

235
22j



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ODONTOLOGIA

EVOLUCION DE LA ARTICULACION TEMPORO — MANDIBULAR

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
CIRUJANO DENTISTA
P R E S E N T A N :
JOSE DE JESUS MUÑOZ GONZALEZ
JOSE ANTONIO RIVERA GAXIOLA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

1990



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

EVOLUCION DE LA ARTICULACION TEMPORO-MANDIBULAR

INDICE

Introducción	1
I. Agnathas	2
II. Gnatóstomos	10
III. Peces Oseos	15
IV. Anfibios y Reptiles	20
1. Sistema K-I	23
2. Sistema S-P	24
Desarrollo del sistema K-I	27
Desarrollo del sistema S-P	31
V. Reptiles semejantes a mamíferos	36
VI. Mamíferos	44
VII. Primates, Antropoides y Hominidos	53
VIII. Hombre Moderno	72
Anatomía de la ATM	72
Embriología de la ATM	73
Fisiología de la ATM	77
Conclusiones	81
Bibliografía	83

INTRODUCCION

Las cuestiones más importantes que se plantearon para la realización del presente trabajo, fueron:

1. Saber cómo se había llegado a la adquisición de una dinámica mandibular tan compleja, si partimos de una articulación primitiva, que sólo permitía movimientos de apertura y cierre.
2. Si se considera que la ontogenia recapitula a la filogenia, entonces un aspecto muy interesante es, que si el cartílago de Meckel contribuye a la formación de la ATM embriológica y luego pasa a formar parte del oído medio, en qué etapa evolutiva se dió este cambio, cuáles fueron los factores que los propiciaron y qué consecuencias tuvo.

Para el mejor entendimiento del desarrollo evolutivo de la ATM, el tema se irá exponiendo conforme a la línea genealógica del hombre. Así, se empieza con los ágnatas, que son los vertebrados más antiguos y primitivos, para finalizar con un breve estudio de la embriología, anatomía y fisiología de la ATM del Homo sapiens sapiens, el hombre moderno.

I. AGNATHAS

Dentro de la clasificación de los vertebrados, la Clase - Agnatha entra dentro de la Superclase Pisces. En esta clase están las lampréas actuales, a las cuales se les da el nombre genérico de ciclóstomos (de boca circular) y animales fósiles afines.

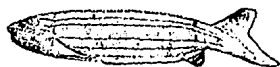
El estudio de los fósiles nos muestra que los vertebrados más antiguos y primitivos, descubiertos en depósitos ordovicianos y silúricos, y que sobrevivieron hasta el período devónico, eran animales semejantes a peces llamados ostracodermos, que pertenecen a varios grupos (órdenes). Los estudios realizados por el paleontólogo E. A. Stensiö,²² muestran que los ostracodermos eran antiguos representantes - sin mandíbula de la Clase Agnatha.

Los órdenes mejor conocidos de ostracodermos son los Osteostraci, Anaspida y Heterostraci (Fig. 1).

La adaptación general de los Osteostraci (base plana, boca - ventral y nariz y ojos dorsales) indica que vivían y se alimentaban en el fondo del mar. Como carecían de mandíbula o de alguna otra estructura para morder o roer, es evidente que su alimentación se efectuaba mediante la filtración de



A



B



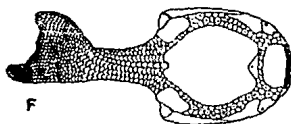
C



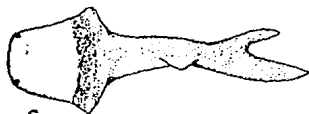
D



E



F



G

Fig. 1. Ostracodermos fósiles. A, Hemicyclaspis, miembro de los Osteostraci; B, Pharyngolepis; y C, dos miembros del grupo Anaspida; D, E y F son Heterostraci y G es un miembro de Coelolepida (de Romer, 1983).

sustancias a través de un sistema branquial. La succión se realizaba mediante un piso flexible en la cámara orobranquial, la cual funcionaba como una bomba activada por músculos internos insertados en las protuberancias interbranquiales.

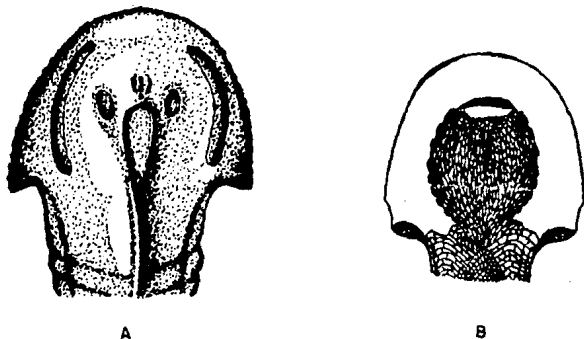


Fig. 2. A, vista dorsal y B, vista ventral de la región de la cabeza de un ostracodermo fósil del tipo Cephalaspis, según Stensiö (de Romer, 1983).

Han habido otras teorías acerca del mecanismo de alimentación de los Osteostraci. Gregory (1946)⁹ sugirió que se realizaba mediante corrientes ciliares, pero es probable que para el tamaño y actividad de estos vertebrados, este sistema no aportara el nutrimento adecuado. Kiaer (1928)⁹ pensó en una boca para morder o triturar, pero el mecanismo ya conocido es inadecuado para este tipo de alimentación.

Gregory (1957)⁹ propuso que pudieran ser parásitos y adherirse a sus presas succionando con la boca, esto requería entonces que estuviera adaptado para crear succión, respirar mientras se alimentaba y para raspar a sus presas; dichos mecanismos no los poseía.

El segundo orden, Anaspida, comparte con los Osteostraci la característica de una abertura nasal única, situada en la punta de la cabeza sobre la línea media. Sin embargo, estos no eran habitantes aplanados del fondo del mar, sino que eran parecidos a nadadores activos. Su anatomía interna es desconocida y su morfología ha sido interpretada de diferentes maneras.

Kiaer (1924)⁹, reconstruyó la boca como una estructura terminal con forma de ranura, rodeada de placas dérmicas en el exterior, e internamente con soportes cartilaginosos; él pensaba que eran capaces de morder presas relativamente largas. Gregory (1951)⁹ y Watson (1954)⁹ no aceptaron la teoría del soporte branquial de Kiaer y consideraron una función de morder o roer como posible. Más recientemente, Heintz (1958)⁹ Parrington y Stensiö (1958)⁹ reconstruyeron la boca como una hendidura terminal. Heintz supone que eran microfagos, empleando corrientes ciliares; esto no es posible, ya que seguramente estos vertebrados eran muy activos y este tipo de

alimentación sería inadecuado. Stensiö los provee de una lengua rasposa y una boca para succionar; esto es hipotético ya que no hay evidencia directa de estas estructuras, pero si tenemos en cuenta que los Anaspidas no tenían mecanismos para morder o roer, que eran demasiado grandes para poder alimentarse con base en corrientes ciliares y que no estaban adaptados para alimentarse de plancton u obtener su comida del fondo, ésta es la única posibilidad.

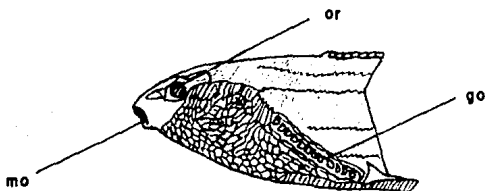


Fig. 3. Restauración de la parte anterior del cuerpo de un Pharingolepis oblongus; go: aperturas branquiales, mo: boca y or: órbita (de Denison, 1961).

Un tercer orden bastante grande, es el Heterostraci. Las familias Pteraspidae y Cythaspidae tenían en la boca, placas recubiertas con salientes de dentina, no sólo en sus caras externas, sino también en la parte posterior de sus caras dorsales. Su boca era protruíble y se cree que podían haber funcionado para seleccionar y recoger la comida. También se cree que su boca podía haber funcionado como una bomba

muscular y que la corriente producida por dicha bomba era muy importante para levantar la comida del fondo.

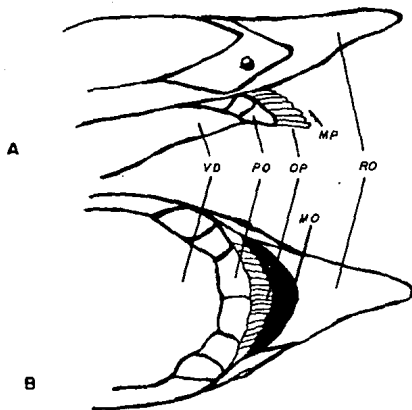


Fig. 4. Parte anterior de un Pteraspis rostrata; A, vista lateral; B, vista ventral; MO: boca, MP: boca protruida; OP: placas orales; PO: placas postorales; RO: placas del rostro; VD: disco ventral (de Denison, 1961).

Romer (1983) no los considera como vertebrados con alimentación por filtración, asumiendo que las placas óseas alrededor de la boca podían permitir movimientos de mordisqueo y que tal vez se alimentaban de carroña o de animales blandos como gusanos.

En los ostracodermos, los arcos branquiales forman una serie

en la que cada miembro es esencialmente semejante a cualquier otro. A tales partes similares arregladas en serie continua, Gregory les llama polisómeras. Pero cuando ciertos miembros de la serie llegan a ser más grandes que sus semejantes, o cuando toman una forma irregular al crecer más rápidamente en una dirección que en otra, se les llama anisómeras. Las anisómeras son, pues, en su origen, partes meramente desarrolladas en exceso o polisómeras desequilibradas; pero si las mismas tendencias perturbadoras continúan, algunas de las anisómeras pudieran llegar a ser más pequeñas y seguir empequeñeciendo hasta desaparecer, mientras que otras pudieran cambiar más y más hasta desemejarse una de otra, de manera que uno difícilmente podría reconocerlas como rastros divergentes de polisómeras semejantes en su origen. Como ejemplo podríamos poner al cartílago de Meckel, que era el elemento responsable de la formación de la articulación temporo-mandibular primaria, pero por cambios evolutivos en algunos grupos, esta estructura ya no forma parte de la misma, y sólo provee un elemento para la formación de un huesecillo del oído medio (el martillo).

Así, las mandíbulas primitivas surgieron de los arcos branquiales, aunque se sugiere que no son el arco branquial más anterior de la serie original, sino que apareció un juego

de barras anteriores (o posiblemente dos) al aumentar el tamaño de la boca. Al respecto, pueden señalarse como evidencia los cartilagos labiales de algunos tiburones.

Con los músculos mandibulares sucede lo mismo. Originalmente los músculos mandibulares estuvieron en serie con los profundos flexores medios de los arcos branquiales, pero junto con el desarrollo anisómero de las mandíbulas, sus músculos también se agrandaron y diferenciaron posteriormente de los músculos que permiten flexión a los arcos branquiales.

II. GNATOSTOMOS

Anteriormente, se creía que los gnatóstomos eran una clase aparte llamada Placodermi, pero en la actualidad se sabe que sólo son una Subclase de la Clase Elasmobranchiomorphi.

Los Ostracodermos y los Acantodianos comenzaron a desarrollarse en el período Silúrico, al final del cual habían evolucionado en peces más avanzados que preponderaron en el siguiente período, llamado Devónico.

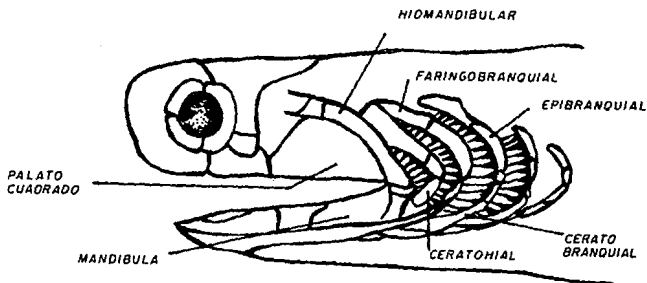


Fig. 5. Acantodiano, pez óseo muy primitivo. Las placas escleróticas del área orbitaria están incluídas, así como un hueso dérmico delgado debajo de la mandíbula (de Romer, 1983).

El notable adelanto que presentaron fue la presencia de una mandíbula verdadera (gnatóstomo significa boca mandibulada), que al principio era un esbozo cartilaginoso del cual no

se conserva registro alguno, por lo que se propone(n) algún(os) organismo(s) pregnatóstomo(s).

Se cree que el inicio de una mandíbula osificada no tuvo un comienzo aberrante, sino que la forma de la misma era ya parecida a la actual.

