

EVOLUCIÓN DEL CORAZÓN EN LOS VERTEBRADOS

Roberto DÍAZ AROS

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

E-mail: cepchile@gmail.com

RESUMEN: el corazón de los vertebrados ha evolucionado a partir de una estructura ancestral común y como un órgano cuya función fundamental en el sistema circulatorio es actuar como una bomba que recibe y envía la sangre a todo el cuerpo. En los peces, el corazón es más bien tubular, con cuatro segmentos en secuencia y un sentido único de dirección, siendo de circulación simple. En los anfibios y reptiles, el corazón conserva los cuatro segmentos que se dejan ver en los peces, adquiere una disposición más compleja y se adapta a una respiración pulmonar, mientras que en las aves, mamíferos y el ser humano, el corazón evidencia sólo dos segmentos, el segmento auricular y el segmento ventricular, divididos a su vez en cámaras, dos cámaras superiores, llamadas aurícula derecha y aurícula izquierda y dos inferiores, llamadas ventrículo derecho y ventrículo izquierdo.

Palabras claves: Corazón, vertebrados, evolución.

1. INTRODUCCIÓN

El corazón de los vertebrados ha evolucionado a partir de una estructura ancestral común y como un órgano cuya función fundamental en el sistema circulatorio es actuar como una bomba que recibe y envía la sangre a todo el cuerpo. En los peces, el corazón es más bien tubular, con cuatro segmentos en secuencia y un sentido único de dirección, siendo de circulación simple. En los anfibios y reptiles, el corazón conserva los cuatro segmentos que se dejan ver en los peces, adquiere una disposición más compleja y se adapta a una respiración pulmonar, mientras que en las aves, mamíferos y el ser humano, el corazón evidencia sólo dos segmentos, el segmento auricular y el segmento ventricular, divididos a su vez en cámaras, dos cámaras superiores, llamadas aurícula derecha y aurícula izquierda y dos inferiores, llamadas ventrículo derecho y ventrículo izquierdo.

El corazón posee una estructura segmentada, con septos y cámaras, que evidencia un punto de entrada y salida del flujo sanguíneo y que envía sangre ininterrumpidamente a todos los órganos dejando ver en todos los vertebrados

un mismo plan estructural y un modelo común, desde los peces más basales o menos evolucionados, pasando a los anfibios y a los reptiles, hasta llegar a las aves y mamíferos, incluido el ser humano.

Esta semejanza que se observa en la disposición estructural del corazón de los vertebrados permite a quienes estudian la anatomía humana, aprender mucho de la anatomía y fisiología del corazón humano mediante el estudio de este órgano en otros vertebrados como por ejemplo una rana, un perro o un simio (Villé, 1981).

Una mirada retrospectiva a la evolución de los vertebrados, poniendo especial atención a la evolución del sistema circulatorio, deja ver que las novedades evolutivas más importantes en este sistema han ocurrido en el corazón, estando directamente relacionadas con el cambio de respiración branquial a pulmonar tal como se observa en algunos grupos biológicos (Rommer, 1966).

Por otra parte, el corazón de los vertebrados, evidencia distintos grados de complejidad, pudiendo ser de circulación simple o doble, con una circulación incompleta o completa. La circulación simple se deja ver por primera vez en

los peces ya que en este grupo de vertebrados la sangre pasa sólo una vez por el corazón en cada circuito. En la circulación doble en cambio, la sangre pasa dos veces por el corazón por cada vuelta del circuito. Este tipo de circulación es el que evidencian fundamentalmente los vertebrados terrestres, aunque los primeros indicios de este tipo de estructura cardíaca se dejan ver en los anfibios y en algunos peces óseos como los dipnoos. En este segundo circuito la sangre puede tener una oxigenación incompleta, como en anfibios y reptiles, o completa, como en aves y mamíferos.

En aquellos organismos que evidencian un flujo sanguíneo de circulación doble, la sangre que llega desde los sistemas, órganos y tejidos al corazón, pasa desde éste a los pulmones y de ahí de vuelta al corazón en un circuito llamado “circulación menor”. La sangre que sale del corazón y recorre los sistemas, órganos y tejidos, para después volver al corazón una vez ya utilizada se denomina “circulación mayor”. Esta sangre que recorre el organismo para después volver al corazón es llamada también “sangre sistémica” o “circulación sistémica”.

2. LA BIOLOGÍA DEL DESARROLLO Y EL CORAZÓN EN LOS VERTEBRADOS

Es necesario señalar que en este trabajo se utiliza una sistemática tradicional y que clasifica a los vertebrados de manera general en peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (*Systema Naturae*, Linneo, 1758). Se utiliza esta sistemática como una forma de tratar de manera más sencilla los aspectos anatómicos y fisiológicos de la evolución del corazón en los vertebrados y a fin de poder considerar de forma más simple los distintos cambios que se han verificado en el corazón de estos animales a lo largo de la historia evolutiva, esto último considerando que hoy en día con el advenimiento de la cladística, el conocimiento de los distintos grupos biológicos lleva a clasificarlos de una manera bastante más compleja y con un sentido filogenético mucho más riguroso.

Se hace claro en este sentido, que según la taxonomía tradicional, algunos grupos como por ejemplo los reptiles son considerados una clase, no obstante según la sistemática cladística, los reptiles son un grupo parafilético sin valor taxonómico que incluye al antepasado común de sus miembros, pero no a todos sus descendientes a diferencia de un grupo monofilético, que en cladística constituye un grupo verdadero de estudio, que comprende a todos los organismos que en él han evolucionado a partir de un ancestro común y que incluye a todos los descendientes de ese ancestro común.

Ahora bien, a fin de comprender la evolución del corazón en los vertebrados y como un punto de inicio, se hace necesario conocer la embriogénesis de los cordados como grupo más inclusivo, especialmente en cuanto a la formación del corazón, ámbito de estudio de la Biología del Desarrollo. Lo anterior, en primera instancia, deja ver que la formación del corazón a partir de los campos cardíacos, sigue un patrón marcado por la acción del ácido retinoico (AR), un metabolito de la Vitamina A que interviene en los procesos de crecimiento y desarrollo y que constituye una innovación en la historia evolutiva del grupo de los cordados y consecuentemente en la historia evolutiva de los vertebrados.

En efecto, la investigación ha mostrado que el AR cumple un rol importante en el crecimiento y desarrollo de los cordados y consecuentemente en el desarrollo de los vertebrados, sirviendo como molécula de señalización intercelular que guía el desarrollo embrionario especialmente en etapas tempranas del desarrollo. Esta función de señalización constituye un rasgo singular y altamente conservado, en cuanto a sus secuencias de expresión, manifestándose transversalmente en el grupo de los cordados desde los urocordados a los vertebrados. Lo anterior, sugiere fuertemente que la actividad del AR involucrada en el proceso de segmentación del corazón de los vertebrados se puede observar también en cordados basales (urocordados y cefalocordados) de los cuales ha sido heredada, evidenciándose consecuentemente actividad del AR en proce-

esos específicos relacionados con la segmentación del corazón y el surgimiento de los compartimientos cardíacos, aurículas y ventrículos, dentro de los vertebrados (Nagatomo y Fujiwara, 2003).

