

Marianto Castro M.

-LOS AGNATOS PALEOZOICOS-

-APARICION DE LA GNATOSTOMIA-

Escuela de Geología y Minas
Prof. Teresa Sánchez de Benedetto
Año 1976

BS 2,50

Marianto Castro M.
GEOLOGIA

CLASE AGNATHA

La clase Agnatha, representada actualmente por las lampreas y los mixinos, constituye el primer grupo de vertebrados que aparece en el registro fósil. Sus restos datan del Ordovícico inferior y consisten en una serie de fragmentos de placas pertenecientes a uno de los grupos, los Heterostraci. En el resto del Ordovícico se encuentran restos semejantes, pero en el Silúrico y Devónico son generalmente completos y han permitido realizar estudios detallados de la anatomía de estos vertebrados. Las subclases, representadas ampliamente en el Silúrico, se extinguieron a comienzos del Carbónico en casi su totalidad, persistiendo solamente las dos formas conocidas actualmente (lampreas y mixinos) que comprende un escaso número de géneros repartidos en dos órdenes y que no alcanzan a representar la importancia y diversidad que tuvieron los agnatos durante el Paleozoico inferior.

Todos los agnatos fósiles conocidos poseían un exoesqueleto que podía formar una poderosa coraza, de allí el nombre de Ostracodermos. Este nombre les fue dado a los agnatos fósiles acorazados antes que se conocieran sus relaciones con las formas modernas. A partir de entonces, ostracodermo no tiene valor taxonómico, aunque se lo utiliza comunmente cuando se hace referencia a los agnatos paleozoicos.

La clase Agnatha se divide en tres subclases: Cephalaspidomorphi, Pteraspidomorphi y Thelodonti. En la primera, además de formas fósiles, se incluyen las lampreas actuales, y en la segunda a los mixinos junto a otras formas del Paleozoico. La tercera comprende una serie heterogénea de formas reunidas allí provisoriamente hasta que nuevos hallazgos y nuevos estudios aclaren su posición.

SUBCLASE	SUPERORDEN
	+ Osteostraci (Sil-Dv.sup)
Cephalaspidomorphi	+ Anaspida (Sil-Dv.sup)
	Petromizontida (Rec.)
	- - - - -
	+ Heterostraci (Ord-Dv.sup)
Pteraspidomorphi	Myxinoidea (Rec.)
	- - - - -
+ Thelodonti	+ Phlebolepida (Sil,med.-Dv.med.)
	+ Thelodontida (Sil.med.-Dv.med.)
	- - - - -

Los Osteostraci son los ostracodermos mejor conocidos anatomicamente. El cuerpo tenía aspecto pisciforme. La cabeza era ancha y aplastada dorso-ventralmente; los ojos, próximos uno al otro, estaban sobre la superficie superior de la cabeza; la boca y los orificios branquiales estaban en la faz ventral. No poseían mandíbulas y su modo de alimentación debía ser pasivo, debían nutrirse de pequeños invertebrados y materias orgánicas en putrefacción. La cabeza y parte del tronco estaban encerrados en un escudo osificado constituido por placas soldadas. En la mayoría de los osteostraceos había un par de repliegues blandos en forma de aletas ubicadas en el borde posterior del escudo cefálico, a menudo limitadas lateralmente por prolongaciones del escudo, llamadas cuernos. Poseían una narina impar. La parte anterior del tronco estaba cubierta por el escudo y la posterior por escamas distribuidas de maneras diversas. (Figs.1 y 2).

Los Anaspida tenían también aspecto pisciforme, pero el cuerpo estaba comprimido lateralmente. Por lo tanto los ojos y las aberturas branquiales tenían posición lateral. El orificio

bucal era subterminal y ventral. No poseían escudo cefálico. La cabeza estaba recubierta por escamas y placas no soldadas. Poseían un órgano olfativo impar y un saco hipofisario abierto al exterior. Como su endoesqueleto prácticamente no se ha conservado su anatomía interna es aún poco conocida. (Fig.3)

Los Heterostraci son los más antiguos vertebrados conocidos ya que sus restos datan del Ordovícico inferior. Alcanzaron su expansión en el Devónico inferior y desaparecieron en el Devónico superior.

A pesar de las abundantes colecciones existentes de Heterostraci, su anatomía interna es tan poco conocida que la división del superorden en órdenes se basa en caracteres externos.