Los Placodermos mejor conocidos eran miembros del Orden Arthrodira -peces de cuello articulado- (fig. 6). Su cabeza estaba protegida por una cubierta ósea y el cuerpo por una coraza que se unía a la cabeza por dos articulaciones móviles. La boca era una placa ósea peculiar que hacía las veces de cuerpo de la mandíbula y dientes.

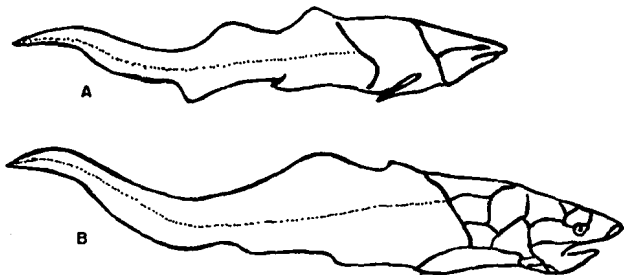


Fig. 6. A, arthrodiro Arctolepis B, arthrodiro Coccosteus. (de Romer, 1983).

La mandíbula se desarrolló de un alargamiento de la boca, por crecimiento del primer arco branquial, el cual alojó

detrás de él a los demás arcos branquiales. Este arco estaba inervado por un nervio profundo premandibular en los Osteostraci, mientras que el segundo arco lo estaba por el trigémino.

Al principio, la mandíbula no se hallaba firmemente articulada al cráneo, por lo cual tuvo que alargarse más la boca y apiñar hacia atrás el arco hioideo, parte del cual sirvió de abrazadera (la hiomandíbula) entre el cráneo y la articulación de la mandíbula.

Por todo esto, se había llegado a la conclusión de que los Acanthodii y los Placodermii fueron un estadio anterior a la modificación del arco hioideo como medio de unión de la mandíbula con el cráneo. Watson (1937)⁹ los llamó Aphetohyoidea.

Los artrodiros soportaban a la mandíbula con zonas dérmicas duras del carrillo sin estar involucrado al principio el arco hioideo.

Los Acantoideos no tuvieron una buena adaptación alimenticia a las nuevas condiciones ambientales. Algunos presentaban pequeños dentículos, pero otros no presentaban nada. Se alimentaban de pequeños invertebrados (fig. 7). Un espécimen que se exhibe en el Museo Británico muestra dentro de él un pequeño Cephalaspis que aparentemente había sido deglutido.

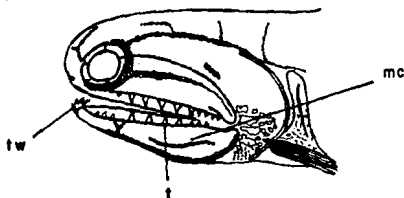


Fig. 7. Cabeza de un Ischnacanthus gracilis, un acantoideo de principios del Devónico. mc: Cartilago de Meckel; pq: Palatoc cuadrado; t: Dientes; tw: Dientes de la sínfisis. (de Denison, 1961).

Por el contrario, los Placodermos mostraron una mejor adaptación. Vivían en las profundidades del fango, como los Arctolepis y los Osteostraci. Enormes especímenes evolucionaron, como en el caso de los Dunkleostus de hasta 9 m de longitud y rebanadoras mandíbulas. Otros, como los - - - Ptyctocontida y los Mylostoma, tenían dientes que despedazaban invertebrados con concha. El Antiarchi moraba en las profundidades fangosas de los lagos.

Para alimentarse, todos los predadores tragaban fango y expulsaban lo inservible; en el intestino tenían una válvula espiral con la que terminaban de triturar el alimento.

Entre los Placodermos, además del Orden Arthrodira, tenemos a los Phyllolepidia, Petalichthyida y Rhenanida que tenían similitud a los Artodiros. Tenían una coraza para cubrir

cabeza, mandíbula y parte anterior del tronco. Generalmente, tenían cuerpos aplanados.

Otros órdenes son los Ptyctodontida, que se especializaron en depredar a pequeños moluscos, y los Antiarchi, que tenían dos placas acorazadas, su cabeza era chica y poseía pequeñas placas mandibulares para morder.

III. PECES OSEOS

La Clase Osteichthyes (osteictios) incluye la mayor parte de los peces actuales. Su filogenia es complicada, pero es importante mencionar la posición que ocupan en el árbol genealógico. Después de los Placodermos, surgieron los osteictios, que desde el comienzo de su historia se subdividieron en dos grupos principales, llamados Subclases sarcopterigios o Sarcopterygii y actinopterigios o Actinopterygii (respectivamente, "de aletas carnosas" y "de aletas de radios o nervaduras").

Considerando la ascendencia de los animales terrestres, los sarcopterigios tienen mayor importancia para nosotros, pues incluyen el Orden de los crossopterigios, del cual parecen descender los vertebrados terrestres. En el Devónico, los peces óseos más comunes eran los crossopterigios, animales agresivos, carnívoros y cuyos caracteres estructurales los hacían buenos candidatos para ser los antecesores de los anfibios y con éstos, del resto de los tetrápodos.

El cráneo de estos animales tiene dos orígenes, ambos cartilagosos. El primero es una extensión hacia adelante del cuerpo vertebral, el cual forma la base del cráneo. El segundo es una proyección de la serie de arcos branquiales, que

forma la mandíbula y sus accesorios hioideos. Remanentes de la maxila cartilaginosa han sido descritos en el embrión humano y el cartílago de Meckel es el vestigio de la mandíbula.

Los maxilares primarios estaban conectados en sus extremos caudales por una simple articulación de bisagra. Posteriormente, las mandíbulas se hicieron más fuertes, duras y estaban protegidas por una armadura de numerosas placas de huesos dérmicos envainados en sus superficie exterior. Algunos de estos huesos desarrollaron dientes; a estos huesos se les llamó maxilares secundarios. En la estructura microscópica, estos huesos envainados recuerdan las escamas óseas alojadas a los lados del cuerpo. Los huesos envainados proceden de centros óseos definidos, cada uno tiene su posición y forma características y reciben un nombre especial por los paleontólogos. Hay no menos de 16 de estos huesos envainados en torno de la mandíbula y además dos huesos procedentes de los centros de osificación, en los extremos proximales de los cartílagos de Meckel o primitivos arcos mandibulares.

La maxila primitiva está subdividida en: dos palatinos, dos ectopterigoideos, suprapterigoideos (5 pares incluyendo el epipterigoideo), dos verdaderos pterigoideos y dos cuadrados, además de las placas portadoras de los dientes

que descansan sobre estos elementos primarios. En las márgenes del cráneo tenemos las mandíbulas secundarias o exteriores incluyendo premaxilares, cuadrados, maxilares, yugales y cuadrato-yugales.

Los principales rasgos morfológicos son los siguientes:

1. Dentición consistente en filas de pequeños dientes y unos cuantos colmillos inferiores y superiores antagonizando con nichos para su recepción en el maxilar opuesto.
2. La mandíbula es casi recta y la superficie articular glenoidea descansa abajo de la línea de dientes.
3. La fosa aductora es larga y delgada, con inserciones musculares en sus límites. Se localiza adelante de la superficie articular en la mandíbula.
4. La depresión de la mandíbula la provocaban probablemente los genioglosos y geniohióideos.
5. El extremo articular convexo del hueso está cubierto por una capa de cartílago calcificado, que a su vez está cubierto por una delgada capa de cartílago hialino.
6. Hay una cápsula bien diferenciada que rodea a la cavidad articular y conecta sus extremos terminales. Tiene una membrana sinovial compuesta de dos partes:
 - a) el estrato íntimo, que forma la superficie arti-

cular y que está soportado en su posición, por un -
 b) estrato subsinovial, el cual lleva el aporte vascular y nervioso. Todo el estrato en su conjunto está rodeado por tejido fibroso fuerte que se continúa con el periostio del hueso.

Su mecánica mandibular estaba limitada a simples movimientos verticales. La aducción era causada por un complejo de músculos cuya masa en general se puede determinar, pero su posterior diferenciación es desconocida. Como eran peces predadores, es obvio que su musculatura era fuerte y podían realizar movimientos muy rápidos.

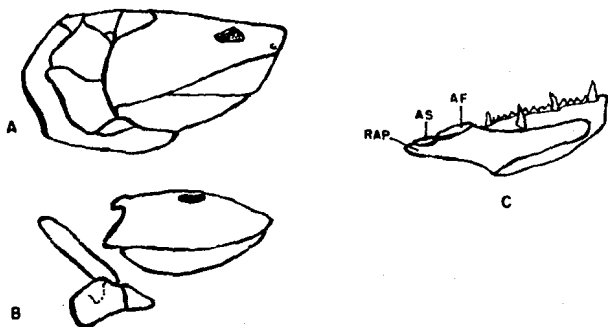


Fig. 8. Diagramas del cráneo y mandíbulas de A. Eusthenopteron; B. Ichthyostega; C. Megalichthyes. Af: fosa aductora; As: superficie articular; Rap: proceso retroarticular. Según Jarvik y Watson (de Olson, 1961).

Se cree que en los peces antiguos, las mandíbulas se articulaban con el cráneo sin ningún soporte adicional (condición autostílica). Esta articulación era móvil entonces, pero en algunos peces existe una firme unión de los cartílagos de la mandíbula superior con el cráneo. Sin embargo, los peces modernos que muestran autostilia son la excepción, pues el siguiente arco visceral que está detrás de la mandíbula formando el arco hioideo, suele intervenir en la unión de las mandíbulas con el cráneo. El principal elemento ventral de este arco, llamado ceratohial, está poco desarrollado. Sin embargo, el elemento dorsal o hiomandibular es una robusta barra que establece contacto en su parte dorsal con la región ótica del cráneo, y en su parte ventral está fuertemente unido por ligamentos a la región de la articulación mandibular. En la mayor parte de los peces óseos, la mandíbula superior ya no tiene unión directa con el cráneo y las mandíbulas solamente están sostenidas por el hiomandibular; este tipo de soporte se llama hiostílico

IV. ANFIBIOS Y REPTILES

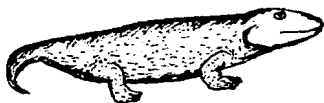
No se sabe a ciencia cierta el porqué del cambio de hábitat de algunos peces ancestrales, pero lo que sí se sabe es que para ello, tuvo que haber una multitud de modificaciones estructurales en todo el cuerpo. Dichos cambios fueron derivados de mecanismos selectivos y modificaciones adaptativas de los elementos originales, principalmente el cambio de la respiración mediante agallas por la pulmonar y el cambio de los movimientos ondulatorios y de aletas a la caminata en cuatro patas. En este punto, una función esencial del aparato maxilar debe ser tratada, ya que envuelve el problema de la alimentación en el nuevo medio.

Los maxilares eran usados únicamente como medios de prensión, no existía una lengua y las presas eran tragadas enteras; en este momento el cráneo se transformó a cinético, es decir, nuevas articulaciones móviles se desarrollaron en él. Como consecuencia de esto, en algunos animales extintos, la musculatura del sistema cinético excedía la necesaria para la apertura y cierre de los maxilares.

Con el incremento de la actividad metabólica para mantener el cuerpo fuera del agua, fue necesaria una mayor cantidad de comida y una manera más eficiente de utilizarla, es decir,

los dientes empezaron a perder su repetición de continuidad en relación a que en diferentes segmentos de los maxilares se desarrollaron dientes de diferentes formas con funciones específicas, reducción en el número de huesos que componían a los maxilares y fortalecimiento de los músculos, que a su vez crecieron en tamaño y en ventajas mecánicas. Con ello, se desarrolló la función de la masticación.

Los primeros anfibios (ictiostégalos) eran muy parecidos a los peces en muchos sentidos. Sin embargo, hay muchas dudas acerca de la transición de la vida acuática hacia la terrestre, sobre todo en las modificaciones de las estructuras branquiales y de la parte posterior de la cabeza.



A



B

Fig. 9. Laberintodontos anfibios. A, Ichthyostega, primer tetrápodo conocido del período Devónico de Groenlandia, miembro del Orden Ichthyostegalia; B, Eryops, miembro típico del Orden Temnospondyli. A, según Spínar y Burian, B, según Romer (de Romer, 1983).