Reconocer la importante acción de señalización del AR como parte de un patrón de mecanismos que intervienen en el proceso de segmentación del corazón, puede en opinión de algunos investigadores, constituir una valiosa herramienta que permita pesquisar los orígenes filogenéticos de los compartimientos cardíacos en los cordados y fundamentalmente en los vertebrados. Se sugiere además, que los compartimientos cardíacos, se desarrollan en la organogénesis no como unidades estructurales individuales sino más bien como parte de un elemento anatómicamente singular, una bomba pulsátil que se genera como resultado de un evento secuenciado y que sigue un patrón definido en el que cada compartimiento se desarrolla de manera conjunta con los demás segmentos cardíacos y no cada compartimiento uno a la vez. Los mismos investigadores, resumen como parte de su investigación, que hay fundadas razones para creer que el desarrollo del corazón y sus respectivos segmentos, sigue un patrón de desarrollo anteroposterior o cefalocaudal que es común a todos los vertebrados. Este patrón de desarrollo sería establecido, aunque no limitado por un gradiente de señalización de AR que daría lugar a la aparición de los campos cardíacos primario y secundario, precursores del seno venoso, aurícula, ventrículo y cono arterioso, los segmentos basales en el desarrollo del corazón de los vertebrados (Simoes-Costa et al., 2005).

3. EVOLUCIÓN DEL CORAZÓN EN LOS VERTEBRADOS

Es bien aceptado, que el corazón de los vertebrados, tanto si se trata de un pez, un anfibio o un amniota (reptiles, aves o mamíferos), ha evolucionado a partir de una estructura ancestral común (Montagna, 1964) y que desde el punto de vista evolutivo es muy probable que el corazón se haya originado tan sólo a partir

de un vaso sanguíneo primordial con características contráctiles, tal como se observa en el sistema circulatorio del cefalocordado *Amphioxus* (*Branchiostoma lanceolatum*, Pallas, 1774), cuyos vasos sanguíneos, dejan ver una capacidad contráctil que eventualmente pudiera haber dado origen a un corazón primitivo, con la capacidad de propulsar el flujo sanguíneo por medio de una presión positiva hacia la aorta ventral, comprimiendo de manera rítmica el compartimiento que contiene la sangre como una verdadera bomba pulsátil cumpliendo de manera muy básica la función que actualmente cumple el corazón (Kardong, 2007).

Más allá de estas consideraciones preliminares basadas ampliamente en la anatomía comparada de los cordados, se observa una discontinuidad entre la bomba pulsátil de los cefalocordados y el corazón de los vertebrados más basales, como los mixinos y lampreas, que evidencian la aparición brusca de cuatro segmentos en el corazón, llevando a los investigadores a discutir las diferencias existentes entre el corazón de estos últimos y sus más probables ancestros, que poseen una bomba pulsátil mucho más rudimentaria. (Simoes-Costa et al., 2005).

En efecto, si se considera a *Amphioxus* como tipo del modelo estructural de los ancestros probables de los vertebrados, se deduce que los segmentos cardíacos (seno venoso, aurícula, ventrículo y bulbo o cono arterioso) observados en los vertebrados, constituyen sin lugar a dudas novedades evolutivas en el grupo, ya que estos segmentos no se observan en los cefalocordados. Siendo así, algunos investigadores recomiendan mesura al momento de usar ampliamente a *Amphioxus* como antecedente de la evolución del corazón de los vertebrados ya que muchos de sus rasgos anatómicos relacionados con el sistema circulatorio y el propio desarrollo de un corazón primordial, indican que estamos ante un animal de disposición muy rudimentaria y cuyas múltiples bombas pulsátiles no son fácilmente homologables con las estructuras cardíacas de cualquier vertebrado (Carter, 1967; Jefferies, 1986; Moller and Philpott, 1973; Rahr, 1979;

Randall and Davie, 1980).

Lo anterior, hace claro que si se considera a los cefalocordados como modelo biológico que anticipa el desarrollo del corazón en los vertebrados, resulta particularmente interesante la aparición abrupta de tres y cuatro compartimientos cardíacos en mixinos y lampreas, los vertebrados más basales, mientras que la bomba cardíaca en *Amphioxus* evidencia una forma por demás rudimentaria y que en opinión de algunos investigadores no constituye un verdadero corazón (Moller y Philpott, 1973; Moorman y Christoffels, 2003a; Randall y Davie, 1980), sugiriendo fuertemente que existe una brecha estructural y anatómica que se requiere documentar ya sea a partir del registro fósil o bien de los elementos aportados por la Biología Evolutiva del Desarrollo (EVO-DEVO) en cuanto al desarrollo de un verdadero corazón entre los cefalocordados como probables ancestros evolutivos de los vertebrados o bien entre los propios vertebrados (Simoes-Costa et al., 2005).

4. ESTRUCTURA GENERAL DEL CORAZÓN EN LOS VERTEBRADOS

Según lo ya expuesto y en relación con la estructura general del corazón en los vertebrados, la tradición anatómica distingue fundamentalmente cuatro segmentos anatómicos que se forman secuencialmente en la organogénesis y que se desarrollan progresivamente hasta alcanzar su madurez indistintamente en el huevo o en el estado fetal: seno venoso, aurícula, ventrículo y bulbo o cono arterioso (Bourne, 1980; Fange, 1972; Kardong, 2002; Randall, 1970; Romer, 1962). La correcta denominación de estos segmentos puede llegar a ser controvertida hasta el punto que es difícil llegar a determinar la naturaleza de los mismos en algunas especies de vertebrados (Simoes-Costa et al., 2005). Digamos que en la organogénesis, las distintas capas embrionarias (ectodermo, mesodermo y endodermo) dan origen a los diferentes órganos que conforman un organismo y corresponde al período en que se forma el corazón de los vertebrados.

En esta disposición anatómica de cuatro segmentos, se distingue de manera tradicional un primer compartimiento, el seno venoso o "sinus venosus", que recoge la sangre cargada de CO₂ procedente de los distintos órganos y sistemas del cuerpo del animal para llevarla de vuelta nuevamente al corazón. Desde el seno venoso, la sangre pasa a la aurícula o atrio y de ahí al ventrículo, para salir del corazón a través del bulbo arterioso o cono arterioso ("conus arteriosus"), también llamado "cono arterial", de donde la sangre sale hacia la aorta ventral y las branquias en el caso de los peces y también en el caso de los anfibios en estado larval o bien en dirección a los pulmones, vía arteria pulmonar en el caso de los reptiles, aves y mamíferos.

La denominación del cuarto segmento del corazón y que posterior al ventrículo comunica con la aorta ventral, es poco precisa en muchos textos y publicaciones científicas debido fundamentalmente a las diferencias ontogénicas, morfológicas, histológicas y funcionales de este compartimiento en los distintos vertebrados, situación que lleva a asignarle nombres y denominaciones confusas.

