

## ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LAS VÉRTEBRAS

**Roberto DÍAZ AROS**

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile  
E-Mail: cepchile@gmail.com

**RESUMEN:** el origen y evolución de las vértebras constituye un evento de interés filogenético y que permite rastrear un rasgo fundamental en la evolución de los vertebrados y que, de la mano de la anatomía comparada, define diferencias y semejanzas en el plan estructural de estos animales que pueden ser de utilidad para establecer relaciones de parentesco o plantear hipótesis de filogenia entre grupos asociados. El estudio de las vértebras y de la variabilidad morfológica que estos segmentos óseos evidencian a lo largo de la historia evolutiva de los vertebrados, permite un conocimiento más profundo y especializado del grupo, a la vez que constituye una eficaz herramienta al momento de identificar restos fósiles, trabajo fundamental del paleontólogo. ¿En qué momento aparecen los primeros vestigios de vértebras en el registro fósil? ¿Cómo a través de la evolución se van desarrollando estos segmentos óseos en los distintos grupos dentro de vertebrados? ¿Cómo se desarrolla una vértebra en el embrión? Estas son cuestiones de interés que la paleontología aborda a través del estudio de los fósiles y que, en conjunto con la biología del desarrollo, busca alcanzar un conocimiento más integral de los organismos que estudia, en este caso, los vertebrados, a través de una mejor comprensión de la relación entre evolución y desarrollo (evo – devo).

**ABSTRACT:** the origin and evolution of the vertebrae constitutes an event of phylogenetic interest and that allows to trace a fundamental trait in the evolution of vertebrates and that, hand in hand with comparative anatomy, defines differences and similarities in the structural plan of these animals that can be useful to establish kinship relationships or raise hypotheses of phylogeny between associated groups. The study of the vertebrae and the morphological variability that these bone segments show throughout the evolutionary history of vertebrates, allows a deeper and more specialized knowledge of the group, as well as being an effective tool when identifying fossil remains, fundamental work of the paleontologist. At what point do the first traces of vertebrae appear in the fossil record? How through evolution these bone segments develop in different groups within vertebrates? How does a vertebra develop in the embryo? These are questions of interest that paleontology addresses through the study of fossils and that, together with developmental biology, seeks to achieve a more comprehensive knowledge of the organisms studied, in this case, vertebrates, through a better understanding of the relationship between evolution and development (evo - devo).

**Palabras clave:** anatomía comparada, vértebras, evolución.

**Keywords:** comparative anatomy, vertebrae, evolution.

## 1. INTRODUCCIÓN

El origen y evolución de las vértebras constituye un evento de interés filogenético y que permite rastrear un rasgo fundamental en la evolución de los vertebrados y que, de la mano de la anatomía comparada, define diferencias y semejanzas en el plan estructural de estos animales que pueden ser de utilidad para establecer relaciones de parentesco o plantear hipótesis de filogenia entre grupos asociados. El estudio de las vértebras y de la variabilidad morfológica que estos segmentos óseos evidencian a lo largo de la historia evolutiva de los vertebrados, permite un conocimiento más profundo y especializado del grupo, a la vez que constituye una eficaz herramienta al momento de identificar restos fósiles, trabajo fundamental del paleontólogo.

¿En qué momento aparecen los primeros vestigios de vértebras en el registro fósil? ¿Cómo a través de la evolución se van desarrollando estos segmentos óseos en los distintos grupos dentro de vertebrados? ¿Cómo se desarrolla una vértebra en el embrión? Estas son cuestiones de interés que la paleontología aborda a través del estudio de los fósiles y que, en conjunto con la biología del desarrollo, busca alcanzar un conocimiento más integral de los organismos que estudia, en este caso, los vertebrados, a través de una mejor comprensión de la relación entre evolución y desarrollo (evo – devo).

Se hace presente, que sólo para efectos de una comprensión más general de este trabajo dividiremos a los vertebrados en peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, señalando que algunos de estos grupos hoy en día son considerados parafiléticos según la sistemática moderna.

## 2. GENERALIDADES EN LA ESTRUCTURA Y MORFOLOGÍA VERTEBRAL

Se denomina “vértebra” a cada uno de los huesos que conforman la columna vertebral. Las vértebras se alinean entre sí por los llamados cuerpos vertebrales y por sus apófisis articulares.

De manera general se pueden distinguir las siguientes secciones en una vértebra, aunque una vértebra cualquiera no necesariamente presenta todos estos elementos:

- Centro o cuerpo vertebral
- Arco neural (un arco óseo en la superficie dorsal del centro)
- Espina neural (proyección ósea de la superficie dorsal del arco neural)
- Canal neural (el forámen a través del cual pasa la médula espinal o cordón nervioso)
- Procesos transversos (proyecciones laterales)
- Arco hemal (un arco óseo en la superficie ventral del centro)
- Canal hemal (forámen a través del cual pasan vasos sanguíneos de la cola)
- Espina hemal (proyección ósea de la superficie ventral del arco hemal)
- Cigoapófisis (articulaciones óseas).

En los mamíferos, y entre una vértebra y otra, se ubica una estructura denominada “disco intervertebral”, término que ha sido ampliamente usado para denominar un tejido situado entre las superficies articulares de los cuerpos vertebrales. En sentido estricto y por mucho tiempo, los discos intervertebrales se han considerado exclusivos de los mamíferos, ya que, en otros linajes, como serpientes y reptiles, el tejido entre los centros se ha denominado cartílago intervertebral y se ha planteado una diferencia respecto del disco intervertebral fundamentada en el origen embrionario de cada estructura siendo éste, en la actualidad y desde un punto de vista evolutivo, un asunto pobremente entendido.

No obstante, Wintrich *et al.*, (2020) con base en una muestra que comprendió 17 clados en su mayoría extintos dentro de los amniotas y considerando, la distribución de los tejidos fosilizados permitió a estos investigadores encontrar sorprendente evidencia de discos intervertebrales en reptiles fósiles, incluidos dinosaurios no avianos, ictiosaurios, plesiosaurios y cocodrilos marinos. Basándose en este conjunto de datos fósiles, rastrearón la evolución de la articulación intervertebral en amniotas reconstruyendo el estado del carác-

ter ancestral en el grupo, determinando que el disco intervertebral evolucionó a lo menos dos veces, tanto en mamíferos como en reptiles diápsidos extintos.

### 3. DIFERENCIACIÓN DE LA COLUMNA VERTEBRAL

En la mayoría de los peces la columna vertebral se diferencia en dos regiones: una región troncal anterior y una región caudal posterior. Sin embargo, en los vertebrados amniotas posteriores a los peces, se puede diferenciar hasta cinco regiones: cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal

De acuerdo a este plan estructural, los peces presentan sólo dos tipos de vértebras: las del tronco (torácicas) y las de la cola (caudales). Sin embargo, ya en los anfibios las vértebras comienzan a evidenciar diferenciaciones regionales adicionales y en este sentido, un aspecto importante con relación al desarrollo de las vértebras y bien documentado en el registro fósil, lo constituye la adaptación anatómica requerida por la transición agua - tierra y

que deja ver en los primeros organismos que adoptan una vida de tipo anfibia, la aparición en la columna vertebral de una región cervical diferenciada de la región torácica y caudal, así como vértebras más especializadas y adaptadas para enfrentar el esfuerzo mecánico que implica desplazarse sobre tierra firme.

En los urodelos todas las vértebras presentan una estructura básica similar, la primera vértebra situada inmediatamente detrás del cráneo carece de costillas y es considerada en consecuencia, la única vértebra cervical. En el caso de los anuros y que presentan menos vértebras que los urodelos, la rana, por ejemplo, la única vértebra cervical va seguida por siete vértebras troncales.

