

ESQUELETO APENDICULAR

Vertebrados anamnióticos (peces y anfibios)

El esqueleto apendicular se refiere a los elementos que forman los apéndices pareados de posición lateral al eje del cuerpo. Estos elementos forman las extremidades pareadas anteriores (brazos y manos) y posteriores (piernas y pies). En cada una de las regiones del esqueleto apendicular hay diferentes elementos que se han transformado a lo largo del curso de la evolución de los vertebrados (Tabla 2).

Tabla 2. Resumen de las divisiones (regiones) y estructura de la columna vertebral y las especializaciones de algunas vertebrae en los diferentes grupos de vertebrados.

Estructuras comunes de todas las aletas pareadas o mediales de los peces						
	Pterigóforos	Lepidotriquia	Ceratotriquia	Actinotriquia		
Chondrichthyes	Cartilaginoso	-	Constituido por queratina	Espinas		
Actinopterygii	Típicamente óseo	Derivado de pequeñas escamas dérmicas	-	Espinas		
Estructuras de la cintura pectoral						
	Chondrichthyes	Actinopterygii	Lissamphibia (anuro)	Lepidosauria (lagarto)	Archosauria (aligátor y aves)	Mammalia
Huesos dérmicos	Ausente	Cleitrón	-	-	-	-
		-	Clavícula	Clavícula	Clavícula (no en aligátor); en aves: fusionada con interclavícula	Clavícula (reducida en algunos)
		-	-	Interclavícula	Fúrcula: fusión interclavícula-clavícula	-
Hueso endocondral	Escapula-coracoides	-	Supraescápula	Supraescápula	-	-
		Escapula	Escapula	Escapula	Escapula	Escapula tiene espina & proceso acromion
		Coracoides anterior	Coracoides anterior	Coracoides anterior	Coracoides anterior	-
		-	-	-	-	Coracoides posterior (= proceso coracoides en escapula)
Cartílagos o huesos de las aletas pectorales o las extremidades						
Chondrichthyes	Actinopterygii	Lissamphibia (anuro)	Aves	Mayoría de amniótos		
Pterigióforos basales Pterigióforos radiales	Pterigióforos radiales	Húmero	Húmero	Húmero	Húmero	
		Radio-ulna (fusionada)	Radio (medial)	Radio (medial)	Radio (medial)	Radio (medial)
		Ulna (lateral)	Ulna (lateral)	Ulna (lateral)	Ulna (lateral)	Ulna (lateral)
		Cárpales	Carpometacarpo	Carpometacarpo	Cárpales	Cárpales
		Metacarpales	Falanges (reducidas)	Falanges (reducidas)	Metacarpales	Metacarpales
Falanges	Falanges	Falanges	Falanges	Falanges		
Estructuras de la cintura pélvica						
	Chondrichthyes	Actinopterygii	Lissamphibia	Mayoría Amniota	Marsupiales	
Hueso endocondral			Ilión – adherido a vertebrae sacras	Ilión – adherido a vertebrae sacras	Ilión – adherido a vertebrae sacras	
	Cartílago isquiopúbico	Huesos isquiopúbicos	Isquion	Isquion	Isquion	
			Pubis (cartilaginoso)	Pubis	Pubis	
					Hueso epipúbico	
Cartílagos o huesos de las aletas pélvicas o extremidades posteriores						
Chondrichthyes	Actinopterygii	Lissamphibia (anuro)	Aves	Mayoría de amniótos		
Pterigióforos basales. Pterigióforos radiales	Pterigióforos radiales	Fémur	Fémur	Fémur	Fémur	
		Tibiofibula (fusionada)	Tibiotarso (medial)	Tibiotarso (medial)	Tibia (medial)	Tibia (medial)
		Fíbula (reducida)	Fíbula (reducida)	Fíbula (reducida)	Fíbula (lateral)	Fíbula (lateral)
		Tarsales (2 alargados)	Tarsometatarso	Tarsometatarso	Tarsales	Tarsales
		Metatarsales	Falanges	Falanges	Metatarsales	Metatarsales
Falanges	Falanges	Falanges	Falanges	Falanges		

La cintura pectoral de los peces es una combinación de elementos dermales y endocondrales. Los huesos dermales en la cintura pectoral de los peces de aletas radiadas (Actinopterygii) forman un arco justo detrás de los huesos operculares del cráneo. Estos huesos dermales incluyen el cleitrón, la clavícula y otros huesos que unen la cintura pectoral al cráneo. Los tiburones pierden estos huesos dermales, así como perdieron todo el dermatocráneo en el cráneo. Los tetrápodos también pierden muchos de los huesos dermales como parte del proceso de pérdida de la unión de la cintura pectoral al cráneo. Por lo tanto, en los tetrápodos la cabeza se mueve independientemente de las extremidades. Algunos tetrápodos retienen las clavículas como huesos pareados (Fig. 15) que se extienden desde el esternón hacia el humero. Un nuevo hueso dermal en la cintura pectoral, la interclavícula, aparece en Sarcopterygii y algunos tetrápodos. Este es un solo hueso que puede estar en la línea media entre las clavículas pareadas.