Kardong (2007), propone como inicio, que la denominación del cuarto segmento y que sigue al ventrículo, debe ser definida de acuerdo a su estado ontogénico y se llamará "bulbus cordis" durante el estado embrionario, siendo considerado como una estructura transitoria que se genera durante la organogénesis y que desaparece posteriormente cuando madura el ventrículo, dando lugar a una estructura más compleja y que adquiere dos diferentes denominaciones "bulbo arterioso" o "cono arterioso" en el estado de madurez del huevo o madurez fetal y consecuentemente en el estado adulto del animal, dependiendo del tipo de tejido y composición histológica que compone dicha estructura. La denominación del tracto de salida del flujo sanguíneo hacia el sistema arterial como bulbus cordis en el corazón en desarrollo o en su estado embrionario es compartida por Carlson (2009)

Más allá de esto, Kardong (2007) señala que la diferenciación ontogénica del bulbus cordis

desde el punto de vista histológico, estructural y morfológico, conducirá a la denominación de “bulbo arterioso” si las paredes de dicho compartimiento están compuestas de músculo liso y no evidencian válvulas internas para evitar el flujo retrógrado de la sangre. De no ser así, se empleará el término cono arterioso (“conus arteriosus”), siempre que esté formado por músculo cardíaco, sea contráctil y permita que sus paredes se contraigan junto con el ventrículo durante la sístole, expandiéndose junto con el ventrículo durante la diástole para capturar sangre desde la aurícula. Se requiere además que en su interior haya un número variable de válvulas para evitar el flujo retrógrado de la sangre hacia el ventrículo más posterior.

Otro concepto y que resulta interesante es aportado por Carlson (2009) quien propone que la diferenciación del bulbus cordis embrionario daría lugar al bulbo arterioso en su zona proximal y al cono arterioso en su zona distal independientemente de su estructura histológica.

5. EL CORAZÓN EN LOS PECES

5.1.- El corazón en los peces agnatos (peces sin mandíbula).

En los peces agnatos, los mixinos y las lampreas que son llamados ciclóstomos (Cyclostomata, Duméril, 1806), el corazón es descrito con tres segmentos: seno venoso, aurícula y ventrículo (Kardong, 2002; Pough et al., 2002; Randall, 1968), aunque otros investigadores reconocen en ellos también un cuarto compartimiento, un rudimento de bulbo o cono arterioso (Wright et al., 1984).

Cabe señalar que los mixinos son considerados bajo el término “vertebrados” en un sentido amplio, ya que desde el punto de vista anatómico no poseen verdaderas vértebras, razón por la que algunos investigadores los excluyen del grupo, sin embargo nuevas evidencias recomiendan que los mixinos sí debieran ser incluidos dentro de los vertebrados (Kuraku et al., 1999).

En estos peces, el seno venoso recibe la afluencia de dos venas importantes, la vena hepática que recoge la sangre que regresa del hígado y de la vena cardinal común que recibe la sangre de la vena cardinal anterior y de la vena cardinal posterior que recogen la sangre sistémica de los tejidos. Desde el seno venoso, la sangre pasa a la aurícula y posteriormente al ventrículo que impulsan la sangre hacia la única arteria que se conecta al corazón, la aorta ventral.

El cuarto compartimiento en los mixinos, que pudiera ser reconocido como bulbo o cono arterioso es muy pequeño y prácticamente inexistente, ya que desde el ventrículo y a través de una válvula la sangre pasa directamente a la arteria aorta, asumiéndose que el bulbo arterioso está completamente reducido, abriendo un amplio debate respecto a si los mixinos presentan un corazón de tres compartimientos o más bien de cuatro compartimientos como sus parientes las lampreas (Wright et al., 1984). Sin embargo, el consenso general es que el cuarto compartimiento está ausente y en consecuencia el corazón en los mixinos es de sólo tres compartimientos: seno venoso, aurícula y ventrículo.

Un aspecto importante de señalar es que ningún nervio importante inerva el corazón de los mixinos para estimular su contracción (Kardong, 2007) y no se observa en ellos redes nerviosas especializadas que actúen accionando el latido o contracción cardíaca, por lo que la contracción del corazón en estos animales parece depender exclusivamente del rebote elástico del corazón cuando se llena de sangre a través del “mecanismo de Frank-Starling” postulado en 1918 y que se conoce como la “ley del corazón” y que básicamente establece que “la fibra cardíaca responde con mayor fuerza de contracción a medida que aumenta su distensión” (Rojas, 1977) significando que la fuerza de contracción del compartimiento cardíaco aumentará a medida que es llenado con mayor volumen de sangre y ello es consecuencia directa del efecto que tiene el incremento de carga sobre la fibra muscular

de dicho compartimiento, reconociéndose que a través de este mecanismo refleja el corazón evidencia una capacidad intrínseca para adaptarse a volúmenes crecientes de flujo sanguíneo, esto es que mientras más se llena de sangre un ventrículo durante la diástole, mayor será el volumen de sangre expulsado durante la sístole o contracción correspondiente (Klabunde, 2007).

Por otra parte y dando cuenta de las características primitivas del corazón de los mixinos, que lleva probablemente a la ausencia de bulbo o cono arterioso, se desprende el hecho de que estos peces evidencian “corazones accesorios” tal como ocurre en *Amphioxus* y en que se aprecia un corazón muy simple y primitivo que antecede al verdadero corazón de los vertebrados.

En efecto, en los mixinos se evidencia un “corazón branquial”, que constituye un anticipo del corazón único de los vertebrados y además se deja ver la presencia de “corazones accesorios” que en realidad son “bombas de sangre” accesorias, ya que al igual que ocurre en *Amphioxus* y la generalidad de los cefalocordados, estas “bombas de sangre” carecen de músculo cardíaco, razón por la cual no son reconocidas como “corazones” en propiedad, sino como “bombas de sangre”, debido precisamente a la ausencia de músculo cardíaco en sus paredes.

Estas “bombas de sangre” o “corazones accesorios” siguiendo el “mecanismo de Frank-Starling” resuelven en parte el problema que se origina para la circulación sanguínea con relación a la baja presión en el circuito venoso de los mixinos y que dificulta el flujo de la sangre de vuelta al corazón, imprimiendo un esfuerzo pulsátil adicional cada cierto punto, que actúa como impulsor del flujo sanguíneo de la misma manera que actúa la fuerte presión de la contracción ventricular izquierda en los vertebrados más derivados.

Por otra parte, estas “bombas de sangre” presentes en el sistema circulatorio de los mixinos y que dejan ver la relación filogenética de éstos con los cefalocordados, se denominan también “corazones cardinales” si se encuentran en relación con las venas cardinales, “co-

razones caudales” si se disponen en la cola y “corazón porta” si está en relación con la sangre que procede del hígado. A diferencia de los demás corazones accesorios, el “corazón porta” sí posee músculo cardíaco asociado al igual que el “corazón branquial”.

