

Laboratorio 2

ESQUELETO CRANEAL EN VERTEBRADOS MODERNOS

El esqueleto, desde el punto de vista fisiológico se considera a veces como un sistema relativamente inerte, pero desde un punto de vista funcional amplio es de importancia fundamental. Las estructuras esqueléticas duras son vitales, ya que unen y protegen los órganos blandos y permiten sostener el cuerpo y darle forma. En los vertebrados se encuentran dos tipos de tejidos esqueléticos característicos: cartílago y hueso, los cuales difieren en su naturaleza (origen) y evolución.

El esqueleto no es única estructura, sino que está dividida en elementos distintos cuya forma, estructura, función, posición y origen embrionario difieren. Una clasificación aproximada de estos elementos es: 1) esqueleto dérmico o exoesqueleto; 2) endoesqueleto, el cual está a su vez dividido en esqueleto axial y en esqueleto apendicular (Fig. 1).

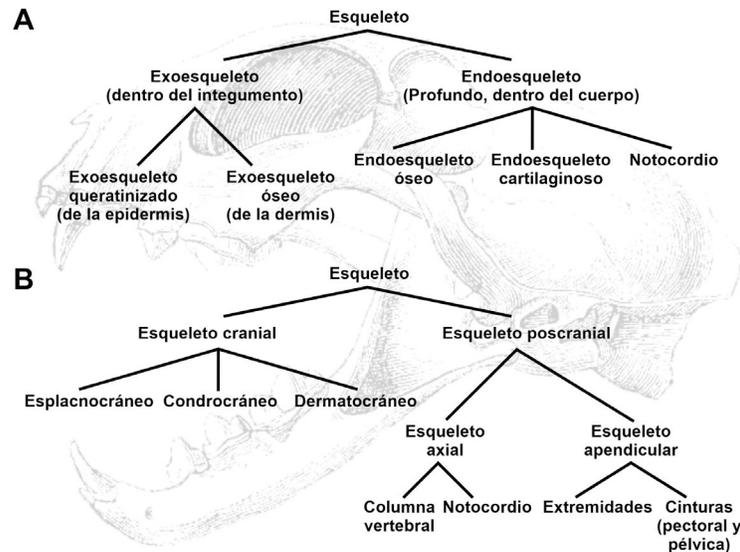


Figura 1. Organización de tejidos esqueléticos en vertebrados. Modificado de Kardong (2012¹).

El exoesqueleto de los vertebrados es una serie de estructuras óseas de origen dérmico (durante la embriogénesis), que en los peces antiguos extintos conformaban placas externas en forma de armadura. En los peces actuales, el esqueleto dérmico lo conforman las escamas en sus distintas formas. En los tetrápodos, los huesos dérmicos solo están representados por elementos en el cráneo, la mandíbula y generalmente algunos elementos en las cinturas escapular y pélvica; en caecilias (Clase Amphibia), hay presentes algunas escamas dérmicas; en la tuatara, algunas lagartijas y cocodrilos están presentes unas “costillas” ventrales alargadas que se denominan gastralias; en tortugas, las placas óseas dérmicas forman la bóveda dentro de la cual se encuentra el animal.

CARTÍLAGOS Y/O HUESOS DEL CRÁNEO

1. Conocer los clados y la taxonomía descrita a continuación.
2. Reconocer los cráneos de estos taxones: Chondrichthyes (peces condriictios o cartilaginosos); Actinopterygii (peces óseos de aletas radiadas); Lissamphibia (anfibios modernos); Lepidosauria (reptiles escamados: lagartos y serpientes); Testudines (tortugas); Crocodylia (cocodrilos y caimanes), Aves (aves); y Mammalia (mamíferos).
3. Usar los términos de posición para localizar los huesos respecto a la posición de otro (Fig. 2): craneal = anterior; caudal = posterior, dorsal = superior, ventral = inferior, medial; y lateral.
4. Identificar, en los cráneos lo siguiente:
 - a. Origen evolutivo de los huesos (i.e. derivación a partir del condrocáneo (neurocráneo), del dermatocráneo o del esplacnocráneo).
 - b. Nombres de los huesos o cartílagos, o estructuras en estos huesos/cartílagos nombrados en los especímenes.

¹ Kardong, K.V. 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. Sixth edition. McGraw-Hill, New York. 794 pp.

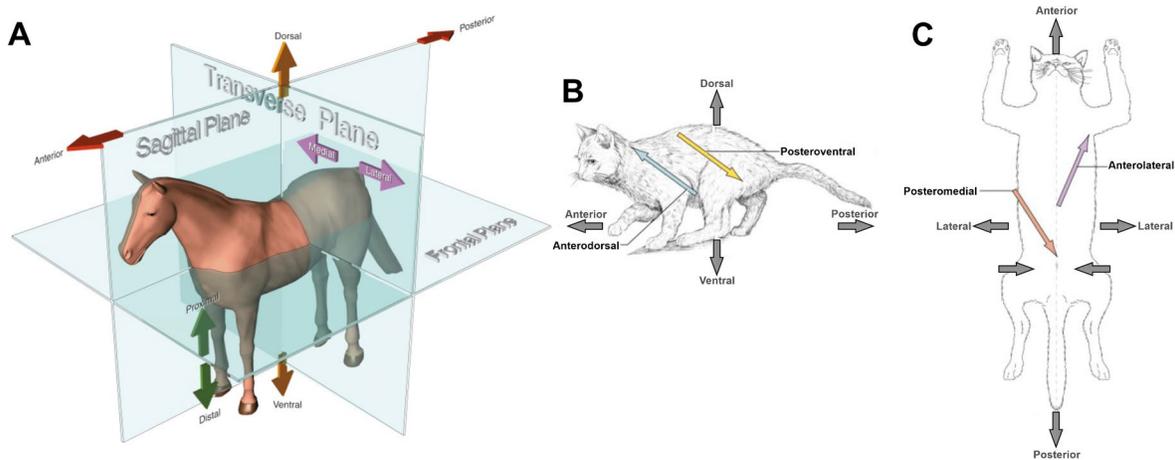


Figura 2. Planos o secciones direccionales a través del cuerpo mostrados en un caballo (A) y en un gato (B-C). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019²).

- c. Identificar los diseños de cráneos en amniotos: emarginado, diápsido, diápsido modificado (a través de la pérdida de arcos temporales), sinápsido.
- d. Conocer los huesos homólogos a los siguientes huesos en mamíferos: martillo, yunque, estribo, angular (anillo timpánico).
- e. Conocer la homología entre la colúmela (una sinapomorfía de Tetrapoda) que corresponde al estribo de los mamíferos.
- f. La mayoría de huesos homólogos retienen los mismos nombres en los diferentes grupos de vertebrados, excepto por lo siguiente:
 - i. El hueso hiomandibular de los peces, se transforma en la colúmela de la mayoría de tetrápodos o el estribo en mamíferos.
 - ii. El hueso cuadrado de los peces y la mayoría de los tetrápodos se transforma en yunque en los mamíferos.
 - iii. El hueso angular de los peces y la mayoría de tetrápodos se transforma en el martillo en los mamíferos.

El cráneo, tal como se observa, parece una única estructura, una unidad armoniosa. No obstante, esta región del esqueleto de los vertebrados está realmente compuesta o formada por tres regiones distintas (Fig. 3). Cada región del cráneo surge de una fuente filogenética separada. La más antigua es el **esplacnocráneo** (cráneo visceral), el cual surgió primero para dar soporte a las hendiduras faríngeas en los protocordados (Fig. 4a). La segunda región es el **condrocráneo** (Fig. 4b), el cual da sostén al cerebro y está formado de cartílago, de hueso endocondral (cartílago osificado) o de ambos. La tercera región del cráneo es el **dermatocráneo** (Fig. 4c), una contribución al cráneo que en los vertebrados más derivados forma la mayor parte de la carcasa exterior del cráneo. Como su nombre lo sugiere, esta región está formada de huesos de origen dérmico. En cada una de las regiones del cráneo hay diferentes elementos que se han transformado a lo largo del curso de la evolución de los vertebrados (Tabla 1).

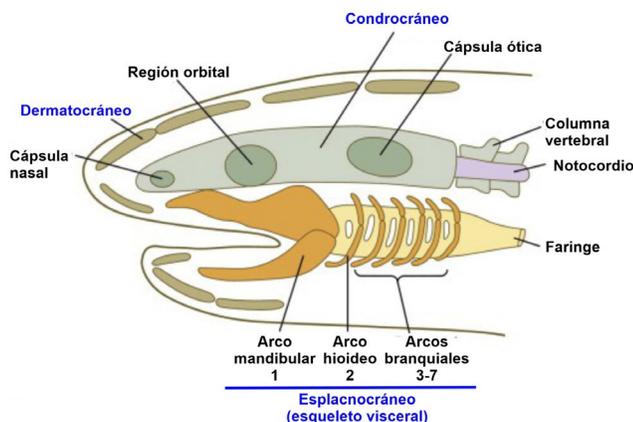


Figura 3. Modelo simplificado de un vertebrado acuático primitivo mostrando la organización de los principales componentes del cráneo de los vertebrados. Modificado de Anonymous (2014³).

² De Iuliis, G. & Pulerà, D. 2019. The dissection of vertebrates: a laboratory manual. Third edition. Academic Press, San Diego, CA, USA. 393 pp.

³ Anonymous. 2014. Patterning and early development of the head. In: Reference module in biomedical sciences. Elsevier.

Tabla 1. Resumen de las contribuciones esqueléticas de las diferentes regiones del cráneo en vertebrados y transformación de ellas en diferentes grupos de vertebrados.

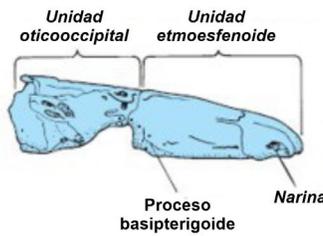
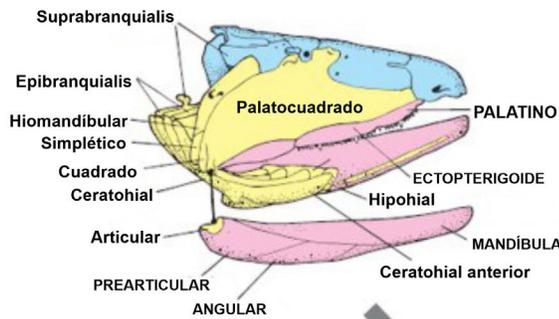
<p>Esplacnocráneo: sostiene las mandíbulas y las branquias. Cartílago precursor puede ser reemplazado por hueso</p>	<p>1^{er} Arco branquial: mandíbulas Cartílago palatocadrado → Cuadrado (bisagra superior de la mandíbula) → Yunque (en mamíferos) Cartílago de Meckel → Articular (bisagra inferior de la mandíbula) → Martillo (en mamíferos)</p> <p>2^o Arco branquial: Hioideo Cartílago hiomandibular → colúmela en tetrápodos → estribo (en mamíferos) Cartílago hioideo → se fusiona con los arcos branquiales para formar el hioides o aparato hiobranquial en los tetrápodos</p> <p>3^{er} – 7^o Arcos branquiales: aparato branquial (branquias) Contribuye al aparato hiobranquial, laringe y cartílago traqueal</p>
<p>Condrocráneo (neurocráneo) sostiene & rodea al cerebro. El cartílago precursor puede ser reemplazado por hueso</p>	<p>Cartílago etmoides → hueso etmoides → aparecen los turbinales (tabiques nasales en aves y mamíferos)</p> <p>Capsulas sensoriales (e.g., capsulas óticas)</p> <p>Cartílagos occipitales → Supraoccipital – 1hueso, por encima del foramen magnum Exoccipitales – pareados, laterales al foramen magnum Basioccipital – 1 hueso, ventral al foramen magnum</p>
<p>Dermatocráneo: surge a partir de las escamas dérmicas. Hueso dérmico se forma directamente en el tejido conectivo fibroso</p>	<p>Exterior del cráneo Premaxilar → dientes presentes en todos, excepto en tortugas Maxilar → dientes presentes en todos, excepto tortugas & derivados de los peces óseos Yugal (Malar o zigomático) → solo en amniotos Escamoso → solo en amniotos Se transforma en parte del hueso temporal en mamíferos Preopércular → se pierde en tetrápodos Opércular → se pierde en tetrápodos Ámpula (bulla) timpánica → nuevo hueso dérmico en mamíferos, el cual forma una cavidad llena de aire que rodea los osículos óticos (huesecillos del oído). Se puede fusionar en un solo hueso con el angular</p> <p>Paladar (techo de la boca) Palatino → puede tener dientes Pterigoides → puede tener dientes, usualmente extendiéndose hacia atrás hasta el hueso cuadrado</p> <p>Mandíbula inferior Dentario → dientes presentes en todos, excepto en tortugas Procesos en el dentario de los mamíferos: Proceso coronoide – en posición anterior al proceso condiloide Proceso condiloide – se articula con la fosa mandibular en el hueso temporal (bisagra mandibular) Proceso angular – en posición inferior, en la esquina posterior del dentario; ¡no homólogo al hueso angular! Angular → forma el anillo angular para sostener la membrana auditiva (tímpano) en mamíferos</p>

Esplacnocráneo

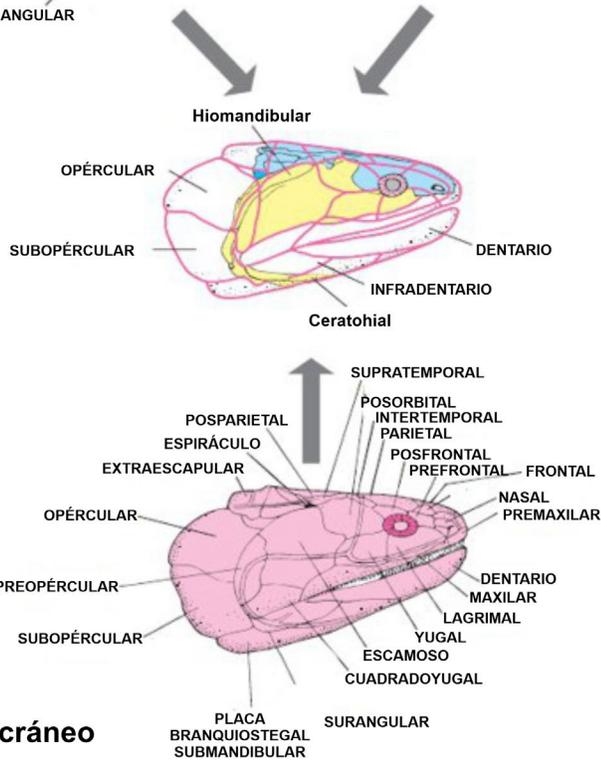
Anamniótos (Chondrichthyes, Osteichthyes y Amphibia)

Esta región del cráneo también se desarrolla como hueso endocondral. El esplacnocráneo forma los originales arcos branquiales que sostienen las branquias (Fig. 5). El primer arco branquial se transforma en las **mandíbulas superior e inferior**; el segundo se transforma en el **arco hioideo** (Fig. 5). La sección más superior del arco hioideo es llamada el cartílago hiomandibular. En algunos peces, este cartílago une las mandíbulas y el arco hioideo al resto del cráneo. El arco hioideo sostiene la lengua o el piso de la boca y pierde los peines branquiales (elementos en los peces que impiden que material alimenticio entre en la cámara branquial). Los arcos más posteriores (3-7) se mantienen como arcos branquiales en peces y si poseen peines branquiales en las superficies internas; estos arcos están constituidos por cinco elementos articulados entre si (Fig. 5). En los tetrápodos que no poseen branquias, el arco hioideo y algunos remanentes de los arcos branquiales se fusionan en una única estructura llamada más apropiadamente **aparato hioideo** o aparato hiobranquial. Este “aparato” aun sostiene la lengua y los músculos del cuello. Algunos de los cartílagos provenientes de los arcos 3-7, también pueden contribuir a la formación de los cartílagos laringeales o traqueales.