En los reptiles, como los cocodrilos, podemos distinguir una región cervical bien diferenciada y con las dos primeras vértebras modificadas en atlas y axis, observando, además, una región torácica, una región lumbar, una región sacra y finalmente una región caudal. En algunos dinosaurios, como *Tyrannosaurus*, si bien existen regiones vertebrales bien diferenciadas, no existe región lumbar (Fig. 1).

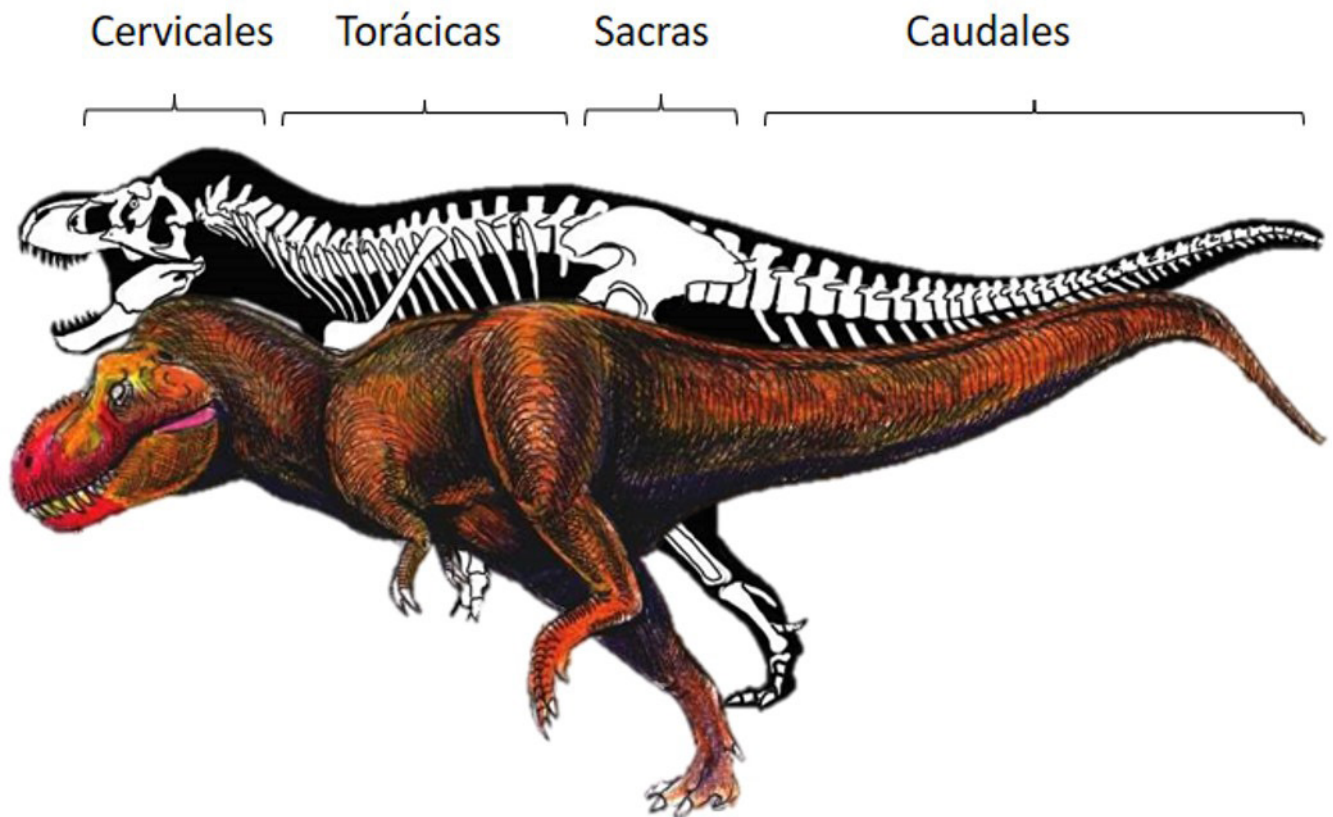


Fig. 1: en dinosaurios como *Tyrannosaurus* se puede apreciar una columna vertebral bien diferenciada con una región cervical, torácica, sacra y caudal. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

En las aves en cambio, la columna vertebral deja ver notables especializaciones, muchas de ellas relacionadas con las exigencias mecánicas del vuelo, manifestándose una gran semejanza en todo el grupo. En este grupo se deja ver una región cervical bien desarrollada y con un número variable de vértebras en los diferentes órdenes, no obstante, y al igual que en los reptiles, de los cuales descienden, en las aves las primeras vértebras cervicales se presentan modificadas en atlas y axis.

Si bien las aves presentan una región torácica bien diferenciada, a diferencia de otros vertebrados, evidencian una particular adaptación y que deja ver la unión de las dos últimas vértebras torácicas, las vértebras lumbares, las sacras y las primeras entre las escasas vértebras caudales que se fusionan para constituir el sinsacro, rodeado por los huesos de la cintura pélvica y fusionándose finalmente con ellos. Posterior al sinsacro, se encuentran unas pocas vértebras caudales libres y móviles, seguidas por el pigostilo, un hueso formado por la fusión de las últimas vértebras caudales y que se constituye en el hueso terminal de la cola.

En los mamíferos, la diferenciación regional de la columna es completa. Con la excepción de los xenartros y de los sirénidos, la región cervical de los mamíferos presenta siete vértebras, con las dos primeras modificadas en atlas y axis. Los mamíferos presentan una región torácica bien definida, seguida por una región lumbar, sacra y caudal.

## 4. CLASIFICACIÓN GENERAL DE LAS VÉRTEBRAS

El estudio y clasificación de las vértebras comprende una de las áreas más interesantes de la anatomía comparada de vertebrados, pudiendo establecerse los siguientes criterios de clasificación:

- Ausencia o presencia de centro vertebrales
- Nivel de calcificación de los centros vertebrales
- Relación del centro vertebral con los

arcos (neural y hemal)

- Importancia de los centros en la estructura vertebral
- Estructura y morfología del centro vertebral

### 4.1.- Ausencia o presencia de centro vertebrales.

Algunos vertebrados carecen de centros vertebrales (aspondilia). Otros muestran uno (monospondilia) o dos centros vertebrales por segmento (diplospondilia). Hay casos en que se presentan más de dos centros vertebrales (polispondilia).

Algunos peces condrósteos, como el esturión, poseen vértebras aspondilas. Igualmente, algunos peces sarcopterigios actuales como *Latimeria* y *Neoceratodus*, evidencian sólo arcos neurales, sin presencia de centro vertebral.

En algunos peces holósteos, como *Amia*, las vértebras caudales pueden ser diplospóndilas y las del tronco monospóndilas. En los holocefalos y dipnoos el número de centros puede aumentar secundariamente hasta cinco o seis por segmento (polispondilia)

### 4.2.- Nivel de calcificación de los centros vertebrales.

En algunos vertebrados (peces condriactios), los cuerpos vertebrales son cilindros cortos formados por discos cartilaginosos concéntricos que pueden calcificarse y que envuelven al notocordio. El anillo cercano al notocordio recibe el nombre de cuerpo cordal, el más alejado de ella el de autocuerpo. Las bases de los arcos neurales (basidorsales) y ventrales (basiventrales) penetran en forma de cuña en el cuerpo de la vértebra. Los criterios para la división general de estas vértebras en tres tipos son la estrangulación más o menos intensa del notocordio, la relación entre el cuerpo y las bases de los arcos y el modo de calcificación; los tres tipos de vértebras son las siguientes:



1) Vértexbras ciclospóndilas: sólo está calcificada la zona del cuerpo cordal.

2) Vértexbras asterospóndilas: con calcificación en el cuerpo cordal y el autocuerpo.