En las lampreas en cambio, se reconoce definitivamente cuatro compartimientos: seno venoso, aurícula, ventrículo y bulbo arterioso Fange (1972). La sangre procedente de las venas penetra en el seno venoso, en tanto que la del bulbo arterioso se impele a la aorta ventral y a las branquias, donde se carga de oxígeno. Entonces se dirige a la aorta dorsal, que la distribuye a todo el organismo. Según esta disposición, la sangre pasa sólo en una ocasión por el corazón en cada circuito completo siendo de circulación simple.

En este grupo de peces, el cuarto compartimiento evidencia paredes delgadas de músculo liso, fibras elásticas, sin músculo cardíaco y sin válvulas internas, de manera que siguiendo su diferenciación morfológica y estructural, así como desde el punto de vista funcional e histológico, este cuarto compartimiento debería ser denominado en rigor como “bulbo arterioso” y no como “cono arterioso”.

No obstante, tanto en los mixinos como en las lampreas, el corazón se ubica inmediatamente detrás del último par de branquias, comprendiendo un seno venoso, bolsa de pared delgada, que recibe la sangre de las venas cardinales a través de una sola vena cardinal común y una vena hepática, el cual deriva en una aurícula amplia de paredes delgadas y que comunica por medio de una estrecha válvula auriculoventricular con el ventrículo de paredes más gruesas compuesto de músculo cardíaco y que se encarga de la consiguiente contracción. En las lampreas, el ventrículo se abre hacia el bulbo arterioso, donde una válvula semilunar impide el retorno de la sangre hacia el ventrículo. Siendo así, en este grupo de peces, la sangre venosa circula a través del corazón desde el seno venoso a la aurícula, desde ahí al ventrículo y pasando inmediatamente al bulbo, desde donde sale hacia la aorta ventral y desde ahí a las branquias.

La sangre que pasa por el corazón de los ciclóstomos es únicamente venosa y el corazón es de circulación simple.

Con base en el estudio de los mixinos y lampreas, es factible suponer que el corazón en formas extintas de peces agnatos (e.g. conodontos, osteostráceos, anáspidos, galeáspidos, telodontos, etc.) comprendía como en las lampreas cuatro segmentos o compartimientos sucesivos: seno venoso, aurícula, ventrículo y bulbo arterioso.

5.2.- El corazón en los peces con mandíbula (Chondrichthyes, Osteichthyes).

Los peces con mandíbulas, comprenden a los condricthios (Chondrichthyes, Huxley, 1880) y teleóstomos (Teleostomi, Bonaparte, 1836) que a su vez comprenden a los osteoictios (Osteichthyes Huxley, 1880) grupo este último que a su vez incluye a los actinopterygios (Actinopterygii, Klein, 1885) y sarcopterygios (Sarcopterygii, Romer, 1955), grupo del cual se desprenden los peces que dan origen a los tetrápodos en general y a todos los vertebrados amniotas (reptiles, aves y mamíferos).

El corazón de los peces condricthios y osteoictios evidencia cuatro compartimientos bien definidos: seno venoso, aurícula, ventrículo y bulbo o cono arterioso, distinguiéndose ya en el embrión de estos peces los compartimientos cardíacos dispuestos en línea recta y que sin embargo durante el desarrollo embrionario, evidencian un plegamiento a partir de la zona más anterior del tubo cardíaco, a saber el ventrículo primitivo, hacia atrás y hacia abajo, adquiriendo progresivamente una forma sigmoidea, de manera que el compartimiento más posterior, la aurícula, tienden a situarse por arriba o en posición dorsal o incluso por delante de la cámara más anterior, a saber el ventrículo, formando la llamada "asa cardíaca".

La elasticidad del bulbo o cono arterioso, el compartimiento más anterior, permite amortiguar en parte la presión que se desarrolla en el ventrículo como resultado del latido cardíaco y de esta manera propicia que se produzca un flujo continuo de sangre hacia las branquias,

existiendo válvulas que impiden la circulación retrógrada del flujo sanguíneo.

El corazón de los peces condricthios y osteoictios es de circulación simple y la sangre que circula en sus compartimientos es completamente venosa, igual que ocurre en los peces agnatos, aunque a diferencia de éstos últimos, el corazón de los peces con mandíbula no presenta una disposición estrictamente longitudinal sino que como se dijo, la aurícula, el ventrículo y el bulbo arterioso o en su defecto el cono arterioso, forman el asa sigmoidea o "asa cardíaca".

5.2.1.- Actinopterygios

Los peces actinopterygios, comprenden a dos subclases, Chondrostei y Neopterygii, este último grupo se subdivide en las infraclases Holostei y Teleostei que incluye a la mayoría de los peces que conocemos, todo ellos con un corazón de estructura tubular y que evidencian en el corazón cuatro compartimientos bien diferenciados, igual que los ciclóstomos más derivados, como las lampreas. Se puede ver un seno venoso que recoge la sangre cargada de CO₂ procedente de las venas cardinales comunes de cada lado y de la vena hepática que llega desde el hígado. La aurícula como un compartimiento único y que se ubica en posición dorsal a cada lado del ventrículo muscular el cual impulsa su contenido al bulbo arterioso de donde se distribuye hacia la aorta ventral.

Si bien en algunos peces teleosteos, se observa que el bulbo arterioso evidencia paredes delgadas y dotadas de músculos lisos y fibras elásticas, pero no posee músculo cardíaco ni válvulas, en otros peces actinopterygios en cambio, en lugar del bulbo arterioso se evidencia una estructura más afín con el cono arterioso, al igual que en peces condricthios o "peces cartilaginosos", donde una serie de válvulas semilunares impide el retorno de la sangre y la distribuye hacia las branquias donde se oxigena y circula por arterias para repartirse por todo el cuerpo. En estos peces, este compartimiento más anterior comprende musculatura cardíaca y válvulas internas

5.2.2.- Sarcopterigios

Los sarcopterigios comprenden a un grupo de peces óseos que desarrollaron aletas carnosas o lobuladas, como el celacanto (*Latimeria chalumnae*, Smith, 1939) y los peces dipnoos (*Dipnoi*, Müller, 1844).