A. Esplacnocráneo



B. Condrocráneo



C. Dermatocráneo

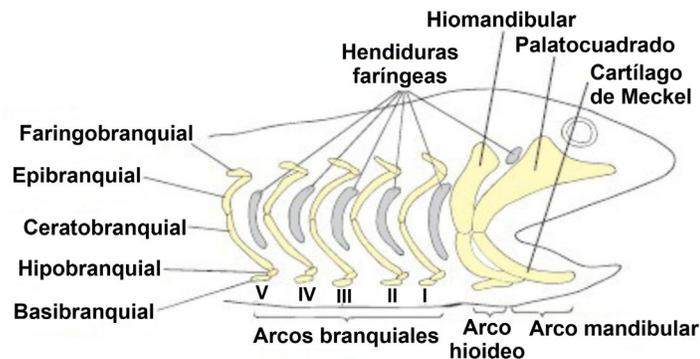


Figura 5. Esplacnocráneo primitivo. Se muestran siete arcos, entre los cuales los arcos I-V están compuestos hasta por cinco elementos cada uno en cada lado: comenzando con el faringobranquial dorsalmente y en secuencia hasta el basibranchial en la región más ventral. Los dos primeros arcos completos son denominados arco mandibular y arco hioideo en su orden de adelante hacia atrás. Modificado de Kardong (2012).

Figura 4. Partes del cráneo: (A) el esplacnocráneo (amarillo) surge primero y es mostrado en asociación con el condrocráneo (azul, letras en cursiva) y partes del dermatocráneo (rojo; letras en mayúscula); La mandíbula derecha se baja mejor desde su punto de articulación para revelar huesos más profundos; (B) el condrocráneo está formado por la unión entre las unidades etmoesfenoide anterior y oticooccipital posterior; (C) la pared superficial de los huesos compone el dermatocráneo. La figura central muestra la posición relativa de cada conjunto de huesos contribuyentes reunidos en el cráneo compuesto. Modificado de Kardong (2012).

Los **Chondrichthyes** tienen una serie total de elementos branquiales que son todos cartilaginosos (Fig. 6). Algunos de los Actinopterygii retienen una gran cantidad de cartílagos del 1^{er} arco branquial, pero están cubiertos por dermatocráneo. Los Actinopterygii también comenzaron a formar unos pocos huesos a partir del esplacnocráneo. La articulación de la mandíbula superior o bisagra utiliza el hueso cuadrado, el cual surge de la osificación de parte del arco mandibular (1^{er} arco). La articulación de la mandíbula inferior en los **peces primitivos** (Chondrostei) usa el hueso articular que surge de la osificación de parte del arco mandibular (1^{er} arco). Desafortunadamente, el articular es pequeño y no puede osificarse bien,

por lo que no es visible en cráneos de los animales muertos. En los **peces más derivados**, la articulación de la mandíbula inferior utiliza una fusión del gran hueso angular (del dermatocráneo) con el articular (del esplanocráneo). En lisanfibios con agallas en el estado adulto (salamandras paedomórficas), se retiene una gran cantidad del esplanocráneo cartilaginoso.

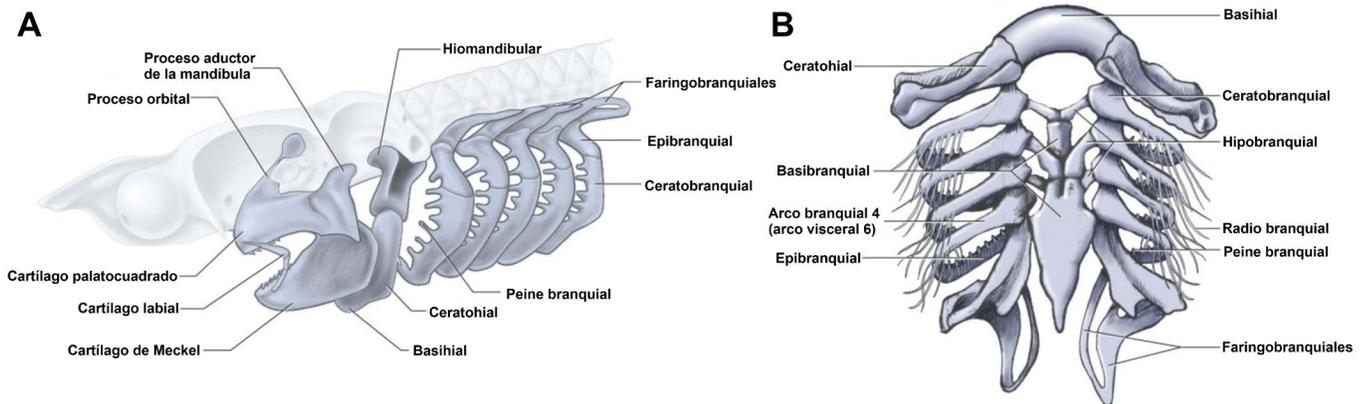


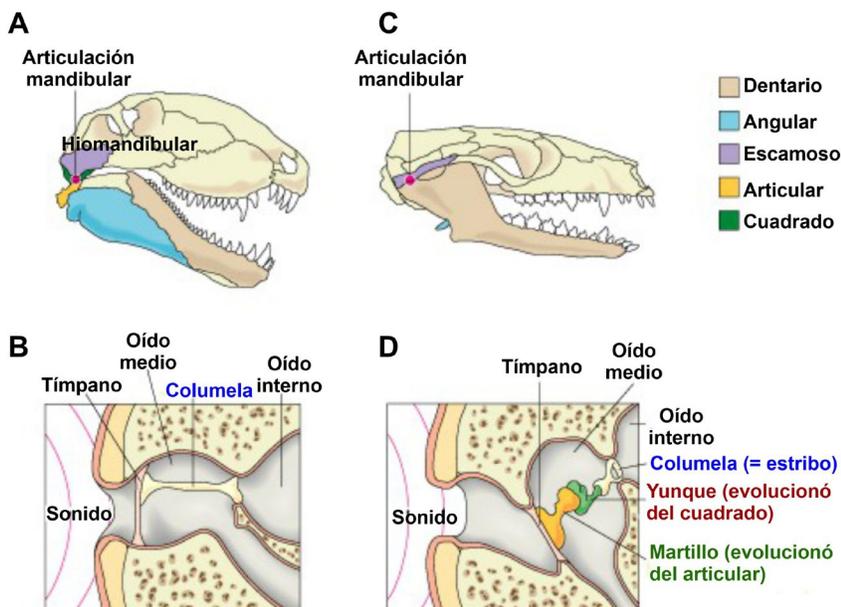
Figura 6. Esplanocráneo en condictios mostrando los arcos viscerales (mandibular, hioideo y branquiales) en vista lateral izquierda (A) y ventral (B). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Amniotos (Testudinata, Lepidosauria, Crocodylia, Aves y Mammalia)

La mandíbula inferior de **tortugas**, **caimanes** y **aligátors** parece hueca. El espacio en sus mandíbulas inferiores es llamado el surco o depresión Meckeliana. Este espacio contiene esplanocráneo cartilaginoso (i.e. cartilago de Meckel) durante el desarrollo de la mandíbula.

Dos huesos del esplanocráneo, cuadrado y articular, forman la bisagra de la mandíbula en la mayoría de amniotos. El aparato hiobranchial o hioideo está presente y comprende una variable cantidad de elementos de los arcos 2-7 ancestrales. La pequeña cantidad de elementos remanentes del esplanocráneo de los arcos 3-7 contribuye a la formación de los cartílagos laringales (relativo a la laringe) o traqueales.

En **mamíferos**, el cuadrado y el articular se desplazaron al interior de la cavidad ótica y formaron los dos osículos óticos adicionales al osículo ancestral (la columela): **cuadrado = yunque**; **articular = martillo** (Fig. 7). Estos osículos adicionales definen en parte a la **Clase Mammalia**. La columela (el único osículo presente en todos los tetrápodos) cambia la forma y se le da el nombre en la mayoría de euterios: **estribo**.



Condrocráneo o neurocráneo (cuando está osificado)

Anamniótos (Chondrichthyes, Osteichthyes y Amphibia)

Esta región del cráneo se desarrolla como cartílago que puede o no osificarse (i.e. hueso endocondral) luego en el desarrollo. Debido a que esta región frecuentemente se mantiene como cartílago, ocasionalmente se le da el nombre de condrocráneo. Esta región usualmente constituye la estructura de sostén del cerebro (esta debajo del cerebro) y forma las **capsulas sensoriales** que rodean las narinas (capsulas olfatorias), los ojos (capsulas orbitales) y los oídos (capsulas óticas).

El cráneo de los **condrictios** (clase Chondrichthyes) está constituido principalmente por condrocráneo, el cual forma una caja completa alrededor del cerebro (Fig. 8). Los componentes de esta región en estos animales son mayoritariamente osificados en los actinoptergios derivados (Fig. 9-10), pero se mantienen ampliamente cartilaginosos en lisanfibios paedomórficos (aquellos que retienen características embrionarias en el estado adulto) (Fig. 11-12). Una de las regiones principales de osificación la constituye una serie de huesos occipitales que están rodeando el *foramen magnum*. Este foramen es la región de entrada del cordón espinal hacia el cerebro.

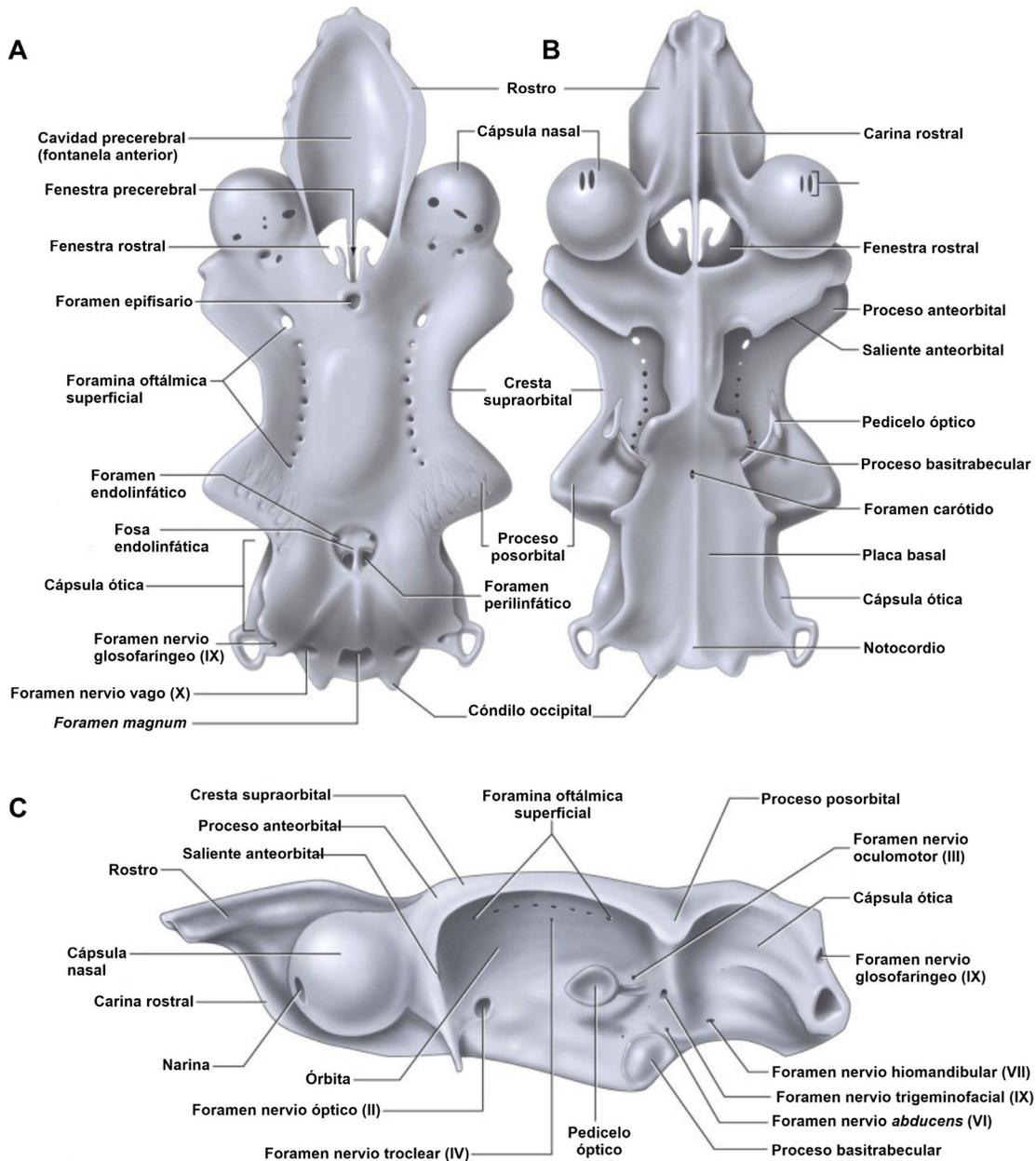


Figura 8. Condrocráneo de tiburón en vista dorsal (A), ventral (B) y lateral izquierda (C). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