3) Vértexbras tectospóndilas: con calcificación en el cuerpo cordal, el autocuerpo y las bases de los arcos

#### 4.3.- Relación del centro con los arcos (neural y hemal)

Se ha desarrollado una terminología descriptiva para caracterizar las dos relaciones anatómicas generales entre los centros vertebrales y sus arcos neurales llevando a que los taxónomos dividan en dos grupos a los primeros tetrápodos o anfibios primitivos. Esta división se basa en los dos tipos vertebrales que se encuentran en los anfibios fósiles del Paleozoico:

a) En una condición, denominada aspidospóndila, también llamada raquíto, que significa "espinas deshechas" (Fig. 2), todos los elementos están separados. Los tres elementos del arco (intercentro, pleurocentro y arco neural), permanecen como elementos osificados separados.

b) En la otra condición, denominada holospóndila también llamada leospóndila, todos los elementos vertebrales de un segmento están fusionados en una pieza única.

#### 4.4.- Importancia de los centros en la estructura vertebral.

La vértebra raquíto, característica de los peces crossopterigios, probablemente evolucionó en dos líneas distintas:

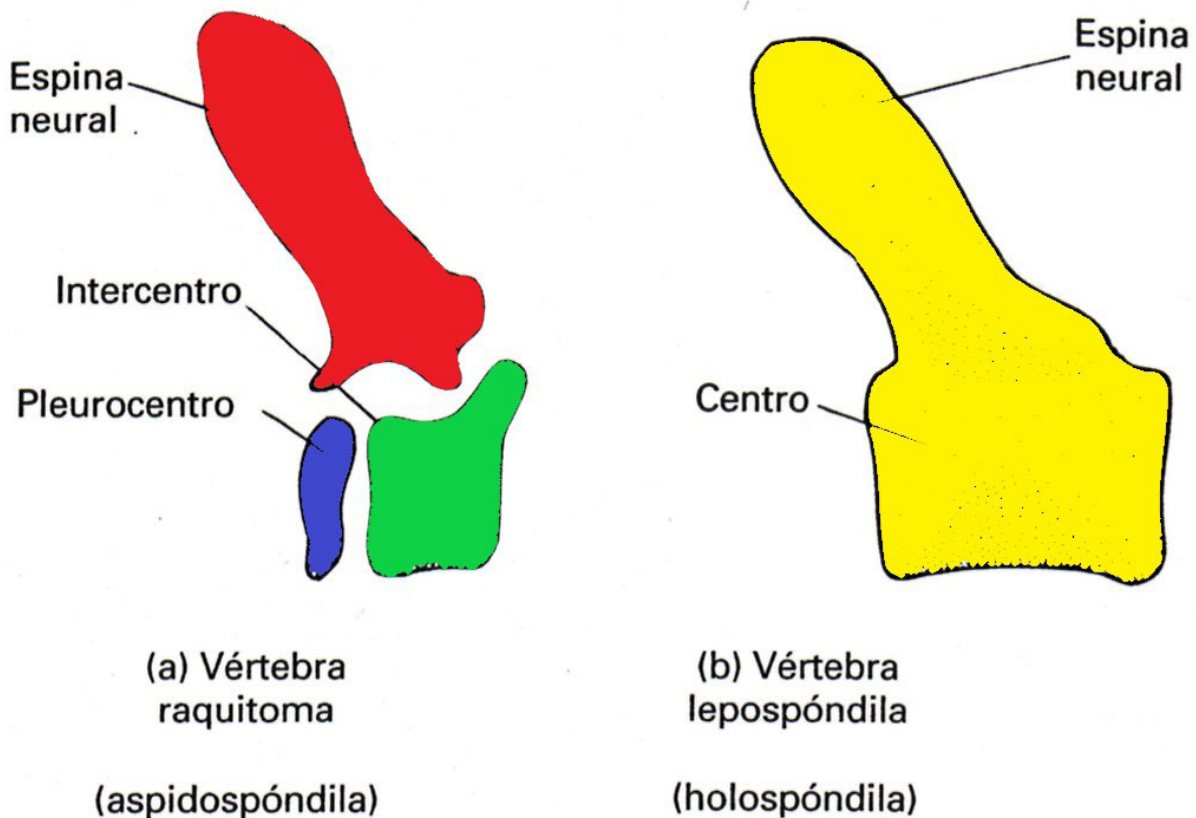


Fig. 2: tipo de vértebra aspidospóndila y holospóndila. [Tomado y adaptado del libro Vertebrados, Anatomía Comparada, Función, Evolución Kardong K. V. (2007). Cuarta Edición. McGraw-Hill Interamericana de España, S.A.U. pág. 291]

**TEMNOSPONDILIA:** en que el intercentro se agranda a expensas del pleurocentro.

**ANTRACOSAURIA:** en que el pleurocentro es el segmento dominante.

La línea temnospóndila, en que prevalece el intercentro, da origen al tipo de vértebra es-  
terospóndila. En este tipo de vértebra existe un único cuerpo derivado totalmente del inter-  
centro.

La línea antracosauria, en que prevalece el pleurocentro, da origen al tipo de vértebra embolómera, en que existen dos centros se-  
parados (intercentro y pleurocentro) de igual tamaño. Cuando el pleurocentro predomina sobre el intercentro estamos en presencia de una vértebra del tipo seimouria.

Es probable, sin embargo, que los reptiles nunca pasaron por un estado embolómero, sino que tendieron a reducir el intercentro a

un estatus relativamente poco importante o sin importancia.

El intercentro no sólo estuvo universalmente presente y a menudo altamente desarrollado en los reptiles más antiguos, sino que tendió a ser reducido en tamaño y distribución durante el curso del período Pérmico. En muchos grupos desaparece temprano en el tronco y está presente hoy en día como una estructura libre sólo en animales como el *Gecko* y *Sphe-  
nodon*.

El intercentro desaparece en la región cervi-  
cal y persiste libre o fusionado en todos los reptiles sólo en la composición de las prime-  
ras dos vértebras cervicales. El intercentro es comúnmente encontrado en la región caudal en conexión con el chevón (que es univer-  
salmente retenido). En los Lepidosaurios las hipoapófisis son modificadas y derivadas del intercentro (Fig. 3).

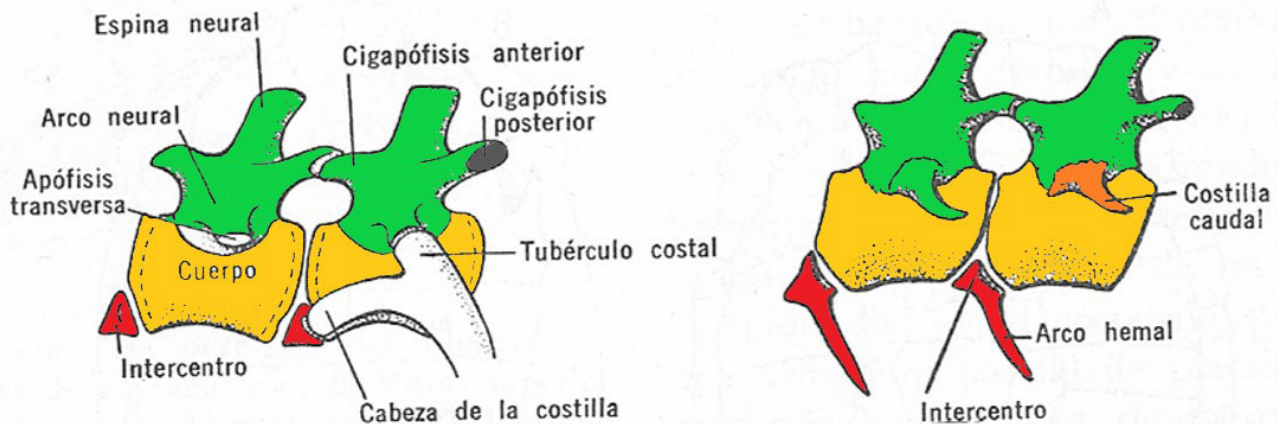


Fig. 3: vértebras dorsales y caudales de un reptil antiguo. [Tomado y adaptado del libro Anatomía Comparada de Vertebrados. Romer (1962), pág. 122]

#### 4.5.- Estructura y morfología del centro vertebral.

La forma de la superficie de los extremos articulares de los centros, afectan a las propiedades de la columna vertebral y a la manera en que se distribuyen las fuerzas entre las vértebras. Así, se utiliza frecuentemente un criterio anatómico tradicional que emplea la forma de articulación, admitiendo varios tipos de centros.