Actualmente, se conocen tres especies de peces dipnoos, el *Neoceratodus forsterii* (Krefft, 1870) de Australia, el *Lepidosiren paradoxa* (Fitzinger, 1837) de Sudamérica y el *Protopterus annectens* (Owen, 1839) de África en cuyo plan estructural se deja ver una de las características más novedosas de estos peces y que dice relación con una adaptación que les permite captar oxígeno atmosférico (Johansen, 1970). (Fig. 1)

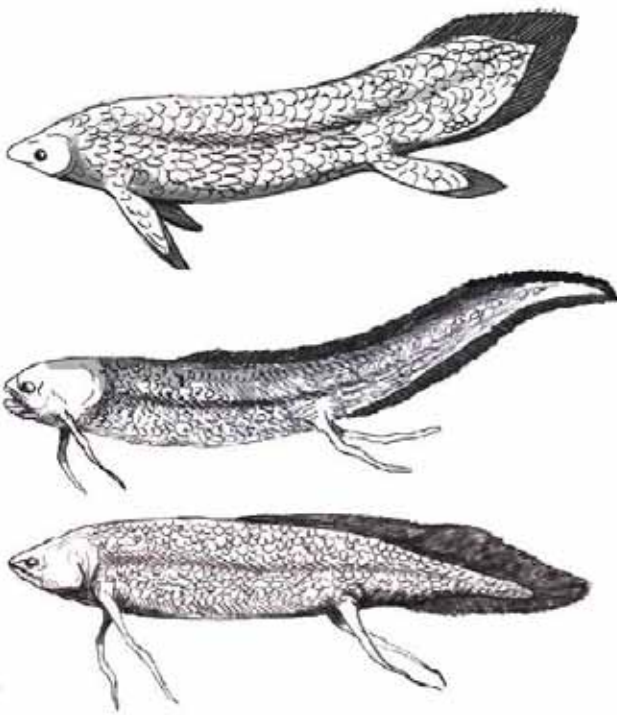


Fig. 1: arriba: *Neoceratodus* (Australia), Medio: *Lepidosiren* (Sudamérica) y Abajo: *Protopterus* (África) tres especies de dipnoos que evidencian adaptaciones relacionadas con la necesidad de respirar aire atmosférico. (Copyright © Jorge Aragón Palacios)

Es claro que los requerimientos fisiológicos que impone la respiración de oxígeno disuelto en el agua y de oxígeno atmosférico son fundamentalmente diferentes. Mientras que la mayoría de los peces posee un sistema respi-

ratorio que les permite captar oxígeno disuelto en agua a través de capilares sanguíneos en las branquias y que entran en contacto casi directo con el agua cargada de oxígeno, en los peces dipnoos en cambio se puede encontrar capilares sanguíneos también en uno o dos sacos vasculares, que como un receptáculo de oxígeno actúan a manera de pulmones, de la misma manera en que los pulmones actúan en los tetrápodos terrestres, excepto en algunos anfibios que no evidencian pulmones, con capilares sanguíneos que permiten el intercambio gaseoso, (Ruben & Boucot, 1989).

En efecto, en estos peces se deja ver el desarrollo de unos sacos vasculares, a modo de “pulmones” rudimentarios pero funcionales que les permiten captar oxígeno atmosférico. Esta novedad evolutiva permitió a estos “peces pulmonados” incorporar una modalidad de respiración pulmonar además de la branquial y por primera vez dar lugar a un corazón de circuito doble, aunque de circulación incompleta que a partir de este grupo deriva en una circulación sistémica y una circulación pulmonar.

Sobre el origen de los pulmones en los dipnoos, es pertinente indicar que por mucho tiempo han sido considerados como una adaptación de la vejiga natatoria, órgano de flotación que está presente en la mayoría de los peces óseos (Montagna, 1964; Kardong, 2007) no obstante, más parece ser una derivación ontogénica de la pared ventral de la faringe, rasgo que resulta diferente al de la vejiga natatoria que se origina a partir de la pared dorsal de la faringe, conformando un asunto que requiere mayor estudio y pugna por un estudio más acabado respecto a determinar el verdadero origen de los pulmones en estos peces que sin embargo, a diferencia de la vejiga natatoria, evidencian un gran área superficial con gran presencia de invaginaciones, tabiques y crestas que permiten el intercambio gaseoso. El desarrollo de este pulmón funcional y su participación en el circuito sanguíneo de los dipnoos, modificó la organización del corazón tal como se evidenciaba en los peces condriktios u osteoictios, dando lugar a una modificación que habría de generar más tarde la radiación

de los vertebrados terrestres o tetrápodos.

En los peces dipnoos las branquias se presentan muy reducidas y en la etapa adulta prácticamente no son funcionales. *Neoceratodus*, tiene un pulmón único y branquias funcionales, pudiendo respirar tanto en la atmósfera como en el agua. En cambio *Protopterus* de África y *Lepidosiren* de Sudamérica, poseen pulmones de dos lóbulos y branquias poco desarrolladas, necesitando aire para respirar a fin de mantenerse vivos, ya que sin él se mueren.

En las tres especies de dipnoos que existen actualmente, se deja ver un seno venoso que desemboca en una aurícula parcialmente dividida por un tabique a modo de plegamiento sigmoideo, muy semejante al de los anfibios urodelos, como las salamandras, (Burggren et al., 1986), que se desarrolla en la parte media de este compartimiento diferenciando una aurícula derecha de otra más pequeña, la aurícula izquierda, razón por la cual el seno venoso común se desliza hacia la derecha para vaciarse en la aurícula derecha. “En lugar de válvulas auriculoventriculares hay un tapón auriculoventricular, que es un saliente de la pared interna del ventrículo. Este tapón se mueve abriendo y cerrando el orificio auricular y, como las válvulas auriculoventriculares, evita que se produzca el flujo retrógrado hacia la aurícula.” (Kardong, 2007)

También se aprecia una división parcial del ventrículo y en que el tabique del ventrículo de *Neoceratodus* es mucho menos evidente que en *Protopterus* (Burggren et al., 1986), evidenciándose algunas adaptaciones que evitan la mezcla de la sangre venosa con la sangre ya oxigenada, sin embargo, una mezcla parcial de los dos flujos sanguíneos se sigue manifestando de manera parcial en este compartimiento.

“Entre los dipnoos, el pez pulmonado sudamericano presenta un mayor grado de subdivisión interna tanto del ventrículo como de la aurícula. La alineación que forman el tabique interauricular, el tapón auriculoventricular, hace que se establezcan unos ‘canales cardíacos internos’. Cuando uno de estos peces pulmonados respira aire, el canal izquierdo tiende a

recibir el retorno de la sangre oxigenada procedente de los pulmones, y el canal derecho la sangre sistémica desoxigenada. Así, a pesar de que esta separación anatómica interna del corazón de los peces pulmonados es incompleta, la sangre que entra desde el seno venoso no se mezcla con la que procede de los pulmones.” (Kardong, 2007). Con la división parcial del ventrículo, el corazón de los peces dipnoos se asemeja en parte al corazón completamente dividido de los cocodrilos, aves y mamíferos.

En este sentido, el corazón de los peces dipnoos, evidencia un grado de división estructural mayor que el de cualquier anfibio, dejando ver que la evolución del corazón no se ajusta estrictamente a un modelo riguroso de progreso evolutivo, ya que en los anfibios nuevamente se observa un ventrículo sin división estructural y sin desarrollo de un tabique interno (Schmidt-Nielsen, 1976).