Al parecer, los primeros anfibios, en su estado adulto, eran

pulmonados y no respiradores branquiales; pero en etapa larvaria respiraban con sus branquias, como lo demuestran pequeñas larvas anfibias como los ictiostégalos, loxominidos y antracosauros, preservadas en rocas Percarboníferas.

La asociación de las branquias con otras estructuras corporales, tanto como blandas como duras, da como resultado que al comenzar a atrofiarse éstas, debieron haber cambiado sustancialmente también los huesos, músculos, nervios y vasos sanguíneos. Las aletas, en etapas posteriores, tomaron forma de miembros que tuvieron que modificar su musculatura, influyendo así en la forma del cráneo y, principalmente, de la mandíbula. La fragmentación, reducción y posiblemente pérdida de las placas de la garganta, tuvieron una indudable conexión con la movilidad y modificaciones de la musculatura del piso de la boca. Se comenzó la osificación de la base del cráneo, cerrando el espacio entre el occipital y el esfenoides. Asimismo, la sutura dorsal de la bóveda craneana, al cerrarse, redujo la movilidad articular de las estructuras adyacentes.

Ninguno de los cambios craneales puede ser tomado aparte, sin repercusiones en el reposicionamiento mandibular, aunque tuvieran poco efecto sobre el mismo.

La posición relativa de la articulación mandibular fue sobresaliente. La fosa subtemporal fue ampliada; la parte posterior

del cráneo se redujo en profundidad, por reducción de la pared posterior del mismo. Con ésto, se favoreció un incremento de la movilidad de la cabeza y del piso de la boca.

La reducción de las branquias y el desarrollo del nuevo sistema tetrápodo de locomoción provocó cambios en su alimentación, tamaño y costumbres predatorias.

Los mecanismos mandibulares muestran dos tipos básicos de acción que, en algunos casos, se relacionan con otros más complejos. Estos son:

1. Sistema Cinético Inercial (K-I)
2. Sistema Estático de Presión (S-P)

Ahí donde los múltiples roles adaptativos de la mandíbula y la dentición tuvieron que manifestarse, los dos sistemas actuaron juntos. Sus expresiones filogenéticas son complejas, siendo en ocasiones paralelas y en ocasiones convergentes.

1. SISTEMA K-I.

La acción efectiva de la mandíbula y los dientes depende primariamente de las fuerzas desarrolladas por un movimiento rápido hacia arriba, de la mandíbula. Una vez que ha sido iniciado el movimiento, la velocidad y la masa de la mandíbula realizan la acción de un poderoso cierre. Cuando la

mandíbula se encuentra en reposo, se ejerce una pequeña fuerza y, si está en oclusión o muy cerca de ella, ésta sirve para posicionar la mandíbula. Los movimientos mandibulares son verticales, solo de apertura y cierre.

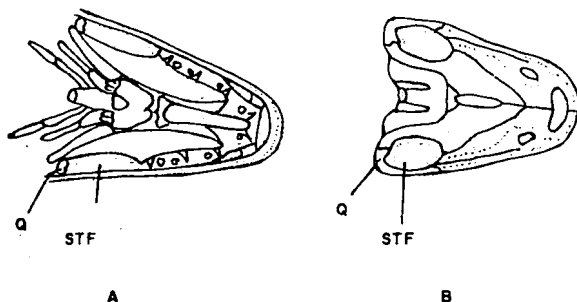


Fig. 10. Vistas palatinas de dos anfibios. A, Eusthenopteron; B, Ichthyostega. Q: cuadrado; Qp: proceso cuadrado; Stf: fosa subtemporal. (de Olson, 1961).

2. SISTEMA S-P.

La acción primaria resulta de la presión ejercida por la mandíbula cuando casi está cerrada o en el inicio del movimiento. Esta fuerza produce la tensión necesaria para la aplicación al objeto que se desea presionar. Las fuerzas necesarias son potentes presiones mandibulares durante el inicio del movimiento y cerca de la oclusión. Al contrario

del sistema K-I, este sistema tiene la peculiaridad de permitir movimientos de lateralidad y mayor fuerza para abrir la mandíbula. En algunos casos podía haber movimientos de protrusión y retrusión.

De todo ésto, podemos concluir que el patrón de función de los ripidistianos fue esencial para el desarrollo del sistema K-I (Fig. 11). Asimismo, es posible ya visualizar el hipotético patrón de desarrollo de las masas musculares'aductoras en los distintos estadios de evolución.

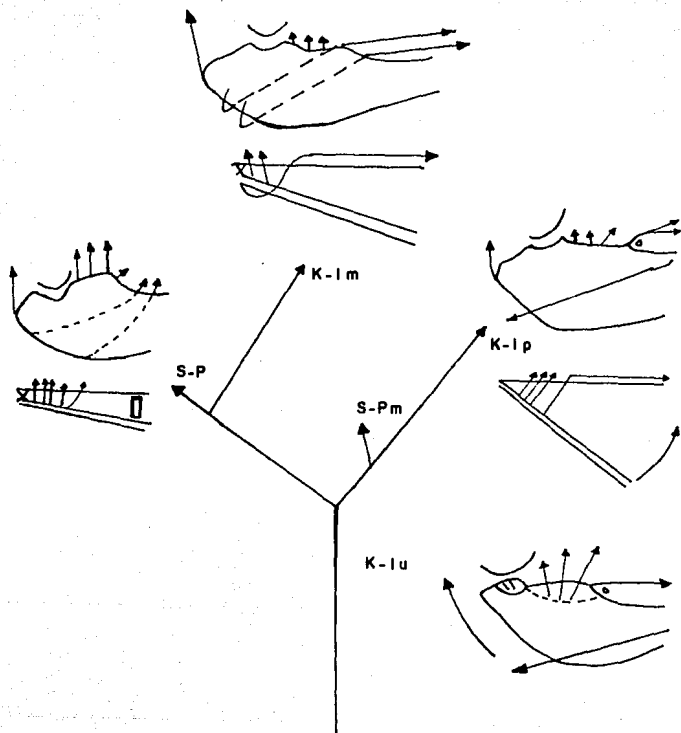


Fig. 11. Diagramas de los patrones de los tipos de sistemas mecánicos de las mandíbulas. K-I, sistema cinético inercial; S-P, sistema de presión estática. U: sin especialización; P: progresivo; M: modificado. Las líneas muestran el curso general de las relaciones genéticas y de sucesión de los tipos de sistemas (de Olson, 1961).

Las tres masas principales de músculos que permiten movimientos de cierre mandibular son: una masa anterior, una posterior y una media que primitivamente se apoyaba en la región del margen anterior de la fosa subtemporal. Para evitar confusiones de homología, a continuación se detalla cada una:

1. A-Aductores: Los músculos aductores anteriores son los equivalentes a los denominados pterigoideos anteriores.
2. P-Aductores: Los aductores posteriores incluyen a la masa temporal y equivalen vagamente a los aductores externos, aductores posteriores y a los músculos pseudo-temporales de algunos reptiles diferenciados.
3. M-Aductores o aductores medios: Tienen su origen alrededor del margen anterior de la fosa subtemporal, en las superficies dorsales y ventrales del palato adyacente y pueden invadir otras estructuras contiguas. Son aproximadamente los equivalentes de los ptérigoideos posteriores.

DESARROLLO DEL SISTEMA K-I.

Este sistema estuvo presente en anfibios primitivos y algunos tipos de tetrápodos ancestrales.

En sus primeras etapas, los A-aductores fueron desarrollándose por un tendón que pasaba por encima de la concavidad anterior de la fosa subtemporal y estaba insertado al final de la

fosa aductora.

Los P-aductores tenían una masa corpulenta y eran de gran importancia en los movimientos aductivos, y críticos en el sostén de la posición mandibular.

Los M-aductores no se habían desarrollado aún. Este patrón de desarrollo está esquematizado en la siguiente figura:

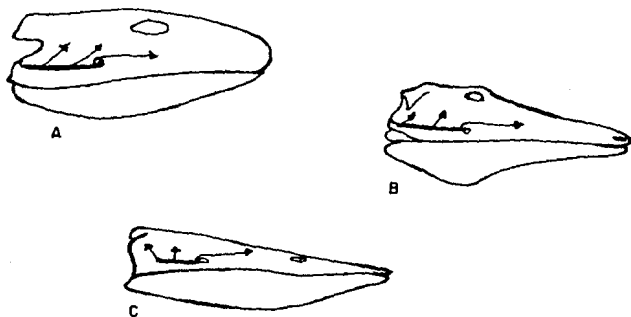


Fig. 12. Vistas laterales de cráneos y mandíbulas de A. Ichthyostega; B. Eryops; C. Eupelor. La línea horizontal marcada en los cráneos muestra la longitud de la fosa subtemporal. Las flechas muestran las direcciones y magnitudes relativas de las fuerzas aductoras. (de Olson, 1961).

En la evolución de los anfibios debe ser tomado en cuenta el sistema K-I como parte fundamental, por estar en el aplastamiento y ensanchamiento del cráneo, alargamiento del espacio interpterigoideo, reducción e incluso pérdida de la cinética

y la condricificación progresiva de algunos huesos.

Los primeros cambios testificados fueron probablemente iniciados en los loxominidos.

Las siguientes modificaciones estructurales fueron especialmente importantes:

1. Musculatura: Los P-aductores comenzaron a tornarse cortos, masivos y con un vector medio dirigido en forma progresiva hacia la parte medial. Los A-aductores se alargaron, extendieron anteriormente, diferenciaron en fascículo superficial y profundo y extendieron dentro de un fuerte tendón que pasaba por encima de la concavidad del margen anterior de la fosa subtemporal, en la prominencia rugosa anterior.
2. Osteología: La fosa subtemporal se volvió doble, con una parte posterior larga y ovoidea que recibía los P-aductores, y una ranura anterior algo restringida para el tendón de los A-aductores.

El cráneo progresivamente se tornó aplastado y los espacios pterigoideos se alargaron para servir, en parte, para alojar las estructuras ópticas y en parte para acomodar a los largos músculos A-aductores.

La mandíbula permanecía alargada con sus ramas delgadas; la fosa aductora media aproximadamente de $1/4$ a $1/5$

de la longitud total de la mandíbula. En algunas especies más avanzadas como el Eupelor (fig. 13), la mandíbula se tornó profunda y pesada. El cóndilo mandibular se mantuvo cerca del final de la misma, apoyada al frente y abierta en la parte posterior. En algunas especies se desarrolló un proceso retroarticular. Su apófisis coronoides era muy pequeña, con una rugosidad muy pronunciada en la porción anterior para recibir a los A-aductores. Las áreas de inserción de los aductores permanecieron en los márgenes inmediatos de la fosa aductora. Una desmarginación de la superficie interna de la fosa articular produjo un incremento en la longitud de las fibras musculares del lado interno de la mandíbula. Los dientes se tornaron agudos, apropiados para atravesar y sostener a sus presas.

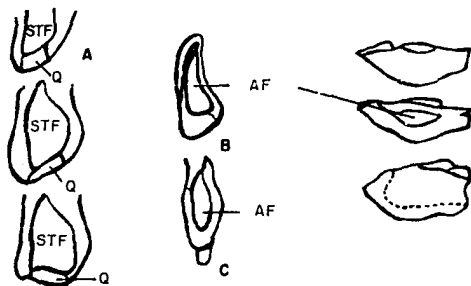


Fig. 13. Diagramas de vistas laterales de la fosa subtemporal vista dorsal de la fosa aductora, y partes posteriores de mandíbulas de A. Ichthyostega, B. Eryops C. Eupelor. AF: fosa aductora; Q: cuadrado; STF: fosa subtemporal (de Olson, - 1961).

El Eryope y el Eupelor son dos ejemplares clásicos de la expresión del sistema K-I, en los actuales, se encuentra altamente desarrollado. Otros ejemplos podrían ser los arqueogosaurios y los trematosaurios.

El sistema K-I, está desarrollado entre algunos reptiles, pero en la mayor parte, en forma distinta.

Entre los laberintodontos, así como en algunos tipos terrestres (trematopsidios y disorfidios) los M-aductores se desarrollaron más, y los P-aductores se alargaron un poco. Esto denota que comenzaron a cambiar su línea evolutiva hacia el sistema S-P. Esto sucedió principalmente en formas acuáticas que necesitaban una aceleración inicial mayor en la mandíbula, más que la que proporcionaban los A-aductores en las formas primitivas del sistema K-I, en los que los P-aductores eran débiles y servían principalmente para posicionar y asir a sus presas.