Se conocen cinco morfologías vertebrales (Fig. 4) que se pueden encontrar indistintamente en diversos vertebrados, estos tipos o morfotipos son:

- a) Anficélico
- b) Procélico
- c) Opistocélico
- d) Acélico (también llamado anfiplático)
- e) Heterocélico

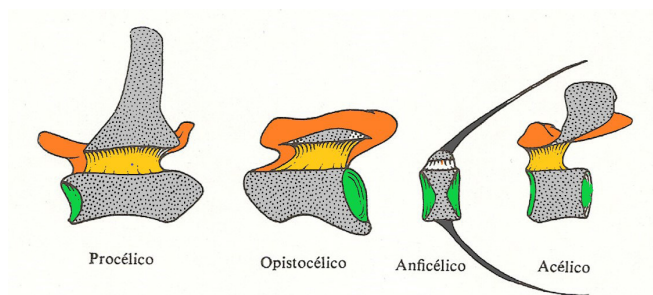


Fig. 4.- Morfología de los centros vertebrales. [Tomado y adaptado del libro Anatomía Comparada, de William Montagna (1964), pág. 82]

Los centros anficélicos, con ambos extremos cóncavos, mayormente presentes en los peces y en algunos reptiles primitivos, parecen adaptados para permitir un movimiento limitado en casi todas direcciones.

Los centros procélicos, con una zona anterior cóncava y la posterior convexa y opistocélicos con una zona anterior convexa y una posterior cóncava, presentes en anfibios y reptiles, aportan cierta rigidez a la columna, pero igualmente permiten libertad de movimiento. Tanto en los centros procélicos como en los opistó-

celicos, la superficie articular convexa de un centro se fija en la superficie cóncava del siguiente para formar un tipo de articulación esférica, que permite un movimiento extenso en la mayoría de las direcciones sin comprimir el cordón nervioso que protege sus arcos neurales. En los centros prócelicos y opistocélicos, con articulación esférica, el punto de articulación no está en el borde sino en el centro de la superficie convexa del centro. La flexión de la serie vertebral no abre un espacio entre ellas y no se comprime indebidamente el cordón nervioso central. En comparación, si la serie de vértebras acélicas o anficélicas se dobla, los centros adyacentes giran alrededor de sus bordes. Si la rotación es amplia, como si se abriera una puerta, el espacio entre los centros tenderá a ampliarse y el cordón nervioso central, que discurre por encima de ellos, a comprimirse.

Los centros acélicos o anfipláticos, mayormente presentes en los mamíferos, parecen especialmente adecuados para recibir y distribuir fuerzas en la columna vertebral.

Los centros heterocélicos, mayormente presentes en la región cervical de las aves, aunque también se encuentran en las tortugas que retraen el cuello, permiten una mayor flexión lateral y vertical, pero impiden el retorcimiento o rotación de la columna vertebral alrededor de su eje.

## 5. EVOLUCIÓN GENERAL DE LAS VÉRTEBRAS EN EL REGISTRO FÓSIL

### 5.1.- Los ancestros de los vertebrados.

Los vertebrados comprenden un grupo de animales que presenta dos elementos estructurales característicos, el notocordio y la columna vertebral, los cuales se combinan en el eje longitudinal del organismo, ofreciendo un lugar para la fijación de la musculatura y además como soporte de gran parte del peso corporal (Kardong, 2007). El notocordio es una estructura continua, formada por tejido

conjuntivo fibroso que envuelve a un núcleo de células y que recorre en los vertebrados todo el cuerpo.

Como estructura, el notocordio, se evidencia ya en organismos urocordados que aparecen en el registro fósil durante el período Cámbrico ( $\pm$  542 - 488 millones de años). Los urocordados o tunicados, como también se les conoce, son formas de vida marina y con distinto tipo de movilidad, ya sea bentónica, planctónica, solitaria o colonial y que comprenden un subfilo de animales encuadrado dentro del filo de los cordados (Chordata, Bateson 1885), el mismo del que forman parte los vertebrados.

Aún mucho más conspicuo que en los urocordados, el notocordio se evidencia mucho más desarrollado en los cefalocordados, un subfilo de cordados que habita generalmente en zonas costeras y nada libremente en los fondos arenosos. Los cefalocordados son un grupo actualmente reducido y caracterizado por poseer un notocordio que llega hasta la parte anterior del cuerpo, recorre dorsalmente el cuerpo de estos animales en sentido longitudinal, por encima de la cual se halla un cordón nervioso que finaliza en un abultamiento o vesícula cerebral. De ambos lados de ese cordón nervioso se distribuyen pares de nervios hacia los segmentos musculares del cuerpo.

Dentro de los cefalocordados, un organismo muy interesante es *Pikaia gracilens* (Walcott, 1911) un género extinto conocido a partir de fósiles asignados al Cámbrico Medio, encontrado cerca del monte Pika (de donde deriva su nombre) en un yacimiento llamado Burgess Shale en Canadá y que posee una antigüedad de  $\pm$  570 millones de años.

*Pikaia* fue descrito inicialmente como un gusano poliqueto, no obstante, su aspecto general se parece más bien a un cefalocordado actual cuyo nombre es *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas, 1774) y conocido más popularmente como "Amphioxus". En una revisión posterior de la fauna encontrada en Burgess Shale se ubicó a *Pikaia* dentro de los Cordados (Con-

way Morris, 1979).

Organismos como *Pikaia*, permiten observar el desarrollo de un nivel estructural más complejo y que anticipa la aparición de los vertebrados en el registro fósil, en que el notocordio no sólo recorre longitudinalmente todo el cuerpo, sino que además y de manera conjunta se va evidenciando un mayor desarrollo muscular y un nivel estructural más complejo de la región cefálica.

## 5.2.- Los primeros vertebrados, peces sin mandíbula.

El siguiente paso en la historia evolutiva de los vertebrados es la aparición de los craneados, los primeros organismos con un cráneo diferenciado ya sea óseo o cartilaginoso y con ellos la aparición del subfilo Craniata (Lankester 1877), un clado del filo cordados, que históricamente se utilizó para incluir a los peces sin mandíbula llamados ciclóstomos (mixinos y lampreas) y los peces con mandíbula llamados gnatostomados. Sin embargo, la circunstancia de que sólo las lampreas y los gnatostomados poseían verdaderas vértebras llevó a excluir a los mixinos del grupo craneados, que pasó a llamarse Vertebrata (Cuvier, 1812) a lo cual se sumó que las lampreas se pensaron más cercanas a los gnatostomados que a los mixinos (Janvier, 1981, 1996; Helfman *et al.*, 1997). Posteriormente, estudios filogenéticos, moleculares y morfológicos aportaron fuerte evidencia de que mixinos y lampreas conformaban un grupo monofilético (Kuraku *et al.*, 1999; Delabre, 2002; Heimberg *et al.*, 2010) y además demostraron que los mixinos poseen rudimentos de vértebras en su estado larvario (Ota *et al.*, 2011), con lo cual este último grupo fue incluido entonces en el clado Vertebrata, reuniendo nuevamente a ciclóstomos y gnatostomados en un mismo grupo y pasando con el tiempo a ser un sinónimo de Craniata.

