

Ricardo Montero
Analía Autino

Sistemática y Filogenia de los Vertebrados

con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

2018

Sistemática y filogenia de los vertebrados

Con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

Ricardo Montero
Analía G. Autino

Tucumán – Argentina

– 2018 –

Ricardo Montero

uesomontero@gmail.com

Cátedra Vertebrados
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto
Miguel Lillo
Universidad Nacional de Tucumán

Instituto de Herpetología
Fundación Miguel Lillo

Analía G. Autino

agautino@yahoo.com.ar

Cátedra Vertebrados
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto
Miguel Lillo
Universidad Nacional de Tucumán

PIDBA (Programa de Investigaciones de la
Biodiversidad Argentina)
PCMA (Fundación para la Conservación
de los Murciélagos de Argentina)



Los autores sostienen su compromiso con las políticas de Acceso Abierto a la información científica, al considerar que tanto las publicaciones científicas como las investigaciones financiadas con fondos públicos deben circular en Internet en forma libre, gratuita y sin restricciones.



Este libro se encuentra bajo una Licencia de [Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional \(CC BY-NC-ND 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

Cita sugerida:

Montero, R.; Autino, A. G. 2018. Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Tercera edición. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina. 627 pp. ISBN: 978-987-42-9556-9.

Montero, Ricardo

Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina / Ricardo Montero; Analía Gladys Autino. – 3ra ed. mejorada. - San Miguel de Tucumán: Ricardo Montero, 2018.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-987-42-9556-9

1. Biología. 2. Zoología. 3. Vertebrados. I. Autino, Analía Gladys II. Título
CDD 590.72

ISBN 978-987-42-9556-9



Índice

PREFACIO 3.....	7
PREFACIO 2.....	10
PREFACIO 1.....	11
ASPECTOS TEÓRICOS DE LA	14
CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA.....	14
¿A QUÉ LLAMAMOS “AVES”?.....	21
CHORDATA.....	23
CEPHALOCHORDATA.....	27
OLFACTORES.....	31
TUNICATA.....	33
COMPETENCIA SALPAS-KRILL EN AGUAS CIRCUNDANTES A LA PENÍNSULA ANTÁRTICA.....	43
CRANIATA.....	47
LA “NUEVA” CABEZA.....	54
EL CAMPO CARDIOFARÍNGEO Y LA EVOLUCIÓN DE LOS VERTEBRADOS	58
MYXINIFORMES.....	69
VERTEBRATA.....	72
PETROMYZONTIFORMES.....	74
OSTRACODERMI.....	77
GNATHOSTOMATA.....	81
ZOOGEOGRAFÍA DE LOS PECES MARINOS.....	87
CHONDRICHTHYES	92
CONDRICTIOS DE ARGENTINA. ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN.....	115
OSTEICHTHYES.....	126
ACTINOPTERYGII.....	135
COMENTARIOS ECOLÓGICOS SOBRE LOS PECES ÓSEOS DE ARGENTINA.....	166
SARCOPTERYGII.....	176
TETRAPODA	186
AMPHIBIA	192
REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO EN ANUROS ARGENTINOS.....	222
DECLINACIONES POBLACIONALES Y	228
EXTINCCIONES EN ANFIBIOS ARGENTINOS.....	228
AMNIOTA	233
REPTILIA	239
LEPIDOSAURIA.....	241
AMPHISBAENIA	267
HISTORIA NATURAL Y ECOLOGÍA DE SAURIOS ARGENTINOS.....	273
SERPENTES.....	287
SERPIENTES ARGENTINAS	300
OFIDIOS VENENOSOS Y SUS VENENOS.....	314
ARCHELOSAURIA	326
TESTUDINES.....	328
LAS TORTUGAS ARGENTINAS	338
ARCHOSAURIA.....	347
DINOSAURIA.....	356
AVES	366
ECOLOGÍA DE AVES ARGENTINAS: UNA SELECCIÓN DE CASOS DE ESTUDIO	414
SYNAPSIDA.....	421
ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE SYNAPSIDA Y ORIGEN DE MAMMALIA	422
MAMMALIA	429
LA MASTOZOLOGÍA EN ARGENTINA, UN PANORAMA HISTÓRICO	532
LITERATURA CITADA	535

Condriictios de Argentina. Ecología y Distribución

Juan M. Díaz de Astarloa¹
Daniel Enrique Figueroa²
Ezequiel Mabragaña¹

¹ Laboratorio de Biotaxonomía Morfológica y Molecular de Peces (BIMOPE),
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC),
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata-CONICET.

² Departamento de Ciencias Marinas,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata.

El Mar Argentino es transicional, con aguas templado cálidas al norte y templado frías al sur. La influencia de la Corriente Fría de Malvinas es notoria en el sur, sobre la plataforma patagónica, y por la región del talud hasta frente a la Provincia de Buenos Aires. Estas características ambientales afectan la composición y distribución de los condriictios. El número de especies es moderado (apenas supera el centenar), si se compara con la gran diversidad exhibida en los mares tropicales y subtropicales del mundo.

