

# ORIGEN DE LAS EXTREMIDADES PARES DE LOS VERTEBRADOS

por  
FRANCISCO - JAVIER GAFO, S. I.

Gracias a los trabajos recientes de Stensiö, Jarvik y otros investigadores, la Paleontología ha dejado de moverse en un plano hipotético en el problema que nos ocupa, y podemos decir que hoy conocemos, al menos fundamentalmente, las líneas generales del proceso mediante el cual se ha alcanzado ese órgano tan característico que preside y condiciona la vida y la evolución de los vertebrados, que es la extremidad par.

Ante todo, hay que afirmar que estas investigaciones nos han mostrado la enorme complejidad de la línea evolutiva que estudiamos. Ha sido necesario rechazar una concepción demasiado lineal y consiguientemente demasiado simplista, en que, a través de unos pocos estadios intermedios y en un avance unidireccional, se pasaba desde formas más primitivas hasta otras más evolucionadas. Tal linearidad es absolutamente incompatible con las leyes evolutivas. La evolución no es un camino en línea recta; es un caminar a base de tanteos diferentes y continuos. Hoy, las ramas de nuestro árbol filogenético son zigzagueantes; hemos de saltar continuamente de una línea evolutiva a otra, porque todos estos elementos aislados, a pesar de estar al margen de la línea principal evolutiva y de significar tentativas evolutivas inútiles, reflejan en su estructura, siempre demasiado especializada como para estar en la base de la estructura subsiguiente, las huellas de esas formas a través de las cuales camina el impulso evolutivo principal.

Nuestro árbol evolutivo tiene hoy muchas más lagunas que el de hace cincuenta años, consecuencia de que en él hay muchas más ramas y consiguientemente caben en él muchos más huecos. Pero todo esto no es patrimonio exclusivo del árbol evolutivo que estudia la génesis de la extremidad par; todos los procesos evolutivos, aun los mejor estudiados, manifiestan defectos semejantes. Y de todos modos, aunque nuestro árbol evolutivo siga siendo tan incompleto, no es poco avance el haber caído en la cuenta de su complejidad y el poder vislumbrar en él las direcciones principales.

Desde el Silúrico superior, y con una extensión cronológica que llega hasta el Pérmico inferior, nos encontramos con el grupo de vertebrados de los Placodermos. Son formas en las que la presencia de mandíbulas, en contraposición con los Ostracodermos, haría que les pudiésemos calificar de "peces". Son seres relativamente pequeños —diez centímetros de longitud por término medio— que quedan claramente separados del grupo de los Ostracodermos por la ausencia de la armadura o coraza cefálica, característica de aquellos agnatos fósiles. En su lugar tienen un conjunto de placas óseas, que recubre la parte anterior del cuerpo, y presentan un desarrollo bastante variable.

En cuanto a las extremidades pares, nos encontramos con una gran profusión de formas. En los Placodermos Acantódidos, las aletas llevan en la parte anterior espinas dérmicas de gran tamaño. Con cierta frecuencia la aleta par queda reducida solamente a estas espinas o aguijones. En otros casos, se percibe la existencia de una aleta. Consiste en una especie de tejido unido a la espina que le antecede; en ocasiones hay trazas de la existencia de un esqueleto interno y de escamas que cubren la aleta. En general hay un par de aletas torácicas y otro par de aletas pelvianas, pero con frecuencia existen en mayor número, hasta siete pares en algunos casos.

En los Placodermos Artrodios, grupo que hoy incluye también al de los Antiarcos, que poseen un tipo totalmente distinto de extremidad par, la estructura de las aletas pares es muy similar. Existe una espina par muy desarrollada, en la región correspondiente a la aleta pectoral, que es muy larga en *Coccosteus*, pero que en otros casos falta o es muy vestigial. Todo parece indicar, según Romer, la existencia de una aleta pectoral sostenida por radios cortos de dicha espina. También se ha encontrado una cintura pelviana, que en casos excepcionales estaba asociada a aletas pelvianas pequeñas y desprovistas de espinas.

