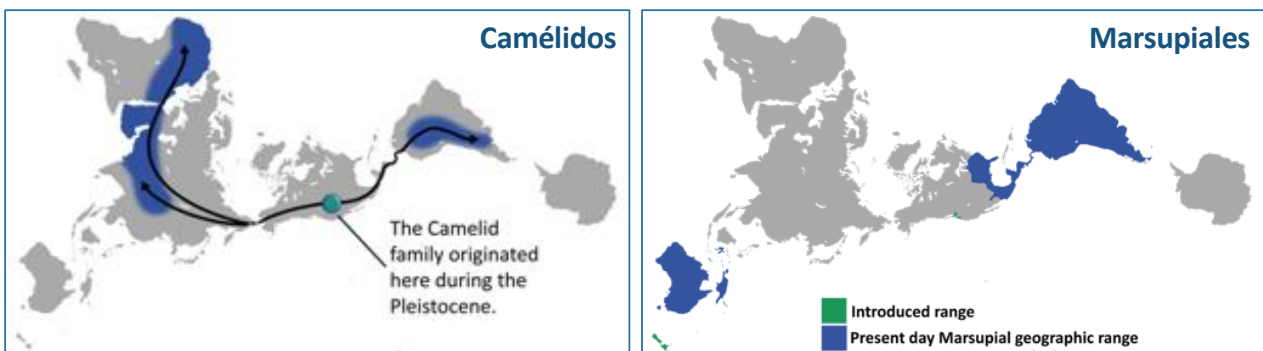


## Biogeografía de Vertebrados: Interacción Vicarianza-Dispersión, Ejemplo



## Biogeografía de Vertebrados: El papel de la extinción, dos ejemplos

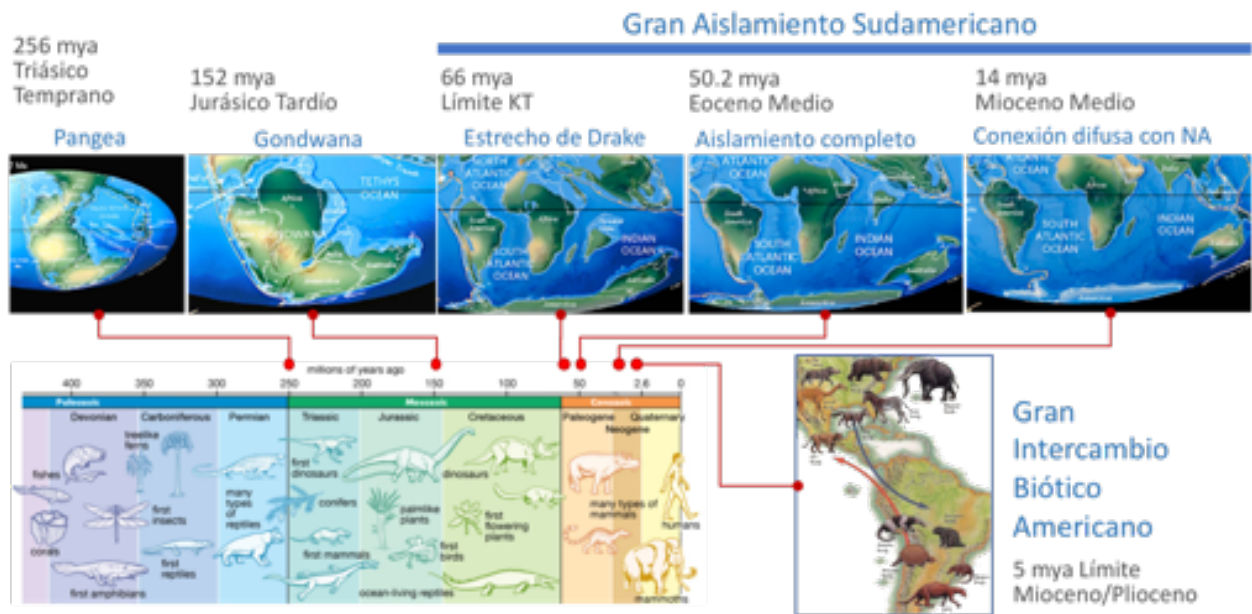
- Los eventos de *extinción* generan discontinuidades en la distribución de los taxa, y dificultan la interpretación de los eventos de vicarianza y dispersión.