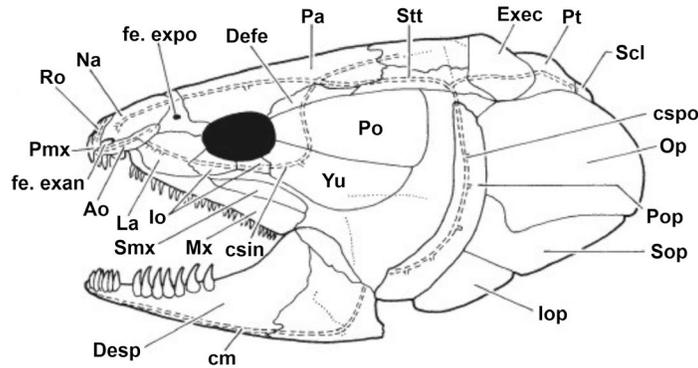


Figura 9. Vista lateral del cráneo de *Amia calva* (Neopterygii: Holostei: Amiiformes). Abreviaturas: **Ao**: hueso anteorbital; **cm**: canal mandibular; **csin**: canal sensorial infraorbital; **cspo**: canal sensorial preopercular; **Defe**: hueso dermoesfenoid; **Desp**: hueso dentoespinal; **Exec**: extraescapular; **fe.exan**: fenestra exonarina anterior; **fe.exp**: fenestra exonarina posterior; **Io**: hueso infraorbital; **Iop**: interopérculo; **La**: lagrimal; **Mx**: maxilar; **Na**: hueso nasal actinopterygio; **Op**: opérculo; **Pa**: hueso parietal; **Pmx**: premaxilar; **Po**: hueso posorbital; **Pop**: preopérculo; **Pt**: posttemporal; **Ro**: hueso rostral; **Scl**: supraclitro; **Smx**: supramaxilar; **Sop**: subopérculo; **Stt**: hueso supratemporatabular; **Yu**: yugal. Modificado de Schultze (2008⁴).

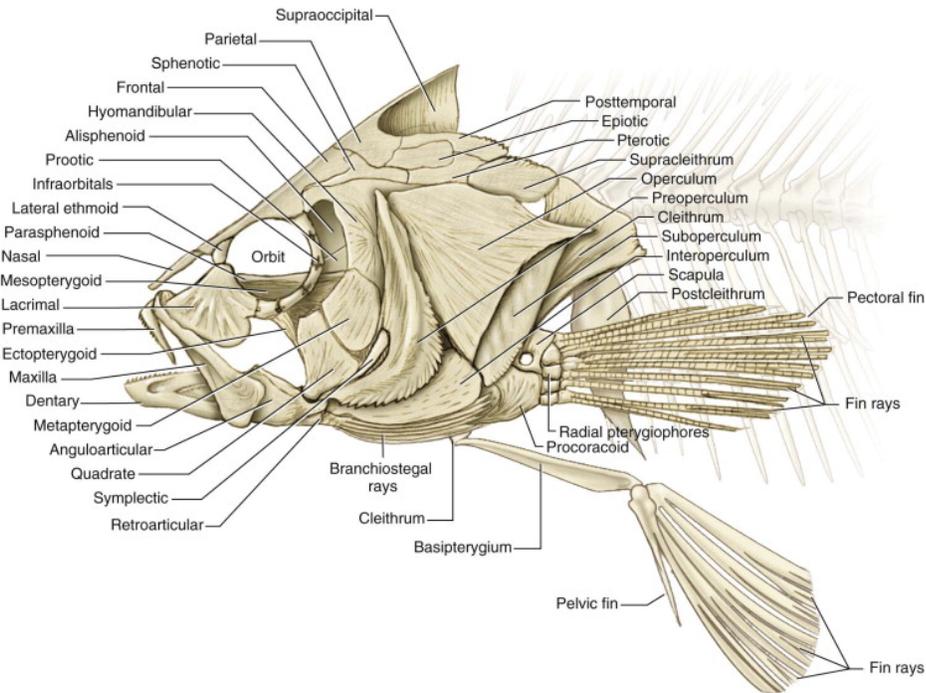


Figura 10. Vista lateral del esqueleto craneal y branquial de una perca (Neopterygii: Teleostei: Perciformes). Traducción de las partes en pie de página⁵. Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los **cóndilos occipitales** son proyecciones formadas por los huesos occipitales que permiten al cráneo moverse independientemente respecto a la columna vertebral. Por lo tanto, cóndilos occipitales grandes y bien desarrollados son encontrados solamente en tetrápodos, debido a que la cabeza de los peces no se mueve independientemente del tronco. Los lisanfibios tienen cóndilos occipitales pareados (Fig. 11, 13).

⁴ Schultze, H.-P. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians. Pp. 23–48. En: Mesozoic fishes 4 – homology and phylogeny (Arratia, G., Schultze, H.-P. & Wilson, M.V.H., eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

⁵ Partes del esqueleto craneal y branquial de una perca: **Anguloarticular**: anguloarticular; **Alisphenoid**: alisfenoid; **Basipterygium**: basipterigio; **Branchiostegal rays**: radios branquiostegalios; **Cleithrum**: cleitro; **Dentary**: dentario; **Ectopterygoid**: ectopterigoide; **Epiotic**: epiótico; **Fin rays**: radios de la aleta; **Frontal**: frontal; **Hyomandibular**: hiomandibular; **Infraorbitals**: infraorbitales; **Interoperculum**: interopérculo; **Lacrimal**: lagrimal; **Lateral ethmoid**: etmoide lateral; **Maxilla**: maxilar; **Mesopterygoid**: mesopterigoide; **Metapterygoid**: metapterigoide; **Nasal**: nasal; **Operculum**: opérculo **Orbit**: órbita ocular; **Parasphenoid**: paraesfenoid; **Parietal**: parietal; **Pectoral fin**: aleta pectoral; **Pelvic fin**: aleta pelvica; **Postcleithrum**: poscleitro; **Posttemporal**: posttemporal; **Preoperculum**: preopérculo; **Premaxilla**: premaxilar; **Procoracoid**: procoracoide; **Prootic**: proótico; **Pterotic**: pterótico; **Quadrate**: cuadrado; **Radial pterygiophores**: pterigióforos radiales; **Retroarticular**: retroarticular; **Scapula**: escápula; **Sphenotic**: esfenoid; **Suboperculum**: subopérculo; **Supracleithrum**: supraclitro; **Supraoccipital**: supraoccipital; **Symplectic**: simpléctico.

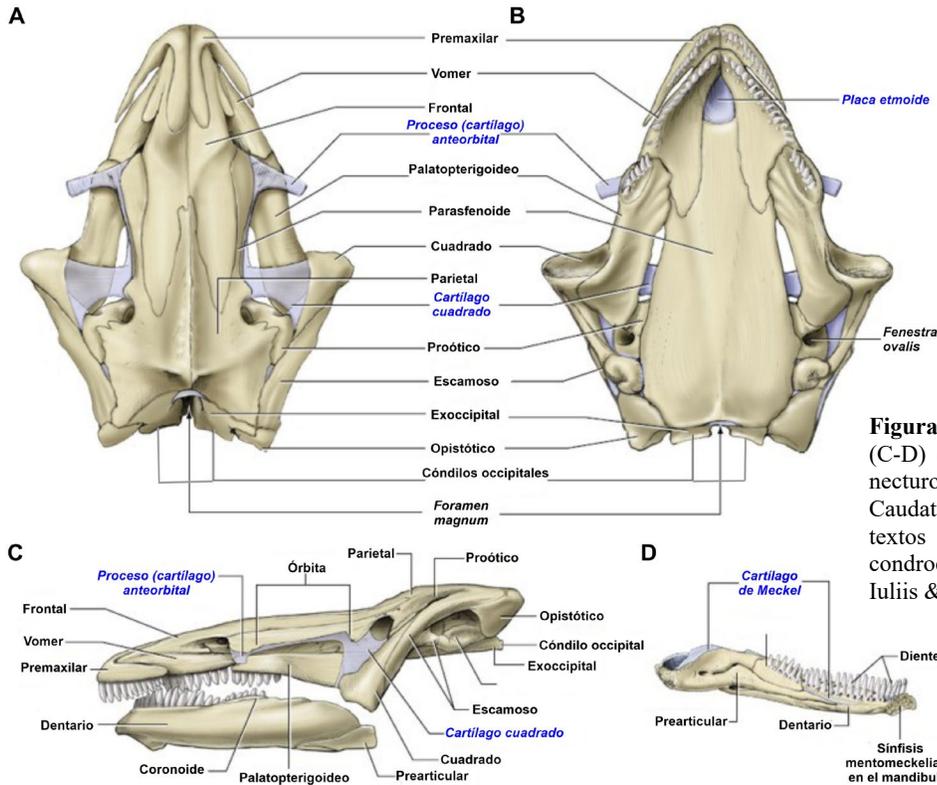


Figura 11. Vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C-D) del esqueleto craneal y mandibular del necturo *Necturus maculosus* (Amphibia: Caudata). Partes del cráneo en color violeta y textos en azul y cursiva se refieren al condrocáneo (ver Fig. 4). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

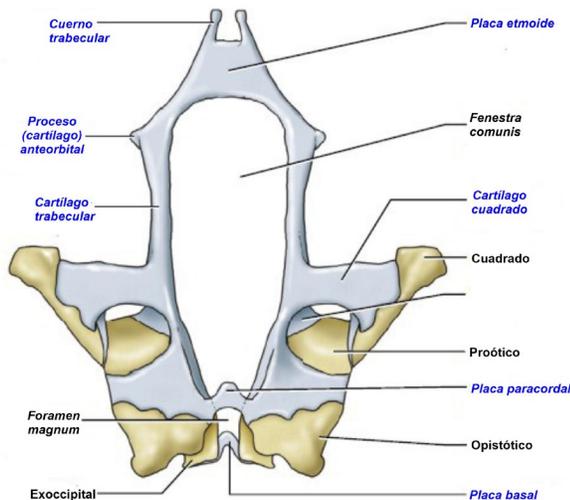


Figura 12. Vista dorsal del condrocáneo del necturo *Necturus maculosus* (Amphibia: Caudata). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Amniotos (Testudinata, Lepidosauria, Crocodylia, Aves y Mammalia)

El condrocáneo está ampliamente reducido y cubierto por hueso dérmico en la mayoría de amniotos. Los huesos occipitales son los elementos craneales más grandes y los más fácilmente visibles en amniotos. La mayoría de amniotos tienen un solo cóndilo occipital que se forma de la fusión de los dos huesos **exoccipitales** (EXOC) y un hueso **basioccipital** (Fig. 14). En los sinápsidos derivados y en los mamíferos, sin embargo, evolucionaron un par de cóndilos occipitales ampliamente redondeados. En mamíferos adultos, los huesos occipitales se fusionan en uno solo. Se puede observar los centros de osificación en los cráneos de fetos.

Una característica de todos los endotermos conocidos (incluyendo los mamíferos) es la concha nasal o huesos turbínales en la cavidad nasal (Fig. 15), la cual se utiliza para calentar y filtrar el aire que entra a esta cavidad durante la inhalación de aire. Ellos son parte de la región del etmoides del cráneo.

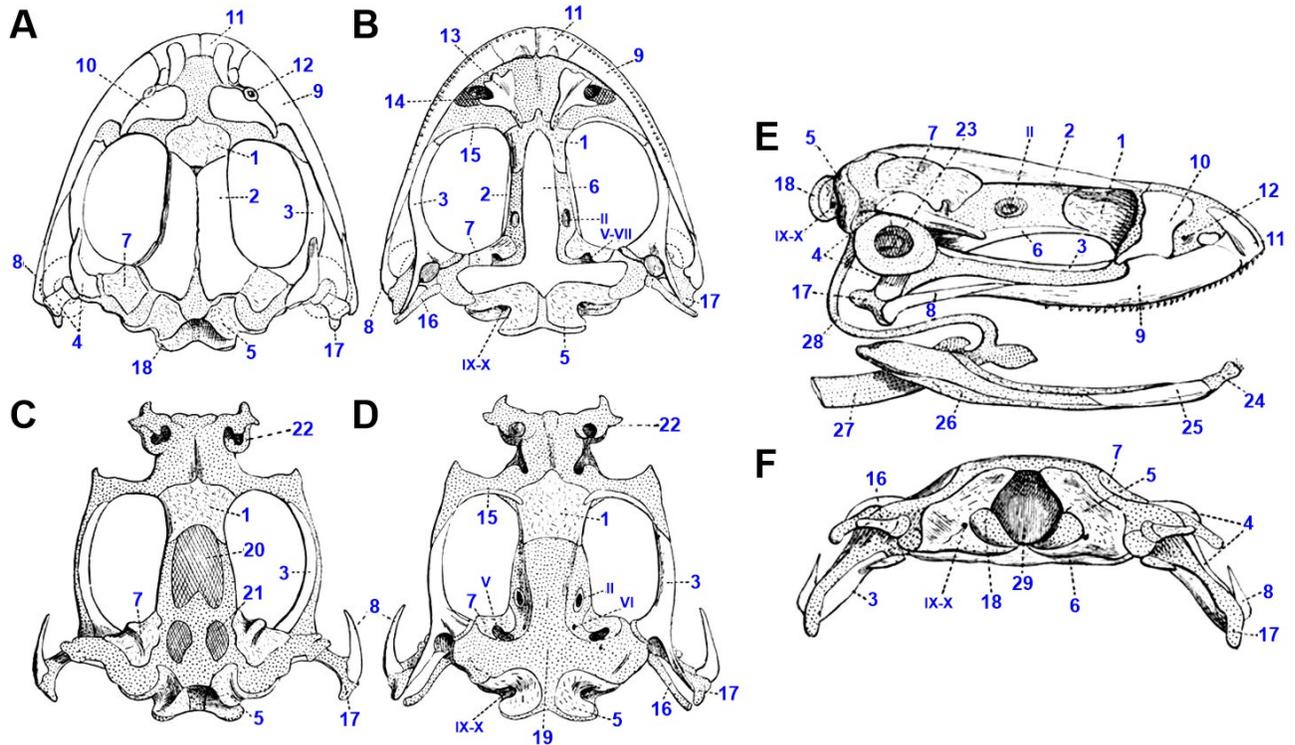


Figura 13. Cráneo de *Rana temporaria* (Anura: Ranidae). Vista dorsal (A) y ventral (B) mostrando cartílagos o condrocáneo (puntos y rayas) y huesos dérmicos o dermatocráneo (en blanco); vista dorsal (C) y ventral (D) mostrando únicamente condrocáneo; y vista lateral (E) y posterior (= occipital; F) mostrando condrocáneo y dermatocráneo. Numerales: 1: esfenetmoide; 2: frontoparietal; 3: pterigoideo; 4: escamosal; 5: exoccipital; 6: parasenoide; 7: proótico; 8: cuadradoyugal; 9: maxilar; 10: nasal; 11: premaxilar; 12: narinas externas; 13: vomer; 14: narinas internas; 15: palatino; 16: columela; 17: cuadrado; 18: cóndilo occipital; 19: pared ventral cartilaginosa del cráneo; 20: fontanela anterior; 21: fontanela derecha posterior; 22: capsula nasal; 23: mento-meckeliano; 24: dentario; 25: anguloesplénico; 26: placa basilingual; 27: cuerno anterior del hioideo (ceratohial); 28: *foramen magnum*; II: foramen nervio óptico; V: foramen nervio trigeminal; VI: foramen nervio abducens; VII: foramen nervio facial; IX: foramen nervio glossofaríngeo; X: foramen nervio neumogástrico (= vago). Modificado de Parker (1871⁶).