La cabeza y la parte anterior del cuerpo adyacente a ella están aplastadas dorso-ventralmente. Algunas formas llegan a tener un aspecto semejante al de las rayas. En la mayoría de las formas la parte anterior de la cabeza se prolonga en un "rostro" más o menos pronunciado. El orificio bucal tiene posición ventral, salvo excepciones en que es dorsal. Los ojos son muy pequeños y están muy separados uno del otro. En algunos casos habrían sufrido una regresión total; a causa de su escaso tamaño es probable que no hayan tenido músculos oculares, como es el caso de los mixinos. A la inversa de los Cephalaspidomorphi el orificio naso-hipofisario (abertura de narina y orificio de hipófisis) no es dorsal. Como no se lo observa se supone que debía estar ubicado en la faz ventral de la cabeza, por delante de la boca, en una posición fundamentalmente comprable a la que presentan los mixinos. Las branquias, ubicadas muy lejos de la boca, se abren a cada lado del cuerpo por un orificio branquial único. La cabeza el conjunto de la región branquial y una parte adyacente del tronco están recubiertos por una armadura gruesa, sostenida en su cara interna por el endoesqueleto. Esta armadura, desarrollada en mayor o menor grado, está presente en todos los Heterostraci. Generalmente consiste en dos escudos, uno dorsal y uno ventral, o

puede estar formada por placas o escamas que ocupan la misma extensión que los escudos. (Fig.4).

* * * * *

Los Osteostraci y los estudios de Stensiö

Desde su aparición en el registro fosilífero los ostracodermos aparecen como un grupo heterogéneo, con especializaciones bien definidas y diversificados en órdenes distintos. Es evidente entonces que sus orígenes deben remontarse probablemente al Precámbrico. A pesar de la ausencia de mandíbulas no se los coloca como antecesores directos de los gnatostomados debido a su alta especialización en otros aspectos. Se acepta que a partir de un antecesor hipotético se han desprendido dos ramas, una que llevó a los ostracodermos y otra a los gnatostomados.(Fig.5)

Conocidos desde 1830 los ostracodermos fueron interpretados correctamente recién a partir de los trabajos de Erik Stensiö, un investigador escandinavo, en sus trabajos realizados entre 1925 y 1934. El material estudiado por Stensiö consistía en restos más o menos completos, correspondientes a escudos cefálicos. Para poder observar a la lupa las estructuras internas del escudo, desconocidas hasta entonces y sumamente frágiles, la ganga que las disimulaba debió ser retirada grano por grano con finas agujas. Para hacer más claro el contraste entre la ganga y las delicadas películas de hueso que delimitaban los canales y las cavidades, se debía mantener continuamente la preparación inmersa en un líquido refringente (alcohol, xilol).

Después de un trabajo que demandó mucha paciencia y tiempo, Stensiö pudo determinar en gran parte las cavidades que habían alojado al cerebro, al órgano olfatorio, a los ojos, al órga-

no del oído y un complejo sistema de canales nerviosos y vasculares. Un conocimiento aún más completo del escudo cefálico se obtuvo por el método de secciones delgadas seriadas de Sollas, que consiste en hacer cortes sucesivos del objeto, obteniéndose así una secuencia completa de la estructura fina.

Para interpretar correctamente las estructuras complejas del escudo Stensiö hizo comparaciones minuciosas con las formas actuales y pudo dar una descripción sumamente detallada de la anatomía de los ostracodermos, acompañada de reconstrucciones del sistema nervioso, vasos sanguíneos, aspecto externo del cerebro, órganos de olfacción y audición, branquias, etc. Probó así que los Cephalaspidomorphi son formas estrechamente emparentadas con las lampreas actuales y en particular con sus larvas. Por lo tanto las lampreas actuales deben haberse originado de algún grupo de cefalaspidomorfos. En cuanto a los mixinos actuales, resultan tener tantos caracteres anatómicos diferentes de los cefalaspidomorfos y de las lampreas, que se les ha atribuido un origen independiente. Investigaciones posteriores de Stensiö (1957) han confirmado su vinculación con los Heterostraci.

Los trabajos referentes a los ostracodermos han llegado a dar una nueva concepción sobre la filogenia y la clasificación de los agnatos. Como ya mencionáramos, se conocen restos fragmentarios (denticulos pertenecientes a las placas del escudo) provenientes del Ordovícico inferior de Estonia que han sido asignados definitivamente a un orden de Heterostraci (Astraspida). De esto se deduce que la separación de los agnatos en Pteraspídomorfos y Cefalaspidomorfos ya se había producido a comienzos del Ordovícico.