En algunos reptiles primitivos sucedió otro fenómeno: el sistema K-I se desarrolló por elongación de los P-aductores y se formó una apófisis coronoides más pronunciada.

DESARROLLO DEL SISTEMA S-P.

En este sistema, la presión es ejercida cuando la mandíbula

está inmóvil, cerca de la oclusión. Los músculos P-aductores tuvieron más desarrollo que los M-aductores, lo que permitió uno de los más importantes cambios evolutivos que se han dado en las articulaciones corporales: los movimientos de lateralidad y protrusión-retrusión de la mandíbula.

Esta mayor diversificación de la acción se presentó en algunas ramas de reptiles primitivos que son el origen de los más antiguos mamíferos.

Los siguientes rasgos del sistema S-P fueron muy importantes:

1. **Musculatura:** Los P-aductores fueron los músculos más evolucionados, y se diferenciaron en varios componentes. Se insertaban en la mandíbula en la gran apófisis coronoides recientemente evolucionada, y en las superficies lateral externa e interna de la mandíbula. Los M-aductores tuvieron un desarrollo algo más modesto. Tenían su origen en el margen anterior de la fosa subtemporal y se insertaron en la superficie media y ventral de la mitad posterior de la mandíbula en la parte externa. Los A-aductores casi no se desarrollaron y, en algunas especies, incluso desaparecieron.
2. **Osteología:** El cráneo incrementó su profundidad y permaneció relativamente angosto; la cámara aductora en su porción posterior aumentó su altura y profundidad; el

fenestrado en el temporal se desarrolló; el suspensorium emigró hacia adelante y sirvió como un fuerte soporte a estructuras subsidiarias, proceso paroccipital, estribo del oído, pterigoideos y elementos dérmicos temporales. El proceso transverso de la apófisis pterigoides comenzó a desarrollarse y se extendió ventralmente en forma de reborde, para recibir a los M-aductores y amortiguar el movimiento mandibular brusco en reptiles.

La mandíbula variaba mucho en su forma de una especie a otra, sin mostrar formas consistentes. No incrementó su longitud, pero se desarrolló más la apófisis coronoides. El proceso retroarticular, que no existía en algunas formas más primitivas, ahora era fuerte y bien pronunciado en algunos anfibios y reptiles.

Los cráneos mostrados en la figura 14 muestran claramente las expresiones óseas de este sistema. De la letra A a la D muestran un amplio conducto auditivo que fue emigrando hacia la porción posterior, por expansión de las estructuras auditivas, como en el caso de los Vatrachosaurius, descendientes directos de los antracosaurios ancestros.

El reborde pterigoideo es grande en el Seymouria, en contraste con los disorófidos y los trematópsidos. En las fases más avanzadas de este tipo de patrón, el suspensorium está balan-

-ceado en la parte anterior como en el *Diadectes* y -
Trilophosaurus.

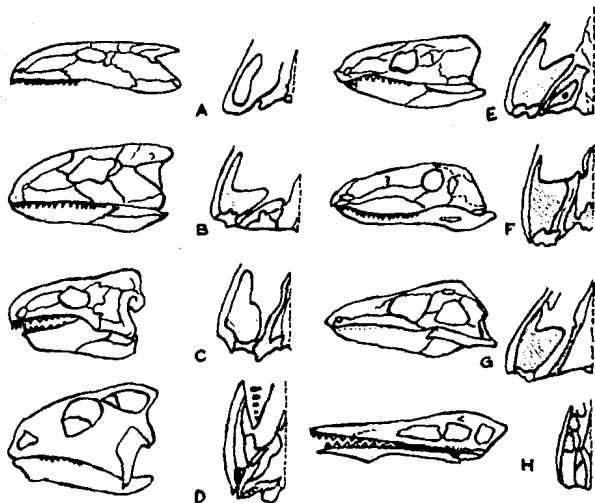


Fig. 14. Vistas laterales de cráneos de varios anfibios y reptiles en diagramas de la región de la fosa subtemporal en cada uno. A, *Paleogyrinus*; B, *Seymouria*; C, *Diadectes*; D, *Trilophosaurus*; E, *Captorhinus*; F, *Ophiacodon*; G, *Youngiodes*; H, *Pterodactylus*. A y B según Romer, 1947, C, D, E, F, G y H según Romer, 1956a (de Olson, 1961).

Los Captorhinus representan al segundo tipo de sistema S-P, en el cual la ranura ótica está ausente y el suspensorium está soportado por el pterigoideo y los estribos. Esto provoca que estén menos involucradas las estructuras óticas en comparación con el primer tipo. Este patrón se dirigía hacia la evolución de los primeros mamíferos, que fueron el siguiente eslabón hacia nosotros.

V. REPTILES SEMEJANTES A MAMIFEROS

Los primeros reptiles con patas dieron origen no sólo a los reptiles convencionales, sino también a otro grupo, llamado reptiles semejantes a mamíferos. Estas formas dominaron la escena terrestre por más de 100 millones de años y se extinguieron poco después de dar origen a los primeros mamíferos, aproximadamente hace 180 millones de años.

Su historia filogenética se caracteriza por una pérdida de partes óseas en el cráneo, el cual se volvió más profundo, el hocico más puntiagudo, el número de huesos disminuyó y la forma general se hizo menos plana que la encontrada en los anfibios; también hubo una disminución progresiva en el tamaño de los huesos postdentarios, acompañado ésto por un aumento en el tamaño del dentario. Crompton (1963)⁷ mencionó que este cambio en la estructura mandibular aumentó la función masticatoria al insertarse todos los músculos mandibulares en el hueso que soportaba los dientes. En cuanto a los huesos que conformaban la vieja articulación (cuadrato-articular), al disminuir su tamaño también fue una ventaja selectiva, ya que dejaron de participar en esta función y pasaron a otra, que fue la de conducción del sonido.

Otros cambios fueron la aparición de dientes con diferentes funciones, la maxila incrementa su dimensión vertical para alojar al canino que se alarga, éste empuja los orificios nasales hacia arriba y hacia la línea media para formar una sola vía aérea.

Los más avanzados de estos animales, que fueron los ancestros de los mamíferos, probablemente poseían varias de las características del aparato masticador de ellos, como adición secuencial de los molares y movimientos mandibulares controlados, pero retenían la pequeña articulación mandibular reptílica, para audición.

Por la continua reducción de tamaño de los huesos postdentarios y el cuadrado, y el drástico aumento del dentario hacia los huesos posteriores a él, se hizo posible el contacto de este hueso en la base del cráneo con el escamoso; los investigadores pensaron entonces que hubo un momento en la filogenia de los mamíferos en el que existió un ser que poseía dos articulaciones a cada lado (la cuadrato-articular y la dentario-escamosa) alineadas como las bisagras de una puerta en un mismo plano horizontal. Tal teoría fue confirmada por Crompton (1958)²⁴, Kermack y Mussett (1958)²⁴ cuando se encontró un fósil con dichas características y al que se llamó *Diarthrognathus*.

Los reptiles semejantes a mamíferos, muy probablemente eran capaces de mantener una temperatura corporal constante, más elevada que la del medio (Bakker, 1975)⁷. La homeotermia resulta cara en términos de energía y un método por el cual el animal puede rápidamente, obtener la energía de los alimentos mediante el corte mecánico de la comida, con lo que se acelera el proceso químico de la digestión. Debido a ello, observamos un incremento relativo en el espacio para los músculos masticadores, así como en sus zonas de inserción y de origen (fig. 15). Este incremento, presuntamente nos lleva a tener mayor fuerza de mordida y movimientos más complejos.

La protuberancia ascendente del dentario se desarrolló más, al parecer porque los músculos profundos de las mandíbulas, originalmente insertos sobre la primitiva mandíbula inferior o cartilago de Meckel, gradualmente se extendieron por la protuberancia ascendente y al fin, cuando se desarrolló más, quedaron insertados exclusivamente en ella. Pero así como esta rama ascendente llegó a hacerse más grande, su esquina superior comenzó a presionar a través de los músculos contra el hueso escamoso, el cual en ese tiempo todavía no se había fundido con los elementos periósticos para formar el hueso temporal de los mamíferos. De esta manera, una bolsa o cojín se formó entre las ramas ascendentes de la mandíbula y el -

hueso escamoso. Gaupp y Kjellberg (1911)²⁴ mostraron cómo esta bolsa llegó a ser el disco interarticular. Un resultado sorprendente del crecimiento hacia arriba y hacia atrás de las ramas ascendentes fue una nueva articulación, la articulación temporo-mandibular de los mamíferos que fue gradualmente establecida, mientras que la vieja conexión entre el cartilago de Meckel y el hueso cuadrado de la primitiva mandíbula superior llegó a quedar muy reducida en tamaño y finalmente fue llevada al interior del oído medio, dando origen el reducido cartilago de Meckel, al martillo, el reducido cuadrado al yunque y la parte superior del hiomandibular, al estribo.

Estos animales entonces, parecen haber sido atrapados en dos partes conflictivas: el decremento en el tamaño de los huesos articulares y el incremento de las fuerzas a las que la articulación estaba sometida por el aumento de tamaño de los músculos masticadores. Si la mandíbula de estos animales funcionaba como una palanca de tercer grado, se esperaría entonces un aumento y no una disminución de tamaño de la articulación. Los registros fósiles nos muestran entonces lo que sucedió: acomodamiento y aumento de tamaño de los músculos, el hueso dentario aumentando de tamaño y los huesos postdentarios volviéndose cada vez menores.

La manera más sencilla de reducir las fuerzas que actúan

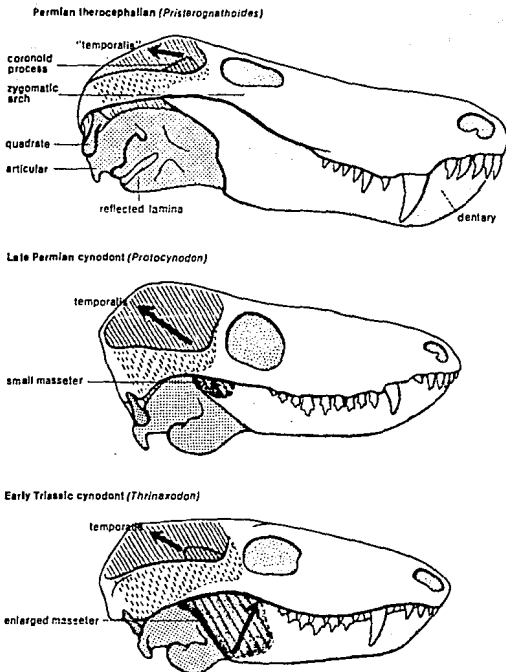


Fig. 15. En un reptil semejante a mamífero, como el *Pristerognathoides*, no había musculatura de cierre insertada en la superficie exterior del dentario y el arco cigomático ajustaba contra el proceso coronoides. En los cinodontes (los que originaron a los mamíferos), los huesos postdentarios redujeron su tamaño, y parte de la masa del músculo temporal migró hacia la superficie externa del dentario. Para que esta musculatura alcanzara dicha superficie, fue necesario que el arco cigomático se arqueara hacia afuera del dentario (de Crompton, 1978).

en la articulación es rearmar y reorientar los músculos masticadores (Crompton, 1972; De Mar y Barghusen, 1972)⁷. La disminución gradual de la articulación se acompaña de (1) adquisición y desarrollo progresivo de un proceso coronoidal, una proyección vertical hacia arriba en la parte posterior de la mandíbula, para que el músculo temporal jale hacia arriba y atrás, en vez de que directamente hacia arriba; y (2) el desarrollo de un proceso angular, una proyección hacia abajo también en la parte posterior de la mandíbula, que sirve de inserción al masetero y los pterigoideos, los cuales jalan hacia arriba y adelante.

La figura 16 nos muestra el cambio gradual de dirección de los principales componentes de estos músculos, que permitió una progresiva descarga de la articulación durante la masticación. Las fuerzas producidas por los músculos masticadores ahora se pueden encontrar arriba de los molares y se pueden balancear arriba de este punto de encuentro y así la articulación no representa carga. Los mamíferos son los únicos que pueden generar grandes fuerzas entre los molares sin generar grandes fuerzas verticales (Maynard, Smith y Savage, 1959)⁷.