Además de estas innovaciones, en el plan estructural del corazón de los dipnoos se deja ver el desarrollo de una arteria pulmonar que se desprende del último arco aórtico y llega hasta el pulmón que posee una amplia red vascular a través de la cual se produce el intercambio gaseoso por difusión simple hacia la sangre, que una vez oxigenada, se dirige al corazón a través de otro vaso sanguíneo, la vena pulmonar, que desprendiéndose del pulmón desemboca en la aurícula izquierda y de ahí al ventrículo común desde donde vía cono arterioso se dirige hacia la aorta ventral y arcos aórticos no branquiales que comunican con la aorta dorsal de donde es llevada a todo el organismo a través de la circulación sistémica.

Lo anterior sin embargo, observa la siguiente variante señalada por Kardong 2007: “Las venas pulmonares por las que llega la sangre desde los pulmones, desembocan en el seno venoso (en el pez pulmonado australiano *Neoceratodus*) o directamente en la cámara auricular izquierda (en el pez pulmonado sudamericano *Lepidosiren* y el pez pulmonado africano *Protopterus*).”

Por otra parte, en los peces pulmonados se deja ver cierta tendencia a la subdivisión del

cono arterioso, lo cual se ve refrendado por el siguiente comentario: “El cono arterioso está dividido; una rama portadora de sangre oxigenada del lado izquierdo del ventrículo se dirige hacia las branquias anteriores, y la otra rama, portadora de sangre sin oxigenar, desde el lado izquierdo de la aurícula, se dirige hacia las branquias posteriores y a la vejiga natatoria. Es el comienzo del sistema circulatorio doble; el corazón tiene tres cavidades, y el ventrículo está parcialmente separado por un septo interventricular incompleto” (Montagna, 1964).

6. EL CORAZÓN EN LOS ANFIBIOS

Los anfibios constituyen un grupo de vertebrados anamniotas que poseen respiración branquial durante la fase larvaria y respiración pulmonar al alcanzar el estado adulto evidenciando una metamorfosis durante su desarrollo ontogénico. El grupo comprende a los primeros vertebrados en adaptarse a una vida parcialmente fuera del agua.

En los anfibios adultos, como se dijo, los órganos respiratorios ya no son las branquias sino los pulmones. El seno venoso se presenta desplazado hacia la derecha y se abre en la aurícula derecha, siendo de menor tamaño por ejemplo en los anuros, haciéndose permanente la separación de las aurículas por un septo interauricular, no obstante, la separación de los ventrículos que se deja ver en los peces dipnoos desaparece y en consecuencia el ventrículo de los anfibios no evidencia separación en su estructura interna, evidenciando una cámara ventricular única, carácter plesiomórfico y semejante al de los peces actinopterygios y por ende menos evolucionado que el de los peces dipnoos (Hirakow, 1971).

En la rana por ejemplo, aparece un tabique en la zona media de la aurícula, dividiéndola en dos cámaras, derecha e izquierda. El seno venoso se desliza de modo que se vacía en la aurícula derecha. Por otra parte, las venas procedentes de los pulmones pasan a vaciarse en la aurícula izquierda, mientras que las arterias pulmonares derivan de vasos que primitivamente servían a la porción posterior de

las branquias.

A pesar de que en los anfibios el ventrículo evidencia una sola cámara, la existencia de pliegues musculares impide que la sangre venosa que ingresa por la aurícula derecha y que ocupa la zona derecha del ventrículo, se vierta hacia el lado izquierdo que contiene la sangre oxigenada procedente de los pulmones a través de las venas pulmonares. De esta manera, la sangre venosa del lado derecho del ventrículo de cámara única es impelida hacia el cono arterioso sin mezclarse con la sangre del lado izquierdo y que ha retornado desde los pulmones a través de las venas pulmonares. El cono arterioso se contrae y las válvulas semilunares impiden el flujo retrógrado de la sangre hacia el ventrículo.

Si bien el plan estructural de tres cámaras, dos aurículas y un ventrículo común, es la norma general dentro de los anfibios, hay excepciones como la especie *Siren lacertina* (Linnaeus, 1766), que deja ver una condición distinta al resto de los representantes del grupo, con un tabique parcial tanto en el ventrículo como en la aurícula, insinuando ya una distribución de cuatro cámaras y una estructura cardíaca completamente dividida tal como tal como la que se puede ver en algunos arcosaurios (cocodrilos y aves) y también en los mamíferos.

7. EL CORAZÓN EN LOS REPTILES

Los reptiles constituyen un grupo de vertebrados amniotas que llegaron a ser muy abundantes en la Era Mesozoica y dentro del cual surgieron los dinosaurios como un grupo importante durante el período Triásico hace \pm 245 millones de años.

El corazón de los reptiles deja ver dos aurículas y uno o dos ventrículos. La mayoría de los reptiles evidencian un ventrículo único con un septo interventricular parcial que permite la separación de sangre oxigenada de la sangre no oxigenada. Los cocodrilos y caimanes poseen el corazón mejor desarrollados entre los reptiles modernos y que está compuesto de dos aurículas y dos ventrículos, disposición estructural que se deja ver también en vertebrados más derivados como las aves y

mamíferos.

En la evolución de los reptiles, el seno venoso se reduce, lo que anticipa su desaparición en el corazón de los mamíferos. Por otra parte, se deja ver el desarrollo de un tabique que divide el ventrículo y posteriormente también divide el cono arterioso en su sentido longitudinal, aunque en la mayoría de los reptiles este tabique interventricular es incompleto, ya que se manifiesta un foramen en la base del cono arterioso que comunica ambos ventrículos. No obstante y dado que la división del ventrículo como resultado del desarrollo de este septo es incompleta excepto en los arco-saurios (e.g. cocodrilos y caimanes) persiste aún la mezcla de sangre venosa con sangre oxigenada, aunque la mezcla de los dos tipos sanguíneos no se produce en la misma medida en que se produce por ejemplo en la rana (Villegas, 1981).

Mediante la división del ventrículo del mismo modo que ocurre en la aurícula, que se divide en dos partes, una zona derecha y otra izquierda en los cocodrilos se separan completamente las dos corrientes sanguíneas, la sangre venosa de la sangre oxigenada. En este sentido, los cocodrilos evidencian un corazón con ventrículos divididos por un tabique completo, igual que aves y mamíferos.

Un autor aporta el siguiente comentario: "En todos los reptiles el cono se divide en un tronco pulmonar, que conduce la sangre desde el ventrículo derecho hacia los pulmones y dos troncos aórticos. El tronco aórtico izquierdo emerge del ventrículo derecho y el tronco derecho del ventrículo izquierdo. Ambos arcos aórticos se cruzan mutuamente y, en el punto de cruce, un pequeño agujero de Panizzo permite la mezcla de la sangre de ambos troncos. Las venas pulmonares llevan la sangre oxigenada al atrio izquierdo; pasa al ventrículo izquierdo, y desde allí penetra en el arco aórtico derecho. El ventrículo izquierdo es mucho mayor y de paredes más gruesas que el derecho. El sistema circulatorio coronario alcanza únicamente un desarrollo moderado." (Montagna, 1964).