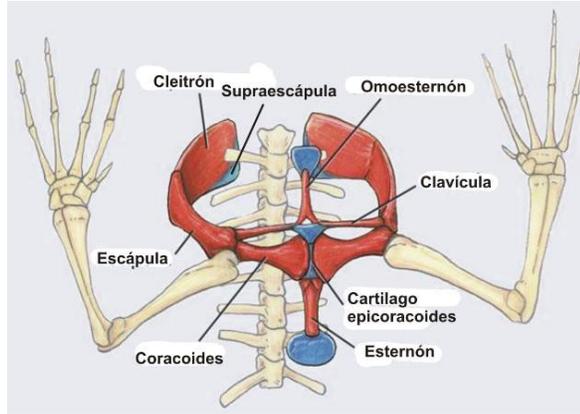


Figura 15. Vista ventral generalizada de la cintura pectoral de un anuro.

Los elementos endocondrales de la cintura pectoral pueden mantenerse cartilagosos como un escapulocoracoide o coracoescápula. Este material es osificado en actinopterigios derivados para formar un coracoides anterior de posición ventral y una escápula de posición más dorsal. En tetrápodos, estos elementos pueden osificar o mantenerse parcialmente cartilagosos. Los tetrápodos pueden adicionar una supraescápula dorsal a la escápula (Fig. 15-16).

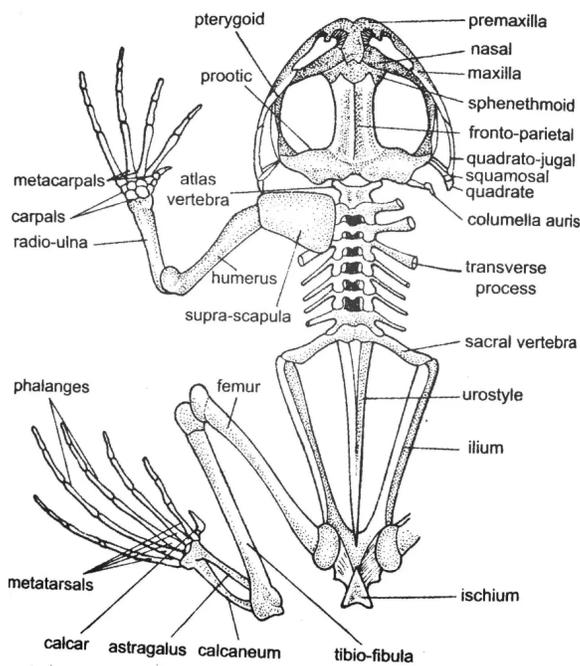
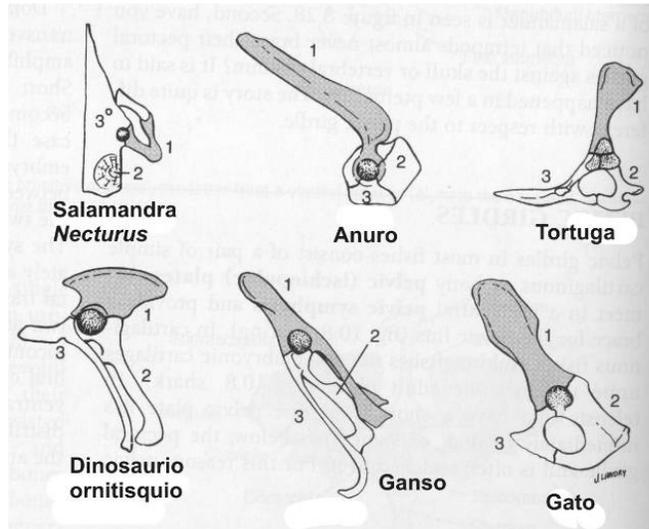


Figura 16. Vista dorsal de un anuro generalizado.

Las aletas pélvicas de los peces son simples bastones de cartilago o hueso que están suspendidas en el musculo (Fig. 7): placas isquiopúbicas o pubioisquiáticas. En actinopterigios derivados, esta cintura y sus aletas asociadas son de posición anterior en el cuerpo. Esta posición puede mejorar la habilidad de frenado de estas aletas. En algunos peces de aletas radiadas, la cintura pélvica está unida a la cintura pectoral, pero aun es ventral a las aletas pectorales (Fig. 7). Todos los tetrápodos (aquellos con patas) tienen tres huesos que forman la cintura pélvica (Fig. 11, 17). El hueso púbico o pubis esta direccionado hacia adelante y se mantiene cartilaginoso en muchos anamniótos. El isquion de dirección posterior y el ilion es el nuevo hueso en la pelvis de tetrápodos. Este está orientado dorsalmente y une la cintura pélvica a la vertebra sacra.