Por su parte, la Paleontología, informa sobre algunos organismos fósiles que dejan ver una estructura anatómica muy cercana a la de los primeros vertebrados con cabeza y tronco



diferenciados y presencia de un notocordio que recorre longitudinalmente todo el organismo. Algunos de estos hallazgos fósiles son *Myllokunmingia fengjiaoa* (Shu *et al.*, 1999), *Haikouichthys ercaicunensis* (Shu *et al.*, 1999) y *Haikouella lanceolata* (Chen, Huang & Li, 1999), todos los cuales corresponden a primitivos cordados del período Cámbrico de China y que son propuestos por algunos investigadores como los primeros vertebrados que se conocen, aunque en algunos casos esta propuesta es debatida Donoghue & Purnell (2005).

Todos estos animales descritos por la Paleontología para China se asemejan en mucho a los mixinos y lampreas actuales, al igual que los conodontos (Conodonta, Pander 1856), un grupo de cordados fósiles actualmente extintos que, a diferencia de los mixinos y lampreas, presentan pequeñas estructuras de fosfato cálcico semejantes a dientes denominadas elementos conodontales que formaban parte de un aparato atrapador de alimentos situado en la región cefálica. No obstante, al igual que los mixinos y lampreas los conodontos presentan un notocordio conspicuo y eran organismos marinos de pequeño tamaño y con forma de anguila que vivieron y evolucionaron a lo largo de la Era Paleozoica y se extinguieron en el período Triásico, a inicios de la Era Mesozoica.

Más allá de todos esos organismos extintos mencionados tímidamente como los primeros vertebrados, los primeros esbozos de elementos vertebrales (procesos neurales), se dejan ver en cordados del tipo agnatos (lampreas), que aparecen en el registro fósil ya en el Cámbrico Medio, hace  $\pm 510$  millones de años. Uno de estos ejemplos es *Jamoytius kerwoody* (White, 1946), un pez ancestral del tipo ostracodermo que corresponde a estratos del Silúrico de Inglaterra y que puede ser incluido dentro de los vertebrados más antiguos hasta hoy descubiertos.

En la actualidad, el grupo Vertebrata, incluye a todos los animales que como elementos estructurales poseen verdaderas vértebras o

elementos constituyentes de éstas, como los arcos neurales y que aparecen incipientemente en animales como las lampreas y en formas fósiles como los ostracodermos (del griego “ostracos” concha y “derma” piel), que ya evidencian el desarrollo de estructuras vertebrales hace  $\pm 500$  millones de años.

Los ostracodermos comprenden un antiguo linaje extinto de peces agnatos, considerados entre los vertebrados más antiguos que se conocen. Eran pequeños peces (aunque algunos alcanzaban los 60 cm. de largo), fundamentalmente de agua dulce, que habitaron la Tierra aproximadamente entre  $\pm 500$  y 350 millones de años. Estaban recubiertos de escamas y una pesada coraza o escudo óseo, motivo por el que se movían por los fondos marinos alimentándose de los detritos que allí se iban depositando. Los ostracodermos, son considerados hoy como un grupo parafilético y que generalmente comprende cinco linajes principales: heterostráceos, osteostráceos, galeáspidos, anáspidos, y telodontos.

Al examinar los fósiles de ostracodermos, se observa de manera general, un prominente notocordio que proporciona el eje longitudinal al cuerpo del organismo, mientras que sólo unos pocos ejemplares presentan un ligero indicio de columna vertebral y si bien se han observado huellas de impresiones de elementos vertebrales en ejemplares fósiles de heterostracos, osteostracos y galeáspidos, estos elementos corresponden a pequeñas piezas sin osificar que rodean al notocordio.

Frente al hallazgo poco frecuente de elementos vertebrales en los ostracodermos, se plantean dos posibilidades: 1) Es probable que los ostracodermos tuvieran vértebras sin osificar o de tipo cartilaginoso y que éstas se conservaron mal. 2) Es probable, que carecieran de vértebras o que su presencia fuera rara.

En animales actuales estrechamente relacionados con los ostracodermos fósiles como los mixinos y lampreas, se deja ver un notocordio conspicuo y en las últimas, se dejan ver indi-

cios de arcos neurales como pequeños elementos cartilaginosos que carecen de cuerpos vertebrales y que descansan dorsalmente sobre un notocordio muy patente que proporciona soporte axial al cuerpo. Por su parte, los mixinos actuales, poseen notocordio, pero carecen de vértebras en su forma adulta, aunque como se dijo anteriormente Ota *et al.*, 2011 demostraron que los mixinos poseen rudimentos de vértebras en su estado larvario.

En este sentido, las características de los mixinos y lampreas actuales, que evidencian desarrollo de rudimentos vertebrales en estado larvario o bien arcos neurales en estado adulto, se asemeja mucho a la evidencia fósil que se desprende del grupo de los ostracodermos en que la mayoría de estos peces no evidenciaban elementos vertebrales, tal como se observa hoy en los mixinos, o bien el desarrollo de estos elementos óseos era poco frecuente o se evidenciaba sólo en parte del linaje como se observa en las lampreas.

### 5.3.- Vestigios de elementos vertebrales en peces mandibulados extintos.

Ahora bien, a partir de vertebrados posteriores a los ostracodermos, como los placodermos y acantodios, peces gnatostomados (caracterizados por poseer mandíbulas articuladas) que aparecen durante el período Silúrico y Devónico, comienzan a evidenciarse de manera más frecuente restos vertebrales en los

materiales fósiles publicados, aunque en la mayoría de los casos, estos restos vertebrales corresponden solamente a arcos neurales en las vértebras dorsales y arcos hemales en las vértebras caudales (Fig. 5).

Según Olivares & Rojas (2013), los primeros componentes estructurales de las vértebras fueron los arcos dorsales (neural e interneural) y ventrales (hemal e interhemal) que se apoyaban en el notocordio para luego, dar paso a la formación de dos centros (intercentro y pleurocentro), que ayudaron a fijar y dar soporte a los arcos, predominando el pleurocentro en los amniotas que se convierte en el cuerpo de cada segmento vertebral, mientras que el intercentro se convierte en el disco intervertebral.

Las primeras vértebras ya con una estructura completa, es decir la presencia de arcos neurales y hemales, así como la presencia de centros vertebrales bien definidos, se evidencia en los peces osteoictios, y mayormente en el grupo de los sarcopterigios, constituyendo a partir de entonces el rasgo predominante en la estructura corporal de los vertebrados, evidenciándose a partir de entonces distintos morfotipos vertebrales, especialmente con relación a la estructura, conformación y disposición del centro vertebral respecto de los demás elementos componentes de las vértebras (arcos neurales, procesos transversos, etc.)

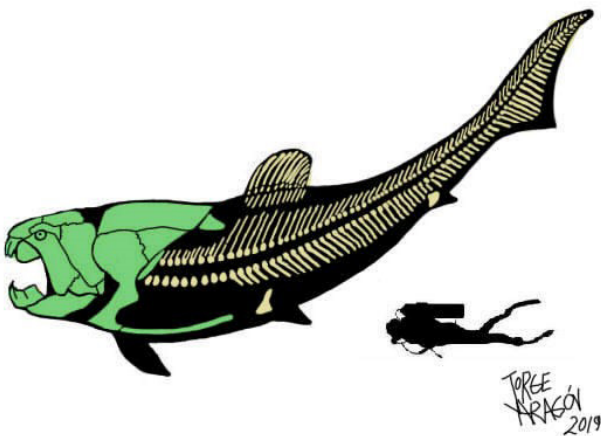


Fig. 5: pez placodermo que existió a fines del período Devónico y que ya evidenciaba estructuras de vértebras muy primitivas. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

Dentro de los peces sarcopterigios, y específicamente en los crossopterigios (ripidistios), se deja ver la presencia de un tipo de vértebra raquítopa (aspidospóndila). Tanto el gran intercentro como el pequeño pleurocentro generalmente son pares, y con ellos está asociado un arco neural separado (Fig. 6).