Los agnatos del Ordovícico están conservados sólo como fragmentos y su estructura interna es poco visible, pero ya habían adquirido los caracteres generales de los ciclóstomos actuales (lengua raspadora, órgano olfatorio impar, sacos branquiales de un tipo especial, dos canales semicirculares en el oído inter-

no). Estos caracteres comunes han debido aparecer antes que los agnatos se dividieran en los dos grupos principales (pteraspidomorfos y cefalaspídomorfos) en el Cámbrico o probablemente antes. También es evidente que desde su origen los agnatos habían adquirido particularidades tales (dos canales semicirculares, órgano olfatorio impar) que no es posible que hayan podido dar nacimiento a los gnatostomados conocidos. Por lo tanto no puede intentarse discutir la filogenia de los gnatostomados a partir de los agnatos; ni los más antiguos ostracodermos han debido tener importancia en el proceso de origen de los gnatostomados.

No obstante, es indudable que los gnatostomados han debido originarse de animales sin mandíbulas, cuyos restos no se han fosilizado. La estructura de la región oralo-branquial de los agnatos fósiles, sumamente primitiva, representa una etapa estructural por la que han pasado los vertebrados antes de que se desarrollaran las mandíbulas, y su estudio puede indicar a partir de qué elementos se originó la boca de los gnatostomados.

La aparición de las mandíbulas marca un hito de gran importancia en la historia de los vertebrados. Hasta entonces la alimentación se limitaba a partículas del fondo o pequeños invertebrados que penetraran al orificio bucal llevados por la corriente de agua. En consonancia con esa alimentación pasiva, el animal no necesitaba buscar activamente su comida por lo que la locomoción no debía ser necesariamente muy especializada (tampoco la movilidad era de mayor importancia en la defensa a causa de la coraza protectora). La vida de las formas de fondo o la de los nadadores de lentos movimientos no requería un sistema nervioso coordinador de alta eficacia.

La necesidad de capturar piezas de mayor tamaño y apresarlas en el momento del ataque, tal vez por la competencia es-

tablecida con otros animales dominantes en esa época (grandes invertebrados) pudo haber sido uno de los factores que llevó al desarrollo de las mandíbulas. En este sentido sólo pueden hacerse conjeturas. Lo cierto es que el modo distinto de alimentación, de pasiva a activa, determinó un cambio cualitativo en la evolución de los vertebrados, se pasó a un nivel superior de complejidad anatomo-funcional que abrió las puertas a nuevas adquisiciones y que constituyó la base para el desarrollo explosivo de los primeros vertebrados gnathostomados, y por ende, de su dominio de las aguas.

Para comprender por qué los agnatos constituyen un paso muy primitivo en la evolución de la boca de los vertebrados y para comprender las homologías entre el esplanocráneo de los ostracodermos y el de los gnathostomados, empezaremos por describir la anatomía interna del escudo cefálico de un ostracodermo. (Quede sin dudas que la secuencia que se intenta aquí no significa continuidad evolutiva. El origen de las mandíbulas a partir de un vertebrado ancestral agnato desconocido puede haber seguido los pasos estructurales que damos aquí).

El escudo cefálico en los Ostracodermos

Consideraremos uno de los ostracodermos que describió Stensiö en detalle, Kiaeraspis (Osteostraci, Cephalaspidomorphi).

En vista dorsal el escudo presenta un par de aberturas orbitarias, el orificio pineal, el orificio naso-hipofisario y los "campos eléctricos". Los orificios orbitarios están muy próximos entre sí. El orificio naso-hipofisario, impar y de posición mediana, comprende dos partes: una anterior (orificio hipofisario) y una posterior (orificio nasal). El foramen pineal se abre entre las órbitas, sobre una placa ósea independiente. Los campos "eléctricos" están recubiertos, en los ejemplares bien conservados,

por un mosaico de pequeñas placas poligonales. Existe un campo "eléctrico" mediano, impar, llamado "campo eléctrico dorsal" y dos campos "eléctricos" laterales que se extienden a lo largo del borde del escudo cefálico. El nombre de "eléctricos" dados a estas zonas se debe a que se consideraron como verdaderos órganos eléctricos. Ahora se supone que la función de estas zonas estaba relacionada con el equilibrio dado que se han encontrado una serie de pequeños canales que conectan los campos con el oído interno. Por detrás del escudo, éste se prolonga por dos "cuernos" que limitan cavidades donde se alojaban los repliegues natatorios que hacían las veces de aletas pectorales.(Fig.2).

En la faz ventral el escudo cefálico se limita a un reborde, el reborde ventral, que rodea a una zona circular, la abertura oralo-branquial. En vida del animal esta cámara oralo-branquial estaba cerrada por una pared espesa, recubierta exteriormente por escamas o pequeñas placas, móviles entre sí, por lo que esta cubierta resultaba flexible y podía elevarse y descender según los movimientos respiratorios (Fig.6).

