UNIDAD I

TEORÍAS PREDARWINISTAS

Mediados del siglo XVIII se discutía entre la fijeza de las especies (**fijistas**) y la mutación de las mismas (**transformistas**). Estos últimos sustentados en mayor medida en los fósiles.

Los **enciclopedistas** (transformistas), influenciados por las ideas de la ilustración, cuestionaron a los dogmas de la iglesia y buscaron conocer la naturaleza exclusivamente mediante la razón y la ciencia. Voltaire, Montequieu y Rousseau.

Los avances en **Geología** y la aparición de **fósiles** demostraron que la tierra era mucho más antigua de lo que se creía, y que había pasado por varios periodos.

Buffon propuso la **evolución del planeta** desde la consolidación y enfriamiento, condensación de los océanos, emergencia de los continentes y luego de la vida (primero plantas y luego animales). Señaló que algunos **fósiles** correspondían a **especies extintas**. Influyó en Lamarck y Cuvier.

Maupertuis vio cambios en los individuos (mutaciones) y los atribuyó a accidentes sufridos en los gérmenes masculinos y femeninos. Cambios heredables.

Diderot: concepción dinámica de la naturaleza

Erasmus Darwin (abuelo de Charles): consideró la **influencia climática** como causa de la variación de los seres vivos, admitiendo la herencia de caracteres adquiridos. Sostiene un **origen común de todas las especies** en organismos filamentosos que surgen por **generación espontánea**.

LAMARCK

Fue un precursor de las ideas evolucionistas de fines de siglo XVIII. Sostuvo que los organismos fueron apareciendo **desde lo más simple a lo más complejo**. Puntos principales de su teoría:

- Todos los seres vivos son producciones de la naturaleza en grandes espacios temporales.
- Todos los días aparecen los organismos más simples por **generación espontánea**. Por un lado las plantas y por otro los animales, como dos cadenas de seres separadas.
- La vida tiene una tendencia innata a la perfección. Gran **impulso vital**. La vida posee la cualidad de hacer progresar la organización, por lo que a partir de nuevas influencias ambientales y nuevos hábitos van apareciendo todos los organismos.
- Las especies se han transformado **gradualmente**.
- La adaptación de los organismos al medio se debe, no sólo a su impulso vital que los empuja hacia una creciente perfección, sino a un mecanismo específico de ajuste al medio: la **herencia de los caracteres adquiridos**.
- La función crea al órgano.
- Evolución lineal.

¿Por qué evolucionan los organismos? Según Lamarck la materia viva tiene una **tendencia a evolucionar hacia formas más complejas**. En segundo lugar, tiene en cuenta las **influencias**

medioambientales. Los factores internos tienden a formar una gradación regular y lineal de las especies, los factores externos tienden a alterar la regularidad de esa gradación.

En las especies más simples los factores ambientales determinarían cambios evolutivos directamente. En las especies más complejas, con sistema nervioso centralizado, las influencias medioambientales crearían nuevas necesidades y costumbres que al repetirse acabarían por crear nuevos órganos a lo largo de muchas generaciones. LA FUNCIÓN CREA AL ÓRGANO.

Todo lo que la naturaleza ha hecho adquirir o perder a un individuo se transmite a la descendencia siempre que los cambios sean **comunes a ambos sexos**.

DARWIN

Al igual que Lamarck, Darwin desarrollo una teoría completa y coherente de la evolución, que pretendió comprender toda la diversidad biológica.

La evolución está basada en factores y **procesos puramente mecánicos o materiales**. Entre ellos, aceptó en particular la herencia de los caracteres adquiridos de Lamarck. Rechazó, en cambio, por la vía de la omisión, el impulso vital y toda otra forma de vitalismo Lamarckiano. El mecanismo fundamental, aunque no único, y ciertamente el favorito de Darwin a la hora de explicar la adaptación y diversidad biológicas, es el de la **selección natural**. El **azar** es el sustento de la teoría darwiniana, y luego en la TSE el azar es dejado de lado.

Pensamiento poblacional: El pensamiento predarwinista entendía que las especies eran esencialmente inmutables, y además que la variación intraespecifica era un fenómeno secundario, algo así como el ruido que velaba la señal de su verdadera esencia. El mecanismo de la selección natural implica un cambio radical de concepción, ya que la variación, si es al menos en parte heredable, constituye la materia prima del proceso evolutivo. Implica también que el juego evolutivo se dirime en la competencia dentro de las poblaciones.

Observaciones que realizo Darwin en su viaje.

1- El modo en que especies distintas pero parecidas se reemplazan ocupando el mismo hábitat de una región a otra: Rhea americana.
2- El parecido continuado entre fósiles y animales actuales (Pampa)
3- Existencias de especies distintas pero afines en las islas (Galápagos)
4- Semejanza de la fauna y la flora entre las islas y el continente

Conclusiones de Darwin:

- las poblaciones tienen capacidad de crecer exponencialmente, sin embargo, mantienen un tamaño constante. Además, los recursos naturales son limitados. De esto se deriva que hay una **continua lucha** entre individuos de una población para sobrevivir.
- Los individuos de una población no son iguales, presentan variación. Además, **la variación es heredable**. Por lo tanto, hay una **supervivencia diferencial** de las variantes: unas dejan

más descendencia que otras. A lo largo de muchas generaciones, este mecanismo generará **nuevas adaptaciones y nuevas especies**.

Las 5 teorías de Darwin:

- **Evolución como tal**. Los seres vivos están cambiando continuamente, no han sido creados recientemente ni están en un perpetuo ciclo.
- **Origen común:** toda la diversidad biológica deriva de una única forma de vida ancestral, a partir de la cual la vida evolucionó a lo largo de múltiples y sucesivas vías divergentes.
- **Diversificación de las especies**. La gran cantidad de especies existente se debe a que, de una misma especie, han surgido varias especies hijas por la formación de nuevas poblaciones aisladas geográficamente.
- **Gradualismo**. La evolución tiene lugar mediante pequeños cambios en las poblaciones y no de manera saltacional.
- La **Selección natural.** El mecanismo fundamental, aunque no único, a la hora de explicar la adaptación y diversidad biológicas, es el de la **selección natural**. Es la reproducción diferencial de aquellas variables hereditarias que, en relación a otras, aumentan la probabilidad de sobrevivir y reproducirse de sus portadores. Consecuencias de la selección natural: aumentan las variables beneficiosas, disminuyen las perjudiciales, genera diversidad, organización y adaptación, genera fitness reproductivo.

Darwin aplicó el concepto de lucha por la existencia y dedujo q las variaciones que se producen en los individuos de una especie tenderán a conservarse en sus descendientes en el caso de ser favorables a ellos, ya que a la larga serán eliminados los individuos que resulten menos adaptados al medio. Los individuos serían así "seleccionados" en la naturaleza. **Variabilidad en los organismos, lucha por la existencia y selección natural** serían los mecanismos mediante los cuales se ha producido la evolución

La verdadera y profunda discrepancia entre Darwin y Lamarck no se refiere a sus respectivos mecanismos materiales favoritos de adaptación, sino a que Darwin formuló una teoría puramente material de la evolución, rechazando en el camino cualquier tipo de fuerza metafísica, en particular el impulso interno hacia la perfección.

Darwin fue influido por **Lyell** y sus teorías geológicas, donde se sostenía que la corteza terrestre había sufrido cambios lentos y graduales a través del tiempo. En su viaje observó una similitud entre las especies fósiles y las actuales en determinado territorio, el hecho de que las especies de las islas sean similares a las del continente más cercano y la existencia de especies diferentes pero afines en las islas de un archipiélago.

HAECKEL

Kovalievski y Mechnikov demostraron el origen común de todos los organismos por el hecho de que en el desarrollo embrionario todos pasan por estadios similares.

Más adelante, **Haeckel** dice que el desarrollo embrionario repite la filogenia. Haeckel llama recapitulación al proceso de repetición de los rasgos de los antepasados en los embriones.

Ontogenia: ciclo individual de desarrollo de un ejemplar desde que es engendrado hasta que muere.

Filogenia: es la historia del origen y desarrollo de un grupo sistemático dado (género, especie, familia).

Rasgos cenogenéticos: adaptaciones embrionarias que perduran en la vida adulta.

Heterocronismos: son irregularidades en el tiempo de aparición de determinados órganos con respecto a otros. Por ejemplo, las glándulas sexuales aparecen más adelante que los demás órganos en el desarrollo. Hay dos tipos:

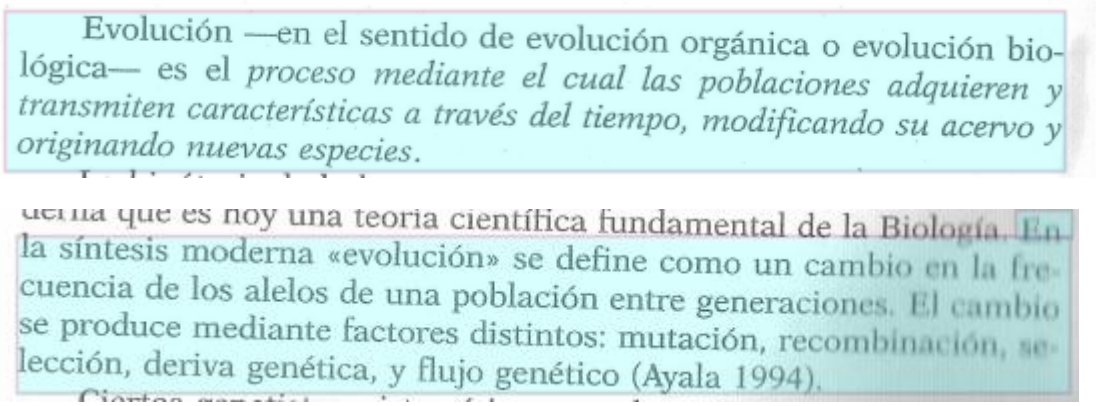
- **Pedomorfosis**: es la retención de rasgos juveniles del antecesor en las fases tardías del desarrollo en los descendientes. Existen tres eventos que pueden dar lugar a la pedomorfosis:
    - El primero es la **progénesis**, donde se acorta el tiempo de formación del rasgo, generalmente causada por el adelanto en la madurez sexual.
    - La **neotenia**, por otro lado, reduce la tasa de cambio en el desarrollo ontogenético. Por ello, los rasgos juveniles se mantienen en el adulto. Por ejemplo las formas adultas de algunas especies de salamandras exhiben branquias, típicas de los estadios juveniles.
    - Por último, el **posdesplazamiento** involucra el desarrollo de un rasgo que se inicia con retardo.
- **Peramorfosis**: es una extensión o exageración de la morfología ancestral adulta. Se puede dar por retraso en la maduración, por lo que el individuo crece más tiempo hasta alcanzar la edad madurativa.

Heterotopias: irregularidades en el emplazamiento de determinados órganos respecto del lugar en el que deberían estar situados. Por ejemplo los ojos humanos: inician en los laterales como en peces y especies inferiores y luego se frontalizan.

La fuente de nuevos derroteros de la filogenia no son únicamente los cambios que experimentan los organismos durante el estado adulto, como pensaba Haeckel, sino que tienen mayor importancia las variaciones que se producen en los estadios tempranos de la ontogenia durante el periodo del desarrollo embrionario. Un organismo se adapta por la transformación de la ontogenia.

TURBÓN

La adaptación y la adaptabilidad son inversamente proporcionales: cuando más adaptado esté un animal a su ambiente, menor será su capacidad para adaptarse a un nuevo entorno.



Evolución —en el sentido de evolución orgánica o evolución biológica— es el *proceso mediante el cual las poblaciones adquieren y transmiten características a través del tiempo, modificando su acervo y originando nuevas especies.*

dería que es hoy una teoría científica fundamental de la Biología. En la síntesis moderna «evolución» se define como un cambio en la frecuencia de los alelos de una población entre generaciones. El cambio se produce mediante factores distintos: mutación, recombinación, selección, deriva genética, y flujo genético (Ayala 1994).

Especie: tres definiciones

- Biología: grupo de individuos interfértiles y con descendencia fértil.
- Paleontología: utiliza rasgos morfológicos para separar especies (concepto con limitaciones)
- En la jerarquía linneana especie es un nivel concreto.

En la evolución de los linajes pueden reconocerse diversos tipos de procesos conducen a la **especiación**:

- **Anagénesis o evolución filética**: son los cambios graduales que se producen en una sola línea evolutiva a través del tiempo. Ejemplo son el bipedismo y la expansión cerebral en género homo.
- **Cladogénesis o especiación:** es la ramificación de un linaje o clado. Es sinónimo de divergente o diversificadora. Para que se produzca una nueva especie se necesita el **aislamiento reproductivo**. Las propiedades biológicas que impiden el apareamiento se llaman mecanismos de aislamiento reproductivo, y se pueden clasificar en dos grupos:
    - **precigóticos**, aquellos que impiden la fecundación del óvulo, y que pueden ser ecológicos (diferentes hábitats, barreras geográficas), estacionales (los organismos pueden madurar sexualmente en diferentes estaciones o horas del día), conductuales (sin a atracción entre machos y hembras), mecánicos (la cópula es imposible por los tamaños de los genitales) y gaméticos (los espermatozoides son inviables en los conductos sexuales de las hembras de diferentes especies. En las plantas, los granos de polen de una especie generalmente no pueden germinar en el estigma de otra);
    - **postcigóticos**, los que interfieren en el desarrollo del individuo o lo hacen estéril, de manera que no pueda dejar descendencia, pudiendo ser la inviabilidad y la esterilidad de los híbridos.

Homología: estructuras relacionadas en un origen común.

Analogía: estructuras relacionadas en forma y función, sin origen común

Simplesiomorfía: son caracteres primitivos generalizados o indiferenciados.

Plesiomorfía: Rasgos ancestrales y primitivos que se mantienen.

Apomorfías: rasgos modernos. Son especializados y son poco adaptativos frente a cambios bruscos.

Sinapomorfía: Son rasgos modernos compartidos por una sola especie.

LA TEORÍA DE LA HERENCIA

Mendel fue un monje Austríaco que hizo experimentos con guisantes y formuló las siguientes **leyes**:

1) Ley de la **uniformidad**: establece que si se cruzan dos razas puras (homocigotas) los descendientes de la primera generación serán todos iguales feno y genotípicamente.
2) Ley de la **segregación**: para que ocurra la reproducción sexual previo a la formación de los gametos cada alelo de un par se separa del otro miembro para determinar la constitución genética del otro hijo.
3) Ley de la **segregación independiente**: los rasgos son heredados independientemente unos de otros

Genética no mendeliana:

LIGAMIENTO: Genes que ocupan una misma región del Cromosoma se heredan juntos.

ALELOS MÚLIPLES: múltiples variantes de un mismo gen.

CODOMINANCIA: En un heterocigota se expresan los dos alelos.

DOMINANCIA INCOMPLETA: Un alelo dominante no lo es absolutamente frente al recesivo y se expresa en forma intermedia.

EPISTASIS: Los alelos de un gen afectan la expresión de otro gen.

MUTACIONISTAS Y BIÓMETRAS

Mutacionistas: estudiaban la herencia de grandes diferencias fenotípicas y extrapolaron sus resultados a la evolución, sugiriendo que el origen de una nueva especie se producía por la aparición de mutaciones con marcado efecto fenotípico (o **macromutaciones**). Para ellos la evolución consistía en una secuencia de transformaciones abruptas o saltos, una concepción conocida como Teoría Mutacionista.

Los **Biometristas** concebían a la evolución como un proceso cambio continuo y gradual un concepto más afín con el Darwinismo. Según ellos, la selección natural es la principal causa de la evolución (a través de los efectos acumulativos de variaciones pequeñas y continuas).

TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

Cinco componentes esenciales:

1) **Mutaciones**: son al azar respecto a las necesidades de adaptación del organismo.
2) **Selección**: Principal fuerza directriz de la evolución
3) La **recombinación génica** (crossing over)
4) **Aislamiento** (prevención del flujo de genes debido a la separación geográfica o ecológica mediante mecanismos de aislamiento reproductivo)
5) **Deriva** (pérdida aleatoria de los genes del pool génico en poblaciones pequeñas o en poblaciones cuyo tamaño o distribución geográfica cambia rápidamente)
6) Además influyen factores secundarios como migración (flujo génico), mezcla o hibridación interracial y azar.

Darwin proporcionó las evidencias que convencieron a la mayoría de los biólogos de que la evolución ha ocurrido y planteó la selección natural para explicarlo. La debilidad de su teoría residía en la ignorancia de los mecanismos de herencia, que desaparece con las leyes de Mendel. El conflicto entre darwinistas y mendelianos (genetistas) se resolvió con la genética de poblaciones. Sin embargo los cambios evolutivos dependen de las alteraciones de la frecuencia de los genes. Como un carácter visible generalmente está determinado por varios genes, cualquier influencia de la selección que afecte a un carácter va a modificar la frecuencia de los genes. Inversamente, si la ventaja o la desventaja selectiva de uno de los efectos de un gen modifica su frecuencia, muchos otros caracteres sobre los cuales el gen tiene un control parcial se modifican simultáneamente.

La diversidad se genera por alteraciones cromosómicas y mutaciones. Mutación es un error en la replicación del ADN antes de que sea traducido a proteína. Las mutaciones se dan al azar. Las aberraciones cromosómicas alteran la organización de los genes y aportan materia prima para los cambios evolutivos.

La evolución se da por **mecanismos básicos** (suceden siempre) y **accesorios** (circunstancialmente).

Los mecanismos básicos: aquellos que generan variabilidad.

- **Mutaciones**: Las mutaciones incluyen las genéticas y las alteraciones cromosómicas. Estas últimas pueden ser **estructurales** o **numéricas**. Hay cuatro tipos de mutaciones estructurales:
    1) **Perdida de una parte del cromosoma**, que puede ser por perdida de uno de los extremos (deficiencia) o por deleción, que se pierde un trozo del cromosoma.
    2) **Duplicación**: de algún segmento del cromosoma
    3) **Inversión**
    4) **Translocación**: fusión de un fragmento de un cromosoma en otro cromosoma no homologo.
- **Recombinación génica**
- **Selección natural.**
- **Aislamiento reproductivo**. Pre y postcigóticos.

Las 3 primeras causan variabilidad genética sin la cual no pueden ocurrir los cambios; la selección natural y el aislamiento reproductivo dirigen las poblaciones de organismos hacia diferentes canales adaptativos.

Además, 3 **procesos accesorios** ejercen influencia sobre los 5 básicos. La migración de los individuos de una población a otra (flujo génico), hibridación interracial o especies emparentadas aumentan la magnitud de la variabilidad genética disponible en una población. Los efectos de AZAR sobre poblaciones poco numerosas pueden alterar la modalidad en que la selección natural dirige el curso de la evolución.

-Las mutaciones aparecen espontáneamente y sin causa aparente. Las mutaciones son rara vez, si es que verdaderamente lo son, la causa de la variabilidad en que se basa el cambio evolutivo. En cambio, las mutaciones mantienen constante la disponibilidad de variantes en la reserva genética que se reduce continuamente por la eliminación selectiva de las variaciones perjudiciales.

-La magnitud de las mutaciones en cuanto a la variabilidad es insignificante en comparación con aquella que se produce por recombinación de genes que están presentes. Por lo tanto no se debería esperar ninguna relación entre las tasas de mutación y las tasas evolutivas.

-Los factores limitantes más importantes en el suministro de variabilidad para la operación de selección natural no son la disponibilidad ni la tasa de aparición de mutaciones, sino las restricciones impuestas al intercambio y recombinación génica por las modalidades reproductivas de las poblaciones y modelos de estructura cromosómica.

Ayala

Los mecanismos de la evolución (teoría sintética):

Tipos de acción de la selección natural:

- Selección **direccional:** tiende a modificar la media de la población favoreciendo a los individuos con fenotipos extremos en algún sentido.
- Selección **estabilizadora:** tiende a reducir la variación y favorece a los individuos de fenotipo intermedio.
- Selección **disruptiva:** la selección disruptiva tiende a aumentar la variabilidad intra-poblacional, favoreciendo a los individuos en ambos extremos.

TEORÍAS MÁS RECIENTES: NEUTRALISMO Y PUNTUALISMO

Neutralismo (Kimura 1970).

La teoría neutralista dice que algunos genes mutantes son selectivamente neutros, o sea, que no tienen más ni menos ventajas adaptativas que los genes que van a sustituir. A nivel molecular los cambios evolutivos se deben a la deriva génica de genes mutantes selectivamente equivalentes. La mayoría de las sustituciones serían resultado de la fijación al azar de mutantes neutros. Si las mutaciones neutras son frecuentes a nivel molecular y si la deriva génica es continua durante un largo periodo de tiempo la composición genética de la población cambiará. La teoría neutralista no supone que los genes neutros no son funcionales, sino que varios alelos pueden ser igualmente eficaces para promover la reproducción del individuo. Para esta teoría es más importante la deriva génica que la selección. Para los seleccionistas el alelo tiene que tener una ventaja evolutiva, para los neutralistas no.

Saltacionismo o puntualismo:

-La macroevolución es propuesta por Gould y otros autores como critica al neodarwinismo. La macroevolución es la evolución de las especies, los géneros y los taxones superiores, un campo de estudio autónomo, independiente de la teoría microevolutiva.

-Para los autores que defienden la autonomía de la macroevolución (independientemente de la microevolución) basan su vindicación en el concepto de que la evolución a gran escala es "puntuada" en vez de "gradual". El modelo del equilibrio puntuado afirma que la evolución actúa en ráfagas, donde la mayor parte del cambio se da en la especiación, de manera que las especies serían muy distintas a sus antepasados, y luego ya no se producirían más cambios por largos periodos de tiempo.

-Los gradualistas sostienen que el cambio se produce de manera gradual en el tiempo, no asociado estrechamente con la especiación.

Consideran que la macroevolución es autónoma respecto a la microevolución porque las especies estarían en una jerarquía más arriba que los individuos. La especie tiene propiedades emergentes que no se dan en niveles inferiores. La evolución es rápida y abrupta. Se observa en los **fósiles** (no hay formas intermedias entre una especie y otra). Características del puntualismo:

Estasis: hay periodos de estabilidad o inmutabilidad (estasis) y periodos de grandes cambios.

Hablan de cladogénesis: ramificación de especies.

Evolución biológica y cultural:

Evolución	Biológica	Cultural
Origen del cambio	mutación	Inventos
Factores del cambio	genes	Cultura
Velocidad del cambio	lenta	Rápido
Selección	natural	Social
Sentido	oportunista	Deliberado
Resultado	hominización	Humanización

Si a partir del pasado se puede explicar el presente, se denomina proceso markoviano. La evolución biológica es un proceso markoviano y la cultural no.

TEMA 2: LAS CATEGORÍAS SISTEMÁTICAS

Clasificación natural y especie. La clasificación natural puede definirse como la que tiene por base relaciones de parentesco. La unidad elemental y fundamental de la clasificación sistemática es la **especie**. Ésta entendida como: "comunidad de individuos que poseen en común dotaciones genéticas esenciales, unidas entre ellas por vía de entrecruzamiento, ya sea en forma efectiva o en forma potencial" (J. Beaudry - genética - 1942)

Es evidentemente imposible verificar de forma directa la fecundidad de animales que hace ya tiempo que han desaparecido. En este plano, se hablará más en términos de probabilidades que de certezas.

Categorías sistemáticas. La noción de especie es, por lo tanto, la más fundamental y la más necesaria en sistemática y anatomía comparada. La nomenclatura usa una terminología binaria formada por dos nombres latinos de los que el primero indica el género y el segundo la especie. Se sabe que existe toda una serie de otras categorías sistemáticas. Por debajo de la especie se halla la subespecie, donde intervienen criterios ecológicos de identificación. Por encima del nivel de género han sido establecidas diversas categorías "principales". Las serias categóricas más tradicionales son, de la más general a la más restringida, el filum, la clase, el orden, la familia, el género y la especie.

Sistemática: es el estudio de la diversidad de los organismos y sus relaciones de parentesco. La sistemática debe reflejar toda la información disponible, lo que incluye las diferencias en grado.

La taxonomía es el procedimiento de clasificación, que puede ser evolutiva, fenética o cladística.

Especie (Mayr): todo grupo natural de individuos, aislado reproductivamente de otros conjuntos semejantes, que pueden reproducirse entre sí en condiciones naturales y su descendencia ser fértil.

Especie evolutiva (Simpson): es un linaje (secuencia de poblaciones de ancestros y descendientes) que evolucionan separadamente de otros y con sus propias tendencias y roles evolutivos unitarios.

Especie filogenética (cracraft): una especie es el clúster diagnosticable más pequeña de organismos individuales dentro del cual hay un patrón de ascendencia descendencia. Según Turbón, la diferencia con el concepto de especie evolutiva, es que este concepto no tiene en cuenta ni la diversidad intergrupal, ni la interfecundidad, ni el concepto de grado.

Según la TSE la **especiación** ocurre mediante gradualismo filético. Se ha propuesto la **especiación alopátrica** como el proceso más común, siendo la aparición de una **barrera geográfica** la causa de la separación inicial.

La **especiación simpátrida**, en cambio, puede darse en ausencia de tal separación geográfica, y las barreras reproductoras serian de otra índole.

La **especiación parapátrida** es una variante de la simpátrida con presencia de una separación geográfica definida, que suele darse en poblaciones de territorios marginales.

Anagénesis: son cambios que se producen de manera lineal en el tiempo. Ej.: bipedismo.

Estasigénesis: variante de la anagénesis. Disminución de la tasa de cambio.

Cladogénesis: ramificación de un linaje en clados. Es sinónimo de evolución divergente o diversificadora. Se da cuando hay cambios ecológicos acelerados, o ante situaciones excepcionales como la colonización de un territorio.

Primates

Posición taxonómica humano:

- Orden Primate
    - Superfamilia **Hominoidea** (tres subfamilias: Hylobatidae, Pongidae y Hominidae)
        - Familia **Hominidae**
            - Subfamilia **Australopithecinae** (géneros: Ardipithecus, Orrorin, Australopithecus, Homo y Sahelanthropus).
                - Género **Homo** incluye muchas especies

Los **primates** son **mamíferos placentarios unguiculados** que poseen:

- Clavícula
- Tres tipos de dientes (al menos en una etapa de su ontogenia)
- Uña plana (en el dedo pulgar del pie como mínimo)
- Oponibilidad de grado variable del pulgar y del dedo gordo del pie (confiere prensión y precisión)
- Cerebro muy desarrollado
- Anillo óseo que rodea completamente a la órbita

Se caracterizan por

- En conjunto, es un orden que desarrolla una capacidad –cada vez mayor en su historia evolutiva- para adaptarse a oportunidades ecológicas diferentes.
- No presenta adaptaciones a nichos ambientales específicos (pocas excepciones).
- Es el orden más generalizado y primitivo y su plasticidad evolutiva es extraordinaria.

Adaptaciones

- El gregarismo
- La diversificación
- Su extensión geográfica
- El alargamiento del período de gestación
- La larga dependencia de las crías
- El escaso número de descendientes (asegura la supervivencia de la prole)
- La capacidad para manipular el medio ambiente.

La tendencia evolutiva ha sido en la dirección de mayor adaptabilidad. Se refleja en:

- Desarrollo progresivo de cerebros grandes y complejos
- Perfeccionamiento del aparato visual
- Reducción progresiva del esplacnocráneo
- Eliminación del 3º I y de 1 o 2 PM respecto a mamíferos primitivos.
- Conservación del tipo sencillo de M
- Reemplazo de garras por uñas
- Retención de pentadactilia
- Acentuación de la movilidad digital

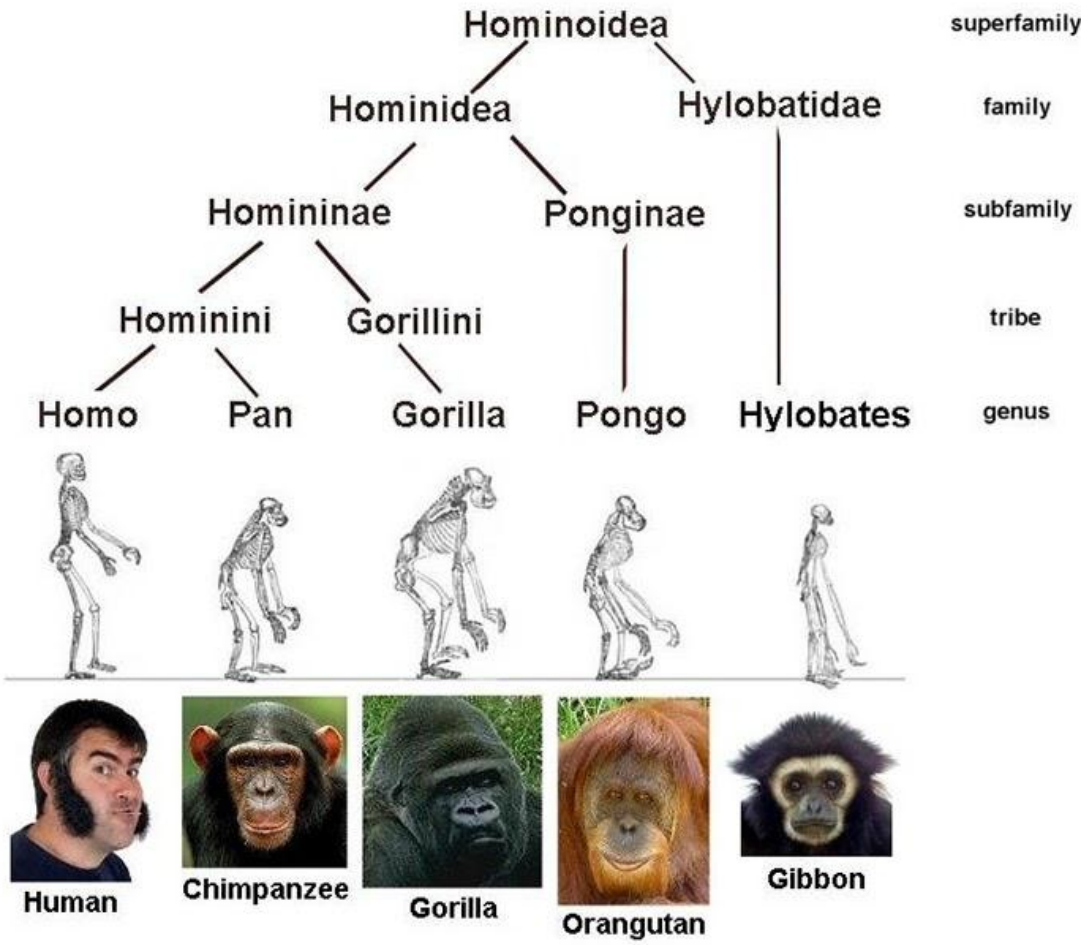
Clasificación de los primates en dos grandes grupos **dependiendo de la forma nariz y el labio superior**:

- **Estrepsirinios** (Lemur): los orificios nasales externos están rodeados por un área de un piel desnuda y húmeda denominada **rinario**, continuada abajo por un labio dividido en dos en su línea media por donde se fija a las encías. Incluyen a los **lorísidos, lemúridos** y a los **adapiformes.**
- **Haplorrinios**: no tienen rinario y el labio superior es continuo y móvil. La función del labio superior facilita la expresión facial. Se dividen en:
    - **Tarsiformes**: primates nocturnos de cola larga y extremidades posteriores muy alargadas.
    - **Catarrinos**: Perdieron un molar. Diurnos. Dentro de los Catarrinios están los hominoideos (nosotros) y los monos del viejo mundo (cercopitecoideos). La fórmula dental es 2i, 1c, 2pm, 3m.
    - **Platirrinos**: tienen el mismo número de dientes que los primeros primates. Diurnos. La fórmula dentaria es 2i, 1c, 3pm, 3m. (Al conjunto de platirrinos y catarrinos se los denomina "antropoideos").

Prosimii (estrepsirrinos + Tarsiformes) y Antrophoidea (platirrinos + catarrinos) son grupos parafiléticos que ahora se substituyeron por Estrepsirinio y Haplorrinos.

Hominoideos: características principales:

- Son diurnos, **ojos frontales**.
- Su característica principal es la **braquiación** (se desplazan en las ramas con los brazos extendidos).
- El **tórax** está **aplanado** en sentido dorsiventral.
- **Clavículas más largas**.
- Omóplatos en posición dorsal en la espalda.
- **Brazos más largos que las piernas**.
- Posición erguida o vertical del tronco.
- Tronco acortado en la región lumbar, con reducción del número de vértebras.



Clasificación de la familia Hominidae.

Comparación de póngidos y homínidos:

Homínido	*Póngido (antropoide)*
Vive exclusivamente en el suelo.	Algunos predominantemente en árboles. Algunos predominantemente en el suelo. Ninguno es exclusivamente terrestre.
Bípedo.	No bípedo.
Forma parejas, tiende a establecer familias nucleares.	Sin parejas. Sin familias nucleares excepto en los gibones.
Inmovilidad cada vez mayor de las hembras y los jóvenes. Posibilidad de un hogar base.	Las hembras se mueven para conseguir comida y se llevan a los hijos consigo. No hay hogar base.
Se comparte la comida.	No se comparte la comida.
Inicio del uso y la fabricación de herramientas.	Falta el uso de herramientas o es inconsecuente.
El cerebro continúa creciendo.	El cerebro no crece más.
Sexualidad continua.	La sexualidad está limitada al estro.
Cuidados múltiples al niño.	Cuidado individual del hijo.

Los póngidos se mueven sobre sus cuatro extremidades, pero su troco no se dispone en horizontal como en los primates con predominio cuadrúpedo. Los póngidos se apoyan sobre sus manos cerradas en puño al caminar (**pronación**).

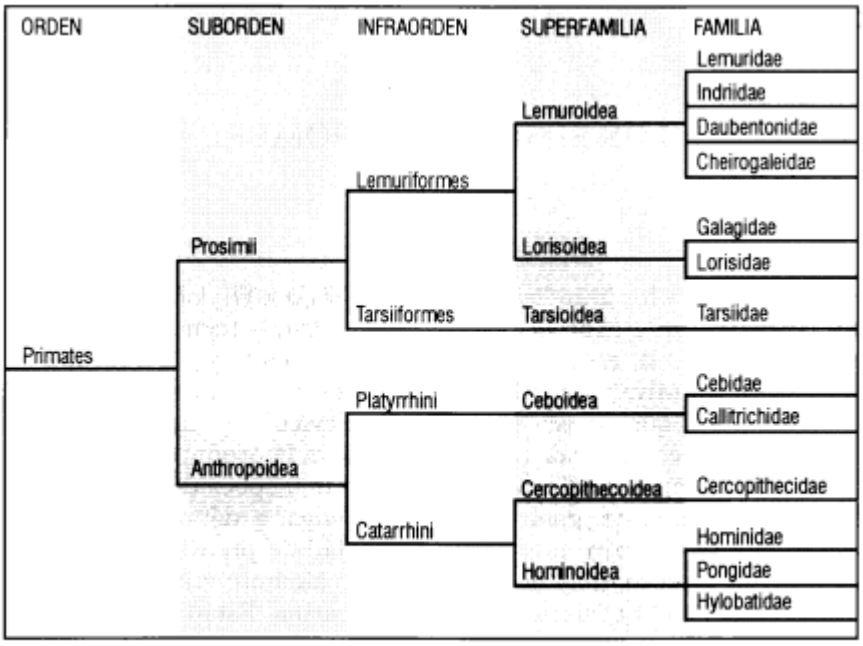


FIG. 2.1. *Esquema básico de Orden de los Primates.*

Características de los grandes simios:

- Corpulencia
- Grandes colmillos
- Individualidad

Las diferencias entre humanos y grandes simios:

- Locomoción y disposición del esqueleto: bipedismo. El **bipedismo** emplea menor energía. Se libera la mano de la locomoción. El cuerpo se desplaza en equilibrio, necesitando una pelvis resistente, coordinación y un centro de gravedad bajo.
- Forma y función de los dientes
- Cerebro

Diferencias anatómicas entre los humanos y otros homínidos:

- El **agujero occipital** articula con el atlas para sostener la cabeza y se ha **desplazado hacia adelante**, ello ha comportado una **reducción de la musculatura nucal**. Por el contrario, en los parientes más próximos al hombre (chimpancé, gorila), el apoyo de la cabeza depende de gran musculatura nucal.
- **Bipedismo**: para generar el centro de gravedad bajo, las **vértebras aumentan de tamaño a medida que se acercan a la zona pélvica**, fundamentalmente las vértebras **lumbares**, lo que permite un acercamiento antero-posterior del centro de gravedad a la columna de los bípedos. Otra prueba anatómica en este sentido es el **aplastamiento del tórax**, carácter propio de los braquiadores que en el hombre se acentúa. Con respecto a la **cintura pelviana**, es una de las regiones donde más se nota la adaptación bípeda. **En humanos es más baja, ancha y redondeada que en otros primates**. El **isquion humano es más corto**. Los glúteos, que se insertan en el borde exterior del ilion y el trocánter mayor del fémur, en el género homo pasan a tener una función abduptora, es decir, separan las piernas lateralmente. **Las piernas humanas son más largas y pesadas** que en póngidos. Es incorrecto decir que los brazos humanos se han acortado, sino que **las piernas se han alargado**. En cuanto al pie, nuestro **dedo pulgar se ha robustecido notablemente**, así **como nuestro talón**, ya que actúan como trípode durante la marcha.
- En cambio, los gibones (braquiadores) y los orangutanes, gorilas y chimpancés (suspensores), les impide un bipedismo eficiente en tierra. Caminan apoyando los nudillos (pronación). Las vértebras cervicales son más gruesas en los grandes simios.
- **Dientes y masticación**: solo algunos lémures fósiles han retenidos los cuatro premolares ancestrales, y los actuales prosimios han perdido un solo premolar (lo mismo ocurre con los primates americanos). **En los hominoideos se han conservado solamente los terceros y cuartos premolares**. La **modificación hacia un menor tamaño en la dentición** y cambios en su forma se va a dar en toda la evolución de los homínidos (el ejemplo más claro son los caninos). En cuanto a los músculos masticatorios el músculo temporal de un gorila es

muy poderoso en comparación con el de humanos. **En la evolución homínida han tendido a desaparecer las crestas para la inserción de músculos masticatorios**. Los músculos nucales se reducen en la línea homínida por el adelantamiento del agujero occipital (para la locomoción bípeda). Se ha **reducido el grosor óseo de las mandíbulas**. La razón de los cambios en la dentición y en las estructuras óseas relacionadas es el resultado de un proceso de **gracilización del esqueleto**, que fue posible por la estrategia etológica del linaje humano al utilizar herramientas que permiten ablandar la comida, y ello es producto a su vez de un cerebro más grande y más complejo.

- **Cerebro**: a medida que el cerebro de los primates aumentó sus capacidades sensoriales y analíticas se diferenció también neurológicamente, de modo que diversas áreas del córtex se pueden definir histológicamente. Estas áreas del cerebro en primates superiores se han expandido no revasando los límites, sino **aumentando en pliegues**. El **área de Brocca** (se encuentra en el lóbulo frontal) interviene en la función del **habla motora** y las **áreas de Wernicke**, localizadas en el lóbulo temporal, están relacionadas con la **percepción del lenguaje hablado**. El área N° 39 (lóbulo parietal) se ocupa del lenguaje escrito. En el resto de los primates no hay rastros de estas áreas ni de otras encargadas del lenguaje (en los póngidos y los chimpancés solo hay rudimentos de la de Wernicke). Desde el punto de vista auditivo no se han observado diferencias neurológicas entre los primates.

UNIDAD 2: ANATOMÍA COMPARADA

|ANATOMÍA COMPARADA

Es una de las principales disciplinas que aporta evidencia sobre la evolución.

Power N°1 filogenia arcos branquiales

- Superreino Eucariota
- Reino Animal (800 crones o M.A.)
- Subreino Eumetazoo (tejidos)
- Superfilo Deuterostomo (boca neof.)
- Filo Cordados
- Subfilo Vertebrados (500 M.A.)
- Infrafilo Gnatostomados (con mandíbula)
- Superclase Tetrápodos (350 M.A.)
- Clase Mamíferos (200 M.A.)
- Subclase Terios (útero)
- Infraclase Euterios (placentarios, 75 M.A.)
- Cepa insectívora primitiva → insectívoros arbóreos
- Orden Primate (70 M.A.)
- Suborden Haplorrinos(sin rinario) [estrep. Con rinario]
- Infraorden Simiformes
- Parvorden Catarrinos(monos del VM)
- Superfamilia Hominoidea (sin cola, H. y simios emparent.)
- Familia Hominidae [hylobat. -gib.-]
- Subfamilia Homininae (gorilas, chimp., australip. y Homo) [ponginae-orang.-]
- Tribu Hominini (chimp., australip. y Homo) [gorillini]
- Subtribu Hominina (australip. y Homo) [panini]
- Género Homo
- Especie Homo sapiens
- Subespecie Homo sapiens sapiens

En el periodo cámbrico (570-505 ma) aparece el Phylum Chordata que se divide en tres subphylum: urocordados, cefalocordados y vertebrados.

Características generales de los **cordados**:

- Deuterostomados (se forma primero el ano y después la boca. La boca no deriva del blastoporo)
- Simetría bilateral
- Cuerpo segmentado
- Triblástico y celoma desarrollado
- Tienen notocorda: estructura flexible y firme que se extiende a lo largo del cuerpo y lo sostiene. Es dorsal respecto al tubo digestivo y en la mayoría termina siendo reemplazada por la columna vertebral.
- Cordón nervioso: es hueco, tubular y dorsal a la notocorda.
- Faringe perforada: consta de sacos o hendiduras a lo largo de la faringe.

- Cola postanal.
- Endostilo o glándula tiroides.
- Corazón ventral.
- Sistema digestivo completo.
- Reproducción sexual.
- Fecundación (interna o externa).
- Musculatura segmentada.
- Endoesqueleto cartilaginoso u óseo.

Subphylum vertebrados: se dividen en myxines (agnatos), cefalaspidomorfos (lampreas) y gnatostomados.

Dentro de la superclase gnatostomados: clase peces (óseos y cartilaginosos), clase anfibios, clase reptiles, clase aves y clase mamíferos.

Placodermos (primeros gnatostomados, 416- 360 ma): dos pares de extremidades, coraza.

Clasificación del esqueleto de acuerdo al origen embriológico de los elementos que lo componen:

→ **Exoesqueleto** o esqueleto dérmico (dermátomo)

→ **Endoesqueleto** o esqueleto endocondral (esclerótomo): Solo los cordados y equinodermos presentan un esqueleto interno o endoesqueleto.

Exoesqueleto: Forma parte del tegumento. Constituido por estructuras esqueléticas de tejido óseo surgidas de la dermis. En vertebrados actuales el exoesqueleto óseo está muy reducido y por su posición predominantemente subcutánea es en realidad un esqueleto interno, aunque se conserva la denominación "exoesqueleto" por su origen dérmico. Al igual que el endoesqueleto es mesodérmico, pero se origina del dermátomo. Cumple funciones de sostén. Durante la evolución filogenética de los vertebrados gran parte de las cubiertas dérmicas externas o exoesqueléticas de peces (ostracodermos, placodermos u otros peces con escamas óseas), anfibios y reptiles se perdieron, mientras que otras se fusionaron con huesos del endoesqueleto. En cuadrúpedos actuales algunos huesos del cráneo y de la cintura pectoral son de naturaleza dérmica (también la dentina de las piezas dentales).