Si, de todas maneras, los huesos de la articulación se están reduciendo, disminuir las fuerzas verticales que actúan en la articulación es solo parte del problema. En los reptiles

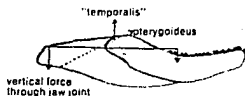
semejantes a mamíferos, la compensación tiene que ser hecha para los reducidos huesos y consecuentemente débil articulación disminuyendo las fuerzas horizontales, ya que de ser mayores la dislocarían fácilmente.

Un método sencillo para controlar las fuerzas mediales que actúan en la articulación, es compensar las que actúan en los lados de la mandíbula. En los mamíferos, el temporal y los pterigoideos tienen a desviar cada lado de la mandíbula medialmente, pero los poderosos maseteros que se insertan en las partes exteriores de la mandíbula (y que no se encuentran en reptiles convencionales), ayudan a controlar esta desviación, porque tienen un componente muy fuerte dirigido hacia el exterior.

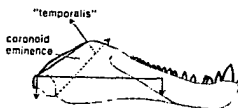
Fig. 16. (Ver pag. siguiente). Los principales músculos para el cierre, en los reptiles semejantes a mamíferos, se desarrollaron y cambiaron su orientación. En los primeros reptiles con patas, las fuerzas verticales generadas en la articulación eran tan o mas grandes que las generadas en el punto de la mordida. El decremento en el tamaño de los postdentarios se acompañó del desarrollo de una eminencia coronoides y posteriormente de un proceso coronoides. Esto permitió un cambio en la dirección de la fuerza que jaló, pero no del brazo de palanca del temporal. La inserción del pterigoideo cambió progresivamente hacia adelante, y eventualmente se movió del postdentario hacia el ángulo del dentario. Como la intersección de las líneas de acción de las fuerzas de estos músculos migró hacia adelante, la fuerza generada en la articulación, durante la masticación, habría sufrido un decremento en magnitud, permitiendo una reducción en el tamaño de los postdentarios y de la articulación. Cuando los componentes de la fuerza de los músculos de cierre

y de la fuerza de mordida se intersectan, solo se generan fuerzas verticales mínimas en la articulación (de Crompton, 1978).

Early Permian stem reptile



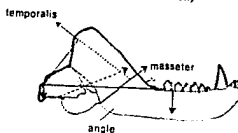
Early Permian mammal-like reptile (*Dimetrodon*)



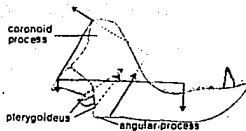
Late Permian therapsalian
(*Pristirognathoides*)



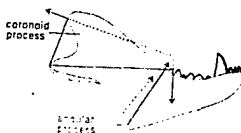
Early Triassic cynodont (*Thrinacosodon*)



Early Triassic cynodont (*Thrinacosodon*)



Late Triassic ictidosaur (*Diarthrognathus*)



VI. MAMIFEROS

En todos los reptiles vivientes, su aparato de alimentación es primariamente un organo de prensión y sólo secundariamente es capaz de transferir la comida de laboca a la faringe. La comida puede ser cortada en pedazos menores si es muy grande, pero no es masticada y los pedazos son pasados completos. En cambio, en los mamíferos, es al contrario: primariamente es un órgano que sirve para la reducción mecánica de la comida, y secundariamente es un órgano de prensión. Aparecen por primera vez glándulas salivales, lo cual da otra ventaja, ya que la saliva aparte de reblandecer y lubricar los alimentos, empieza la reducción química de los mismos. En otras palabras, la boca de los mamíferos es parte funcional del aparato digestivo y no solamente la entrada de éste.

En los mamíferos, sus dientes posteriores poseen superficies oclusales cortantes, las cuales reducen la comida cuando hacen contacto con sus antagonistas. Para que el contacto oclusal sea lo más preciso posible, la mandíbula debe ser capaz de realizar movimientos no solo de apertura y cierre, sino también protrusivos, retrusivos, laterales y combinados. El tamaño de las superficies oclusales, así como el patrón de los movimientos, varía considerablemente entre los mamíferos y reflejan el tipo de comida que se mastica.

La habilidad de mover la mandíbula en un patrón tan complejo de movimientos, se debe en parte, a la orientación y posición de los músculos masticadores.

Esencialmente, cada lado de la mandíbula está sostenida por un cabestrillo de músculos. Un músculo masetero largo se inserta en la superficie externa de cada lado de la mandíbula y la mueve hacia arriba, adelante y afuera. La contraparte de los maseteros son los pterigoideos, los cuales se insertan en la parte interior y la mueven hacia arriba, adelante y adentro. Los temporales dan fuerza adicional para incrementar la fuerza de la mordida, y se insertan principalmente en el proceso coronoides y dan movimiento hacia arriba, hacia atrás y hacia adentro. Contracciones diferenciales de parte o de todos estos músculos hacen posible que la mandíbula pueda realizar movimientos laterales o de adelante hacia atrás.



Fig. 17. Articulación de un mamífero (de Crompton, 1978).

Los músculos hioideos y la acción de la lengua son muy importantes para la efectiva reducción de la comida en la boca. La masticación de los mamíferos usualmente no consiste sólo en la mordida seguida de la deglución, sino que la comida es masticada. Después de cada mordida, la comida es recogida por la lengua y los carrillos y es colocada entre los dientes cuando se realiza el cierre. La organización de los músculos hioideos y la lengua también hace posible el acto de mamar, para poder extraer la leche.

La articulación mandibular está formada por el hueso temporal y el único hueso de la mandíbula: el dentario. En los reptiles, la articulación se localiza entre el último hueso postdentario, el articular y un hueso del cráneo: el cuadrado.

La historia evolutiva de la mandíbula mamífera se recapitula, en parte, durante el desarrollo embriológico. El martillo (= articular) se origina como prte de la mandíbula, y sólo en las etapas finales del desarrollo fetal es cuando estos dos elementos se separan. En los marsupiales pequeños, que empiezan a mamar desde una etapa muy inmadura, la articulación inicial está entre el articular y el yunque, ésto la hace como la de los reptiles. En las etapas más avanzadas de su desarrollo, cuando el dentario hace contacto con el temporal, el articular y el yunque se separan de la mandíbula y se mueven hacia el oído medio.

Es posible que muchos de los huesos que desaparecieron durante el transcurso evolutivo, ahora sean más evidentes en los centros de osificación de un hueso remanente, y el temporal puede ilustrar este caso. En el hombre, este hueso tiene ocho centros de osificación, a saber: uno para el escamoso y la parte timpánica, dos para las partes petrosa y mastoidea y dos para el proceso estiloides (Gray, 1958)²⁴. Al nacimiento, el hueso consta de cuatro partes separables: dos emergen como hueso cartilaginoso y son la petrosa (que forma la cápsula del oído interno) y el proceso estiloides (que es un remanente del segundo arco branquial). Las otras dos osifican en membrana y son el anillo timpánico y el escamoso, que posteriormente formará parte de la pared lateral del techo -

craneal y la superficie articular para la mandíbula.

Los puntos críticos para la secuencia, hasta el momento, son:

1. La reducción en el número de huesos que forman los maxilares y de este modo el número de conexiones móviles del cráneo, es decir, se convierten en suturas o sinartrosis.
2. El aumento en el tamaño del hueso mandibular como una respuesta selectiva al incremento en las superficies de inserción de músculos mas poderosos.
3. La dominancia dental final, que logra hacer de la mandíbula un solo hueso, sólido y fuerte.
4. La formación resultante de una articulación nueva y más fina entre la mandíbula y la base del cráneo.

La mayoría de la articulaciones tienen cubiertas las superficies articulares por cartilago hialino. En este caso de los huesos membranosos, la superficie articular está cubierta con tejido fibroso blanco y denso, que contiene un número variable de células cartilaginosas. Esto se encuentra en el hombre en la ATM y en la articulación esternoclavicular, siendo la clavícula el único hueso, fuera de la cabeza, que osifica en membrana. El recubrimiento articular no contiene nervios ni vasos sanguíneos, es un tejido adaptado para

resistir presiones y estiramientos. La membrana sinovial comienza inmediatamente en el borde de la superficie articular, corre sobre el hueso hasta el límite del espacio articular y después se refleja sobre la superficie interna de la cápsula fibrosa, con grados variados de relajación, dependiendo en la cantidad del movimiento de esa parte de la articulación. El lado escamoso de la articulación es plano o cóncavo, el elemento mandibular es plano o convexo y un disco interarticular (menisco) se interpone entre las coberturas fibrocartilaginosas de estas superficies.

El disco merece atención especial: es una placa fibrosa, dura, delgada, con, quizá, algunas pocas células de cartílago. Es más delgado hacia el centro y mucho más grueso en la periferia; se encuentra adherido todo alrededor a la cápsula fibrosa. Esta, como otras superficies articulares, no está cubierta por la membrana sinovial. Algo constante en este disco, es que fibras del músculo pterigoideo externo se insertan cerca de su margen anteromedial. Ha habido mucha discusión en cuanto a la importancia de esta asociación del disco y el músculo pterigoideo. Se dijo alguna vez que el disco no era mas que un vestigio del hueso cuadrado, pero se ha esclarecido con evidencias, que no es así. Kjellberg y Gaupp (1911)²⁴ notaron que durante la incrustación posterior del hueso dental sobre los elementos de la articulación mandi-

bular original, de alguna manera algunos músculos que se insertaban en las mandíbulas (cartílago de Meckel) quedaron atrapados entre la nueva mandíbula y el cráneo. Algunos estudios embriológicos, apoyados en convincentes fotomicrografías, han establecido algunos puntos:

1. El músculo pterigoideo externo se extiende hacia atrás, para insertarse de manera tendinosa al cartílago de Meckel;
2. La superficie lateral de su tendón se queda atascada entre el cóndilo mandibular y la fosa escamosa; y
3. Las articulaciones humanas revelan su naturaleza primitiva, mostrando estos factores más claramente que muchos otros animales.

En la filogenética mamífera, tal migración del cóndilo pudo, muy posiblemente, aprisionar el tendón pterigoideo para siempre en esta situación. La parte lateral del disco es probablemente un desarrollo posterior que nace del tendón.

La cápsula articular es fortificada por ligamentos de refuerzo, de los que el más consistente es el temporomandibular en la porción lateral de la articulación. Va desde una proyección, la eminencia articular o epicóndilo, sobre la parte lateral del elemento escamoso articular, hacia una proyección o epicóndilo en el polo lateral del cóndilo mandibular.

La inervación y riego vascular se encuentran en la cápsula alrededor del perímetro del disco.

Se ha visto que los cambios más extensos en el cráneo, en la historia de los vertebrados, se presenta en la transición de reptiles a mamíferos. Existen cambios concomitantes en los tejidos blandos adyacentes que están muy atados a la evolución de la ATM. En los mamíferos, la mandíbula fusionada en la línea media y la función articular están establecidas para reducir el alimento a una forma fácil de tragar. Ahora, el masticar requiere destreza en la manipulación de la comida, la respiración debe continuar durante la masticación y la deglución debe ser hecha sin contaminar la vía aérea.

En el primer caso, una manipulación adecuada de la comida se derivó por el desarrollo de estructuras limitantes. La lengua, de manera medial, y labios y carrillos lateralmente, mueven la comida hacia atrás y adelante sobre las superficies de trabajo de los dientes, para asegurar eficiencia en la masticación. En el segundo caso, un paladar duro óseo separa nariz de boca; un paladar blando continúa esta separación hacia atrás, dentro de faringe. Esto permite que se realicen de manera simultánea la masticación y la respiración. En el tercer caso, cartílagos diseñados especialmente y músculos controladores, tapan la tráquea con un sistema de válvula

laríngea. Aún más, en la mayoría de los mamíferos la laringe es llevada hacia arriba, a través de la apertura palatina, hasta la parte posterior del espacio nasal. De este modo, la vía aérea es continuada y la comida a deglutirse, simplemente pasa hacia la faringe, de cualquier lado de la laringe sellada.

VII. PRIMATES, ANTROPOIDES Y HOMINIDOS

Cuando los peces abandonaron las aguas para convertirse en anfibios y luego en reptiles, tuvieron que modificar sus extremidades y su sistema de alimentación. De igual modo, cuando el bipedalismo tuvo su inicio, se dió una serie de modificaciones, desde los huesos del pie hasta la articulación temporomandibular.

El bipedalismo inició el camino hacia una postura erecta: sólo dos extremidades eran ocupadas para la locomoción, y otras dos estaban libres para cazar, comer, defenderse e incluso crear.