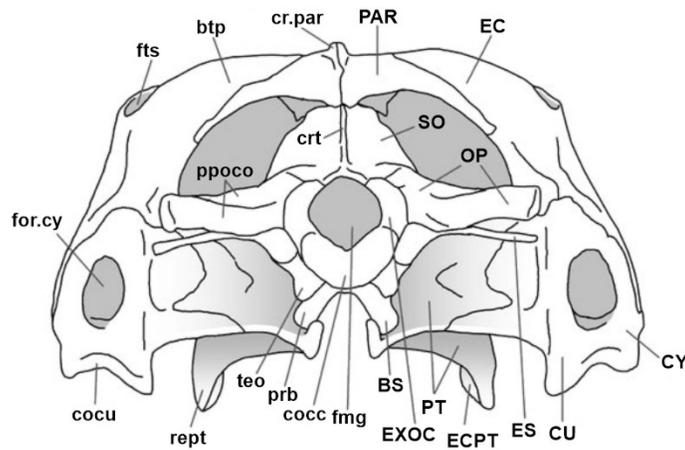


Figura 14. Vista posterior (occipital) del cráneo de la tuatara *Sphenodon* (Reptilia: Rhynchocephalia). Abreviaturas: BS: basisenoide; btp: barra temporal posterior; COCC: cóndilo occipital; cocu: cóndilo del cuadrado; cr.par: cresta parietal; crt: cresta; CU: cuadrado; CY: cuadradoyugal; EC: escamosal; ECPT: ectopterigoideo; ES: estribo; EXOC: exoccipital; fmg: *foramen magnum*; for.cy: foramen cuadradoyugal; fts: fenestra temporal superior; OP: opistótico; PAR: parietal; ppoco: proceso paraoccipital del opistótico; prb: proceso basipterigoideo; PT: pterigoideo; rept: reborde pterigoideo; SO: supraoccipital; teo: tubérculo esfenoccipital. Modificado de Jones et al. (2009⁷).

⁶ Parker, W.K. 1871. VIII. On the structure and development of the skull of the common frog (*Rana temporaria*, L.). Phil. Trans. R. Soc. 161: 137–211.

⁷ Jones, M.E.H., Curtis, N., O'Higgins, P., Fagan, M. & Evans, S.E. 2009. The head and neck muscles associated with feeding in *Sphenodon* (Reptilia: Lepidosauria: Rhynchocephalia). Palaeontol. Electronica 12: 1-56.

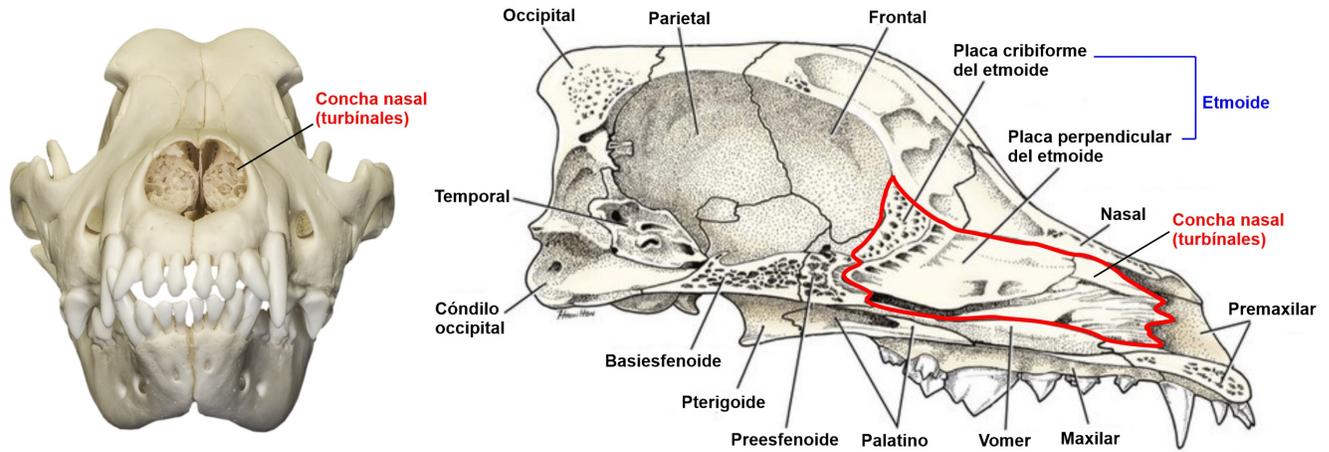


Figura 15. Sección sagital (lado derecho) del cráneo de un perro. Modificado de <https://veteriankey.com/the-skeleton/>.

Dermatocráneo

Anamniótos (Chondrichthyes, Osteichthyes y Amphibia)

El dermatocráneo son huesos dérmicos o membranosos que se osifican dentro de tejidos conectivos densos. El dermatocráneo es derivado de la armadura dermal de los primeros peces fósiles, por lo cual es comúnmente llamado hueso dérmico. Esta región del cráneo cubre los lados y el techo de la caja cerebral (Fig. 11, 13); puede cubrir también al condrocráneo en el paladar y cubre el cartílago presente en las mandíbulas.

El dermatocráneo está completamente ausente en los **Chondrichthyes**. Los **Actinopterygii primitivos**, tales como *Amia* (Holostei), tienen huesos dermales grandes y pesados, los cuales se asemejan a escamas dermales cerca de la superficie de la piel (Fig. 9). Los **Actinopterygii derivados** (Neopterygii - peces modernos) han reducido la cantidad de huesos dermales y en los que quedan son más delgados que en sus antecesores (Fig. 10). Estos peces también desarrollaron una única disposición del dermatocráneo que dificulta rastrear las homologías de huesos craneales específicos entre Actinopterygii y tetrápodos. La mayoría de los huesos dermales asociados a las branquias de los peces se han perdido en los tetrápodos. Los **anfibios modernos** (Lissamphibia) tienen cráneos inusuales que muestran la pérdida de varios de los huesos dermales típicos de tetrápodos o también han fusionado muchos de esos huesos (un cráneo solido; Fig. 13).

Algunos de los huesos de las mandíbulas están modificados en los Actinopterygii derivados formando un único tipo de quinésis craneal que ha especializado a los cráneos de estos peces para la alimentación por succión. Las especies primitivas de peces (Chondrostei) tienen poco movimiento independiente del premaxilar y el maxilar. Sus largas mandíbulas se extienden detrás de la órbita de los ojos, pero la boca no se abre ampliamente. Los peces óseos derivados (Neopterygii) tienen una extensa quinésis craneal, usando los extensamente móviles premaxilar y maxilar. Estos huesos son más cortos de modo que la bisagra mandibular está en frente o por debajo del ojo. Estos huesos en estos peces están adheridos solamente en los extremos frontales y se proyectan cuando la mandíbula inferior se baja (al abrir la boca) la maxila es usualmente uno de los primeros huesos que presenta dientes en la mandíbula superior, pero en los peces derivados, la maxila no presenta dientes. Estos cambios resultan en una abertura bucal pequeña pero muy redondeada que puede ser proyectada hacia adelante para generar la fuerza de succión.

Amniotos (Testudinata, Lepidosauria, Crocodylia, Aves y Mammalia)

Los amniotos han sido subdivididos en cuatro grupos: (I) anápsidos, (II) diápsidos, (III) euriápsidos, y (IV) sinápsidos, dependiendo de si hay o no aberturas (**fenestras**) en la región temporal del cráneo (aquella posterior a la órbita). El grupo de los anápsidos incluye reptiles basales en los cuales se hace referencia a una condición solida de la región temporal porque no hay fenestras (Fig. 16a). Actualmente, no existen reptiles con esta condición. No obstante, las tortugas presentan una condición anápsida del cráneo, pero esta es derivada de una condición diápsida; por lo tanto, las tortugas no tienen como condición ancestral el ser anápsidos (**ver abajo**).

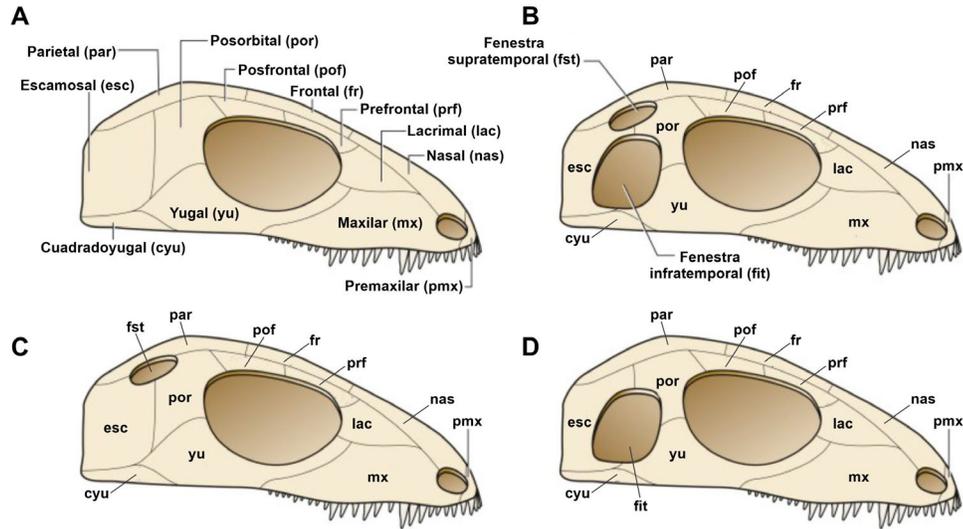


Figura 16. Tipos de cráneo en amniotas: (A) anápsido; (B) diápsido; (C) euriápsido; y (D) sinápsido. Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los otros tres grupos son aquellos en los cuales hay fenestras. La condición diápsida es aquella en la cual hay dos fenestras, una sobre la otra a cada lado del cráneo (Fig. 16b). Tales fenestras se llaman supratemporal (superior o dorsal) e infratemporal (inferior o ventral). Todos los reptiles actuales son diápsidos, pero con variaciones (derivaciones) en grupos como los lepidosaurios escamados (Reptilia: Squamata) que incluyen a los lagartos y serpientes (**ver abajo**). En cocodrilos, y caimanes (Reptilia: Crocodylia), y en las tataras (Reptilia: Rhynchocephalia: *Sphenodon*) la condición diápsida ancestral se mantiene (Fig. 17).

Una única fenestra se encuentra en el cráneo con condición euriápsida y condición sinápsida. El cráneo euriápsido (Fig. 16c) se presentó en los reptiles extintos ictiosaurios y plesiosaurios, en los cuales el cráneo tenía solo la fenestra en posición supratemporal. La condición sinápsida, presente actualmente únicamente en los mamíferos, es un cráneo solo con la fenestra infratemporal (Fig. 16d).

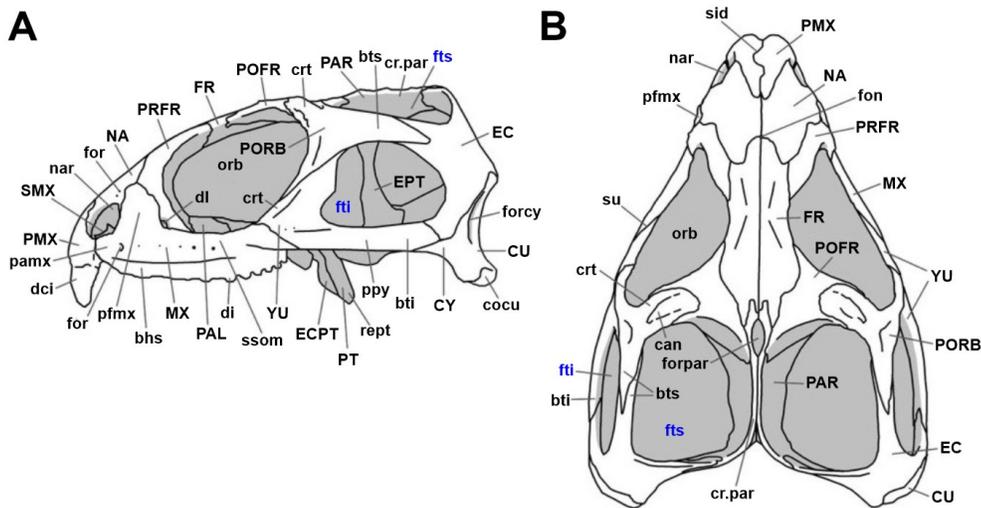


Figura 17. Cráneo de *Sphenodon* en vista lateral (A) y dorsal (B). Abreviaturas: **bhs**: banda de hueso secundaria; **bti**: barra temporal inferior; **bts**: barra temporal superior; **can**: canal; **cocu**: cóndilo del cuadrado; **cr.par**: cresta parietal; **crt**: cresta; **CU**: cuadrado; **CY**: cuadradoyugal; **dci**: diente en forma de cincel; **di**: dientes; **dl**: ducto lacrimal; **EC**: escamosal; **ECPT**: ectopterigoideo; **EPT**: epipterigoideo; **fon**: fontanela; **for**: foramen; **for.cy**: foramen cuadradoyugal; **forpar**: foramen parietal; **fti**: fenestra temporal inferior; **fts**: fenestra temporal superior; **FR**: frontal; **MX**: maxilar; **NA**: nasal; **nar**: narinas externas; **orb**: órbita; **PAL**: palatino; **pamx**: proceso anterior del maxilar; **PAR**: parietal; **pfmX**: proceso facial del maxilar; **PMX**: premaxilar; **POFR**: posfrontal; **PORB**: posorbital; **ppy**: proceso posterior del yugal; **PRFR**: prefrontal; **PT**: pterigoideo; **rept**: reborde pterigoideo; **sid**: sutura interdigitada; **SMX**: septomaxilar; **ssom**: sección suborbital del maxilar; **su**: sutura; **YU**: yugal. Modificado de Jones et al. (2009).