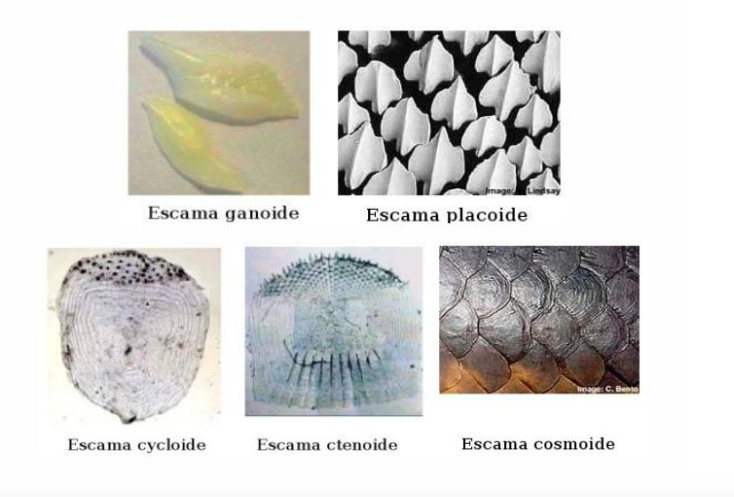
Tegumento de vertebrados:

- **epidermis** (ectodermo): estructuras que por su origen embriológico no forman parte del esqueleto mesodérmico de vertebrados. Capa externa de la piel: Presenta faneras: estructuras anexas de la piel, dispuestas sobre la misma, con funciones de recubrimiento, protección, termorregulación, depredación, defensa, entre otras. Ejemplos: pelos, plumas, barbas de ballenas, etc.
- **dermis** (dermátomo del mesodermo)

Estructuras que forman parte del **exoesqueleto** de vertebrados): **Escamas dérmicas** (placoideas, ganoideas, cosmoideas, ctenoideas y cicloideas) y **rayos dérmicos** de las aletas de los peces; **Placas óseas dérmicas** del caparazón de quelonios; Armadura ósea de armadillos (mamíferos).

En algunos vertebrados como las tortugas el exosqueleto y el endoesqueleto aparecen fusionados, porque el caparazón está formado por una asociación de vértebras dorsales y costillas (de origen condral) con placas óseas dérmicas, hallándose todo recubierto por placas córneas de origen epidérmico.

La mayoría de los peces están protegidos por **escamas** (placas duras), que les cubren todo o parte del cuerpo. Existen cinco tipos de escamas dérmicas: placoideas, cicloideas, ctenoideas, ganoideas y cosmoideas. Las placoideas, de aspecto afilado y con una estructura semejante a los dientes, se presentan en condrictios (tiburones y rayas), en tanto las restantes aparecen en peces óseos.



ENDOESQUELETO

Armazón que sostiene y brinda apoyo al cuerpo del animal. Origen mesodérmico. Se compone de tejido conjuntivo (laxo), cartílago y/o hueso y sirve de soporte para la inserción de músculos y protección de partes blandas (órganos, nervios, vasos). Mantiene la configuración del animal, soporta su peso y por medio de las articulaciones (que actúan conjuntamente con la musculatura) hace posible el movimiento.

Se divide en axial y apendicular.

El **axial** se conforma por el cráneo, la columna vertebral, las costillas y el esternón.

El **apendicular** se divide en cinturas y miembros.

Las **cinturas** son escapular (escápula y clavícula) y la pélvica (illion, isquion y pubis). Los **miembros** son pterigios (aletas pares -pectorales y pélvicas- e impares –dorsal, caudal y anal) y quiridios (miembros de los tetrápodos).

Cráneo

Porción anterior del esqueleto axial. Se encuentra en relación con la primera parte del tubo digestivo y del sistema respiratorio. Además recubre al cerebro o encéfalo y a los órganos de los sentidos. Se conforma por esplacnocráneo y neurocráneo.

Esplacnocráneo: posición ventral, porción anterior del esqueleto axial. Se encuentra en relación con la primera parte del tubo digestivo y del sistema respiratorio. Tiene un origen ecto-mesodermico. Se origina a partir de las crestas neurales.

Neurocráneo: de posición dorsal. Porción anterior del esqueleto axial que recubre al cerebro y órganos de los sentidos. De origen mesodérmico.

AGNATOS (PRIMEROS CRANEADOS)

Esplacnocráneo: 7 pares de arcos viscerales o branquiales. 0 premandibular (sólo en algunos agnatos fósiles), 1 mandibular, 2 hioideo, del 3 al 7 son branquiales.

Arco premandibular: en los agnatos fósiles que tienen premandibular. Tienen todos los arcos funcionales para la respiración, cada uno sostiene una branquia.

Neurocráneo: cápsulas olfatorias o nasales, ópticas, óticas o auditivas.

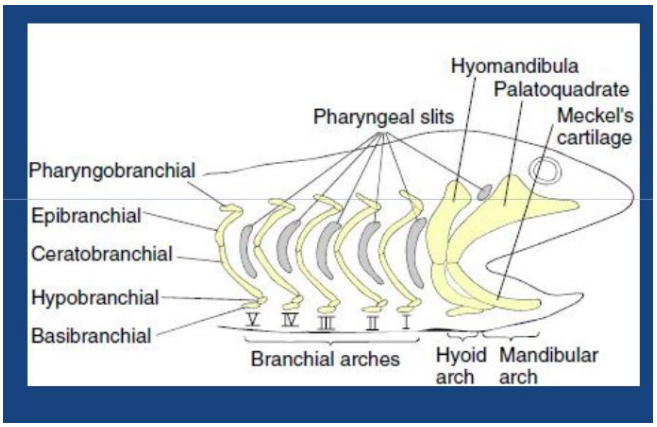
GNATOSTOMADOS

Clase Condrictios: vertebrados acuáticos con esqueleto cartilaginoso durante toda su vida. El cráneo se denomina condrocráneo. Se divide en subclases: elasmobranquios (tiburones y rayas), holocefálos (quimeras).

Esplacnocráneo en condrictios:

El premandibular está ausente (desaparece filogenéticamente en los agnatos), el primer arco es el mandibular.

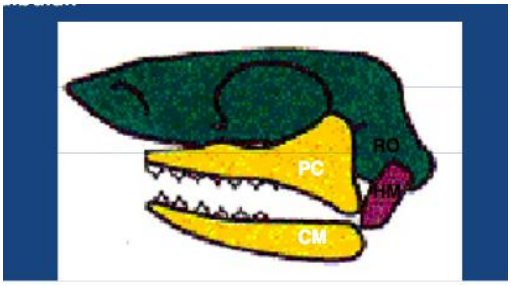
- El arco mandibular: detrás de la boca. Se encuentra en todos los craneados (excepto los agnatos). Se modifica en mandíbula y maxilar superior para sostener la boca. Se divide en Palatocuadrado (arriba) y cartílago de Meckel (abajo). El palatocuadrado crece hacia delante y en el margen superior, el cartílago de Meckel hacia adelante en el margen inferior. Ambos constituyen las mandíbulas. El extremo posterior del palatocuadrado se conecta al neurocráneo para suspender a la mandíbula.
- El arco hioideo se divide en hiomandibular (arriba), ceratohial (medio) y basihial (abajo).
- Arcos branquiales: faringobranquial (arriba), epibranquial, ceratobranquial, hipobranquial y basibranquial (abajo). Entre medio de los arcos las hendiduras branquiales.



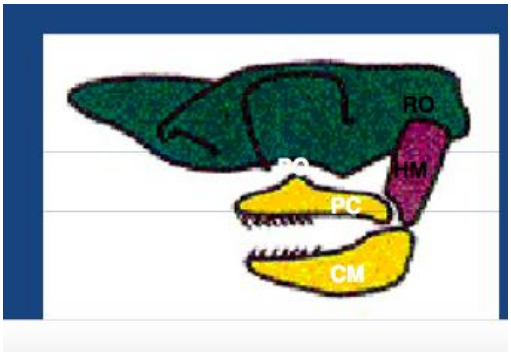
Los dos primeros pares de arcos (mandibular e hioideo) van a entrar en relación con el neurocráneo y de acuerdo a la forma en que se vinculan van a constituir distintos tipos de **suspensiones** (relación entre el esplacno y neurocráneo).

Tres clases de **suspensiones**:

- **Anfistílica** (interviene el hiomandibular). Se relaciona por un lado el neurocráneo con el palatocuadrado y por el otro el hiomandibular une el neurocráneo con la unión entre el palatocuadrado y el cartílago de Meckel. La unión del neurocráneo y el palatocuadrado se da de forma directa y móvil a partir de ligamentos. Condrictios primitivos y pocos actuales.



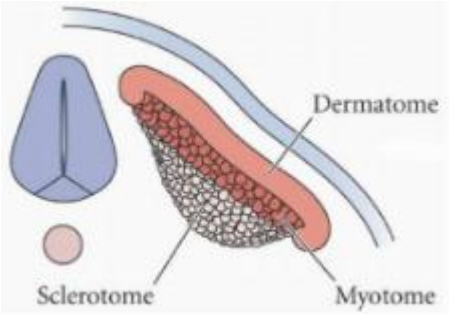
- **Hiostílica** (interviene el hiomandibular): es móvil pero indirecta, ya que el palatocuadrado no se une directamente al neurocráneo, sino que junto al cartílago de Meckel están sostenidos por el hiomandibular. El hiomandibular se une a la región ótica del neurocráneo por ligamentos. En la mayoría de peces actuales. Puede haberse dado de forma independiente o derivar de la anfistílica.



- **Autosistílica** (no interviene el hiomandibular): es inmóvil. El palatocuadrado se suelda a la base del neurocráneo. El arco hioideo se fragmenta y **el hiomandibular entra al servicio de la región ótica originando la columela –homólogo al estribo en mamíferos**-. En tetrápodos se denomina autostílica modificada.
- **Autodiastílica**: no interviene el hiomandibular. El palatocuadrado está sujeto al neurocráneo por ligamentos. El **arco hioideo** permanece completo pero cumple la función de un **arco branquial**. Presente en peces óseos primitivos. Es la suspensión más antigua. Además está presente en embriones de amniotas.

CAPAS GERMINALES DEL EMBRIÓN

- **Ectodermo**
  - sistema nervioso
  - epidermis
- **Mesodermo**
  - Epímero
    → Esclerótomo → cartílago y hueso condral (o austostósico)
    → Miótomo → musculatura estriada o voluntaria
    → Dermátomo → dermis y huesos de membrana o dérmicos (o alostósicos)



  - Mesómero → sistema urogenital
  - Hipómero
    → Esplacnopleura → musculatura lisa
    → Somatopleura → tejido conectivo

- **Endodermo** → epitelio respiratorio y digestivo.

MESODERMO:

El **epímero**, de posición dorsal y segmentado, dará origen a los **somitos**. Cada somito se dividirá en dermátomo, de posición externa, miótomo, intermedio, y esclerótomo, interno. El mesómero, situado entre el epímero y el hipómero, también se presenta segmentado. El hipómero, de posición inferior al mesómero,

es continuo (no segmentado) y se divide en una capa externa denominada somatopleura y otra interna llamada esplacnopleura.

Fases del desarrollo ontogenético del neurocráneo

En el transcurso del desarrollo ontogenético el neurocráneo va a pasar por diferentes estadios:

- cráneo membranoso (embriones)
- cráneo cartilaginoso (adultos)
- cráneo óseo (adultos)

Todos los vertebrados transitan las dos primeras etapas, pero no todos incursionan en la tercera.

Cráneo membranoso:

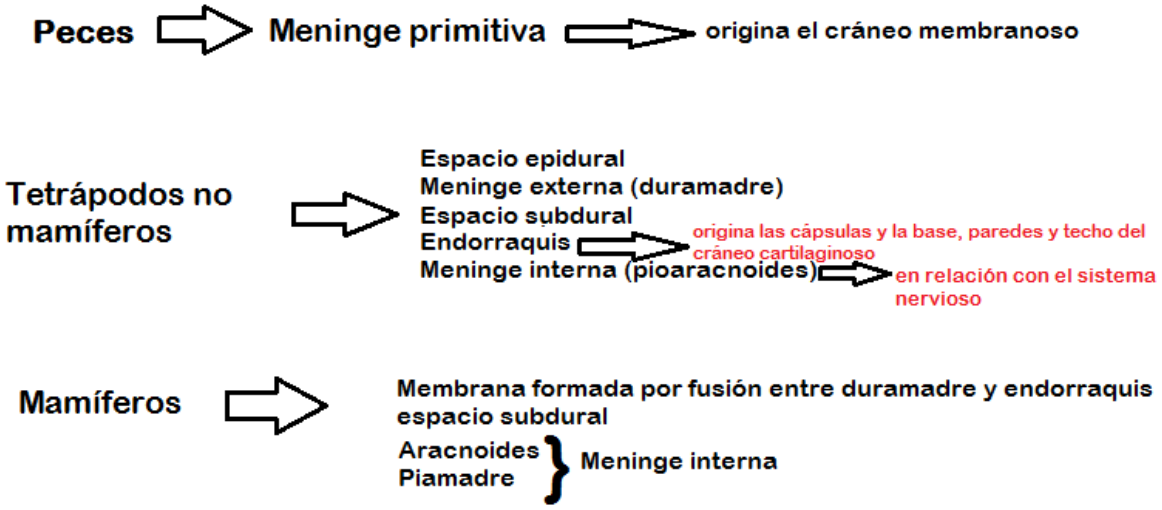
Presente en el estado embrionario de vertebrados, consta de tejido conjuntivo mesenquimatoso de **origen esclerotómico** (mesodérmico). Se desarrolla a partir de lo que se conoce como **meninge primitiva**, membrana que se forma alrededor del extremo cefálico del tubo neural. Esta meninge se divide en dos capas:

a- meninge interna o **endomeninge**, capa delgada y vascularizada que está en contacto con el tubo neural y no participa en la formación del neurocráneo, y
b- b- meninge externa o **ectomeninge**, de apariencia gruesa, resistente y fibrosa, que constituirá la duramadre (membrana) y sobre la cual se formará el "cráneo membranoso".

Sobre el cráneo membranoso (meninge externa) aparecerán los cartílagos relacionados con los órganos sensoriales y los restantes cartílagos que encerrarán el encéfalo (base, paredes y techo). Ningún vertebrado permanece en la fase de cráneo membranoso sino que a lo largo de su ontogenia alcanzan el estadio cartilaginoso.

Los peces presentan una única meninge: la **meninge primitiva**. En tetrápodos no mamíferos esa meninge se divide en una meninge externa y una interna. Esta última está íntimamente relacionada con el sistema nervioso y recibe el nombre de **pioaracnoides**. Fuera de la meninge externa o **duramadre** se desarrolla un **endorraquis** (membrana que origina cartílago y/o hueso). Por debajo de la duramadre existe un espacio subdural y por encima un espacio epidural.

En mamíferos esta disposición de dos meninges y endorraquis se modifica, ya que en torno al tubo neural la meninge interna (pioaracnoides de los no mamíferos) se divide formando una **piamadre**, bien adosada al sistema nervioso, y una **aracnoides**, por fuera. Por otro lado, fuera de este aracnoides los mamíferos presentarán una sola membrana, producto probablemente de la fusión entre duramadre y endorraquis y la desaparición del espacio epidural. De este modo, en mamíferos el cráneo quedará constituido de la siguiente forma (de adentro hacia afuera): piamadre, espacio subaracnoideo, aracnoides, espacio subdural y duramadre más endorraquis.



Cráneo cartilaginoso o condrocráneo:

Persiste toda la vida en ciclóstomos y condrictios. En vertebrados más avanzados se forma durante el desarrollo embrionario pero luego sufre una mayor o menor reducción, siendo sustituido por el osteocráneo. Se desarrolla por condrificación del cráneo membranoso o meninge externa, sobre el cual se constituyen diferentes **centros de condrificación** (cartílagos de la base, paredes y techo del neurocráneo y cartílagos relacionados con los órganos de los sentidos).

Cráneo óseo u osteocráneo:

Presente en el estado adulto de la mayoría de los vertebrados, de osteictios en adelante. Se desarrolla por la aparición de hueso condral a partir de **centros de osificación** dentro del condrocráneo (el cartílago se emplea como molde), osificaciones que darán lugar a un **osteocráneo condral**. También puede constituirse por la **agregación de hueso dérmico**, agregaciones que darán origen a un osteocráneo dérmico, **dermatocráneo**.

Ontogenia u origen embriológico del neurocráneo cartilaginoso

a) **Base**: Se origina a partir de una serie de cartílagos individuales que se expanden y se fusionan entre sí.
b) **Paredes laterales**: Se originan a partir de pilares cartilaginosos.
c) **Bóveda**: Puede ser completamente cartilaginosa (condrictios) o estar cerrada por cartílago sólo en la parte posterior (sobre la cual a partir de osteictios se producirán osificaciones), permaneciendo la parte anterior "abierta" (recubierta por una delgada membrana de tejido conjuntivo y piel: fontanelas). De peces óseos en adelante esa "abertura" será cerrada por osificaciones dérmicas.

Durante la ontogenia primero se edifica la base, luego las paredes laterales y por último el techo.

a) **Base** (por encima del paladar): Debajo de cada **cápsula óptica** se encuentra una **trabécula** o **cartílago precordal** (homólogo del arco premandibular); debajo de cada **cápsula ótica** se dispone un cartílago **paracordal** y detrás de estos últimos se ubican los **cartílagos occipitales**. Los cartílagos paracordales y occipitales se presentan a ambos lados de la notocorda, son paralelos a ella, en tanto los precordales se

encuentran por delante de la misma. La **cápsula olfatoria** o nasal consta de un cartílago que es el que forma la propia cápsula y se denomina olfatorio. Las trabéculas se van a extender hacia delante fusionándose con las cápsulas olfatorias, unión que formará una barra denominada **placa etmoidea**, que se prolongará hacia el frente dando lugar al rostro. Las trabéculas también se van a extender hacia atrás uniéndose a los cartílagos paracordales; entre los cartílagos precordales va a quedar constituido un espacio denominado fenestra o **ventana hipofisiaria**, sobre el cual se va a disponer la hipófisis. Detrás de esta fenestra (y delante de la ventana basicraneana) se va a formar la barra acrocordal. Los cartílagos paracordales van a crecer hacia los costados, fusionándose a las cápsulas óticas. Entre ellos va a quedar la ventana o **fenestra basicraneana**, por donde va a pasar la notocorda. Hacia atrás se van a unir con los cartílagos occipitales y van a constituir la **placa basilar**, ubicada detrás de la fenestra basicraneana. A diferencia de las cápsulas nasales y óticas, las cápsulas ópticas permanecerán libres para permitir el movimiento de los ojos.

Las **trabéculas** derivan del esplacnocráneo, son **homologas al arco Premandibular**, y están inervadas por el glosofaringeo. Decir glosofaringeo no es lo mismo que decir nervio trigemino, porque solo es UNA RAMA del trigemino, y en estos bichos de antaño aún esos nervios no estaban juntos.

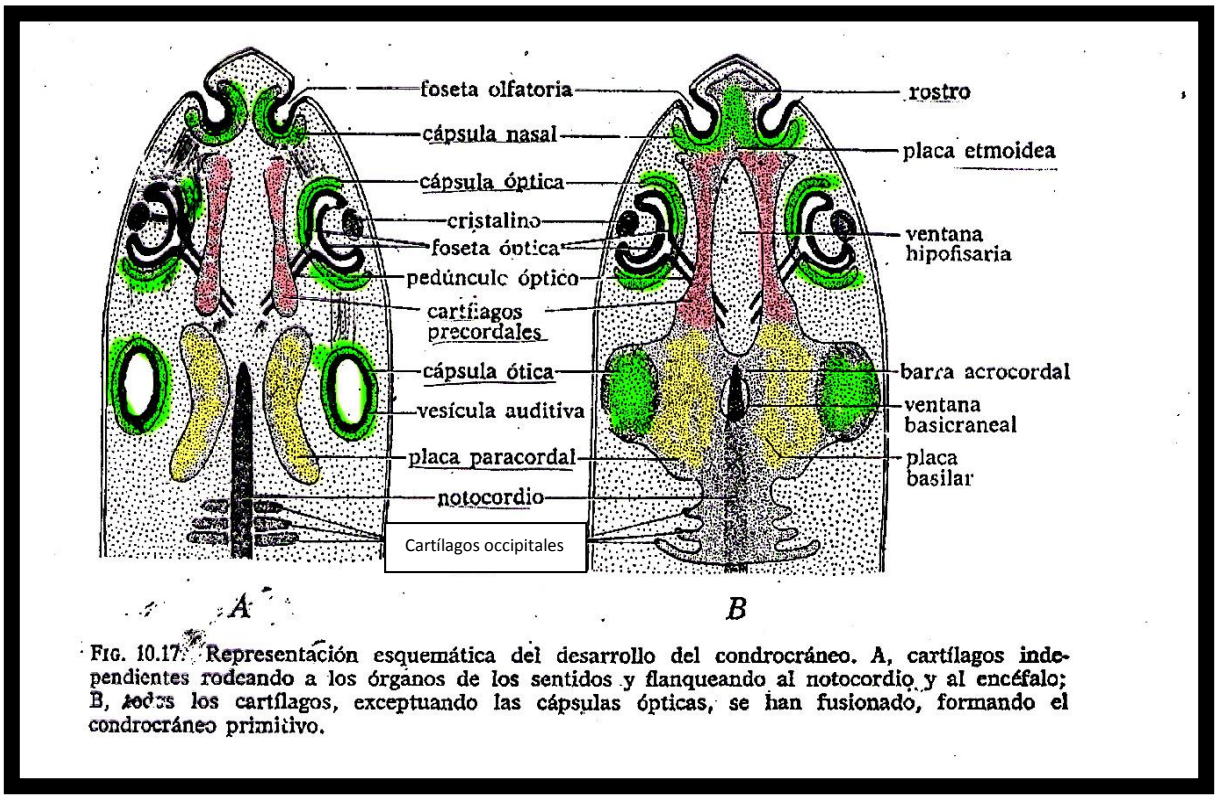


FIG. 10.17. Representación esquemática del desarrollo del condrocráneo. A, cartílagos independientes rodeando a los órganos de los sentidos y flanqueando al notocordio y al encéfalo; B, todos los cartílagos, exceptuando las cápsulas ópticas, se han fusionado, formando el condrocráneo primitivo.

b) **Paredes laterales**:

Las paredes laterales del neurocráneo van a surgir a partir de tres pilares a ambos lados del cráneo. Desde su posición sobre la base del neurocráneo van a comenzar a extenderse hacia arriba. El pilar posicionado delante de cada cápsula ótica (y detrás de las ópticas), denominado **antótico**, será el primero en aparecer.

Este pilar es el más constante en los vertebrados, aunque no existe en teleósteos, marsupiales ni placentarios.

El pilar posicionado delante de la cápsula óptica va a recibir el nombre de **preóptico**; apareciendo ontogenéticamente en segundo lugar y disponiéndose en la parte anterior de la trabécula.

El tercer pilar, denominado **metóptico**, se va a desarrollar desde la parte posterior de los cartílagos precordales. Entre estos tres pilares van a quedar fisuras a través de las cuales van a pasar nervios y vasos. A cada lado del cráneo y en posición dorsal se desarrollan en sentido longitudinal un par de cartílagos (**puentes**) denominados taenia marginalis posterior y anterior.

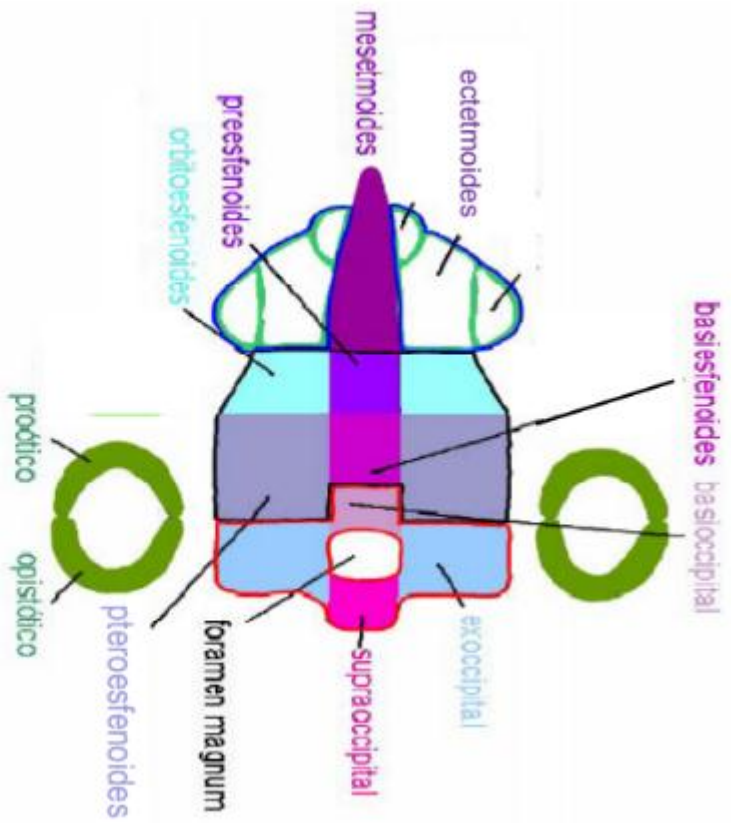
c) **Bóveda o techo**:

Se cierra por la formación de bandas de tejido cartilaginoso o **tectum**, que unen por arriba las paredes laterales construidas a partir de los pilares. Los tectum pueden ser 5, pero a menudo se presentan 3: el más posterior o caudal se denomina tectum **posterior** (presente en mamíferos y anuros) y se encuentra a nivel de los segmentos o cartílagos occipitales, a los cuales une en una especie de puente; el tectum que continúa en sentido cefálico es el **sinoticum** y une las cápsulas óticas (presente en mamíferos y anuros; es el único puente en algunos teleósteos, urodelos, reptiles y aves); y el tercer tectum se llama **transversal**, antecede al sinoticum y une la parte posterior de los cartílagos orbitarios (presente en anuros). Los tectum **epifisial**, dispuesto delante del sinoticum y que une los cartílagos orbitarios en la parte media, y **parafisial**, delante del epifisial y que une los cartílagos orbitarios en la parte anterior, son poco constantes y sólo los presentan algunos grupos. Cuando el condrocráneo se cierra totalmente (condrictios) en general están presentes todos los tectum, pero a partir de las formas osificadas la bóveda queda abierta y se cierra con cartílago sólo la parte posterior, siendo los tectum más constantes el posterior y el sinoticum. En tanto los huesos que se osifiquen a partir de los cartílagos serán de origen endocondral, **la porción anterior que quede "abierta" se cerrará a partir de huesos de membrana (dérmicos)**.

Con la base, paredes y techo finaliza la formación del neurocráneo cartilaginoso. A partir de peces óseos la base y paredes del condrocráneo presentarán diferentes **centros de osificación** que darán lugar a huesos endocondrales. En la **base** dichos centros/huesos se denominarán en sentido caudal- cefálico: basioccipital, basiesfenoidal, preesfenoidal y mesetmoidal, en tanto los centros/osificaciones de las paredes se llamarán: exoccipital, pteroesfenoides, orbitoesfenoides y ectetmoides, también en sentido caudal-cefálico. En el caso de la bóveda, si no aparecen cartílagos que la cierren será cerrada por huesos dérmicos (aunque suele aparecer un centro de osificación denominado supraoccipital).

Vista superior de neurocráneo de pez óseo. Osificaciones endocondrales: base, paredes y parte del techo (tectum posterior (supraoccipital). Osificaciones dérmicas: bóveda restante.

En la base del condrocráneo aparecen centros de osificación endocondral que en sentido postero-anterior se denominan: basioccipital, basiesfenoidal, preesfenoidal y mesetmoidal.



Centros de osificación **basales** → huesos **impares**, endocondrales (derivados de cartílagos basales)

Centros de osificación **laterales** → huesos **pares**, endocondrales (derivados de cartílagos basales, cartílagos orbitarios y cápsulas nasales)

Centros de osificación **superiores** → hueso impar y endocondral en el anillo occipital (derivado del téctum posterior) y huesos pares y dérmicos en los anillos anteriores

TIPOS DE CRÁNEOS SEGÚN LAS TRABÉCULAS

Platibásico: **las trabéculas quedan separadas** en la región orbito-temporal. Falta el tabique interorbital y la cavidad cerebral se extiende hasta las capsulas nasales. La base del cráneo es más ancha. Es más primitivo.

Tropibásico: **fusión temprana e íntima de las trabéculas**. Formación del tabique interorbital.

Tipos de osificación (peces óseos en adelante).

Esqueleto → tejido óseo y cartilaginoso: surge del tejido conjuntivo o conectivo de los organismos.

Hueso dérmico (**alostósico**): a partir de tejido conjuntivo, sin pasar por cartílago. Ejemplo: algunos huesos de la bóveda craneana (frontal, parietal, nasal, etc.).

Hueso endocondral (**autostósico**): a partir de cartílago (moldes cartilaginosos). Ej. Mayoría de los huesos de la base y paredes del neurocráneo. El cartílago sirve como molde preformado para el futuro hueso. SUSTITUCIÓN.

TIPOS DE HUESOS

- **Huesos largos**: costa de dos partes. La diáfisis en la parte más alargada, y los extremos son las epífisis.
- **Huesos planos**: Pelvis, escapula, algunos del cráneo. Por fuera son compactos, y por dentro esponjosos.
- **Huesos cortos**: vértebras.

ARTICULACIONES

- **Sinartrosis**: articulaciones inmóviles. Sutura.
- **Anfiartrosis**: el contacto de los dos huesos está dado por un ligamento fibroso. Ejemplo: vértebras y pubis
- **Diartrosis**: Los huesos se unen de un modo móvil, como en las extremidades, a través de una cápsula articular y membrana sinovial que lubrica la superficie.

Periostio: capa ósea externa formada por tejido conectivo denso que rodea al hueso. Presenta una sección externa fibrosa (fibroblastos) e interna de recambio (células osteogénicas osteoblastos). Esta última es responsable del aumento de grosor del hueso, que crece por adición de nuevas capas.

Endostio: membrana que recubre la superficie de la cavidad medular de huesos largos. En ella se encuentran las células osteoprogenitoras.

Pericondrio: capa de tejido conectivo denso, capa rica en células, que cubre la superficie externa del cartílago. Está formado por una capa externa fibrosa (fibroblastos) y una interna condrógena (condroblastos)

<u>Osificación y crecimiento de un hueso largo de mamífero</u>:

- A: fase cartilaginosa
- B y C: depósito de hueso endocondral esponjoso y pericondral compacto (negro)
- D: aparición de epífisis en ambos extremos (centros de osificación epifisiarios)
- E: aparición de la cavidad medular (blanco) por resorción del hueso endocondral. El crecimiento del hueso persistirá a través de las bandas de cartílago ubicadas entre la diáfisis y las epífisis.
- F: unión de las epífisis y diáfisis; las superficies extremas presentarán cartílagos articulares; la cavidad medular aumentará de tamaño en el centro de la diáfisis mientras ocurra el depósito de tejido óseo en la periferia.

DESARROLLO DEL OSTEOCRANEO (A PARTIR DE PECES OSEOS)

La mayoría termina siendo de tipo tropibásico.

Los huesos endocondrales o autostósicos originarán un osteocráneo condral empleando el cartílago como molde. La agregación de huesos dérmicos constituirá el osteocráneo dérmico o dermatocráneo.

En el transcurso del desarrollo embriológico ambos tipos de osificaciones van a formar **regiones óseas** que en sentido caudal-cefálico recibirán las siguientes denominaciones: occipital, esfeno-parietal-ótica, fronto-orbital y naso-etmoidal.

En el transcurso de la ontogenia el producto de estas dos clases de osificaciones va a entrar en íntima relación, llegando a constituir en algunos casos productos mixtos; por lo tanto en el neurocráneo óseo vamos a hallar tres tipos de huesos:

- Huesos endocondrales, condrales o autostósicos: surgen sustituyendo al cartílago (osificación endocondral), material que servirá como molde para el futuro hueso que llenará el espacio ocupado por el primero. Ejemplo: mayoría de los huesos de la base y paredes del neurocráneo
- huesos dérmicos, membranosos o alostósicos: se desarrollarán con plena independencia del cartílago, en zonas ocupadas por tejido mesenquimatoso, produciéndose una osificación denominada directa o intramembranosa. Ejemplo: gran parte de los huesos de la bóveda craneana y del rostro.
- huesos mixtos: comenzarán a formarse como huesos recubridores dentro del tejido conjuntivo pero luego se fusionarán con esbozos óseos condrales (formados a través de la sustitución de cartílago) o viceversa. Ejemplo: algunos huesos craneales como el supraoccipital.

Autostosis:

- **Área occipital**: basioccipital (1), exoccipitales (2), supraoccipital (1)
- **Area esfenoidea:** el basiesfenoides, el preesfenoides, el aliesfenoides, y los orbitosfenoides (pares)
- **Area etmoidea:** el mesetmoides, los etmoides (pares).
- **Area ótica:** opistótico, epiótico, proótico, pterótico, y el esfenótico. Se fusionan formando el PERIÓTICO.

Alostosis:

- Los parietales, los frontales, los nasales, los lagrimales, orbitales, maxilares.
- El parasfenoides o vómer en mamíferos y prevómeres (par).

Anillos de osificación: El neurocráneo está compuesto por cuatro anillos de osificación:

- **Anillo Occipital**: cartílagos paracordales, occipitales y tectum posterior
    - Basioccipital: en la base, impar, endocondral
    - Exoccipital: lateral, par, endocondral
    - Supraoccipital: superior, impar, endocondral o mixto (+ postparietal)

- **Anillo Parietal**: cartílagos precordales y polares o hipofisiario
    - Basiesfenoides: en la base, impar, endocondral.
    - Pteroesfenoides (peces; cartílago orbitario) o Pleuroesfenoides (anfibios, reptiles, aves; pilar antótico) o Aliesfenoides (mamíferos; epipterigoides): lateral, par, endocondral.

- Parietal: superior, par y dérmico

- **Anillo Frontal**: cartílagos precordales y polares.
  - Preesfenoides: en la base, impar, endocondral
  - Órbitoesfenoides: lateral, par, endocondral
  - Frontal: superior, par (puede fusionarse), dérmico

- **Anillo Nasal**: cartílagos precordales y cápsulas nasales
  - Mesetmoides: en la base, impar, endocondral
  - Ectetmoides: lateral, par, endocondral
  - Nasal: superior, par (puede fusionarse), dérmico

Neurocráneo óseo

- → Base: Basioccipital, Basiesfenoides, Preesfenoides, Mesetmoides
- → Paredes: Exoccipital, Pteroesfenoides o Pleuroesfenoides o Aliesfenoides, Órbitoesfenoides, Ectetmoides
- → Bóveda: Supraoccipital, Parietal, Frontal, Nasal

Cápsula ótica

- Proótico: anterior, par, endocondral (más constante)
- Opistótico: posterior, par, endocondral
- Epiótico: superior, par, endocondral

Las regiones del neurocráneo

Las regiones del neurocráneo se definen a partir del espacio o superficie que ocupan e incluyen todos los elementos óseos (endocondrales y dérmicos) que se posicionan dentro de las mismas. Las osificaciones endocondrales y dérmicas neurocraneales pueden agruparse en cuatro regiones (que coinciden espacialmente con los anillos de osificación, aunque no de manera exacta) y en sentido caudal-cefálico son:

→ **Región occipital**: prácticamente coincide con el anillo homónimo y al igual que este incluye los huesos occipitales condrales (basioccipital, exoccipitales y supraoccipital), pero en algunos grupos también incorpora huesos dérmicos de la región siguiente (parietal): postparietales o interparietal (dérmicos). Fusión filogenética.

→ Región **esfeno-parietal-ótica** o parieto-temporal: incluye los huesos esfenoides posteriores (basiesfenoides y pteroesfenoides), perióticos (proótico, epiótico, opistótico, esfenótico y pterótico), parietales, paraesfenoides y adyacentes (intertemporales -dérmicos-, supratemporales, tabulares de algunos vertebrados -dérmicos-, escamosos (-esplacnocráneo- dérmicos), entre otros. Existe una tendencia evolutiva

en tetrápodos a la desaparición de huesos de la bóveda craneana y a la formación de fosas y **fenestras** en la región temporal (los reptiles se clasifican a partir del número de fenestras que presentan en dicha región).

→ Región **fronto-orbital**: incluye los huesos esfenoides anteriores (preesfenoides y órbitoesfenoides) y frontales, con otros huesos que acompañan (post y prefrontales; pares, dérmicos), orbitales o circumorbitales (rodean la órbita, son pares y dérmicos: supraorbitales, suborbitales, preorbitales y postorbitales), lagrimales (anteriores a los orbitales, pares y dérmicos) y paraesfenoides.

→ Región **naso-etmoidal**: ubicada en la parte anterior del neurocráneo, formada por los huesos etmoidales (mesetmoides, ectetmoides y supraetmoides -impar, dérmico-), nasales, prevómeres (vómeres; dientes) y paraesfenoides.

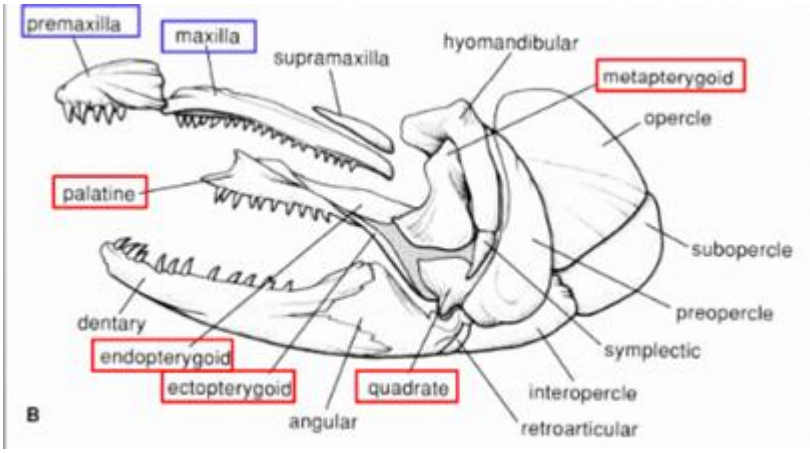
Paladar (primario): constituido por la fusión de elementos del neuro y esplacnocráneo, diferentes huesos dérmicos que forman el techo de la cavidad bucal:

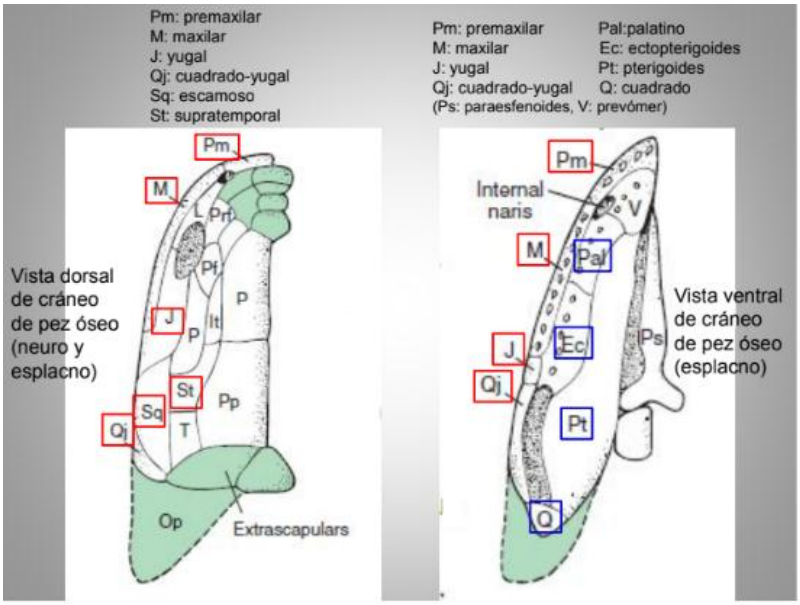
- Prevómer (neuro) Par
- Pterigoides (esplacno) par
- Paraesfenoides (neuro) Impar
- Palatino (esplacno) Par
- Ectopterigoides (esplacno) Par

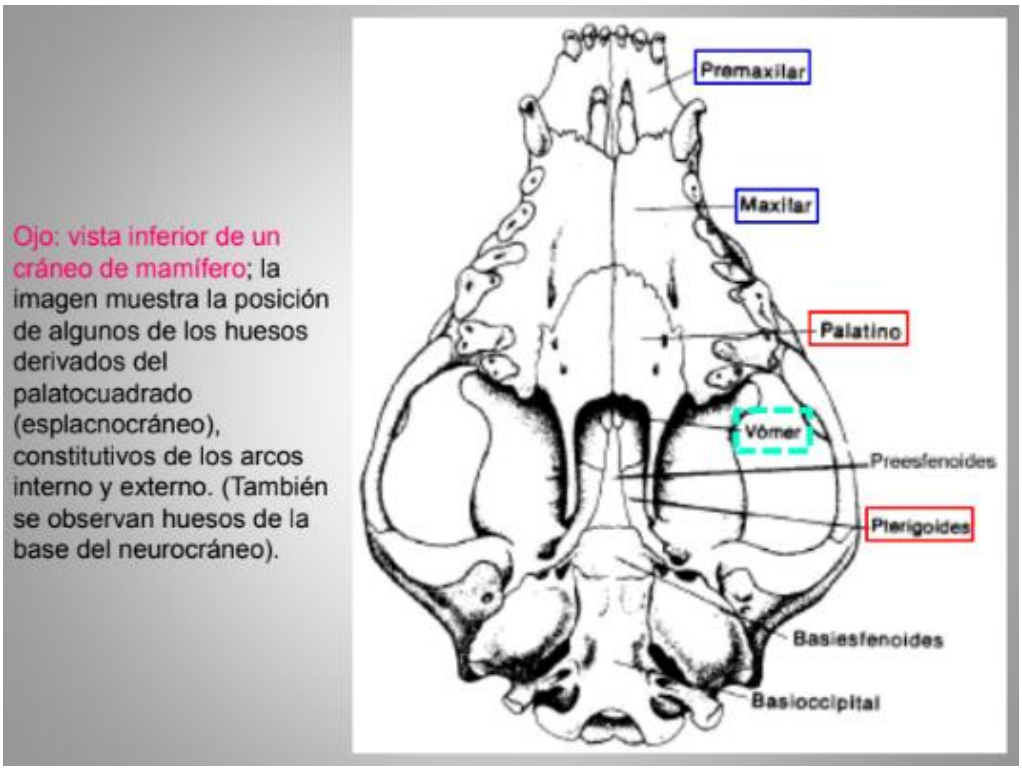
Osificaciones del esplacnocráneo

Palatocuadrado

- Alrededor, sobre tejido membranoso del dermátomo:
  - Premaxilar: anterior, par, dérmico
  - Maxilar: detrás del premaxilar, par, dérmico
  - Yugal: detrás del maxilar, par, dérmico
  - Cuadrado-yugal: detrás del yugal, par, dérmico
  - Escamoso: arriba del cuadrado-yugal, par, dérmico
  - Supratemporal: sobre el escamoso, par, dérmico
- Por dentro
  - Palatino: par, dérmico o mixto
  - Pterigoide: detrás del palatino, par, dérmico
  - Cuadrado: detrás del pterigoide, par, endocondral

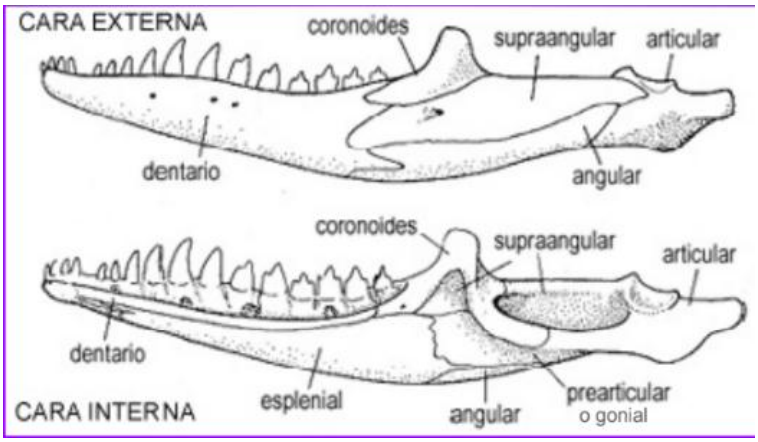

premaxilla
maxilla
supramaxilla
hyomandibular
metapterygoid
opercle
palatine
subopercle
preopercle
dentary
endopterygoid
symplectic
ectopterygoid
quadrate
interopercle
angular
retroarticular
B


Pm: premaxilar
M: maxilar
J: yugal
Qj: cuadrado-yugal
Sq: escamoso
St: supratemporal
Vista dorsal de cráneo de pez óseo (neuro y esplacno)
Pm
M
L
Prf
Pf
P
J
P
It
St
Pp
Sq
T
Qj
Op
Extrascapulars
Pm: premaxilar
M: maxilar
J: yugal
Qj: cuadrado-yugal
(Ps: paraesfenoides, V: prevómer)
Pal:palatino
Ec: ectopterigoides
Pt: pterigoides
Q: cuadrado
Pm
Internal naris
V
M
Pal
Ps
J
Ec
Qj
Pt
Q
Vista ventral de cráneo de pez óseo (esplacno)



Cartílago de Meckel

- Dentario: alrededor del cartílago de Meckel, par, dérmico
- Coronoides: detrás del dentario, hacia arriba, par, dérmico
- Suprangular: por fuera y arriba, par, dérmico
- Angular: por fuera y abajo, par, dérmico
- Articular: posterior, par, endocondral
- Esplenial: interior, par, dérmico, delante del gonial.
- Gonial (o prearticular): interior, par, dérmico, de posición inferior



Derivados del arco hioideo según Gavrilov**: todos endocondrales**

- Hiomandibular (par)
- Simpléctico (par)
- Estilohial (par)
- Epihial (par)
- Ceratohial (par)
- Hipohial (par)
- Basihial (impar)

Opérculo

Neoformación. Estructura presente en peces óseos. Existe un opérculo a cada lado del cuerpo, recubriendo las branquias. Su límite posterior habitualmente marca la separación entre la cabeza y el tronco. Su parte dura o esqueleto está constituida habitualmente por cuatro huesos **dérmicos** que se apoyan o se relacionan con el arco hioideo (ceratohial). Estos huesos se conocen genéricamente como "operculares", pero individualizados reciben los siguientes nombres:

- Preopercular (anterior, apoyado sobre el hiomandibular)
- Opercular (posterior)
- Subopercular (posteroinferior)
- Interopercular (anteroinferior)

Arcos branquiales (igual que en fase cartilaginosa)

- → Faringobranquial
- → Epibranquial
- → Ceratobranquial
- → Hipobranquial
- → Basibranquial

Suspensiones (Kardong)

- **Paleostílica**: en agnatos. Ninguno de los arcos viscerales se une directamente al neurocráneo.
- **Autostílica**: placodermos y acantodes. El arco mandibular se une al cráneo de forma inmóvil a través del palatocuadrado, sin participar el arco hioideo.
- **Autodiastílica**: no interviene el hiomandibular. El palatocuadrado está sujeto al neurocráneo por ligamentos. El **arco hioideo** permanece completo pero cumple la función de un **arco branquial**. Presente en peces óseos primitivos. Es la suspensión más antigua. Además está presente en embriones de amniotas.
- **Metautostílica**: en anfibios, reptiles y aves. El esplacno se fija al neuro a través del **cuadrado**, hueso formado en la parte posterior del palato-cuadrado. El hiomandibular no interviene, sino que da lugar a la **columnilla –homólogo al estribo en mamíferos-**.