En los Antiarcos, nos encontramos con un tipo totalmente diferente de aleta, mediante el cual estos extraños seres se desplazaban sobre los fondos de lagos o los cursos de aguas. Este tipo de extremidad par, el *ARTROPTERIGIO*, recuerda bastante la extremidad de los artrópodos. Está formada por un conjunto de placas exoesqueléticas que se articulan entre sí. Se insertan en el cuerpo del animal por medio de una especie de charnela que recibe la extremidad.

Los trabajos de Stensiö sobre los Artrodios arrojan mucha luz sobre el tema. Forman un grupo muy polimorfo, y es notable el hecho de que encierran, a su juicio, en cuanto a la conformación del miembro anterior, los tipos a la vez más primitivos y más evolucionados que se conocen en los vertebrados. En el tipo de aleta que para Stensiö es más primitivo, la aleta *HOLOSOMACTIDIAL*, los elementos segmentarios: radios, nervios, musculatura radial, vasos sanguíneos... han conservado en su conjunto la disposición metamérica original y esta aleta es notablemente semejante a la de ciertos estadios embrionarios de los seláceos. Esta forma de aleta, que existe en Placodermos del Devónico medio y superior, tiene una base notablemente ancha.

La mayoría de los Artrodios posee, no obstante, un tipo de aleta más evolucionado, caracterizado por la transformación de la parte anterior de la aleta y de la cintura escapular, en el aguijón típico de los Artrodios y que antes describimos. A la formación de dicha espina contribuyen, por un lado, el alargamiento de la parte anterior de la cintura escapular endoesquelética y, por otro, la transformación de la parte anterior exoesquelética de la aleta. Este aguijón no representa, como se pensó tradicionalmente, un estado anterior al de la aleta normal, sino que se trata de una formación secundaria. La base de esta aleta *MEROSOMACTIDIAL*, como la de la *holosomactidial*, puede reducirse por la emigración hacia adelante de los elementos segmentarios, según un proceso similar al que tiene lugar durante el desarrollo embrionario de los Seláceos. De este modo, aparece un tipo de aleta más concentrada, y es importante hacer notar que una tal aleta *merosomactidial*, es decir, transformada en su parte anterior, ya aparece en los Artrodios silúricos.

El tipo más evolucionado, para Stensiö, es el *artropterigio* antes descrito, al que llama tipo *MONOMESORRÁQUICO*, caracterizado por una concentración muy marcada de elementos segmentarios y por la amplia transformación del exoesqueleto.

Estos estudios de Stensiö, sobre el grupo de los Artrodios, es extraordinariamente interesante, y nos sirve de base para nuestro

intento de trazar el camino de evolución de las distintas estructuras de la extremidad par. Hay que subrayar que los Artrodios representan el grupo más antiguo de Vertebrados, exceptuando los Ostracodermos, y, por otro lado, la gran profusión de formas de extremidad par que hemos tenido que describir. Nos sentimos llevados a pensar que toda formación de una estructura nueva va acompañada —y podemos añadir, condicionada— por una auténtica eferescencia de formas, de tanteos divergentes de búsqueda de solución a un determinado problema fisiológico o ecológico.

\* \* \*

Vamos a intentar, a partir de estos tres tipos de estructuras fundamentales descritas en los Artrodios, trazar hacia adelante la historia de la extremidad par. Después daremos marcha atrás e intentaremos penetrar en la historia de esta extremidad con anterioridad a los Artrodios.

El tipo de extremidad del otro grupo de Placodermos, el de los Acantódidos, sería bastante similar, según la descripción anterior, al tipo de extremidad *merosomactidial*. Se trata, como ya se indicó antes, de formas posteriores y más evolucionadas que los Artrodios *holosomactidiales*. Tanto la aleta *merosomactidial* de los Artrodios, como el tipo similar en los Acantódidos, representan un callejón sin salida evolutivo. Este tipo de aleta se extinguirá simultáneamente a la extinción de los dos grupos reseñados. Son escamas externas de la línea evolutiva que nos ocupa, y que acabarán desprendiéndose, permitiéndonos ver la línea evolutiva principal.

