

TIPO IX

ANIMALES VERTEBRADOS = VERTEBRATA (1)

Animales de simetría bilateral, con esqueleto interno (columna vertebral), del cual salen apéndices dorsales (arcos vertebrales superiores) que rodean el centro nervioso (médula espinal y cerebro), y apéndices ventrales (costillas) que limitan una cavidad (visceral) donde se hallan encerrados los órganos de la vida vegetativa; tienen á lo más dos pares de extremidades.

Aristóteles había ya reunido los animales vertebrados en un grupo que llamó *animales provistos de sangre*, señalándoles como carácter común la presencia de un eje. Lamarck fué el primero que reconoció en la presencia de la columna vertebral el carácter más importante de este grupo, é introdujo en la ciencia, antes que Cuvier, el nombre de *animales vertebrados*. En su rigurosa acepción no expresa, sin embargo, esta denominación más que un grado determinado del desarrollo esquelético, que puede persistir en su estado rudimentario, sin segmentarse, bajo la forma de *chorda dorsalis* (*Amphioxus*, *Mixina*). No estriban por lo tanto los caracteres más importantes en la existencia de vértebras internas y de columna vertebral, sino en un conjunto de particularidades que se refieren á las relaciones generales de posición, á la agrupación recíproca de los órganos y al modo de desarrollo embrionario. Así, pues, definiremos los animales vertebrados: organismos lateralmente simétricos con rudimento esquelético situado en el eje, y en el lado dorsal del mismo el centro nervioso, en el lado ventral el tubo digestivo con

(1) Además de las obras de Cuvier, F. Meckel y J. Muller, véase igualmente R. Owen: *On the Anatomy of Vertebrates*, vols. I, II y III, Londres, 1866-1868; C. Gegenbaur: *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*, segunda edición, Leipzig, 1878; T. H. Huxley: *A Manual of the Anatomy of vertebrated animals*, Londres, 1871; A. Kolliker: *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*, Leipzig, 1879.

sus orificios de entrada y de salida y todas las demás vísceras vegetativas, y el corazón en el lado ventral del tubo digestivo.

Es un carácter importante de este grupo la presencia de un esqueleto interno. Así como en los invertebrados los órganos duros que sirven de sostén están casi exclusivamente constituídos por endurecimiento y segmentación del tegumento externo, en los vertebrados encontramos condiciones opuestas en la situación respectiva de las partes blandas y las duras; las segundas tienen su origen en el eje del cuerpo y de él parten prolongaciones hacia los lados dorsal y ventral. En los animales vertebrados de organización inferior el esqueleto central queda reducido á un cordón elástico (*chorda dorsalis*), análogo á la notocorda de los tunicados, que se reproduce en todas las especies superiores durante la vida embrionaria y constituye el primitivo rudimento de la columna vertebral (fig. 869). Este cordón axial está rodeado por una vaina anhista (vaina cuticular de la cuerda) y por el tejido esquelotógeno, cuyos apéndices dorsales envuelven el centro nervioso en forma de tubo medular, al paso que los ventrales forman una bóveda sobre los troncos vasculares y las vísceras. De este tejido esquelotógeno procedente de la proliferación esclerotómica

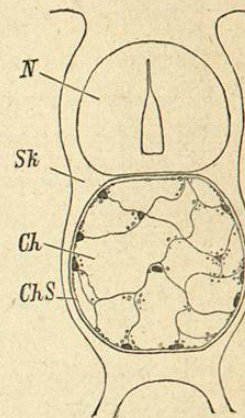


Fig. 869. — Sección transversal de la cuerda dorsal (*Ch*) de la larva de *Bombinator igneus*, según Goette. *ChS*, vaina de la cuerda; *Sk*, capa esquelotógena; *N*, médula espinal.

de la vértebra primitiva se diferencia, principalmente en los vertebrados de cuerda persistente (ciclostomas, ganoideos cartilaginosos, dipnoicos), una capa fibrosa interna, que constituye más tarde la vaina externa ó conjuntival de la cuerda y se halla limitada por el tejido esquelotógeno, sobrepuesto por una túnica elástica externa. Luego que el esqueleto interno adquiere consistencia dura, se segmenta á la manera que el esqueleto dérmico de los animales articulados. Esta transformación se verifica en virtud de modificaciones del tejido esquelotógeno, produciendo anillos cartilaginosos ú óseos que representan los rudimentos de los cuerpos de las vértebras. Estos van comprimiendo la cuerda á medida que van adquiriendo la forma de discos cartilaginosos ú óseos, bicóncavos,