- **Anfistílica**: en tiburones primitivos y en **ripidistios**. La mandíbula se une anteriormente al neurocráneo por la región ótica mediante el palatocuadrado y posteriormente por el hiomandibular. En tiburones modernos: anfistílica modificada.
- **Hiostílica**: peces modernos. El esplacno se une al neuro a través del hiomandibular. A menudo participa el hueso **simpléctico** (derivado del arco hioideo).
- **Craneostílica**: en mamíferos. La mandíbula superior se une directamente al neurocráneo de forma inmóvil. La mandíbula inferior está formada solamente por el dentario, de origen dérmico. El palatocuadrado da lugar al yunque y el cartílago de Meckel al martillo, del oído medio. El dentario, único hueso que queda en la mandíbula, se relaciona con el neurocráneo a través del **escamoso**.

FILOGENIA

Clase peces →Peces Óseos u Osteictios

- Subclase Acantodes (†): Silúrico-Pérmico, tiburones espinosos, arco hioideo es branquial funcional
- Subclase Sarcopterigios: Devónico-Reciente (alteas lobuladas)
    - → Orden Dipnoi
    - → Orden Crosopterigios: (aletas carnosas)
        - Suborden Ripidistia (†): Devónico-Pérmico, ancestros de anfibios laberintodontes
        - Suborden Actinistia: Latimeria (celacanto)
- Subclase Actinopterigios: Devónico-Reciente, demás (aletas radiadas) (todos peces óseos conocidos).

RIPIDISTIOS

- cráneo chato y alargado hacia atrás (rasgos que se revertirán filogenéticamente),
- neurocráneo **dérmico** muy desarrollado, dividido en dos bloques
- órbitas dispuestas bien adelante, dejando un segmento preorbitario corto y uno postorbitario largo,
- presencia de **coanas** (aperturas nasales internas),
- **dientes laberínticos** (dientes con esmalte replegado laberínticamente),
- **aparición del hueso epipterigoides** (**osificación endocondral derivada del palatocuadrado**) en el **paladar**.
- hiomandibular muy desarrollado.

En el orden crosopterigios (incluidos los ripidistios) los diferentes elementos del arco hioideo se presentan osificados y conservan los nombres asignados al resto de los peces óseos: hiomandibular, ceratohial y basihial. Por otro lado, los arcos branquiales se reducen y pasan a integrar la **laringe**, estructura que se presenta por primera vez en peces óseos pulmonados. Los crosopterigios, fundamentalmente los ripidistios, presentan caracteres que los acercan a los primeros tetrápodos y comparten estructuras homólogas con los anfibios.

Los **huesos dérmicos de la bóveda** son muy numerosos y se los divide en 4 series:

Serie Central (rojo):

- Rostral: adelante, pequeño, par (pares)
- Frontal: detrás del rostral, par
- Parietal: detrás del frontal, par, la articulación intracraneana separa parietal y postparietal)
- Postparietal: detrás del parietal, par

Serie Circumorbital (azul):

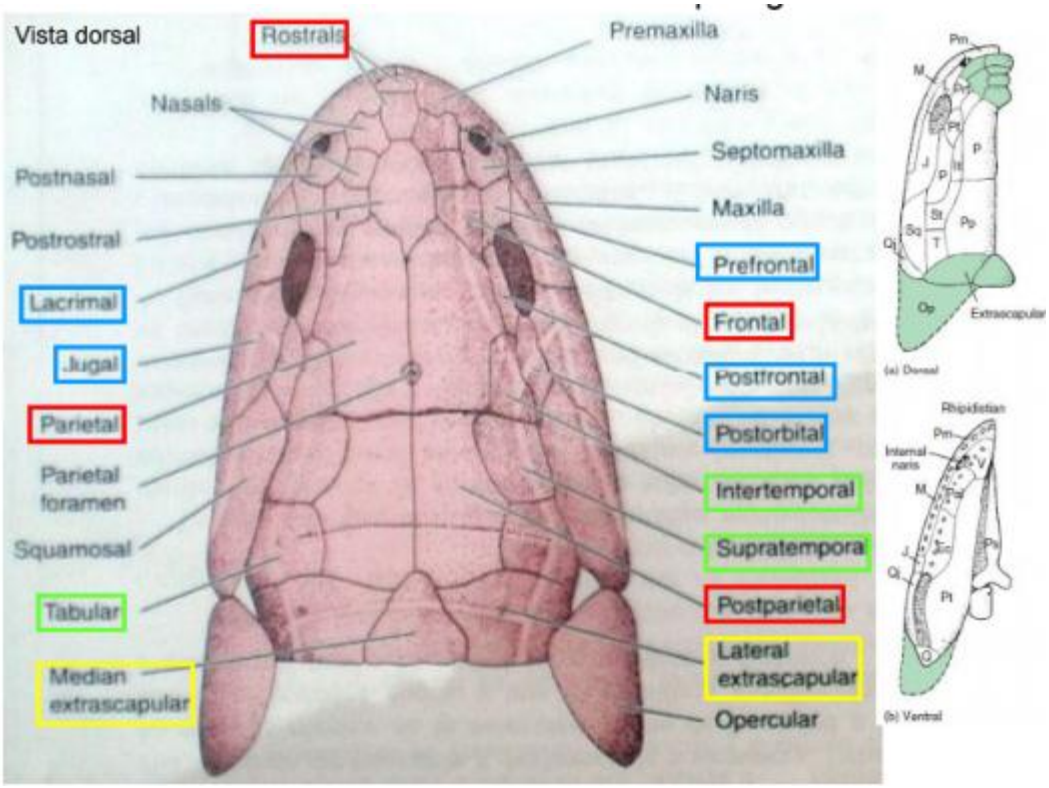
- Prefrontal: delante y encima de la órbita, par
- Postfrontal: contacta al prefrontal por detrás, par
- Postorbital: detrás de la órbita, par
- Lagrimal: adelante y hacia debajo de la órbita, par

Serie Temporal (verde):

- Intertemporal: adelante, par
- Supratemporal (esplac.): en el medio, par
- Tabular: posterior, par

Serie Extraescapular (amarillo):

- Extraescapular lateral: lateral, par
- Extraescapular medio: medio, impar



Suspensiones en Crosopterigios: hiostílica y anfistílica

CLASE ANFIBIOS

- Subclase Lephospóndilos (†)
- Subclase Lissamphibia (anfibios actuales)
- **Subclase Laberintodontes** (†): Devónico-Pérmico, dientes laberínticos, muy replegados, con esmalte y dentina.
    - Orden Ictiostegalia (†) → Género Ictiostega: surge en el Devónico supr.
    - Orden Temnospondili (†) → línea Batracomorfa: batracios
    - **Orden Antracosauria** (†) → línea Reptiliomorfa: anfibios que evolucionan hacia reptiles

Los anfibios surgen de crosopterigios ripidistios en el Devónico superior (400 M.A.). Algunos de los cambios más notables que exhiben respecto a estos últimos son: paso de un medio acuático a uno terrestre, movilidad a través de patas (no por natación) y respiración por medio de pulmones (no branquias).

Los anfibios laberintodontes fueron los **primeros tetrápodos** que aparecieron; sus extremidades derivan de las aletas pares (pectorales y pélvicas) de crosopterigios. Las aletas impares desaparecen (dorsal/es, anal y caudal). Dentro de la subclase Laberintodontia aparece en primer lugar el orden Ictiostegalia, orden dará origen a los órdenes Temnospondili (línea batracomorfa) y Antracosauria (línea reptiliomorfa). Estos dos últimos órdenes conservarán gran parte de los caracteres morfológicos de Ictiostegalia.

Con los anfibios aparece el oído medio (El oído interno aparece en peces y el externo en mamíferos); la cavidad del mismo se va a extender desde la fenestra oval del oído interno hasta la membrana timpánica que separa el oído medio del externo. En esta cavidad se va a ubicar la columnilla auricular o columella auris, primer huesecillo del oído medio. **La columnilla deriva del hiomandibular**, presenta una porción cartilaginosa y en algunos grupos puede persistir como columnilla, en tanto en otros dará origen a un elemento óseo llamado estribo y otro cartilaginoso denominado extraestribo (porción que se diferenciará tardíamente de la columnilla). El estribo se apoya sobre la fenestra o ventana oval y el extraestribo contacta con la membrana timpánica.

ORDEN ICTIOSTEGALIA:

Primeros anfibios, derivan directamente de crosopterigios ripidistios. Aún se mantienen relativamente ligados al medio acuático y conservan rasgos pisciformes de sus ancestros filogenéticos; este orden dará origen a los restantes órdenes de la subclase laberintodontia.

En relación a los elementos óseos dérmicos que componían el cráneo de los crosopterigios ripidistios:

- la serie central se conserva pero se reducen los rostrales,
- la serie circumorbital se mantiene,
- la serie temporal se mantiene pero puede desaparecer el intertemporal,
- **la serie extraescapular desaparece** separándose el cráneo de la cintura escapular.
- la articulación intracraneana se mantiene parcialmente, porque persiste a nivel endocondral pero se pierde a nivel dérmico o externo.

- Entre los huesos tabular y escamoso aparece la escotadura o muesca ótica, muesca sobre la cual apoyará la membrana timpánica.
- En Ictiostegalia persisten los huesos dérmicos preopercular y subopercular
- (este último puede faltar), pero los restantes operculares -opercular propiamente dicho e interopercular- se pierden en el transcurso de la evolución.
- Las órbitas se desplazan hacia atrás, el sector preorbitario comienza a alargarse y el postorbitario tiende a reducirse.
- Los adultos del orden ictiostegalia presentan un esqueleto visceral reducido respecto a los crospoterigios ripidistios.
- **aparece el oído medio**: el hiomandibular se incorpora al neurocráneo (oído medio) formando la columella auris,
- la cavidad del oído medio se origina a partir de la cámara branquial dispuesta entre el arco mandibular y el hioideo, cámara que se atrofia y pierde su función respiratoria propia.

ORDEN TEMNOSPONDILI:

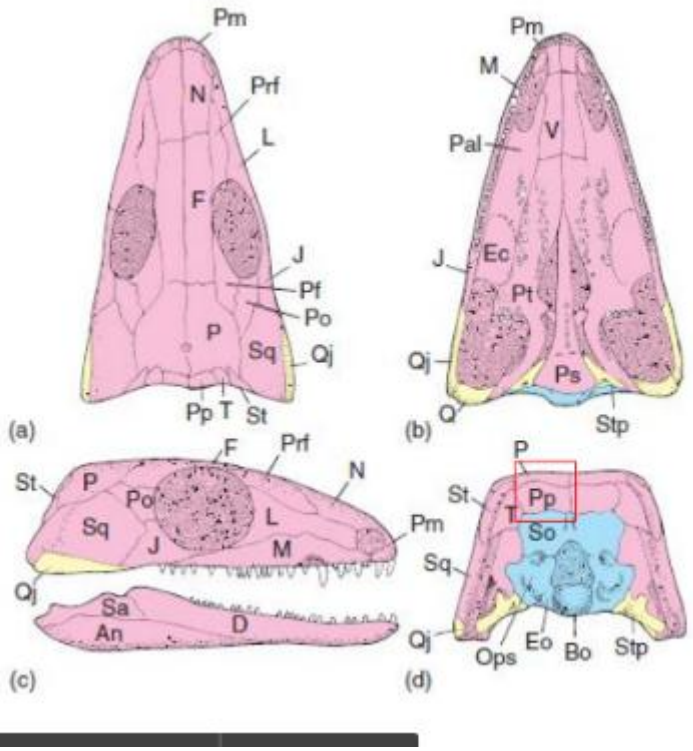
La órbita tiende a desplazarse hacia atrás; el lagrimal se encuentra lejos de la órbita, limitando con la narina (condición que demuestra la dependencia de estos anfibios al medio acuático), sin glándula lagrimal.

ORDEN ANTRACOSAURIA

Los anfibios laberintodontes de este orden están posicionados evolutivamente en la línea de los amniotas (amniotas: presentan huevo con varias capas, una de ellas es el amnios que permite la independencia del huevo del agua). Sus características generales son: huesos parietal y tabular en contacto, cráneos altos y angostos; mantienen la muesca ótica; las órbitas están desplazadas hacia los lados; tienen intertemporal; el hueso lagrimal aun limita con la narina pero tiende a desplazarse hacia atrás y a conectarse con la órbita (condición terrestre); tienen **un sólo cóndilo occipital formado por la fusión del basioccipital y exoccipitales**; el **paladar no está fenestrado** y la relación maxilares-neurocráneo es **metautostílica**.

Cráneo de amniota temprano. (Obsérvese la posición del hueso postparietal, hueso que durante la evolución filogenética se fusionará al complejo occipital convirtiéndolo en mixto).

angular (An), basioccipital (Bo), dentario (D), ectopterigoide (Ec), exoccipital (Eo), frontal (F), yugal (J), lagrimal (L), maxilar (M), nasal (N), opistótico (Ops), parietal (P), palatino (Pal), postfrontal (Pf), premaxilar (Pm), postorbital (Po), postparietal (Pp), prefrontal (Prf), paraesfenoide (Ps), pterigoide (Pt), cuadrado (Q), cuadradoyugal (Qj), surangular (Sa), supraoccipital (So), supratemporal (St), escamoso (Sq), estribo (Stp), tabular (T), prevómer (V).



CLASE REPTILIA (SAURÓPSIDOS)

Los reptiles se diferenciaron a partir del periodo Carbonífero (360-290 M.A.) de la era Paleozoica. Se distinguen entre sí por el número de **arcos cigomáticos** que delimitan cavidades, ventanas o **fenestras**, orificios laterales que aparecen filogenéticamente en esta clase y que pueden presentarse en número de 2, 1 o ninguno.

En tetrápodos existe una tendencia evolutiva hacia la reducción numérica de huesos de la bóveda craneana (por desaparición o fusión con otros elementos óseos).

Las fenestras o ventanas temporales son aberturas del cráneo, sobre ambos laterales, posicionadas detrás de las órbitas oculares. Su función principal consiste en aligerar el peso del cráneo y ofrecer puntos de fijación para la inserción de los músculos de las quijadas, incrementando en los reptiles la fuerza masticatoria.

Clasificación de los reptiles a partir del número de fenestras o ventanas temporales:

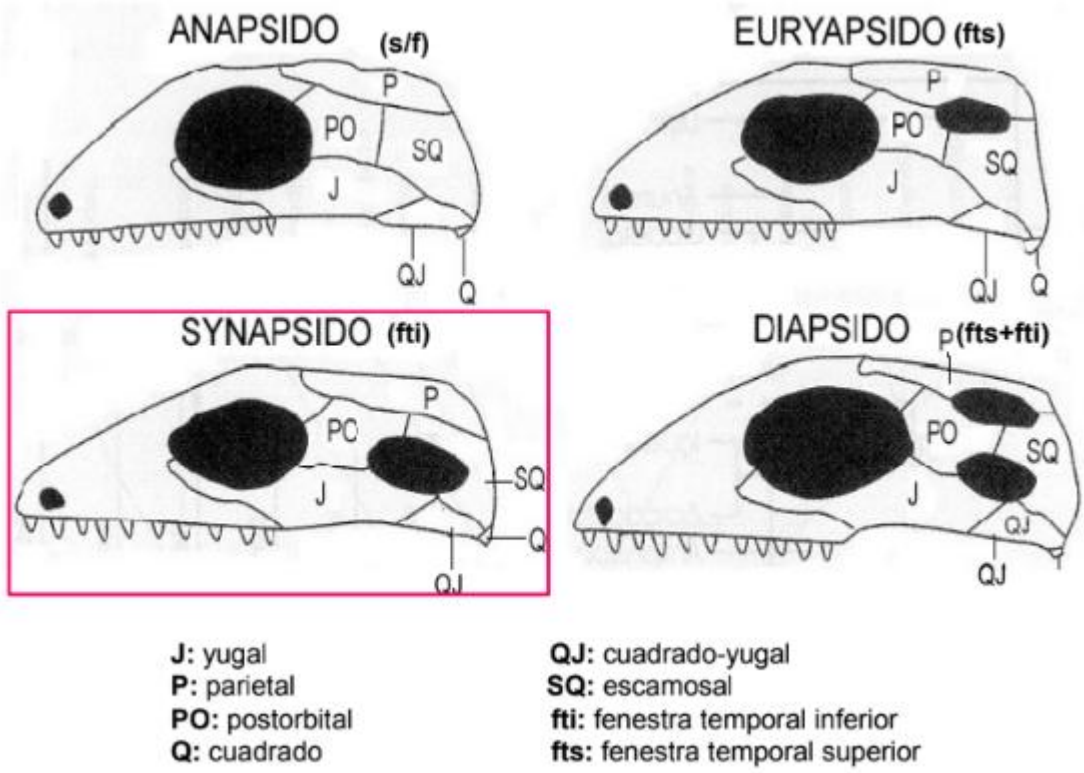
- Subclase Anápsidos: sin fenestra - sin arco cigomático.
  - → Orden Cotilosaurios (†): Carbonífero y Pérmico, originaron a todos los demás reptiles
  - → Orden Quelonios → tortugas (actuales)

- → Subclase Euryápsidos (†): 1 fenestra superior - 1 arco cigomático

- → Subclase **Sinápsidos** (†): Carbonífero superior, 1 fenestra inferior - 1 arco cigomático

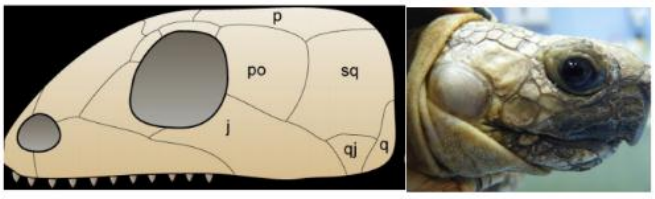
- → Pelicosaurios (originan a los terápsidos)
- → **Terápsidos o reptiles mamiferoides**: Pérmico

- Subclase Diápsidos: 2 fenestras (1 superior y 1 inferior) - 2 arcos cigomáticos
  - → Orden Arcosaurios → dinosaurios (†), cocodrilos y ancestros de aves
  - → Orden Lepidosaurios → tuátaras, lagartos, serpientes y anfisbenios o culebrillas ciegas



Subclase Anápsidos:

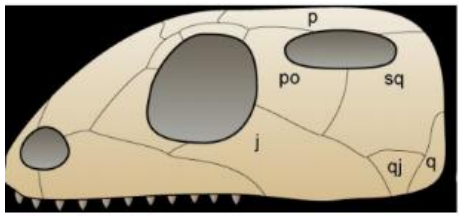
Primeros reptiles. El cráneo está formado por un bloque casi cerrado, salvo por la presencia de dos orificios nasales, dos oculares y un quinto orificio para el ojo pineal (presente también en anfibios y algunos peces). Los integrantes de este grupo carecen de paladar secundario. Del orden cotilosaurio surgieron todos los reptiles: sinápsidos, diápsidos y euryápsidos.



Subclase Euryápsidos:

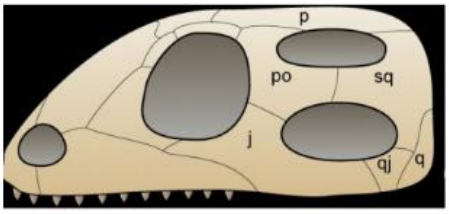
La fenestra es de posición superior (latero-superior) y se encuentra limitada arriba por el hueso parietal y debajo por los huesos postorbital (adelante) y escamoso (detrás); estos dos últimos constituyen el arco

cigomático. (Los límites de esta ventana coinciden con los de la fenestra superior de un reptil diápsido). Ejemplo: plesiosaurios.



Subclase Diápsidos:

Exhiben dos fenestras. La fenestra superior se encuentra limitada arriba por el hueso parietal y abajo por el postorbital y escamoso, huesos ubicados delante y detrás de la misma, que constituyen el primer arco cigomático o arco cigomático superior. Por otro lado, la vacuidad inferior está limitada arriba por los huesos que forman el primer arco y abajo por el yugal y cuadrado-yugal, formando estos dos últimos el segundo arco cigomático o arco cigomático inferior.



Subclase Sinápsidos:

La fenestra es de posición inferior (latero-ínfera) y aparece limitada arriba por los huesos postorbital (adelante) y escamoso (detrás) y abajo por el yugal (adelante) y el cuadrado-yugal (detrás); estos dos últimos forman el único arco cigomático presente en este grupo. (Los límites de esta ventana coinciden con los de la fenestra inferior de un diápsido).

De esta subclase surgen dos grupos de reptiles: Pelicosaurios y Terápsidos o Reptiles Mamiferoides.

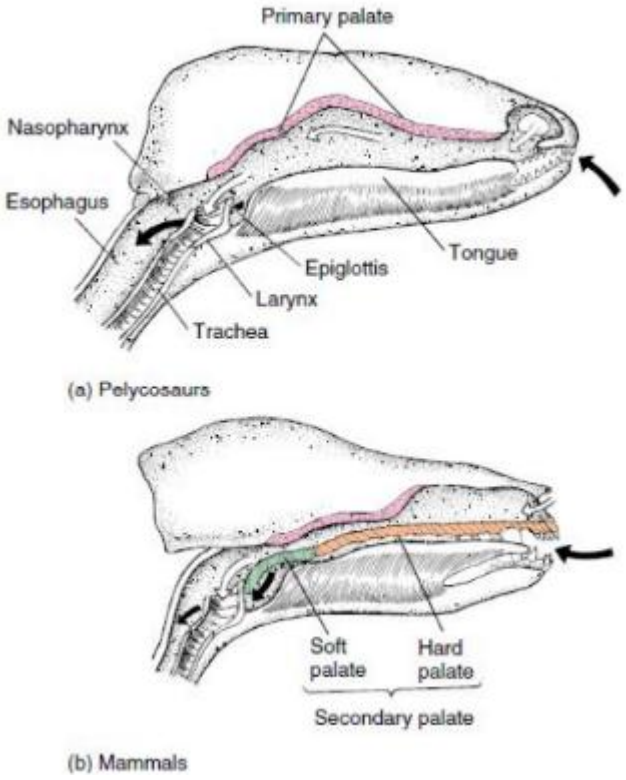
Terápsidos o reptiles mamiferoides:

Aparecieron en el periodo Pérmico (290-250 M.A.) de la era Paleozoica (los mamíferos lo hicieron en el periodo Triásico -250-205 M.A- de la era Mesozoica). Derivados de reptiles Pelicosaurios, existieron diferentes grupos reunidos a menudo bajo la clasificación de: primitivos, intermedios y avanzados. De terápsidos avanzados surgirán los primeros mamíferos.

Se les adjudica el calificativo “mamiferoides” porque presentan numerosos caracteres mamalianos (cuerpo elevado del suelo, **dentición heterodonta** - dientes morfológica y funcionalmente distintos-, entre otros rasgos). No obstante, a pesar de los rasgos mamalianos no se los considera mamíferos porque los huesos cuadrado y articular aún no se han incorporado al oído medio (hecho que tendrá lugar recién en mamíferos), sino que ambas osificaciones participan de la suspensión, siendo dicha suspensión de tipo autostílica: cuadrado- articular. No tienen extraestribo.

Caracteres mamiferoides de Terápsidos: (surgen en este grupo -reptiles no terápsidos carecen de ellos-)

- **Paladar secundario** (terápsidos: huesos del paladar primario más prevómer; en mamíferos: huesos del paladar primario más vómer mamaliano, sin prevómer). El paladar secundario permite una separación clara entre la cavidad bucal y el conducto por el cual circula el aire que ingresa por las narinas y es conducido hacia la parte posterior de la boca. Las aperturas nasales internas (coanas) dejarán de ser directas a la boca y se retrasarán hasta cerca de la glotis. Esta separación, presente en reptiles mamiferoides avanzados, permite atribuir a este grupo la presencia de dicho paladar. El paladar secundario se formará a partir de la extensión de huesos presentes en formas primitivas, entre ellos premaxilar, maxilar y palatino.



- **Arco cigomático mamaliano** (terápsidos y mamíferos: formado por **yugal y escamoso**)
- **Cresta sagital diferenciada** (terápsidos y mamíferos): El **parietal** va a desarrollar una mayor superficie para la inserción de musculatura masticatoria y en la parte superior se va a comprimir formando una cresta sagital.
- **Dentario desarrollado** (terápsidos: con persistencia de postdentarios; mamíferos: sin postdentarios)
- **Apófisis coronoides** (terápsidos y mamíferos): proceso surgido del hueso dentario.
- **Dos cóndilos occipitales** (terápsidos y mamíferos: formados por los huesos **exoccipitales**)
- **CAVUM EPIPTERICUM** (terápsidos extracraneano; mamíferos: intracraneano)
- Epipterigoides ensanchado (terápsidos conservan pleuroesfenoides; mamíferos: aliesfenoides derivado del epipterigoides, sin pleuroesfenoides)

Dentario desarrollado: tendencia filogenética al desarrollo del hueso dentario y reducción de elementos postdentarios; estos últimos aún no se han perdido en terápsidos (en mamíferos algunos darán lugar a nuevos componentes óseos: articular → martillo; gonial → apófisis anterior del martillo; angular y/o

surangular → timpánico. El hueso coronoides será reemplazado por una apófisis coronoides derivada del dentario. El esplenial desaparece).

Cavum epiptericum o cavidad epiptérica: espacio que aparece entre el **epipterigoides** (por fuera) y el **pleuroesfenoides** (por dentro). La cavidad epiptérica, en principio extracraneana, se volverá intracraneana en mamíferos una vez que desaparezca el pleuroesfenoides. La nueva cavidad constituida (ahora intracraneana) va a ofrecer mayor espacio para el **desarrollo del cerebro**.

Modificaciones que experimenta el cráneo de un reptil terápsido: (a) ascenso de la fenestra temporal y mayor extensión del hueso dentario (b) fenestra temporal limitando en la parte superior con los huesos parietales y debajo el arco cigomático mamaliano (c) extensión de los huesos premaxilar, maxilar y palatino para formar el paladar secundario (d) doble cóndilo occipital (e) fenestra temporal fusionada con la órbita (f) aparición del paladar secundario a partir de la extensión de los huesos mencionados en (c) y formación de las coanas secundarias.

Los terápsidos siguen siendo reptiles porque:

- Mantienen el postorbital (ausente en mamíferos) y el proótico (**los perióticos -pro, epi y opistótico- originarán el hueso petroso en mamíferos**).
- **No presentan complejos óseos**.
- El paladar secundario se encuentra constituido por huesos presentes en grupos primitivos: prevómeres, premaxilares, maxilares, palatinos y en algunos también los pterigoides.
- **Aún se conservan los huesos cuadrado y articular en las quijadas superior e inferior respectivamente.**
- El hueso dentario abarca la mayor parte de la arcada inferior pero aún **persisten los elementos postdentarios**, que en la transición hacia mamíferos van a reducirse para luego desaparecer (esplenial y coronoides), o reducirse para migrar posteriormente al oído medio (neurocráneo) para formar nuevos componentes del mismo: articular → martillo, gonial → apófisis del martillo, angular o suprangular → timpánico. El hueso coronoides será reemplazado por la apófisis coronoides derivada del dentario.
- En algunos grupos muy avanzados los huesos dentario y escamoso alcanzan a tomar contacto, pero la relación entre el arco mandibular y el neurocráneo aún no es craneostílica o dentario-escamosal (típica de mamíferos), sino que se establece por medio de los huesos cuadrado y articular (recién en la clase Mammalia estos dos últimos huesos migrarán al oído medio).

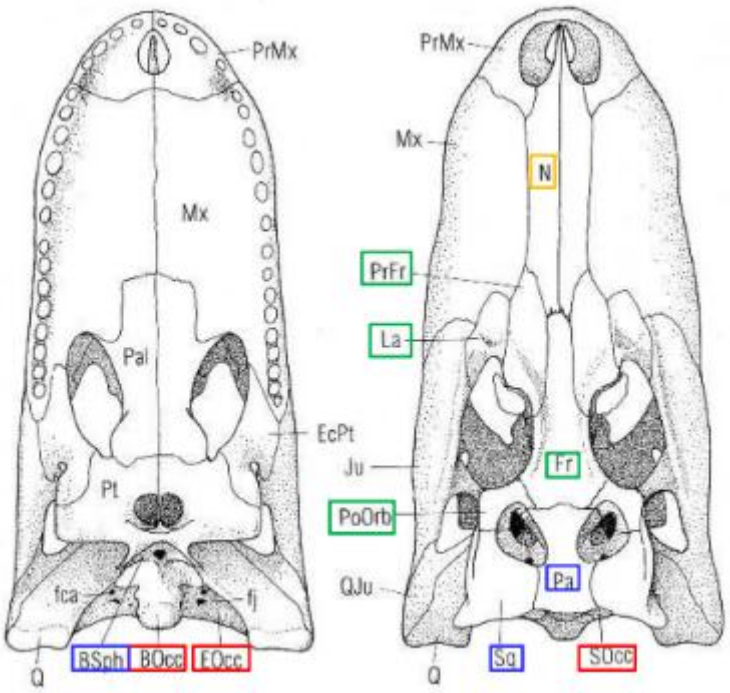
En la región occipital se mantienen los huesos postparietales (en mamíferos se fusionan en uno solo, el interparietal, que se incorpora al supraoccipital) y tabular (desaparece en mamíferos). (Los huesos de la bóveda craneana aun no forman los complejos óseos que caracterizarán el cráneo de un mamífero).

- Lagrimal: si bien en algunos grupos de terápsidos aparece muy próximo a la órbita, en general aun no está conectado con la misma.
- Presentan pleuroesfenoides, hueso desarrollado a partir del pilar antótico.
- El cavum epipterigoide o epiptericum es extracraneano (en mamíferos es intracraneano).

REGIONES DEL NEUROCRÁNEO DE LOS REPTILES

Sentido caudal-cefálico:

→ Región occipital:	- basioccipital	Endocondrales
	- exoccipitales	
	- supraoccipital (postpariet./interp.)	
→ Región esfeno-parietal-ótica:	- basiesfenoides	Endocondrales
	- pleuroesfenoides	
	- proóticos, epi y opist.	
	- parietales	Dérmicos
	- escamoso	
	- (tabular, postp, suprat)	
	- paraesfenoides	
→ Región fronto-orbital:	- preesfenoides	Endocondral
	- frontales	Dérmicos
	- postfrontales	
	- prefrontales + postorbitales	
	- (pre y supraorbitales)	
	- lagrimales	
→ Región naso-etmoidal: (nasal)	- nasales	Dérmicos
	- prevómer	



Región occipital:

- A excepción de los terápsidos los restantes miembros de la clase reptiles presentan **un solo cóndilo occipital**. Este cóndilo está formado por la fusión del basioccipital y los exoccipitales, aunque en cocodrilos sólo lo forma el primero.

Región esfeno-parietal-ótica:

- Basiesfenoides: (condral) bien desarrollado, suele extenderse hacia la región anterior (fronto-orbital).
- **Pleuroesfenoides: (condral) osifica sobre el pilar antótico (en peces encontramos el pteroesfenoides que osifica sobre el cartílago orbitario y en mamíferos el aliesfenoides que osifica sobre el epipterigoides).**
- De los huesos perióticos el más constante es el proótico. Los opistóticos se sueldan a los exoccipitales y los epióticos, que se distinguen como tales sólo en embriones, luego se sueldan al supraoccipital.
- En casi todos los grupos (excepto quelonios) **los huesos parietales se fusionan**.
- Hueso escamoso o escamosal (no esplac.): a veces de grandes dimensiones, de osificación alostósica, no es homólogo del escamoso de peces óseos ni de anfibios.
- Paraesfenoides: dérmico, debajo del basiesfenoides, generalmente se presenta poco desarrollado y en algunos reptiles falta por completo.
- En la zona parieto-temporal también pueden existir algunas osificaciones dérmicas pares, no constantes, como el tabular, el o los supratemporales (fusionados o no) y en formas fósiles otras asimiladas por la región occipital como postparietales o interparietal (producto de la fusión de los postparietales). El interparietal a menudo se suelda al supraoccipital.

Región fronto-orbital:

- Preesfenoides: (condral) se presenta en algunos reptiles pero muy reducido.
- Orbitoesfenoides: (condral) falta casi siempre.
- Frontales: pueden distinguirse claramente uno de otro o estar fusionados.
- Postfrontales: no son homólogos de los postfrontales (esfenóticos) de peces óseos.
- Postorbitales: pueden fusionarse a los postfrontales y conservar el nombre de uno u otro hueso. A veces aparecen también los pre y supraorbitales.
- Lagrimales: adyacentes anteriormente a la órbita, se ubican por debajo de los prefrontales.

Región nasal (naso-etmoidal):

- Nasales: en torno a la nariz, a veces se sueldan entre sí; faltan en tortugas.
- Etmoides: no existe en reptiles actuales.
- Prevomer: dérmico, par (fusionado en quelonios), raras veces lleva dientes.

Reptiles

→ Región occipital:
- basioccipital
- exoccipitales
- supraoccipital
- (postparietales)

→ Región esfeno-parietal-ótica:
- basiesfenoides
- pleuroesfenoides
- proótico, opistótico, epiótico
- parietales
- escamoso (no homól. de grupos infres.)
- (tabular, supratemporal, postparietales)
- paraesfenoides

Peces óseos (en general)

→ Región occipital:
- basioccipital
- exoccipitales
- supraoccipital
- postparietales o, en ocasiones, interparietal (postparietales fusionados)

→ Región esfeno-parietal-ótica:
- basiesfenoides
- pteroesfenoides
- perióticos: proótico, epiótico, opistótico, pterótico y esfenótico
- parietales
- escamoso (esplac.),
- paraesfenoides
- intertemporales
- supratemp. (esplac.), tab, (postp)

Reptiles

→ Región fronto-orbital:
- preesfenoides
- frontales
- postfrontales
- prefrontales + postorbitales
- pre y supraorbitales
- lagrimales

→ Región naso-etmoidal:
- nasales
- prevómer

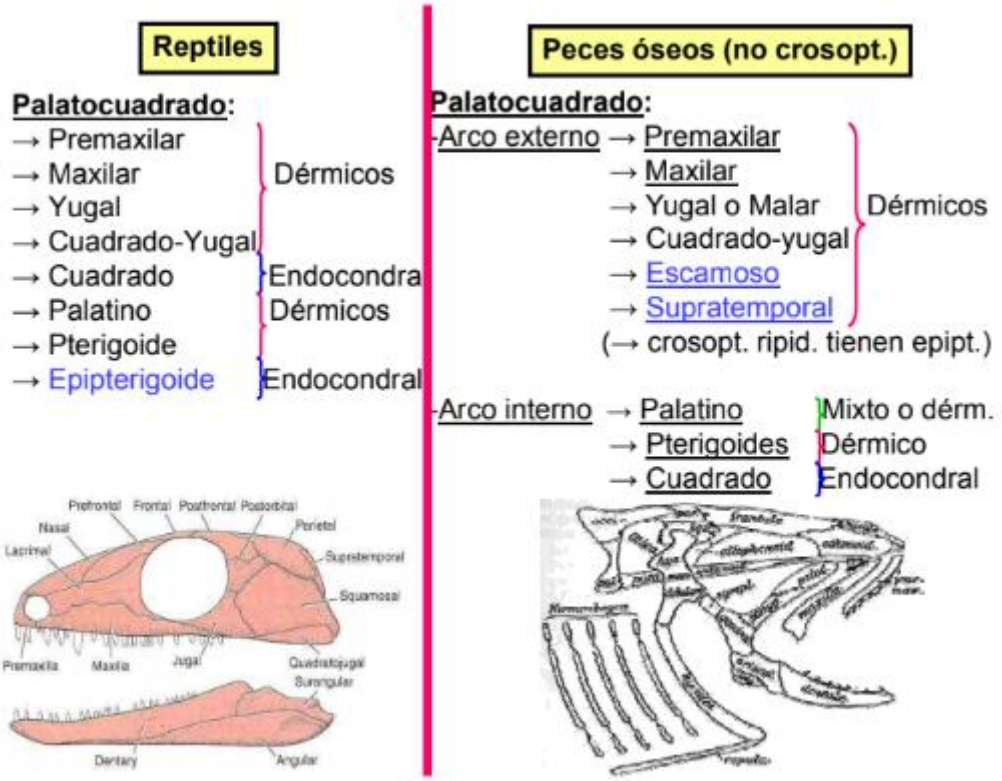
* En el transcurso de la filogenia se reduce y tiende a ocupar una posición posterior en la base del cráneo.

Peces óseos (en general)

→ Región fronto-orbital:
- preesfenoides
- orbitoesfenoides
- paraesfenoides*
- frontales
- postfrontales
- prefrontales
- orbitales o circumorbitales: supraorbitales, infra o suborbitales, preorbitales y postorbitales
- lagrimales

→ Región naso-etmoidal:
- mesetmoides
- ectetmoides
- supraetmoides
- nasales
- prevómer
- paraesfenoides

ESPLACNOCRÁNEO EN REPTILES



Cartílago de Meckel (idem peces óseos): Dentario, coronoides, esplenial, gonial, suprangular, angular, articular.

Arco hioideo:

- → Hiomandibular: (elemento superior o dorsal del arco hioideo), considerablemente reducido, al igual que en anfibios da origen a la columnilla auricular que en algunos grupos de reptiles persiste como tal en tanto en otros da lugar al estribo (elemento óseo) y, a veces, al extraestribo (elemento cartilaginoso). Los terápsidos o reptiles mamiferoides no presentan extraestribo porque este componente se pierde en la transición hacia mamíferos. **Oído medio**: hiomandibular → columella auris → estribo
- → Ceratohial: formará parte del aparato hioideo.
- → Basihial: originará el hueso hioides.

Arcos branquiales: se reducen y pasan a integrar la laringe.

SUSPENSIONES EN REPTILES

Metautostílica: en anfibios, reptiles y aves. El esplacno se fija al neuro a través del **cuadrado**, hueso formado en la parte posterior del palato-cuadrado. El hiomandibular no interviene, sino que da lugar a la **columnilla**.

MAMÍFEROS

Clase Mammalia

- Subclase Theria (útero): pared externa del cráneo formada por el hueso aliesfenoides; molares semejantes a triángulos.
    - Infraclase Eutheria (placentarios): con gestación prolongada, el embrión permanece en el útero alimentándose de la placenta, el tiempo de gestación y el número de crías por parto dependen del tamaño del mamífero.
        - (Orden Primates)

Características distintivas de los mamíferos:

- Parietales y frontales toman contacto con el hueso aliesfenoides
- Desaparecen postorbital y tabular que en terápsidos se encontraban en la región occipital
- Confluencia de la cavidad ocular con la fosa temporal en monotremas, marsupiales y algunos carnívoros (al elevarse la fenestra sinápsida o latero inferior y **desaparecer el hueso postorbital** se suprime el tabique óseo que las separaba). En otros mamíferos, incluidos ungulados y primates, el tabique se restablece secundariamente uniéndose el frontal al yugal
- En mamíferos inferiores la lámina cribosa del etmoides es casi paralela al plano frontal en tanto en el ser humano es perpendicular
- Aparición de cornetes o turbinales
- **Cavum epiptericum intracraneano** (por desaparición del pleuroesfenoides y de la doble pared craneana)
- Inteligencia: **gran desarrollo cerebral** (neocorteza)
- Plano del foramen magnum vertical en mamíferos inferiores, oblicuo en simios y horizontal en el hombre, desplazado sobre el lado ventral
- **Dos cóndilos occipitales** derivados de los huesos exoccipitales (ídem terápsidos), que articulan el cráneo con la columna vertebral: la primera vértebra, atlas, presenta dos cavidades articulares que entran en relación con dichos cóndilos. El axis, segunda vértebra, también participa porque la apófisis odontoides que presenta articula con el anillo del atlas, entre los dos cóndilos
- Se completa el **oído medio** a partir de la migración de los huesos **cuadrado y articular** a esta región; cada uno originará **respectivamente los huesos yunque y martillo**. El estribo, primer hueso que aparece en el oído medio -derivado del hiomandibular-, está presente desde anfibios (como estribo o como columnilla auricular). Los mamíferos no presentan columnilla ni extraestribo
- Hueso lenticular: pequeño huesecillo entre el estribo y el yunque, surgido del cuadrado
- **Formación del hueso timpánico (oído medio) a partir del angular o suprangular**. Esta osificación dérmica en mamíferos inferiores se mantiene independiente y circunda al conducto auditivo externo, en tanto en mamíferos superiores se une al hueso temporal y forma parte del complejo temporal, constituyendo en algunos la bulla timpánica.
- **Hueso petroso (endocondral, derivado de los perióticos)** o porción petrosa del temporal en humanos
- Desarrollo del **oído externo**

- **Vómer mamaliano** (dérmico, impar, deriva de la porción anterior del paraesfenoides)
- **Paladar secundario** (vómer mamaliano y huesos del paladar primario, menos prevómer; en general sin pterigoides)
- Hueso **dentario** como único elemento de la quijada inferior (algunos elementos postdentarios migran al oído medio y los restantes desaparecen)
- **Dientes difiodontes o hemifiodontes** (deciduos reemplazados total o parcialmente por permanentes), casi todos **heterodontes** (incisivos, caninos, premolares y molares)
- La apófisis coronoides alcanza su máximo desarrollo
- **Suspensión craniostílica**: dentario-escamosal (escamoso no homólogo del que se presenta en grupos predecesores)
- **Arco cigomático** formado **por yugal y escamoso** (idem terápsidos)
- Presencia de **glándulas mamarias** a partir de las cuales se alimentan las crías
- Dan a luz a individuos muy desarrollados; cuidado de las crías
- Evolución del sistema circulatorio: **endotérmicos/homeotérmicos** (temperatura corporal constante) → **pelo.**
- Aparato locomotor: extremidades en la línea media del cuerpo
- Presencia de diafragma muscular (separa la cavidad torácica de la abdominal)

Regiones óseas del cráneo (Formadas por la fusión de varios huesos).