En el Atlántico suroccidental (entre los 34° y 55° S) entre la costa y las aguas profundas más allá del talud continental se distribuye un total de 37 especies de tiburones, los cuales pueden dividirse en dos grandes grupos: los pertenecientes a la fauna patagónica y los correspondientes a la fauna bonaerense. Los tiburones patagónicos están comprendidos en la Provincia biogeográfica Magallánica, caracterizada principalmente por aguas templadofrías, frías y profundas, y corresponden a Squalidae (tiburones galludos), Scyliorhinidae (pintarrosas), Somniosidae (dormilones) y Etmopteridae (espinosos). Los tiburones de la región bonaerense forman parte de la Provincia biogeográfica Argentina, y son típicos de aguas templado-cálidas y subtropicales e integran las Familias Triakidae (cazones y gatuzos), Carcharhinidae (tintoreras y bacotas), Sphyrnidae (martillos) y Odontaspidae (tiburones toro). Los batoideos que están presentes en el Mar Argentino están comprendidos por siete clados: los torpedos o rayas eléctricas (Torpedinidae y Narcinidae), los peces sierra (Pristidae), las guitarras (Rhinobatidae), las rayas (Arhynchobatidae y Rajidae), y las águilas de mar o chuchos (Dasyatidae). En total abarcan aproximadamente 44 especies. Algunos géneros de Arhynchobatidae y Rajidae presentan una gran diversidad, como *Bathyraja* con 11 especies, y *Psammobatis* con 6. Algunas tienen una amplia distribución en la plataforma continental argentina, como *Zearaja chilensis*, *Bathyraja brachyrops* o *Psammobatis normani*; otras, en cambio, están circunscriptas sólo a la región bonaerense (*Psammobatis bergi*, *Sympterygia acuta*) o patagónica (*Bathyraja magellanica*, *Psammobatis rudis*), e incluso con una especie que sólo vive en la interfase de las dos Provincias (*Psammobatis lentiginosa*; Figueroa et al., 1999; Mabragaña et al., 2012).

En las aguas continentales de Argentina, dentro de la cuenca parano platense, se encuentran las rayas de río (6 especies, Menni y Lucifora, 2007; Lucifora et al., 2017a), pertenecientes a Potamotrygonidae, de abolengo marino y endémicas de América del Sur. Poseen poderoso aguijón en la

cola, relacionado con glándulas venenosas, similares a las de los miliobátidos. Algunos ejemplares pueden superar el metro de ancho de disco. Se desconocen muchos aspectos de su biología. Este grupo ha sufrido una gran disminución en la abundancia de varias de las especies, principalmente por la degradación de hábitats y la sobrepesca (Lucifora et al., 2017b).

El holocéfalo que habita las aguas frías de la plataforma continental argentina es el pez gallo o pez elefante (*Callorhynchus callorynchus*) (Figura 73), pertenece a Callorhynchidae, endémica del hemisferio sur. Con su típica proboscis detecta invertebrados que habitan en el bentos y con sus dientes en mosaico (Figura 70)) muele las partes duras de sus exoesqueletos. Presentan importancia comercial, aunque el volumen explotado es bajo. En el Golfo San Matías su captura es sostenida (Di Giácomo y Perier, 1991).

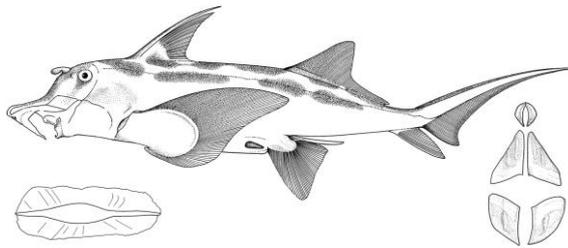


Figura 73: Pez gallo o elefante, Callorhynchidae, *Callorhynchus callorynchus*. Nótese el detalle de la cápsula ovárica a la izquierda y los dientes en mosaico a la derecha.

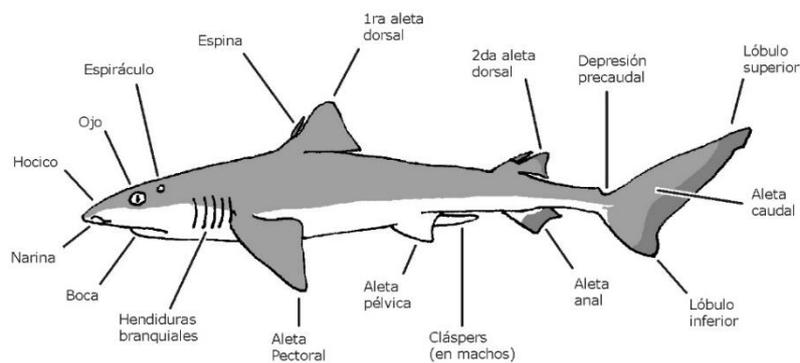


Figura 74: Diagrama de las características externas de un tiburón.

Los elasmobranquios Pleurotremata, o con forma de tiburón (Figura 74), conforman dos grandes grupos monofiléticos, los Squalomorphi (con aleta anal ausente) y los Galeomorphi (con aleta anal presente).

Entre los Galeomorphi, los miembros de Squalidae son los llamados tiburones espinosos, por la espina que precede a las aletas dorsales. Tienen amplia distribución dentro de aguas templado frías, son migradores, de hábitos demersal (de fondo) o pelágicos y amplio espectro trófico. Las dos especies más frecuentes en las capturas comerciales de altura en la Patagonia son *Squalus acanthias*, que posee manchas (Figura 75) y *Squalus mitsukurii*, que carece de ellas.

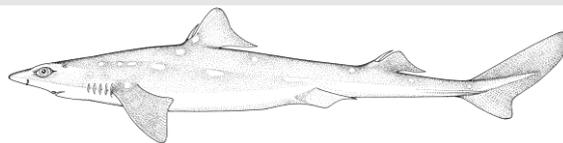


Figura 75: Tiburón espinoso o espineto, Squalidae, *Squalus acanthias*.