Por debajo de esta "tapa" se encuentra un espacio que alojaba la faringe, las branquias y la boca, llamado cámara oralo-branquial, como dijimos antes. En esta cámara se pueden observar las siguientes estructuras (Fig.7): un campo supraoral, superficie que formaba el techo de la boca, ubicado anteriormente. A lo largo de todo el techo de la cámara oralo-branquial corría una costilla mediana, la costilla aórtica, dentro de la cual se ubicaba la aorta dorsal. A ambos lados de esta costilla y por detrás del campo supraoral, se disponen las fosas branquiales pares, separadas por las crestas interbranquiales que representan las mitades dorsales de los arcos branquiales (la mitad ventral que completaría el arco ha sido quitada al levantar la "tapa" que cerraba la cámara). Todos los osteos-tracos parecen haber tenido 11 fosas branquiales, pero la más posterior, la 11a. es siempre vestigial. El campo supraoral

está separado de la primera fosa branquial por una cresta, la cresta prebranquial, homóloga a las restantes crestas inter-branquiales y que constituye la mitad dorsal del arco premandibular. Cada fosa branquial se abre al exterior por un orificio branquial externo. En la parte más posterior de la cámara orolobranquial se abre un gran orificio mediano e impar, el foramen esofágico.

Por lo que hemos visto, la boca era un simple orificio detrás del cual se disponían los arcos branquiales seriados y homólogos, que actuaban como tabiques separando las fosas branquiales. Para comprender las relaciones y homologías entre los arcos de los agnatos y los arcos viscerales de los gnatostomados debemos primero conocer brevemente los nervios craneales.

Los nervios craneales y los nervios branquiales

En la región de la cabeza existe una serie especial de nervios que a primera vista son difíciles de comparar con los del cuerpo. Todos inervan la cabeza, excepto el vago o neumogástrico que además de la cabeza llega hasta el cuerpo e inerva muchas vísceras. Del conjunto de nervios craneales existe una serie de ellos que inervan las aberturas branquiales en los vertebrados pisciformes, conocidos como nervios branquiales.

Cada arco branquial está inervado por un nervio branquial que se bifurca en el borde superior de la hendidura dando una rama anterior y una posterior. Este nervio nace de un ganglio relacionado a su vez con el cerebro posterior. La rama nerviosa ubicada por detrás de la hendidura branquial es la que transmite el influjo nervioso que al provocar las contracciones de los músculos, produce los movimientos de los arcos branquiales (rama motora).

Si consideramos un condictio, donde hay espiráculo, la disposición de los nervios branquiales sería la siguiente: las

cuatro últimas hendiduras están inervadas por ramas del nervio vago, presentando cada una los componentes típicos en cada abertura branquial. La primera hendidura branquial está inervada por el nervio glossofaríngeo; el espiráculo, por el nervio facial. Glossofaríngeo y facial son semejantes a las mencionadas ramas del vago y actúan de la misma manera. El nervio trigémino, asociado a la parte posterior de la boca es exactamente comparable a los nervios precedentes, una rama pasa por delante de la boca y la otra por debajo y atrás. Como en los otros nervios, sólo la rama posterior envía fibras motoras a los músculos que accionan las mandíbulas (Fig.8).

Así, las relaciones entre los nervios y los arcos branquiales establecen una homología entre el arco mandibular, el arco hioideo y los arcos branquiales e implican igualmente una homología entre el espiráculo y una hendidura branquial. Las dimensiones reducidas y las funciones particulares del espiráculo deben haber sido adquiridas secundariamente, debido a que el arco hioideo actúa como soporte de la mandíbula para suspenderlas del cráneo.

Por delante del trigémino hay otro nervio, el oftálmico profundo (o simplemente nervio profundo) que recibe sensaciones de la región del hocico (sensitivo). En los mamíferos está relacionado con el trigémino pero en los vertebrados inferiores es a menudo independiente. En los vertebrados actuales no está vinculado a ninguna abertura. Resumiremos lo expuesto con el siguiente cuadro:

<u>NERVIO</u>	<u>INERVA</u>
oftálmico profundo	región del hocico
trigémino	boca
facial	-espiráculo
glossofaríngeo	la.hendidura branquial
vago	2a., 3a., 4a. y 5a. hend.br.

Como resultado de sus estudios Stensiö pudo comprobar que:

- 1º) el nervio profundo tenía la estructura de un nervio branquial típico;
- 2º) la fosa branquial más anterior de la cámara oralobranquial estaba inervada por el profundo y no difería en manera alguna de las fosas siguientes;
- 3º) la segunda fosa estaba inervada por el trigémino y era también semejante completamente a las siguientes fosas branquiales.