1. Región Occipital
2. Región Esfeno-Parieto-Temporal-Fronto-Orbital
3. Región Naso-Etmoidal
4. Derivados del Palatocuadrado o Maxilar Superior
5. Derivados del Cartílago de Meckel o Maxilar Inferior

Región occipital

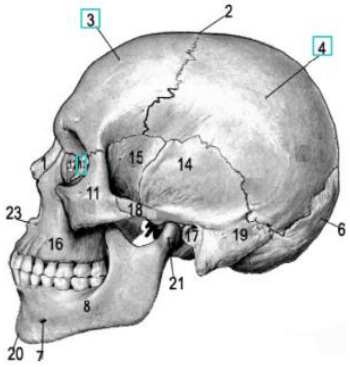
Basioccipital + exoccipitales + supraoccipital. Al supraoccipital se le incorporan los postparietales o interparietal de origen dérmico.

Región Esfeno-Parieto-Temporal-Fronto-Orbital:

- Bóveda craneal: parietal (dérmico) + frontal (dérmico) + lagrimal (dérmico).
- complejo temporal: escamoso (dérmico) + timpánico (dérmico) + mastoides (dérmico, neoformación) + petroso (endocondral)
- Base craneal: complejo esfenoidal: basiesfenoides + aliesfenoides + preesfenoides + orbitoesfenoides + pterigoides. Todos endocondrales, los dos primeros constituyen las alas mayores del esfenoides y los dos últimos conforman las esfenoides y los dos últimos conforman las alas menores y delimitan el margen inferior del foramen óptico (por el que pasa el nervio óptico). Los pterigoides (esplac.), de tamaño reducido, se presentan en posición vertical y se sueldan al basiesfenoides dando lugar a las **apófisis pterigoides**.

Bóveda craneal

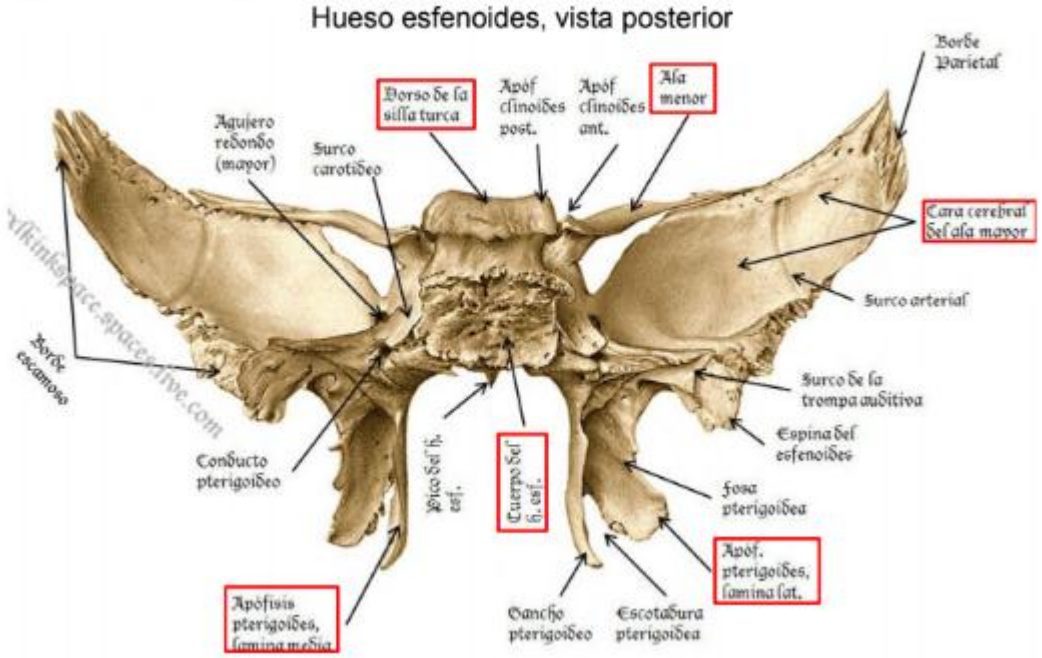
1: Nasal
2: Sutura coronal
3: Frontal
4: parietal
6: Occipital
7: Agujero mentoniano
8: Mandíbula
11: Cigomático o malar
12: Etmoides
13: Huso lacrimal o unguis
14: Temporal (parte escamosa)
15: Esfenoides
16: Maxilar superior
17: Conducto auditivo externo
18: Arco cigomático
19: Temporal (parte petrosa)
20: Eminencia mentoniana
23: Espina nasal



Zona temporal

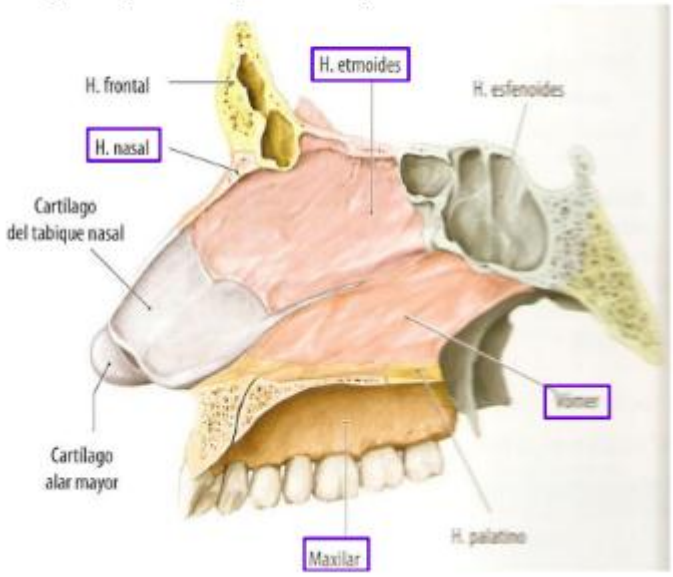
Complejo temporal. Porciones que lo integran de acuerdo a los huesos que se fusionaron para constituir este complejo

Base craneal



3) Región Naso-Etmoidal:

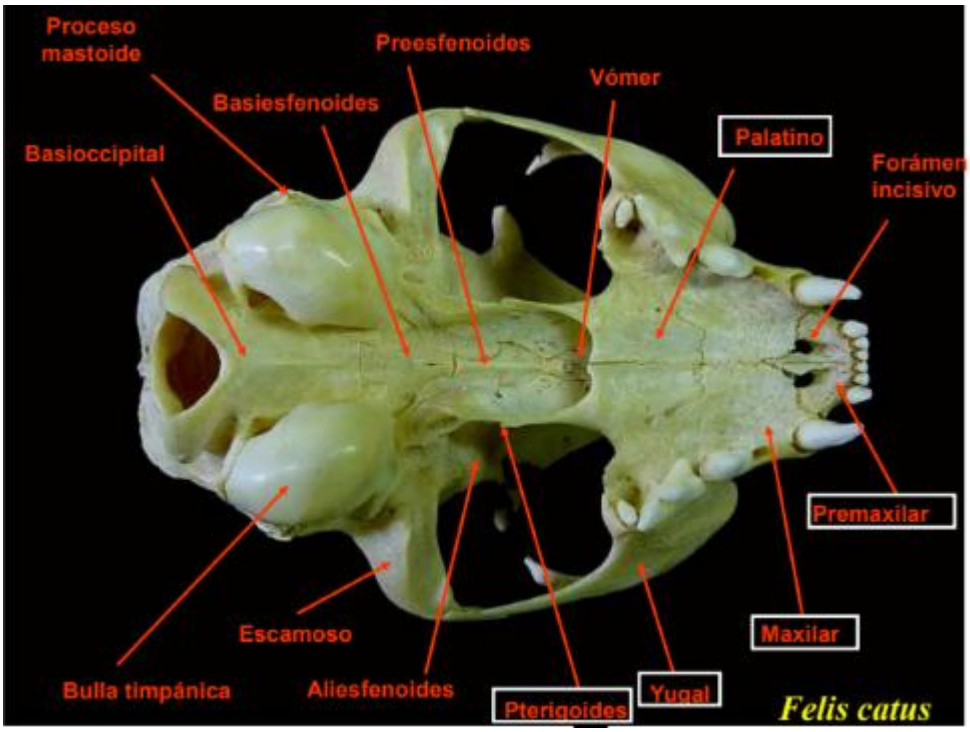
Nasal (dérmico, par) + maxilar (dérmico, par) + vómer (dérmico, impar) + etmoides (endocondral; mesetmoides (impar) unido con los ectetmoides (pares). Ver diapositiva 6).



Derivados del Palatocuadrado o Quijada Superior:

Premaxilares (dérmicos) + maxilares (dérmicos) + yugales (dérmicos) + pterigoides (dérmicos) + palatinos (dérmicos).

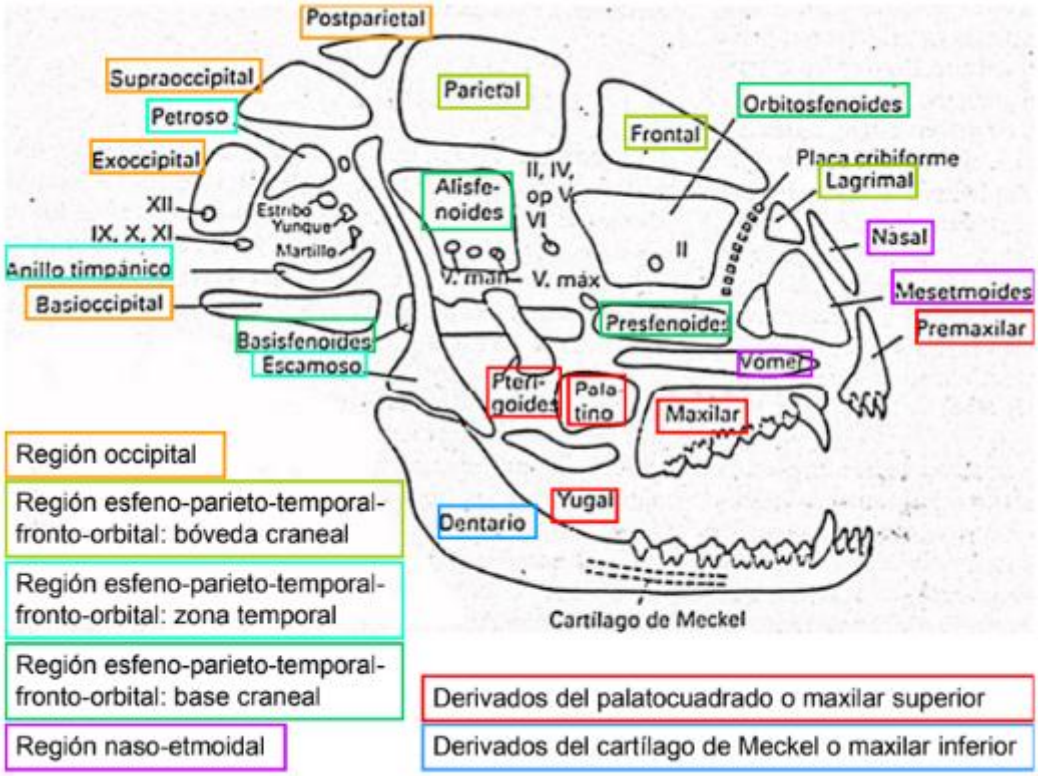
El huesecillo cuadrado da origen al yunque y este último junto al estribo y al martillo (a los cuales relaciona) completan el oído medio. El cuadrado-yugal desaparece, los terápsidos muy avanzados pueden ya no presentarlo. El supratemporal también desaparece y el escamoso de esta clase no es homólogo del hueso escamoso presente en grupos predecesores. El epipterigoides da origen al aliesfenoides.



Derivados del Cartílago de Meckel o Quijada Inferior:

Los huesos postdentarios aun presentes en reptiles -articular, angular, surangular, esplenial, gonial y coronoides- ya no se encuentran en la quijada inferior de mamíferos. La tendencia evolutiva a su reducción hace que desaparezcan o den origen a nuevos elementos óseos

5) Derivados del Cartílago de Meckel o Quijada Inferior: ubicados en otras zonas del cráneo. Aparece el martillo (endocondral) en el oído medio, derivado del articular. El gonial dará origen a la apófisis anterior del martillo (dérmica). El timpánico, hueso del oído medio, deriva del angular o del surangular. La apófisis coronoides procede del dentario y ocupa la porción anterior de la rama del dentario. El esplenial y el coronoides desaparecen.



Complejos óseos del cráneo

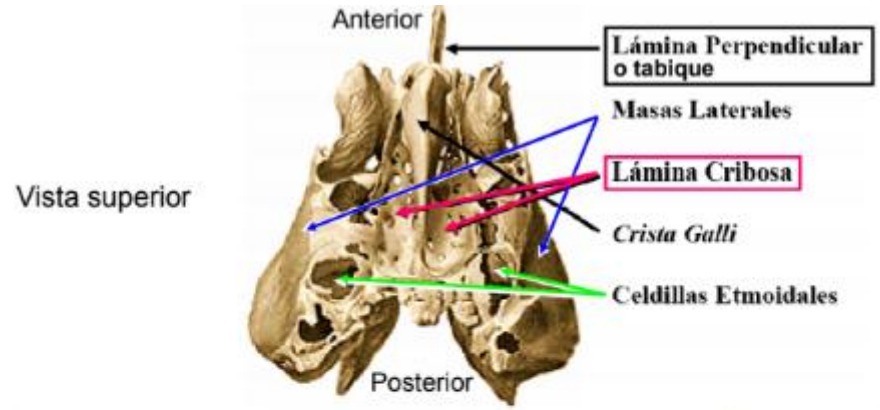
Complejo Occipital: Involucra todos los huesos que forman el anillo que rodea al foramen magno: basioccipital + exoccipitales + supraoccipital; constituye un hueso mixto porque si bien las osificaciones mencionadas son endocondrales, al supraoccipital se le incorporan los postparietales o interparietal de origen dérmico.

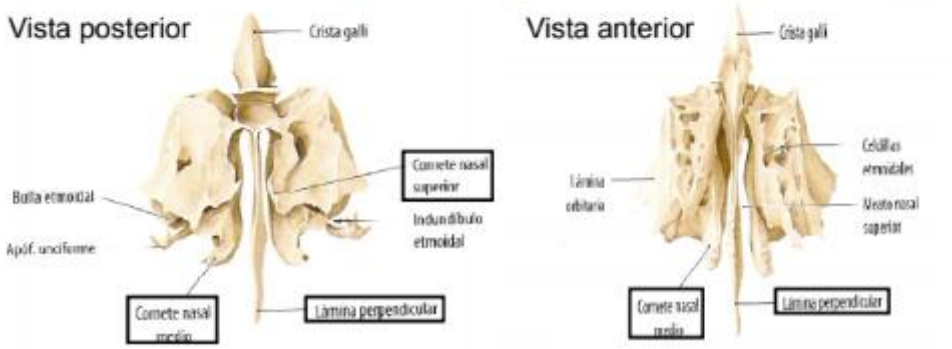
Complejo Temporal: Escamoso + timpánico + mastoides + petroso: los tres primeros son dérmicos y el último es endocondral. El escamoso forma parte de la arcada cigomática, el timpánico deriva del angular y soporta la membrana timpánica y el mastoides es una neoformación que puede tener una apófisis mastoidea o no. El petroso deriva de los perióticos (fusión del proótico, epiótico y opistótico) y contiene el laberinto del oído interno.

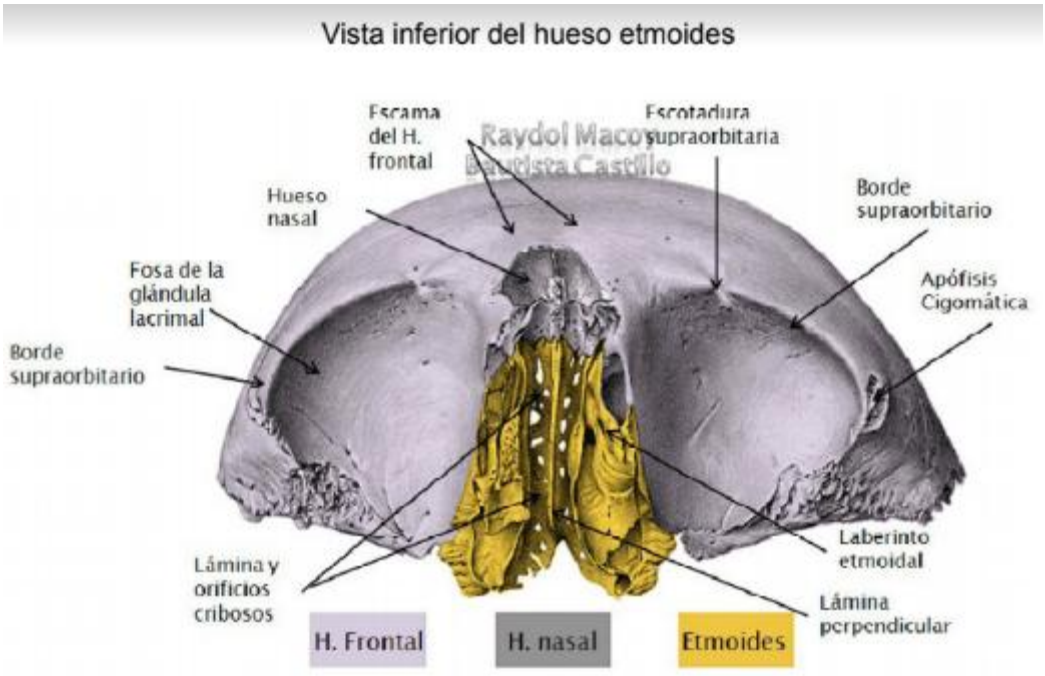
Complejo esfenoidal: Basiesfenoides + aliesfenoides (epipterigoides) + preesfenoides + orbitoesfenoides + Pterigoides: todos autostósicos.

Complejo etmoidal:

Mesetmoides + ectetmoides: el primero forma la parte principal del tabique nasal (se extiende hacia abajo hasta el vómer) y la apófisis crista galli y los segundos forman a) la lámina o placa cribosa del etmoides (separa la cavidad craneal de la nasal y presenta orificios para nervios olfatorios), b) el laberinto etmoidal o celdillas etmoidales y c) los turbinales o cornetes etmoidales o conchas nasales (filtran, humedecen y calientan el aire que ingresa por las fosas nasales y suelen ser tres: el superior y medio proceden de los ectetmoides y el inferior es una osificación independiente).





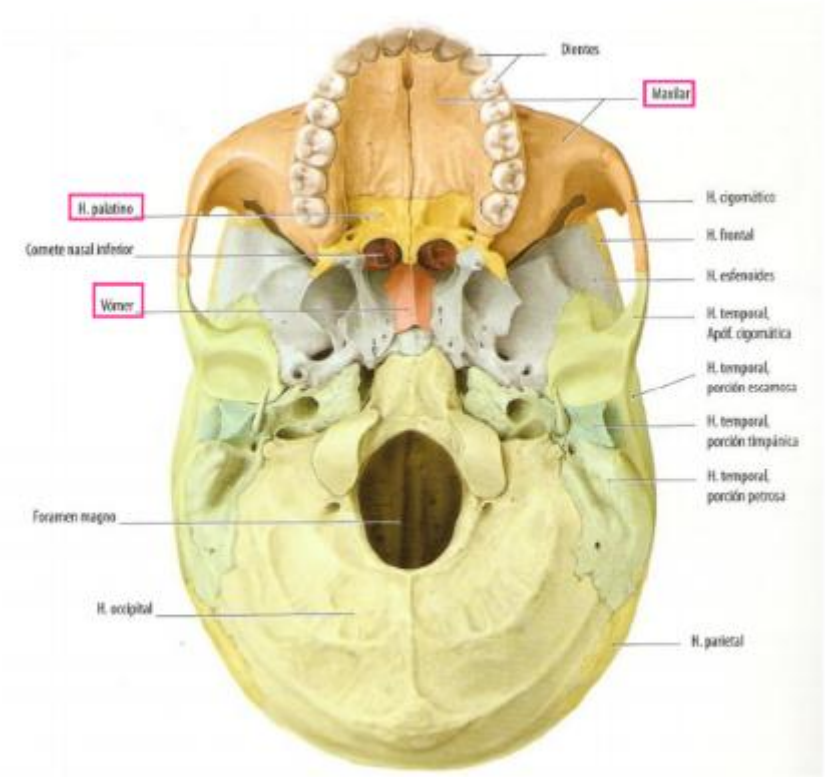


Paladar secundario:

Constituido por los huesos premaxilares (en humanos se fusionan a los maxilares), maxilares y palatinos. Los pterigoides se reducen notablemente y no integran el paladar (en algunos grupos se sueldan a la porción

inferior del aliesfenoides o del basiesfenoides y forman las apófisis pterigoides). La porción ósea del paladar secundario se conoce como paladar duro y la porción de tejido blando se denomina paladar blando.

Algunos autores también incluyen al vómer mamaliano dentro del paladar secundario. Sobre el vómer apoya el etmoides, principalmente la parte media o mesetmoides. El vómer, de posición vertical, deriva de una parte del paraesfenoides, es alostósico e impar. En grupos inferiores que carecen de paladar secundario existe un prevómer o vómer premamaliano, par, que puede formar parte del paladar y no es homólogo del vómer de mamíferos sino que constituye una neoformación surgida debajo de la base del neurocráneo, en la parte anterior del mismo, ubicándose por delante del paraesfenoides).

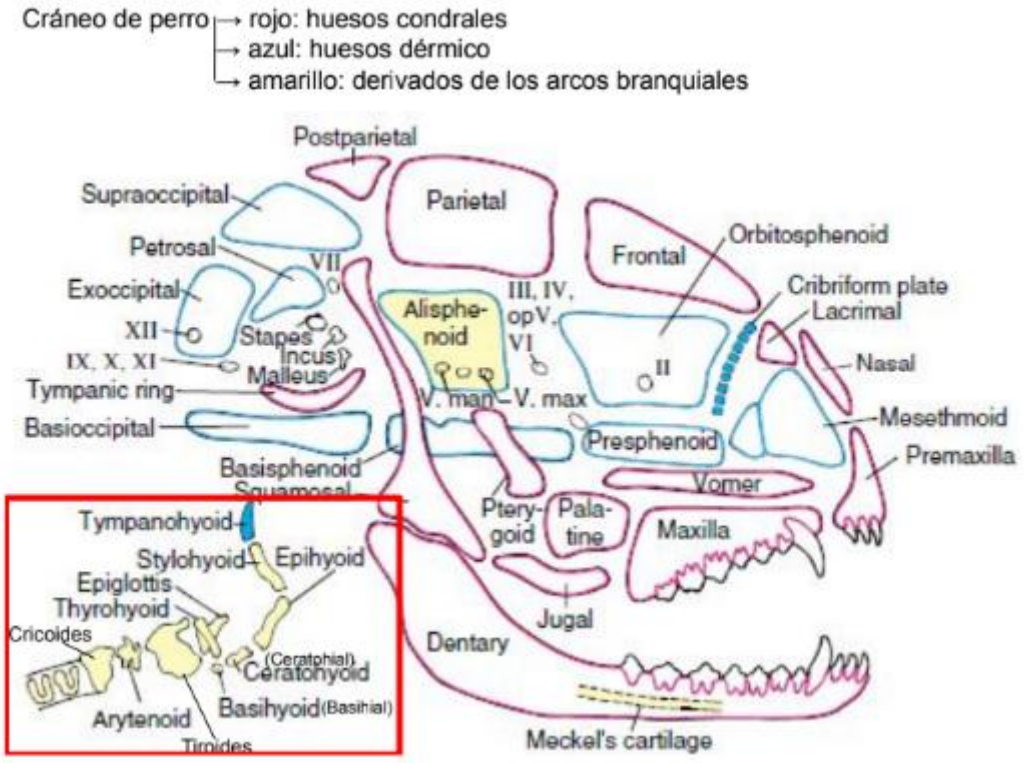


Craniostilia: deriva de la autostilia. El dentario, único hueso que queda en la mandíbula, se relaciona con el neurocráneo a través del **escamoso**. Los huesos cuadrado y articular que en reptiles intervenían en la relación quijadas-neurocráneo (autostilia) migraron al oído medio para formar el yunque y el martillo respectivamente (el estribo se encuentra en el oído medio desde anfibios, derivado del hiomandibular). La quijada superior se vincula al neurocráneo en forma íntima e inmóvil.

Derivados del arco hioideo y arcos branquiales:

- Basihial del arco hioideo + porción inferior del primer arco branquial = hueso hioides o hioideo, ubicado delante de la laringe.
- El hioides se prolonga hacia adelante por dos astas o cuernos anteriores, constituidas por varias porciones óseas o artejos denominadas: hipohial, ceratohial, estilohial y timpanohial. También se prolonga hacia atrás a través de dos astas o cuernos posteriores, constituidos por una sola pieza denominada tirohial, que representa un rudimento del primer arco branquial.

- El segundo y tercer arco branquial (cuarto y quinto viscerales) forman el cartílago tiroideo de la laringe, al cual se fija el tirohial.
- El cuarto par de arcos branquiales participa en la formación de la epiglotis y el quinto forma los cartílagos de las vías respiratorias.
- Los cartílagos de la oreja externa derivan en gran medida de los arcos mandibular y hioideo.



DIENTES

Definición: un diente es una pieza de origen ectomesodérmico, de consistencia muy dura, situada en la entrada del tubo digestivo y normalmente implantada intrabucalmente.

Caras: la cara que se enfrenta hacia la línea media de los maxilares se llama cara mesial del diente. La superficie del diente más lejos de la línea media es la cara distal. La cara palatal se enfrenta al paladar, la bucal a la mejilla y la labial a los labios. La que muerde es la superficie oclusal.

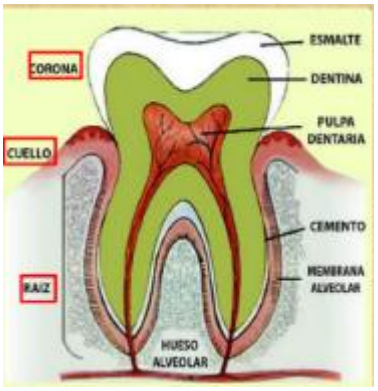
Origen filogenético: aparecieron en peces placodermos (primeros vertebrados gnatostomados). Actualmente la teoría más aceptada sostiene que derivarían de tubérculos dérmicos ubicados sobre la superficie de placas óseas dérmicas presentes en los primeros vertebrados y dispuestas sobre los bordes de las arcadas. Se cree que los dientes pudieron desarrollarse simultáneamente con las maxilas, como estructuras para moler los alimentos, y que la "mejor" alimentación a partir del surgimiento de estas nuevas estructuras fue uno de los factores principales que impulsó la evolución de los vertebrados gnatóstomos.

Origen embriológico: ectomesodérmico. El ectodermo origina el esmalte, de posición externa, en tanto el mesodermo origina los restantes componentes del diente, destacándose la dentina.

Función: la función principal de los dientes consiste en aprehender, retener y masticar los alimentos, preparándolos mediante su desgarramiento y/o trituración para los procesos ulteriores de digestión. Algunos grupos también los emplean como armas de ataque y/o de defensa.

Partes de un diente:

- Corona: parte expuesta del diente.
- Raíz: parte del diente ubicada dentro de las quijadas.
- Cuello: entre la corona y la raíz.
- Cíngulo: prominencia circular de esmalte que rodea el cuello.



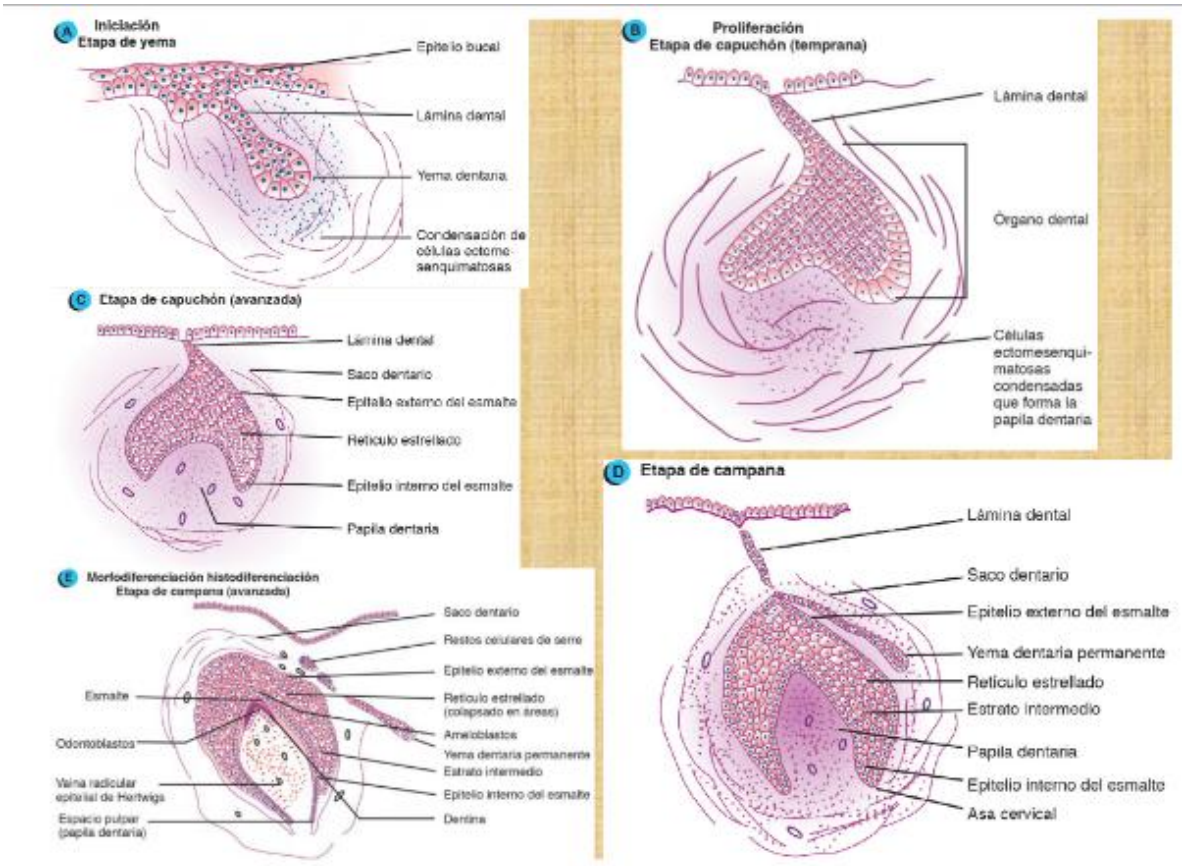
Origen embriológico de un diente

La epidermis que apoya sobre el borde las quijadas sufrirá una invaginación, introduciéndose en la dermis subyacente. Esta epidermis invaginada producirá un surco continuo a lo largo de las quijadas que se llamará **lámina dental** y que al engrosarse dará origen a lo que se conoce como **cresta dentaria** (ectodérmica). De esta cresta se desprenderá una substancia germinativa denominada **yema dentaria**, que al engrosarse y aumentar de tamaño formará los **gérmenes dentarios** y de esta forma comenzará la formación de las piezas

dentales. En los grupos que presenten más de una generación dentaria cada yema va a recibir el nombre de yema dentaria permanente y en la formación de un diente sólo participará una porción de la misma, ya que el resto dará lugar más adelante a nuevas generaciones o reemplazos.

Los **gérmenes** van a formar una especie de "**campana**", que dará origen a la **corona dentaria**, compuesta por tres capas: adamantina externa (o epitelio externo del esmalte), adamantina interna (o epitelio interno del esmalte) y pulpa del esmalte. Sobre la capa adamantina interna se van a diferenciar adamantoblastos, células secretoras de esmalte. (La porción correspondiente a la raíz carece de pulpa del esmalte, razón por la cual la raíz estará constituida únicamente por dentina).

Por otro lado, en el interior de la "campana" se dispondrá un cúmulo de células mesenquimatosas que constituirán la **papila dentaria** y ésta dará lugar a la porción mesodérmica del diente. Las células de la papila que lindan con la capa adamantina interna se van a diferenciar en **odontoblastos** y van a secretar **dentina** (mesodérmica), en tanto las células restantes de la papila van a formar la **pulpa del diente**. Mientras el diente toma forma y crece la capa de esmalte de la corona se va a unir a la de dentina, desapareciendo la pulpa del esmalte y la capa adamantina externa. El diente ascenderá hacia la superficie pero no irrumpirá en la misma hasta que la corona haya quedado completamente formada dentro de la quijada; se ubicará entonces en el punto en el cual hará erupción y cuando finalmente asome a la boca, la raíz sólo contará con el 1/2 o las 2/3 partes de su longitud total, ya que continuará desarrollándose mientras tenga lugar la emergencia del diente, proceso durante el cual la corona va a ser empujada hacia afuera. El diente cesará su crecimiento cuando la corona termine de salir, cortándose entonces la circulación sanguínea en su interior y cerrándose la raíz. Una cresta de reemplazo, surgida de la yema dentaria permanente, empezará a formar un nuevo diente antes de que caiga el predecesor. En mamíferos los dientes de leche son empujados por nuevos gérmenes dentarios de los dientes definitivos o permanentes, gérmenes surgidos de las crestas de reemplazo.



Mamíferos: los mamíferos presentan una sola substitución dentaria, parcial (no total), que tiene lugar en la parte anterior de la boca y consiste en el reemplazo de los dientes de leche por dientes permanentes. En los restantes vertebrados la situación es diferente.

Peces, anfibios y reptiles: en general los dientes principales (de posición marginal) presentan una substitución continua durante toda la vida: caen por resorción de la base o pérdida de su unión con las quijadas y son reemplazados por nuevas generaciones dentarias.

Existen dos clases de dientes:

1. Verdaderos: dientes ectomesodérmicos que presentan esmalte y dentina como componentes principales. Aparecieron filogenéticamente con los primeros gnatostomados (placodermos).
2. Falsos: dientes córneos, exclusivamente epidérmicos, duros, simples, temporales o sustituidos cuando sufren desgate.

Clasificación de los dientes conforme su crecimiento

1. Braquidonte: Diente de crecimiento limitado que crece hasta alcanzar su máximo desarrollo y cuando esto sucede se cierra la raíz. Presenta corona, cuello y raíz.
2. Hipsodonte: Diente de crecimiento prolongado en el cual la base de la raíz se mantiene abierta o se cierra muy tardíamente. 2 tipos:

- Protohipsodonte: crecimiento prolongado pero no continuo, es decir, en un momento la raíz se cierra. Ejemplo: caballo moderno.
- Euhipsodonte: crecimiento durante toda la vida. Ejemplo: incisivos de los roedores.

Clasificación de los dientes conforme su ubicación

1. **Intrabucales:**
    - Marginales: en los bordes de las quijadas superior e inferior. Pueden disminuir de tamaño o de número y desaparecer. Suelen encontrarse en todas las clases de vertebrados gnatostomados.
    - Palatales: ubicados sobre el paladar, en los huesos palatinos, pterigoides y/o paraesfenoides. Presentes en muchos grupos de Clasificación de los dientes conforme su ubicación vertebrados: anfibios laberintodontes, peces crosopterigios, dipnoos y teleósteos, entre otros. Faltan en aves y mamíferos.
    - Linguales: en la lengua, como los mixines (agnatos, clase ciclóstomos) que presentan dos "hileras" de dientes córneos (ectodérmicos) que se renuevan cíclicamente y les sirven para roer y atravesar la piel de sus presas.
    - Faríngeos: en la faringe. Ejemplo: peces actinopterigios (teleósteos) y crosopterigios actinistios.
    - Intramandibulares: en la cara interna de la mandíbula, sobre los huesos coronoides, esplenial o gonial. Ejemplo: peces óseos y anfibios extintos.
    - Branquiales: en las branquias. Ejemplo: algunos peces.

2. **Extrabucales**: Ejemplo: incisivos de los elefantes y caninos de los esmilodontes (tigres dientes de sable).

Clasificación de los dientes conforme su reemplazo

Cuando los dientes se cambian una o más veces durante la vida del animal decimos que presenta dos, tres...n generaciones dentarias (de acuerdo al número de veces que los cambie).

- Monofiodoncia, difiodonte, trifiodonte
- Oligofiodoncia: varios reemplazos durante la vida del animal, finalmente surge una dentición definitiva.
- Polifiodoncia: sustitución durante toda la vida.
- **Hemifiodoncia**: la primera generación no se cambia completamente. Entre los mamíferos es más común que la difiodoncia. Ej: homo sapiens.

Clasificación de los dientes conforme su implantación

- Acrodonte: los dientes se ubican sobre el borde de la quijada, en la porción apical, y se unen a la superficie del hueso. **Carecen de raíz**, en su lugar presentan lo que se conoce como porción basal. Ejemplo: peces teleósteos, sphenodon.
- Pleurodonte: los dientes se posicionan hacia un lado del hueso maxilar (no en la parte apical), disponiéndose generalmente sobre el lado interno de la quijada y fijándose a la misma por su cara lateral. **Carecen de raíz**. Ejemplo: serpientes y otros reptiles.

- Tecodonte: los dientes se disponen dentro de una cavidad denominada alveolo. A diferencia de los dos tipos anteriores que nunca presentan raíz, existen tecodontes sin raíz, como los dientes de crocodilia, y tecodontes con raíz.

Clasificación de los dientes de acuerdo a su forma

Homodontes: todos los dientes son morfológicamente iguales y generalmente simples. Peces, reptiles, anfibios laberintodontes.

Heterodontes: los individuos presentan distinto tipo de dientes en lo que a tamaño, forma y función se refiere. El tamaño y la morfología están íntimamente relacionados con la/s función/es que deberá desempeñar cada tipo.

Teniendo en cuenta los diferentes tipos de piezas dentarias:

1- Dientes simples o haplodontes: suelen ser cónicos o aplanados y de corona simple. Ejemplo: incisivos y caninos humanos.

2- Dientes complejos o plexodontes: de corona compleja. Ejemplo: premolares y molares humanos.

Clasificación de los dientes conforme su número

1- Oligodonte: número definido y relativamente escaso de dientes. Ejemplo: mamíferos como Homo sapiens.

2- Polidonte: número elevado de piezas dentarias. Ejemplo: peces y reptiles.

Sustitución de los dientes

1- Empuje vertical: el diente de sustitución se forma debajo del precedente. La raíz de este último se reabsorbe y el diente es empujado y expulsado por el reemplazo. Ejemplo: mamíferos.

2- Empuje lateral: el o los dientes de reemplazo se forman sobre el lado interno de sus predecesores, cuando éstos aun son utilizados. La caída de estos últimos se produce cuando termina de formarse el reemplazo, que comenzará a correrlo poco a poco hasta ocupar su lugar. Ejemplo: peces, anfibios y reptiles (salvo algunas excepciones).

Dientes mamíferos

Son intrabucales (marginales) y extrabucales; heterodontes u homodontes; Haplodontes y plexodontes; tecodontes; Difiodontes y monofiodontes; braquiodontes; hipsodontes; oligodontes y tienen una sustitución vertical.

Clasificación de dientes de mamíferos según su estructura y función

- Incisivos: coronas planas, cortantes. Arrancan el alimento.
- Caninos: coronas cónicas, puntiagudos, perforantes para sujetar la presa
- Premolares: superficie grande e irregular que sirve para triturar, machacar, cortar y triturar el alimento. Dos cúspides.
- Molares: superficie grande e irregular sirve para triturar. Igual a los premolares. Cuatro cúspides.

Formulas dentarias

Permiten expresar la heterodoncia. Consiste en una consecución de fracciones que señalan el número de piezas dentarias de cada serie y su ubicación para cada hemimandíbula. En la fórmula que se utiliza con mayor frecuencia, el numerador representa el número de piezas dentarias de una serie de una hemimandíbula de la quijada superior, en tanto, el denominador, representa el número de piezas de una serie de hemimandíbula de la quijada inferior. Ejemplo: homo sapiens: I 2/2 C 1/1 PM 2/2 Y M 3/3. También existen otros tipos de representaciones.

De los mamíferos al hombre hay una reducción numérica de piezas dentarias perdiéndose en cada hemimandíbula de cada quijada un incisivo y dos premolares. Existe una tendencia filogenética a la desaparición del tercer molar.

En mamíferos, los premolares y molares son los dientes que mayor diversidad muestran. A partir de las cúspides de los molares se establecieron una serie de homologías y se llegó a la conclusión de que existe un patrón básico a partir del cual derivarían todos los tipos de dientes yugales (pre y mol) de mamíferos. El patrón básico referido se conoce como tribosfénico y actualmente es posible hallarlos en mamíferos marsupiales sudamericanos.

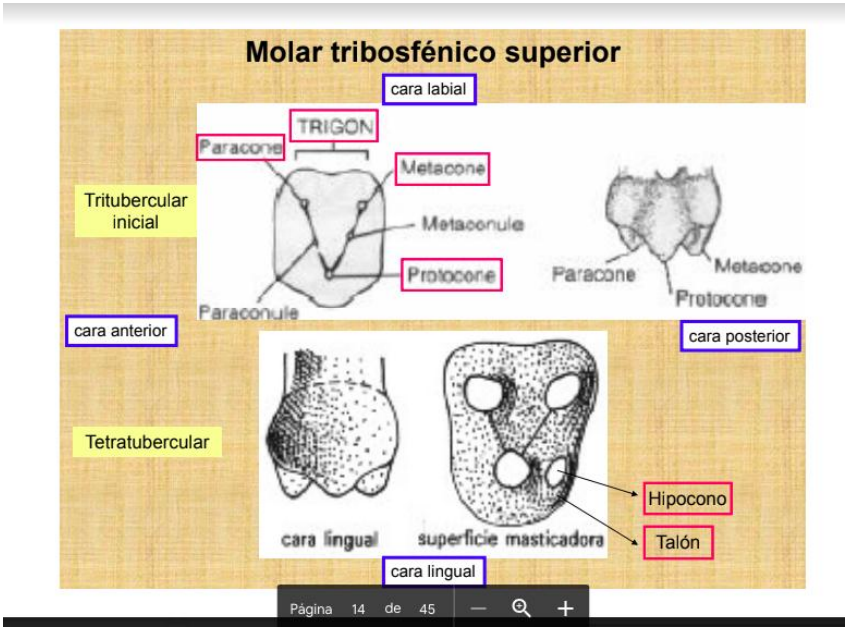
DIENTE TRIBOSFÉNICO

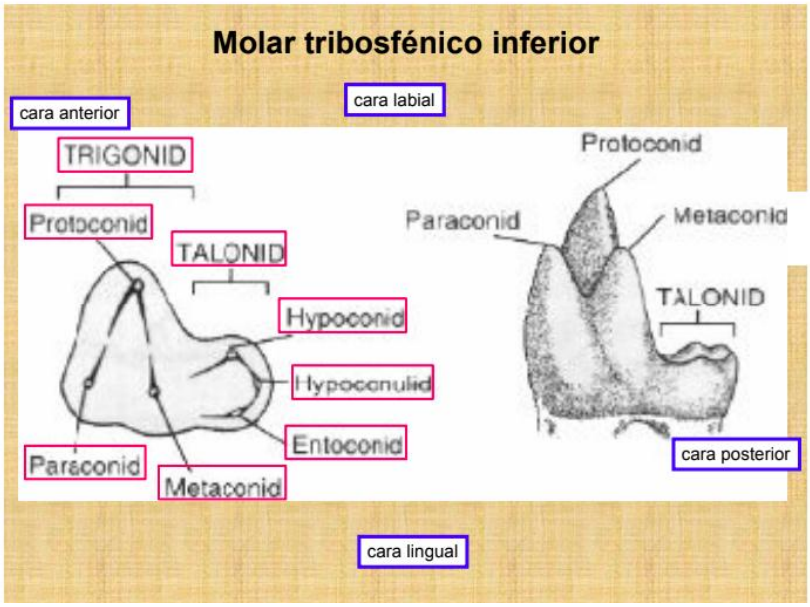
Partes:

Molar superior: corona de forma triangular con tres cúspides o tubérculos. Una sobre la cara lingual (interno) denominada **protocono** y dos sobre la cara labial denominadas **paracono**, de posición anterior y **metacono,** de posición posterior. Las tres cúspides forman un triángulo que se denomina trígono. A veces, en sentido posterolingual aparece una extensión que se llama **talón**, la cual presenta otra cúspide denominada hipocono.

Molar inferior: Al igual que el molar superior, presenta una estructura triangular básica con tres cúspides pero en este caso recibe el nombre de trigónido. Las cúspides se disponen de forma inversa al molar superior, es decir, dos sobre la cara lingual llamadas **paracónido**, de posición anterior, **metacónido** de posición posterior, y una sobre la cara labial llamada **protocónido**. La extensión que aparece en este caso, se prolonga en el sentido posterolingual, y recibe el nombre de **talónido**. A diferencia del talón, este presenta tres cúspides: entocónido, sobre la cara lingual, hipocónido, en la cara labial e hipoconúlido, de menor tamaño de los anteriores, ubicado entre ambas.