El cráneo de las **tortugas** ha sido históricamente descrito como un cráneo anápsido primitivo, debido a que estos pierden cualquier fenestra temporal. No obstante, análisis genéticos recientes y otros surgidos del análisis de características derivadas en el esqueleto apendicular han determinado que las tortugas son grupos de amniotos altamente derivados y relacionados a Archosauria (Bever *et al.* 2015^{8,9}). Si eso es verdad, las tortugas evolucionaron a partir de un linaje de reptiles con cráneo diápsido, perdiendo ambas fenestras temporales y luego las readquirieron. Los cráneos de las tortugas actuales tienen varios niveles de **emarginación** (emarginación posterodorsal) del dermatocráneo, en vez de la fenestración temporal. Las tortugas marinas muestran solo una pequeña emarginación (Fig. 18a-c), mientras que las tortugas terrestres y dulceacuícolas tienen una emarginación más profunda hacia la parte posterior del dermatocráneo (Fig. 19), con el fin de incrementar el espacio para los músculos mandibulares y reducir el peso del cráneo. Las tortugas también poseen un **paladar secundario parcial**.

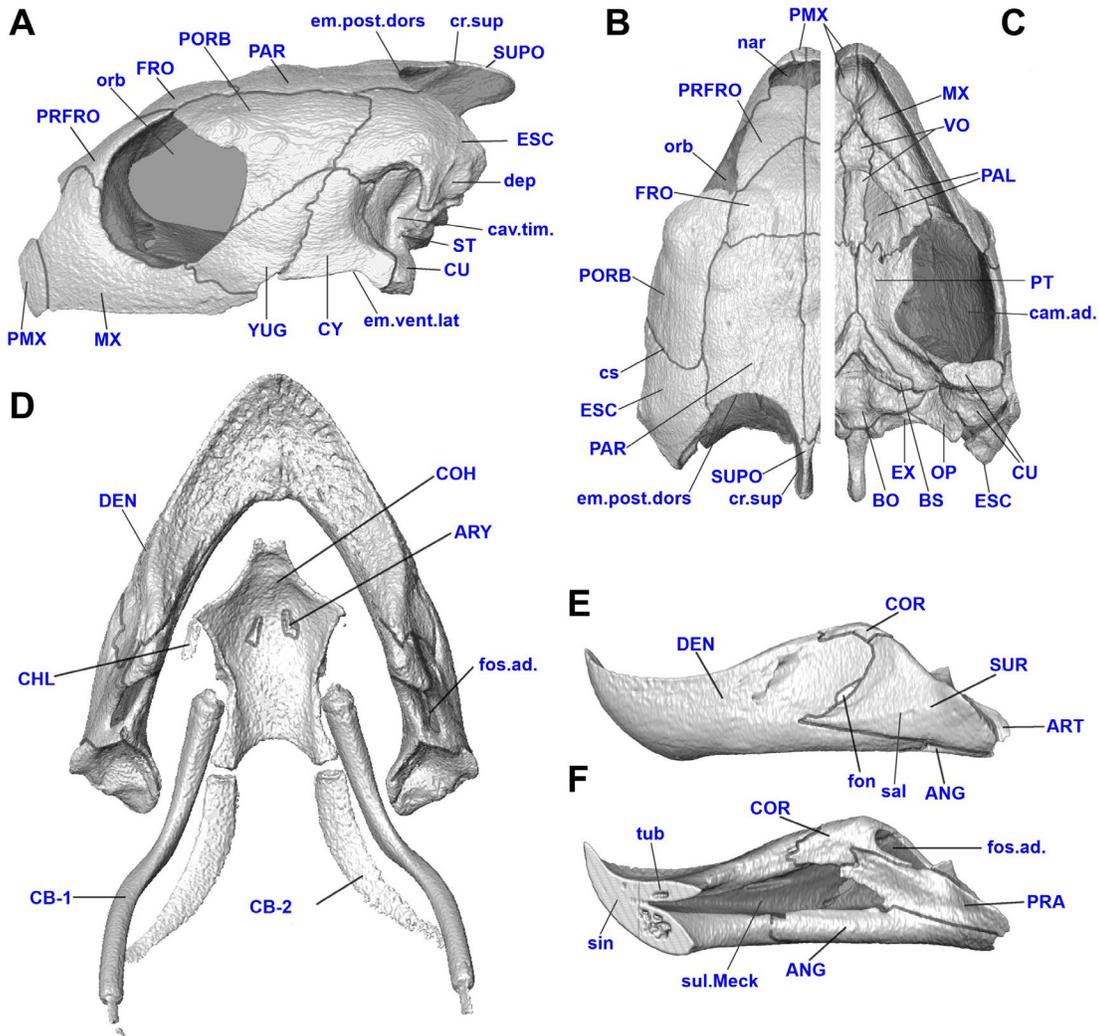


Figura 18. Cráneo de la tortuga marina *Caretta caretta* (Reptilia: Testudines: Cheloniidae) en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral (palatal; C); y mandíbula inferior y esqueleto hioideo en vista dorsal (D); mandíbula inferior izquierda en vista lateral (E) y medial (F). Abreviaturas: **ANG**: angular; **ART**: articular; **ARY**: aryaen; **BO**: basioccipital; **BS**: basiesfenoide o esfenoide; **cam.ad.**: cámara aductora; **cav.tim.**: cavidad timpánica; **CB-1 / CB-2**: cuerno branquial 1/2; **CHL**: *cornu hiale*; **cr.sup.**: cresta supraoccipital; **CO**: columela; **COR**: coronoide; **cs**: costura de sutura; **CU**: cuadrado; **CUH**: cuerpo del hioide; **CY**: cuadradoyugal; **DEN**: dentario; **dep.**: depresión; **em.post.dors.**: emarginación posterodorsal; **em.vent.lat.**: emarginación ventrolateral; **ESC**: escamosal; **EX**: exoccipital; **fon**: fontanela; **fos.ad.**: fosa aductora; **FRO**: frontal; **MX**: maxilar; **nar**: narina externa; **OP**: opistótico; **orb**: órbita; **PAL**: palatino; **PAR**: parietal; **PMX**: premaxilar; **PORB**: posorbital; **PRA**: prearticular; **PRFRO**: prefrontal; **PT**: pterigoideo; **sal**: saliente; **sin**: sínfisis; **sul.Meck**: *sulcus Meckeli*; **SUPO**: supraoccipital; **SUR**: surangular; **tub**: tubérculo; **VO**: vomer; **YUG**: yugal. Modificado de Jones *et al.* (2012¹⁰).

⁸ Bever, G.S., Lyson, T.R., Field, D.J. & Bhullar, B.-A.S. 2015. Evolutionary origin of the turtle skull. *Nature* 525: 239-242.

⁹ Schoch, R.R. & Sues, H.-D. 2016. The diapsid origin of turtles. *Zoology* 119: 159-161.

¹⁰ Jones, M.E.H., Werneburg, I., Curtis, N., Penrose, R., O'Higgins, P., Fagan, M.J. & Evans, S.E. 2012. The head and neck anatomy of sea turtles (Cryptodira: Chelonioidae) and skull shape in Testudines. *PLoS ONE* 7: e47852.

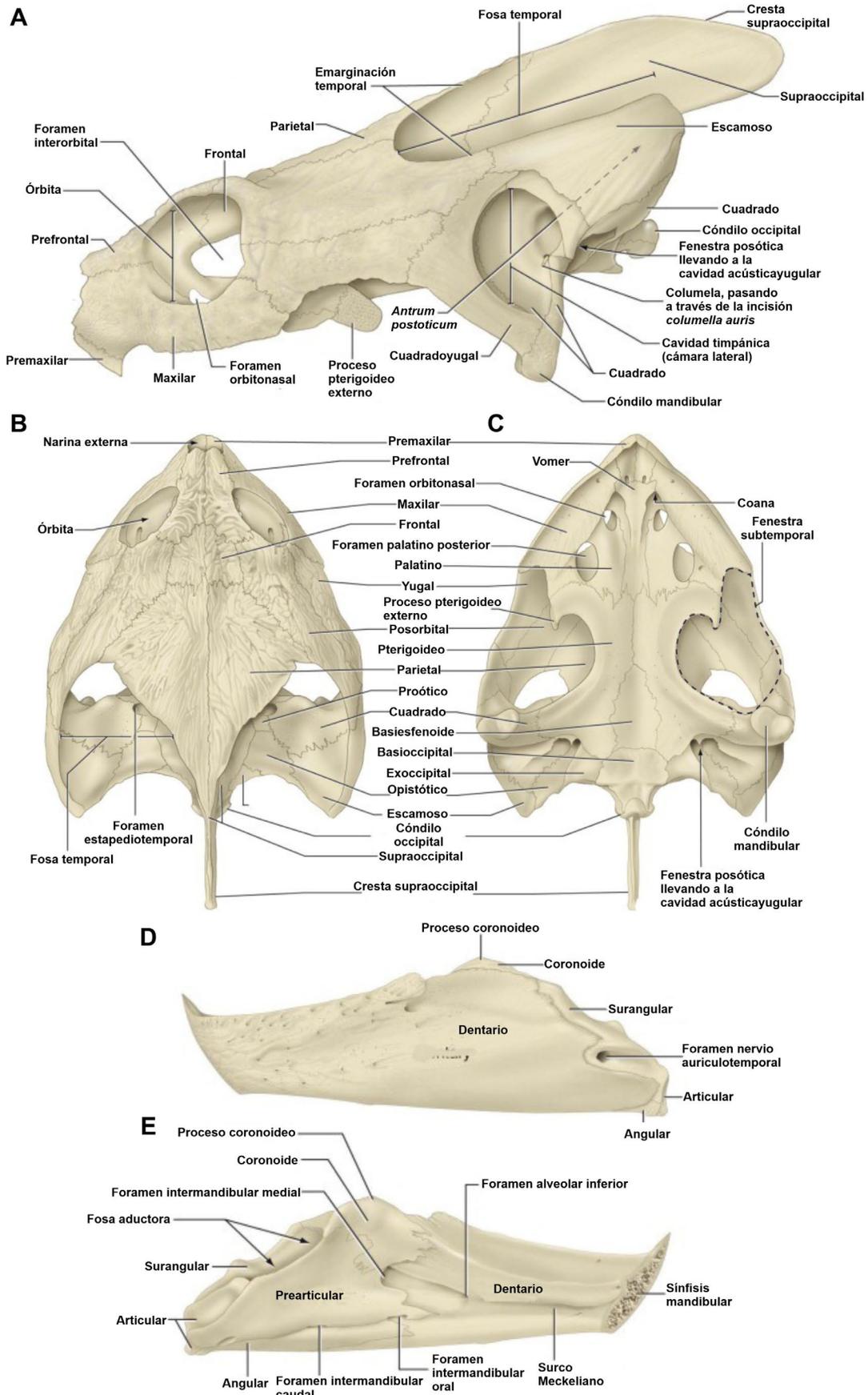


Figura 19. Cráneo de la tortuga dulceacuícola *Chelydra serpentina* (Reptilia: Testudines: Chelydridae) en vista lateral izquierda (A), dorsal (B) y ventral (palatal, C) y mandíbula inferior izquierda en vista lateral (D) y medial (E). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los **cocodrilos, caimanes y aligátores** tienen cráneos simples y diápsidos (Fig. 20-21). Estos cráneos tienen dos fenestras (supra e infratemporal) en los huesos dermales de la región temporal (Fig. 20a). Estas aberturas dan espacio para los músculos mandibulares y reducir el peso masivo del cráneo. Ellos tienen un **extensivo paladar secundario** de huesos dermales (Fig. 20b), facilitándoles respirar, aunque la boca este dentro del agua.