- Los camélidos y los marsupiales se originaron en América del Norte, en donde luego se extinguieron.
- Los camélidos dispersaron hacia Asia, África y Sudamérica, donde permanecen actualmente.
- Los marsupiales dispersaron hacia el resto del mundo, extinguiéndose en la mayor parte de su distribución excepto Australia y Sudamérica, recolonizando desde ésta última América del Norte.

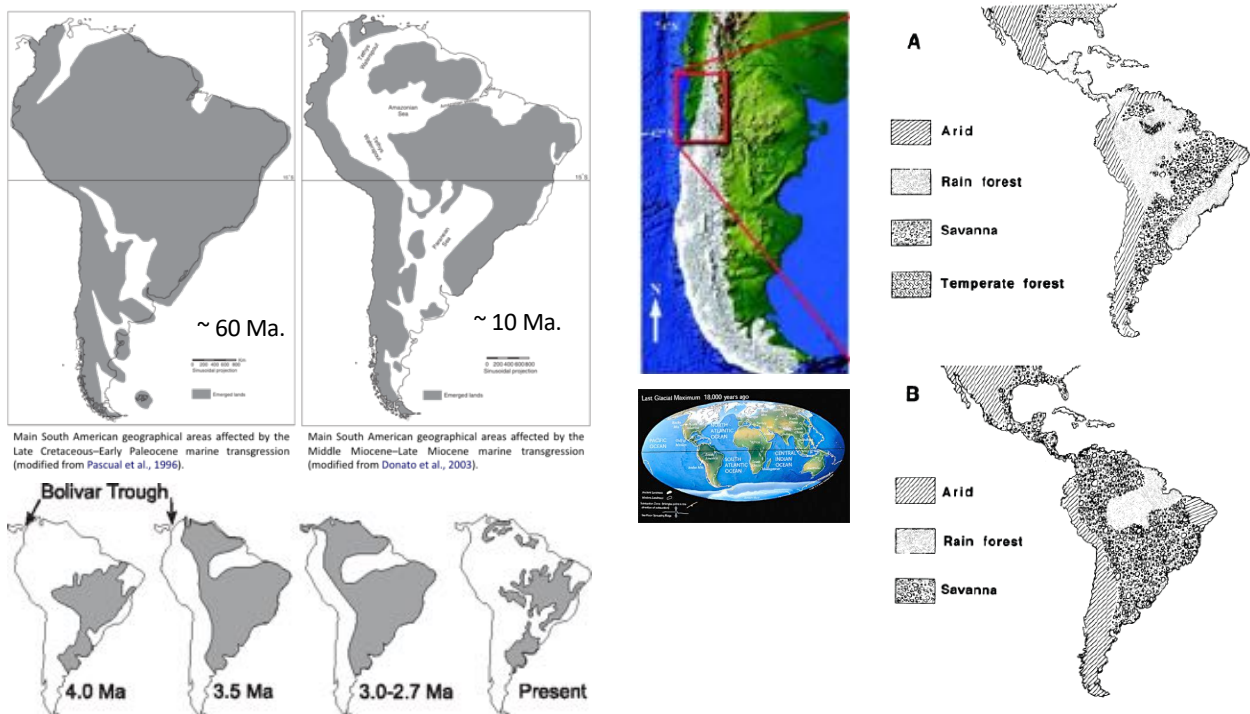
# Biogeografía de Vertebrados: Evolución del Continente Sudamericano

- La diversidad y el carácter distintivo de la biota del continente Sudamericano resulta en primer lugar de su origen gondwánico, y de su marcado aislamiento durante gran parte del Cenozoico.