La forma de locomoción y la alimentación tienen una relación muy íntima en los vertebrados. Las manifestaciones anatómicas de la locomoción tienen repercusión en las transformaciones del sistema alimenticio.

Los pequeños primates más evolucionados no eran erectos, y su bipedalismo es un tanto rudimentario: se ayudan, aunque en un grado mucho menor, de los miembros anteriores para balancearse.

Con la necesidad de utilizar sus miembros anteriores mientras caminaban, se dieron algunas modificaciones básicas que a continuación se mencionan:

1. Se alteró la forma del pie, aunque todavía en los primates estaba adaptado para asirse de los árboles. En los homínidos, se alargó para dar más estabilidad, desarrolló algunos arcos y los músculos se modificaron.
2. La línea rodilla-tobillo se tornó recta, y teniendo en los primates y antropoides a ser una sola línea con el centro de gravedad en el cuerpo. Los homínidos, como el Paranthropus, sí lo lograron.

El fémur emigró ligeramente hacia afuera para sostener a la pelvis en los lados.

3. Las rodillas limitaron su movimiento anterior hasta una línea recta con el fémur, gracias a la rótula. Los movimientos laterales de las mismas pudieron obtenerse por unos discos articulares semejantes a los de la ATM.
4. La pelvis se reposicionó a una zona más posterior y se ensanchó para lograr un mejor balance y obtener la posición vertical.
5. La columna vertebral adoptó una forma ligeramente sinuosa, a modo de resorte que absorbía las fuerzas traumáticas transmitidas a la masa craneo-encefálica al momento de trasladarse.

En los primates, la columna vertebral era una curva

única, en forma de una sección de elipse, pero en la región coccígea mostraba otra curva (fig. 18).

6. El tórax es corto de adelante hacia atrás, más ancho y vuelto hacia la parte posterior, para lograr una posición central.
7. El cráneo disminuyó anteroposteriormente; tomó forma cóncava y el dorso se tornó abovedado. La mandíbula se retruyó extraordinariamente.

El foramen magnum y los cóndilos occipitales que conectan al cráneo con la columna vertebral, tomaron una posición más baja y delantera, para lograr un balance más satisfactorio (fig. 19).

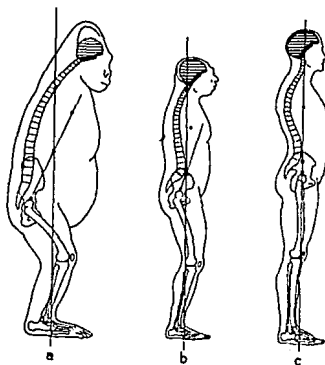


Fig. 18. Gorila (a), hombre de Neanderthal (b), hombre moderno (c), en posición erecta. Los ejes y la localización del centro de gravedad están indicados por la línea vertical (de Weidenreich, 1947).

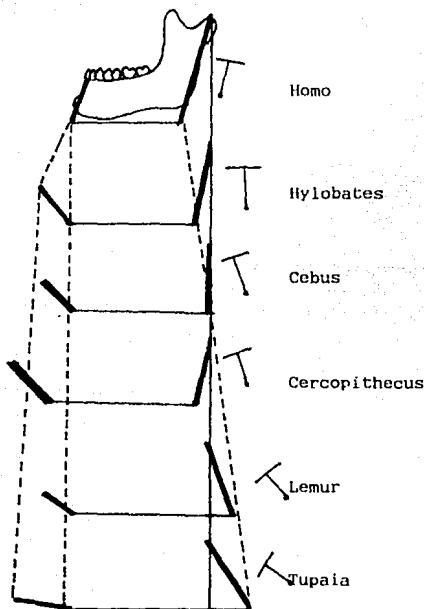


Fig. 19. El diagrama muestra cómo los varios planos de la mandíbula están asociados con la orientación del cuerpo. Las líneas cortas oscuras atrás de la rama, a la derecha, representan los planos cambiantes del foramen magnum. Las flechas en el ángulo derecho de estos planos representan los ejes de la parte superior de la columna vertebral, la cual, en muchos casos, también significaban todo el eje corporal. La sínfisis se balancea arriba más allá de la vertical. El ángulo y la rama se estrechan hacia adelante cuando el foramen magnum rota y fuerza su camino rostralmente (de Sarnat, 1964).

Los primates evolucionaron en el Eoceno, hace aproximadamente 60 millones de años.

El tarsioide, un pequeño primate encontrado en la región Este de la India, es uno de los primeros estadios de la evolución de los primates. Sus arcos dentales estaban muy acortados, con un extraordinario ensanchamiento posterior. La forma de su palato tendía a transformarse, de una "V" muy elongada, a una "V" mas corta.

En los primeros estadios primates, sus principales alimentos eran los pastizales y frutas caídas de los árboles o setos. Para comerlos, se requería que la parte activa de los incisivos estuviera en una porción muy anterior del cráneo, de tal forma que lo que estuvieran comiendo se encontrara en su plano visual y pudieran ver el alimento y parte de su entorno.

Cuando los primates arbóreos comenzaron a comer ayudados de sus manos, los incisivos iniciaron la reducción de su tamaño, debido a que arrancaban pequeñas porciones de su alimento y las llevaban a su boca; pero la agudeza de sus caninos casi no tuvo cambio, porque era su arma en caso de ataque o defensa, más que sus pequeñas garras y relativamente débiles manos.

En los árboles, la dieta era necesariamente a base de frutas, nueces, tallos y otros vegetales, para lo cual, los largos y afilados caninos eran de gran utilidad.

La única parte esquelética que no mostró el mismo grado de adaptación fue el cráneo. Entre los primates, el cráneo del lemur se volvió mas corto que el de los mamíferos cuadrúpedos iniciales (fig. 20).

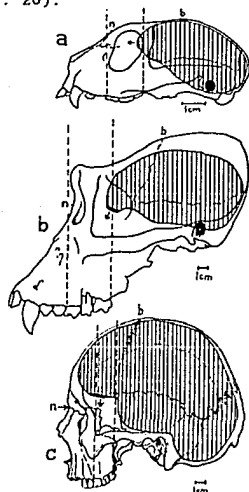


Fig. 20. Cráneo de lemur (a), gorila (b) y hombre moderno (c), en vista lateral, mostrando las diferencias en orientación topográfica de la bóveda craneana y en la orientación, tamaño y forma del cerebro (cavidad craneal sombreada). Las diferentes direcciones de los nervios olfatorios (lámina cribosa) están indicadas por las flechas. B: bregma; N: nasion (de Weidenreich, 1947).

Los lemures y los tarsioides dependían para sobrevivir de la relativa seguridad que brinda el hábitat de los árboles. El problema comenzó a tornarse más difícil cuando los animales crecían cada vez más en tamaño y peso, como es el caso de los grandes monos antropoides. Los grandes monos tuvieron que descender de los árboles hacia la tierra.

Los babuinos, los más grandes de la familia de los monos, son totalmente terrestres. Adoptaron una posición cuadrúpeda en la tierra y dependen, principalmente, de su poderosa mandíbula y grandes caninos, para defenderse de las bestias predatoras. Su hocico creció y los caninos se volvieron a alargar, y ésto provocó que los músculos que operaban el sobrebalance de la mandíbula, se tornaran más grandes. Los músculos temporales cubren casi todo el cráneo, y en los machos adultos la cresta ósea sagital y transversa se desarrolló para ofrecer un soporte adicional para la masticación y la musculatura de la nuca.

En los primates inferiores, como el lemur, el eje craneofacial (línea que se extiende del borde anterior del foramen magnum a través de la silla turca del esfenoides, hacia la articulación naso-frontal), es recto, dirigido hacia adelante. En los monos antropoides y en el hombre, este eje craneofacial es curvo a nivel del esfenoides. Con la curvatura

obtenida en la mitad anterior del eje cráneo-facial, toda la cara se proyectó hacia la parte posterior, con la subsecuente disminución de la proyección mandibular. Cabe la posibilidad de que dicha curva fue un efecto retardado sobre el crecimiento anterior de la cara, influenciado por las tremendas fuerzas desarrolladas durante la erupción de los molares.

El Dr. Lawrence Baker¹⁷ mostró que en algunos mamíferos, la sucesiva masticación con los molares superiores erupcionando de sus alveolos en la parte posterior del seno maxilar, forman una especie de palanca curva con la aplicación de una fuerza anterior donde el margen delantero de los molares más mesiales, servía de cuña contra los últimos molares, en posición de resistencia aplicada posteriormente por el proceso pterigoideo del esfenoides. Con ésto, una fuerza creciente, provocada por una protrusión de la mandíbula, se genera entre el esqueleto facial y la base cráneo-facial, teniendo su origen en la porción inferior y anterior del impulso dado por la erupción de los molares superiores. Correpondientemente, en la mandíbula hay un acuañamiento de los molares, erupcionando entre el margen distal de la corona y el margen mesial de los dientes anteriores en proceso de erupción. En la mandíbula, la resistencia posterior es acompañada por la presión de la porción inferior de la rama ascendente que forma casi un ángulo recto con la dirección del eje corona-raíz, en la erupción de

los molares. La función de la parte inferior de la rama ascendente de la mandíbula, es análoga a la del proceso pterigoideo en la erupción maxilar. Por lo tanto, el crecimiento anterior de la cara y la mandíbula tiene un patrón muy marcado de desarrollo mamífero, al mismo tiempo que la erupción de la dentición permanente está bien localizada en la parte posterior del maxilar y el cuerpo de la mandíbula.

Con la curvatura hacia abajo de la cara sobre el eje cráneo-facial, hay aparentemente algo de restricción en el crecimiento de las fuerzas eruptivas de los dientes o, posiblemente, un cambio de dirección de adelante hacia atrás de la presión, con una subsecuente disminución del crecimiento de las partes posteriores de los bordes alveolares. El resultado es un decremento en la extensión posterior del seno maxilar durante la última parte de la erupción dental, un decremento similar de la parte posterior del cuerpo mandibular y, por último, una tendencia a la impactación hacia adelante del último molar. Anteriormente, este camino evolutivo o alteración funcional disminuiría el curso de la curvatura hacia abajo del eje cráneo-facial. De tal manera, hay muchos factores complejos interrelacionados en los primates más evolucionados, para la disminución del prognatismo y acortamiento de las arcadas dentales, de tal forma que la etiología es muy oscura,

como para saber perfectamente el por qué del cambio en los ancestros antropoides.

La fig. 21 muestra una serie de esquemas laterales de la articulación temporomandibular de algunos primates que a continuación se describirán. En E se esquematiza la articulación del Homo sapiens sapiens, para que se compare con los otros primates.

En cuanto a la ATM, tenemos a un espécimen actual que es casi idéntico a cualquier pequeño mamífero primitivo: la tupaia (musaraña de Borneo). La superficie de la cavidad glenoidea se apoya en el margen superior del conducto auditivo externo, en su apertura auditiva. Está compuesta por una larga placa en forma de triángulo equilátero, relativamente larga, delgada y aplanada.

La fosa se localiza sobre el plano de Frankfurt horizontal, excepto en la zona de la punta del proceso postglenoideo.

Su cóndilo mandibular en un plano transversal ocupa casi la totalidad de la parte más ancha de la cavidad glenoidea, con la que forma la articulación, pero en sentido anteroposterior tiene una longitud de menos de la mitad de la cavidad glenoidea. El cóndilo está ligeramente curvado en sentido

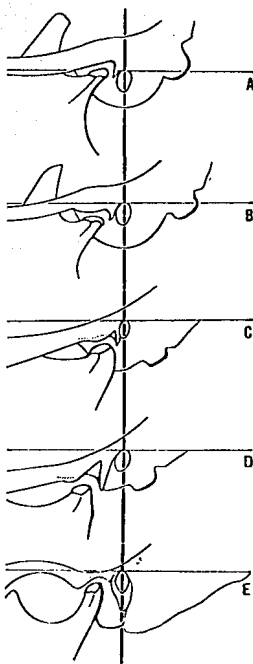


Fig. 21. A. *Tupaia*.
 B. *Lemur rufifrons*.
 C. *Cercopithecus diana*.
 D. *Hylobates*.
 E. *Homo sapiens sapiens* (de Sarnat, 1964).

anteroposterior, siendo ésto más marcado en la porción distal, y es muy plano en sentido lateral.