EL PROTOCONO NUNCA SE PIERDE





Definición funcional de un diente tribosfénico:

El protocono es una cúspide machacante. Con la adquisición del diente machacante comenzó la gran radiación de mamíferos, acompañada de un notable crecimiento corporal. Previo a su aparición los integrantes de la clase Mammalia eran animales carnívoros o insectívoros de pequeño tamaño y presentaban dientes de tipo cortador; con la aparición del diente tribosfénico surgieron los mamíferos herbívoros y omnívoros.

Del diente tribosfénico van a desarrollarse cuatro tipos básicos de coronas que reflejan la alimentación:

1- Bunodonte: Diente triturante de corona amplia, constituida por cuatro o más tubérculos en forma de cono, aislados y con las cúspides generalmente redondeadas. Este diente está vinculado a dietas omnívoras.

2- Selenodonte: Diente triturante desgastador, asociado al procesamiento de vegetales, es decir, a dietas herbívoras. Las cúspides de la corona exhiben forma de media luna, orientadas longitudinalmente (sentido antero-posterior) sobre la superficie trituradora, realizándose la masticación en dirección transversal o lateral. Ejemplo: rumiantes -bóvidos, ovinos, caprinos, jirafas, ciervos, camélidos.

3- Lofodonte: Diente triturante que presenta cuatro cúspides o tubérculos bajos, alargados en dirección transversal y unidos mediante crestas o lofos que forman "puentes".

4- Secodonte: La corona tiende a comprimirse para formar una cuchilla. Presenta entre cuatro y seis cúspides comprimidas lateralmente y unidas mediante crestas agudas y filosas. Son cortantes y se relacionan con una dieta de tipo carnívora. Ejemplo: mamíferos carnívoros.

Características morfológicas generales de dientes triturantes y cortantes - filogenia:

Todos los dientes triturantes (bunodontes, selenodontes y lofodontes) van a tender a una ampliación de la corona, de la superficie de masticación, y van a perder el área de corte presente en un diente tribosfénico generalizado, es decir, el paracónido. Esta cúspide constituye el área de corte propiamente dicha y presenta un desarrollo pronunciado en molares secodontes de mamíferos carnívoros. Los dientes triturantes nunca van a exhibir cúspides altas o agudas. Por otro lado, a la inversa de lo que ocurre en molares triturantes, los yugales secodontes de carnívoros sufren una compresión de la corona para formar una cuchilla filosa; esta corona va a exhibir cúspides altas, alineadas, unidas entre sí por medio de crestas filosas y con profundidades pronunciadas entre ellas.

MASTICACION

La disposición y el carácter de los dientes determinarán el tipo de masticación que presentará una especie. Los molares con sus cúspides y/o crestas son los que mayor influencia tendrán en este sentido.

1**- Ortal:** movimiento vertical, típico de carnívoros. No hay verdadera masticación sino más bien corte. Secodontes.

2- **Propalinal:** movimiento anteroposterior. Típico de roedores, lagomorfos y proboscídeos. Diente lofodonte.

3- **Lateral o ectoenta**l: movimiento transversal u horizontal. Los mamíferos herbívoros tienen este tipo de masticación. Diente selenodonte.

4- **Mixto:** en Homo sapiens, presenta incisivos y caninos cortantes y yugales (premolares y molares) trituradores, pero los movimientos son pricipalmente verticales. Diente bunodonte.

MIEMBROS

CINTURA:

Origen filogenético

Existe cierta controversia en torno a este tema, pero se cree que **habrían comenzado a esbozarse en ostracodermos** (agnatos acorazados) a partir de: elementos de las aletas (basales) y huesos dérmicos del cuerpo.

La diferenciación concreta de las cinturas tuvo lugar en placodermos (gnatostomados acorazados).

CINTURA ESCAPULAR

Identificada a partir de placodermos.

- Su relación con el esqueleto axial se da por medio de músculos y ligamentos.

-Presenta elementos óseos dérmicos y endocondrales. En el desarrollo filogenético de los vertebrados predominó inicialmente la porción dérmica, pero luego ésta comenzó a disminuir y adquirió un gran desarrollo la porción endocondral, que reforzó el endoesqueleto a nivel de la cintura y volvió "menos útil" la porción dérmica.

-El predominio endocondral marchó ligado a la evolución de los miembros anteriores (el desarrollo de la cintura y los miembros siguió diversos caminos según el ámbito ocupado por los diferentes grupos de vertebrados).

PLACODERMOS

Casi toda la cintura es dérmica.

- La porción dérmica consiste en la superficie ventro-lateral de la gran armadura torácica y no es homologable a los componentes dérmicos de formas superiores.

- La parte endocondral está representada por el hueso **coracoides**, par, de posición ventral, y el hueso escapular o **escápula**, también par y de posición latero-dorsal. El extremo inferior de este último contacta con el extremo lateral del coracoides.

- La cintura articula con las aletas pectorales a través de la región endocondral, donde se reúnen la escápula y el coracoides.

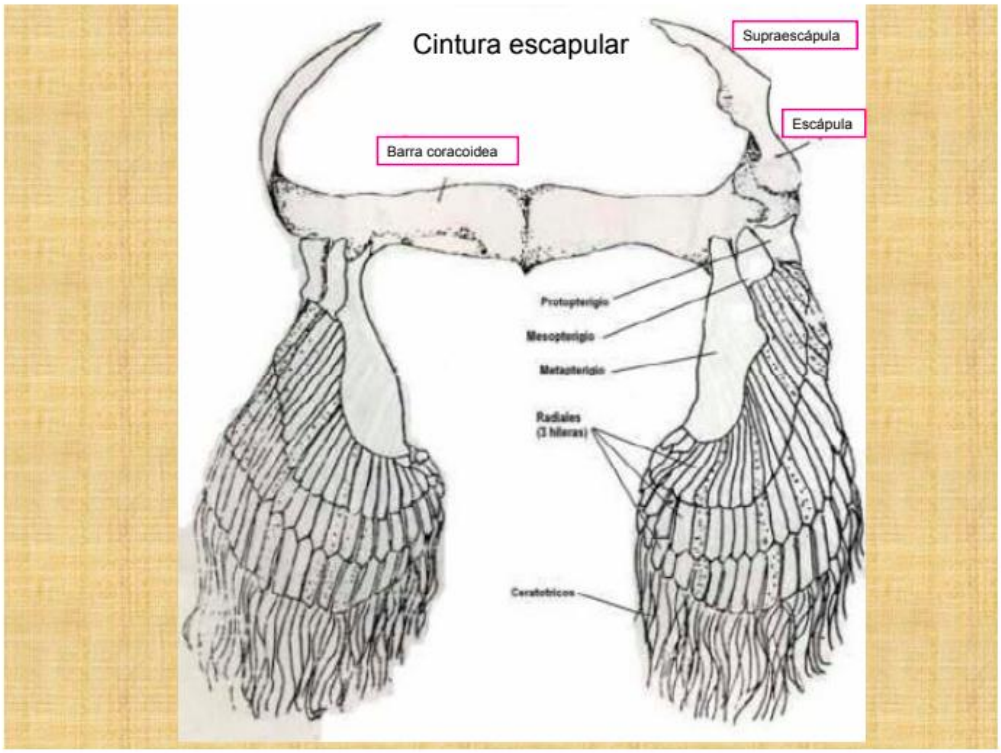
CONDRICTIOS

Cintura simple cartilaginosa

Especie de anillo completo abierto dorsalmente

Constituida por un cartílago o **barra escápulo-coracoidea**, que vista de frente tiene forma de de letra "U" o herradura con los extremos hacia arriba.

La cintura no se relaciona con el esqueleto axial



OSTEICTIOS

- La cintura siempre se presenta osificada.

- En este grupo se complejiza e incorpora numerosos elementos dérmicos ausentes en sus ancestros placodermos (algunos de estos elementos reciben la misma denominación que estructuras óseas dérmicas presentes en estos últimos, pero no son homólogos).

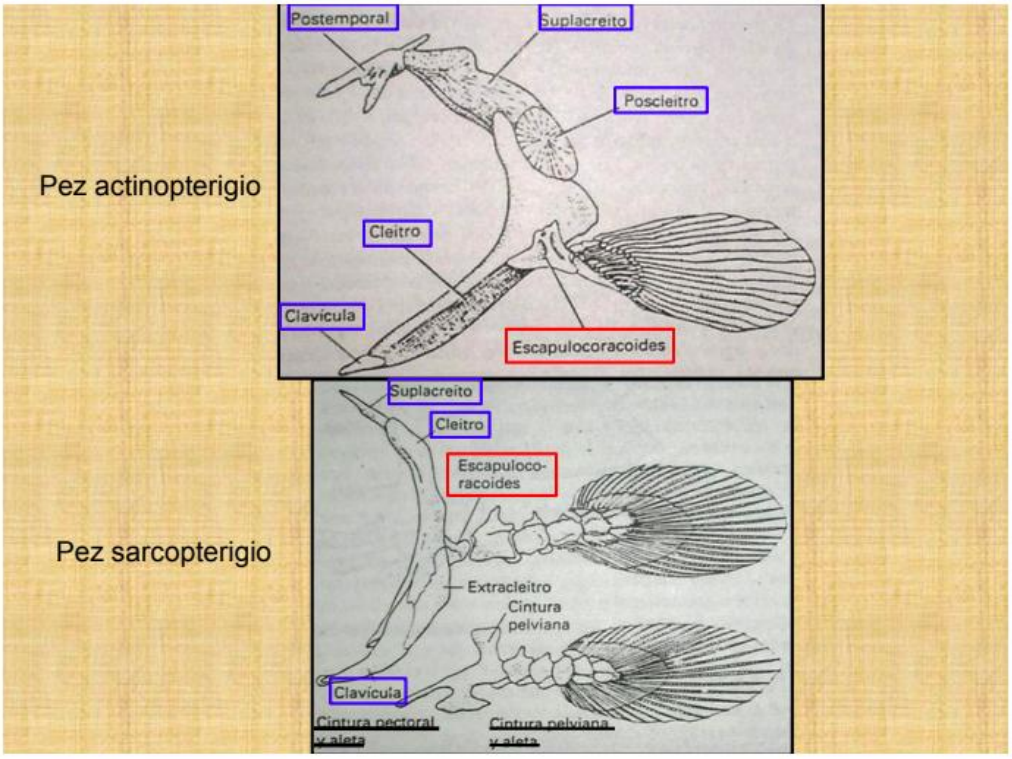
- Persiste la porción endocondral de la cintura de placodermos: escápula u omóplato y coracoides; esta porción se presenta casi siempre osificada pero en algunos casos puede permanecer cartilaginosa.

- **Escápula** y **coracoides** van a constituir la cintura primaria.

- Los coracoides no se fusionan ventralmente sino que cada uno tiende a unirse a la escápula para formar el hueso escápulo-coracoides.

A la porción dérmica se adicionan varios elementos dérmicos que derivan de las placas óseas de placodermos**: clavícula, cleitro, supracleitro, postcleitro y postemporal**.

Con las cinco incorporaciones referidas **la porción dérmica de la cintura se muestra más desarrollada que la endocondral** (no obstante, en el curso de la evolución estos elementos van a tender a reducirse o desaparecer).



ANFIBIOS

Laberintodontes: **se advierte una tendencia a la reducción de los componentes dérmicos y un mayor desarrollo de los elementos endocondrales** (en tetrápodos predominan estos últimos).

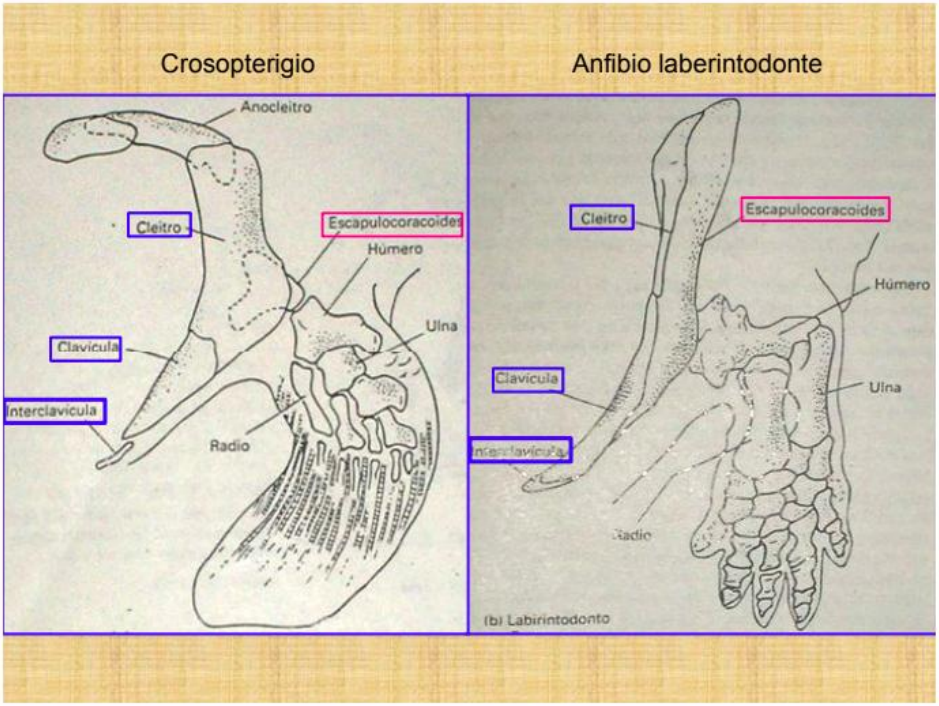
- El cleitro desaparece o persiste reducido, conservando su posición lateral, su vínculo con la clavícula y también con el hueso escápulo-coracoides.

Salvo algunos anfibios muy primitivos, **se pierde la conexión entre la cintura y el cráneo**. Esta ruptura representa un paso evolutivo que brindará mayor libertad de movimiento a la cabeza y permitirá la individualización del cuello.

Escápula y procoracoides van a fusionarse, desempeñando el segmento endocondral un papel cada vez más importante como punto de apoyo de los miembros anteriores. La porción escapular se extenderá dorsalmente en una pieza larga y ancha y la porción coracoidea lo hará ventralmente.

Algunos autores prefieren emplear el término procoracoides o coracoides anterior para señalar el coracoides de anfibios, hueso que no es homólogo del coracoides mamaliano.

- El procoracoides probablemente derive de un centro de osificación localizado en una prolongación ventral de la escápula.

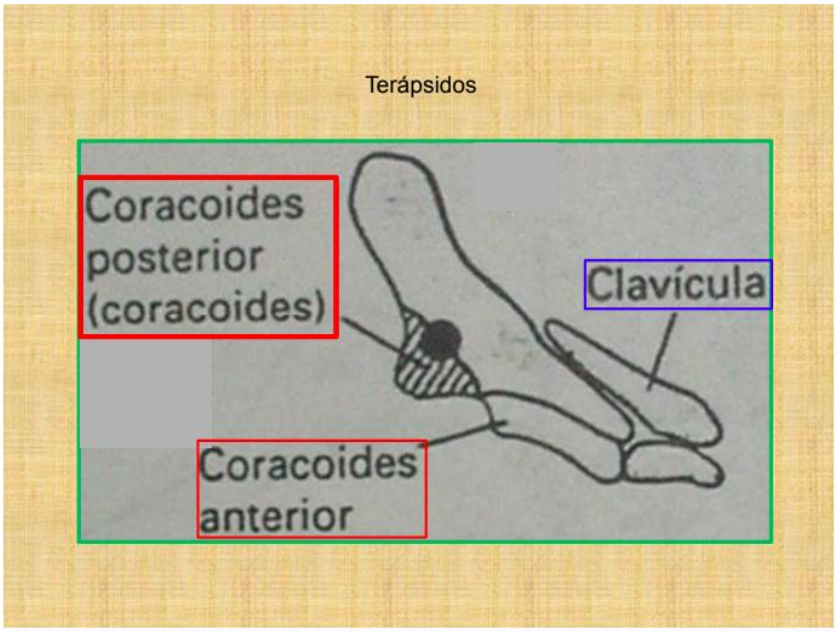


REPTILES

El cleitro desaparece.

- Con los amniotas se inician dos líneas evolutivas distintas:

- **saurópsida** (incluye reptiles no mamiferoides y aves): se conserva la clavícula, posiblemente también la interclavícula, procoracoides y escápula. En la unión del coracoides anterior y la escápula se ubica la cavidad glenoidea.
- **terápsida** (reptiles mamiferoides): aparece un **nuevo hueso coracoides**, homólogo del coracoides de mamíferos, que va a constituir la **apófisis coracoides** de la escápula. Esta línea va a conservar el procoracoides, escápula, clavícula y posiblemente preclavícula. En la evolución hacia mamíferos el procoracoides va a dejar de existir como elemento óseo individual porque se va a fusionar con la clavícula.



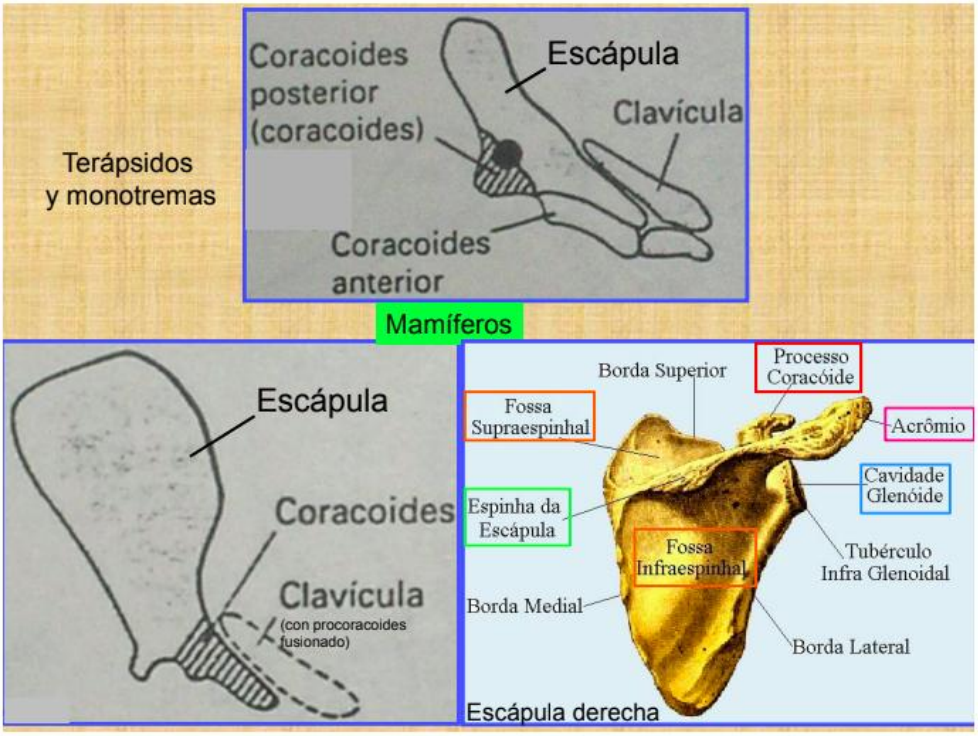
MAMÍFERO

La **clavícula** desaparece en algunos mamíferos y se mantiene en aquellos que presentan miembros superiores prensiles y/o de movimientos complejos, tal el caso de los primates (incluido el hombre) y roedores, entre otros. En euterios constituye un hueso mixto porque si bien filogenéticamente es de origen dérmico, durante el proceso evolutivo **se le fusiona el procoracoides** reptiliano de origen endocondral. La clavícula habitualmente une la cintura al esternón (relación esqueleto apendicular- esqueleto axial).

- El coracoides aparece reducido y fusionado a la escápula, transformándose en la **apófisis coracoides** de ésta y ocupando una posición antero-ventral.

- En los mamíferos la escápula sufre profundas modificaciones que cambian notablemente su aspecto: ▪ se va a desarrollar de manera considerable y va a permitir la inserción de músculos de gran superficie, ▪ su silueta se va a cambiar debido a la aparición de una cresta denominada **espina escapular**, ubicada en la cara dorsal del mismo, que la va a dividir en una porción o fosa supraespinosa y otra infraespinosa, ▪ el extremo de la espina va a sobresalir ampliamente de la escápula y va a recibir el nombre de acromion (endocondral), elemento que dará sostén a la cintura, ▪ la **cavidad glenoidea**, estructura que a lo largo de la filogenia se ubicó entre escápula y coracoides, ahora se posiciona íntegramente sobre la escápula, al costado y debajo de la apófisis coracoides, y en su interior **articulará la cabeza del húmero** (miembro anterior).

- El precoracoides de mamíferos desaparecerá o se fusionará a la clavícula en los mamíferos euterios que presenten dicho hueso.



CINTURA PÉLVICA

Su composición es **exclusivamente endocondral** (a diferencia de la cintura escapular, de la cual también difiere morfológicamente).

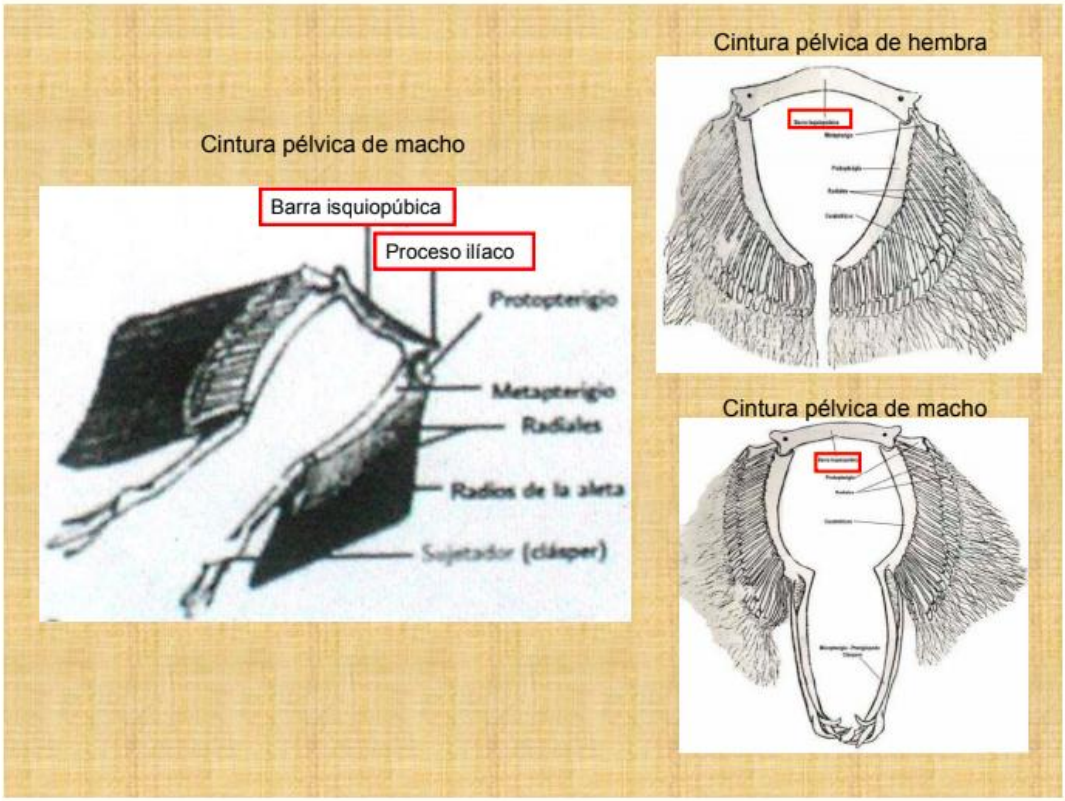
Existe una correspondencia hueso a hueso entre las cinturas escapular y pélvica (al igual que entre los apéndices superiores e inferiores), razón por la cual sus componentes son definidos como serialmente homólogos. Si comparamos los huesos de una y otra podemos decir que el ilion corresponde al coracoides, el isquion a la escápula y el pubis al procoracoides.

Condrictios

- La cintura pélvica es un anillo de cartílago abierto ventralmente.

- Está formada por **dos barras isquiopúbicas** ventrales y cartilaginosas, ubicadas una a cada lado del cuerpo del pez (derecha e izquierda), que pueden fusionarse en una sola barra o simplemente tomar contacto en la región anteromedial, permaneciendo diferenciadas una de la otra. En el extremo lateral de cada barra se distingue un proceso o apófisis ilíaca.

- La cintura no tiene vinculación con el esqueleto axial.



OSTEÍCTIOS

- Los elementos óseos pares que constituyen la cintura pélvica de tetrápodos -**ilion, isquion y pubis- suelen presentarse fusionados en peces óseos**, variando el grado de fusión en los diferentes grupos que componen este orden.

Estas fusiones dan lugar a diferentes variedades de cinturas:

▪ Una sola placa pélvica indiferenciada, a partir de la fusión de los tres componentes pares (ejemplo dipnoos),

▪ Dos mitades (derecha e izquierda), cada una constituida por la fusión de uno de los huesos de cada par, tomando contacto ambas en el sector anteromedial pero sin fusionarse.

- **Los grupos de osteictios con mitades diferenciadas prefiguran la sínfisis púbica que se observará en vertebrados superiores.**

ANFIBIOS

En estos tetrápodos los huesos **ilion, isquion y pubis aparecen diferenciados**, son de **origen endocondral y pares**: uno de cada par se ubica sobre un lateral del individuo. Algunos anfibios primitivos los presentaban fusionados en dos elementos óseos constituidos cada uno por un ilion, un isquion y un pubis, dispuestos a cada lado del cuerpo, pero los laberintodontes tenían estos tres elementos separados.

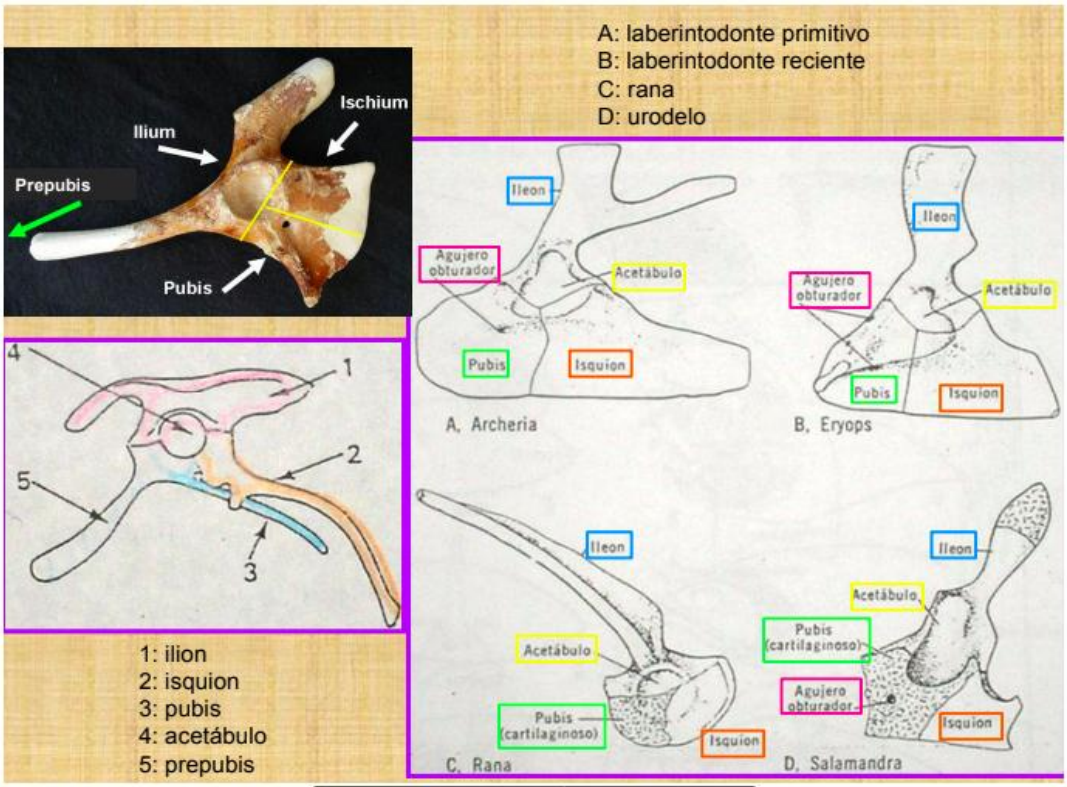
- **Ilion**: ubicado hacia arriba, dorsalmente respecto al isquion y al pubis. Se conecta con la columna vertebral a través de la región sacra.

- **Isquion**: ubicado hacia atrás, se encuentra por debajo o ventralmente al ilion.

- **Pubis**: ubicado hacia delante y en posición ventral, es antero-inferior respecto al isquion e ilion. Los dos pubis se unen ventralmente a través de la sínfisis púbica.

Ilion, isquion y pubis se reúnen a cada lado del cuerpo en una foseta o depresión articular denominada **acetábulo**, acetabulum o cavidad cotiloidea, depresión por la que se relacionan (articulan) con la cabeza del fémur de la extremidad inferior o posterior (esta cavidad es comparable funcionalmente a la fosa glenoidea de la cintura escapular).

El pubis presenta un foramen u orificio denominado agujero obturador o púbico, por el cual pasan nervios y vasos sanguíneos para los músculos de los miembros.



REPTILES

- Tendencia a que el eje del ilion apunte hacia la parte posterior del animal (en reptiles primitivos se extendía hacia adelante).

El ilion tiende a unirse a 2 o más costillas sacras.

MAMÍFEROS

En líneas generales la cintura pélvica de esta clase continua el esquema de reptiles teromorfos:

▪ en el paso de un reptil mamiferoide a un mamífero el ilion se va a extender, desplazándose hacia delante,

▪ el foramen isquio-púbico va a fusionarse al foramen púbico u obturador -que sufrirá un ensanchamiento- y juntos van a constituir la ventana tiroidea.

▪ isquion y pubis conservarán la posición reptiliana

▪ la sínfisis pubiana puede faltar en algunos grupos.

En el **humano** se distinguen las siguientes características:

▪ presencia de la ventana tiroidea,

▪ el ilion se conecta con el sacro (formado por la fusión de las vértebras sacras) y se ensancha, expansión que tiene lugar porque en humanos la pelvis o cintura pélvica soporta el peso de las vísceras,

▪ ilion, isquion y pubis se sueldan en dos huesos denominados coxales, ubicados uno a cada lado del cuerpo y constituidos por un elemento de cada par.

▪ a través de los coxales la cintura (esqueleto apendicular) se vincula al esqueleto axial (por medio del sacro).

MIEMBROS

Pterigios

Para desplazarse fundamentalmente en el medio acuático los peces han desarrollado una serie de aletas con diferentes funciones:

- **Aletas dorsales**: ubicadas en la zona dorsal, otorgan estabilidad y maniobrabilidad al animal.

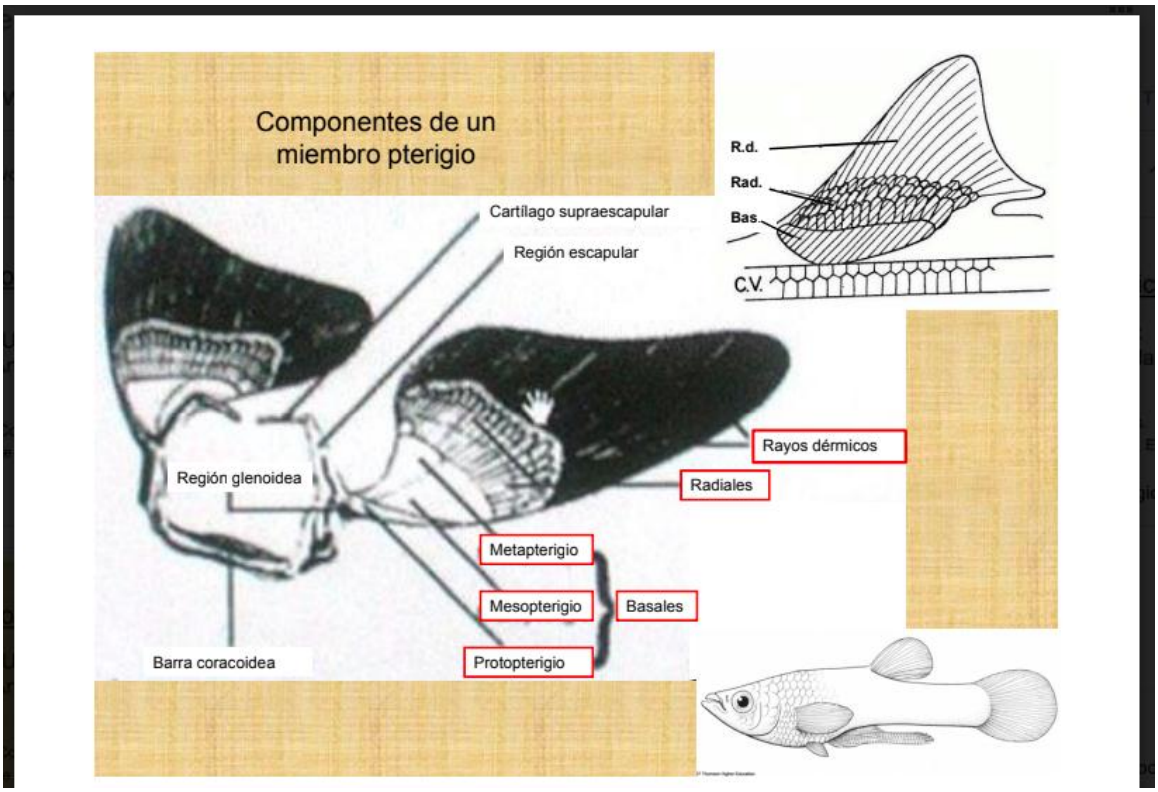
- **Aleta caudal**: ubicada en la cola, su función consiste en impulsar el nado.

- **Aleta anal**: de posición ventral al ano, su función es estabilizadora.

- **Aletas pectorales**: ubicadas detrás de las branquias, su función principal es estabilizadora.

- **Aletas pélvicas o ventrales**: de posición ventral a las aletas pectorales.

- Tienen componentes endo y exoesqueléticos. La parte endoesquelética deriva del esclerótomo (epímero del mesodermo) y está constituida por: elementos **basales** y elementos **radiales**. La parte exoesquelética deriva del dermátomo y está formada por **rayos dérmicos**. Los rayos dérmicos están por encima de los elementos radiales, en la aleta propiamente dicha (porción que sobresale del cuerpo del pez).



ALETAS IMPARES

La Dorsal, Caudal, y Anal. Derivan de un mismo pliegue dorso-caudo-ventral, posicionado sobre el plano sagital, y se habría desarrollado en agnatos.

Aleta Dorsal y Anal: En peces el endoesqueleto radial consta generalmente de tres porciones: proximal, media y distal. Los elementos que componen estas porciones se denominan pterigióforos o basales, existiendo entonces pterigióforos proximales, medios y distales. Estos basales endoesqueléticos se ubican en profundidad respecto a los radios dérmicos exoesqueléticos.

En el limbo de la aleta aparecen radios o rayos dérmicos exoesqueléticos. Estos rayos prolongan los pterigióforos más allá del cuerpo del pez, sostienen el pliegue cutáneo y constituyen la superficie funcional de la aleta. Pueden ser:

▪ ceratotricos: presentes en peces cartilaginosos, consisten en finas varillas blandas y queratinizadas, formadas por una sustancia denominada elastoidina y no son articuladas ni ahorquilladas,

▪ lepidotricos: presentes en peces óseos, consisten en elementos diminutos, articulados y ahorquillados, rígidos y flexibles, que pueden presentarse osificados o condrificados y sostienen la membrana externa.

Aleta Caudal:

-Consta de un esqueleto duro y partes blandas o lóbulos flexibles.

- El endoesqueleto está poco desarrollado.

- El exoesqueleto (rayos dérmicos) puede articular directamente sobre la columna vertebral.

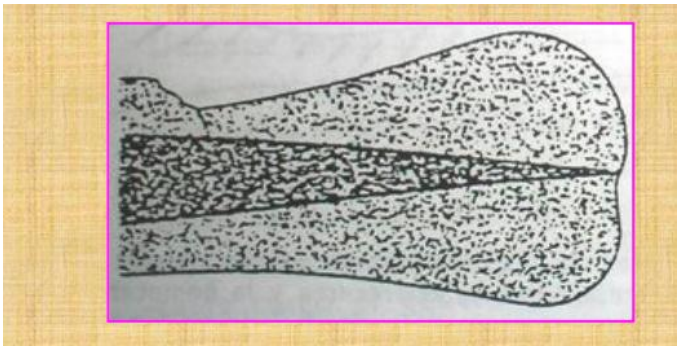
CLASIFICACION:

-**Simétricas** (protocercas, dificercas), **asimétricas** (homocerca, heterocerca)

-La posible línea filogenética seria: La protocerca dio origen a la heterocerca, y esta última a la homocerca y la dificerca.

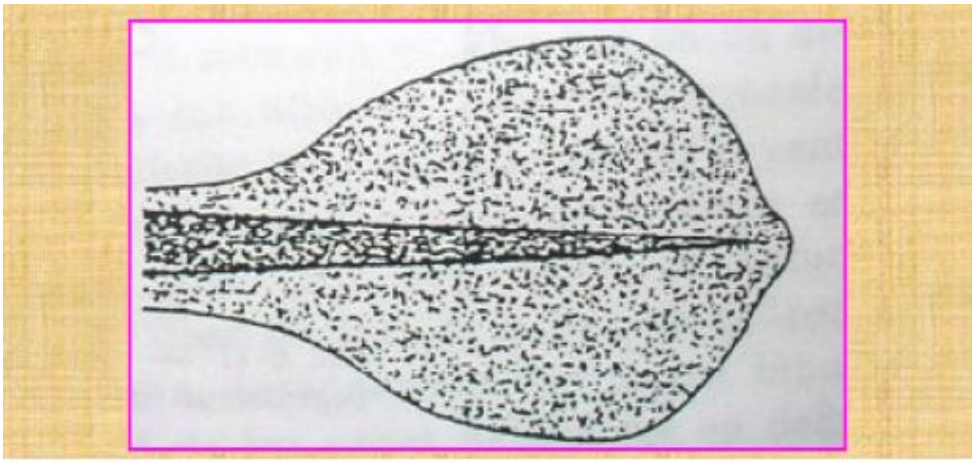
Protocerca:

Aleta más primitiva, se encuentra en agnatos, larvas de peces y ciclóstomos adultos. La notocorda o eje de sostén conserva su posición central rectilínea y se prolonga hasta el extremo posterior de la aleta, dividiéndola en dos partes o lóbulos de iguales dimensiones. La porción superior de dicho lóbulo recibe el nombre de **epicordal** y la inferior **hipocordal** (dispuestas por encima y por debajo de la notocorda respectivamente).

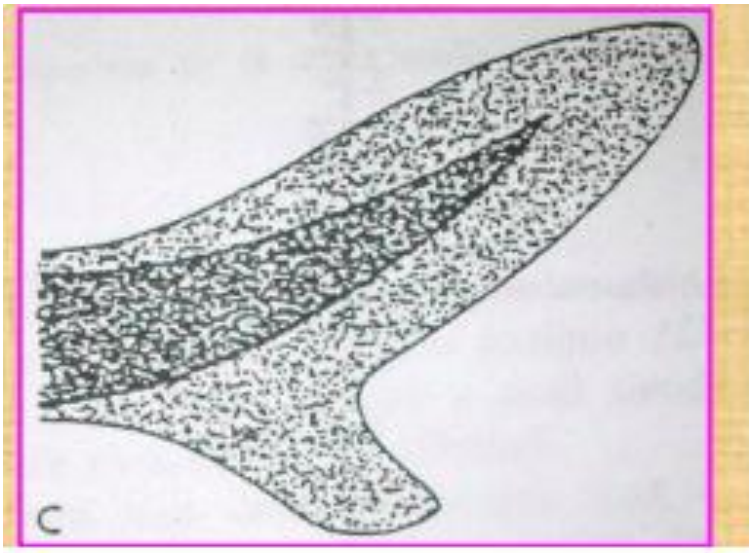


Dificerca: Se asemeja a la aleta protocerca pero se cree que podría derivar de una aleta asimétrica heterocerca cuyo eje axial se habría enderezado.

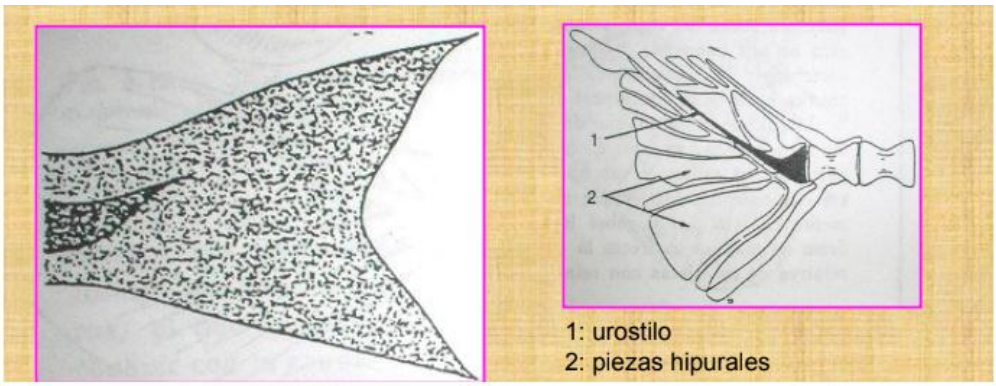
El eje exhibe una posición central rectilínea y los lóbulos forman bandas marginales; los rayos dérmicos son exclusivamente marginales. Se encuentra en peces pulmonados (dipnoos) y debido a su presencia en **crosopterigios** extintos, actuales, y en anfibios **laberintodontes**, se la considera la aleta caudal más importante o trascendente a nivel evolutivo, por hallarse en grupos que integran el árbol filogenético del ser humano.



Heterocerca: Posiblemente derive de una aleta protocerca. El extremo posterior del eje axial está flexionado generalmente hacia arriba y el lóbulo epicordal presenta mayor desarrollo que el hipocordal debido a que el eje axial ingresa en el interior del primero. Este tipo de aleta se denomina Heterocerca Epicerca y se presenta en diversos grupos primitivos tales como placodermos, acantodes y condrictios.



Homocerca: Podría derivar de la aleta heterocerca. Se trata de una falsa aleta simétrica porque externamente los lóbulos epicordal e hipocordal parecen iguales y exhiben un desarrollo similar, pero internamente la parte posterior del eje axial forma el urostilo (fusión de las últimas vértebras caudales) y se curva hacia arriba. Es la más frecuente y se encuentra en peces óseos actuales, ejemplo teleósteos.



ALETAS PARES:

Se disponen a ambos lados del plano sagital, son bilaterales.

- Adaptadas al medio acuático, son aletas estabilizadoras que permiten realizar distinto tipo de movimientos.

- Derivan de la fragmentación de un par de pliegues ventrales presentes en peces muy primitivos.

- Se dividen en:

▪ **Pectorales** → relacionadas con la cintura pectoral

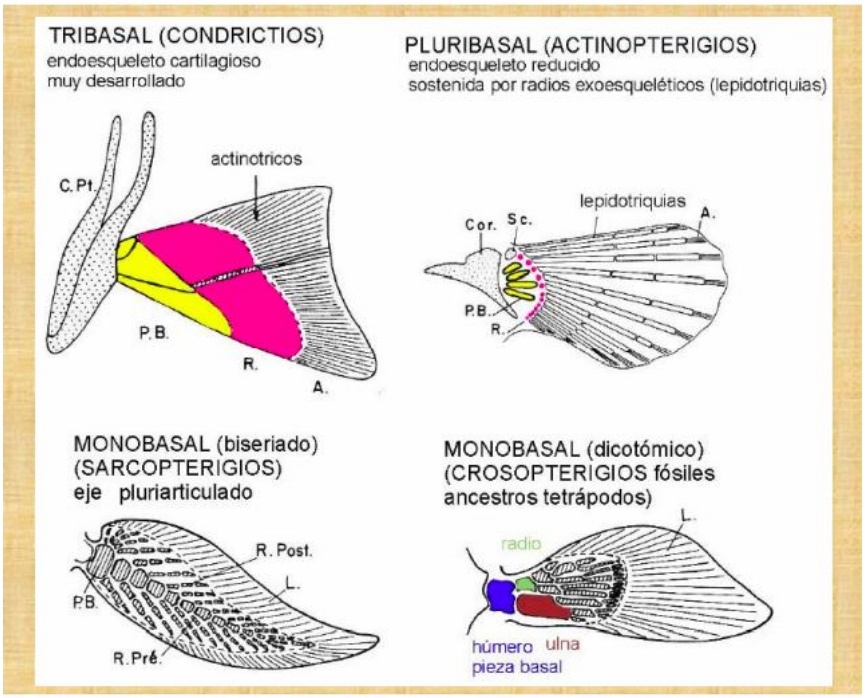
▪ **Pélvicas** → relacionadas con la cintura pélvica

Según el número de basales que se relacionan o articulan con la cintura se clasifican en:

a- **Pluribasales**: base ancha, el número de basales que se relacionan con las cinturas pectoral o pélvica es superior a 3.

b- **Tribasales**: base media, presentan 3 elementos basales en relación con las cinturas: protopterigio (adelante), mesopterigio y metapterigio.

c- **Monobasales:** base angosta, presentan 1 elemento basal en relación con las cinturas.