y se van uniendo á fragmentos de arcos, cartilaginosos ú óseos, formados de antemano alrededor de las cavidades medular y visceral, llegando en un último término á formar una vértebra (fig. 870 *a b*). Esta vértebra consta, pues, de una pieza media principal, *cuerpo de la vértebra*, frecuentemente con restos de la cuerda en su eje; dos arcos superiores (*neurapófisis*) y dos inferiores (*hemapófisis*). Los arcos superiores é inferiores quedan cerrados por piezas impares, *apófisis espinosas*. Los apéndices laterales (*pleurapófisis*), que aparecen en diferentes puntos de los arcos superiores, y los cuerpos vertebrales, son simplemente prolongaciones ó apófisis, y no partes independientes. En cambio tienen la significación de tales unos tallos laterales, cartilaginosos ú óseos, las *costillas*, que se adhieren á las hemapófisis (peces) ó á las pleurapófisis, y circundan en forma de arcos la parte de cavidad general que encierra las vísceras.

En un grado superior de desarrollo, la segmentación primitivamente homónoma del esqueleto se cambia en heterónoma, dando lugar á la división en regiones. En este sentido hay también semejanza entre los articulados y los vertebrados.

Fig. 870. - *a*. Esquema de la columna vertebral de un teleostero, con crecimiento intervertebral de la cuerda. *Ch*, cuerda; *Wk*, cuerpo vertebral osificable; *J*, porción membranosa intervertebral. - *b*. Vértebra de un pez. *K*, cuerpo; *Ob*, arco superior (neurapófisis); *Ub*, arco inferior (hemapófisis); *D*, apófisis espinosa superior; *D'*, apófisis espinosa inferior; *R*, costillas.

Se distingue en primer término la *cabeza*, uniformemente separada del *tronco* (fig. 871), y relacionada íntimamente con el desarrollo de la parte anterior del centro nervioso en forma de cerebro, y con la situación, en ella, de la entrada del tubo digestivo. El conducto correspondiente á los arcos superiores se dilata en esta región constituyendo la caja craneana, en cuya parte ventral se rudimentan arcos cartilaginosos (aparato visceral); los anteriores de ellos, en forma de mandíbulas armadas de dientes, rodean el atrio de los órganos de la nutrición (fig. 871). Sigue á los arcos maxilares una serie de arcos, como el

hioideo y el branquial, que rodean la faringe. Como la porción posterior del tronco no contribuye á formar la cavidad general, el tronco se divide en dos regiones, una que es el *tronco* propiamente dicho, con sus vértebras dotadas de costillas, que circundan la cavidad general revestida por el peritoneo, y la otra la *cola*, con hemapófisis cerradas en forma de conducto. Esta sencilla segmentación del tronco se presenta en los vertebrados inferiores, en los cuales la fuerza propulsiva que les imprime movimiento se debe principalmente á la flexión y ondulaciones de la región posterior de la columna vertebral, y viven en el agua como peces. En los

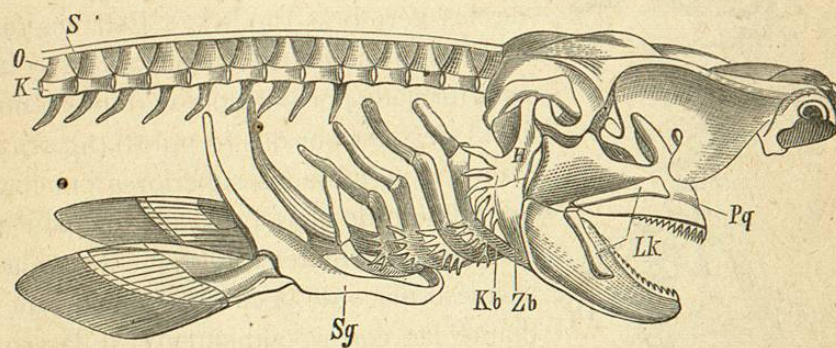


Fig. 871. - Cabeza y porción anterior de la columna vertebral del *Acanthias*, según R. Owen. *K*, cuerpo de vértebra; *O*, arco superior; *S*, pieza intercalar; *Pg*, cuadrado palatino; *Lk*, cartílagos labiales; *H*, hiomandibular; *Zb*, arco hioideo; *Kb*, arco branquial; *Sg*, cintura escapular.

animales que viven en la tierra ó anidan en el seno de ella, es también prolongada la columna vertebral y deslizable en sus elementos; pero este modo de conducirse está en relación con una conformación secundaria, dependiente de la atrofia ó ausencia de miembros. En los vertebrados superiores, en que las funciones de locomoción están encomendadas, como en los artrópodos, á los miembros, á medida que éstos se desarrollan se van reduciendo hasta llegar á suprimirse los movimientos del eje principal.