A la luz de la evolución de los reptiles cabe preguntar: ¿Qué tipo de corazón poseían los

dinosaurios? Primero es necesario aclarar que hoy en día y con base en el conocimiento que se tiene de estos animales, se requiere distinguir a los dinosaurios no avianos (e.g. Tyrannosaurus, Velociraptor, Diplodocus, Ankylosaurus) de aquellos que están comprendidos en el grupo "aves" y que también son dinosaurios, cuya relaciones filogenéticas se han establecido con el grupo de los Archosauria (Cope, 1869), permitiendo concluir que es de toda probabilidad que el corazón de los dinosaurios no avianos evidenciaba un corazón de circuito doble y circulación completa, con dos aurículas y dos ventrículos, separados por un tabique sagital completo que impedía la mezcla de sangre venosa con la sangre oxigenada procedente de los pulmones. Es de toda probabilidad también que el corazón de los dinosaurios no avianos, como el del Velociraptor, evidenciara un corazón de cuatro cámaras, dos aurículas y dos ventrículos, como se observa en los cocodrilos y más específicamente en las aves de la actualidad. Se podría pensar además, que el corazón de estos dinosaurios evidenciara la presencia vestigial del "cono arterioso", al igual que alguna reminiscencia del antiguo seno venoso de animales menos derivados. (Fig. 2)

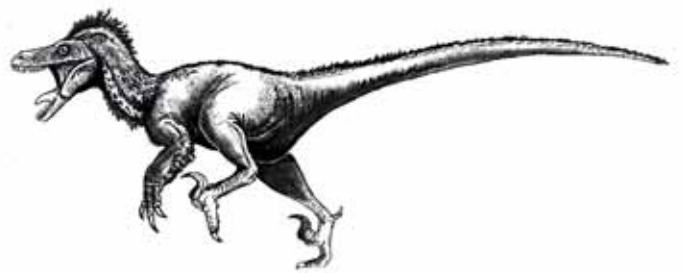


Fig. 2.: es de toda probabilidad que el corazón de los dinosaurios no avianos, como el de este Velociraptor, pudiera haber sido un corazón de cuatro cámaras, dos aurículas y dos ventrículos, como se observa en los cocodrilos y más específicamente en las aves de la actualidad. (Copyright © Jorge Aragón Palacios)

8. EL CORAZÓN EN LAS AVES Y MAMÍFEROS

Las aves son vertebrados amniotas de sangre caliente cuyas extremidades anteriores están modificadas como alas y que al igual que muchas otras características de su anatomía constituyen adaptaciones específicas para volar, aunque es claro que no todas las aves vuelan. En la sistemática clásica las aves son un grupo taxonómico con rango de clase, no obstante para la sistemática filogenética este grupo no tiene rango y es incluido dentro del clado Dinosauria (Owen, 1842). En la sistemática tradicional los mamíferos son considerados también una clase de vertebrados amniotas de sangre caliente y que constituyen un grupo monofilético que desciende de un antepasado común que se puede rastrear a finales del Triásico, hace \pm 200 millones de años. En la sistemática filogenética, los mamíferos son considerados parte del clado más inclusivo de los sinápsidos (Synapsida, Osborn, 1903), que incluye también otros “reptiles” emparentados filogenéticamente con los mamíferos (e.g. los pelicosaurios y los cinodontos).

Las aves y los mamíferos evidencian una circulación doble y completa. La sangre venosa y cargada de CO₂ entra en el corazón por la aurícula derecha y de ahí pasa al ventrículo derecho. La sangre sale del ventrículo derecho hacia los pulmones por las arterias pulmonares, donde se oxigena y vuelve al corazón por las venas pulmonares para entrar en la aurícula izquierda y de ahí en el ventrículo izquierdo, desde donde sale del corazón hacia los tejidos y órganos corporales transportando el oxígeno necesario para el normal funcionamiento del organismo.

En este sentido se destaca el siguiente comentario: “El corazón de un ave o un mamífero también tiene cuatro cámaras, pero éstas no corresponden a las que se encuentran en el vertebrado primitivo, más bien, se trata de una doble bomba que en cada parte tiene dos cámaras.” (Rommer, 1966).

El corazón de las aves y mamíferos evidencia la separación total de las cámaras derecha e izquierda a nivel de aurícula y ventrículo. El

tabique interventricular es completo y no presenta interrupción estructural, no dando posibilidad a la mezcla de sangre de los dos ventrículos. La separación completa de las cámaras izquierda y derecha del corazón, tanto a nivel auricular como ventricular, hace necesario que la sangre pase dos veces por el corazón en cada circuito, resultando en que la sangre aórtica de aves y mamíferos evidencie mayor contenido de oxígeno que la correspondiente de peces, anfibios e incluso reptiles, permitiendo mantener un metabolismo superior.

Muchos detalles del corazón de las aves son absolutamente coincidentes con el corazón de los mamíferos en que la sangre pasa desde la aurícula derecha al ventrículo derecho y desde allí a los pulmones. La sangre vuelve desde los pulmones vía venas pulmonares a la aurícula izquierda, desde donde pasa al ventrículo izquierdo, de paredes muy gruesas, que conduce la sangre hacia el arco aórtico (Montagna, 1964). Cabe señalar que en las aves es el arco aórtico derecho el que da lugar a la circulación sistémica, contrariamente a lo que ocurre en los mamíferos, en que es el arco aórtico izquierdo el que da lugar a la circulación sistémica.

En las aves y los mamíferos el seno venoso desaparece como compartimiento, permaneciendo sólo a nivel vestigial. En las aves “el seno venoso está completamente incorporado a la pared del atrio derecho y no se distingue como una formación separada” (Montagna, 1964).

En aves y mamíferos el cono arterioso evidencia una división, dando lugar a la formación y origen de las arterias aorta y pulmonar. La división del cono arterioso es completa y el cono como tal ya no se distingue con claridad dando lugar a que las dos corrientes sanguíneas del corazón, la sangre venosa y oxigenada, sean completamente independientes.

El corazón humano, al igual que el de todos los mamíferos, se divide en cuatro cámaras o cavidades cardíacas, dos aurículas y dos ventrículos. La aurícula derecha y el ventrículo derecho reciben la sangre que proviene de todo el cuerpo y que es llevada al corazón a través de las venas cavas superior e inferior.

Desde el ventrículo derecho y a través de la arteria pulmonar la sangre sistémica pasa a los pulmones donde la red vascular recibe el oxígeno atmosférico que llena los alvéolos realizándose el intercambio gaseoso que permitirá devolver la sangre oxigenada nuevamente al corazón desde los pulmones a través de las venas pulmonares que desembocan en la aurícula izquierda pasando al ventrículo izquierdo y de ahí a la aorta para ser repartida nuevamente a todo el organismo.

El corazón de los vertebrados y particularmente el corazón humano, continúa siendo estudiado cada día y en este sentido Barceló et al., 2004 postularon la existencia de una quinta cavidad en el corazón humano, el seno coronario, estructura remanente del seno venoso de vertebrados menos evolucionados que constituye un conjunto de venas que se unen para formar un vaso que recoge la sangre que irriga el miocardio y que se abre en la aurícula derecha a través de la válvula de Tebesio y que como estructura anatómica de acuerdo a lo informado por estos investigadores, posee miocardio propio, contracción, epicardio y actividad eléctrica.