- 1. Ilión
- 2. Isquión
- 3. Púbis

Figura 17. Vista lateral (excepto en *Necturus*, en vista ventral) de la porción izquierda de la cintura pélvica de vertebrados. Los huesos numerados son los tres huesos que componen la cintura pélvica (en gris es el acetábulo). En *Necturus*, el isquion es un centro de osificación de una placa isquípúbica cartilaginosa y una costilla sacra se ve adherida al extremo dorsal del Ilión. No hay huesos dérmicos en las cinturas pélvicas.

Las aletas mediales y pareadas de los peces contienen los mismos elementos de apoyo. Los elementos más proximales son llamados pterigóforos basal y son típicamente más grandes y menos en cantidad que los elementos más distales llamados pterigóforos radiales. Diferentes materiales en los peces soportan las membranas de las aletas. Las ceratoquiritia están hechas de queratina y soportan las aletas de los tiburones y las rayas. En peces actinoptergios se encuentran las lepidotriquia, que son escamas pequeñas que se solapan entre sí. Las actinotriquia son espinas óseas que pueden estar presentes en el margen anterior de la aleta o reemplazar lepidotriquias a través de toda la aleta.

Las extremidades pareadas de los tetrápodos (aquellos con patas) comprenden un patrón estándar con un hueso seguido de un par de huesos y finalmente muchos huesos en serie (Fig. 18). La extremidad anterior tiene un húmero, el radio, la ulna (o cúbito), carpales (o carpianos), metacarpales y falanges. La extremidad posterior tiene un fémur, la tibia, la fibula (o peroné), tarsales, metatarsales y falanges. En algunos tetrápodos como los anuros y mamíferos ungulados, el radio y la ulna se encuentran fusionados, al igual que la tibia y la fibula (Fig. 18).

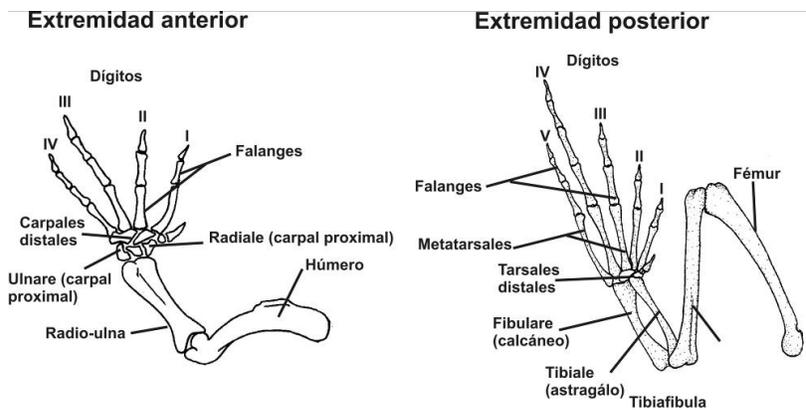


Figura 18. Extremidades anterior y posterior de un anuro, mostrando los diferentes elementos óseos que las componen.

Vertebrados amniótos (reptiles, aves y mamíferos)

Forma y arquitectura de las vértebras

En amniótos vivientes, el centrum es sólido, pero muchos tienen una superficie curvada para articularse con la vértebra anterior o posterior. La vértebra procélica (Fig. 6) es cóncava en el lado anterior del centrum y la vértebra opistocélica (Fig. 8) es cóncava en el lado posterior. Estos diseños dan flexibilidad a la columna vertebral y ambos diseños se pueden encontrar en Lepidosauria y Archosauria (incluyendo Aves). Vértebras heterocélicas son en forma de silla de montar, en la cual cada superficie es a la vez cóncava y convexa. Este diseño es extremadamente flexible en todas las direcciones y es muy típico de las

vértebras cervicales (las del cuello) en las aves. Los mamíferos vivos tienen centros vertebrales que son relativamente planos y las vértebras con este tipo de centro son llamadas acélicas (Fig. 6). La flexibilidad en las vértebras de mamíferos depende de la compresión de los discos intervertebrales que contienen remanentes del notocordio. Los grandes mamíferos con largos cuellos como las jirafas, frecuentemente tienen vértebras opistocélicas que le dan al cuello una mayor flexibilidad.