Otro clado de tiburones Squalomorphi es la Somniosidae, propia de aguas del talud continental. En el Atlántico Sudoccidental se encuentra el tiburón dormilón (*Somniosus antarcticus*) (Figura 76). Sorprende por su porte (supera los 4 m) y su lentitud; la corona de las escamas placoides que cubren su cuerpo son de forma cónica (Figura 74A) y presentan heterodoncia entre las mandíbulas superior e inferior (Figura 74B). Es de aguas profundas, pero capturado esporádicamente por la flota merluquera, cuando asciende a alimentarse de los cardúmenes de merluza frente a la Provincia de Buenos Aires (Cione, 1998; Díaz de Astarloa et al., 1999).

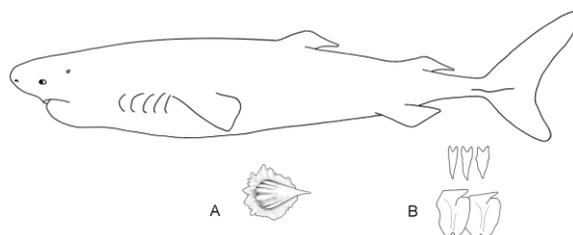


Figura 76: Tiburón dormilón, Somniosidae, *Somniosus antarcticus*. A) escama placoides; B) heterodoncia entre los dientes de la mandíbula superior e inferior.

Los tiburones linterna (Etmopteridae), desprovistos de aleta anal, también habitan aguas del talud continental, son negros, tienen fotóforos, un conspicuo órgano pineal entre los ojos, heterodoncia dentaria entre mandíbulas y sus escamas placoides tienen la corona chata. La especie que ha aparecido en campañas de evaluación en aguas profundas es *Etmopterus pussilus* (Figura 77).

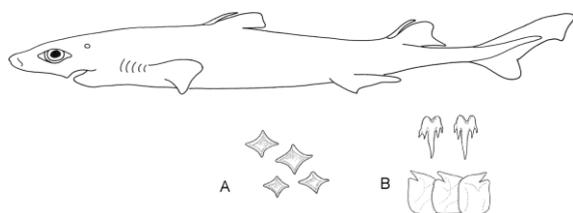


Figura 77: Tiburón linterna, Etmopteridae, *Etmopterus pussilus*. A) Escamas placoides; B) heterodoncia entre los dientes de la mandíbula superior e inferior.

Squatinae está integrada por tiburones bentónicos sin aleta anal, deprimidos dorsoventralmente, con la parte anterior de las aletas pectorales no soldadas a la cabeza, por lo que a veces son considerados formas de transición entre los pleuro y los hipotremados. Son peces voraces que se mantienen al acecho para cazar sus presas. Frente a la Provincia de Buenos Aires es pescado frecuentemente por la flota costera el pez ángel *Squatina guggenheim* (Figura 78). Recientes estudios han demostrado que esta especie necesita tres años para completar su ciclo reproductivo, cualidad que la vuelve muy vulnerable a la explotación comercial (Colonello et al., 2006).

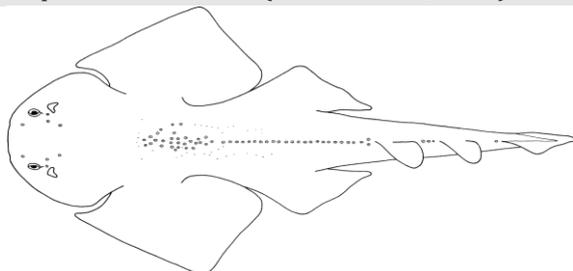


Figura 78: Pez ángel, Squatinidae, *Squatina guggenheim*.

El grupo de tiburones que presenta aleta anal está representado por varios clados en aguas argentinas. Hexanchidae está integrado por tiburones primitivos, con un representante en aguas costeras, el gatopardo (*Notorynchus cepedianus*) (Figura 79). Es un tiburón de gran porte, con siete pares de hendiduras branquiales, que sobrepasa los tres metros de largo, predador y carroñero, con heterodoncia conspicua entre ambas mandíbulas (Figura 76). Presenta ejemplos de tácticas colectivas para capturar lobos marinos (Ebert, 2003) y es la única especie en esta región potencialmente peligrosa para el hombre, aunque no se han registrado casos de ataques.

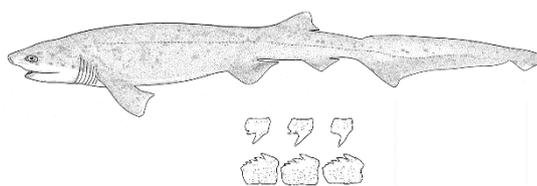


Figura 79: Gatopardo, Hexanchidae, *Notorynchus cepedianus*. Nótese la heterodoncia entre los dientes de la mandíbula superior e inferior.

Otro grupo de tiburones con aleta anal son los lamniformes, que son los tiburones considerados más evolucionados. En las aguas templado cálidas del litoral bonaerense se captura regularmente el escalandrún (*Carcharias taurus*, Odontaspidae); puede superar los 2 metros de longitud total, los embriones de las hembras grávidas practican el canibalismo. Como una forma peculiar de mantener la flotabilidad neutra tragan aire en la superficie, cuando son capturados expulsan este aire con violencia, produciendo un sonido que les valió el mote de “tiburón toro”. Otro curioso tiburón lamniforme ocasionalmente observado en aguas templadas de Argentina es el tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*, Cetorhinidae) (Figura 80), que alcanza los 9 metros de longitud total; es pelágico, se alimenta de pequeños organismos por filtración, para lo cual posee grandes aberturas branquiales.