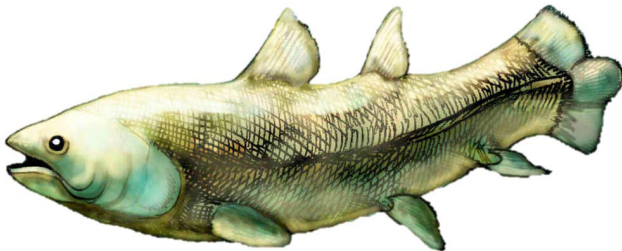


Fig. 6: dentro del grupo conocido como peces sarcopterigios y específicamente en los crossopterigios (ripidistios) aparecen en el registro fósil las primeras vértebras raquítopas o aspidospóndilas. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

Este tipo de vértebra raquítopa permite ver un cuerpo vertebral formado por el intercentro articulado con el arco neural bien desarrollado y en que se observa otro elemento, el pleurocentro, con menor desarrollo y que se ubica en posición posterior al arco neural y superior al intercentro y que habrá de jugar un papel importante en el desarrollo de formas vertebrales posteriores.

Las vértebras del tipo raquítopa o aspidospóndila son encontradas en algunos peces crossopterigios (ripidistios) y también en algunos tetrápodos ancestrales y anfibios primitivos siendo un tipo especializado de vértebra aspidospóndila.

*Acanthostega* es un tetrápodo que presenta vértebras del tipo aspidospóndila (raquítopa). Presenta además vértebras cervicales y ocho dígitos en sus extremidades. No obstante, *Acanthostega* es un animal acuático y que probablemente no salía del agua sino tan sólo en forma incompleta. La articulación que presenta en sus extremidades no le permitía

desplazarse con facilidad en un medio terrestre. Es muy probable que sus extremidades las utilizara para desplazarse por el fondo de los lagos o charcos en los cuales vivía.

La vértebra aspidospóndila de los crossopterigios del Carbonífero, da lugar a un tipo de vértebra raquítopa en *Ichthyostega* (Säve-Söderbergh, 1932), un tetrápodo extinto.

Los huesos vertebrales de *Ichthyostega* eran también muy parecidos a los de los peces ripidistios. Si bien cada hueso vertebral poseía una proyección o “proceso” óseo, las vértebras mismas eran sueltas y no estaban ajustadas apretadamente unas a otras como ocurre en todos los vertebrados terrestres.

Ya que los animales terrestres requieren de una fuerte y sólida columna vertebral para poder sostener su propio peso en contra de la gravedad, ello sugiere, que *Ichthyostega* no poseía todavía suficiente locomoción terrestre y probablemente pasaba la mayor parte del tiempo en el agua, utilizando sus extremidades para empujarse a sí mismo alrededor del fondo del río. Ello es confirmado por la presencia en el esqueleto de *Ichthyostega* de los canales laterales que utilizan los peces para sentir las vibraciones en el agua.

El paso de un vertebrado sarcopterigio (crossopterigio, ripidistio) al de un vertebrado más derivado como *Ichthyostega*, implica que las vértebras aspidospóndilas del primero se desarrollaron en vértebras del tipo raquítopas, en que comienza un proceso de fusión de los distintos componentes vertebrales.

A partir de la vértebra raquítopa de los crossopterigios o ripidistios, el registro fósil informa de dos líneas evolutivas claramente observables en anfibios y reptiles, aunque igualmente aparece una tercera línea evolutiva dentro de los anfibios, cuyas verdaderas relaciones filogenéticas aún son objeto de estudio entre los vertebrados. Esta tercera línea evolutiva, es la línea de los lepospóndilos, que se observa en algunos anfibios urodelos, como las sala-

mandras, y que se manifiesta por medio de un cuerpo vertebral más bien elongado y con forma de carrete en que el centro macizo por lo general está perforado por un canal notocordal.

La condición lepospóndila parece ser la más primitiva y pudo haber dado lugar a los anfibios modernos, sin embargo, es probable igualmente que este tipo de vértebras estuviera restringido a los lepospóndilos, el grupo taxonómico que lleva el nombre de este tipo de vértebra, siendo incluso posible que la vértebra maciza de los anfibios modernos haya surgido independientemente.

Presumiblemente los lepospóndilos u holospóndilos se originaron a partir de antecesores con vértebras raquíomas o aspidospóndilas. Así, la única vértebra maciza, típica de los lepospóndilos, representa la fusión de elementos vertebrales que originalmente estuvieron separados. La línea holospóndila o lepospóndila, se evidencia en anfibios más derivados, siendo un tipo de vértebra especializada.

La mayoría de los lepospóndilos presentaban colas largas y pesadas; esto sugiere que, al igual que las salamandras modernas, eran nadadores. Los anfibios modernos también tienen una columna vertebral formada por vértebras macizas únicas en cada segmento, lo que sugiere que podrían haber evolucionado de lepospóndilos primitivos.

Una línea de evolución divergente se observa con relación a las diferencias en la importancia relativa de cada centro vertebral y que da lugar a la línea temnospóndila en que predomina el intercentro, y la línea antracosauria en que predomina el pleurocentro. En ambos casos, el notocordio se reduce a medida que aumentan los respectivos centros vertebrales para asumir el papel central en el soporte axial.

Las vértebras de los temnospóndilos primitivos eran raquíomas especializadas. Este tipo de vértebra estaba formado por un arco neural y un par de pleurocentros óseos sobre el notocordio. Sin embargo, en los temnospóndi-

los posteriores, los intercentros aumentan de tamaño, adquieren una forma cilíndrica y se osifican por completo.

La vértebra temnospóndila, en que predomina el intercentro y que se observa también en grupos de anfibios, constituye la línea clásica de evolución dentro de los anfibios, en que el intercentro evidencia un mayor desarrollo que el pleurocentro. Este tipo de vértebra, da origen a un morfotipo más derivado en que los elementos vertebrales aparecen más relacionados y que se conoce como la vértebra estereospóndila.

En el pasado se aplicó el término estereospóndilos a los anfibios temnospóndilos posteriores. Este criterio se basaba en que todos compartían un antecesor común porque todos compartían un diseño vertebral común (intercentro prominente). Sin embargo, ahora se considera más probable que estos últimos temnospóndilos hayan evolucionado independientemente a partir de grupos primitivos separados, y que los diseños vertebrales semejantes son consecuencia de una evolución convergente.

Por otra parte, en tetrápodos amniotas muy primitivos, y a partir de la vértebra raquíoma de los peces crossopterigios (ripidistios), se evidencia una vértebra de tipo antracosauria, en que tanto el intercentro como el pleurocentro, presentan un importante nivel de desarrollo dentro de la estructura vertebral. Este tipo de desarrollo da lugar a la vértebra de tipo embolómera, propia de amniotas muy basales.

Sin embargo, ya dentro de la línea antracosauria, se observa que el pleurocentro comienza a asumir un rol estructural predominante y a expensas del intercentro, dando lugar a que el cuerpo vertebral esté conformado mayormente por el pleurocentro tal como proponen Olivares & Rojas 2013 y que el intercentro vaya perdiendo desarrollo hasta conformar una estructura más bien de carácter vestigial en reptiles más derivados.



No obstante, existe un hiato morfológico o laguna en el registro fósil que abarca desde los últimos lepospóndilos (en el Pérmico) hasta las primeras ranas (a principios del Jurásico) o las primeras salamandras (al final del Jurásico); es decir, casi 40 millones de años sin fósiles que permitan conectar con seguridad los anfibios modernos y los últimos lepospóndilos. La semejanza en la conformación vertebral de los anfibios modernos y los últimos lepospóndilos puede reflejar una convergencia del diseño morfológico para una función natatoria paralela. Por consiguiente, las vértebras de configuración maciza han podido derivar independientemente en un grupo o en todos los grupos de anfibios modernos. Siendo así, el concepto lepospóndilo aplicado a la generalidad de organismos que presentan este rasgo podría eventualmente estar designando a un grupo polifilético.