Según la disposición de los elementos radiales se clasifican en:

a- Pleurorráquicas: los elementos radiales se disponen en forma de abanico. En condrictios y osteictios.

b- Mesorráquicas: los radiales se disponen a ambos lados de un eje central constituido por basales. El primer basal está en relación con la cintura. Todas las aletas mesorráquicas son monobasales. En sarcopterigios y **crosopterigios.**

En las aletas pélvicas el metapterigio se alarga, el mesopterigio en general tiende a desaparecer y el protopterigio se reduce.

ARQUIPTERIGIO

Se cree que filogenéticamente la aleta arquipterigia habría sido la primera de peces sarcopterigios, presentando los **crosopterigios** fósiles una variante más corta que podría interpretarse como antecesora de los miembros de tetrápodos.

Aleta **mesorráquica y monobasal**, más o menos puntiaguda.

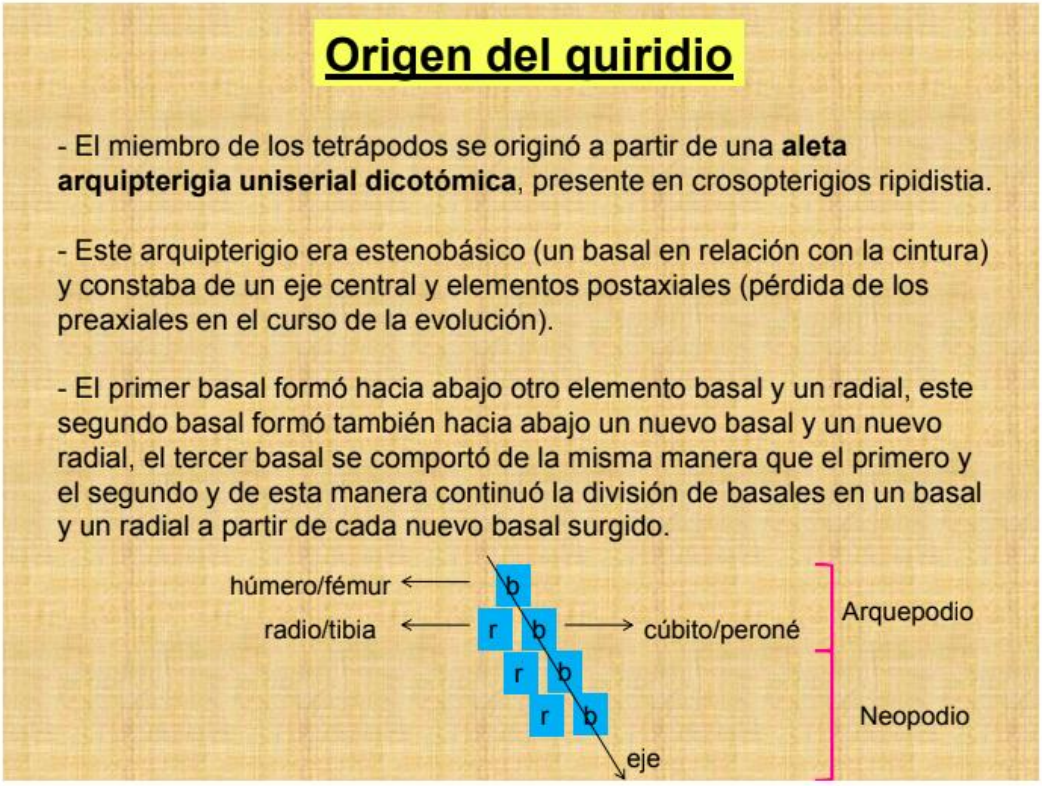
El esqueleto presenta un eje principal (basales) que puede contar con radiales laterales o no. La presencia de estos radiales y su disposición en la aleta permiten clasificar a los arquipterigios en:

▪ arquipterigio biserial: tiene radiales a ambos lados del eje (pre y postaxiales), cuyas longitudes disminuyen a medida que nos acercamos al extremo del eje

▪ arquipterigio uniserial: sólo presenta radiales postaxiales junto al eje; perdió los elementos preaxiales

▪ arquipterigio simple: sólo tiene eje

MIEMBRO QUIRIDIO



El conjunto constituido por el basal original y el basal y radial a los que el primero dio origen forman lo que se conoce como arquepodio, en tanto el conjunto que reúne los basales y radiales que siguieron originándose a partir del segundo basal en adelante forman el neopodio.

Arquepodio:

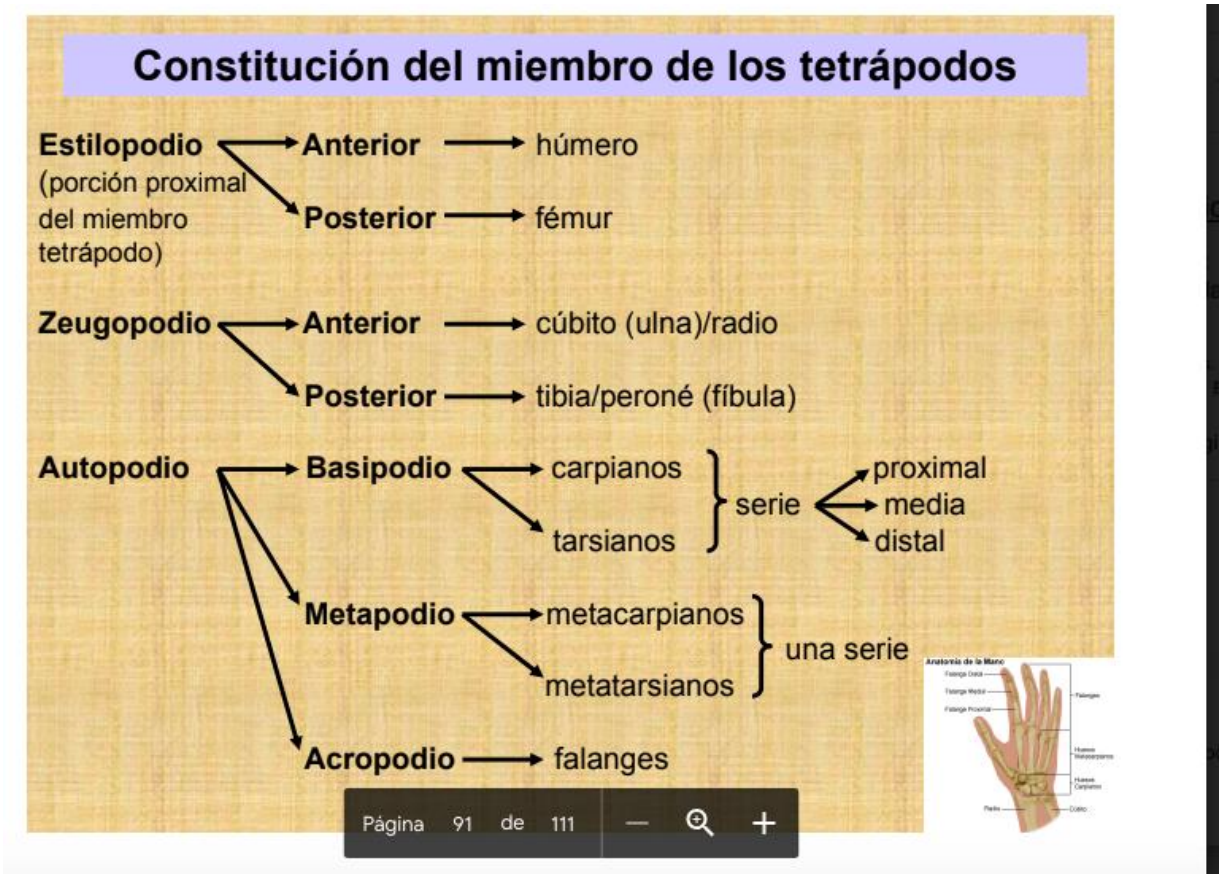
1° Basal: Húmero/Fémur

2° Basal: Cúbito/Peroné

1° Radial: Radio/Tibia

Neopodio:

Basales y radiales: carpianos/tarsianos, metacarpianos/metatarsianos y falanges

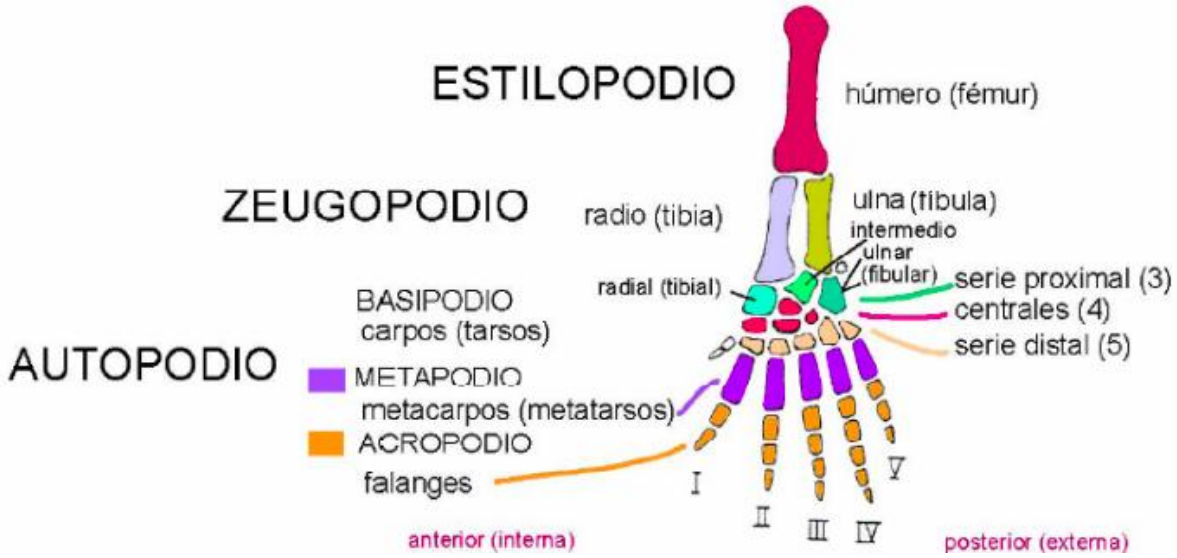


- En algunas especies radio y cúbito están fusionados, al igual que sucede con la tibia y peroné en distintos mamíferos.

- El número de series de falanges difiere en los diferentes grupos de tetrápodos.

- Cuando se produce una reducción en el número de dedos la misma tiene lugar de afuera hacia adentro, ejemplo: primero se pierde el dedo 1 (pulgar), luego el 5 (meñique); los équidos sólo conservan el dedo 3 o medio.

- La pentadactilia humana es un **carácter plesiomórfico** que se observa en mamíferos primitivos.

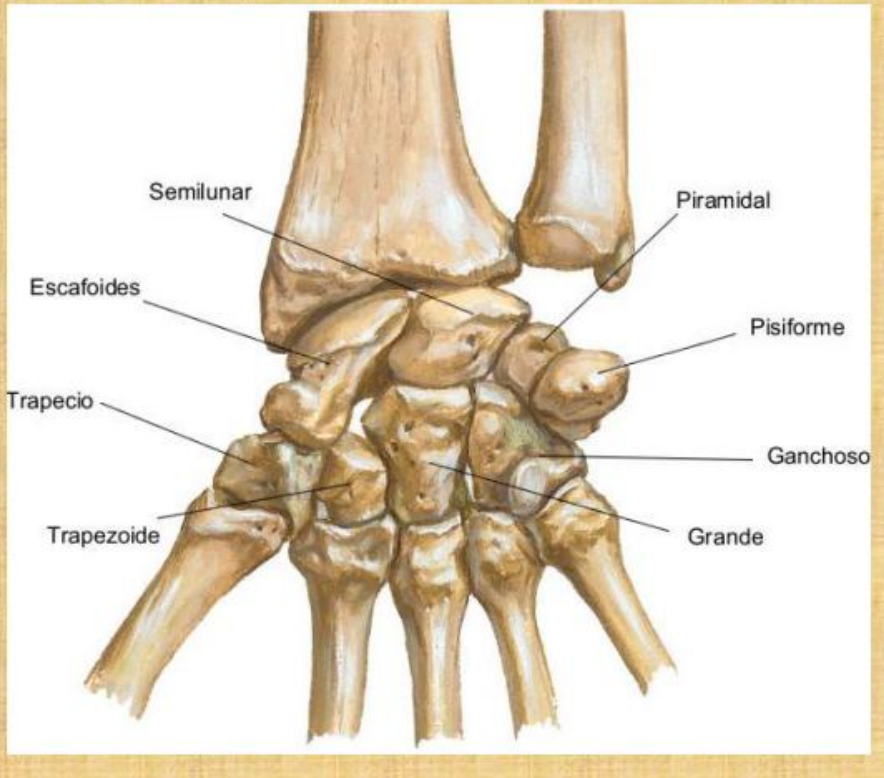


Miembro superior en mamíferos:

Autopodio

- Basipodio
  - Serie proximal
    - cuneiforme o piramidal (cubital o ulnar)
    - pisiforme (junto al cuneiforme, por fuera)
    - semilunar (intermedio)
    - escafoides (radial)
    - sesamoide radial (por fuera del escafoide)
  - Serie central (idem en todos los tetrápodos, no sólo mamíf.) → Reducida por pérdida o fusión de huesos; a menudo persisten dos y a veces uno
  - Serie distal (sentido radial cubital)
    - Trapecio
    - Trapezoide
    - Hueso grande
    - Unciforme o ganchoso (fusión del 4 y 5)
- Metapodio → El número de metacarpianos/metatarsianos difiere en los diferentes grupos de mamíferos.
- Acropodio → El número de falanges de los dedos varía entre 1 y 5.

Huesos carpianos. Vista anterior de la mano derecha



Miembro inferior

- Basipodio
  - Serie proximal
    - tibial
    - intermedio
    - peroneal (o fibular, por fuera).
  - Serie medial o central: variable
  - Serie distal: muy variable

Miembro inferior en mamíferos:

Autopodio

- Basipodio
  - Serie proximal
    - astrágalo (tibial e intermedio fusionados)
    - calcáneo (peroneal)
  - Serie medial o central: 1 solo hueso → navicular
  - Serie distal: 4 huesos
    - entocuneiforme
    - mesocuneiforme
    - ectocuneiforme
    - cuboide (fusión del 4 y 5 originales)
- Metapodio → El número de metacarpianos/metatarsianos difiere en los diferentes grupos de mamíferos.
- Acropodio → El número de falanges de los dedos varía

- Aparece un hueso sesamoide denominado rótula.

Disposiciones del miembro quiridio respecto del plano sagital

- Transversal: el estilopodio es perpendicular al plano sagital, el zeugopodio es paralelo y el autopodio apoya hacia afuera. Este miembro determina una postura agachada. Ejemplo: mayoría de reptiles actuales y fósiles.

- Horizontal: el estilopodio forma un ángulo respecto al plano sagital, el húmero se orienta hacia la parte posterior del cuerpo y el fémur hacia el extremo cefálico. El zeugopodio es paralelo al plano sagital y el autopodio apoya en dirección anterior. Este miembro determina una postura semiagachada y una marcha reptante o semireptante. Ejemplo: tetrápodos primitivos como los anfibios laberintodontes.

- Parasagital: estilopodio y zeugopodio son paralelos al plano sagital y el autopodio apoya en dirección anterior. Este quiridio determina una postura erguida (estilopodio y zeugopodio extendidos). Ejemplo: todos los mamíferos, terápsidos, aves y algunos reptiles saurópsidos.

Tipos de marcha del miembro quiridio

- Digitígrada: durante el desplazamiento del animal sólo los dedos apoyan en el suelo.

- Ungulígrada: la/s pezuña/s apoya/n en el suelo.

- Semidigitígrada: algunas falanges de los dedos (no todas) apoyan en el suelo.

- Plantígrada: toda la planta del pie apoya en el suelo.

- Ungulados → perisodáctilos → número impar de dedos, ejemplo: caballo, rinoceronte, tapir
- Ungulados → artiodáctilos → número par de dedos (3 y 4): pezuña hendida, ejemplo: hipopótamos, camellos, vacas, jirafas, ciervos

Perisodáctilo

Artiodáctilo

Artiodáctilo

VÉRTEBRAS (libro Kardong)

La **columna vertebral** y la **notocorda** son los dos ejes que en vertebrados cumplen las siguientes funciones estructurales: fijación de la musculatura, impiden el acortamiento del cuerpo y soportan gran parte del peso. La notocorda es filogenéticamente más antigua, pero tiende a dar origen a la columna vertebral. Myxines y lampreas tienen notocorda y no vértebras.

Notocorda: larga varilla continua, formada por tejido conjuntivo fibroso, que envuelve a un núcleo de células llenas de líquido.

Columna vertebral: serie repetida de elementos óseos o cartilaginosos separados.

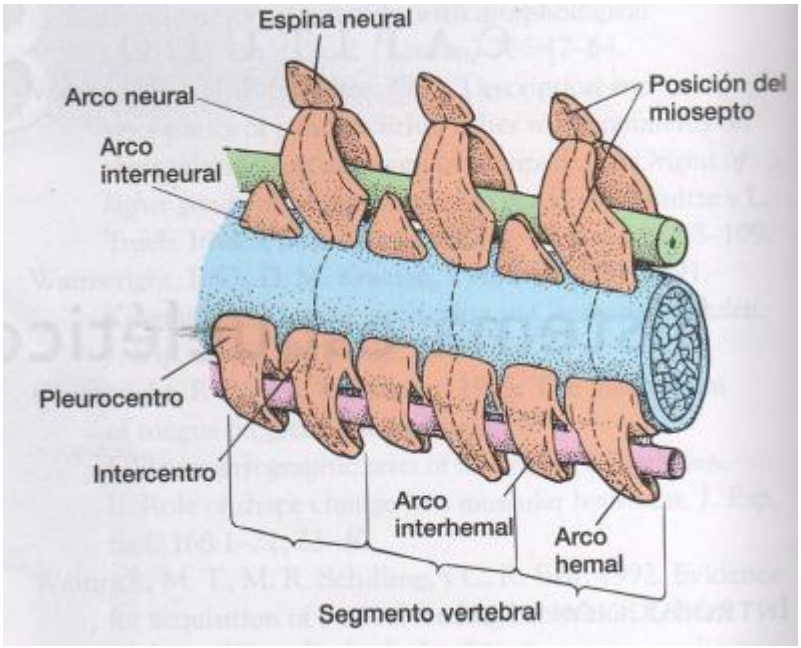
Una **vértebra** plenamente desarrollada tiene:

- **Cuerpo vertebral**: sustituyendo la cuerda dorsal.
- **Arco neural o dorsal**: su prolongación forma la espina neural o apófisis espinosa dorsal. Delimita el agujero vertebral.
- Sobre los arcos neurales, se forman proyecciones que permiten a las vértebras articularse entre sí: **prezigoapófisis** y **postzigoapófisis**.
- Arco **hemal o ventral**: rodea las venas y arterias caudales.
- En aves y mamíferos: **pleuroapófisis**.

Vértebras: se forman a partir del **esclerótomo** (porción esqueletógena del epímero) y se va desarrollando envolviendo a la notocorda.

Componentes básicos:

Lo primero en aparecer filogenéticamente fueron los arcos **dorsal** y **ventral** que se apoyan en la notocorda. Hay dos arcos dorsales: arco **neural** y arco **interneural**, ambos protegen al tubo neural. Los arcos ventrales son **hemal** e **interhemal** que protegen a los vasos sanguíneos. El siguiente paso filogenético fue la formación de dos centros **intercentro** y **pleurocentro**. Las bases de los arcos ventrales se extienden para formar estos centros que se juntan con la notocorda. La función de los centros es fijar y dar soportes a los arcos.

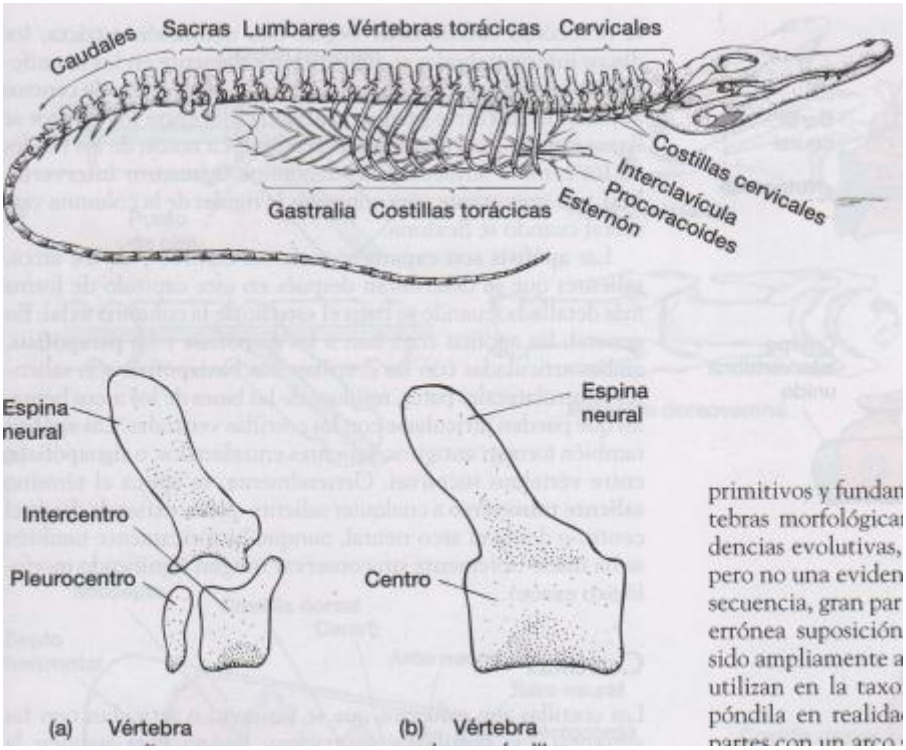


Segmento vertebral: formada por hasta dos arcos dorsales, dos ventrales y hasta por dos centros.

Regiones: en la mayoría de los **peces** la columna vertebral se diferencia en dos regiones (una región **troncal** anterior y una **caudal** posterior). En tetrápodos la parte más anterior del tronco se diferencia en un cuello, o región **cervical**, y la posterior en la región **sacra.** En el tronco de algunos tetrápodos se diferencia un pecho (región **toráxica**) y un área entre el tórax y la cadera denominada región **lumbar**.

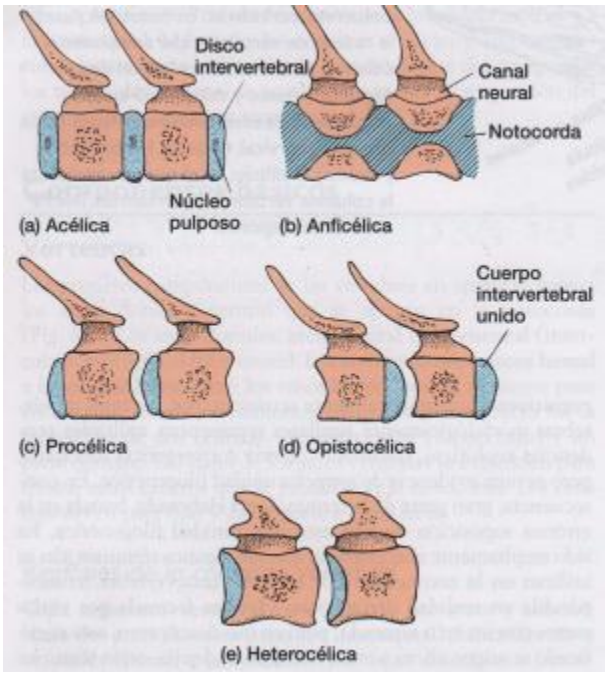
Las regiones de los tetrápodos en general:

- **Cervical:** detrás del cráneo, mucha movilidad. Desde los amniotas. Las dos primeras vértebras (atlas y axis)
- **Torácica**: vertebras inmóviles. Relacionadas con las costillas y el esternón.
- **Lumbar:** un poco más móvil. En mamíferos se caracterizan por tener un gran desarrollo de las apófisis transversas
- **Sacral:** vertebras inmóviles. Sobre ellas se fija la cintura pélvica.
- **Caudal o coxis:** posición terminal. En animales, cola larga.

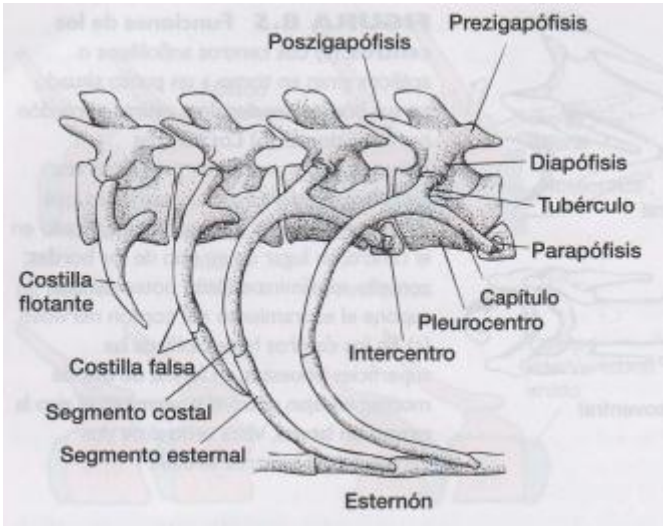


Clasificación en relación a la forma de los extremos de los centros vertebrales:

- **Anfiplanas:** tiene los extremos aplanados. Mamíferos.
- **Anficélicas:** ambas superficies cóncavas. Las más primitivas. Peces.
- **Procélicas:** el extremo anterior es cóncavo y el posterior convexo. Reptiles.
- **Opistocélicas:** al revés que las procélicas. Anteriormente convexas y posteriormente cóncavas. Salamandras, pingüinos, ungulados.
- **Heterocélicas:** las superficies articulares de ambos extremos tiene forma de silla de montar. Aves.



Las **apófisis** son expansiones de los centros y de los arcos. Hay varios tipos de apófisis, las **diapófisis** y las **parapófisis** articulan con las costillas. Las **zigoapofisis (pro y pre)** articulan con las vértebras sucesivas. La **apófisis transversa** se extiende desde el centro o desde el arco neural (incersión de musculatura).



FILOGENIA

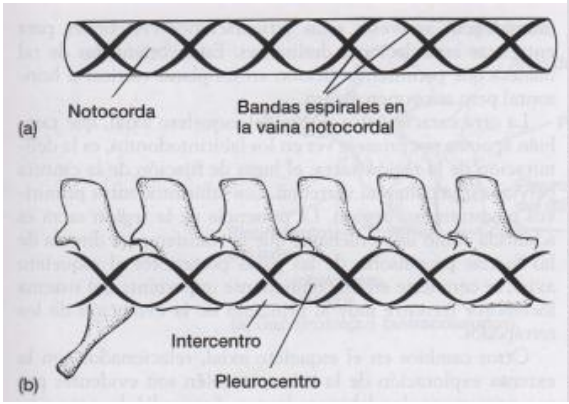
Agnatos: notocorda bastante grande **pero sin elementos vertebrales**.

Gnatostomados:

- **Condrictios primitivos**: notocorda presente. No hay centro vertebral pero hay arcos dorsales y ventrales.
- **Placodermo:** notocorda con arcos pero sin centro.

- **Peces óseos evolucionados:** la columna vertebral está osificada y sus centros reemplazan a la notocorda.
- **Tetrápodos primitivos:** la mayor parte de las vértebras de los anfibios laberintodontes primitivos eran aspidospóndilas (elementos separados) aunque esto dio paso a la holospondilia. Las vértebras de los laberintodontes se formaba de elementos separados con una notocorda presente. Los laberintodontes dieron origen a dos líneas ulteriores en cuanto a importancia de cada centro vertebral: en la línea **temnospóndila (temnospondili)** predomina el desenvolvimiento del **intercentro**, mientras que en la línea **antracosauria** lo hace el **pleurocentro**. En ambos casos la notocorda se reduce a medida que aumentan los respectivos centros vertebrales.

La **locomoción terrestre** expuso esfuerzos significativamente mayores sobre la musculatura axial, por lo que se **requiere una columna vertebral con los elementos unidos (holospondilia)**. Esto lleva a que un elemento se alargue a expensas de otro. El aumento del tamaño de los pleurocentros de los antracosaurios y reptiles posteriores podría haber sido favorecido por la tendencia a la locomoción terrestre.



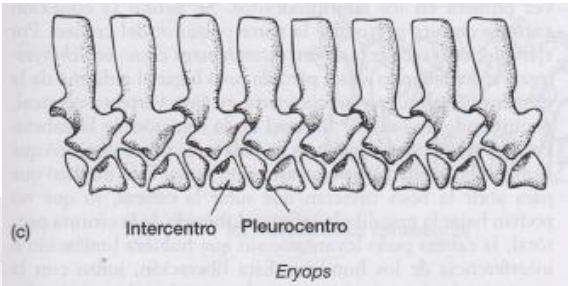


FIGURA 8.26 Modelo geodésico del esqueleto axial de un tetrápodo primitivo. (a) Las bandas de tejido conjuntivo enrolladas en direcciones opuestas, cada una a 45° respecto al eje longitudinal de la notocorda, forman un entramado geodésico que resiste la flexión y la rotación. (b) Una columna vertebral raquitoma tiene una patrón semejante; en el esquema está cubierta por el entramado geodésico. (c) En la columna vertebral de *Eryops*, los espacios del entramado geodésico que rodean a la notocorda están ocupados por huesos rígidos, lo que permite controlar la flexión que resiste la rotación. *Según Parrington.*

AMNIOTAS

Desde el punto de vista filogenético los amniotas reciben sus vértebras de la línea antracosauria. En los amniotas hay un gran desarrollo de las vértebras cervicales.

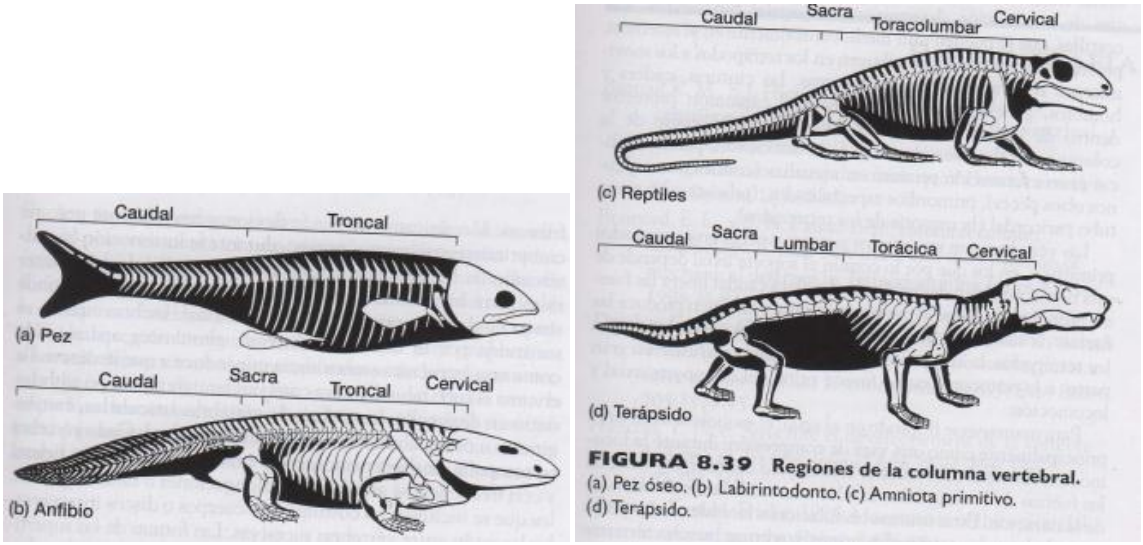


FIGURA 8.39 Regiones de la columna vertebral. (a) Pez óseo. (b) Labirintodonto. (c) Amniota primitivo. (d) Terápsido.

Origen embrionario de las vértebras

En el desarrollo embrionario temprano el **mesodermo paraxial** se vuelve segmentario y se distribuye en **somitos**. Los somitos se diferencian y forman: vértebras, músculo esquelético y dermis del tegumento dorsal. Las células laterales más cercanas al ectodermo se diferencian en dermátomo (dermis) y miótomo (músculos esqueléticos). Otras células migran alrededor de la notocorda y se colocan segmentariamente en grupos denominados **esclerótomos**, que contribuyen a las vértebras y a las costillas.

En las sucesivas fases evolutivas, las células esclerotómicas van rodeando a la notocorda, el tubo neural y los vasos axiales. Se van prolongando entre los miótomos. Las primeras segmentaciones forman la **metamería primaria (correspondencia entre miótomos y esclerótomos)**. Más tarde, aparece la **hendidura intervertebral** y **el esclerótomo se divide en dos partes: craneal y caudal**. Entre los vertebrados, se desarrolla la **metamería secundaria. Esto quiere decir que el cuerpo vertebral se compone por la parte caudal del esclerótomo y otra parte craneal del esclerótomo adyacente. (El miótomo queda en el medio, o sea, posición central entre dos esclerótomos).**

Este material, todavía blando, puede desarrollar en su posición intrametamérica o intermetamérica, cuatro pares de cartílagos denominados **arcuales**. El desarrollo de arcuales como piezas discretas, observables, condrificadas es claro y evidente en condrictios, ciclóstomos y en actinopterigios primitivos. En el resto de los grupos, por más que suceda dicha reagrupación de esclerotomitos, éstos no forman arcuales, si bien se diferencia la zona donde van a estar pero no se forma el arcual como una pieza cartilaginosa independiente.

Los arcuales que se forman son: dos de posición craneal, que son denominados **intercalares**. Estos se denominan **interdorsal**, superior e **interventral**, inferior. Si se forman estos arcuales tienen forma de pequeñas láminas cartilaginosas que cubren por encima de la notocorda al tubo neural y por debajo de la notocorda a los vasos axiales.

Los elementos que se encuentran por detrás de los intercalares son los **basales**, denominados **basidorsal**, que cubren el tubo neural y **basiventral**, que cubren los vasos axiales. Esos basales son originalmente de posición caudal y después de la resegmentación quedan como elementos craneales.

Se desarrollan cuatro partes de segmentos vertebrales (arcuales): **basidorsales, basiventrales, interdorsal, interventral.**

- Del basidorsal, va a derivar el arco neural.
- Del interdorsal, se derivara el pleucentro.
- Basiventral: intercentro y arco hemal.
- Interventral: interhemal.

Si las vértebras detienen su formación en este momento, hablamos de una condición **aspondílica**, ya que sólo están representadas por los arcuales y **se mantiene la notocorda como el eje primario** de sostén del cuerpo durante toda la vida. Esta condición aspondílica donde se forman a partir del esclerótomo los intercalares, basales y arcuales se encuentran en las formas actuales en holocéfalos, dipnoos y ciclóstomos.

Si esos arcuales se proyectan envolviendo la notocorda, pero no llegan a estrangular y sigue siendo la notocorda el eje primario y único durante toda la vida, hablamos de **hemispondilia**. Todavía no hay desarrollo de un verdadero cuerpo vertebral. Esta condición se encuentra en actinopterigios fósiles, algunos condrictios y en *Amia*, entre los actuales.

La presencia de un verdadero cuerpo vertebral que sustituya a la notocorda se denomina **holospondilia**. Ese cuerpo vertebral toma su material embriológico siempre del esclerótomo pero conformando tres distintas fuentes. Los tres tipos de fuentes formadoras de cuerpos vertebrales son: el **cordacentro**, el **autocentro** y el **arcocentro**. No es común que estos tres centros participen al unísono en la formación del cuerpo vertebral. Esto sólo se ve en condrictios. En el resto de los vertebrados, los elementos que constituyen los cuerpos vertebrales son dos: el autocentro como principal y el arcocentro con una participación secundaria.

Cada centro constituye el cuerpo de la vértebra. Algunos vertebrados **carecen de centro (aspondilia),** otros muestran **uno (monospondilia)** o **dos (diplospondilia)** centro por segmento. Otro tipo es la **polispondilia (más de dos centros por segmento)**.

En algunos grupos el centro deriva del pleurocentro y en otras del intercentro. **En los amniotas predomina el pleurocentro** y se convierte en el cuerpo de cada segmento vertebral. Los restos del intercentro contribuyen a la formación de las vértebras cervicales y, en forma menor, a los otros elementos vertebrales, pero, en su mayor parte, **el intercentro se convierte en el cartílago intervertebral** de la columna vertebral de los amniotas.

En los **tetrápodos** hay dos tipos de relación entre los centros y los arcos neurales: **aspidospondilia** (todos los elementos están separados). La notocorda todavía es el eje principal de sostén del cuerpo. Se da en tetrápodos primitivos y crosopterigios. La **holospondilia** (todos elementos vertebrales de un segmento están fusionados en una pieza única). El centro fusionado deriva del pleurocentro. Esta condición quiere decir que hay un cuerpo vertebral verdadero. **Filogenéticamente el intercentro tenía más importancia** y fue cambiando, ahora es más importante el pleurocentro. El intercentro y el pleurocentro son los dos elementos fundamentales para la formación del cuerpo.

Tipos de holospondila:

- Cordacentro: el cuerpo vertebral osifica desde la notocorda
- Arcocentro: se osifica desde los arcos

- Autocentro: se osifica independientemente de los arcos y de la notocorda. Están en la gran mayoría de los vertebrados.

Estos centros proveen el material donde se van a desarrollar los cuerpos vertebrales. Ese material, y en particular el autocentro, va a mostrar distintos centros topográficos de osificación. Son dos los centros topográficos en ese material autocentrico y son: **intercentro**, originalmente par pero secundariamente impar y que se desarrolla en la zona en donde se podrían desarrollar los basiventrales; el segundo, que se ubica en la parte posterior de una vértebra intermetamérica, que tiene un origen par, muchas veces retenido como tal, es el **pleurocentro**. Este último se desarrolla en la zona donde se tendrían que desarrollar los interdorsales, lo que no quiere decir que los interdorsales se hayan formado.

Además de esos dos elementos que van a constituir el cuerpo vertebral, a partir de los basidorsales y de los basiventrales, se van a formar, respectivamente, el **arco neural** y el **arco hemal**. A partir de interdorsales e interventrales, en algunos peces, se forman un arco neural y uno hemal secundarios, cosa no muy común.

En este tipo de vértebra, si se observa de frente, entre el hipocentro y el pleurocentro queda delimitado un foramen por donde pasa la notocorda en su mínima expresión. Esta configuración corresponde a vértebras presente en grupos basales de laberintodontes. A su vez, esta estructura si presenta una proporción más igualitaria entre pleurocentro e hipocentro es la que presentan los sarcopterigios, crosopterigios ripidistios.

A partir de esta estructura, denominada **protorraquítoma**, en anfibios primitivos se ven dos líneas. Por un lado está la línea en donde el intercentro se hace cada vez mayor en detrimento del pleurocentro. La culminación de esta línea se refleja en una vértebra formada íntegramente por el intercentro, denominada **stereospóndila**, representada por la línea batracomorfa (Temnospóndili).

Por otro lado, también partiendo de una estructura general protorraquítoma, hay dos caminos. Uno, en el cual intercentro y pleurocentro se desarrollan igualitariamente, caracterizando a una vértebra de tipo **embolómera** y representa la condición **diplospondílica primaria**, en la cual el cuerpo vertebral está formado por dos medios cuerpos. Este tipo de vértebras se encuentra en algunos actinopterigios primitivos y, entre formas actuales, en la cola de lacertilios, en los cuales la autotomía de la cola no se da entre dos vértebras sino que se da por el medio de una vértebra, con lo que los paquetes musculares se separan entre dos miótomos sucesivos. Si el corte se diera entre dos vértebras se produciría un desgarro de la musculatura.

Además de esta línea muerta, que se desarrolla por crecimiento igualitario de ambos centros topográficos, se produce una asimetría, nuevamente, pero esta asimetría a partir de una vértebra protorraquítoma, lo que hace es disminuir progresivamente la importancia del intercentro. Esta línea de vértebras **seimouriomorfas**, o sea, las que se encuentran en el género *Seymouria*, un representante avanzado de la línea reptiliomorfa (Antracosauria). A partir de una vértebra de tipo seimouriomorfa, con un pleurocentro grande y un hipocentro reducido, estaría derivando la vértebra de los amniotas, con un pleurocentro como único formador del cuerpo vertebral.

Hay dos vértebras que tienen una configuración un tanto atípica. Estas son el **atlas** y el **axis**. Por más que las vértebras de los amniotas provengan de la línea reptiliomorfa, donde el hipocentro se hace menos conspicuo, en el atlas y el axis, tiene un buen desarrollo. En el resto de la columna de un amniota, el hipocentro tiende a alojarse en una posición intervertebral.

El atlas está formado de la siguiente manera: por debajo del tubo neural, funcionando como cuerpo vertebral está el hipocentro, además del cual, en torno al tubo neural, se construyen las dos mitades del arco neural. El axis tiene también su hipocentro y su pleurocentro, pero además se adiciona el **pleurocentro** correspondiente al atlas, el cual se suelda en forma de la denominada **apófisis odontoidea** del axis. A los dos pleurocentros y al hipocentro del axis se le suma su correspondiente arco neural. Entonces, la configuración del axis es: pleurocentro 1 (del atlas), pleurocentro 2 (del axis), hipocentro y arco neural.

Con respecto al primer esclerotomito, es decir, aquel que quedó solari a posteriori de la resegmentación, corresponde a lo que se denomina **pleurocentro protoatlántico** o **pleurocentro cero**, por delante del atlas. Puede correr distintas suertes: o se fusiona al anillo occipital, donde está la cabeza, por lo que no se vería más como una pieza independiente; o se osifica y se mantiene independiente, formando lo que se denomina **proatlas**, que forma un par de tapitas que cierran el conducto raquídeo por detrás de lo que es la zona occipital; se puede fusionar a la apófisis odontoidea tempranamente, correspondiente el axis.

Las **costillas** se forman también a partir de material esclerotómico. El esclerótomo, una vez que se ubicó rodeando a la notocorda, al tubo neural y a los vasos axiales, emite una serie de prolongaciones en forma de tabiques conjuntivos, que de hecho forman los **mioseptos**, es decir, las separaciones entre los paquetes musculares, pero además forman un septo que corre longitudinalmente en la parte media dorsal epicordal; un septo hipocordal, también vertical y desarrollado muy elocuentemente en la zona caudal. Ambos separan la **musculatura contralateral**. Además, un septo horizontal que separa la musculatura axial en **epiaxial** e **hipoaxial**.

Las costillas se dividen en dos grupos: **dorsales** y **ventrales**. Las primeras se forman en donde el miosepto corta el septo horizontal y en esa intersección es donde se forman las costillas dorsales, que tienen un crecimiento centrípeto y no necesariamente pasan por una fase cartilaginosa, osificando directamente sobre la membrana esclerotómica.