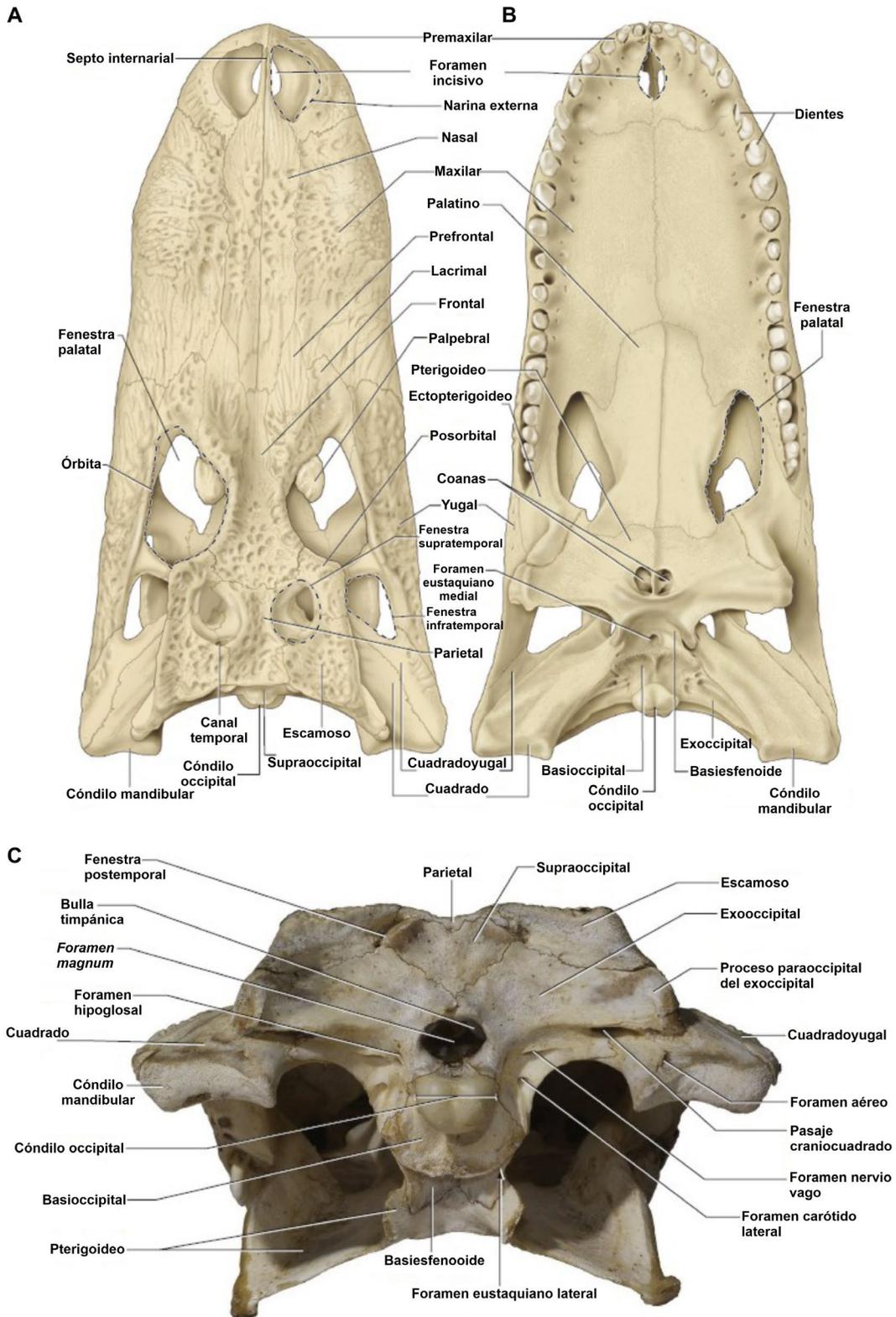


Figura 20. Cráneo del caimán *Alligator mississippiensis* (Reptilia: Crocodylia: Alligatoridae) en vista dorsal (A), ventral (palatal; B), y posterior (C). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

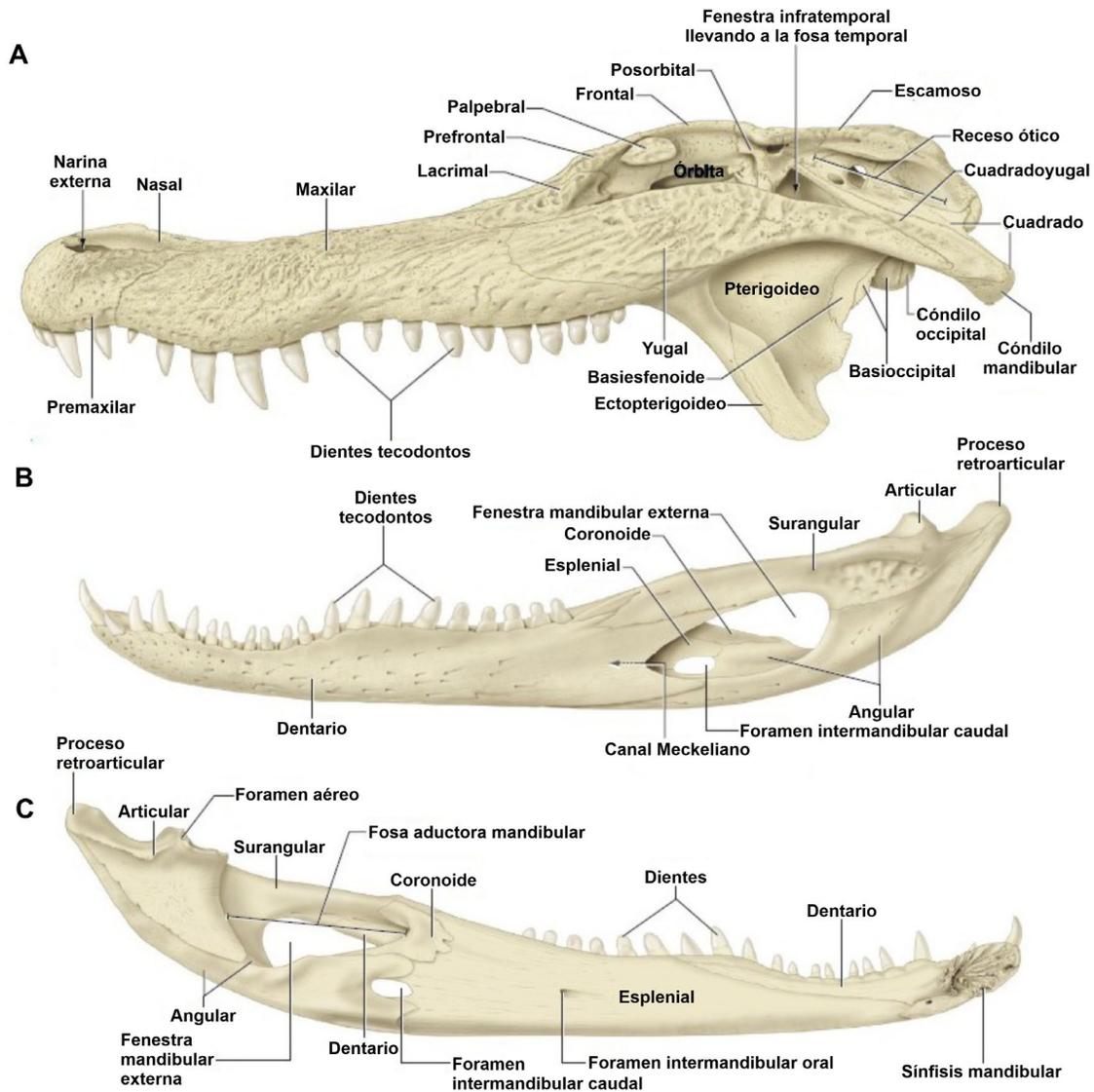


Figura 21. Cráneo en vista lateral izquierda (A) y mandíbula inferior izquierda en vista lateral (B) y medial (C) de *Alligator mississippiensis* (Reptilia: Crocodylia: Alligatoridae). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los **lagartos** son diápsidos modificados (Fig. 22-23), debido a que no presentan (por pérdida secundaria) un arco inferior óseo delimitando en la parte inferior la fenestra temporal inferior (= fenestra infratemporal; Fig. 23a). Por lo tanto, en ellos se observa únicamente la fenestra temporal superior (= fenestra supratemporal; Fig. 22a). Los lagartos pueden presionar el rostro hacia abajo y adelante para alinear los dientes verticalmente dentro una presa no blanda.

Las **serpientes** son diápsidos altamente modificados que han perdido las fenestras temporales óseas superior e inferior, formando así una gran “fenestra” (Fig. 24a). Con la pérdida de estas fenestras temporales, la mayoría de serpientes tienen un cráneo altamente quinético. Los huesos de la mandíbula superior y el paladar son alargados y unidos por los extremos: cuadrado-pterigoide-palatino-maxilar (Fig. 25). Estos huesos forman unidades independientemente movibles a cada lado de la mandíbula superior. El lado derecho se mueve hacia adelante y luego lo hace de la misma manera el lado izquierdo. De esta manera, las serpientes pueden tragar lentamente grandes presas mediante un “caminado” de dientes y mandíbulas sobre la presa a medida que la engulle. El hueso escamoso conecta el cuadrado al resto del cráneo en la mayoría de reptiles. En algunas serpientes hay aun algún diminuto escamoso, pero en muchas el hueso pos-temporal une el cuadrado al cráneo y el escamoso se pierde. Las serpientes también tienen una mandíbula inferior muy delgada (Fig. 24b-c). Para adelgazar la mandíbula inferior, ellas fusionaron el articular y otros huesos dérmicos (prearticular, subangular y retroarticular) en uno solo más grande que se denomina de manera sencilla el “articular”, pero en algunos textos se refiere a éste como un hueso compuesto (Fig. 24b-c). El dentario es aún el hueso que posee dientes de la mandíbula inferior. Los huesos dentarios de la mandíbula inferior no están fusionados anteriormente, pero si unidos por un ligamento muy elástico. Esto significa que la mandíbula inferior se puede abrir de una manera muy amplia lateralmente cuando está ingiriendo alguna presa grande.

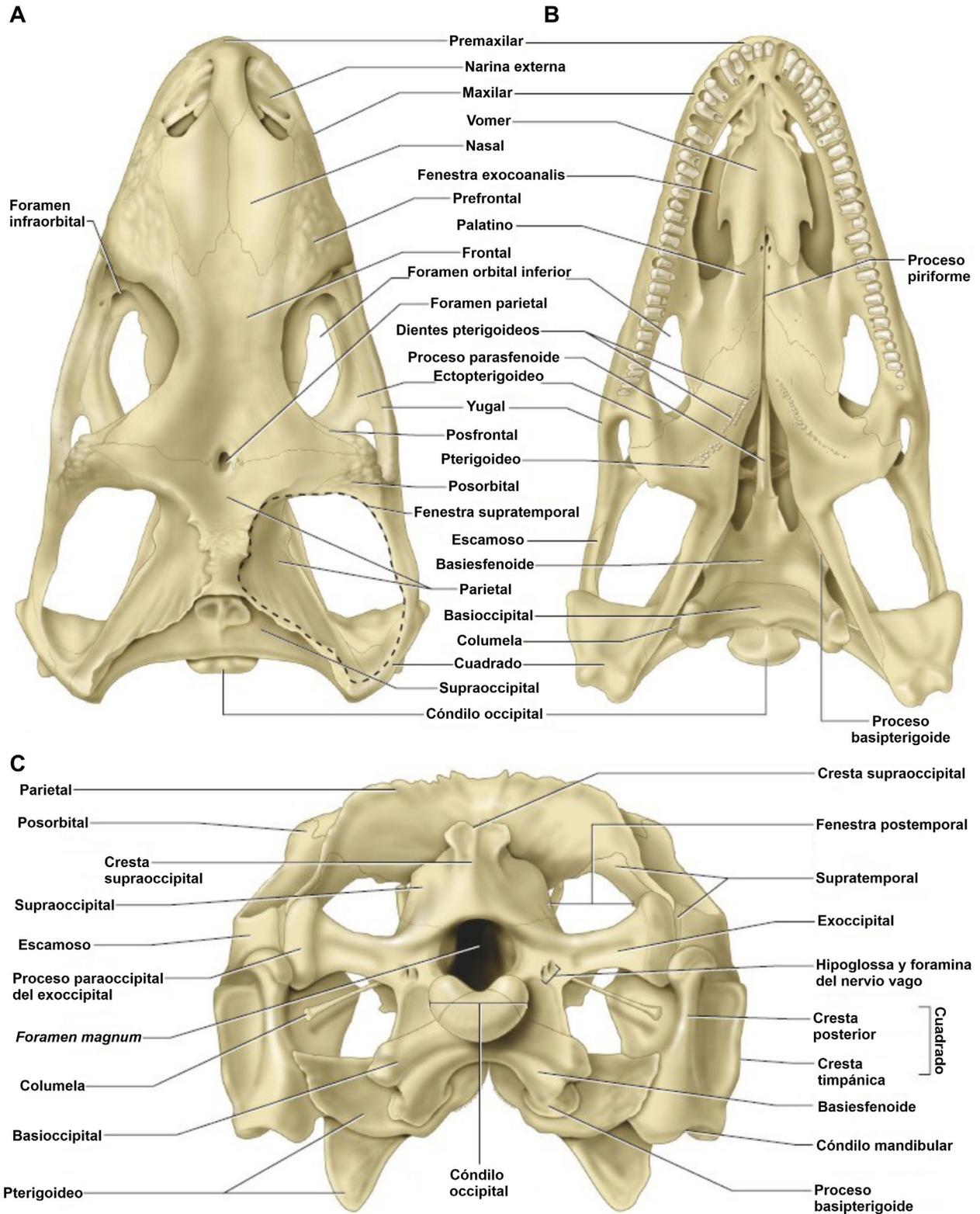


Figura 22. Cráneo del lagarto *Iguana iguana* (Reptilia: Sauria: Iguanidae) en vista dorsal (A), ventral (palatal; B), y posterior (C). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