Por lo tanto, los osteostraceos poseían dos bolsillos branquiales completos precediendo a la abertura que corresponde al espiráculo. El primero era el arco premandibular, inervado por el oftálmico profundo y el segundo era el mandibular, inervado por el trigémino. Por delante de ellos se abría el orificio bucal (Fig.9).— La abertura correspondiente al espiráculo de los condictios tenía la misma estructura y el mismo desarrollo que las restantes fosas.

La aparición de las mandíbulas

Podemos tratar ahora de reconstruir los pasos del proceso por el cual aparecieron las mandíbulas. Es posible que entre los antiguos vertebrados pisciformes y sin mandíbulas del Cámbrico se hayan producido algunos cambios que llevarón a un ensanchamiento de la abertura bucal lo cual se tradujo en un retroceso del ángulo de la boca con el consiguiente desplazamiento de las primeras crestas y fosas branquiales. Las dos primeras fosas y la primera cresta desaparecen, la segunda cresta forma los bordes articulados de la boca (mandíbulas). Sin embargo, los nervios que inervaban esas estructuras se conservan (oftálmico profundo y trigémino). El arco que forma ahora las mandíbulas, al desvincularse del cráneo necesita un sostén, que es aportado por el ar-

Marino Castro M.

GEOLÓGICA

co que le sigue en la secuencia, el hioideo; como resultado de esto, en algunos peces también desaparece la tercera fosa branquial (ubicada entre los arcos mandibular y hioideo), mientras que en otros persiste reducida (espiráculo).

Es posible que estos cambios se produjeran rápidamente ya que debieron resultar ampliamente favorables. Las ventajas deben haber sido importantes: posibilidad de devorar presas de mayor tamaño, no necesidad de protegerse con gruesas placas lo que permitió aligerar el peso y agilizar los movimientos, defensa activa y posibilidades mayores de triunfo en la competencia. Todo ello debe haber sido crucial en la diversificación de los grupos de vertebrados gnatostomados pisciformes (placodermos, condriictios y osteictios). Por otra parte, las poblaciones que no sufrieron este proceso evolucionaron en otro sentido, adquiriendo las especializaciones típicas que configuran a la clase Agnatha.

* * * * *

FIGURAS

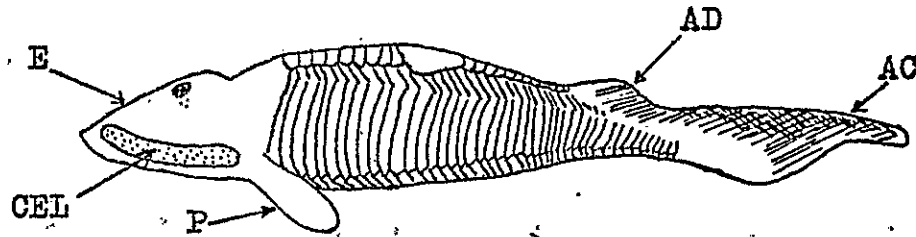


Fig.1 - Vista lateral de un osteostraceo (Hemicyclaspis).

Ref.: AD, aleta dorsal; AC, aleta caudal; E, escudo cefálico; CEL, campo "eléctrico" lateral; P, repliegue natatorio par.

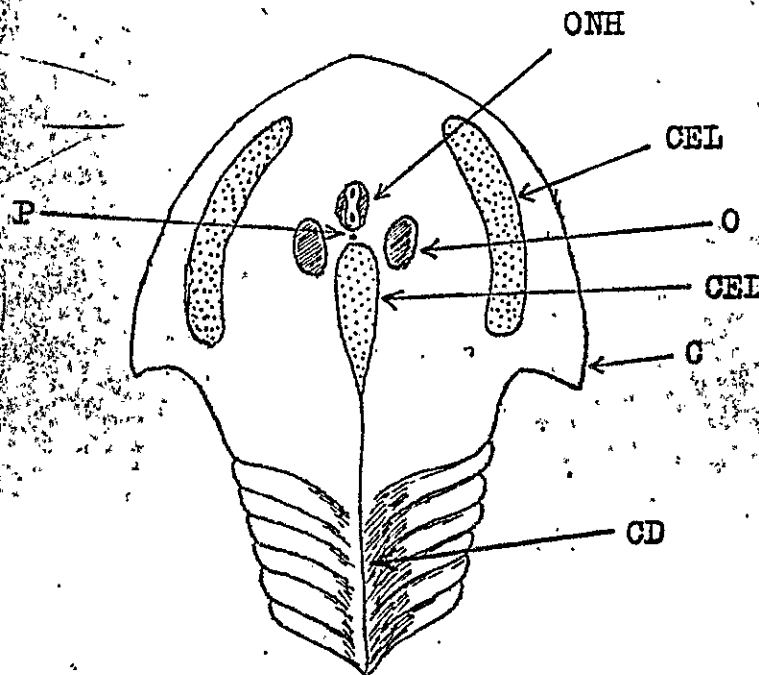


Fig.2 - Vista dorsal del escudo cefálico de un osteostraci

(Kiaeraspis). Ref.: G, cuerno; CED, campo "eléctrico" dorsal; CEL, campo "eléctrico" lateral; CD, cresta dorsal (parte más anterior del repliegue natatorio dorsal); O, órbita; ONH, orificio naso-hipofisario; P, orificio pineal.