En el Devónico superior nos encontramos con un elasmobranquio primitivo de gran importancia para nuestro problema. El género *Cladoselache*, con dos aletas dorsales formadas por piezas basales y radiales de cartílago y con una aleta caudal con heterocerca normal, es, ante todo, interesante por la estructura de sus extremidades pares. Las aletas pectorales están más desarrolladas que las pelvianas, fenómeno común a los vertebrados pisciformes, pero ambas poseen un esqueleto integrado por una parte distal de cartílagos radiales, en forma de piezas largas y paralelas entre sí, y una parte basal, alargada en sentido anteroposterior y formada por bloques separados de cartílago, que forman una serie lineal, dentro del cuerpo del pez, y que algunas veces se unen en una estructural basal fusiforme. La aleta tiene una base muy ancha y sus posibilidades de movimiento son consiguientemente muy reducidas.

Este tipo de aleta representa, tanto por sus características externas (inserción muy ancha), como por la disposición segmentaria de las piezas cartilaginosas de su esqueleto, claras semejanzas con la *aleta holosomaetial* antes descrita. No es aventurado suponer que ambas estructuras están emparentadas, a pesar de pertenecer a grupos taxonómicos claramente separados.

Un estado ulterior de esta línea evolutiva, estaría representado por el tipo de extremidad del género *Cladodus* del Carbonífero. En éste también está presente el eje formado por piezas basales y un fleco de piezas radiales en el lado preaxial. Al mismo tiempo, la base de la aleta ha sufrido un estrechamiento que le proporciona un mayor radio de movimiento.

Cuando el fleco de piezas radiales existe también en el lado postaxial, nos encontramos con el tipo de aleta que se llamó *Arquipterigio axial*, aludiendo al hecho de que tal tipo de estructura se consideró que representaba la forma originaria, de la que derivaban todos los otros tipos de extremidades. Tal aleta la poseían los Seláceos PLEURACÁNTIDOS. Tiene forma de hoja, en la que un largo eje se extiende por la mitad de la aleta, llevando a ambos lados una serie de elementos radiales que hacen saliente. Esta estructura existió, además, en peces óseos relacionados con los antepasados de los Tetrápodos.

El tipo anterior de extremidad par enlaza claramente con la de los DIPNOOS. En el género *Dipterus* y otros géneros fósiles, consisten en estructuras en forma de hoja, absolutamente similares a las de los Dipnoos actuales australianos. El esqueleto interno es desconocido en los fósiles, pero en general se presume que fuera un *arquipterigio axial* absolutamente similar al de los Dipnoos actuales, formado por un eje central y numerosas ramas laterales cortas. Tal suposición queda notablemente refrendada, por el carácter extremadamente conservador, desde un punto de vista evolutivo, que muestran las formas de Dipnoos actuales.

Del *arquipterigio axial*, también se podía hacer derivar el tipo de extremidad propia de los Seláceos, el llamado *Arquipterigio tribal*. Aquí la aleta, en comparación con la de los seláceos primitivos como *Cladoselache*, tiene una base más estrecha y una flexibilidad mayor, condición que se alcanza verosimilmente, por inclinación de la parte basal hacia afuera, de modo que sólo la parte anterior de la aleta queda unida al cuerpo.

La extremidad de los Condrictios queda formada por una parte basal constituida por un conjunto de cartílagos, entre los que hay que distinguir tres piezas situadas en la ba-

se, el *pro*, *meso* y *metapterigio*, continuadas por una serie de cartílagos dispuestos en empalizada, los *cartílagos radiales*. Finalmente hay una serie de piezas más pequeñas y muy numerosas, los *cartílagos poligonales*. Todo esto estaría finalmente recubierto por un conjunto de varillas córneas, las *ceratotriquis*. Una estructura similar, aunque algo reducida, se daría en las extremidades pelvianas.