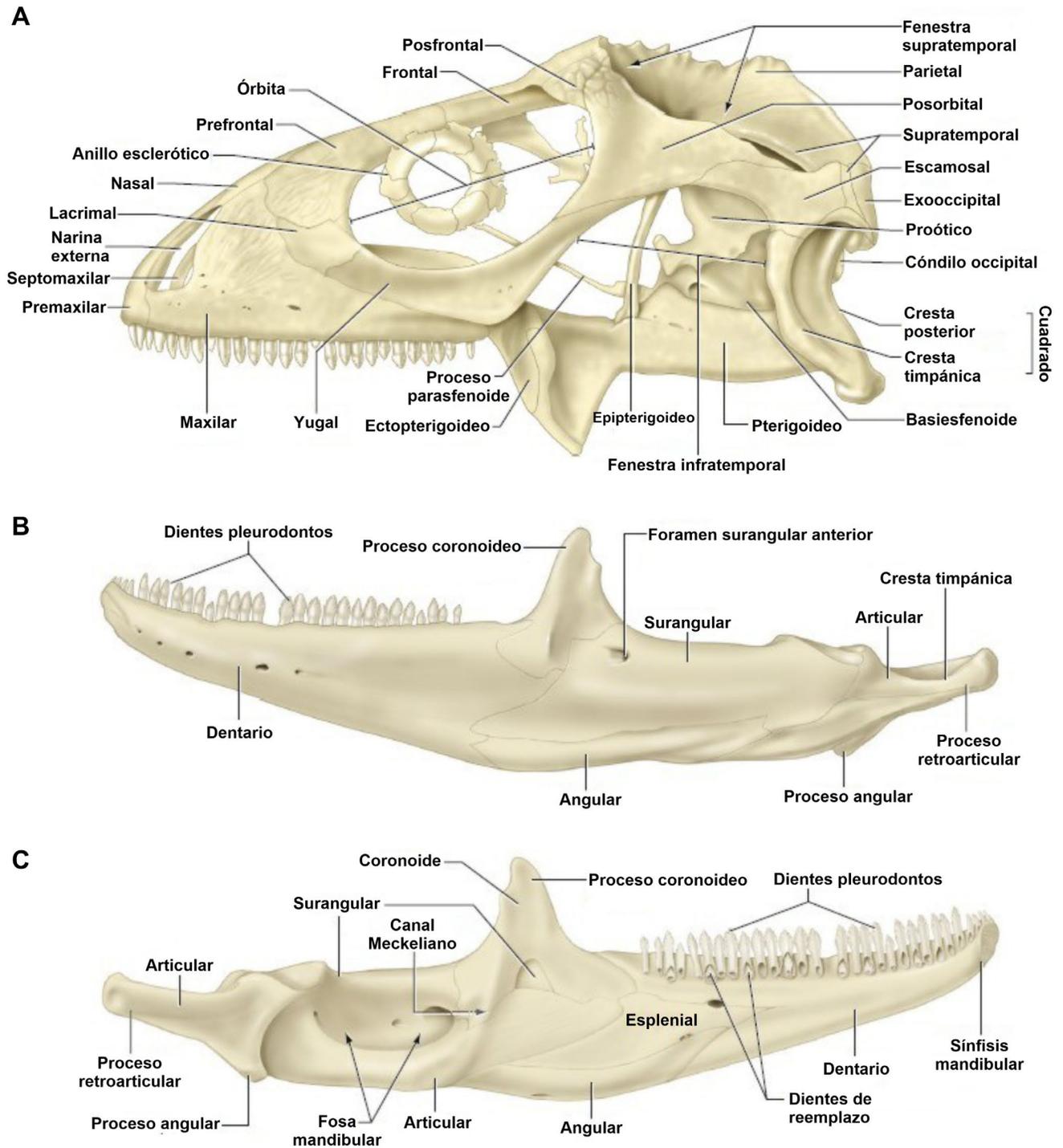


Figura 23. Cráneo en vista lateral izquierda (A) y mandíbula inferior izquierda en vista lateral (B) y medial (C) de *Iguana iguana* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

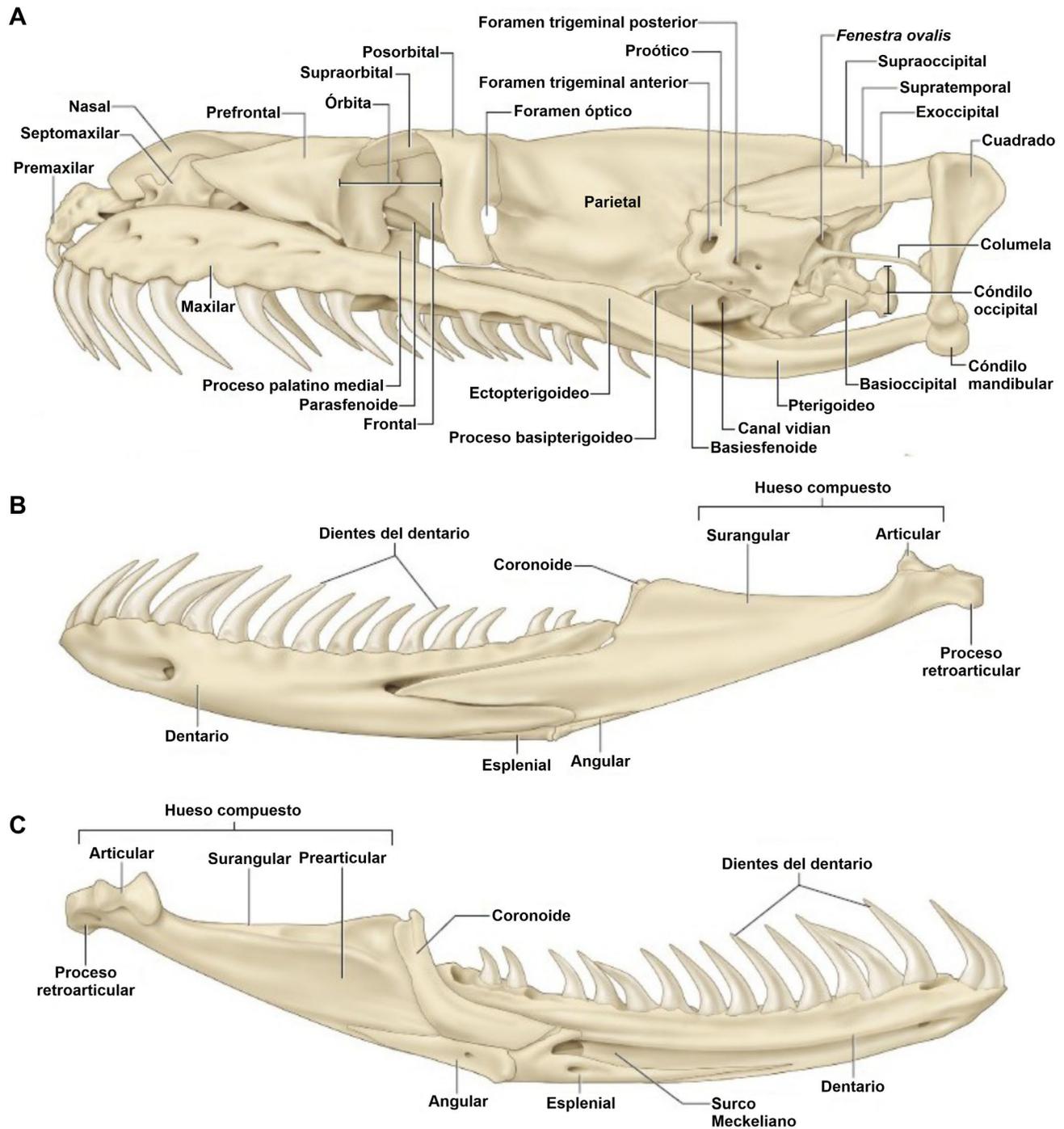


Figura 24. Cráneo en vista lateral izquierda (A) y mandíbula inferior izquierda en vista lateral (B) y medial (C) de la pitón *Python molurus* (Reptilia: Serpentes: Pithonidae). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los huesos del cráneo en las **aves** son extensivamente fusionados para proporcionar fuerza mientras minimiza el peso. En estado adulto, es difícil distinguir unos huesos de otros, debido a que las suturas a menudo se borran, es difícil distinguir muchos de los huesos en un individuo adulto. La caja craneal de las aves es grande (Fig. 26), la cual encierra el cerebro agrandado de las aves, y las órbitas, que albergan los ojos grandes. El cráneo en las aves modernas es un tipo diápsido altamente modificado, en el cual la pérdida del arco temporal superior ha conducido a que las fenestras temporal superior e inferior se han unido formando una gran abertura (Fig. 27). Además, la fenestra temporal inferior también se fusionó con la órbita. Toda la abertura está delimitada ventralmente por el arco cigomático (yugal) delgado en forma de varilla. Este patrón también está presente en los mamíferos (Fig. 28), pero es producto de una convergencia ya que ese carácter evolucionó independientemente en los dos grupos.

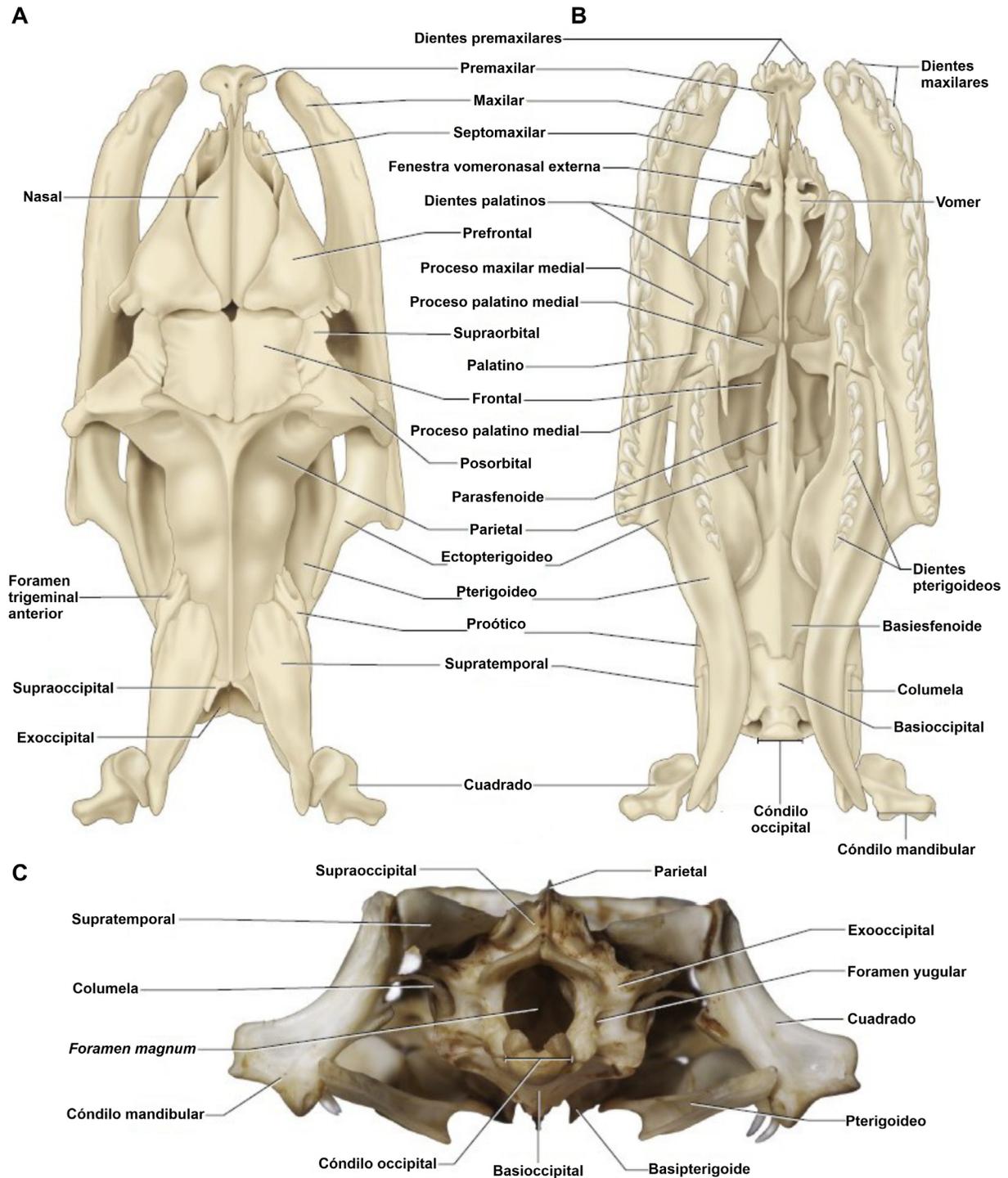


Figura 25. Cráneo de *Python molurus* (Reptilia: Serpentes: Pithonidae) en vista dorsal (A), ventral (palatal; B), y posterior (C). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los **mamíferos** han reducido el número total de huesos dérmicos fusionándolos entre sí o fusionando el dermatocráneo al condrocráneo y al esplanocráneo. Sus cráneos tienen un diseño mucho más simple. Un ejemplo de esto es la fusión del hueso temporal (Fig. 28). Este hueso es un compuesto del antiguo escamoso dérmico, elementos del esplanocráneo y elementos del condrocráneo. Los científicos hipotetizaron que los mamíferos evolucionaron de sinápsidos debido a que ambos taxones comparten un cráneo de diseño **sinápsido**. Este diseño tiene una sola fenestra temporal. En los primeros sinápsidos, la abertura es pequeña, pero se amplía tanto que en los mamíferos forma una nueva estructura llamada **arco cigomático**. Este arco marca el borde inferior de la fosa sinápsida. Dos huesos forman el arco: el hueso yugal-malar-cigomático y la región escamosal del hueso temporal (Fig. 28-29).