Las *extremidades* están reducidas á dos pares, uno anterior y otro posterior. En las formas inferiores sólo funcionan como nadaderas ó como agentes propulsores, y tienen sólo una influencia subalterna en la locomoción. En tales casos subsiste la segmentación uniforme del tronco. Luego que el modo de locomoción exige un gasto considerable de fuerza y un gran despliegue de las extremidades,

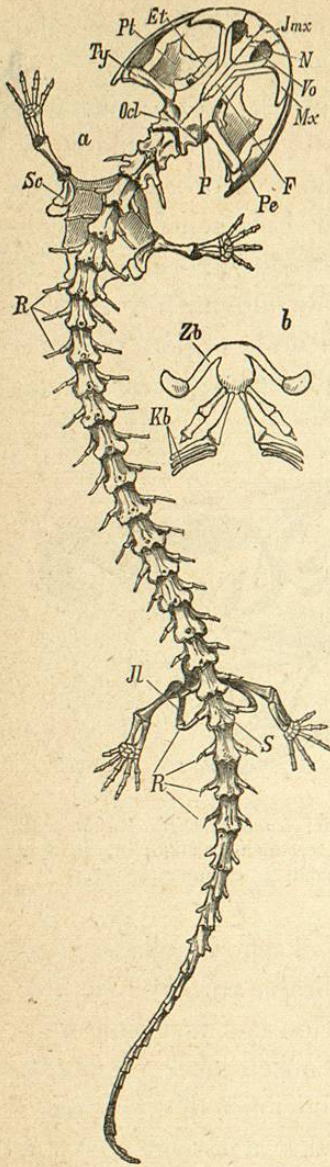


Fig. 872. - a. Esqueleto de *Menopoma alleghaniense*. Ocl, occipital lateral; P, parietal; F, frontal; Ty, timpánico; Pe, petroso; Mx, maxilar; Jmx, intermaxilar; N, nasal; Vo, vómer; Et, hueso en cintura; Pt, pterigoideo; Sc, cintura escapular; Jl, cintura pelviana; S, vértebra sacra; R, costillas. - b, arco hioideo (Zb) y arco branquial (Kb).

de costillas, al paso que la región que forma continuación del pecho,

haciendo necesaria una unión sólida entre éstas y el eje del esqueleto, se dividen las vértebras en grupos sucesivos de conformación distinta y se distingue en regiones especiales. Como quiera que las extremidades posteriores son el principal apoyo del cuerpo y el más poderoso agente de la fuerza propulsora, la cintura correspondiente á ellas aparece casi siempre soldada con una porción de la columna vertebral, que se distingue por la sólida unión de sus vértebras (fig. 872). Esta región, sacra, situada entre el tronco y la cola, está formada por una sola vértebra (anfibios), después por dos (reptiles) (fig. 873) y en los vertebrados superiores por mayor número de ellas, provistas de apófisis transversas potentes y fuertemente unidas al hueso ilíaco de la cintura pelviana mediante las correspondientes costillas rudimentarias. A medida que aumenta el desarrollo de las extremidades anteriores, y con éste la necesidad de unión entre ellas y el tronco, aparece en la porción anterior una región sólida cuyas costillas se distinguen no sólo por su longitud especial, sino también por su confluencia en un sistema de piezas cartilaginosas ú óseas (*esternón*), situadas en la línea media de la cara ventral (*tórax*). Así queda intercalada entre el tórax y la cabeza por una parte y entre el tórax y el sacro por la otra, una región movable. La porción que une el pecho con la cabeza, ó sea el *cuello*, tiene sus vértebras deslizables, y casi siempre se conservan en ellas restos

ó sea la *región lumbar*, se distingue por la magnitud de las apófisis transversas y por la mayor movilidad de sus vértebras, de ordinario privadas de costillas. El tronco de los vertebrados superiores se divide por consiguiente en las regiones *cervical*, *torácica (dorsal)*, *lumbar* y *sacra*, á la que sigue la porción *caudal* (fig. 873).