Con relación cavidad-cóndilo, se permiten movimientos de apertura y cierre, en la cual, el cóndilo gira contra la cavidad; también pueden realizarse movimientos funcionales de otro tipo, como la protrusión y retrusión, en los que el cóndilo se traslada en la sección plana de la fosa articular (fig. 21-A).

En los monos ligeramente más avanzados, como el Lemur rufifros (prosimio de Madagascar), la articulación muestra algunas diferencias, como: una convexidad más pronunciada, en forma de un segmento de esfera, y una proyección más inferior para posicionar la superficie de la cavidad por debajo del plano de Frankfurt y adelante del conducto auditivo externo.

El cóndilo del lemur se adapta a la cavidad por su concavidad de lado a lado y por su convexidad anteroposterior, en forma de silla de montar, difiriendo de la anterior en su relación longitudinal de delante hacia atrás, debido a que ocupa casi las 3/4 partes de la cavidad glenoidea (fig. 21-B).

Otro de los eslabones, el mono Cercopithecus diana denota un mayor avance que los otros dos monos antes mencionados.

La superficie articular de la fosa está en una posición más inferior que el conducto auditivo externo. Su fosa articular muestra una forma de silla de montar más marcada. El cóndilo se torna más convexo en sentido transversal y anteroposterior, aumentando su longitud en este último sentido.

La anatomía de las superficies articulares denotan que al lograr la máxima convexidad del cóndilo, éste se desplaza hacia adelante en la concavidad posterior de la fosa articular temporal en algunos movimientos funcionales de la mandíbula (fig. 21-C).

El gibón (Hylobates) muestra una progresión de cambios aún mayores que los mencionados anteriormente. La sección del tercio posterior de la cavidad glenoidea se encuentra todavía a nivel del borde inferior del conducto auditivo externo. La forma de la fosa articular se conserva, pero los cóndilos mandibulares se tornan más cilíndricos y con una ligera giroversión de los cuellos de los mismos. Su configuración convexa anteroposterior es mucho más marcada, aunque en sentido medio-lateral no es tan exagerada (fig. 21-D).

Hay muchas discrepancias entre los estudiosos de la evolución humana, acerca del momento en que el primer homínido hizo

su aparición, separándose del tronco de los grandes monos antropoides. Algunos suponen que esto ocurrió en el Oligoceno hace 35 millones de años; otros aseveran, como en el caso del Dr. Earnest A. Hooton (1946), que esto tuvo lugar en el Mioceno, o después.

El Dr. Franz Weidenreich,¹⁷ en una de sus teorías asienta que la reducción de los dientes va de la mano con la reducción en el tamaño de la mandíbula, y la transformación de la bóveda craneana con el aumento en el tamaño del cerebro. Asimismo, asevera que el Meganthropus palaeojavanicus es el más gigante precursor del hombre junto con el Gigantopithecus.

El Dr. Hooton, en 1946, intentó relacionar el tamaño del cerebro con el tamaño de la mandíbula y la cara, ya que la creencia tradicional de que, de alguna forma, el incremento de la masa cerebral está casualmente relacionado con la disminución de cara y mandíbula, no tiene bases sólidas, y la considera como una aseveración a priori.

Las dos variables -tamaño cerebral y tamaño mandibular- están íntimamente conectadas mediante una interrelación fisiológica compensatoria, en que sólo una cierta cantidad de energía para crecer (suministro sanguíneo) está disponible para la cabeza y que una demanda excesiva sobre el suministro lí-

mite utilizado por el sistema nervioso central puede traer como consecuencia una disminución en el volumen mandibular o viceversa.

La mejor evidencia sobre esta cuestión ha sido dada por el descubrimiento, en el Sur de Africa, de hombres-mono fosilizados (Australopithecus), encontrados en depósitos geológicos del medio o reciente Pleistoceno (de 500 mil a 750 mil años).

Los Australopithecus debieron haber sido moradores terrestres. Las grandes porciones de fémur y otras partes de sus extremidades inferiores indican de forma inequívoca que eran bípedos de postura erecta. Contrariamente al caso de otros descubrimientos de otros homínidos fosilizados, éstos están representados por suficiente masa esquelética para brindarnos un mejor juicio de su nivel evolutivo.

Sus incisivos eran algo pequeños, sin ninguna inclinación especial; los caninos se habían reducido al nivel general del arco dental y sin interrelación ni diastemas o espacios entre éstos y los incisivos laterales o los premolares; sus premolares son bicuspídeos, casi humanos; los molares conservan aún el patrón general de fósil primate (Dryopithecus). El maxilar y la mandíbula no eran marcadamente prógnatas.

Contrariamente a los que el Dr. Hooton opina, los fósiles de Australopithecus :

1. Tenían un marcada reducción del tamaño dental y un decremento del proгатismo sin un incremento concomitante del tamaño cerebral; y
2. La postura erecta y el bipedalismo ocurrieron asociados con un decremento de la protrusión facial y la reducción de caninos e incisivos.

Con esto podemos concluir que los grandes primates tuvieron cambios humanoides faciales y dentales muy independientemente del crecimiento cerebral, y que la postura erecta puede ser el factor más relacionado con la retrusión, porque el balance de la cabeza sobre la columna vertebral erecta es esencial para mantener la postura. La relación de crecimiento-reducción entre cerebro y mandíbula solo puede ocurrir en pequeños monos no erectos.

La dentición de los primeros homínidos difiere de los antropoides, actuales o fósiles -a excepción del Australopithecus- en la forma de los caninos y los premolares, aunque en los molares tienen un patrón muy parecido. El Homo - - - heidelbergensis denota una considerable disminución en el tamaño de la mandíbula y distancia mesio-distal de molares, logrando un aspecto casi humano.

La reducción del tamaño de la corona parece una simplificación progresiva en el número de cúspides molares.

Un espécimen de Pitecanthropus robustus tiene un maxilar en el que están implantados un canino y un incisivo lateral separados por un diastema distinto, algo más cerrado. El último de los especímenes de Pitecanthropus presenta una distancia mesio-distal mayor en los molares, y muestra una reducción más marcada del crecimiento de la región posterior de la mandíbula.

En la mayoría de los especímenes de Neanderthal, hay más armonía entre el nivel de evolución de bóveda craneana, mandíbula y región postcraneal. El cráneo tiene una reducción significativa de los arcos superciliares simioides (fig. 22), y el prognatismo es principalmente alveolar, en contraste con su perfil facial; el mentón ya se encuentra bien desarrollado, y el esqueleto postcranial es virtualmente indistinguible del Homo sapiens sapiens (hombre moderno). Es muy posible que el Hombre de Neanderthal, encontrado en el Monte Carmelo y el Homo sapiens hayan sufrido un proceso de hibridación. Sin ese proceso, algunas partes del cuerpo hubieran tenido un retraso en su patrón evolutivo, mientras que otras hubieran mostrado una evolución precoz, quizá como resultado de la diferenciación de los estímulos ambientales.

La ATM es casi indiferenciable entre los homínidos tardíos y el Homo sapiens sapiens aún así como una ligera influencia por su prognatismo en los movimientos excéntricos, debido a que variaban las posiciones relativas de la articulación en el espacio craneal. Los ligamentos principales y accesorios se encuentran posicionados; los músculos aductores son todavía algo masivos, debido a que su tipo de alimentación apenas consaba a ser blanda con el uso del fuego.

La evolución hacia el ser humano estaba a punto de concluir y solo el desarrollo de su civilización y cultura terminarían de realizar esa labor.

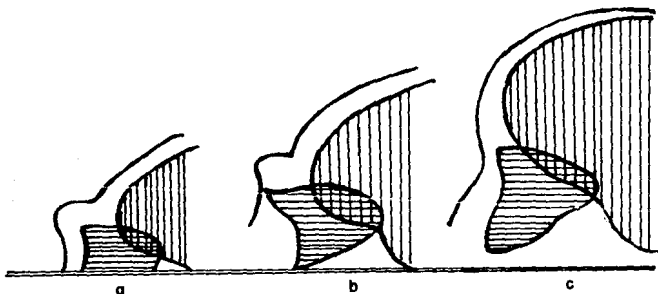


Fig. 22. Relación topográfica entre las cavidades orbitarias y craneales en un chimpancé (a), *Zinjanthropus* (b), y hombre moderno (c). El cerebro (líneas verticales) se expande hacia adelante y traspasa la órbita (líneas horizontales). Los arcos superciliares desaparecen consecuentemente (de - - Weidenreich, 1947).

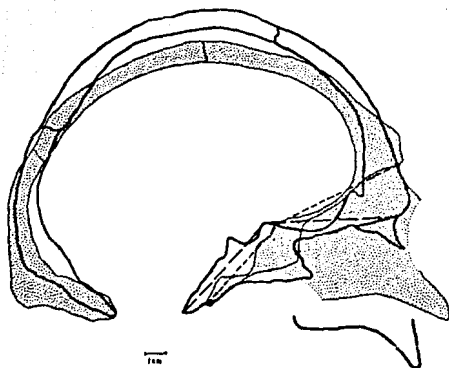


Fig. 23. Diagramas sagitales de los cráneos el Homo soloensis (punteado) y el hombre moderno -tasmaniano- (línea continua), mostrando las diferencias en la deflexión de la base del cráneo (indicado por líneas interrumpidas), el acortamiento de la base y la elevación del vértice del hombre moderno (de Weidenreich, 1947).

VIII. HOMBRE MODERNO

El Homo sapiens sapiens data de hace aproximadamente 25 a 30 mil años.

El aparato masticatorio se ha desarrollado hasta como lo conocemos; la cara y la mandíbula son robustas, pero no muy protruidas; el prognatismo alveolar es el que predomina; las arcadas dentales se encuentran bien desarrollados, con ligeras variaciones de formas, pero los caninos e incisivos han sido sustancialmente reducidos de tamaño, mientras los terceros molares son más pequeños que el segundo y primero y muy a menudo permanecen incluidos en la región retromolar, por el proceso de restricción de crecimiento distal maxilar y mandibular antes descrito. La oclusión dental puede ser considerada casi perfecta.

Anatomía de la ATM

Las características morfológicas y fisiológicas de esta articulación, que la hacen diferente de las otras, son las siguientes:

1. Presenta una interdependencia funcional con la oclusión dentaria y con el sistema neuromuscular.

2. Es una articulación doble, por estar unida mediante el cuerpo mandibular, y al entrar en función una de ellas, también lo hace la otra; y
3. Posee dos fases articulares, una pasiva, cóndilo-fosa y otra activa, en su relación cóndilo mandibular-eminencia articular, y es desde este punto de vista que se le clasifica como una diartrosis bicondílea.

La ATM está constituida por las siguientes partes:

1. Superficies articulares: representadas por los cóndilos mandibulares, la cavidad glenoidea y el cóndilo del temporal ;
2. Menisco interarticular;
3. Medios de unión: constituidos por una cápsula articular, dos ligamentos intrínsecos (lateral interno y lateral externo) y tres extrínsecos (estilo mandibular, pterigomandibular y esfenomandibular); y
4. Sinoviales: una suprameniscal y otra inframeniscal.

Embriología

La articulación se origina en dos blastómeros diferentes, que ocurren a cierta distancia uno del otro y que crecen y se diferencian en distintos momentos y en dirección opuesta (Baume, 1962).²⁴ La condensación de células mesenquimatosas

que forma el blastema condilar aparecen de la séptima a la octava semana de la vida intrauterina. De acuerdo a Baume, la condensación mesenquimatosa que forma el blastema temporal, aparece en la novena semana en conexión con la osificación intramembranosa del hueso temporal.

El blastema condilar se forma en el extremo dorsal del primordio de la mandíbula, que se empieza a osificar en el tegumento sinficial, aproximadamente en la séptima semana de vida fetal; en la octava, una cantidad considerable de hueso se ha depositado en forma de lámina, lateral al cartilago de Meckel. En este tiempo se puede ver el músculo pterigoideo externo.

Durante la novena semana de vida intrauterina, cuando el embrión tiene aproximadamente 24 mm de longitud, se realiza la diferenciación de los músculos pterigoideos externos y maseteros, y es en el borde superior del primer músculo y en la porción medial del masetero, donde se lleva a cabo una proliferación mesenquimatosa destinada a convertirse de manera futura, en el disco articular, el cual está separado del primordio del proceso cigomático del temporal por una pequeña área que dará origen a la cavidad articular superior.