En cuanto a la morfología del cuerpo vertebral se observa una vértebra del tipo anficélica especialmente en los peces, mientras que, en vertebrados continentales como anfibios o reptiles se dejan ver vértebras del tipo procélicas u opistocélicas, aunque vértebras opistocélicas se pueden ver también en algunos mamíferos especialmente en la región cervical. Vértebras de tipo acélicas son propias de los mamíferos, mientras que las del tipo heterocélicas son características de las aves, especialmente en la región cervical y que les dan la movilidad del cuello tan característica del grupo.

Por su parte, el proceso de regionalización de la columna vertebral ha adquirido diferentes grados en diferentes grupos de tetrápodos, dando lugar a una sorprendente disparidad fenotípica. De hecho, se observa que la evolución de la columna vertebral en los tetrápodos es un ejemplo clásico de compensación evolutiva en relación a la flexibilidad, dejando ver que el precio de la regionalización es una pérdida de flexibilidad en el proceso (Figueirido *et al.*, 2021).

Patrones de regionalización y disparidad (he-

terogeneidad) fenotípica a través de la evolución de los amniotas deja ver que ambos rasgos, aumentaron notablemente durante la evolución de los sinápsidos que son los ancestros de los actuales mamíferos en que se expresa de manera más notable esta característica, así como también en los saurópsidos precursores de diversos linajes de reptiles. Sin embargo, el inicio de la regionalización pareciera ser anterior a la divergencia entre sinápsidos y saurópsidos e incluso anterior al aumento de disparidad o heterogeneidad vertebral y habría evolucionado de manera independiente, dejando ver que la heterogeneidad y diversidad funcional no apareció sino hasta la aparición plena de los mamíferos como grupo corona de los sinápsidos y en última instancia, dicha variabilidad morfológica permitió que los mamíferos se especializaran en una notable diversidad de nichos ecológicos y patrones de comportamiento (Jones *et al.*, 2018), algo que se aprecia también en los reptiles, aunque en una medida distinta a los mamíferos.

## 6. ORIGEN EMBRIONARIO DEL NOTOCORDIO Y LAS VÉRTEBRAS

Las relaciones entre la filogenia y la ontogenia hoy en día están siendo objeto de estudio por parte de la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo).

Si bien hoy en día se establece que el desarrollo embrionario de cada especie (ontogenia) no repite literalmente la historia evolutiva de dicha especie (filogenia) es claro, sin embargo, que dicho desarrollo embrionario viene determinado por su filogenia o grupo filogenético al que pertenece, característica que se encuentra particularmente demostrada en el desarrollo ontogénico de las vértebras.

Sabemos que los vertebrados presentan tres hojas embrionarias o capas celulares que posibilitan el desarrollo del embrión. Estas hojas embrionarias se conocen como endodermo, mesodermo y ectodermo.

El notocordio, se origina a partir del meso-

dermo, el cual a su vez se diferencia en tres regiones principales bien delimitadas: una dorsal (epímero o mesodermo paraxial), una medial (mesómero o mesodermo intermedio) y una ventral (hipómero o mesodermo de la placa neural) Fig. 7.

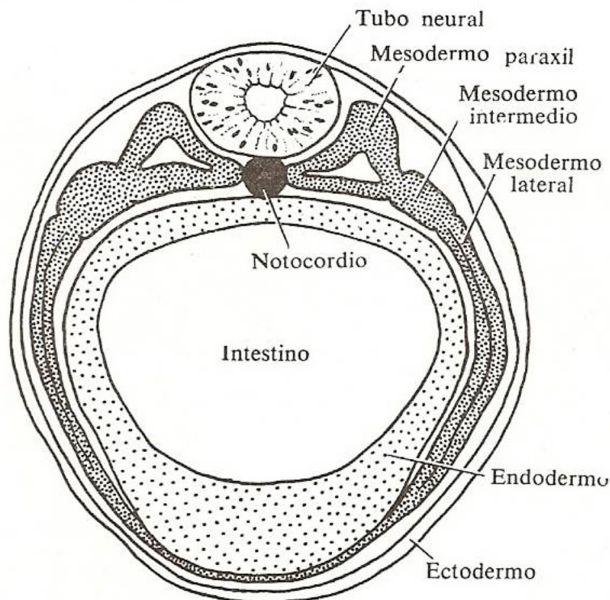


Fig. 7: sección transversal de un embrión de vertebrado que muestra la organización de su plan corporal. [Tomado del libro Anatomía Comparada, de William Montagna (1964), pág. 75]

El mesodermo dorsal o paraxial se agrupa a cada lado del notocordio y del cordón neural, desplegándose en bloques o somitos, que a su vez se distribuyen en torno a estas dos estructuras separados por vasos sanguíneos intersegmentarios.

Una vez formados los somitos, cada uno pasa a formar parte de tres segmentos bien definidos: a) Dermatomo: dará lugar a la dermis; b) Miotomo: dará lugar a la musculatura; c) Esclerótomo: dará lugar a las vértebras. El esclerótomo se despliega en sentido cefalocaudal, emigrando alrededor del notocordio

Los vasos sanguíneos intersegmentarios se utilizan como puntos de referencia para la descripción de los movimientos de segmentación de los somitos que darán origen a los

elementos vertebrales, mientras que la parte anterior de cada somito se separa de la parte posterior y se desplaza anteriormente hacia los vasos sanguíneos intersegmentarios; la masa posterior se desplaza posteriormente, creando un espacio entre ellos y obliterando el espacio originariamente existente entre los somitos.

El desarrollo embrionario de las vértebras se produce entonces como parte de un proceso de segmentación de los somitos, que dan origen al miotomo y al esclerótomo. El esclerótomo envuelve al cordón nervioso y al notocordio y sus somitos se reordenan para alternar con los del miotomo. Dos somitos adyacentes del esclerótomo, se dividen transversalmente, de manera que la mitad posterior de uno de ellos se une con la mitad anterior del siguiente en orden para formar un nuevo esclerótomo compacto que finalmente dará origen a una vértebra. Este proceso de división de los somitos y su fusión posterior a dicha segmentación, da como resultado una alternancia de los esclerótomos con los miotomos en forma tal que no hay en adelante desintegración completa entre dos segmentos

El lugar que finalmente ocupa cada vértebra está señalado por ocho placas cartilaginosa denominadas arcualia, cuatro en cada lado y que se forman a partir de la segmentación de los somitos del esclerótomo. El par dorsal anterior son los *basidorsales*; el par ventral anterior, los *basiventrales*; el par dorsal posterior, los *interdorsales*, y el par ventral, los *intervenrales*.

Los basidorsales se desarrollan por encima del tubo neural y se fusionan por encima de él para formar el arco neural. En la región caudal, los basiventrales se fusionan por debajo del notocordio, encierran los vasos sanguíneos caudales y forman el arco *hemal*. Los interdorsales e intervenrales raras veces forman arcos. Estos elementos son menores que los arcualias anteriores, y crecen alrededor del notocordio contribuyendo a la formación del cuerpo vertebral o centro.

En la mayoría de los vertebrados, aparte de los arcos neurales y hemales, se forman otros dos elementos vertebrales llamados intermedialia. Uno de estos elementos es el intercentro, en posición anterior y que se ubica en el mismo lugar que el basiventral. El otro elemento es el pleurocentro, en posición posterior, que se superpone a los interdorsales, elementos que se incorporan a los intermedialia.

En algunos peces como los condricios, los elementos interdorsales forman los arcos intercalares. En peces condrósteos, como el esturión, los interventrales por su parte, forman placas separadas por detrás de los basiventrales.