Este tipo de estructura se considera derivado del *arquipterigio axial*. Los *Polypterinos* tienen un tipo de aleta semejante a la de los Seláceos, aunque su origen es probablemente diferente.

Finalmente, también el tipo de aleta propia de los Actinopterigios, que muestra bastantes semejanzas con el *arquipterigio tribal* de los Seláceos, se puede hacer derivar con relativa facilidad del *arquipterigio axial*. En efecto, la aleta de estos peces, el *actinopterigio* —ha sido precisamente ésta la característica que ha dado lugar al nombre del grupo— se puede considerar como un *arquipterigio tribal* reducido.

En este tipo de aleta, los elementos esqueléticos internos son, en general, cortos y dan origen a un lóbulo relativamente pequeño, cubierto de escamas y carnosos. La mayor parte de la aleta consiste en una especie de piel afirmada por finos radios dérmicos. En esta aleta se observa, en comparación con el *arquipterigio tribal* de los Seláceos, la pérdida de las piezas esqueléticas *basalia* y la reducción de las *radialia*.

Esta estructura se considera derivada, como se dijo anteriormente, del *arquipterigio axial*. Se conocen estructuras intermedias en esta línea evolutiva, que ha originado el tipo de aleta hoy más generalizado. Tales serían los Paleoniscidos del Devónico y Carbonífero hasta el Cretácico, de los que surgirán las distintas radiaciones de peces óseos Actinopterigios.

\* \* \*

En el Devónico nos encontramos con formas más o menos pisciformes, uno de cuyos grupos tiene un tipo de extremidad par absolutamente distinto de los descritos anteriormente. Se trata del grupo de los *Crossopterigios*, que se consideró extinguido desde el Cretácico. Sin embargo, Smith, en 1939, encontró en África del Sur una forma viviente de este grupo prácticamente extinguido, un verdadero fósil viviente, la famosa *Latimeria*. Este descubrimiento aclaró la sistemática del grupo. No solamente, en contra de la opinión de Romer, era errónea la inclusión en el mismo grupo de los *Chondrichthys*, de Dipnoos y *Crossopterigios*, sino

que incluso un buen grupo de éstos, los Coelacántidos o Actinistia, entre los que se encuentra *Latimeria*, también carecen de coanas y es por tanto errónea su inclusión en tal grupo. Este grupo de Coelacántidos posee además una extremidad par con una estructura bastante similar a la descrita en los Dipnoos, es decir, el *arquipterigio axial*.

El grupo realmente interesante, tanto desde el punto de vista evolutivo, de cara a la filogenia de los vertebrados, como del problema que nos concierne, es el de los *Crossopterigios* *Ripidistios*. Son formas en que ya se perciben las dos estructuras absolutamente necesarias para la conquista del medio terrestre: la posesión de coanas y la presencia de un tipo de extremidad que permita el desplazamiento sobre el nuevo hábitat terrestre.

El *crossopterigium*, la aleta de estos seres, muestra ya, al menos de una forma insinuada, los elementos que aparecerán claramente en el *quiridio* terrestre. Por ejemplo, en *Eusthenopteron*, de fines del Devónico del Canadá y Países Bajos, encontramos una pieza que puede homologarse al húmero y que se articula con el escapulo-coracoide. Le siguen dos piezas, una más alargada y otra más corta, sobre las que a su vez se insertan otros dos huesos, uno más largo y el otro más corto. En el género *Sauripterus*, los dos huesos que siguen al húmero son cortos y hay después un mayor número de radios. El elemento proximal a la cintura sería el húmero, correspondiendo el par de elementos siguientes al cúbito y radio. No hay, por el contrario, una estructura equivalente a los dedos de los tetrápodos terrestres; su aparición será una novedad posterior.

En 1931, Säve-Soderbergh descubre en Groenlandia el primer yacimiento de unas formas que representan el auténtico eslabón entre los *Crossopterigios* y los Tetrápodos verdaderos. Tales formas, representadas por tres géneros, *Ichthyostega*, *Ichthyostegopsis* y *Acanthostega*, son de una longitud media de un metro y manifiestan una serie de caracteres pisciformes. Tienen línea media, una aleta caudal similar a la de los peces... pero, sobre todo, poseen características claramente intermedias entre *Crossopterigios* y Tetrápodos.