En su forma y funciones presentan las extremidades condiciones muy variadas; son patas en los animales terrestres y sirven para soportar el cuerpo; en los animales aéreos son alas, y sirven para volar, y en los acuáticos son aletas ó nadaderas y sirven para la natación; pero siempre pueden comprobarse en ellas partes principales cuya modificación, atrofia ó ausencia son causa de aquellas diferencias. De igual manera que las patas, las aletas y las nadaderas son órganos homólogos, los miembros anteriores y posteriores conservan también homología de conformación. En unos y otros se distingue una *cintura* para la unión con la columna vertebral, una *columna* compuesta de huesos largos y una porción terminal. La cintura del par de miembros anteriores, *cintura escapular*, consta de tres piezas: lámina dorsal (*escápula*) y dos arcos ventrales, situados uno tras otro (procoracoides con la clavícula y coracoides). A la cintura escapular corresponde en los miembros posteriores la cintura pelviana, compuesta igualmente de tres piezas: el *íleon (os ileum)*, que mantiene la unión con el sacro, el *pubis (os pubis)* y el *isquion (os ischii)*, que cierran la cintura por la cara ventral. La palanca de las extremidades está generalmente formada por

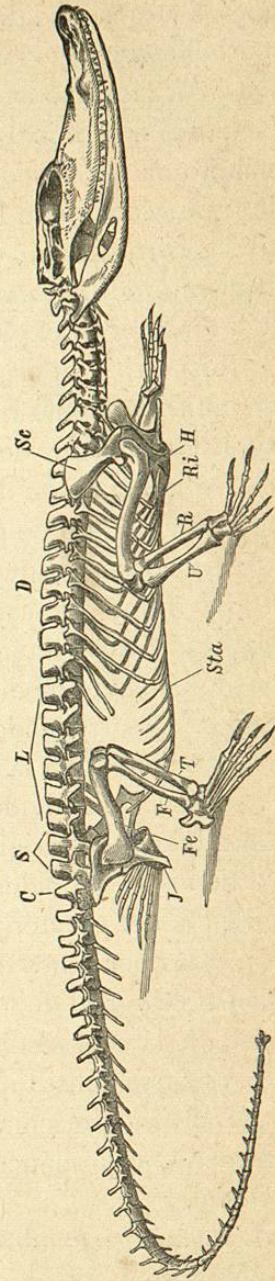


Fig. 873. - Esqueleto de cocodrilo. D, región dorsal; L, región lumbar; S, región sacra; Ri, costillas; Sc, escápula; H, húmero; R, radio; U, cúbito; Sta, esternón abdominal; Fe, fémur; T, tibia; F, peroné; J, hueso isquion; C, vértebra caudal.

huesos largos y se divide en dos regiones, el brazo (*humerus*) y el muslo (*femur*), y el antebrazo y la pierna, compuestos de dos huesos colocados uno al lado del otro (*radio y cúbito, tibia y peroné*). La porción terminal de la extremidad, que se distingue por un número mayor de piezas, casi siempre cinco, colocadas al lado unas de otras, constituye la mano y el pie, y consta de dos series de huesos cortos, *tarso*, en la mano, *carpo*, en el pie, seguidos respectivamente del *metatarso* y *metacarpo*, y, por último, de los dedos de las manos y del pie, divididos en *falanges*.

Respecto á su origen, Thacher, Mivart y Balfour consideran las extremidades como restos de nadaderas laterales continuas; pero, según Gegenbaur, deben referirse á arcos viscerales; considerándolas como la unión de arcos branquiales precedentes. Gegenbaur toma como punto de partida de su teoría sobre el esqueleto de las extremidades, el esqueleto de la nadadera del *Ceratodus* y de los crossopterigios, que consta de un tronco articulado provisto de dos series de radios también articulados (*Archipterygium*). De éste se deriva, mediante modificación, el esqueleto de las nadaderas de los selacios. Desarrollándose considerablemente la serie lateral de radios, y uniéndose á la cintura escapular algunos de los radios más desarrollados, se divide el esqueleto de la nadadera en tres partes: propterigio, mesoterigio y metaterigio. El esqueleto de los miembros de los vertebrados superiores es, por el contrario, el resultado de la falta del propterigio y del mesoterigio, y de la atrofia de determinadas porciones del metaterigio con la consiguiente segmentación transversal de los radios subsistentes en uno de los lados del tronco, de la cual resulta la disposición en sentido transversal de las piezas que constituyen el miembro.

El *cráneo* presenta diferentes cambios de conformación, que coinciden con la manera especial de conformación de la columna vertebral.