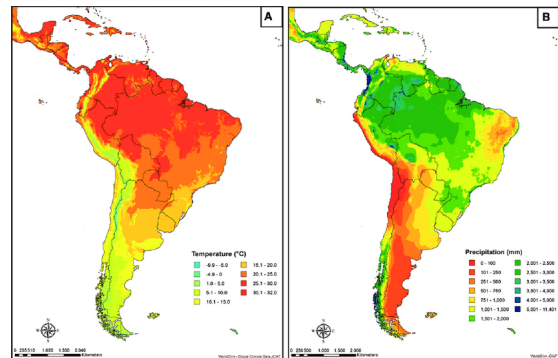
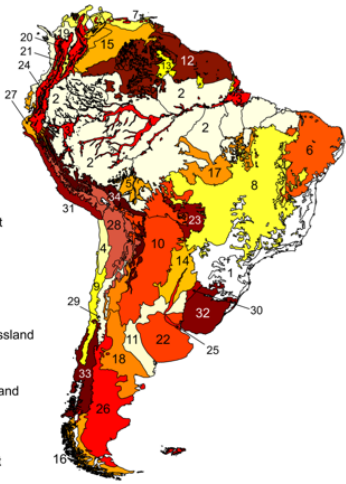
# Biogeografía de Vertebrados: Evolución del Continente Sudamericano

- Al aislamiento de otros continente, se suman períodos de gran fragmentación territorial interna debido a introgresiones marinas y cambios en el clima y la distribución de los biomas, dando cuenta de altos niveles de provincialismo biogeográfico.



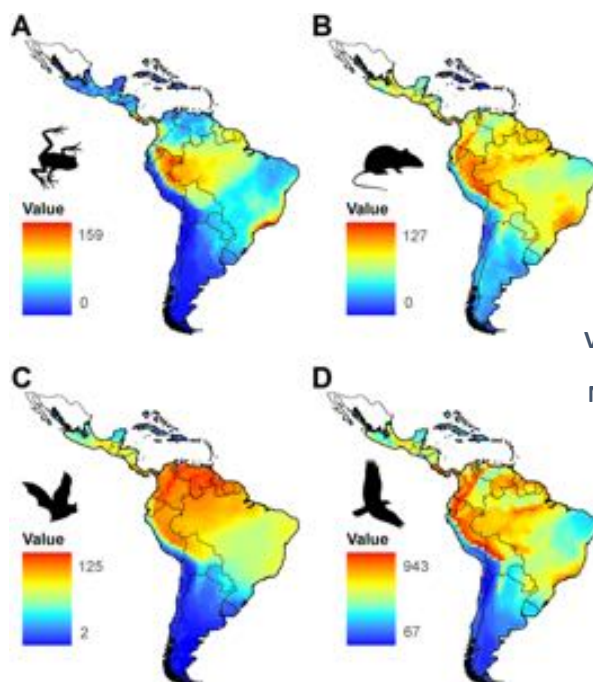
# Biogeografía de Vertebrados: Regionalización de la Fauna Sudamericana

- La evolución histórica del continente se evidencia en una fuerte regionalización biogeográfica.
- A esto se suma en la actualidad una gran diversidad de ambientes y los efectos de la Cordillera de los Andes y la diagonal árida sudamericana.



# Biogeografía de Vertebrados: Patrones Continentales de Diversidad

- Los distintos taxa muestran patrones consistentes de riqueza taxonomica, destacándose fuertes gradientes latitudinales, y 'hotspots' en la alta Amazonía y la Mata Atlántica.
- Nótese la situación transicional de Uruguay.



Vertebrate richness patterns in the Neotropical realm.



# Biogeografía de Vertebrados: Contexto Global

Los Andes orientales, la amazonía y la mata atlántica son áreas de alta diversidad y endemismo de vertebrados a nivel global.