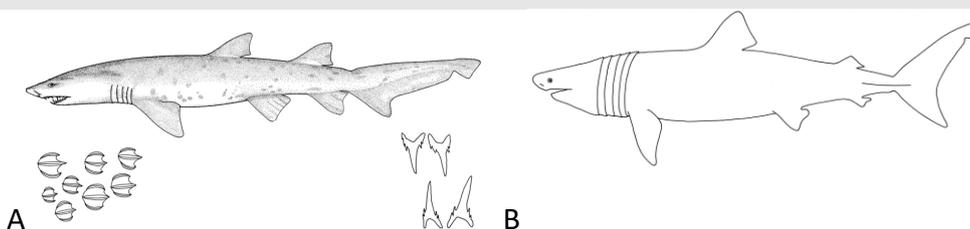


Figura 80: A: Escalandrún, Odontaspidae, *Carcharias Taurus*, nótese los detalles de las escamas placoides (izquierda) y de los dientes (derecha); B: tiburón peregrino, Cetorhinidae, *Cetorhinus maximus*.

Lamnidae incluye a los tiburones más conocidos a nivel mundial, pero que son raramente registrados en nuestras aguas (Siccardi et al., 1981; Lucifora, 2001; Mabragaña et al., 2015), como el blanco (*Carcharodon carcharias*), el mako (*Isurus oxyrinchus*), el tiburón sardinero (*Lamna nasus*), y el martillo *Sphyrna zigaena* (Menni y García, 1985) (Figura 81). Los bacotas *Carcharhinus plumbeus* y *C. leucas* (Chiaromonte, 1998) y más raramente especies epipelágicas oceánicas como el marrajo *Isurus oxyrinchus* (Siccardi et al., 1981). Un ejemplar macho juvenil (provisoriamente determinado como marrajo) de poco más de un metro de longitud y hallado varado en las costas de Mar del Plata fue identificado como *Lamna nasus* a través de la metodología del Código de Barras Genético (Mabragaña et al., 2015) (ver box).

BARCODES

Históricamente, los métodos de identificación y clasificación de peces han sido basados, principalmente, en características morfológicas visibles. No obstante, un enfoque integrado de la taxonomía es necesario, debido a la complejidad de la biología de las especies que requiere que las fronteras a nivel específico sean estudiadas desde perspectivas multidisciplinarias y complementarias.

Los códigos de barras genéticos (DNA-Barcodes) son secuencias cortas de una porción estandarizada del genoma que se utilizan como una herramienta complementaria a la taxonomía tradicional para la identificación y descubrimiento de nuevas especies. En 2003 se propuso el uso de un marcador molecular, el gen citocromo oxidasa subunidad I (COI) del ADNm como un sistema global para la bioidentificación de organismos animales. La eficacia del uso del COI para la identificación de especies, y como base de un sistema global de bioidentificación de animales ha sido demostrada y validada en un amplio grupo de animales, tanto invertebrados como vertebrados.

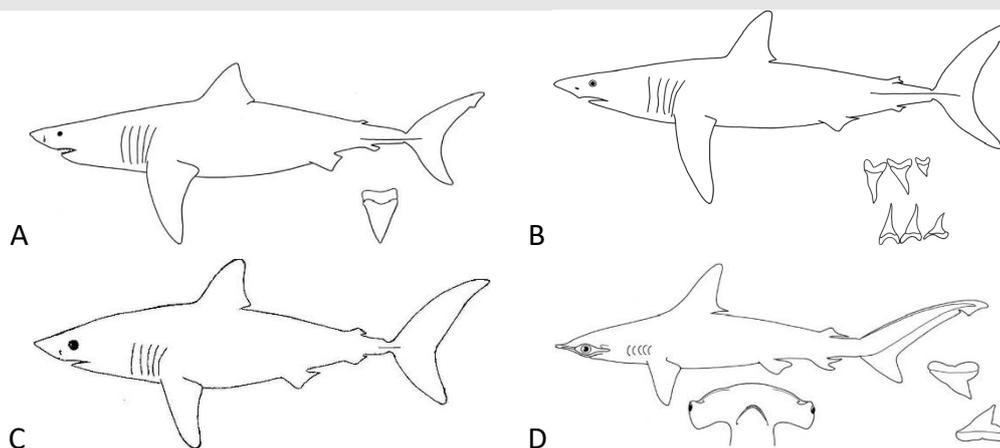


Figura 81: Lamnidae. A) tiburón blanco, Lamnidae, *Carcharodon carcharias* (nótese el detalle de un diente); B) marrajo o mako, *Isurus oxyrinchus*; C) Tiburón sardinero, *Lamna nasus*; D) tiburón martillo, *Sphyrna zigaena*.

También presenta aleta los integrantes de Triakidae, con las dos especies de mayor importancia comercial en Argentina, el gatuzo (*Mustelus schmitti*) y el cazón (*Galeorhinus galeus*) (Figura 82). *Mustelus* es de hábitos bentopelágicos costeras y de plataforma que alcanzan tallas máximas de hasta 120 cm, tiene dentición en mosaico, acorde con su alimentación predominantemente de invertebrados del fondo (principalmente cangrejos, seguido de los anélidos poliquetos y en tercer lugar peces pequeños). El cazón, *Galeorhinus*, alcanza tallas máximas de hasta dos metros, tiene hábitos migradores, utilizando el litoral argentino como área de cría (Tricas et al., 1998); el ciclo reproductivo en las hembras es trianual: 1 año de gestación y 2 de maduración del folículo ovárico (Lucifora, 2003). El cazón es una especie severamente amenazada, en el pasado fue capturado por su aceite y la vitamina A de su hígado y actualmente es muy valorado por su carne.