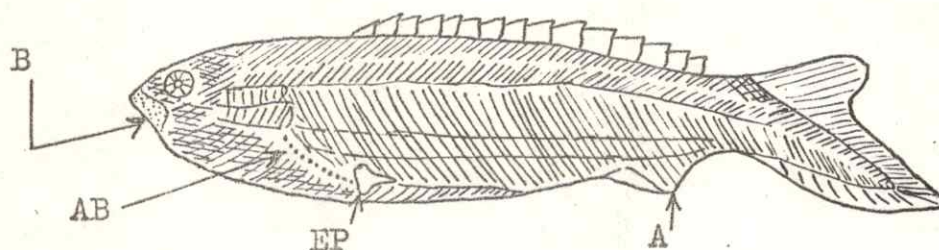


Fig. 3 - Vista lateral de un anaspido (Pterolepis). Ref.:
A, aleta anal; AB, aberturas branquiales; B, abertura bu-
cal; EP, espina pectoral.

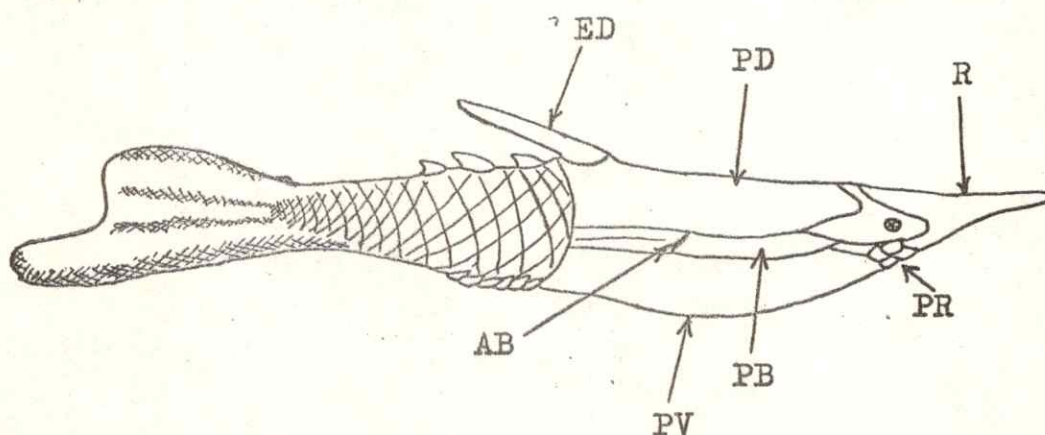


Fig. 4 - Vista lateral de un heterostraci (Pteraspis).
Ref.: AB, aberturas branquiales; ED, espina dorsal; PB,
placa branquial; PR, placas orales; PD, PV, placas dorsal
y ventral; R, rostro.