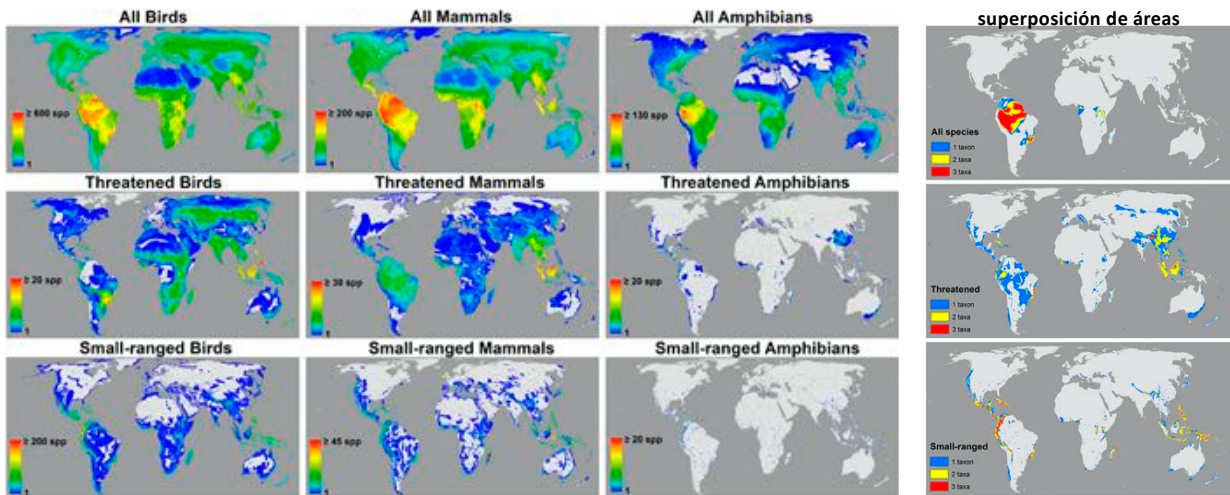
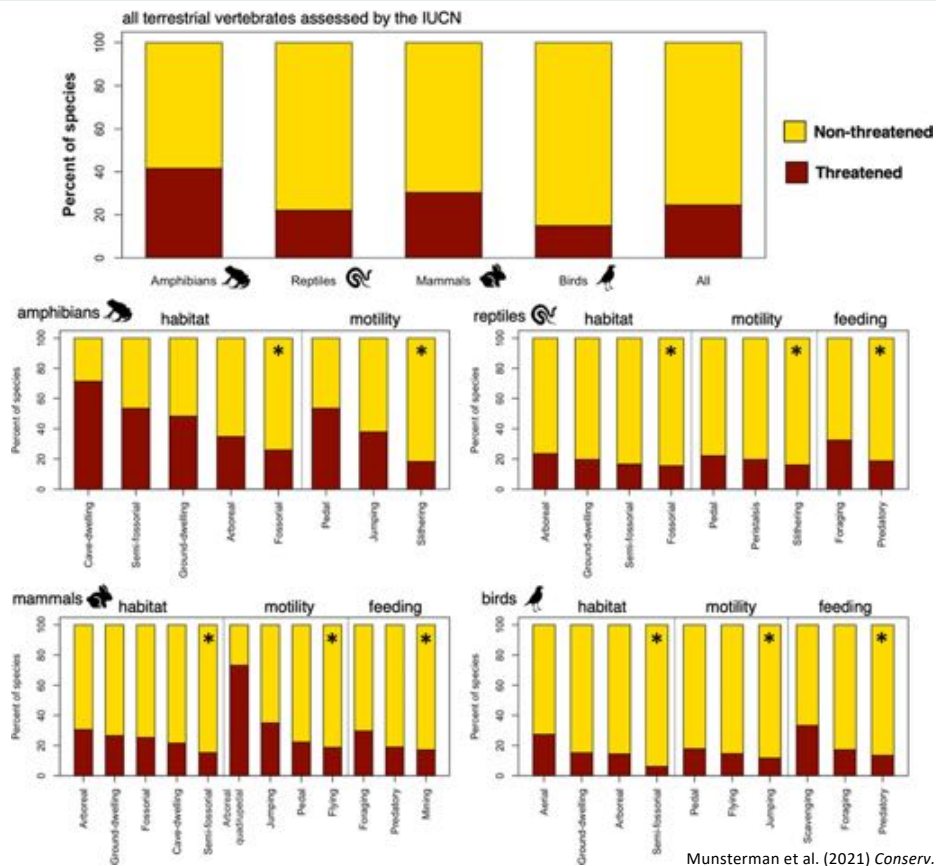


Fig. 1. Global maps of species richness for different categories of species. The top row shows the richness of all species in the taxon. For birds, we used breeding ranges only. The middle row shows the richness of threatened species (vulnerable, endangered, or critically endangered in the IUCN Red List). The bottom row shows the richness of species whose geographic ranges are smaller than the median range size for that taxon. Maps use a 10 × 10 km grid and the Eckert IV equal-area projection.