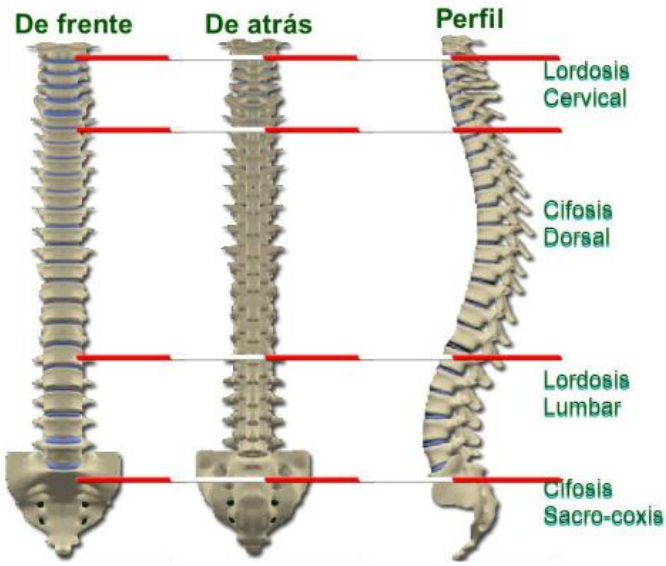
Las costillas ventrales se desarrollan donde el miosepto se corta contra el peritoneo. Tienen crecimiento centrífugo y pasan siempre por un estadio cartilaginoso antes de osificar. En distintos grupos se desarrollan unas u otras.

Además de estas “verdaderas” costillas, dorsales y ventrales, existen en los vertebrados dos grupos denominadas **costillas abdominales**, las cuales, a diferencia de las costillas verdaderas, nunca tocan las vértebras y se desarrollan en la parte más ventral del cuerpo. Hay de dos tipos: las **gastralias**, que a diferencia de todas las demás costillas son alostósicas. En formas actuales están representadas de cada lado solamente por un elemento en cada segmento, es decir, están formadas por una sola parte por segmento, en los laberintodontes habrían estado formadas por más de una porción por segmento. Entre las formas actuales están presentes en cocodrilos y en *Sphenodon*. En formas fósiles están en numerosos grupos de reptiles. Son interpretadas como profundizaciones alostósicas que estarían formando placas de recubrimiento externo en la zona ventral.

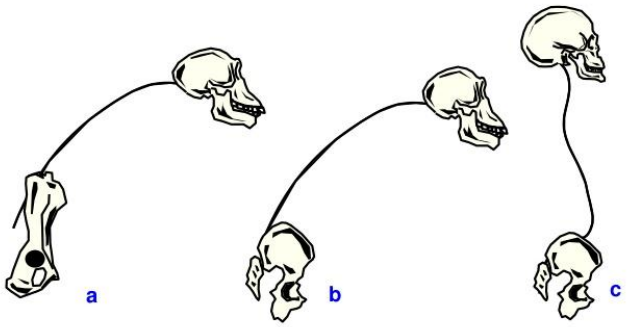
El último grupo lo constituyen las **costillas paraesternales**. Son de origen esclerotómico. No llegan a contactar con las vértebras y se desarrollan como un par de elementos por segmento, condrificados y a veces osificados cerca de la línea media y, supuestamente, a partir de segmentos homólogos a esas costillas paraesternales habría derivado el esternón verdadero de los amniotas. Entre las formas actuales se observan en lacertilios, y entre los fósiles en numerosos reptiles.

CURVATURAS DE LA COLUMNA VERTEBRAL

La columna vertebral del adulto tiene cuatro curvaturas: cervical, torácica, lumbar y sacra. Estas permiten tener a la columna una mayor flexibilidad. Permiten el equilibrio necesario para estar de pie y andar, así como le dan la fuerza necesaria para soportar el peso del cuerpo.



7-7) Estudio comparativo de la columna y de la pelvis de: a) un póngido; b) un australopithecus y c) un hombre.



Columna con una sola curvatura en el australopithecus, lo que indica una marcha no erguida. Pelvis en el australopithecus más corta, similar a la de los humanos actuales.

62

SISTEMAS NERVIOSO Y MUSCULAR

SISTEMA MUSCULAR

Funciones del sistema muscular:

- Movimiento de los miembros
- Locomoción
- Circulación de la sangre
- Equilibrio

La contracción de las **fibras musculares** es la base del movimiento de los músculos. Tipos de fibras musculares:

- **Fibras lisas**: son el tipo más sencillo y menos abundante de fibras. Provienen del mesénquima del embrión y tienen relación con los tejidos conectivos. Son lisas, no tienen bandas transversales como las estriadas. Un tipo especial de fibra lisa es la que se encuentra en el corazón.
- Fibras musculares estriadas: forman la carne del cuerpo y los músculos voluntarios. Proceden en gran parte del **miótomo** del embrión. Se fijan sobre los huesos y los mueven. La fuerza del músculo se debe a la contracción de estas fibras.

Algunos músculos no encajan del todo en esta clasificación entre lisos y estriados.

Sistema muscular branquial: este sistema tenía en un principio relación con los arcos branquiales, y alcanza un gran desarrollo en la cabeza y cuello. Son **músculos estriados** y voluntarios, pero no proceden del míotomo, sino del mesénquima y **esplacnopleura,** como los músculos lisos. Los nervios que le llegan son similares a lo de los lisos.

Una clasificación más acorde: se distinguen dos tipos de musculatura: **somática,** que es una musculatura del tubo externo del cuerpo, que es siempre estriada y proviene del miótomo. A este grupo pertenecen los músculos del tronco, la cola y los miembros. Dentro de la somática hay dos tipos: **axial y apendicular**. Por otro lado, la musculatura **visceral**, que incluye a la musculatura **branquial** (estriada) y **músculos lisos** (intestino y derivados). Se relaciona con el tubo digestivo, proviene del mesénquima, está inervada por nervios motores viscerales y se relaciona con la economía interna del animal.

Los músculos se insertan en el hueso mediante tejido conectivo.

Es muy difícil establecer homologías entre los músculos de los humanos y los vertebrados inferiores. Para ello es conveniente observar el origen embriológico de los músculos.

MÚSCULOS AXIALES

Tronco de los peces: el grupo muscular más importante de los peces es la musculatura axial que se dispone en forma segmentaria a cada del pez. Esta musculatura es de origen miotómico directo. La musculatura del tronco se dispone en miómeras, cuyo número corresponde al de vértebras.

Tronco de los gnatostomados: los músculos axiales de los gnatostomados se dividen en dos grupos: musculatura **epiaxial** y la **hipoaxial**. La epiaxial está por encima del tabique y por fuera de las costillas dorsales y la hipoaxial por debajo del tabique. El tabique es una proyección a partir de una envoltura esclerotómica que permite dividir el cuerpo del pez en dos mitades.

La musculatura epiaxial en peces se presenta como una columna masiva de musculatura segmentada que muestra pocos signos de subdivisión y se denomina en conjunto músculo dorsal del tronco.

En **tetrápodos** la musculatura epiaxial es menos importante y solo persiste un canal dorsal por encima de las apófisis transversas y de las vértebras.

Músculos hipoaxiales: en los peces, la musculatura hipoaxial es fundamentalmente una unidad y se extiende hasta abajo en ambos lados del cuerpo a partir del tabique horizontal, rodeando todo el cuerpo. Se subdividen en tres: músculos subvertebrales, un grupo lateral de plano laterales en los flancos y un grupo recto en posición ventral.

Músculos axiales del tronco en las regiones del hombro y la cabeza: la región de la cintura escapular y las estructuras especializadas del cuello obligan a disposiciones excepcionales de la musculatura axial. Los **músculos epiaxiales** dorsales van a pasar por encima de los hombros para terminar en la región occipital del cráneo, generando **haces musculares para sostener la cabeza**.

Los músculos del flanco desaparecen a nivel del hombro y la musculatura ventral sigue hacia adelante por debajo de la garganta a partir de la cintura escapular. Estos músculos se llaman músculos **hipobranquiales** en los peces.

En los peces la musculatura axial continúa y rebasa la región de la cloaca y del ano para llegar a la cola. La musculatura epiaxial es continuación de la del tronco, pero en la parte ventral de la cola los músculos hipoaxiales se transforman de una serie de estructuras aplanadas, quedando un par de haces ventrales semejantes a los músculos epiaxiales de la parte superior.

Músculos del globo ocular: los músculos que mueven los ojos son axiales. Nacen en la superficie de la caja craneana, se extienden hacia arriba en abanico y se insertan en el globo ocular. Se subdividen en cuatro rectos y dos oblicuos. Dos músculos accesorios son el retractor del ojo y elevador del párpado (no están en aves y primates). La función de los músculos ópticos es hacer girar el ojo.

MUSCULATURA APENDICULAR: proviene del miótomo. En tetrápodos tiene una función mucho más importante que la axial. En las aletas de los peces las aletas tienen musculaturas sencillas, con dos capas, una dorsal y otra ventral que sirven para mover la aleta.

Ontogenia: en tetrápodos cuando el miembro es todavía una yema se forma una masa de tejido premuscular sobre la superficie inferior y superior del esqueleto en desarrollo. Estas dos masas se pueden comparar con la dorsal y la ventral de la aleta del pez. De estas dos masas nacen todos los

músculos complejos del miembro maduro, y se pueden dividir en dos grupos principales: dorsal y ventral. En las regiones del hombro y la cadera existen modificaciones.

MIEMBROS ESCAPULARES

Músculos dorsales: existen varios músculos dorsales que se fijan sobre el húmero cerca de su cabeza y producen gran parte de los movimientos de este hueso en relación con la cintura escapular. Dos de estos músculos son el dorsal **ancho** y el **deltoides**, este último vincula al húmero con el omóplato y la clavícula. Más distalmente, la superficie dorsal del húmero está cubierta por el **tríceps**.

Músculos ventrales: en la cara inferior del hombro existe un músculo que ejerce presión hacia abajo y hacia atrás sobre el húmero, el **pectoral**. Otro es el **coracobranquial** que va desde la apófisis coracoides hasta la cara inferior del húmero. El **bíceps** y el **braquial** son músculos ventrales de acción flexora, opuestos al **tríceps**, que se extienden a lo largo del húmero y se insertan sobre los huesos del antebrazo. Estos músculos son similares en reptiles y mamíferos, salvo que los reptiles que poseen un quinto músculo: **supracoracoideo**, que en mamíferos forma el supraespinoso y el infraespinoso del omóplato.

MIEMBROS PÉLVICOS O POSTERIORES

Músculos dorsales: en la región de la cadera y el muslo pueden compararse en los cuadrúpedos inferiores y los mamíferos. Los reptiles poseen un **pubioisquiofemoral interno** que nace en la región lumbar y la superficie interna de la cintura y se inserta cerca de la cabeza del fémur. En los mamíferos, este músculo da origen a los músculos psoas e ilíaco. Los **cuádriceps** crural son un grupo de músculos que se dirigen hacia abajo sobre el fémur y se insertan sobre la cabeza de la tibia. Los músculos **vastos** nacen del fémur. En los reptiles de la lámina ilíaca al fémur se encuentra el músculo **ilio-femoral**, en los mamíferos ocupa una posición muy parecida a la de los músculos glúteos.

Músculos ventrales: los de la cadera y el muslo tienen como función principal la aducción del fémur y la flexión de la rodilla. Se disponen en tres grupos principales:

1) un gran músculo profundo que se origina en la superficie externa del pubis y el isquion. En los reptiles lleva el nombre de **pubioisquiofemoral externo**, en los mamíferos es el opturador externo.
2) Músculo que cubre la superficie inferior del muslo, su función es flexionar la tibia. En los reptiles se llama **pubioisquiotibial**, **flexor tibial externo, flexor tibial interno** y el **pubiotibial**. Sus homólogos en los mamíferos son el recto interno, el semimembranoso, el semitendinoso y el bíceps crural.
3) Los músculos que en los reptiles nacen de la vértebra de la cola dos músculos vertebrales potentes llamados **caudifemorales**, que se insertan sobre la cola. En los mamíferos todos estos músculos se han reducido a unos cuantos haces.

Los largos músculos ventrales de la pantorrilla se concentran para formar el músculo **gastrocnemio**. El gastrocnemio son un soleo y dos gemelos.

MUSCULATURA BRANQUIAL: están muy desarrollados en la región de las branquias de los vertebrados antiguos y están **relacionados con el movimiento de los arcos**. Tienen forma modificada en grupos superiores. A diferencia de los músculos estriados no proviene del miótomo, sino del **mesénquima**. Los músculos del tubo digestivo (estriados o lisos) son las partes anterior y posterior de un solo gran sistema visceral de músculos situados principalmente en las paredes del intestino. En el extremo posterior de la faringe se encuentra el límite entre músculo estriado y liso (a veces en peces y mamíferos la musculatura estriada llega hasta el esófago).

Músculos de las barras branquiales típicas y sus derivados:

Aunque ya no haya branquias en los cuadrúpedos mantienen los músculos derivados de los arcos branquiales, pero tienen otras funciones. Estos músculos reciben un grupo especiales de nervios. En tiburones cada branquia tiene un grupo característico de haces musculares. El músculo más notable es el constrictor superficial. Existen músculos más profundos, los aduptores, van entre el epibranquial y ceratobranquial, y tienden a fijarlos el uno con el otro. Otros músculos son los interarcuales, que fijan al faringo con el epi. Los elevadores están en la parte dorsal, se fija en arcos branquiales sucesivos por fibras originadas en el cuello.

En los peces óseos la musculatura branquial está menos desarrollada. Persisten haces ventrales en forma de músculos subarcuales. En cuadrúpedos las barras branquiales han desaparecidos (excepto pequeños haces relacionados con el aparato hioideo y la laringe). Existe un vestigio notable de la serie branquial que es músculo trapecio, proveniente de los músculos branquiales. Algunos haces anteriores y ventrales pueden transformarse en músculos separados (esternomastoideo y cleidomastoideo).

Músculos del arco hioideo: estos músculos sufrieron grandes transformaciones producto de los cambios filogenéticos que sufrió el arco hioideo. En los tiburones uno de estos músculos es el constrictor superficial. Si bien tiende a desaparecer gran parte de la musculatura hioidea, la parte dorsal de la hoja constrictora hioidea siempre conserva su importancia; en peces óseos está muy desarrollada y regula el movimiento del opérculo óseo. En casi todos los cuadrúpedos, pero no en los mamíferos, existe un depresor de la mandíbula, haz anterior del constrictor hioideo que se dirige hacia adelante en la región posterior del cráneo, detrás del tímpano y se fija sobre el extremo posterior de la mandíbula inferior. Otro músculo en mamíferos es el digástrico (está separado en dos vientres) este músculo va a hacer descender la mandíbula de los mamíferos.

Músculo de la mandíbula: en condrictios está el **elevador del palatocuadrado**, que une la caja craneana con la mandíbula superior. También está el aductor de la mandíbula, que es la principal masa muscular del segmento mandibular, cuya función principal función es cerrar y abrir la mandíbula para morder, se ubica entre el palatocuadrado y los cartílagos mandibulares. El intermandibular une las dos ramas de la mandíbula. En los vertebrados superiores el elevador del palatocuadrado y el intermandibular son casi despreciables. El elevador persiste como haces en el

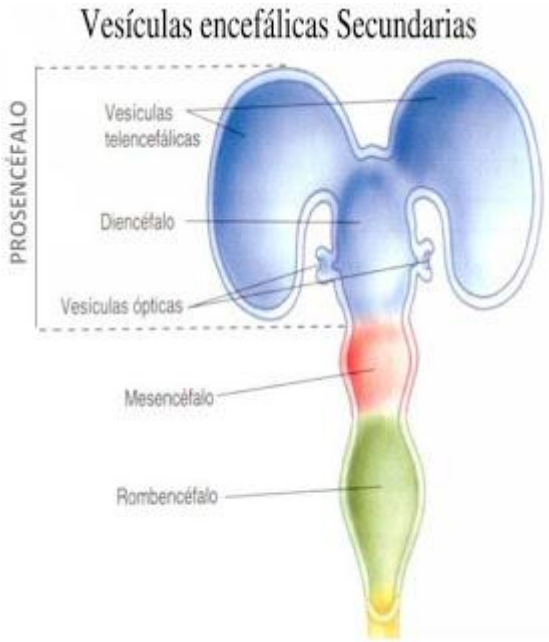
paladar y la caja craneana. El **aductor de la mandíbula** y sus derivados conservan importancia en los gnatostomados actuales. **En mamíferos el aductor se divide en tres músculos: temporal, macetero y los músculos pterigoideos, los tres con función masticatoria**.

SISTEMA NERVIOSO (PIRLOT)

El tubo neural se forma a partir de las células del ectodermo, las cuales comienzan a formar el **surco neural**, que se formará a partir de la línea media. El surco comenzará a profundizarse y las paredes a ensancharse, formando los **pliegues neurales**. Dichos pliegues se irán acercando a la línea media formando las **crestas neurales** y finalmente **al cerrarse formarán el tubo neural**, quedando una apertura denominada neuroporo.

El cierre del neuroporo cefálico, permitirá la formación de las 3 vesículas primarias: **prosencéfalo**, **mesencéfalo** y **rombencéfalo**.

Las vesículas primarias darán origen a las vesículas secundarias. Del prosencéfalo se originarán el **telencéfalo** y el **diencéfalo**; el mesencéfalo permenece igual; y del rombencéfalo se originarán el **metencéfalo** y el **mielencéfalo.**



Las vesículas secundarias darán lugar a las diferentes estructuras del encéfalo:

- del **telencéfalo** se desarrollarán los hemisferios cerebrales;
- del **diencéfalo**, el tálamo, hipotálamo, epitálamo y subtálamo;
- el **mesencéfalo** constituye el acueducto cerebral
- del **metencéfalo** se desarrollan el cerebelo y el puente;
- del **mielencéfalo** se desarrolla el bulbo raquídeo. Del bulbo raquídeo emergen la mayor parte de los nervios, mayormente del quinto par en adelante.

Telencéfalo: la parte más anterior del encéfalo terminal recibe el nombre de **rinencéfalo** y constituye los lóbulos olfatorios. El telencéfalo en tiburones es un pedúnculo olfatorio que une los

bulbos olfatorios con el cerebro. El desarrollo de los hemisferios cambia considerablemente de peces a mamíferos.

El cerebro está recubierto por membranas: tres en los grupos más avanzados. La más externa, se denomina **duramadre** (meninge externa). La más interna, **piamadre** (meninge interna, con el tubo neural), y entre medio está el **aracnoides**. Todo es el cráneo membranoso que está en el estadio embrionario de todos los vertebrados.

Los animales que tienen el hemisferio liso se denominan lisencéfalos. Los que tienen circunvoluciones son girencéfalos, y son más avanzados.

En la zona del cerebro sin techo se filtra el **líquido cefalorraquídeo** que nutre a todo el cerebro y la medula.

Estructura de base del sistema nervioso:

1) **Neurona**: unidad conductora. Consiste en una célula y una serie de prolongaciones citoplasmáticas de aspecto filamentoso. Puede ser unipolar, bipolar o multipolar, de acuerdo al número de prolongaciones. Los **axones** están protegidos por una **vaina de mielina**. La **dendrita** es la zona receptora de la neurona. El axón es la parte q conduce la respuesta nerviosa a partir de la región dendrítica.
2) **Sinapsis**: La conexión de una fibra con otra se efectúa entre axón y dendrita y se llama **sinapsis**. La transmisión se efectúa de forma química o eléctrica.
3) **Neuroglia**: las neuronas del sistema nervioso central están mezcladas con células de sostén que forman la neuroglia. Una de ellas es de forma estrellada y se denomina astrocito. Otras son las oligodendroglia de forma globulosa y la microglia de forma irregular.
4) **Materia gris y materia blanca**: son masas nerviosas centrales. Esta división viene determinada por la presencia o ausencia de fibras mielinizadas. Sustancia gris formada por neuronas y sustancias blancas formadas por mielina.
5) **Ganglios**: cúmulo de cuerpos celulares. Encontramos ganglios en todo el trayecto nervioso, los más típicos son los de los nervios perceptores. La presencia de ganglios da a la red nerviosa un funcionamiento por etapas y escalonado.

El sistema nervioso se divide en **central (cerebro + medula)**, **periférico (nervios craneales y espinales)** y **autónomo (simpático y parasimpático**, funciona desconectado del central).

Sistema nervioso central: se subdivide en dos partes, el **éncefalo** en el extremo anterior y la **médula espinal**, en la región posterior.

SISTEMA NERVIOSO PERIFÉRICO

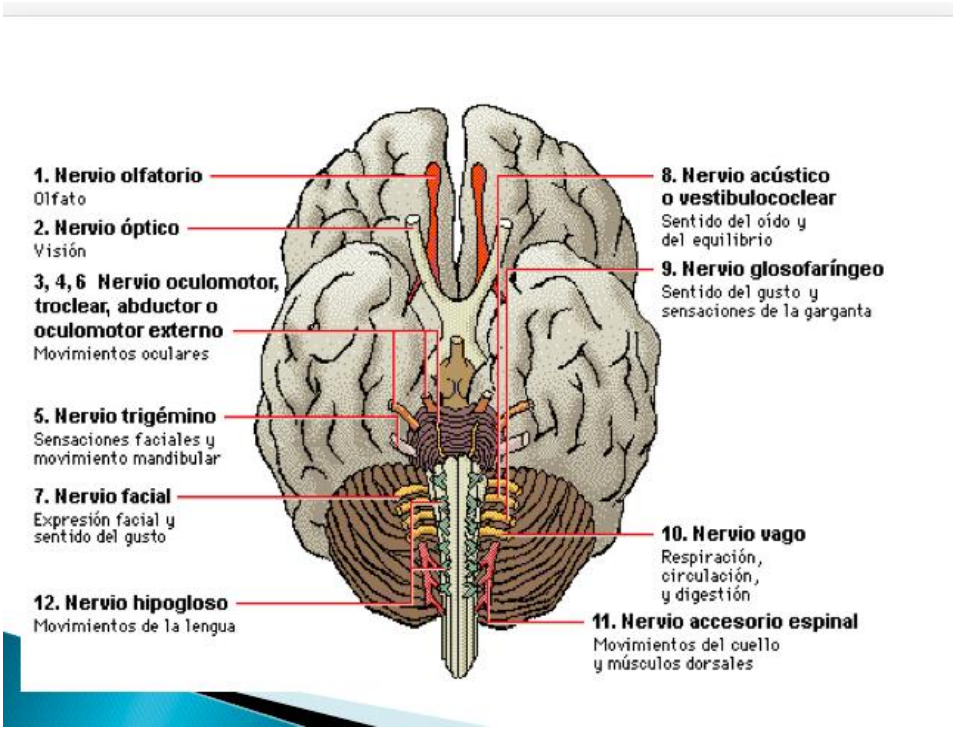
El SNP es el encargado de poner en conexión todo el cuerpo con el sistema nervioso central, y a este con todo el cuerpo. Es un entramado de fibras que van y vienen por los distintos órganos. Se divide en: **sistema cerebro-espinal**, formado por los nervios espinales o raquídeos y nervios craneales (fenómenos conscientes y voluntarios) y **el sistema autónomo** (inconsciente).

Sistema cerebro-espinal:

1. **Nervios craneanos:** Al nivel del encéfalo. Pueden ser motores, receptores o mixtos, y a su vez pueden ser somáticos o viscerales. Los componentes somáticos se refieren a la relación del organismo con el medio externo, los componentes viscerales se refieren a la relación del sistema central con el medio interno (vísceras). Se distinguen trece pares, pero el número más frecuentes es de **doce pares** (en el hombre hay 12). Estas cuatro categorías corresponden a las cuatro columnas localizadas en el eje espinal.
   Se empiezan a formar en la quinta y sexta semana. Se dividen en tres grupos de acuerdo a su origen: **eferentes somáticos, arcos faringeos y sensoriales especiales.**
   Eferentes somáticos: el par 12. Se forma por la fusión de tres o cuatro nervios occipitales. El motor ocular externo. El 4, rota, deprime y separa el globo ocular.
   Sensoriales especiales: El olfatorio 1. Nervio optico 2, que transmite la informacion visual desde la retina hasta el cerebro. El par 8, que es el responsable del equilibro y la función auditiva.

   <u>Nervios</u>:
   - Par 0: **receptor** (¿somático?). Parece tener su origen en el diencéfalo y sale en posición ventral y anterior del telencéfalo y acaba en la mucosa olfativa. En peces, anfibios, reptiles y mamíferos.
   - Par 1: **olfatorio**. Es **receptor (somático** especial).
   - Par 2: **óptico: receptor (somático** especial).
   - Par 3: **óculo-motor común: motor (somático**). Inerva a determinados músculos del ojo. Además inerva a algunos músculos del párpado.
   - Par 4: **troclear. Motor (somático**). Se origina en el fondo del mesencéfalo. Inervan al músculo oblicuo superior derivado del segmento somito preóptico
   - Par 5**: trigémino. Mixto (receptor-somático** y **motor visceral**). En vertebrados inferiores, la primera rama de este nervio V-1 emerge por separado del cerebro y posee su propio ganglio. Este es el nervio dorsal del segmento premandibular original.
   - Par 6: **abductor. Motor (somático**).
   - Par 7: **facial**. **Mixto (receptor somático**, **receptor visceral y motor visceral**).
   - Par 8: **Auditivo. Receptor (somático** especial). Nervio corto que penetra en el oído interno y que emerge del mielencéfalo.
   - Par 9: **glosofaríngeo. Mixto** (**receptor somático, receptor visceral y motor visceral**).

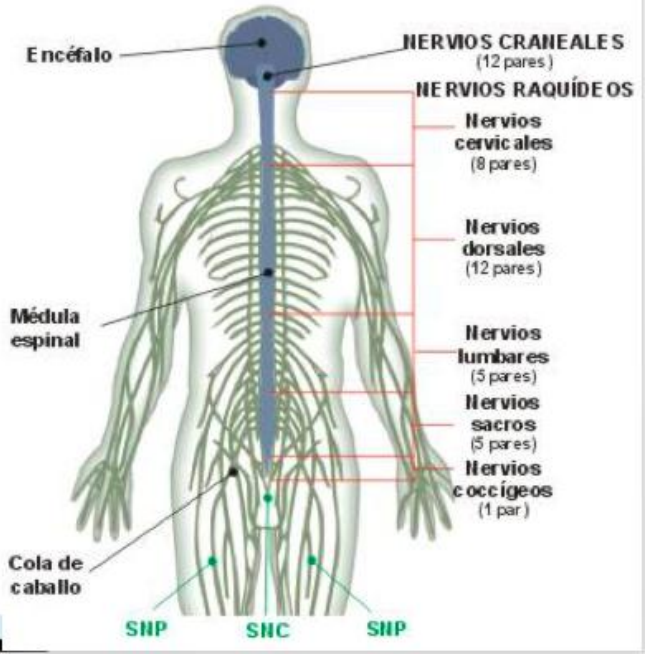
- Par 10: **vago. Mixto** (**receptor somático, receptor visceral y motor visceral**). El más importante por su desarrollo y la variedad de funciones. Se ha convertido en una parte central del sistema autónomo.
- Par 11: **accesorio. Motor** (¿visceral-somático?). formado por una rama proveniente del vago.
- Par 12: **hipogloso. Motor** (**somático**). Formado por nervios espinales anteriores. Inerva los músculos de la lengua al músculo genio-hioideo.



Hasta el par cuatro inclusive, salen del **mesencéfalo**. Y del par cinco en adelante del **bulbo raquídeo**. Además, hasta el par diez inclusive, están en **anfibios**. Los pares once y doce se suman en **amniotas**.

2. **Nervios raquídeos**: parten de la médula espinal. Son fibras nerviosas de las raices motrices. Están compuestos por 31 pares de raquídeos: ganglios craneales, raquídeos y autónomos.

Nervios raquídeos …



UNIDAD 3

UNIDAD TEMÁTICA TRES

Primates:

Son **mamíferos placentarios unguiculados** que poseen:

- **Clavícula**
- **Tres tipos de dientes** (al menos en una etapa de su ontogenia)
- **Uña plana** (en el dedo gordo del pié como mínimo)
- **Oponibilidad del pulgar** en grado variable y del dedo gordo del pié (confiere prensión y precisión)
- **Cerebro muy desarrollado**
- Anillo óseo que rodea completamente a la órbita

Se caracterizan porque:

- **Plasticidad**: es un orden que desarrolla una capacidad cada vez mayor en su historia evolutiva para adaptarse a oportunidades ecológicas diferentes. No presenta adaptaciones a nichos ambientales específicos (pocas excepciones). Es el orden más generalizado y primitivo y su plasticidad evolutiva es extraordinaria.

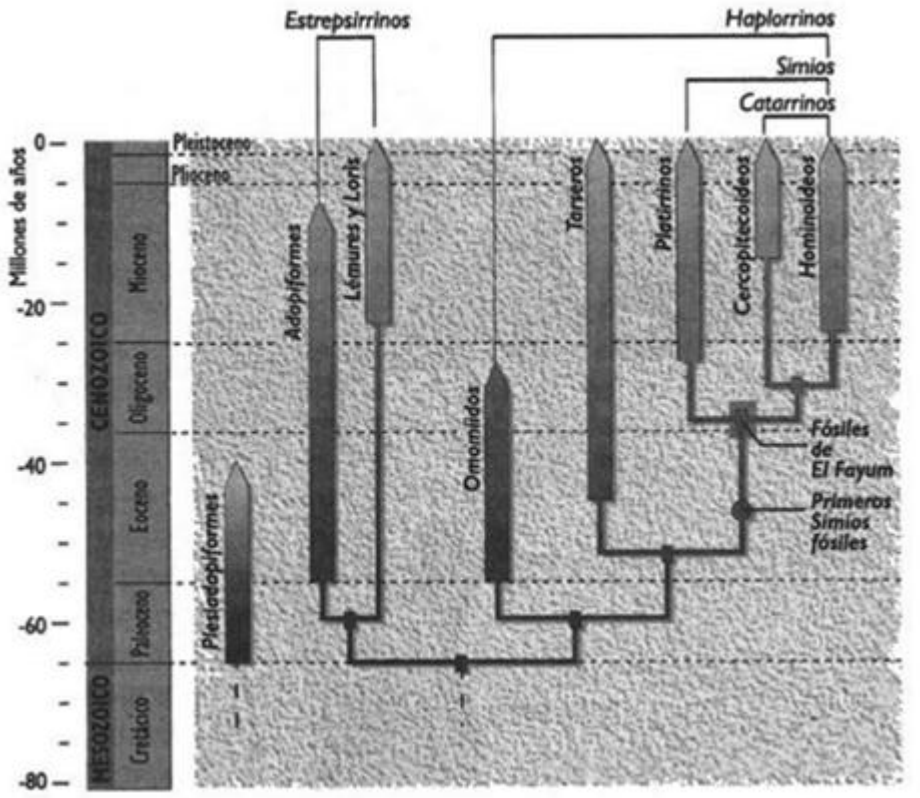
Adaptaciones más significativas:

- El gregarismo
- La diversificación
- Su extensión geográfica
- **El alargamiento del período de gestación**
- **La larga dependencia de las crías**
- **El escaso número de descendientes** (asegura la supervivencia de la prole)
- La capacidad para **manipular el medio ambiente**.

La tendencia evolutiva ha ido en la dirección de **mayor adaptabilidad** (capacidad para adaptarse). Se refleja en:

- Desarrollo progresivo de **cerebros grandes y complejos**
- **Perfeccionamiento del aparato visual**
- **Reducción progresiva del esplacnocráneo**
- **Eliminación del 3º I y de 1 o 2 PM**
- Conservación del **tipo sencillo de M**
- **Reemplazo de garras por uñas**
- **Retención de pentadactilia**
- Acentuación de la **movilidad digital**

CENOZOICO:



El Cenozoico, que comienza hace 65 millones de años, se divide en:

- Terciario: Paleoceno / Eoceno /Oligoceno / Mioceno / Plioceno
- Cuaternario: Pleistoceno / Holoceno

Paleoceno 75-60Ma (género PURGATORIUS)

Los orígenes deberían remontarse aún más, hacia finales del cretácico y el **género Purgatorius** (grupo **plesiadapiforme**) por los caracteres de la dentición sería el ancestro. Proceden de Europa y de Norteamérica.

- Por sus dientes frontales, grandes e inclinados se confunden con Insectívoros o Roedores muy primitivos, pero **sus premolares y molares presentan similitud muy marcada con los Primates del Eoceno** (mosaicismo).
- Falta la barra ósea continua que cierra la órbita.
- Los dedos poseían **garras** en vez de uñas.

Se agrupan bajo la denominación de **Plesiadapiformes** y comprenden las siguientes familias:

- Los Plesiadapidae.
- Los Carpolestidae

- Los Phenacolemuridae.

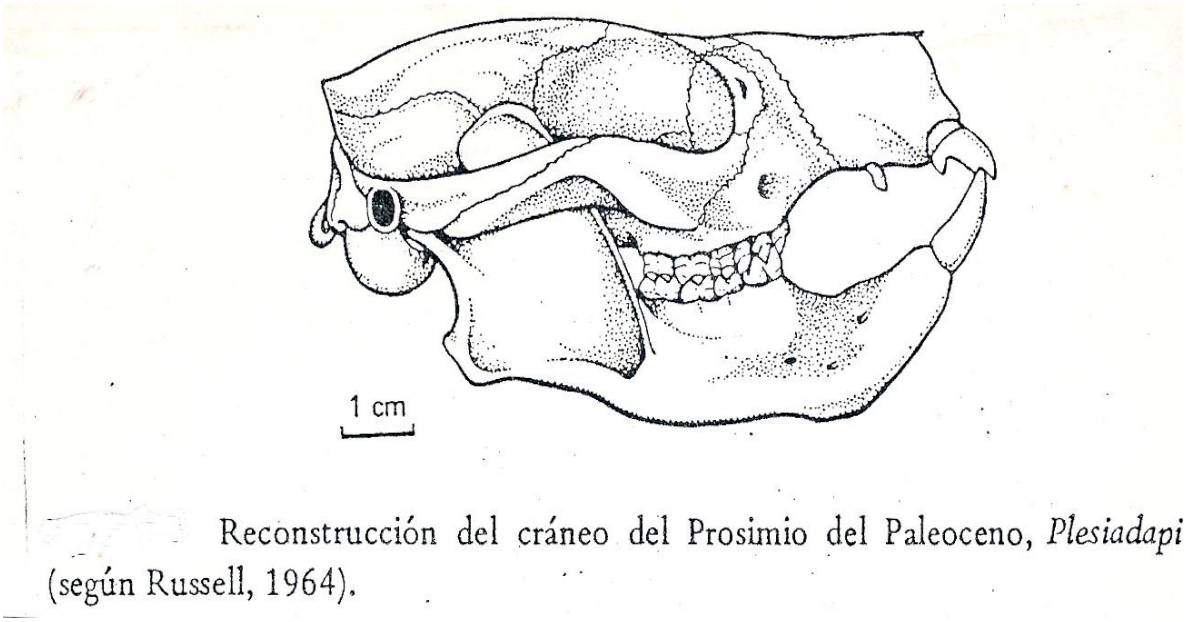
Los **Plesiadapiformes** parecen haber evolucionado con rapidez y **es el grupo que está más próximo al conjunto de los primates vivientes**. El hecho de que se hayan encontrado plesiadapiformes en Norteamérica y Europa indica que los dos continentes estuvieron unidos antes de que la formación del océano Atlántico los separase completamente.

La **fórmula dentaria** de los plesiadapiformes es 2 incisivos, 1 canino, 3 premolares y 3 molares.

Hay polémica acerca de si los plesiadapiformes deben considerarse o no auténticos Primates. Son el grupo que está evolutivamente mas próximo al conjunto de los vivientes, quienes a su vez forman un grupo natural con un antepasado común exclusivo.

Algunos autores proponen que se dividan en dos grandes categorías:

- los **Plesiadapiformes o Primates arcaicos**
- y los demás Primates o **Euprimates**.



Reconstrucción del cráneo del Prosimio del Paleoceno, *Plesiadapi* (según Russell, 1964).

Eoceno 60-40Ma (EUPRIMATES)

Los Euprimates aparecen en el registro fósil en este período.

Las especies eocenas representan persistencias de los Plesiadapiformes paleocenos pero mostrando caracteres más modernos en su patrón morfológico total.

Características:

- **cerebros mayores**,
- ojos más grandes, **frontalización orbitaria**,

- **reducción de prognatismo**,
- **agujero occipital en avance hacia la base del cráneo**
- extremidades anteriores más cortas que las posteriores, lo que indica una tendencia a la locomoción erguida distinta del cuadripedalismo de los restantes mamíferos.

Están bien representados en Eurasia y Norteamérica por dos grandes grupos:

- los Adapiformes. Su **fórmula dentaria** es 2 incisivos, 1 canino, 4 premolares y 3 molares
- los Omomíidos (Omomydae). Su **fórmula dentaria** es 2 incisivos, 1 canino, 3 premolares y 3 molares.

Oligoceno 40-25 Ma

Son escasos los restos de Primates y la mayoría proceden de los yacimientos de la región de **El Fayum** (cerca de El Cairo).

Los primates del oligoceno egipcio: en Egipto está la zona del Fayum. En el oligoceno (hace 31 millones de años aproximadamente) el mar mediterráneo pasaba por el Fayum. **Propliopithecus** chirobates y **Aeghyptophitecus** zeuxis (**hominoideos** tempranos) fueron dos especies que poblaron el Fayum en el oligoceno 35-32 ma.

Los fósiles de los primates hominoideos tempranos (Propliopithecus chirobates y Aeghyptophitecus zeuxis) son muy primitivos respecto de los catarrinos pero comparten la **fórmula dentaria reducida, con dos premolares**.

Su **fórmula dentaria** es 2 incisivos, 1 canino, 2 premolares y 3 molares.

Los primates superiores del mioceno temprano de Kenya son más avanzados morfológicamente y más similares a los catarrinos actuales. Ademas esta la presencia de Cercopithecoideos en el este de África, en Kenya, hace 15-20 ma.

Hay un vacío **entre los 30 y los 15-20 ma** en cuanto a fósiles. Durante este periodo de tiempo hubo una **gran radiación adaptativa de los catarrinos** y la divergencia filogenética entre monos y simios.

Radiación adaptativa: es el aumento rápido del tipo y número de individuos en un grupo de organismos que puede deberse a uno cambio ambiental o adquirir ventajas en relación a otro grupo.

Propliopithecus chirobates y Aeghyptophitecus zeuxis, los primates hominoideos más tempranos conocidos, fueron **cuadrúpedos arborícoras de alimentación frugívora**, con un peso corporal de **entre 3 y 6 kg**. Tenían **dimorfismo sexual en el tamaño de los caninos** y profundidad mandibular. La morfología dentaria de estos dos estaría relacionada con un posible ancestro de **procónsul**, perteneciente al mioceno (20-5 ma) en el este de áfrica. Procónsul origina a sivapithecus y dryopithecus.

Los primeros simios son los del Fayum. Algunos de ellos son parapitécidos, originados antes de que se separen **platirrinos** y **catarrinos**, y otros son propliopitécidos, que ya son catarrinos, monos del viejo mundo (cercopitecoideos) y hominoideos.

SISTEMATICA Y DESCRIPCION

- **Orden primates**
    - **Suborden simiiformes**
        - **Superfamilia Parapithecoidea**
            - **Familia Parapithecidae**

Características de los parapitécidos: arborícolas, ojos pequeños, extremidades adaptadas al salto, rostro corto, bulbos olfatorios grandes. ORIGINAN A LOS PLATIRRINOS.

SISTEMATICA Y DESCRIPCION

- **Orden primates**
    - **Suborden simiiformes**
        - **Superfamilia Hominoidea**
            - **Familia Propliopithecidae**

De igual forma que los Parapithecidae, estos también provienen del Fayum. **Propliopithecus** y **Aeghyptophitecus** son dos géneros dentro de esta familia. El Aeghyptophitecus se le asignó un género diferente porque difiere mucho de Propliopithecus. El molar 2 de Aeghyptophitecus es mucho más grande que el molar 1, mientras que en Propliopithecus son del mismo tamaño. Entre estos dos géneros difieren las cúspides.

Aeghyptophitecus: cerebro chico (50 cc). Diurnos, frugívoros, alto dimorfismo sexual, musculo masticatorio grande.

Caracteres plesiomórficos: hocico largo, grandes órbitas.

Relojes moleculares: según los estudios biológicos moleculares, nuestro linaje se separó de la línea de los **chimpancés entre hace cuatro y 5 millones de años**, es decir, en la época en que se ve un progresivo descenso en los niveles de CO2. El fundamento de los relojes moleculares consiste en que la diferencia genética entre dos especies debería estar en función del tiempo transcurrido desde que se produjo la separación entre una línea y la otra. En otras palabras, la divergencia genética aumenta con el tiempo, algo que también pasa con la divergencia morfológica, que se va acentuando. Igualmente la diferencia genética en función del tiempo sirve si se analiza genes adecuados (**genes neutros**, ni favorables ni perjudiciales). El reloj molecular de Sibley y Alhquist muestran **la separación primeramente del gorila y luego del chimpancé**.

Mioceno

El acontecimiento más importante fue la expansión en forma de **radiación de los hominoidea**. También por cambios tectónicos y climáticos.

En el Mioceno Inicial, África estaba aislada de Eurasia. En el mioceno medio se unió por la península Arábiga lo que tuvo consecuencias importantes en la evolución de los Primates, permitiendo migraciones.

A comienzos del Mioceno aparecen los entornos de bosques abiertos y **sabanas que propiciaron la expansión** y extinción de muchas especies, entre ellas los Hominoidea. A finales del mioceno ya hay una reducción y aislamiento de bosques y expansión de las sabanas.

Los restos de Hominoidea más antiguos eran muy generalizados (cuadrúpedos arborícolas) y no existían braquiadores

Procónsul (de Kenia) origina a sivapithecus y dryopithecus. En Eurasia, los antepasados de los póngidos y homíninos más antiguos son Dryopithecus en Europa y Sivapithecus en sur de Asia. Estos dos géneros irradian en sus respectivas regiones.

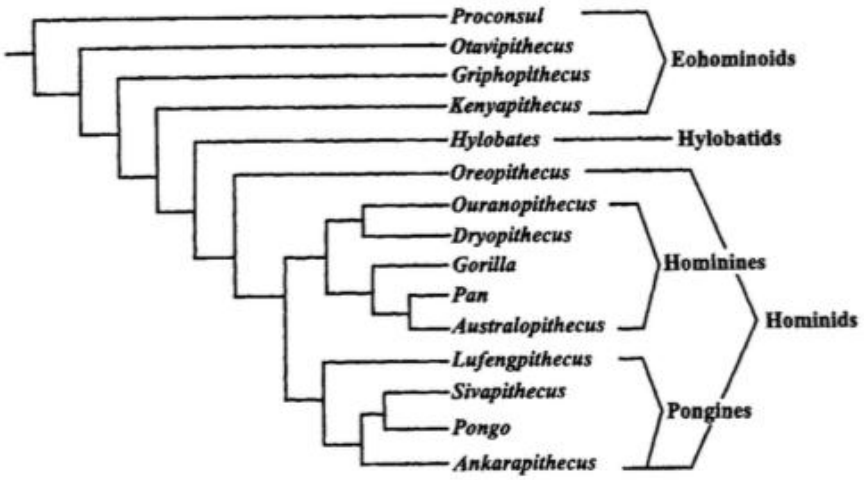


FIG. 4.4. *Asignación cladística de Hominoidea fósiles* (Según Kordos y Begun 2002).

Dryopihecus fue estrictamente europeo**. Es antecesor del humano, chimpancé y del gorila**, evidenciado en la fosa subarcuata del peñasco temporal la cual está presente en todos los primates. Dryopithecus tenía brazos largos y piernas cortas, no presentan muchas diferencias con los orangutanes actuales. **9 ma**. Caninos grandes y verticales, no muy robustos. Diastema. Incisivos pequeños y verticales. Primer molar inferior con un tubérculo. Molares con esmalte fino. Huesos del cráneo delgado. 150 cc.

Dryopithecus tenía los cuerpos vertebrales pequeños, indicador de que **su locomoción no era bípeda**. Presenta brazos más largos que las piernas, y sería un **trepador suspensor** (antecesor del

bipedismo). Por las marcas de estriación dentaria sabemos que su dieta fue similar a la del chimpancé o incluso a la del gorila, siendo más dura.

Un primate de largos brazos, el **Oreopithecus** (POSIBLE ESLABÓN ENTRE PROCÓNSUL Y DRYOPITHECUS), que habitaba hace 10 m.a. en los bosques pantanosos de la parte central de Italia y Cerdeña (que componían entonces una gran isla) podría estar evolutivamente cerca del Dryopithecus. Sin embargo, debido a las características muy particulares de su dentición no todos los autores admiten siquiera que el Oreopithecus sea un hominoideo.