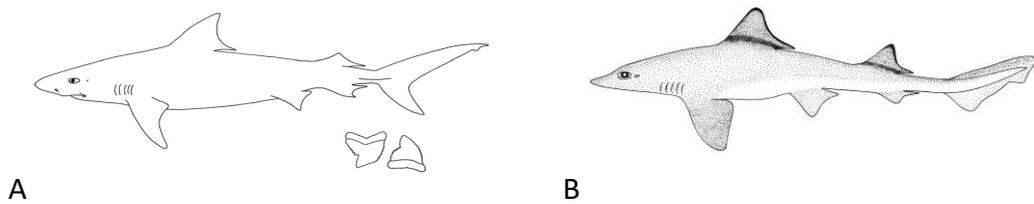


Figura 82: Triakidae. A) gatuzo, *Mustelus schmitti*; B) cazón, *Galeorhinus galeus*.

Otros dos clados con aleta anal (Galeomorphi), bien representadas en Argentina, son Carcharhinidae y Scyliorhinidae. Dentro de la primera sin lugar a dudas el más buscado por la pesca recreativa es el bacota (*Carcharhinus brachyurus*), esbelto tiburón ictiófago, de gran tamaño (Figura 83). Otros bacotas de gran tamaño son *Carcharhinus plumbeus* y *C. leucas* (Chiaramonte, 1998). A Scyliorhinidae pertenece la pintarroja (*Schroederichthys bivius*; Figura 83), que habita en la plataforma patagónica (Figura 83), es el único tiburón ovíparo del Mar Argentino. Presenta por otra parte un dimorfismo sexual poco frecuente entre los condriactos: los machos, que no superan el metro, son más grandes que las hembras.

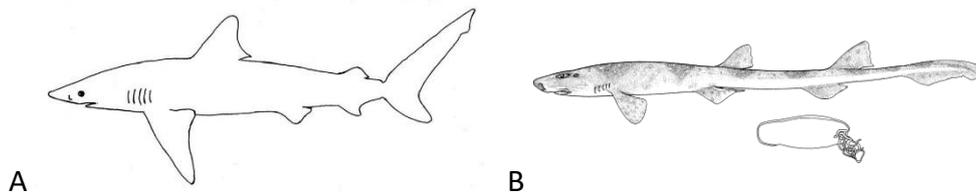


Figura 83: A) Bacota, Carcharhinidae, *Carcharhinus brachyurus*; B) Pintarroja, Scyliorhinidae, *Schroederichthys bivius* (nótese el detalle de la cápsula ovárica).

Los condriactos elasmobranquios Hypotremata, o con forma de raya, son deprimidos dorsoventralmente, con las aletas pectorales expandidas hacia adelante y hacia atrás, quedando las aberturas branquiales en posición ínfera. Se pueden agrupar en tres tipos principales: formas de transición, rayas típicas, rayas eléctricas y chuchos.

Las formas hipotremadas de transición, si bien tienen las aberturas branquiales ínferas, la parte posterior del tronco es robusta como la de los tiburones y las aletas dorsales son distinguibles a simple vista. Se los conoce con el nombre de guitarras, están agrupados en Rhinobatidae. El más conocido en el litoral bonaerense es la vistosa guitarra chica *Zapteryx brevirostris* (Figura 84), que alcanza una talla de 65 cm de longitud total, se alimenta de invertebrados, con una proporción significativa de anfioxos (Barbini, 2006); el ciclo reproductivo en las hembras dura tres años (Colonello, 2009).

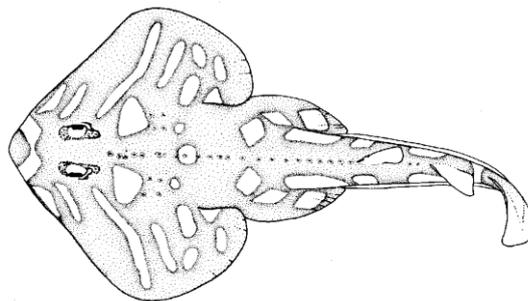


Figura 84: Guitarra chica, Rhinobatidae, *Zapteryx brevirostris*.

Las rayas típicas de Arhynchobatidae y Rajidae, presentan su mayor diversidad a nivel mundial en mares templados; en el Mar Argentino está representada con 24 especies (Cousseau et al., 2007; Díaz de Astarloa et al., 2008), por lo cual es la Familia de condriictios con mayor número de especies en el área, desde las formas más pequeñas a nivel mundial, la rayita sin orlas (*Psammobatis rutrum*, con una talla máxima observada de 32 cm) (Figura 85) hasta una de las especies más grandes, la raya de vientre áspero (*Dipturus trachyderma*, con una talla máxima observada de 242 cm). El alto grado de endemismo de las rayas a nivel genérico en el Mar Argentino sólo es compartido con Oceanía, y estudios recientes están demostrando un nivel de especialización en el espectro trófico no registrado en otros lugares del mundo.

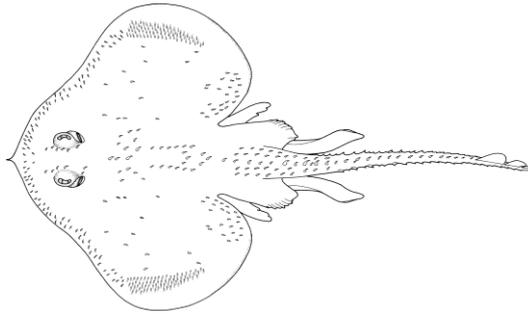


Figura 85: Rayita sin orlas, Rajidae, *Psammobatis rutrum*.