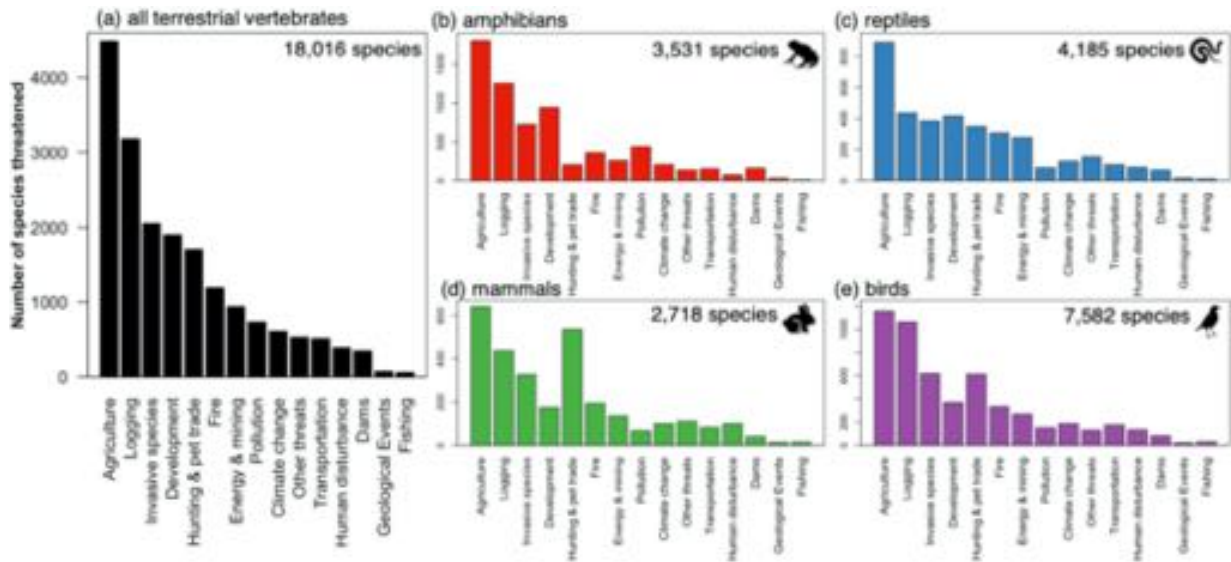
Jenkins et al. 2013 *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 110(28):E2602-E2610

# Biogeografía de Vertebrados: Contexto Global (Conservación)



Munsterman et al. (2021) *Conserv. Biol.*, 36(3):e13852

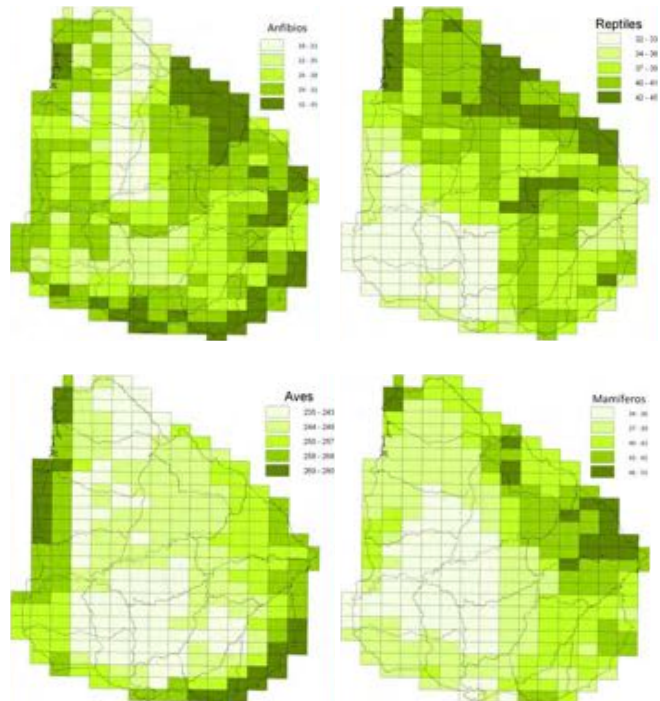
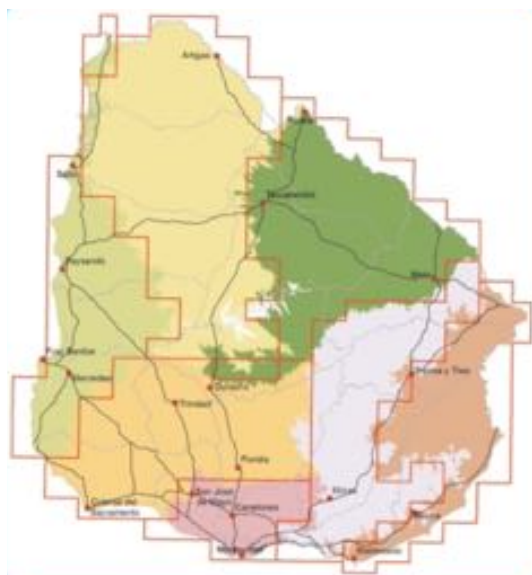
# Biogeografía de Vertebrados: Contexto Global (Conservación)