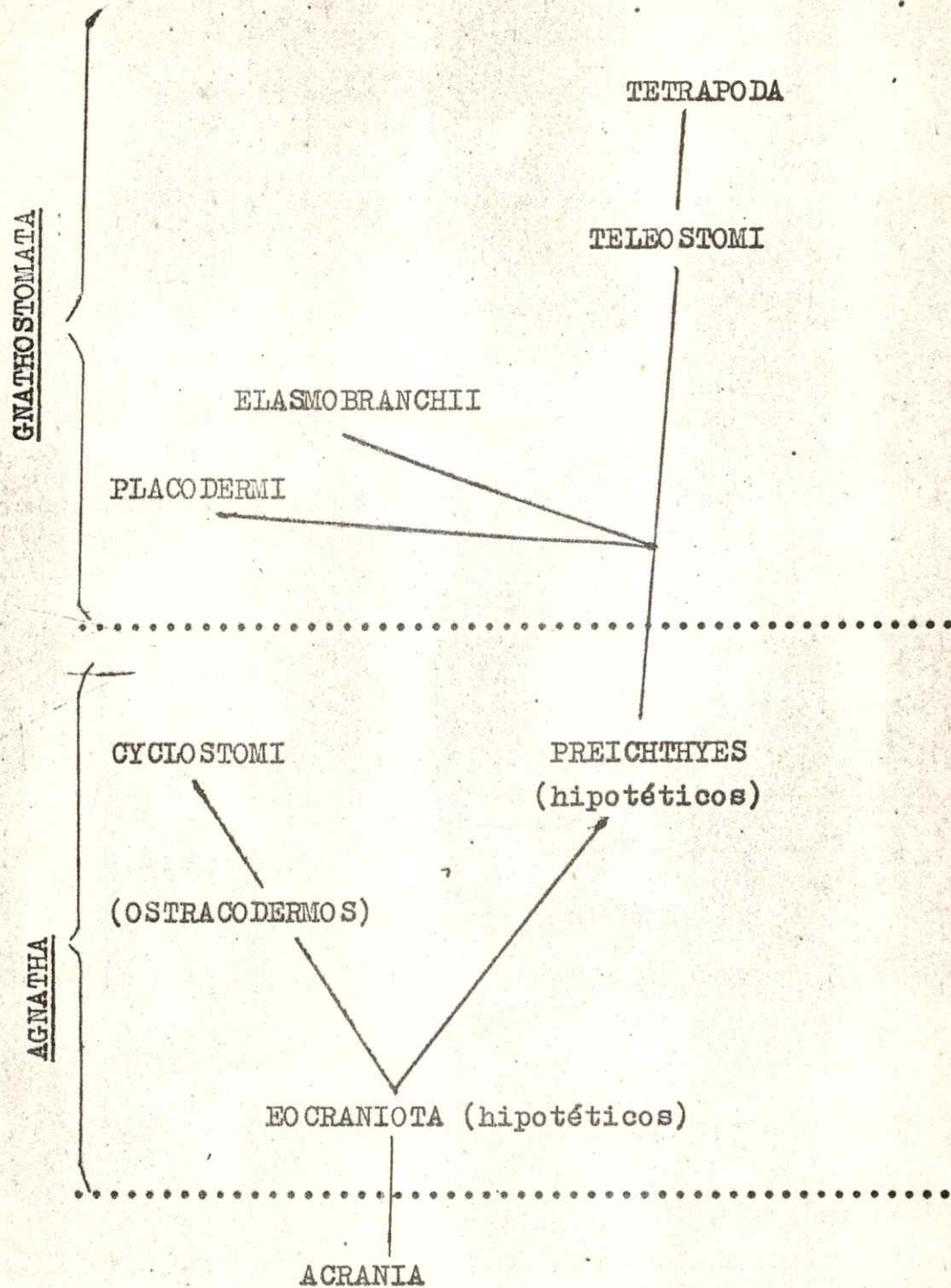


Fig.5 - Esquema de las relaciones entre los ostracodermos y el resto de los vertebrados, según Stensiö, 1964.

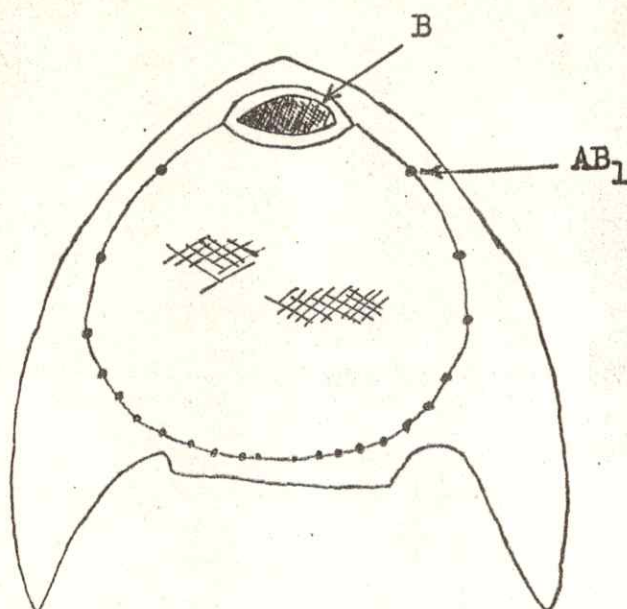


Fig. 6 - Escudo cefálico de Kiaeraspis en vista ventral. La cámara oralo-branquial está tapada por tejido recubierto por pequeñas placas. AB₁, abertura branquial la.; B, boca.