Las rayas eléctricas (Torpediniformes) se denominan así, porque tienen la posibilidad de producir descargas a partir de musculatura especializada en las aletas pectorales, el efecto resulta muy desagradable cuando se toca el dorso de estos peces estando vivos. En el litoral argentino el más conocido es el torpedo chico (*Discopyge tschudii*, Narcinidae) (Figura 86). Como en el caso de la pintarroja, los machos, que pueden superar los 50 cm de longitud total, son más grandes que las hembras. Presentan una marcada especialización trófica a la anelidofagia (Spath, 2014).

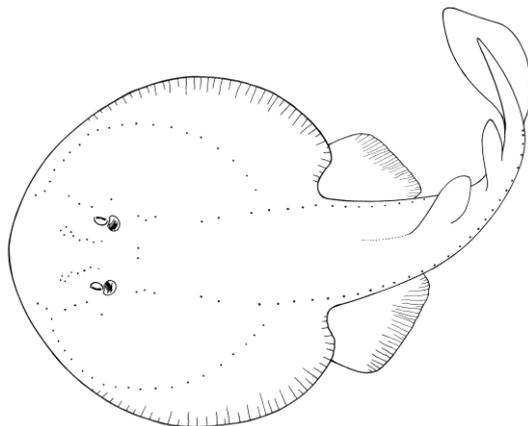


Figura 86: Torpedo chico, Narcinidae, *Discopyge tschudii*.

Los elasmobranquios hipotremados tipo chuchos (Myliobatiformes) se caracterizan en general por tener un fuerte aguijón con bordes aserrados retrorsos, que puede causar graves heridas a sus atacantes, muy dolorosas a causa de toxinas liberadas por las glándulas venenosas presentes en el epitelio que rodea al aguijón (Christiansen y Cousseau, 2005). La mayor diversidad de este grupo es alcanzada en regiones tropicales y subtropicales, por lo que el número de especies en el Mar Argentino es modesto. El chucho más conocido en el litoral bonaerense es el hocicudo, *Myliobatis goodei* (Myliobatidae) (Figura 87), que llegar a tener 90 cm de ancho de disco; su dentición en

mosaico sirve para moler exoesqueletos y conchillas de organismos del bentos (Ruocco, 2012). Sin embargo, recientemente fue descrita una nueva especie de chucho para las costas de la Provincia de Buenos Aires sobre la base de metodologías morfológicas y moleculares (Ruocco et al., 2012)

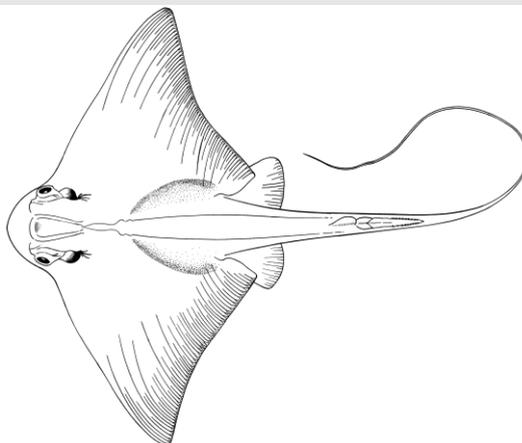


Figura 87: chucho hocicudo, Myliobatidae, *Myliobatis goodei*.

Comportamiento de captura de la presa y biomecánica alimenticia de los tiburones

Contrariamente a una extendida creencia, los tiburones no son los carroñeros de las profundidades, que se alimentan de basura o de todo lo que se cruce en su camino. Son carnívoros que ocupan todos los niveles tróficos y los grandes tiburones como el blanco, bacota y marrajo son los predadores tope en todas las redes alimenticias marinas (Cortés, 1999). La dieta de la mayoría de los tiburones incluye peces óseos y para muchas especies el contenido de peces en los estómagos excede el 90 % de presencia de peces, particularmente para especies del género *Carcharhinus*, martillos (Sphyrnidae), tiburón sardinero (*Lamna nasus*) (Figura 81). La dieta de los grandes tiburones como el tigre, marrajo o tintoreras incluye una gran variedad de vertebrados como peces, tortugas y aves marinas. Grandes mamíferos marinos como focas, lobos marinos y delfines son devorados por el tiburón blanco adulto y por otros escualos como el tiburón dormilón *Somniosus antarcticus* (Díaz de Astarloa et al., 1999).

Una de las particularidades del mecanismo alimentario de los elasmobranquios en general, y de los tiburones en particular, es la notable diversidad funcional a pesar de la simplicidad morfológica del aparato masticador (Motta, 2004). Comparando el esqueleto de un pez óseo, en el cual hay 63 huesos están involucrados en la alimentación, el aparato masticador de un tiburón está constituido por sólo 10 elementos cartilagosos. Además, los tiburones carecen, a diferencia de la mayoría de los osteíctios, de elementos faríngeos que ayuden en el procesamiento del alimento. Sin embargo, esta ausencia no impide que los tiburones efectúen un asombroso despliegue de diversos mecanismos alimentarios y de comportamiento. Los tiburones pueden capturar a sus presas por diversos métodos (golpes con el hocico, mordiscos, succión, filtración) y los convierte en predadores muy especializados y eficientes.