Por otra parte, en los condricios, las células que dan origen a los arcualias, invaden el centro notocordal y forman un anillo cartilaginoso único o centro vertebral, que por esta característica invasiva llega a llamarse centro intracordal, debido a que se forma dentro de la estructura del notocordio. En la mayoría de los vertebrados en cambio, el mesénquima o tejido que forma los arcualias se ubica fuera de la estructura del notocordio, rodeando al notocordio, y en consecuencia este tipo de centro es llamado centro pericordal.

En la región caudal de algunos peces y también en algunos reptiles, el intercentro y el pleurocentro forman cada uno de ellos un centro separado, fenómeno conocido como “diplospóndilia”. Este fenómeno se observa con frecuencia en anfibios fósiles. Fuera de la región caudal, el centro está formado por uno u otro elemento de los intermedialia, ya sea el intercentro o el pleurocentro.

En los anfibios, el cuerpo vertebral generalmente está formado por el intercentro, mientras el pleurocentro desaparece casi completamente. En los tetrápodos amniotas en cambio, el intercentro forma el disco intervertebral y el pleurocentro forma el centro vertebral.

Por su parte, el notocordio desaparece en los

segmentos del esclerótomo (cuerpo vertebral), pero persiste como el núcleo pulposo, resto gelatinoso del notocordio y que junto a las fibras del llamado anillo fibroso conforman los discos intervertebrales, los cuales según Wintrich *et al.*, 2020 también pueden ser pesquisados en reptiles.

## CONCLUSIÓN

En la historia evolutiva de los vertebrados, se distinguen dos elementos estructurales que cumplen un rol importante en el desarrollo de la columna vertebral, rasgo que distingue a este grupo. Estos dos elementos, notocordio y el cordón nervioso, constituyen el eje sobre el cual se desarrollan las vértebras y que, en adelante, en conjunto, constituyen un eje longitudinal en este linaje de organismos definiéndolo como grupo.

Desde el punto de vista filogenético, el notocordio es el elemento de base sobre el cual se va desarrollando la columna vertebral y que en la mayoría de los vertebrados va asumiendo progresivamente el papel de soporte del cuerpo y reemplazando al notocordio inicial. En los vertebrados los segmentos vertebrales se van desarrollando alrededor del notocordio y finalmente lo reemplazan.

El registro fósil, nos deja ver fundamentalmente, que los primeros esbozos de elementos vertebrales se evidencian ya a partir de peces del tipo agnatos, muy parecidos a los actuales mixinos y lampreas y que, en su estructura corporal, ya sea larvaria o adulta, dejan ver la presencia de arcos neurales en torno al cordón nervioso. De ahí en adelante, el registro fósil, deja ver organismos con un nivel de desarrollo mayor en la estructura de la columna vertebral.

Por otro lado, la biología del desarrollo permite distinguir cómo es que se forma una vértebra, y los intrincados procesos de segmentación a través de los cuales el esclerótomo, una región del mesodermo embrionario, va dando origen a estructuras llamadas “somitos”, los que finalmente serán responsables

de dar lugar al desarrollo de elementos como el arco neural y hemal, así como al desarrollo del cuerpo vertebral.

Siendo así, con la importante ayuda que brinda la paleontología y los datos aportados por la biología del desarrollo, se puede establecer con cierta claridad cómo es que se ha ido desarrollando el proceso evolutivo que va dando origen a los distintos morfotipos vertebrales y consecuentemente a los distintos tipos de vertebrados, distinguiéndose tempranamente y a partir de vértebras del tipo aspidospóndilas (raquídomas) presentes en los peces crossopterigios (ripidistios), dos morfotipos bien definidos, las vértebras de tipo temnospóndilas (tetrápodos anamniotas) y las vértebras de tipo antracosauria (tetrápodos amniotas).

El estudio de las vértebras a través de los fósiles y de su desarrollo ontogénico por medio de la biología del desarrollo permite pesquisar las diferencias morfológicas que éstas evidencian a lo largo de la historia evolutiva (evo-devo) aportando un conocimiento más profundo y definido sobre la anatomía comparada de estos elementos constituyentes del esqueleto axial de los vertebrados reforzando su utilidad al momento de identificar restos fósiles, trabajo fundamental del paleontólogo.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CHEN, J.-Y.; HUANG, D.-Y.; LI, C.-W. (1999). An early Cambrian craniate-like chordate. *Nature*. 402 (6761): 518–522.

CONWAY MORRIS, S. (1979). Middle Cambrian polychaetes from the Burgess Shale of British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*. B. 285, pp. 227-274.

DELABRE, CHRISTIANE (2002). «Complete Mitochondrial DNA of the Hagfish, *Eptatretus burgeri*: The Comparative Analysis of Mitochondrial DNA Sequences Strongly Supports the Cyclostome Monophyly». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22 (2): 184-192.

DONOGHUE, P.C.J.; PURNELL, M.A. (2005) Genome duplication, extinction and vertebrate evolution, *Trends in Ecology & Evolution* 20 (6): 312-319.

FIGUEIRIDO, B.; MARTÍN-SERRA, A.; PÉREZ-RAMOS, A.; VELASCO, D.; PASTOR, F. J.; BENSON, R. J. (2021) Serial disparity in the carnivoran backbone unveils a complex adaptive role in metameric evolution. *Communications Biology* (2021) 4:863.

HEIMBERG, A. M.; COWPER-SALLARI, R.; SÉMON, M.; DONOGHUE, P. C. J.; PETERSON, K. J. (2010). MicroRNAs reveal the interrelationships of hagfish, lampreys, and gnathostomes and the nature of the ancestral vertebrate. *PNAS* 107 (45): 19379-19383.

HELFMAN GS, COLLETTE BB, FACEY DE (1997) *The diversity of fishes*. Blackwell Science Press, Malden, MA.

JANVIER, P. (1981). The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil “agnathans”. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1 (2): 121-159.

JANVIER, P. (1996) *Early vertebrates*. Oxford University Press, Oxford.

JONES, K. E.; ANGIELCZYK, K. D.; POLLY, P. D.; HEAD, J. J.; FERNANDEZ, V.; LUNG MUS, J. K.; TULGA, S.; PIERCE, S. E. (2018) Fossils reveal the complex evolutionary history of the mammalian regionalized spine. *Science* 361, 1249–1252.

KARDONG, K. V. (2007) *Vertebrados, Anatomía Comparada, Función, Evolución*. Cuarta Edición. McGraw-Hill Interamericana de España, S.A.U.

KURAKU, S., HOSHIYAMA, D., KATOH, K., SUGA, H., & MIYATA, T. (1999). Monophyly of Lampreys and Hagfishes Supported by Nuclear DNA-Coded Genes. *Journal of Molecular Evolution*, 49(6), 729–735.

MONTAGNA, W. (1964) *Anatomía Comparada*



da. Ediciones Omega S.A.

OLIVARES, R. & ROJAS, M. (2013) Esqueleto axial y apendicular de vertebrados. *Int. J. Morphol.*, 31(2):378-387, 2013.

OTA, KINYA G.; FUJIMOTO, SATOKO; OISI, YASUHIRO; KURATANI, SHIGERU (2011). Identification of vertebra-like elements and their possible differentiation from sclerotomes in the hagfish. *Nature Communications* 2: 373.

ROMMER, A. S. (1962) *Anatomía Comparada de Vertebrados*. Tercera Edición. Editorial Interamericana S.A.

SHU, D-G.; LUO, H-L.; CONWAY MORRIS,

S.; ZHANG, X-L.; HU, S-X.; CHEN, L.; HAN, J.; ZHU, M.; LI, Y.; CHEN, L-Z. (1999). Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature* 402 (6757): 42-46.

WINTRICH, T.; SCAAL, M.; BOHMER, C.; SCHELLHORN, R.; KOGAN, I.; VAN DER REEST, A.; SANDER, P.M. (2020) Palaeontological evidence reveals convergent evolution of intervertebral joint types in amniotes. *Scientific Reports* (2020) 10:14106.



**unión**  
**alcoyana**  
**seguros**