En general, cuando la columna vertebral tiene una consistencia membranoso-cartilaginosa, la caja craneana es también una cápsula membranoso-cartilaginosa continua, que corresponde esencialmente al rudimento embrionario del cráneo de los vertebrados superiores (*cráneo primordial*) (fig. 871).

De este mismo rudimento procede la formación del *cráneo óseo*,

en parte por osificaciones de la cápsula cartilaginosa, ó por una osificación procedente del periostio, y en parte por superposición de huesos dérmicos que van apartando más y más las partes cartilaginosas (1). Hasta que la cápsula craneana está osificada, no se marca en ella una disposición de las partes blandas análoga á la de las piezas vertebrales, de la cual se ha deducido que el cráneo está compuesto de tres ó cuatro vértebras. Según la teoría vertebral (P. Frank) de Goethe y Oken, cada vértebra debería constar de una

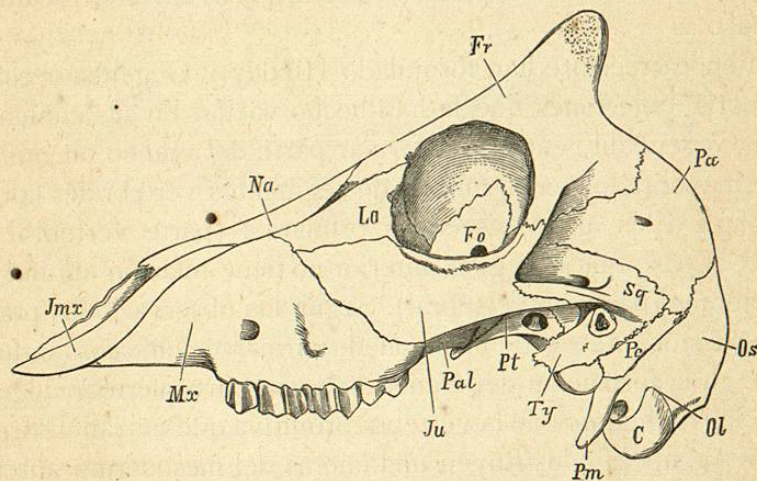


Fig. 874. - Cráneo de una cabra visto lateralmente. *Ol*, occipital lateral; *C*, cóndilo; *Pm*, apófisis paramastoidea; *Os*, occipital superior; *Sq*, escamoso; *Ty*, timpánico; *Pe*, petroso; *Pa*, parietal; *Fr*, frontal; *La*, lagrimal; *Na*, nasal; *Fo*, agujero óptico; *Mx*, maxilar; *Jmx*, intermaxilar; *Ju*, yugal; *Pal*, palatino; *Pt*, pterigóideo.

pieza basilar correspondiente al cuerpo de la vértebra, dos arcos superiores y una pieza impar, que hace el cierre (apófisis espinosa) (fig. 874). Según esta teoría, en la región posterior del cráneo el occipital (*occipitale basale*) representa el cuerpo de la vértebra, los dos huesos occipitales laterales (*o. lateralia*) los arcos superiores, y la concha occipital (*o. superius*) la apófisis espinosa. Los huesos de la región media ó parietal están formados por la parte posterior del cuerpo del esfenoides (*basisphenoideum*) y las alas posteriores (*alisphenoideum*), formando la pieza de cierre los parietales (*parietalia*) como huesos de revestimiento. La región anterior ú orbitaria

(1) Véanse particularmente Reichert y Kolliker, Huxley, Parker, etc.

estaría constituida por la parte anterior del esfenoides (*praesphenoidium*), las alas anteriores (*orbitosphenoidium*) y el frontal (*frontalia*) como pieza oclusora. Se ha considerado como pieza basilar de una cuarta vértebra ó vértebra anterior el etmoides (*ethmoidium*), al que se agregan los huesos nasales (*nasalia*) como pieza superior y el *vómer* como pieza inferior de revestimiento. Además se intercalan diferentes piezas óseas situadas entre el occipital y el esfenoides, peñasco (*petrosum*) y mastoides (*mastoidium*) y otros huesos dérmicos procedentes del esqueleto visceral (*tympanicum*, escamoso, lagrimal).

En época reciente han formulado Huxley y Gegenbaur contra esta teoría objeciones que la han hecho vacilar en sus cimientos. Según Gegenbaur, entraría á formar parte del cráneo un número mucho mayor (á lo menos nueve) de segmentos vertebrales correspondientes á los arcos viscerales primarios (parte vertebral del cráneo), al paso que la región anterior no tiene relación alguna con las vértebras (parte prevertebral). Según las observaciones practicadas en estos últimos tiempos, puede afirmarse como cosa indudable que en la formación del cráneo no toma parte vértebra alguna, porque los rudimentos de la vértebra primitiva que entran á formar parte de la cabeza constituyen metámeras del mesodermo anteriores á las vértebras.