Algunas de las diferencias anatómicas más importantes entre los tiburones y muchos peces óseos se encuentran en la construcción de las mandíbulas, en el modo en que éstas están suspendidas en el cráneo y especialmente en la organización y mecánica del crecimiento de los dientes (Figura 37). Tanto la mandíbula superior como la inferior llevan una serie completa de dientes dispuesta en hileras. Cuando algunos de los dientes de la hilera más externa se pierden durante el ataque, éstos son reemplazados por nuevos dientes que se forman en las hileras más internas de la boca.

El comportamiento predatorio de los tiburones en general es poco conocido en comparación con el de los peces óseos, y la razón es inherente a la dificultad de estudiar a los tiburones en su hábitat natural. Los grandes tiburones pelágicos y oceánicos probablemente sean los menos cono-

cidos, si bien recientemente el uso de cámaras submarinas y estudios telemétricos (Motta, 2004) han arrojado luz sobre los patrones de alimentación en tiburones. Cómo los tiburones se aproximan a su presa y luego la cazan es uno de los aspectos del comportamiento alimentario menos conocido. En general cazan al acecho, aproximándose a su presa lentamente. El tiburón blanco ocupa gran parte de su tiempo nadando alrededor de su presa antes de interceptarla y eventualmente capturarla. Por ejemplo, algunos tiburones pueden ser vistos cerca de potenciales presas incluso durante 2 horas y sin siquiera morderla (Motta, 2004). La mordedura es el método de captura más común observado en tiburones. Suelen efectuar mordiscos y se retiran. Cuando su víctima se desangra o está débil, vuelven a atacarla hasta matarla totalmente. Engulle a su presa completa o la secciona en pedazos más pequeños. El tiburón dormilón (*Somniosus antarcticus*) de aguas profundas de más de 500 m de profundidad, presenta un comportamiento alimentario particular. Los dientes de la mandíbula superior son largos y puntiagudos, muy distintos a los de la mandíbula inferior, que son oblicuos, afilados y próximos entre sí (Díaz de Astarloa, et al., 1999) (Figura 76B); estos dientes le permiten “excavar” grandes trozos de carne de cetáceos muertos y probablemente arrancan rápidamente la cabeza de focas y lobos marinos antes de alimentarse de sus cadáveres.

Estructura, mecánica de crecimiento y funcionalidad de los dientes

Los dientes se disponen en hileras ordenadas sobre ambas mandíbulas. Una corona de esmalte forma el borde cortante principal del diente. A lo largo de los bordes posteriores se desarrollan nuevas hileras de dientes que migran hacia delante a medida que aumentan de tamaño. Este suministro constante de dientes es para sustituir aquéllos desgastados o perdidos durante el uso. En algunos tiburones como los gatuzos (*Mustelus* spp.), y en la mayoría de los batoideos (rayas y afines) los dientes forman placas dentarias planas pavimentosas de función trituradora.

El reemplazo de los dientes se produce a intervalos regulares y la tasa de reemplazo varía según la especie, y es afectada por la edad, dieta, cambios estacionales y temperatura del agua. Para la mayoría de las especies unos pocos dientes son reemplazados cada vez, y la tasa de reemplazo se mide por el tiempo de movimiento de un diente de la hilera lingual (la más interna) a la hilera funcional (la más externa) y varía de 9 a 12 días para el tiburón leopardo (*Triakis semifasciata*) hasta 50 a 70 días para otras especies. Los dientes de los grandes tiburones predadores son unicuspidados, de bordes lisos y cortantes (marrajo) (Figura 81B). Existe heterodoncia sexual en muchas especies, siendo los dientes de machos adultos de formas diferentes a los de las hembras o machos inmaduros. Este dimorfismo pareciera estar más relacionado con el cortejo sexual, en el que los machos sujetan a las hembras con sus dientes, más que a diferencias en la dieta (Wetherbee y Cortés, 2004). La diversidad de formas en las cúspides dentarias es atribuida a distintos roles funcionales en la masticación: captura, desgarrar, corte, molienda. Los dientes con cúspides largas, puntiagudas y delgadas como el escalandrún (Figura 80A), el marrajo o mako son aptos para desgarrar. Los del tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) cambiar por *Carcharodon* o *Lamna nasus* (Figura 81) en cambio, presenta dientes con bordes aserrados y en forma de cresta de gallo que, combinados con la fuerza de las mandíbulas, son apropiados para perforar y cortar. Distintos ángulos de inserción de los dientes del escalandrún sugieren un mecanismo funcional diferente de ambas mandíbulas, probablemente relacionados con una función inicial de sujeción de la presa seguido de la perforación por parte de los dientes superiores (Lucifora et al., 2001).

Modalidades reproductivas de condricios del Mar Argentino

El éxito evolutivo de los condricios puede atribuirse en parte, a las complejas estrategias reproductivas que ha desarrollado. De acuerdo al tipo de parición, los condricios pueden clasificarse en ovíparos (desarrollo externo al cuerpo de la madre) o vivíparos (desarrollo en el interior del cuerpo de la madre y parición de crías vivas). A su vez, según el aporte de nutrientes que recibe el embrión, se pueden clasificar en lecitotróficos (el desarrollo del embrión depende ex-

clusivamente del vitelo) o matrotroáficos (el desarrollo es suplementado por aporte adicional de nutrientes) (Carrier et al., 2004).