En **Asia**, hay gran consenso en considerar a **Sivapithecus** como el género más relacionado con el actual **orangután**. Vivió en un entorno de bosque subtropical, y fue también un cuadrúpedo arbóreo. La capa delgada del esmalte reflejaría una dieta de frutos blandos. El hallazgo posterior de ciertos huesos portcraneales ha cuestionado su atribución estricta al orangután, pues estos últimos tienen rasgos característicos en el húmero que no presentan los Sivapithecus.

Gigantopithecus. Es un género desde el mioceno final hasta el pleistoceno medio. 2 especies ubicadas en el norte de la india. Las mandíbulas son mayores que las de los gorilas, se trata de los mayores primates de la historia. Los dientes anteriores (incisivos y caninos) son relativamente más pequeños a los molares y premolares. Tienen esmalte grueso y mandíbulas robustas.

LOS PRIMEROS HOMINIDOS.

La falla del Rift fue la barrera que dividió a los pánidos de los homínidos (Hipótesis East Side Story). El Rift oriental es la zona de mayor abundancia de los fósiles prehumanos y humanos conocidos.

Orrorin tugenensis, 6 millones de años. **Los fémures revelan que Orrorin era bípedo**. Restos postcraneales sugieren que podría encaramarse entre los árboles. Es el homínido más antiguo.

Ardipithecus kadabba: Datado en 6 millones de años. Los **caninos incisiformes** lo asemejan al ramidus. La morfología postcraneal tiene varias semejanzas con los simios africanos y los australopitecos de Hadar, pero la forma del olecranon es diferente a la de los homínidos. Una falange del pie indica actividad arborícola.

Ardipithecus ramidus: 4,5 millones de años. Presenta una **adelantada posición del foramen occipital, lo que indica cierto grado de locomoción bípeda**. Ciertos caracteres dentales los asemejan a los simios, por lo que los autores lo consideran un antecesor del chimpancé.

Sahelanthropus tchadensis. Descubierto en Chad con una edad de 7 millones de años. Cara ortognata, caninos pequeños, robustez supraorbitaria y **posición adelantada del foramen occipital, lo que indica cierto grado de locomoción bípeda**. Ciertos rasgos de la base del cráneo sugieren que está en la línea del **gorila**.

<u>Australophitecus</u>:

Las características principales de australophitecus:

- Estatura entre pequeña y mediana (**1,20 m y 1,50 m**)
- Capacidad craneana pequeña (**450 cm^3 aprox**)
- **Huesos delgados** en todo el esqueleto
- Caracteres intermedios con los Póngidos y el género Homo.
- **Globalización de la bóveda**
- **Posición adelantada del foramen magnum**, pero no completamente como en Homo.
- **Prognatismo**
- Dentición más cercana a los Homo, con ausencia del complejo cortador IC.
- **Lateralización de las alas iliacas**, pero no completamente como en Homo
- **Extremosidades superiores más largas que inferiores,**
- **Postura erecta y locomoción bípeda**

Homínidos de África del Este

Australophitecus anamensis: 4 millones de años. Procedente del rift de Kenia. Contrasta el **primitivo cráneo** con la **moderna tibia**: no presenta una flexión tan lateral. Vivió en bosques en galería, un hábitat más abierto que Ardipithecus ramidus.

Australophitecus afarensis: tiene unos 3,5 millones de años. Se encontraron restos desde Hadar hasta Tanzania. Las mandíbulas muestran un cierto grado de tijera cortadora CP, y hay un pequeño **diastema**. **Dimorfismo sexual evidenciado en los caninos**.

Características de afarensis:

- **Fuerte prognatismo**
- Gran anchura bicigomática, que alojaría **poderosos músculos de la masticación**.
- Gran surco prenasal, óseo, alojamiento de **grandes dientes** anteriores para la preparación de la comida.
- Poca capacidad craneana, a diferencia de Homo.
- Fuerte **torus nucal** con crestas tempero nucal. Señal fuerte de musculatura nucal.
- **No hay cresta sagital**, pero los músculos temporales llegaban al plano sagital. Esto señala una **fuerte musculatura masticatoria**.
- Señales claras de **bipedismo:** foramen magnum adelantado, y apófisis mastoides del occipital más grande que en los póngidos.
- Huesos timpánicos y foses glenoideas (en donde articula la mandíbula) igual que en los Póngidos.
- **Paladar y dentición muy primitiva**, **en forma de U**. Similar a los póngidos
- Tórax similar a los Póngidos
- Íleon mas alto y estrecho que en africanus, menos lateralizado y con superficie del sacro pequeña, lo que indica que se trata de un bípedo aun arborícola, en transición a formas menos arborícolas.
- La cavidad intercondilia del fémur, y la tibia, indican una gran movilidad de la rodilla y habilidad para la vida arborícola.

- Manos y pies con mezcla de caracteres arborícolas y humanos.
- **Brazos relativamente largos respecto a las piernas**
- Altura **1 m**.

Sus piernas eran cortas, como su zancada, por lo que no serían buenos bípedos locomotores, si no arborícolas. Usarían el bipedismo para trasladarse por tierra en un entorno de bosque abierto.

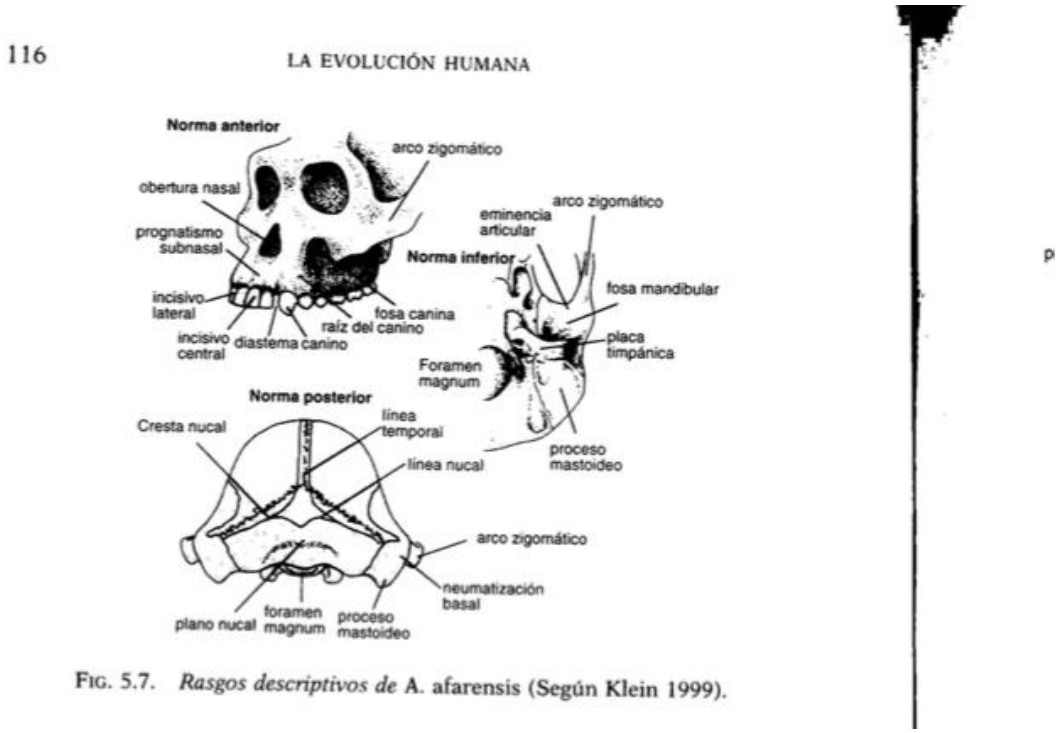


FIG. 5.7. *Rasgos descriptivos de* A. afarensis (Según Klein 1999).

Australophitecus bahrelghazali:

Chad. Se encontró una parte anterior mandibular de hace unos 3,5 millones de años. Vivió en un mosaico de bosque galería y sabana abierta.

Australophitecus ghari: Etiopía. 2,5 y 2 millones de años.

Australophitecus Sediba: 2 ma. Se propone como transición entre africanus y habilis. También como antepasado de erectus.

Australophitecus deyiremeda: vinculados a afarensis.

Kenyanthropus platyops: Kenia, Lago Turkana. **Menor prognatismo** y red**ucción del tamaño dental respecto a Australophitecus**. Antecesor de Homo. Tiene un parecido a Homo habilis. **3,5 millones de años**.

<u>Homínidos de África del Sur</u>

Australophitecus africanus. Niño de taung, Sterkfontein. La cronología va de 3,5 a 2,5 millones de años. Destaca por su **bóveda craneal muy expandida**, lo que lo convierte en el probable antecesor, a menos en cuanto a lo cerebral, de Homo habilis.

Características generales:

- 130 cm y 53 kg aprox.
- Miembros superiores más largo respecto a las piernas (índice húmero – femoral)
- Curvatura en la columna como los humanos, aunque el cuerpo de las vértebras lumbares es pequeño.
- Bipedismo más arborícola que los humanos.
- Capacidad promedio de unos **450 cc**
- El cerebro, según algunos autores, es muy parecido al humano, con el área de Broca poco desarrollada
- Caracteres craneales con menos apariencia póngida.
- **Menor prognatismo**
- Persiste la **potencia muscular masticatoria**
- Gran expansión de la bóveda craneal
- Mayor índice de altura supraorbitaria del género.
- **Desaparición de los diastemas**
- El eje bucolingual ya no es en 45 grados, si no en 90 como nosotros.
- Todavía está un poco separado el dedo gordo del pie.

ESTRATEGIA REPRODUCTIVA

Durante todo el Cenozoico, desde hace unos 70 millones de años hasta el Mioceno, hubo entre los primates una **tendencia cada vez mayor hacia la estrategia reproductiva K**. Esta tendencia continuó acentuándose porque daba resultado, dado que su capacidad para transferir energía a un feto es siempre limitada y el resultado de tener un cerebro más grande es tener menos hijos.

Si se vive en un grupo, el tiempo dedicado a buscar comida, a vigilar a los depredadores y a encontrar pareja puede reducirse por la división de tareas. Como consecuencia queda más tiempo para el cuidado paterno, el juego y la actividad social, todo lo cual estimula la inteligencia y al final da por resultado tener menos hijos.

BIPEDISMO

Anamensis presenta los cóndilos femorales encajados y ajustados con la tibia, como la rodilla humana. En el caso de afarensis es diferente: y la rodilla tendría cierta capacidad de rotación, muy útil en la vida arbórea. Los pequeños cuerpos vertebrales de Lucy y la reducida unión entre el sacro y el coxal indican que no podía estar demasiado tiempo erguida.

Según autores, anamensis y afarensis representan líneas evolutivas distintas y contemporáneas, en cuanto a la locomoción al menos.

Orrorin, fue bípedo, de características sorprendentemente humanas, mucho antes que el Australophitecus, cuyo trocánter mayor presenta proyección medial como el fémur humano. En cambio, la del australophitecus es anteroposterior. La interpretación consiste en que orrorin podía adelantar la pierna de igual manera que nosotros, mientras que el australophitecus lo hacía lateralmente.

EL CAMBIO CLIMATICO DEL PLIOCENO FINAL

A comienzos del plioceno (5 – 4 ma) se invirtió la tendencia al frío de la segunda parte del mioceno, aumentando la temperatura durante el intervalo de entre 3 y 4 m.a.

Durante el Plioceno final, hace unos 2,8 ma. Sucedieron varios fenómenos: el cierre del istmo de Panamá, la congelación del ártico y la progresiva desaparición de los bosques en África oriental. Este cambio climático ve desaparecer algunas de las especies anteriores y aparecen otras: homo habilis, y los paranthropus, tanto en África del este, o en áfrica del sur.

PARANTHROPUS

Se originan inicialmente en el este de África hace 2,5 ma. Son de origen afarensis. La primera especie es denominada **Paranthropus aethiopicus** que se originó entre **2,6** y 2,2 ma se extingue hace 1,2 ma. Entre 2,4 y 1,2 ma aparecen dos especies posteriores, descendientes de aethiopicus. Entre sus similitudes encontramos su **robustez craneal y dental** y sus diferencias serían geográficas: **Paranthropus boisei**, en África del Este, y **Paranthropus robustus**, en África del Sur. Presentan grandes **superestructuras extracraneales** y neumatización, por la **formidable musculatura masticatoria** que se interpreta como debida a una **dieta de vegetales duros**: bulbos, raíces y frutos duros.

Características generales de los paranthropus:

- Desarrollo de **cresta sagital y nucal**
- **Gran prognatismo** en los más antiguos representantes, **que progresivamente se reduce**. La reducción del prognatismo se traduce en verticalidad del maxilar, y, por tanto, en una mayor eficacia de fuerza masticatoria, así como el aplanamiento de la cara.
- **Arcos zigomáticos anchos**, en consonancia con la dentición: **grandes músculos temporales y maseteros.**
- Dentición desequilibrada: **dientes anteriores (i y c) pequeños y los M Y P enormes**.
- **El esmalte** se hace **muy grueso** por la dieta
- Un cerebro completamente homínido.

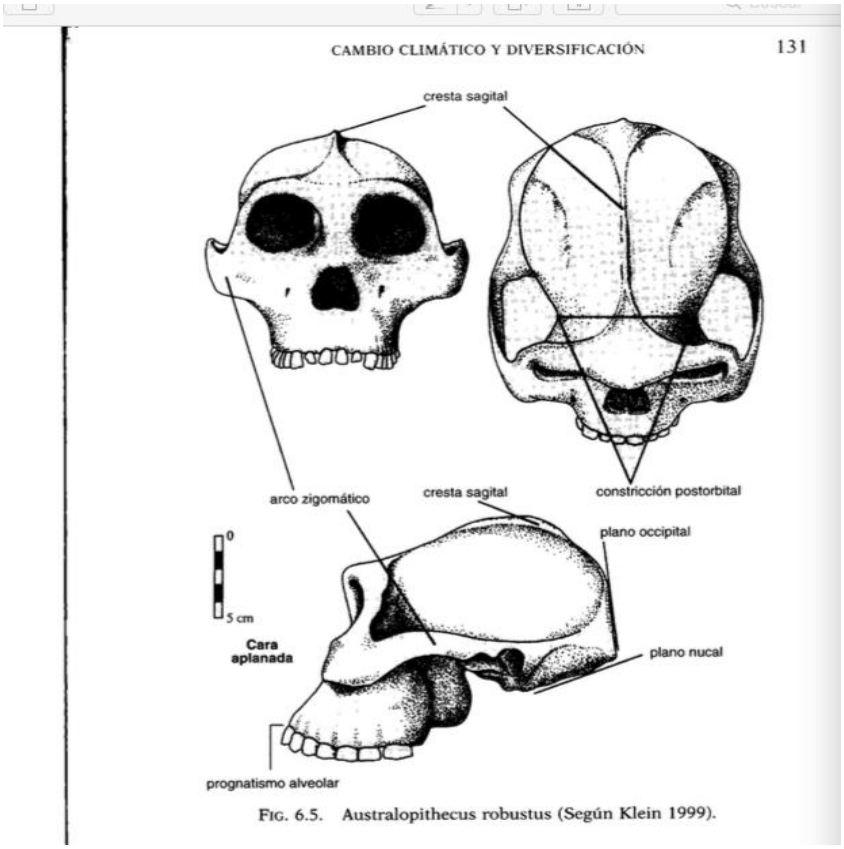


FIG. 6.5. Australopithecus robustus (Según Klein 1999).

TEORIAS SOBRE ORIGEN DE HOMO

1) **Arzuaga y Martínez**: observan que **A. africanus** y los primeros Homo presentan un grado de parentesco estrecho con un antepasado común con cuatro/tres ma. de antigüedad.
2) **Carbonell**: A. africanus mejor candidato a ser el antecesor de homo, pero presenta megandoncia en relación a Homo (dientes pequeños). Descarta a afarensis como antepasado de homo por su aparato masticatorio. **Afirman que los humanos surgen a partir de un australophitecus grácil similar a africanus pero con menor megandoncia**.
3) **Turbón:** basándose en características encefálicas dice que **africanus** es el mejor candidato.
4) **Johanson y White**: consideran a africanus antepasado de paranthropus, no de homo habilis.

HOMO

Homo habilis: la aparición de homo habilis está asociada a cambios climáticos, lo que posiblemente acelero su diferenciación y final transformación en Homo erectus. Es el **primero en utilizar herramientas líticas** para la supervivencia. Vivió en el límite bosque/sabana abierta y su dieta fue mucho más blanda ya que recolectaba **alimentos blandos** y se dedicaba al **carroñeo** (evidenciado en la gran variabilidad de animales que aparecen con sus restos).

El lenguaje humano ya era posible hace 2 millones de años, pues Homo habilis contaba con las estructuras neurológicas adecuada para el habla. El habla fue una herramienta clave para la supervivencia de Homo habilis. La interrelación de tres factores lleva a tal afirmación:

- El patrón de surcos de las zonas que controlan el lenguaje articulado, visible en los moldes endocondrales de Homo habilis.
- **El aumento relativo del tamaño cerebral**.
- La aparición casi sincrónica del **uso deliberado y recurrente de herramientas de piedra**, asociadas a la mayoría de los hallazgos.

Sitios:

- Omo (etiopia) 2,3
- Largo Turkana (Kenia)
- Olduvai (Tanzania) 2,1 y 1, 7 ma.
- Sterkfontein, Sudáfrica (2 y 1,8 ma)

Características morfológicas de Homo habilis:

- Expansión de la bóveda, principalmente en altura y longitud.
- Significativo aumento del volumen cerebral (**650cc**)
- No hay estructuras ectocraneales acusadas y **disminuye la robustez**.
- Menor anchura bizigomática, es decir, **menor potencia masticatoria**.
- **Prognatismo reducido** y nariz con escasa o ninguna fosa subnasal.
- **Foramen magnum más adelantado**
- Aumento y expansión de tamaño de los lóbulo frontal y parietal.
- **Desarrollo de las áreas del lenguaje: Broca y Wernicke. (Africanus tenía solo la de Broca)**
- Reducción de las estructuras óseas masticatorias.
- Caninos y premolares que no sobrepasan el nivel de los demás dientes
- **Disminución del tamaño de los M3**
- **No hay diastema**
- Diferenciación en la forma de los premolares inferiores, redondeados, pero con diámetros parecidos. En africanus eran ovales y con diámetros distintos
- Desgaste dental diferencial, de tipo helicoidal
- Los dientes tienen pocas estrías, lo que muestra que la **dieta era de menos contenido vegetal.**
- Mano corta, de gran musculatura y cierto grado de arboricolismo.
- Omoplato en posición más elevada que en nosotros. Mayor poder de extensión del brazo (relacionado con buscar refugio en los arboles)
- **Cuello femoral corto**, de cabeza grande y sección menos ovalada, esto es, con tendencia más circular. El acortamiento del cuello **se debería a presiones por el aumento del canal de parto**. Esto está asociado al **aumento de la capacidad craneal**.
- **Pie humano**.

Lenguaje:

Es una propiedad cognitiva del cerebro asociada estrechamente a la fabricación de herramientas de piedra, lo que habría requerido un alto grado de cohesión social en la comunicación y transmisión de este conocimiento. Esto se relaciona con las asimetrías cerebrales de Homo habilis y con el uso preferente de la mano directora. Relación entre el lenguaje, la mano y el trabajo.

Teorías de aparición del lenguaje:

- Wilkins y Wakefield relacionan el origen del lenguaje con mecanismos anteriores de actividades no verbales y habilidades manipulativas.
- Jerison, ve la evolución inicial del habla no como un sistema de comunicación, si no como un sistema suprasensible, la construcción de la imagen del mundo circundante. La evolución inicial del lenguaje habría sido como un suplemento de otros sistemas sensoriales, a través de una conducta más cortical auditiva, que se acoplo al empleo de capacidades verbales.
- Tobías propone que el lenguaje hablado emergió como vinculo de comunicación entre las presiones ambientales. Habría surgido un lenguaje de sonidos para la comunicación entre habilis. Este desarrollo decisivo tiene que haber sido precedido por algún suceso en la señalización primitiva de algún sonido resultado de una codificación genética que origino un cerebro con un mayor sentido de supervivencia.

Cambio cerebral

El cerebro humano en el momento del parto es, en términos absolutos, más grande que el de los primates. Gould señala que ante los retos de la supervivencia y los requerimientos de una cría cada vez más encefalizada se habría producido un efecto selectivo sobre el volumen de la cabeza del neonato en relación con el canal de parto. **Se dio un retraso en el desarrollo cerebral de la cría**.

En los póngidos, el neonato al nacer tiene un tamaño del 60% respecto de su tamaño definitivo. En los humanos actuales es del 26%. La reducción del tamaño de la cabeza fetal fue una necesidad evolutiva que comenzó en el tránsito de Australophitecus a Homo habilis, y que continuo hasta sapiens.

El aprendizaje:

Pueden distinguirse dos tipos de comportamientos: el **heredable** y el **aprendido**. Los comportamientos determinados genéticamente son aquellos que evitan la necesidad de procesos de aprendizaje que requieren tiempo y exponen a la cría a riesgos. El comportamiento aprendido, a su vez, implica una alta inversión en el tiempo y riesgo, pero es mucho más flexible y permita la readaptación en cualquier fase.

Hay tres modos de aprendizaje:

- **Por ensayo y error**. Es flexible y adaptable al cambio ambiental, y por lo tanto ha sido desarrollado entre muchos grupos de mamíferos.
- **Por observación e imitación**. Es un medio aún más rápido y eficaz. La imitación depende de la capacidad de un animal para reconocer y copiar a otro miembro de su especie. Es un acceso rápido al comportamiento aprendido y favorable cuando el entorno no es demasiado fluctuante. Es el factor más importante en el aprendizaje en los primeros años de vida.
- **Por instrucción**. Es un modo **únicamente humano** de crear modos de comportamiento, ya que ello implica el pensamiento consiente y la intención. Depende de la existencia previa de acumulación de conocimiento. El **lenguaje articulado** es el vehículo más adecuado **para transmitir estos conocimientos**.

Aprendizaje e inteligencia están estrechamente relacionados a lo largo de la evolución humana. La acción determinada mediante el pensamiento inteligente puede provenir del aprendizaje pero, como cualidad, no es el resultado de un modelo de conducta aprendida si no original.

HOMO ERECTUS: La expansión de Homo

El **Homo erectus** más antiguo esta datado en **1,9 ma** en el Lago Turkana y parecen surgir de Homo habilis. Los cambios ambientales provocaron competencia entre especies, pero Homo erectus superó al resto con su tecnología **modo 2 o Achelense**. Medía **1,8 metros**.

La caza ocasional, a imitación de los carnívoros sociales, probablemente acelero la aparición de Homo erectus inicial, y explicaría el aumento de estatura de este último como adaptación al imperativo termorregulador en un entorno sometido a una gran radiación solar. Ya en Homo habilis debió iniciarse este imperativo **termorregulador** que se complementó con la **perdida de la pilosidad**. La regulación de la temperatura se daba a su vez, con la **transpiración**, para impedir la hipertermia cerebral.

Sus primeras migraciones fueron **hacia China y el Sudeste asiático hace 1,8 ma**. Sin embargo, la **tecnología era modo 1**, similares a Homo habilis, halladas en Dmanisi. La primera salida desde África antes de la aparición del modo 2 explica que en el sudeste asiático no haya achelense. Algunos autores denominaron erectus a los asiáticos y ergaster a los africanos.

El modo 2 representado por los bifaces de piedra aparecen por primera vez en Olduvai hace 1,4 ma. Esta tecnología se utiliza ininterrumpidamente hasta hace 400.000.

Hallazgos de Homo erectus:

- África del este: lago turkana 1,8 ma , Olduvai 1,4 ma , Etiopia 1 ma ,
- Dmanisi 1,8 ma
- Isla de Java 1,8 ma

- China
- Europa

Características morfológicas de Homo erectus:

- Cráneo grande. Capacidad promedio de **900 cc**.
- Cráneo alargado anteroposteriormente
- Fuerte espesor óseo. Mayor tejido esponjoso de todos los homínidos.
- **Torus supraorbitario** desarrollado.
- Musculatura temporal muy marcada.
- **Torus occipital** acusado y gran angulación del occipital.
- **Molares de menor tamaño que habilis**, lo que interpreta como una menor dependencia de una dieta trituradora.
- Premolares 4 de menor tamaño que premolares 3 y aplanados mesiodistalmente, como en el hombre actual.
- Caninos e incisivos de igual tamaño que homínidos anteriores. Su tamaño ira en aumento a lo largo del Pleistoceno Medio.
- Esqueleto postcraneal: fuertes relieves de inserción muscular, mayores que en el hombre actual.
- Piernas más largas que los brazos, que permitían una zancada más larga.
- Fuerte refuerzo externo en la base del ala ilíaca.
- Gran tamaño del acetábulo.
- Isquion rotado hacia el plano medial
- Superficie sacro-isquiática no tan grande como en el hombre actual.
- Fémur: gran grosor del córtex además de un aplastamiento antero posterior consecuencia de su gran anchura por expansión del tejido compacto.
- Convexidad antero posterior de la diáfisis debido a una fuerte musculatura.

Respecto a los Australophitecus tienen:

- Una cabeza de fémur mas voluminosa
- Un trocánter mayor más desarrollado.

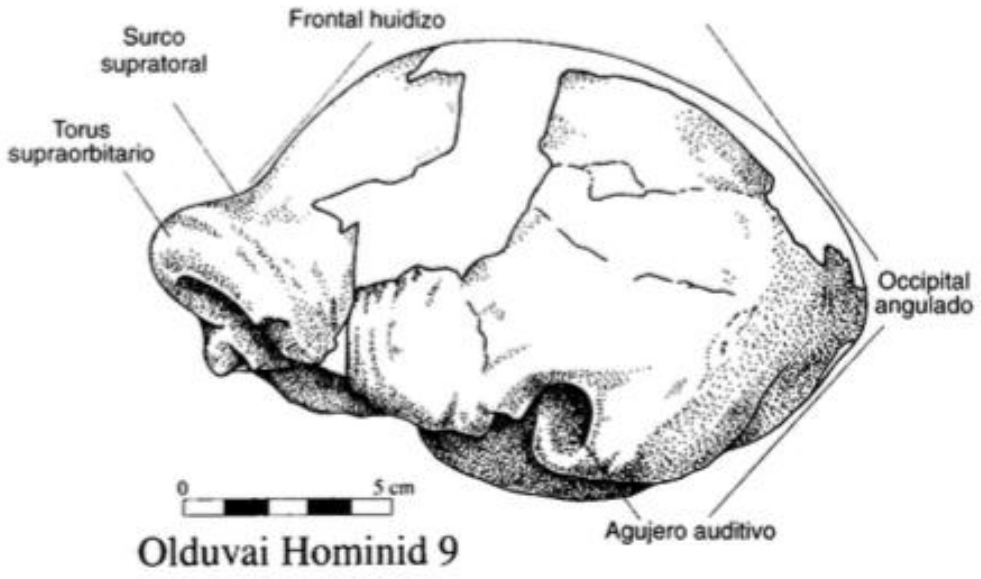


FIG. 9.5. *OH9, Chelean Man* (Según Klein 1999).

LOCOMOCIÓN

Los Australophitecus presentan caracteres relacionados a su actividad arborícola. Por su parte, **erectus** muestra en el post craneal, rasgos propios de haber caminado largas distancias, como son sus **largas piernas** y sus **falanges cortas**.

En referencia a la relación entre fémur y pelvis, en Homo erectus, estas se ajustan a un determinado modelo biomecánico. **En Homo erectus, las alas iliacas se han lateralizado más que Australophitecus, pero no tanto como Homo sapiens**. La pelvis de Homo erectus tenía una forma elíptica. **Los glúteos**, que son músculos estabilizadores del paso, al ser la pierna de Homo erectus más larga y pesada y su estatura más alta, tenían que desarrollar una **fuerza mucho mayor**.

Cuando se compara con los humanos modernos, los fémures de erectus se caracterizaban también, por un cuello largo y gran cabeza femoral. Esta última coincide con el gran tamaño del acetábulo, que significa que los primeros erectus eran ya de gran estatura.

Los coxales conservados, evidencian que el canal de parto de erectus era similar al de los Australophitecus.

Hacia el final del Pleistoceno medio, hace 200 ka, aparece ya la pelvis moderna, documentada por la pelvis 1 de la Sima de Atapuerca.

Fuego:

La evidencia más convincente más antigua del uso del fuego proviene del Lago Turkana, en la localidad de Koobi Fora, datada en 1,6 ma.

- Modificación del medio: frio, animales.
- Morfología humana: ablandamiento de los alimentos que permitió aumentar la variedad y manera de ingerirlos. Esto trajo una reducción de la masticación e hizo posible la reducción del tamaño de los molares y la robustez de los músculos de la masticación. Secundariamente, se redujeron, los extremos del torus supraorbitario, la expansión del frontal y la reducción del grosor del parietal.
- En el comportamiento. Manipular el fuego debió repercutir en un mayor esfuerzo comunicativo, y por lo tanto en el lenguaje. Su mantenimiento debió inducir una mayor complejidad social.

HOMO SAPIENS

El Homo sapiens aparece en África en torno a 400.000 años, como una transición gradual del Homo erectus. El proceso de especiación comenzó en África hace 800.000 años ma cuando unas poblaciones de Homo erectus se transformaron en **Homo sapiens arcaico**.

En Europa, desde 120.000 años hasta 35.000 años vivió **Homo neanderthalensis**, los cuales provienen de unas poblaciones "pre neandertales" de probable origen africano, las cuales llegan a Europa hace unos 400.000 años.

Por su parte, las poblaciones africanas de Homo sapiens arcaico, en su evolución, dieron lugar a los **humanos modernos**, ya detectables en el Pleistoceno superior, hace unos **120.000 años**.

Turbón critica la gran cantidad de especies propuestas como antecesoras de Homo sapiens, y propone **tres fases de la transformación a sapiens:**

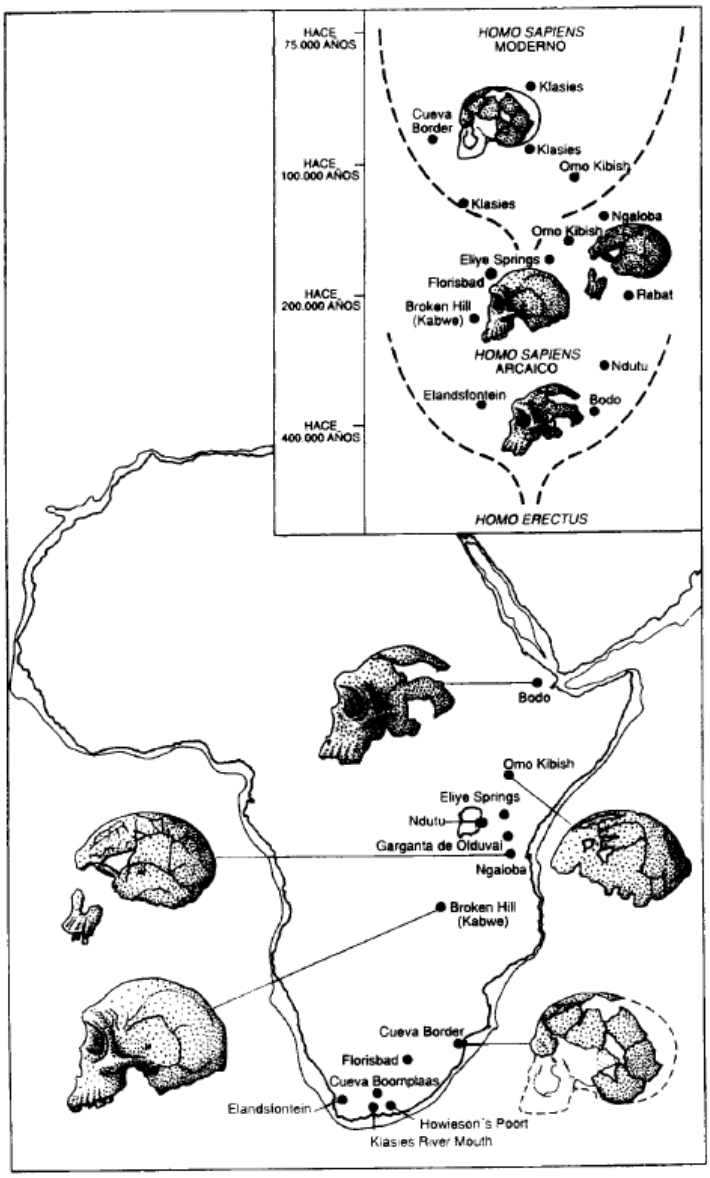
- **Homo sapiens arcaico inicial:** abarca un ámbito temporal entre 0,6 y 0,3 ma. Sitios: **Bodo**, Saldaña, Sale. El fósil de Bodo es clasificado por algunos como Homo heilderbergensis.
- **Homo sapiens arcaico tardío:** Sitios: Laetoli y **Omo** datados en 195 ka. **Herto** datado entre 160 y 154 ka.
- **Homo sapiens modernos:** A partir de 120 ka. Sitios: dar-es-soltane, **Omo 3**, **Border Cave.**

Se nota anatómicamente que los Homo sapiens arcaicos han llegado a un pleno de los lóbulos parietales del cerebro a comparación con los erectus.

Otros autores diferencian varias especies:

- **Homo ancessesor:** 1 millón – 600 ka. Morfología primitiva de **dientes similar a erectus**. **Morfología facial similar a humanos**. Altura 1,75. Capacidad craneana: **1000 cc**.

- **Homo heilderbergensis:** 600 a 300 ka. **Probable antecesor de sapiens en África y neandertales en Europa**. Robusto, altura 1,75 y 1,80 m. Frente huidiza. 1500 cc. Abertura nasal grande, cráneo inflado y ligero prognatismo. Mentón negativo.
- **Homo rhodesiensis:** se lo considera homo heildebergensis. Tienen mucha variabilidad. Algunos sostienen que es el antecesor común entre sapiens y neandertales.



LA NEANDERTALIZACIÓN

Los Homo neanderthalensis vivieron en Europa y Próximo Oriente entre **120 ka y 35 ka**. Practicaron enterramientos funerarios. La mayoría de los restos se encuentran en las Cuevas Francesas.

Los fósiles de **Mauer** y de **Ceprano** en Italia, son claros ejemplos de **Homo erectus tardíos**. Los especímenes de Petralona y Arago en Francia, muestran ya cierto grado de **neumatización de la cara**, que caracterizara a los Neandertales. El coxal de Arago, en cambio, tiene las características de Homo erectus.

Turbón acepta la hipótesis de un origen africano del poblamiento de Europa por grupos de pre neandertales donde, por aislamiento, desarrollarían una serie de características que culminarían en los grupos neandertales.

LOS NEANDERTALES:

Sitios: La Ferrassie, Saint Cesarie, Le Moustier. En la Dordoña francesa.

Caracteres craneales en neandertales

- Rasgos heredados de Homo erectus:
    - **Torus supraorbitario desarrollado**. A diferencia de Homo erectus se encuentra dividido en dos arcos y muy neumatizados.
    - **Dientes anteriores (i y c) grandes** respecto a premolares y molares
    - **Prognatismo** total muy marcado
    - **Nariz ancha** por el tamaño de la dentición anterior.
    - Redondeamiento de la sínfisis mandibular

- Rasgos propios:
    - **Gran capacidad craneana**. De hecho, su cerebro es más grande. 1200 a **1700** cc
    - **Aplanamiento de la bóveda craneal**
    - Neumatización del maxilar superior
    - Escama occipital redondeada y muy prominente
    - Prognatismo medio-facial, es decir, de la parte media de la cara.
    - Retroceso de la posición de los músculos masticatorios. Esto se debe al retroceso del hueso malar que nace entre los M2 Y M3.
    - Estrechamiento de la rama mandibular que origina un **espacio retromolar** en la mandíbula entre M3 y la rama mandibular.
    - Foramen occipital retrasado.

CARACTERES CRANEALES

La especial morfología craneal neandertalense es un conglomerado en el que pueden distinguirse tres subconjuntos (Trinkaus 1987) (fig. 11.9):

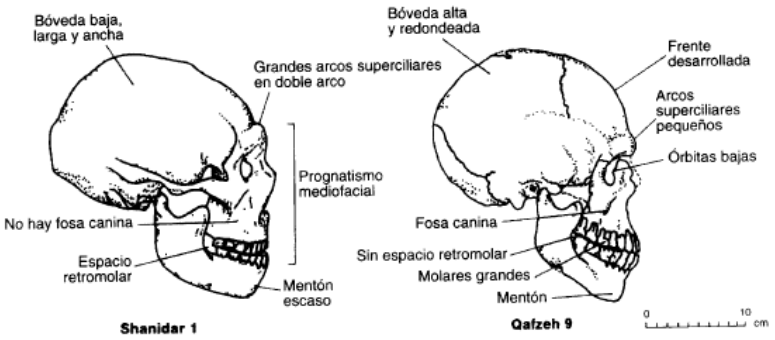


FIG. 11.9. *Caracteres diferenciales entre un Neandertal (Shanidar) y el humano moderno n.º 9 de 90.000 años procedente de la cueva de Qafzeh (Israel), cuyo aspecto recuerda el de algunos actuales melanoafricanos* (Según Stringer y Gamble 1996).

Esqueleto post craneal: se distinguen tres tipos de caracteres:

- Adaptación al frío: **baja estatura, tronco ancho** de extremidades cortas, con segmentos distales cortos respecto a los proximales.
- **Formidables inserciones musculares. Cuerpo robusto y musculoso**. Articulaciones grandes.
- Apomorfías de difícil explicación como la rama superior del pubis muy delgada respecto al hombre moderno.

VIDA NEANDERTAL

Los neandertales dependían esencialmente de la caza y la recolección. Sus sitios se encuentran asociados a restos de megafauna. Hay evidencia de numerosas lesiones con supervivencia que se registran en el resto fósil, principalmente traumáticas, consecuencias de una actividad física intensa.

La cultura de piedra de los neandertales recibe el nombre de Musteriense y se identifica con el paleolítico medio. Esta realizada con la técnica Levallois.

La extinción

-Los fósiles humanos modernos más antiguos de Europa son de hace 42 ka. Corresponde a un periodo inicial de contacto comprobable intercambio genético y cultural con los Neandertales.

Con la llegada de los modernos a Europa, los neandertales inician el camino a su desaparición. No hay restos posteriores a unos 36 ka, salvo en la Península Ibérica.

Factores que incidieron en la desaparición:

- No hubo extinción sino transformación o asimilación. Los estudios genéticos descartan que hubiera una hibridación regular y prolongada.
- La extinción se produjo a consecuencia de su competición económica por los recursos. En innegable que los recién llegados tenían mayor capacidad de innovación tecnológica y su organización social estaba abierta al intercambio material y genético.
- Hubo eliminación física a manos de humanos modernos, con los que entraron en conflicto.
- Teoría de que los neandertales, debido a la posición de la laringe, no podían pronunciar ciertas vocales. Capacidad de lenguaje menor a la del sapiens. Eso fue un factor importante y limitante en relación a la organización del grupo.

HOMO SAPIENS SAPIENS

La revolución simbólica, como se ha llamado al **Paleolítico Superior**, reflejada en la pintura rupestre y la singular riqueza arqueológica, es producto de mentes modernas.

La arqueológica señala a África como lugar de aparición del comportamiento humano moderno. Así lo indica la producción de finas láminas de piedra hace 250 000 años.

Hipótesis sobre el origen: **Cinco modelos:**

- **El reemplazo africano**: propone que los humanos se formaron en África hace más de 100 ka y se extendieron desde allí por Eurasia y Australia. Los indígenas de Europa y Asia, fueron **sustituidos** por los emigrantes africanos **sin ningún tipo de mezcla**.
- **Jardín del Edén atenuado**: es una modificación del modelo del reemplazo africano el cual incluye las conclusiones de los estudios de ADN mitocondrial actual que señalan que las poblaciones africanas habrían experimentado tanto expansiones como cuellos de botella. Postula que **las poblaciones humanas modernas se diferenciaron primero en África y solo algunas de ellas emigraron a Eurasia y Australia** entre hace 80 y 30 ka. De esta manera se explicaría la menor diversidad genética actual extra africana respecto a la africana.
- **Hibridación africana y reemplazo**: es **similar al modelo de reemplazo africano**, pero, **aceptando cierta hibridación** en las poblaciones de la periferia de los continentes, entre los emigrantes y las poblaciones indígenas pre modernas.
- **Modelo de Asimilación**: admite un componente africano en el origen de los humanos modernos, pero se diferencia de los modelos anteriores, en **negar el reemplazo**, pues, **los habitantes locales habrían asimilado a los inmigrantes**, mezclándose con ellos.
- **Evolución multirregional**: niega explícitamente un origen reciente africano para todos los humanos actuales. **Subraya la continuidad genética regional** en el tiempo y el flujo

génico entre poblaciones sincrónicas. Los humanos modernos provienen no solo de sus antepasados africanos, sino también en otras regiones de Eurasia.

Evidencia genética:

- Las secuencias de ADN muestran una raíz (coalescencia) común en África.
- Las fechas de coalescencia para ADN mitocondrial se sitúan en unos 200 ka.
- La diversidad genética es más alta en las poblaciones subsaharianas africanas.

Todos estos puntos son compatibles con el modelo de reemplazo africano y con la versión atenuada de este.

Las poblaciones no africanas necesariamente han debido estar en permanente inferioridad numera demográfica frente a las africanas, siendo de esperar tasas más altas de flujo génico desde áfrica que hacia África.

A pesar de todo, **no se descarta una posible mezcla** de las poblaciones centrales con la de la periferia, y los indicios son:

- Las secuencias de ADN muestran profundas raíces en el tiempo no africanas.
- Las pruebas de registro fósil muestran que la hibridación era factible, incluso con los neandertales, pero, sobre todo, en China.

Evidencia molecular: el ADN mitocondrial humano proviene de una única mujer que vivió hace aproximadamente 200 ka en África. Otro resultado de los estudios moleculares dice que los kung! Y los pigmeos africanos son las poblaciones más alejadas del conjunto general en cuanto a la diversidad genética.

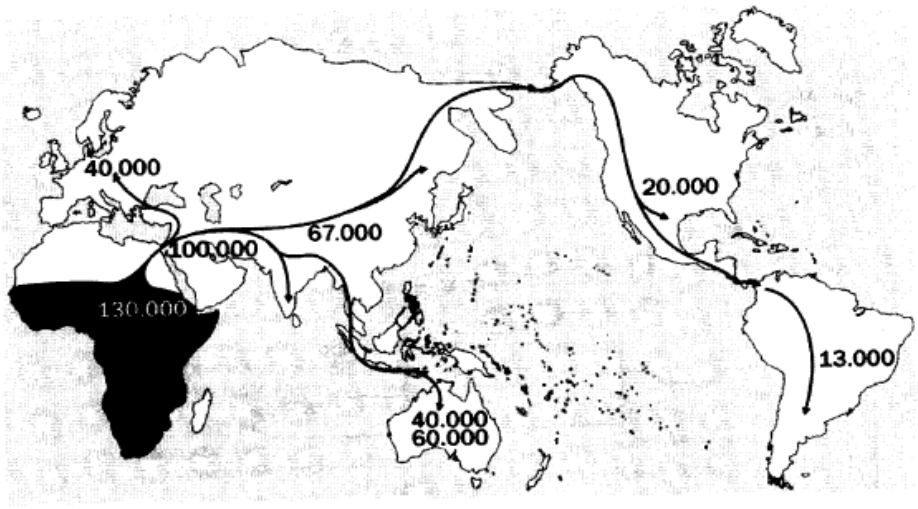


FIG. 12.9. *Origen y dispersión de* Homo sapiens *según Ingman* et al. *(2000)*

Se ha datado humanos modernos hace **60 ka en Australia y 67 ka en China**, por lo que, la primera migración se dio con anterioridad a estas fechas.

Hace **45 ka** se inicia la ocupación moderna a **Europa**.

Sociedad humana moderna:

- El cuidado de la cría
- Variaciones en el **dimorfismo sexual**. A causa de la **maternidad** se dio un **aumento de la anchura de las caderas**, acumulación de grasa. Además, hay **pérdida de la pilosidad e la mujer respecto al hombre y reducción de la achura de los hombros**.
- **Familia nuclear humana**: monogamia, poliginia, poliandria. Se ha desarrollado como una institución económica y política.
- Utilización de símbolos: lenguaje articulado, arte, rituales y ceremonias.