La comprensión de la naturaleza anatómica e histológica del seno coronario como estructura cardíaca podría llegar a explicar la patogenia de algunas arritmias auriculares (Antz et al., 1998) que estarían relacionadas con estructuras propias del miocardio circundante del seno coronario y sus conexiones con la aurícula derecha e izquierda, pudiendo según Gerlis et al., 1985 concordantemente representar un remanente del seno venoso de vertebrados menos evolucionados, todo lo cual deja ver que el estudio del corazón en los vertebrados y en el propio ser humano, como objeto de estudio, está lejos de ser un campo de investigación agotado.

9. BIBLIOGRAFÍA

ANTZ, M., OTOMO, K., ARRUDA, M. & et al (1998): *Electrical conduction between the right atrium and the left atrium via the musculature of the coronary sinus*. Circulation 98:1790-5, 1998.

BARCELÓ, A., DE LA FUENTE, L. M. & STERTZER, S. H. (2004): *Anatomic and histologic review of the coronary sinus*. Int. J. Morphol., 22(4):331-338, 2004.

BOURNE, G.H. (1980): *Hearts and Heart-Like Organs*. Academic Press, New York.

BURGGREN W.W. & JOHANSEN, K. (1986): *Circulation and respiration in lungfishes* (Dipnoi). J Morphol 1986; 1: 217-36.

CARLSON, B. M. (2009): *Embriología humana y biología del desarrollo*. Editorial Elsevier Mosby. Cuarta Edición. p. 456.

CARTER, G.S. (1967): *Structure and Habit in Vertebrate Evolution*. Sidgwick & Jackson, London.

CHRISTOFFELS, V.M., HABETS, P.E., FRANCO, D., CAMPIONE, M., DE JONG, F., LAMERS, W.H., BAO, Z.Z., PALMER, S., BIBEN, C., HARVEY, R.P., MOORMAN, A.F. (2000): *Chamber formation and morphogenesis in the developing mammalian heart*. Dev. Biol. 223, 266–278.

FANGE, R. (1972): *The circulatory system*. In: Hardisty, M.W., Potter, I.C. (Eds.), Biol. Lampreys, vol. 2. Academic Press, New York, pp. 287–306.

HIRAKOW, R. (1971): *The fine structure of the Necturus (Amphibia) heart*. American Journal of Anatomy 132 (1971), S. 401-421.

JEFFERIES, R.P. (1986): *The Ancestry of the Vertebrates*. British Museum (Natural History), London.

JOHANSEN, K., LENFANT, C. & HANSON, D. (1970): *Phylogenetic development of pulmonary circulation*. Fedn Proc. Fedn Am. Socs. exp. Biol. 29, 1135-1140.

KARDONG, K. (2007): *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución*. Cuarta Edición. McGraw-Hill Interamericana.

KARDONG, K.V. (2002): *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. McGraw-Hill, Boston.

- KLABUNDE, R.E. (2007): *Cardiovascular physiology concepts*. Lippincott Williams & Wilkins. 1-18.
- KURAKU, S., D. HOSHIYAMA, K. KATOH, H. SUGA, AND T. MIYATA. (1999): *Monophyly of lampreys and hagfishes supported by nuclear DNA-coded genes*. *J Mol Evol* 49:729–735.
- LINNAEUS, C. “*Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*”, 1758. Tomo I. Décima Edición. Holmiae Laurentius Salvius. [1-4], 1-824.
- MOLLER, P.C., PHILPOTT, C.W. (1973): *The circulatory system of Amphioxus (Branchiostoma floridae): I. Morphology of the major vessels of the pharyngeal area*. *J. Morphol.* 139, 389-406.
- MONTAGNA, W. (1964): *Anatomía comparada*. Ediciones Omega S.A.
- MOORMAN, A.F., CHRISTOFFELS, V.M. (2003a): *Cardiac chamber formation: development, genes, and evolution*. *Physiol. Rev.* 83, 1223-1267.
- MOORMAN, A.F., CHRISTOFFELS, V.M. (2003b): *Development of the cardiac conduction system: a matter of chamber development*. In: FOUNDATION, N., CHADWICK, D.J., GOODE, J. (Eds.), *Development of the Cardiac Conduction System*, CIBA Found. Symp. Ser., vol. 250. John Wiley & Sons.
- NAGATOMO, K.; FUJIWARA, S. (2003): *Expression of Raldh2, Cyp26 and Hox-1 in normal and retinoic acid-treated Ciona intestinalis embryos*. *Gene Expression Patterns* 3, 273– 277.
- OWEN, R. (1842): *Report on British fossil reptiles, part II*. Report of the British Association for the Advancement of Science 11:60-204.
- POUGH, F.H., JANIS, C.M., HEISER, J.B. (2002): *Vertebrate Life*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- RAHR, H. (1979): *Circulatory-system of amphioxus (branchiostoma-lanceolatum (pallas) - light-microscopic investigation based on intra-vascular injection technique*. *Acta Zool.* 60, 1-18.
- RANDALL, D.J. (1968): *Functional morphology of heart in fishes*. *Am. Zool.* 8, 179-189.
- RANDALL, D.J. (1970): *The circulatory system*. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.), *Fish Physiology: The Nervous System, Circulation and Respiration*. Academic Press, New York.
- RANDALL, D.J., DAVIE, P.S. (1980): *The hearts of urochordates and cephalochordates*. In: BOURNE, G.H. (Ed.), *Hearts and Heart-Like Organs, vol. 1*. Academic Press, New York, pp. 41-60.
- ROJAS, F. (1983): *Cardiología para el médico general*. Segunda edición. Editorial Andrés Bello.
- ROMER, A.S. (1962): *The Vertebrate Body*. Saunders, Philadelphia.
- ROMER, A. S. (1966): *Anatomía comparada (vertebrados)*. Tercera Edición. Editorial Interamericana S.A.
- RUBEN, J. A. & BOUCOT, J.A. (1989): *The origin of the lungless salamanders (Amphibia: plethodontidae)*. *American Naturalist* 134:161-169.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1976): *Fisiología animal*. Ediciones Omega.
- SIMOES-COSTA, M.S.; VASCONCELOS, M.; SAMPAIO, A.C.; CRAVO,R.M.; LINHARES, V.L.; HOCHGREB, T.; YAN, C.Y.I.; DAVIDSON, B.; XAVIER-NETO, J.(2005): *The evolutionary origin of cardiac chambers*. *Developmental Biology* 277 (2005) 1-15.
- VILLEE, C. (1981): *Biología*. Séptima Edición. Editorial Interamericana.
- WRIGHT, G.M., KEELEY, F.W., YOUSON, J.H., BABINEAU, D.L. (1984): *Cartilage in the Atlantic hagfish, myxine glutinosa*. *Am. J. Anat.* 169, 407-424.