El oviparismo es un modo lecitotrófico, que consiste en la producción de huevos fertilizados que son envueltos en una cápsula coriácea y liberados al fondo marino. Estas son producidas en la glándula oviductal (exclusiva de los condriictos), ubicada en la primera porción del tracto reproductivo de las hembras. El proceso de formación de la cápsula es muy rápido (12-24 hs) permaneciendo un corto período en el útero, para ser luego liberada al exterior (Hamlett y Koob, 1999). El desarrollo posterior del embrión hasta su eclosión ocurre dentro de la cápsula y puede tener una duración de unos pocos meses a varios años de acuerdo con las especies y el hábitat; y es un período durante el cual el embrión se alimenta del vitelo y obtiene agua y minerales del medio externo (Berestovskii, 1994; Jañez y Sueiro, 2007; Mabragaña et al., 2015b). Las cápsulas presentan características morfológicas que permiten distinguirlas entre sí (Figura 88; Ebert and Davis 2007; Mabragaña et al., 2011). De este modo pueden proveer información sobre relaciones filogenéticas (Fischer et al. 2014), distribución y biología reproductiva de las especies, permitiendo identificar sitios y épocas de oviposición (Vazquez et al., 2016), y conocer sobre su fertilidad y período de incubación (Mabragaña et al., 2015). En el Atlántico Sudoccidental (ASO) esta modalidad reproductiva se observa en todas las rayas verdaderas (Rajiformes), el tiburón pintarroja *Schroederichthys bivius* y el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*.



Figura 88: Cápsulas de huevo de diferentes especies de condriictos ovíparos del Mar Argentino.

Las especies vivíparas retienen sus embriones en el útero durante todo el período de desarrollo. Eso hace que el embrión nace totalmente desarrollado como una copia en miniatura del adulto. Dependiendo del tipo de nutrición de los embriones encontramos 4 modalidades reproductivas:

(1) Viviparidad lecitotrófica: dentro de este grupo se encuentran aquellos cuyos embriones dependen solamente del vitelo depositado en el huevo al comienzo de la ovulación. Los embriones son retenidos en el útero solamente como protección, pero no reciben ningún suplemento en su nutrición por parte de la madre durante la gestación. Consecuentemente, al igual que en las formas ovíparas, las crías al nacer son de pequeño tamaño, debido a la cantidad finita de nutrientes disponible en el saco vitelino. En general el proceso de gestación en las especies que tienen este modo reproductivo es relativamente largo (por ejemplo, en *S. acanthias* puede durar entre 18 y 20 meses; en el cazón *Galeorhinus galeus* 2 años, Lucifora, 2003). Un cuarto de las especies actuales de condriictos utilizan esta modalidad reproductiva. Ejemplos en el ASO: El espineto *Squalus acanthias*, el cazón *Galeorhinus galeus*, el pez angel *Squatina guggenheim*, la

guitarra grande *Rhinobatos horkelii*, la guitarra chica *Zapterix brevirostris* y los torpedos (Narcinidae y Torpedinidae).

(2) Viviparidad histotrófica: es una forma de reproducción matrotrofica, común en Myliobatiformes. Una región del epitelio uterino forma largos filamentos denominados trofonemata. Estos filamentos secretan una leche uterina nutritiva (histótrofo) rica en proteínas y lípidos que es ingerido por los embriones. El resultado es que los embriones alcanzan una talla relativamente grande dentro del útero (20 cm ancho del disco en *M. goodei*, Ruocco, 2012) un crecimiento del 1600 al 5000% en contenido orgánico. La histotrofia lipídica es bien diferente de la histotrofia limitada o incipiente que consiste en la secreción uterina de una mucosa rica en polisacáridos que es ingerida por los embriones. Esta modalidad se ha registrado en el gatuzo *Mustelus schmitti* (Orlando et al., 2015).

(3) Oofagia: es una forma de viviparidad matrotrofica en la cual luego de la nutrición inicial a partir del saco vitelino, los embriones se alimentan de huevos no fertilizados para desarrollarse. Como resultado los neonatos son muy grandes en algunas especies (> 100 cm). La oofagia es el modo reproductivo en todos los Lamniformes y evolucionó en sólo una pequeña familia dentro de los Carchariniformes (Pseudotriakidae). La adelfofagia (o canibalismo intrauterino) es una forma de oofagia en la cual los embriones más desarrollados en cada útero consumen a los embriones más pequeños y luego depende de los huevos no fertilizados que la madre va produciendo. En el Atlántico Sudoccidental esta modalidad se observa en *Lamna nasus* y en *Carcharias taurus*.

(4) Viviparidad placentaria: este tipo de reproducción tiene lugar solo en el 10% de las especies conocidas. En todos los casos, la primera etapa del desarrollo embrionario es similar a la de los otros modos matrotrofos, en la cual los embriones están encapsulados en alguna forma de cápsula y crecen a expensas de los nutrientes aportados por el vitelo almacenados en el saco vitelino. A partir de la mitad de la gestación las secreciones uterinas aumentan mientras declinan las reservas vitelinas y en el tercer y último periodo se forma la placenta que es en realidad, el saco vitelino transformado en una placenta epiteliocorial. Las especializaciones uterinas son concomitantes con la placentación. En algunas especies el cordón umbilical desarrolla vellosidades externas que pueden servir como áreas de absorción paraplacentarias. La envoltura terciaria es reducida en grosor demostrando cambios en la funcionalidad de la glandula oviductal. La envoltura de estos embriones no es una cápsula sino una membrana delgada y transparente que se mantiene durante toda la gestación. En la mayoría de las especies, todo el intercambio metabólico entre el útero y el embrión se realiza a través de la envoltura del huevo. La placenta persiste hasta que la gestación finaliza. En el Atlántico Sudoccidental esta modalidad reproductiva se ha registrado en el tiburón azul *Prionace glauca* cuya gestación es de 9 a 13 meses, produciendo alrededor de 30 embriones (Stevens, 2009).