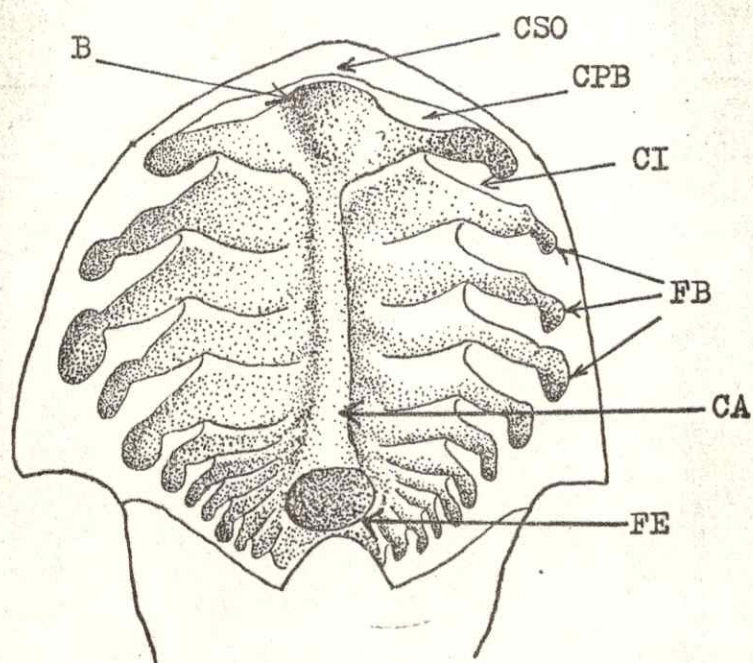


Fig. 7 - Idem, después de dejar al descubierto la cámara oralo-branquial. B, boca; CA, costilla aórtica; CI, cresta interbraquial; CPB, cresta prebranquial; CSO, campo supra oral; FB, fosas branquiales; FE, foramen esofágico.

FIG.8

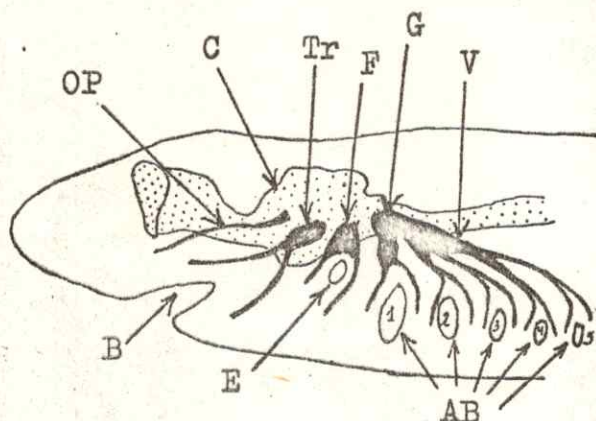
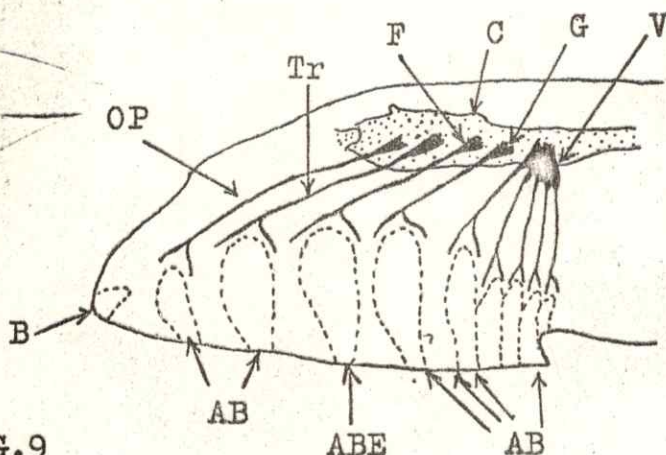


FIG.9



Figs.8 y 9 - Representaciones esquemáticas de los nervios branquiométricos en un condictio (fig.8) y en un osteostraceo (Fig.9). AB, aberturas branquiales; ABE, abertura branquial correspondiente al espiráculo; B, boca; C, cerebro; E, espiráculo; F, nervio facial; OP, nervio oftálmico profundo; Tr, nervio trigémino; V, vago; G, glossofaríngeo.

BIBLIOGRAFIA

Jarvik, E., 1960.- Théories de l'Evolution des Vertébrés. Trad. J. Lehman; 102 pp; 30 figs.; Masson et Cie., Ed. Paris.

Piveteau, J., 1954.- Le problème du crane. In "Traité de Zoologie"; Dir. P. Grassé; T. XII; Masson et Cie., Ed.

Romer, A. S., 1966.- Anatomía Comparada. Ed. Interamericana, 3a. ed.

Stensiö, E., 1964.- Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In "Traité de Paléontologie", Dir. J. Piveteau; T. IV; vol. I; pp. 96-382; Masson et Cie., Ed.