Así, por ejemplo, su extremidad anterior tiene un húmero con todas las características de este hueso en los Tetrápodos, y lo mismo se puede decir del Zeugópodo. Se encuentran, además, claramente diferenciados los dedos, en forma de 7 radios, de los que 5 pasarán a formar la extremidad pentadactila primitiva propia de los vertebrados terrestres.

Los *Ichthyostegida* son formas enormemente interesantes porque en ellos culmina todo el proceso evolutivo que tiende a proporcionar a la principal línea filogenética una extremidad adaptada al nuevo régimen de vida. Y es curioso hacer notar que estas formas, bien adaptadas ya al nuevo hábitat, conservaron todavía su mismo medio de vida. Tanto por los caracteres de sus yacimientos, como por la posesión de una auténtica línea media, todo induce a pensar que se trataba de formas acuáticas y probablemente *dulceacuícolas*.

Pero más interesante aún es hacer notar que en el *crossopterigium* culmina todo el proceso evolutivo conducente a la formación de la extremidad par. Es verdad que en torno a ella surgirán constantemente nuevas formas que originarán adaptaciones y transformaciones nuevas de esa extremidad; pero la línea principal de la evolución, la flecha teilhardina de la evolución, mantendrá insistentemente ese tipo de estructura extraordinariamente antigua —con una antigüedad de casi trescientos millones de años. Una estructura extraordinariamente desespecializada, que no encauza en ningún sentido todas sus potencialidades evolutivas, a fin de conservarlas todas juntas, para ese momento en que la evolución rebasa el gigantesco peldaño evolutivo que es el psiquismo. Y solamente entonces, esa estructura extraordinariamente débil e indefensa, entablará un diálogo con ese otro órgano extraordinariamente especializado y evolucionado que es el cerebro, para que en la síntesis dialéctica de los dos, avance a través de los siglos, la evolución progresiva del psiquismo humano.

\* \* \*

Concluido ya el estudio de las estructuras dependientes de la extremidad *holosomuctidial* de los Placodermos, hay que dar ahora marcha atrás y preguntarse por la historia que antecede a este tipo de aleta.

Con anterioridad a los Placodermos, nos encontramos con el primer grupo de vertebrados conocidos, el de los Ostracodermos, formas que se remontan al principio del Ordoviciense, hace unos quinientos millones de años. Son formas muy primitivas, carentes de verdaderas mandíbulas y en las que el arco mandibular se encuentra formando parte del esqueleto visceral de arcos branquiales. Incluso en los Osteostráceos existe un arco branquial más, el arco premandibular que en los restantes vertebrados entra a formar parte del esqueleto cefálico, con el aumento consiguiente del volumen cerebral.

En estos vertebrados primitivos, los Osteostráceos, nos encontramos con unas estructuras que pueden considerarse extremi-

lades pares. Detrás del escudo cefálico, característico del grupo, existen en la mayoría de los géneros, por ejemplo, *Aceraspis*, apéndices cubiertos de escamas, comparables a las aletas pectorales, cuya estructura interna nos es desconocida. En otros casos están representadas por una especie de arista dependiente del caparazón cefálico. En algunos casos, por ejemplo *Tremataspis*, se ha dado una desaparición secundaria de esa aleta.

Existen, además, en los Osteostráceos, a cada lado del cuerpo, una serie continua de escamas que hacen saliente al exterior, formando un fino pliegue. Se ha homologado tal estructura a una aleta pelviana.

En el segundo grupo de Ostracodermos, el de los Anáspidos, no hay tampoco trazas de aletas pares en un sentido estricto. Hay, sin embargo, también estructuras que parecen relacionarse con ellas. En efecto, a expensas de las escamas ventrolaterales y ventrales, se forma un repliegue continuo a ambos lados del cuerpo. Igualmente existen grandes espinas laterales, sobre todo en la posición correspondiente a las aletas pectorales. Finalmente, en el último grupo, el de los Heterostráceos, la única estructura que se puede equiparar a la extremidad par es el ya conocido repliegue lateral continuo.