Los demás elementos sólidos que se unen más ó menos íntimamente al cráneo, son una serie de arcos sucesivos que rodean la entrada de la cavidad visceral. Los anteriores, aparato *maxilo-palatino*, sirven para mantener la forma de la cara. El aparato *maxilo-palatino* consta, en su expresión más sencilla, de dos piezas arqueadas movibles (palato-cuadrado y maxilar inferior), fijas á la región temporal por un pedículo maxilar (*hiomandibular*), que es la porción superior del segundo arco (fig. 871). El palato-cuadrado está en íntima unión con el cráneo, se adapta á él en toda su extensión, y en caso de osificarse se divide en cada lado en una línea de piezas interna y otra externa, formadas la primera por el pómulo (*jugale*), maxilar superior (*maxillare*) é intermaxilar (*intermaxillare*), y la segunda por el cuadrado (*quadratum*) en que se articula el maxilar inferior, los pterigóideos (*pterygoidea*) y los palatinos (*palatinum*) (fig. 875). Estas series de huesos forman el aparato su-

pramaxilo-palatino y constituyen la bóveda de la cavidad bucal. El arco inferior, cartilaginoso y primitivamente simple, *mandíbula inferior* (*mandibula*), se encuentra limitado á cada lado por un gran número de huesos (articular, angular, dental, etc.), de los cuales es el que mayor dimensión alcanza el dental, casi siempre armado de dientes.

Los arcos viscerales colocados tras el arco maxilar se fijan también al cráneo, se desarrollan en la pared de la faringe y representan

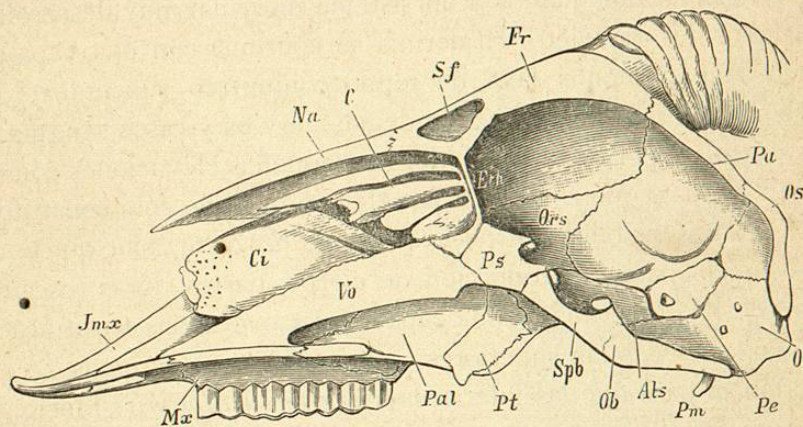


Fig. 875. - Cráneo de carnero aserrado por la línea media, visto por dentro. Ob, occipital basilar; Ol, occipital lateral; Os, occipital superior; Pe, petroso; Spb, esfenoidal basilar; Ps, presfenóideo; Als, alisfenóideo; Ors, orbitosfenóideo; Pa, parietal; Fr, frontal; Sf, seno frontal; Eth, etmoides; Na, nasal; C, conchas; Ci, concha inferior (*os turbinatum*); Pt, pterigóideo; Pal, palatino; Vo, vómer; Ma, maxilar; Jmx, intermaxilar; Pm, apófisis paramastoidea.

respecto á la cavidad faríngea lo que las costillas respecto á la cavidad torácica (fig. 873). El arco más anterior, cuya pieza superior sirve en los vertebrados inferiores como suspensorio de la mandíbula (*hiomandibular*), forma un suspensorio para la lengua (*arco hioideo*) y se cierra mediante una pieza ósea colocada en la línea media (*os linguale*). Sigue á éste otra serie de huesos impares que son piezas de unión (*copula*) de los arcos sucesivos (arcos branquiales), desarrollados sobre todo en los vertebrados acuáticos, separados por hendiduras de la faringe y destinados á llevar las branquias. En los vertebrados que respiran en el aire se van atrofiando gradualmente, y en último término sólo subsisten como rudimentos embrionarios y en escaso número. El resto de todo este aparato queda reducido al hioides con sus dos astas.