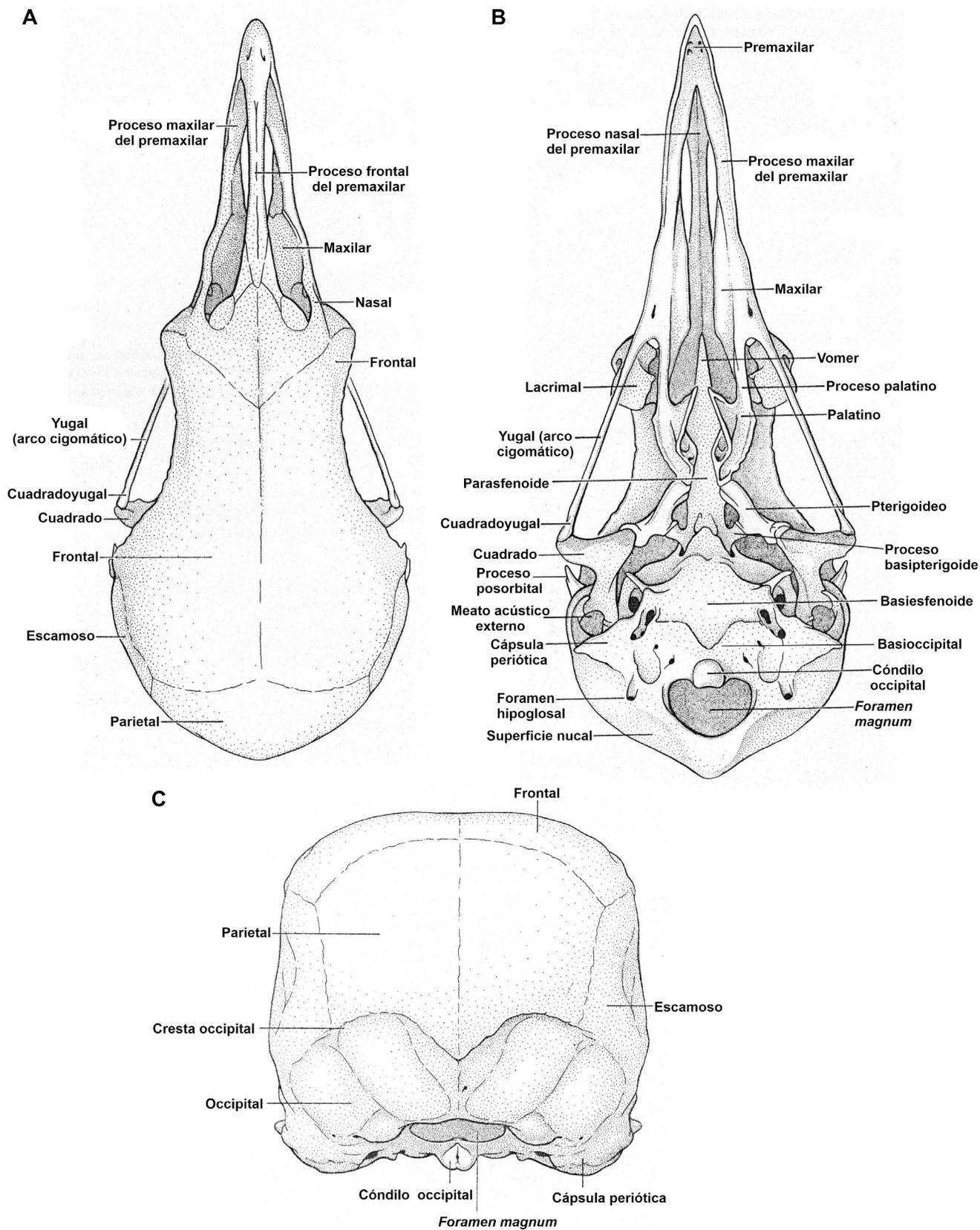


Figura 26. Cráneo de la paloma *Columba livia* (Aves: Columbidae) en vista dorsal (A), ventral (palatal; B), y posterior (C). Modificado de Proctor & Lynch (1993¹¹).

¹¹ Proctor, N.S. & Lynch, P.J. 1993. Manual of ornithology: avian structure and function. Yale University Press, Ann Arbor, Michigan. 340 pp.

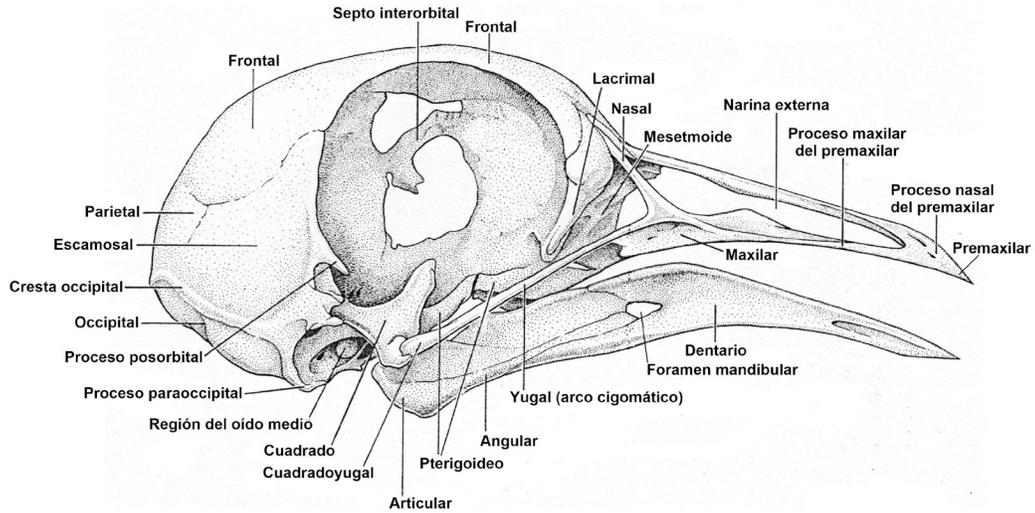


Figura 27. Cráneo de *Columba livia* (Aves: Columbidae) en vista lateral derecha. Modificado de Proctor & Lynch (1993).

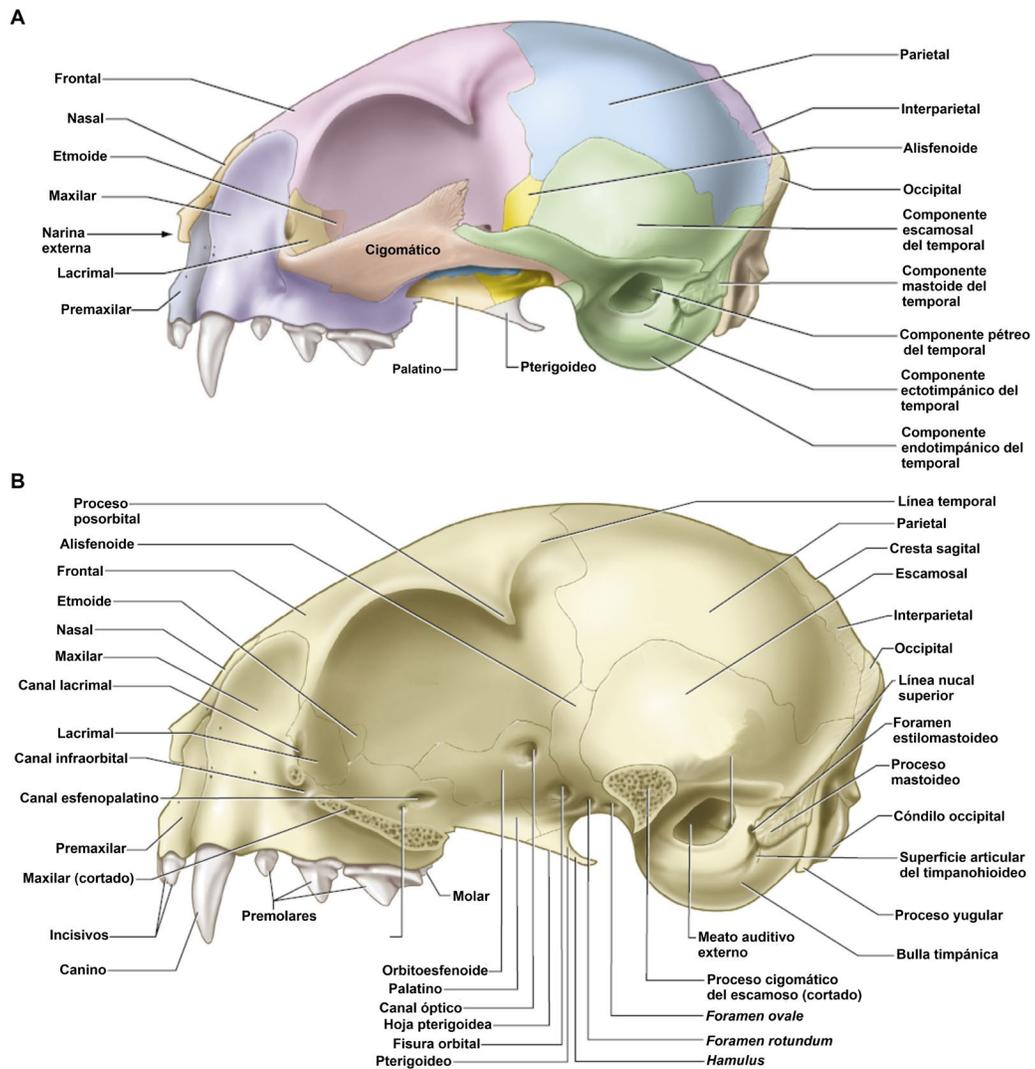


Figura 28. Cráneo del gato doméstico *Felis silvestris catus* (Mammalia: Felidae) en vista lateral con arco cigomático (A) y sin arco cigomático (removido; B). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

Los mamíferos desarrollaron un paladar secundario óseo que permite la respiración durante la masticación y el engullido de la presa (Fig. 29a). Por lo tanto, esto es otro indicativo de endotermia o alta tasa metabólica. Un paladar secundario óseo aparece en los sinápsidos posteriores también. Los mamíferos también tienen una nueva bisagra de la mandíbula que utiliza

al dermatocráneo: mandíbula superior-región “escamoso” del hueso temporal, mandíbula inferior-hueso dentario. El hueso angular dérmico se separó de la mandíbula inferior cuando se formaron los nuevos osículos óticos. El angular forma un anillo óseo alrededor de la región ótica del cráneo. En la mayoría de euterios (Subclase Theria: Infraclase Eutheria), el anillo angular se fusiona a un nuevo hueso dérmico llamado el **timpánico** para formar una estructura llamada **ámpula** o **bulla auditiva**, la cual forma una capsula que encierra los osículos óticos (martillo, yunque y estribo) y la cóclea del oído interno (Fig. 7).

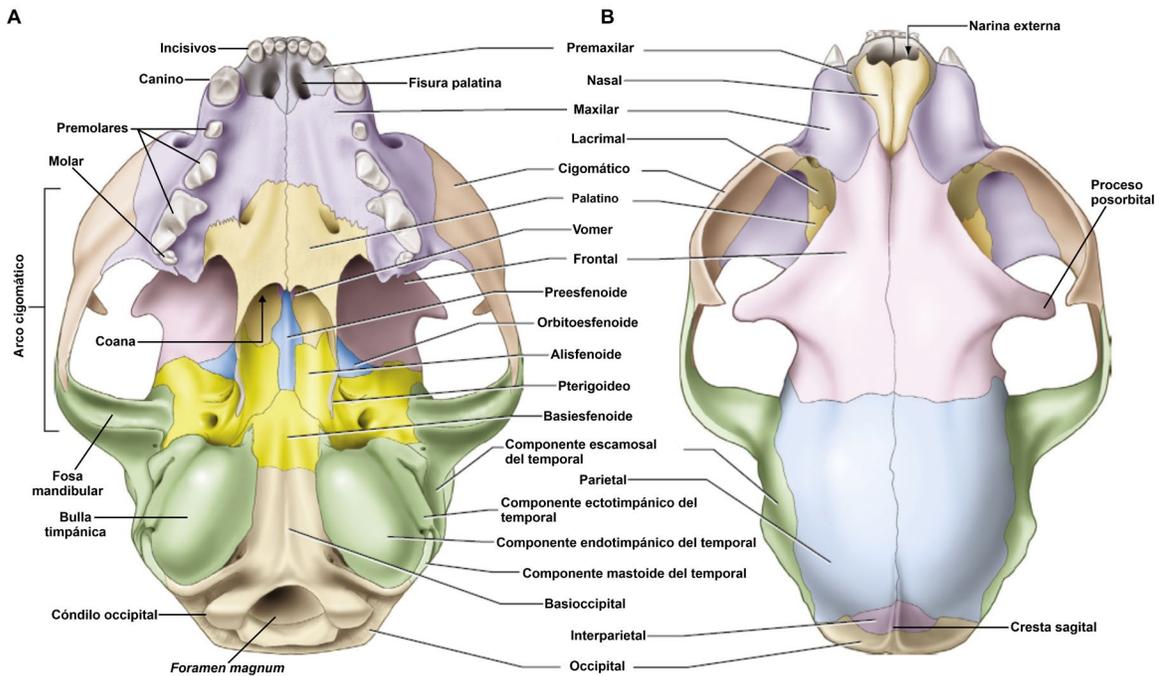


Figura 29. Cráneo de *Felis silvestris catus* (Mammalia: Felidae) en vista ventral (A) y dorsal (B). Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019).

La mandíbula inferior, está formada a cada lado por un único hueso, el dentario (Fig. 30a). Los dos dentarios se articulan anteriormente en la sínfisis mandibular. En cada dentario se implantan los dientes incisivos, un canino, los premolares y los molares. La parte posterior del dentario es el ramo ascendente es la región que articula la mandíbula inferior con la región craneal (Fig. 30b). El ramo ascendente presenta tres procesos: (i) coronoideo; (ii) condiloideo; y (iii) angular. El proceso coronoideo es el de mayor tamaño y se extiende dorsalmente. El proceso condiloideo está transversalmente expandido, formando la mitad inferior de la articulación temporomandibular y posee también cara semicilíndrica para la articulación con la fosa mandibular (ver Fig. 29a) sobre el proceso cigomático escamoso de la región temporal (ver Fig. 28b). El proceso angular es la proyección de la parte posteroventral del dentario.

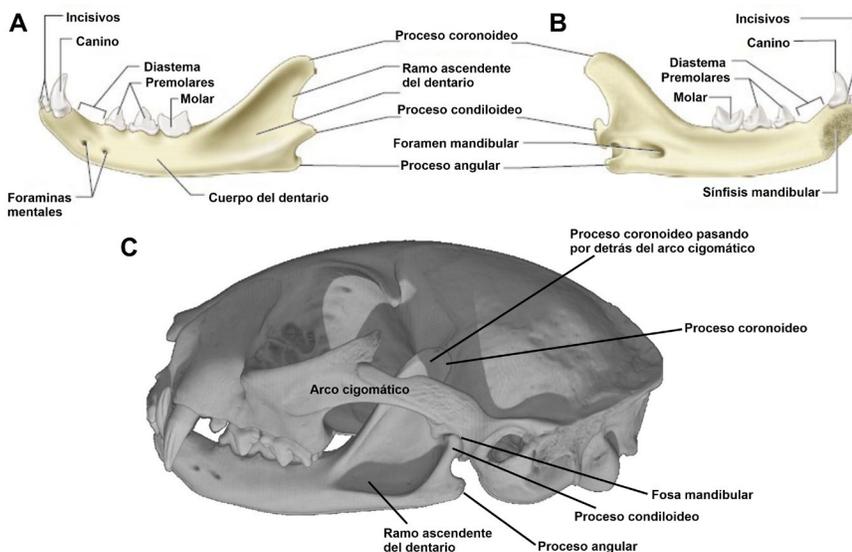


Figura 30. Vista lateral (A) y medial (B) del dentario de *Felis silvestris catus*. Vista lateral del cráneo, mostrando la forma de articulación de la mandíbula inferior con el cráneo. Modificado de De Iuliis & Pulerà (2019) y de Digimorph (http://digimorph.org/library/pop.htm?/specimens/Felis_silvestris_catus/specimenlarge.jpg).