Cuando el embrión ha llegado a las once semanas de vida intra-

uterina, el cartílago condilar es evidente. Este cartílago se localiza en el extremo superior de la laminilla ósea que forma el borde posterior de la mandíbula y no está en contacto con ninguno de los elementos superiores. Conforme el cóndilo crece, van marcándose cambios en la figura de la superficie articular. Cuando el embrión alcanza los 30 mm de longitud, la superficie articular del cóndilo, orientada lateralmente, es paralela al disco articular y a la superficie articular del proceso cigomático del temporal.

Entre las semanas once y doce se presentan cambios de forma del cóndilo y de la superficie articular, siendo ésta, cada vez más similar a una hemiesfera; el disco articular tiene una forma aplanada, pero ni el cóndilo ni el propio disco han entrado en contacto con el hueso temporal, y las cavidades articulares no han sido completamente formadas. El crecimiento tan importante en sentido posterior y lateral del cartílago condilar está en relación con el desarrollo de la base del cráneo. Cuando el embrión mide 85 mm aproximadamente, se inicia la osificación del cóndilo después de la cual, éste se convierte en el centro de crecimiento de la mandíbula.

Durante las etapas descritas, y de hecho durante toda la vida fetal, el disco articular es vascularizado, y se convierte en avascular cuando su porción central se comprime entre

el cóndilo y el hueso temporal.

En esta etapa, ya hay evidencias de la formación de la cavidad de la articulación semana doce). Hacia la semana catorce, el crecimiento del blastema condilar favorece a su encuentro con el primordio del hueso temporal, con el subsecuente fenómeno de cavitación, que ocurre como un proceso de remodelaje celular y que origina, de esta manera, los compartimentos superior e inferior de la articulación. El proceso de la deglución puede ser observado desde etapas tempranas del desarrollo, pero es en este tiempo (semanas catorce y quince) cuando tiene una importancia especial; ya que al ser realizada por el producto en desarrollo, el fenómeno de la cavitación ocurre de una forma más adecuada y además necesaria para el mantenimiento de la función articular.

Durante la decimoquinta semana se considera que ambas articulaciones están formadas, aunque la completa diferenciación de todos los elementos articulares está sujeta a las leyes embriogénicas generales, las cuales señalan que la formación de todos los órganos vitales, será de manera igual para todos en esta etapa.

Algunas estructuras concomitantes al desarrollo de la articulación, como la cápsula articular, se originan de manera

lateral y medial a la articulación y es reconocible aproximadamente durante la decimoprimer semana. Los músculos de la masticación son derivados del primer arco y se originan como entidades separadas. Así como la rama y el cóndilo cambian en forma y en tamaño, con frecuencia los músculos sufren cambios de inserción.

Finalmente, cabe señalar que aunque la vascularización de los componentes de la articulación y formación ósea en el cóndilo y la cavidad glenoidea durante la vida prenatal parezca limitar el desarrollo de la misma, este proceso de maduración y crecimiento perdurará en todas las partes de la articulación hasta la segunda década de la vida, aproximadamente.

Fisiología

El régimen alimenticio de cada especie determina la morfología y la dinámica articular, como puede observarse al examinar comparativamente a un roedor, un carnívoro y herbívoro.

En el caso de los roedores, su masticación se lleva a cabo principalmente con base en los incisivos, deslizando alternativamente a los inferiores de atrás a delante y de delante atrás. Debido a este tipo de movimientos, su cóndilo es aplanado transversalmente, se prolonga de delante atrás y

su cavidad de recepción, prolongada en el mismo sentido, reviste la forma de una ranura anteroposteriormente, perfectamente limitada por los lados, pero extensamente abierta por delante y por detrás. Así, el maxilar inferior no puede deslizarse lateralmente, pero su movimiento anteroposterior es extenso, por lo que predominan los músculos cuya contracción determina tales movimientos.

En los verdaderos carnívoros, al contrario que los roedores, el único movimiento es el de elevación y descenso de la mandíbula, ya que otros movimientos, como el de lateralidad y los anteroposteriores, menguarían la fuerza al momento del cierre. En estos animales se observa un cóndilo de eje mayor transversal y una cavidad glenoidea muy profunda, que aloja estrechamente al cóndilo. Esta disposición es eminentemente favorable a la realización de los movimientos de descenso y elevación, y además se opone a otra clase de movimientos.

En los herbívoros, la configuración de cóndilo y cavidad está dispuesta para permitir amplios movimientos laterales, que le permiten triturar sus alimentos. Para este efecto, sus cóndilos son pequeños, redondeados y aplanados de arriba abajo; las cavidades de recepción son poco profundas y muy extensas, más de lo necesario para alojar a los cóndilos. Así, sin ningún obstáculo óseo que lo impida, el cóndilo

se puede mover libremente en todas direcciones. En estos animales predominan por lo tanto, los músculos diductores.

En el hombre, esencialmente omnívoro, el cóndilo y la cavidad glenoidea presentan en su forma, orientación y relaciones volumétricas recíprocas, caracteres intermedios entre los tres tipos de articulaciones descritas. Presenta una disposición anatómica mixta, que permite movimientos de lateralidad, anteroposteriores y verticales, según las necesidades.

La dinámica articular está mediada por una serie de músculos que desempeñan una función específica, pero al entran en sinergia con otros músculos pueden aumentar, reducir o modificar la suya, y la cantidad de trayectorias que puede seguir la mandíbula se torna altamente variable.

Los músculos elevadores temporal, masetero y pterigideo interno se insertan en la base del cráneo, en la rama ascendente y ángulo mandibular, mientras que los que participan en el descenso (a excepción del pterigoideo externo) se insertan en el cuerpo mandibular y en el hioides (suprahioideos).

Los movimientos mandibulares reconocidos como más frecuentes e importantes son: en un plano horizontal, protrusión y retrusión y un sinúmero de deslizamientos laterales; en un

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

plano vertical, ascenso y descenso así como intrusión y extrusión. A la combinación de todos estos movimientos se le llama circunducción.

CONCLUSIONES

Todos los cambios que hubieron de realizarse para llegar a la compleja ATM actual son el resultado de una serie de adaptaciones ambientales, locomotivas y alimenticias.

La posibilidad de realizar movimientos de traslación del cóndilo respecto a la cavidad glenoidea son quizá la característica más recientemente adquirida por los mamíferos, estando asociado al desarrollo del disco articular, su orientación, y a sus relaciones anatómicas. Una situación que reviste gran interés para los movimientos mandibulares es que al principio, filogenéticamente y ontogenéticamente, los maxilares primarios y secundarios actuaban juntos, como uno solo. Esto nos hace pensar en un detalle importante: el músculo tensor del tímpano que mueve al martillo, que es el extremo próximo al del cartílago de Meckel, está innervado por un ramo del nervio que pasa por el músculo pterigoideo interno, que es una rama del nervio mandibular. Este músculo, en nuestra etapa reptiliana, servía para mover a los maxilares, y sigue manteniéndose innervado por el V par craneal, pilar sensitivo y motor del aparato masticatorio. En este punto, se muestra la clave del por qué algunas patologías auditivas están tan relacionadas con problemas articulares y dentales.

No se puede hablar del desarrollo evolutivo de la ATM como una estructura aislada, ya que forma parte del aparato mastigador, el cual, a su vez, forma parte de un organismo. Por tal razón, se expusieron el desarrollo y la influencia que ejercen otras estructuras, como: músculos masticadores, rama ascendente, maxilar superior, la posición del cráneo y del cuerpo en general.

Un animal que adopta postura horizontal para trasladarse no tiene problema con la presión ejercida sobre algunas estructuras vitales al abrir la boca, ya que no hay nada debajo de ella; en un animal erecto, este movimiento de apertura podría involucrar estructuras como la tráquea, esófago y grandes vasos. Por ende, la mandíbula tuvo que ampliar el ángulo que forman los dos cuerpos mandibulares, alterando así la orientación del eje mayor condíleo.

Por último, somos el producto de aproximadamente 5 mil millones de años de evolución biológica lenta, fortuita, y no hay razón alguna para pensar en que se haya detenido tal proceso evolutivo. El hombre es un animal en período de transición. No es el clímax de una creación.

BIBLIOGRAFIA

1. ABBIE, A. Headform and Human Evolution.
Reprinted from the Journal of Anatomy, Vol. 81,
Part 3, october 1947.
2. ASIMOV, Isaac. Introducción a la Ciencia.
Ediciones Orbis, S.A. Segunda edición. España, 1985.
3. AYALA, Francisco. Mecanismos de la evolución.
Evolución. Libros de Investigación y Ciencia.
Scientific American. Editorial Labor. Barcelona. España.
1979.
4. BELTRAMI, Geo. AUTISSIER, Jacques. Influence de l'évolu-
tion de la tubérosité maxillaire sur la morphologie
de la mandibule. VI Congrès International des Sciences
Anthropologiques et Ethnologiques. Paris 1960.
5. BROOM, R. The Mandible of the Sterkfontein Ape-man,
Plesianthropus. Reprinted from South African Science.
Vol. 1. No. 1, august 1947.
6. BRUES, A. "Probable Mutation Effect" and the evolution
of Hominid teeth and jaws. American Journal of Physical
Anthropology, 25: 169-170.
7. CROMPTON, A. W., PARKER, Pamela. Evolution of the -
Mammalian Masticatory Apparatus. American Scientist,
Vol. 66, march-april 1978.
8. DAVIS, D. Origin of the Mammalian feeding mechanism.
American Zoologist. 1: 229-234 (1961).
9. DENISON, R. Feeding mechanisms of Agnatha and Early
Gnathostomes. American Zoologist, 1: 177-181 (1961).

10. DRENNAN, M. A Macrodontic Bushman Skull in Relationship to a Boskopoid Skull with a similar Dentition and Large Jaws. Reprint from the South African Dental Journal. August, 1945. Vol. XIX, No. 8.
11. Du BRUL, E. L. The General Phenomenon of Bipedalism. American Zoologist, 2: 205-208 (1962).
12. DUARTE R., M., CASTILLO H., J., GUTIERREZ, M. Anatomía y Fisiología de la ATM. Práctica Odontológica, Vol.9 No. 5, mayo 1988.
13. DUARTE R., M., CASTILLO H., J., GUTIERREZ, M. Evolución de la articulación temporo-mandibular en el hombre. Práctica Odontológica, Vol. 9, No. 2 y 3, febrero y marzo 1988.
14. DUARTE R., M., CASTILLO H., J., GUTIERREZ, M. Desarrollo embriológico de la ATM. Práctica Odontológica, Vol.9, No. 4, abril 1988.
15. GREGORY, W. El origen de la cara humana. Estudio de Paleomorfología y Evolución (traducción). S.L., S.F..
16. HARRIS, J. Factors concerned in the Growth and Development of the Jaws and Teeth. Reprinted from the Dental Record. Vol. LXVII, october 1947. No. 10.
17. HOOTON, E. The Evolution and Devolution of the Human Face. Reprinted from American Journal of Orthodontics and Oral Surgery, Orthodontics Section, 1947 Vol. 32.
18. HOPSON, J. The Origin of the Mammalian Middle Ear. American Zoologist, 6: 437-450.
19. OLSON, E. Jaw Mechanisms: Rhipidistians, Amphibians, Reptiles. American Zoologist, 1: 205-215 (1961).
20. PROVENZA, D. Histología y Embriología Odontológicas. Editorial Interamericana. México, 1974.
21. QUIROZ CUTIERREZ, F. Anatomía Humana (Tomo I). Editorial Porrúa, S. A. México, 1984.

22. ROMER, A., PARSONS, T. Anatomía Comparada. Nueva Editorial Interamericana. México, 1983.
23. SAGAN, C. Los Dragones del Eden. Editorial Grijalbo. México, 1982.
24. SARNAT, B. The Temporomandibular Joint. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Illinois. U.S.A. 1964.
25. TESTUT, L., LATARJET, A. Tratado de Anatomía Humana. (Tomo I). Salvat Editores, S.A. España 1979. Reimpresión 1979.
26. VILLEE, C. Biología. Editorial Interamericana. Séptima edición. México, 1977.
27. WEIDENREICH, F. The Puzzle of Pitecanthropus. Board for the Netherlands Indies, Surinam, and Curacao. New York City, 1945.
28. WEIDENREICH, F. The Trend of Human Evolution. Reprinted from Evolution, Vol. 1, No. 4, december 1947.
29. WELCH, C. Ciencias Biológicas. De las Moléculas al Hombre. C.E.C.S.A. Decimocuarta impresión, 1986.