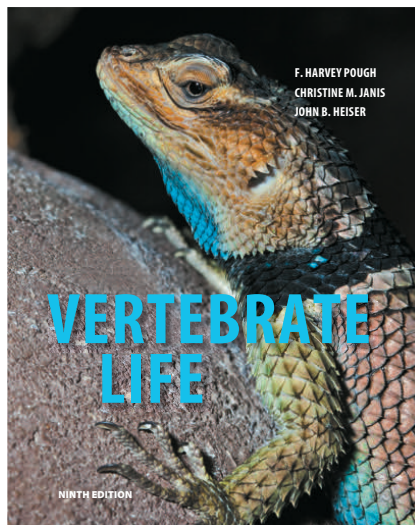
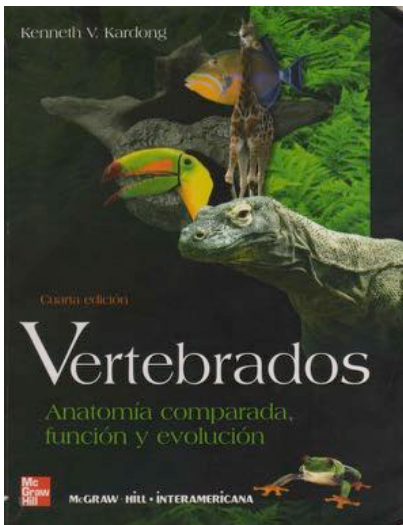
Munsterman et al. (2021) *Conserv. Biol.*, 36(3):e13852

# Biogeografía de Vertebrados: Contexto Nacional

- La situación ecotonal y transicional de Uruguay favorece una marcada regionalización interna, en una superficie relativamente reducida.
- Ello a su vez, determina gradientes en diversidad de tetrápodos fuertes y contrastantes.




# Bibliografía Recomendada



CONVENIO MGAP/PPR – CIEDUR  
Mapa de Ambientes de Uruguay y Distribución potencial de especies

---

**DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE ESPECIES DE URUGUAY: VERTEBRADOS Y LEÑOSAS**



Coordinador General  
Alejandro Brazeiro

Coordinadores de Producto  
Alejandro Brazeiro y Marcel Achkar

Investigadores  
Lucía Bartesaghi y Mauricio Ceroni

Investigadores consultores  
Joaquín Aldabe, Santiago Carreira, Alejandro Duarte, Enrique González, Federico Haretche, Marcelo Loureiro, Juan Andrés Martínez, Raúl Maneyro, Sebastián Serra y Matías Zarucki

Montevideo, enero 2012

---

Cita recomendada: Brazeiro A, Achkar M, Bartesaghi L, Ceroni M, Aldabe J, Carreira S, Duarte A, González E, Haretche F, Loureiro M, Martínez JA, Maneyro R, Serra S y Zarucki M (2012). Distribución potencial de especies de Uruguay: vertebrados y leñosas. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 87p.

... y referencias en las diapositivas!!!