Los datos que nos ofrecen los Ostracodermos, tanto por su carácter fragmentario como por su heterogeneidad, nos dificultan enormemente el trazado de la línea evolutiva que conduce a la *extremidad holosomactidial*.

En general, se puede admitir, con las excepciones anotadas antes, que la regresión del exoesqueleto corre pareja con la formación de una estructura equiparable a una auténtica aleta par. Pero ¿de qué tipo es ésta? ¿Cómo está relacionada con la *aleta holosomactidial*? ¿Cuál es el significado de esas espinas, en posición típica de las extremidades pares, que aparecen tan frecuentemente en los Ostracodermos? Todos estos son problemas cuya solución desconocemos con certeza y del que solamente podemos emitir, con un cierto grado de verosimilitud, algunas hipótesis.

De las formas de Ostracodermos conocidas son, ante todo, interesantes las que presentan a cada lado del cuerpo el repliegue lateral continuo que incluye probablemente un prolongamiento muscular. Tales son, por ejemplo, ciertos Ostracodermos del Devónico inferior de Europa. Además, justamente detrás de la región branquial, un saliente de dicho repliegue constituye una verdadera aleta pectoral.

Este repliegue lateral es extraordinariamente interesante, como origen de la extremidad

par, en cuanto que los datos embriológicos favorecen tal hipótesis. En algunos embriones de vertebrados superiores, por ejemplo el pollo, hay un momento, en su desarrollo embrionario, en que aparecen unas estructuras que remedan los pliegues longitudinales continuos. Dicho pliegue, no obstante, no aparece en formas más sencillas. También en el embrión del esturión aparece ese par de pliegues, con la particularidad de no estar a la misma altura, sino uno más alto e inclinado y el otro horizontal. Todo ello llevó a Balfour a la teoría del repliegue continuo, como origen de la extremidad par, en cuyo seno y para su reforzamiento parecería un esqueleto en forma de una serie de piezas en disposición segmentaria. Estas piezas, por sucesivas especializaciones, originarían todas las formas de aleta antes reseñadas.

Los hechos paleontológicos son favorables a esta hipótesis. Ya se han descrito casos de Ostracodermos del Devónico inferior, en que tal hipótesis es una realidad. Hay, además, casos en los Acantódidos, en que se multiplica extraordinariamente el número de aletas, llegando hasta siete pares, con la particularidad de que las anteriores y las posteriores son las más desarrolladas. Y es interesante hacer notar que en los últimos representantes de los Acantódidos, del Pérmico inferior, sólo quedan estos dos pares de aletas. Estos casos conocidos se pueden considerar como una "fragmentación" del repliegue lateral continuo ideado por Balfour.

Con todos estos datos, hay que decir que las formas de Ostracodermos más primitivas y que, ante todo, están en la base evolutiva que conduce a la *extremidad holosomactidial*, son las que poseen el repliegue lateral continuo, ya que tanto la *aleta holosomactidial* como el *pleuropterigio* de *Cladoseleche*, ambas con una base muy ensanchada, parecen indicar una primera reducción del repliegue inicial continuo. La posesión de espinas en la posición correspondiente a las aletas pares en los Ostracodermos, no tiene valor primitivo, sino que son especializaciones secundarias, que significan un callejón sin salida evolutivo. Y asistíramos en los Ostracodermos a un fenómeno de convergencia con la aleta merosomactidial de los Placodermos. Pero todas estas deducciones son todavía demasiado hipotéticas y hay que reconocer humildemente que estamos aún bastante lejos de conocer los primeros balbuceos de ese órgano aparentemente tan sencillo, pero que ha jugado un papel tan enormemente importante en la evolución, y que unido a la cerebralización ha proporcionado al hombre el dominio sobre ese mundo material del que ha surgido y del que sigue formando parte.