Las vértebras de los amniotas (como en todos los tetrápodos) tienen pre- y pos-cigopófisis (Fig. 8) que les permiten a las vértebras articularse entre ellas, brindando apoyo adicional y limitando el rango total y la dirección del movimiento del cuerpo. En mamíferos, las cigopófisis comienzan a curvarse, de modo que las facetas de la pre-cigopófisis se dirigen hacia arriba y atrás y las facetas de las pos-cigopófisis se curvan hacia abajo y adelante. Esto usualmente le da al cuerpo de los mamíferos un incremento de la flexión en sentido dorsal-ventral (fenómeno llamado **lordosis**). En los grandes ungulados (mamíferos con pezuñas), las cigopófisis son tan curvadas que ellas se unen entre sí apretadamente, limitando el movimiento del tronco (poca lordosis), lo cual se debe para evitar que el peso del animal doble la columna vertebral. Las serpientes también han reducido la movilidad de su columna vertebral. Con la pérdida de las extremidades, el tronco y la cola impulsan el cuerpo presionándolo contra el suelo, pero esto puede tender a hacer que el cuerpo se enrosque o ruede. En las serpientes evolucionaron una serie adicional de procesos en las vértebras para limitar la torsión. Estas estructuras únicas a ellas son llamadas cigósfenos (las cuales se proyectan hacia afuera en el lado anterior de una vértebra, por encima de la cigopófisis y el cigantro, la cavidad de los cigósfenos que entran en el lado posterior de las vértebras de serpientes) (Fig. 19).

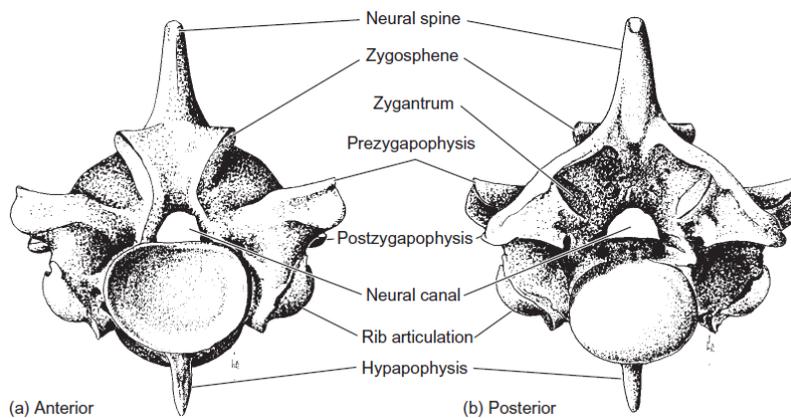


Figura 19. Vértebras del tronco de una serpiente en vistas anterior (a) y posterior (b). Además de entrelazarse antes y después de la cigopófisis, las serpientes tienen un conjunto adicional de procesos, el cigósfero y el cigantro, que se involucran para prevenir aún más el retorcimiento de la larga columna vertebral serpentina. Modificado de Kardong (2012).

Columna vertebral y sus regiones

La **región cervical** o cuello tiene una vértebra atlas (Fig. 20), con grandes facetas que se articulan a un único cóndilo en Lepidosauria y Archosauria, o a dos cóndilos occipitales en Mammalia. Esta tiene un gran canal neural debido a la reducción del centrum. Los amniotas también tienen otra vértebra cervical especializada llamada el axis (Fig. 21), la cual se articula por detrás con el atlas (Fig. 22). Esta vértebra tiene una gran espina neural y un proceso odontoide (*Gr.*, *odon* = diente; *oid* = parecido; Fig. 21) que entra en el atlas, permitiendo la rotación de la cabeza. Las vértebras cervicales tienen pequeñas costillas. En aves y mamíferos estas costillas se fusionan completamente a las vértebras formando pequeños pasajes llamados forámenes transversos (o canales vertebroarteriales) que protegen los vasos sanguíneos.

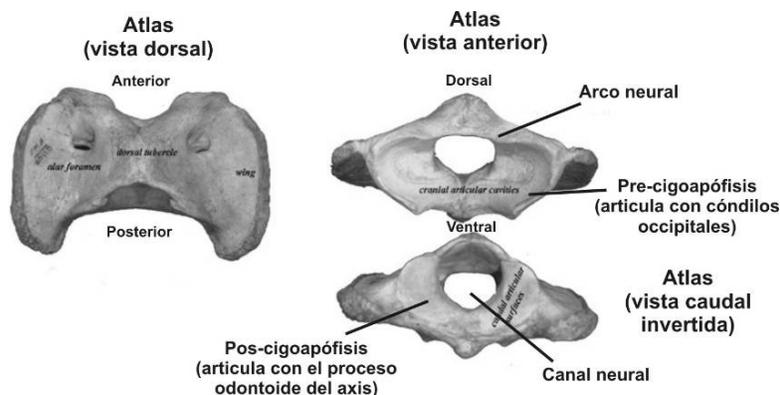


Figura 20. Vista dorsal, anterior y posterior (caudal) de la primera vértebra cervical, denominada atlas.

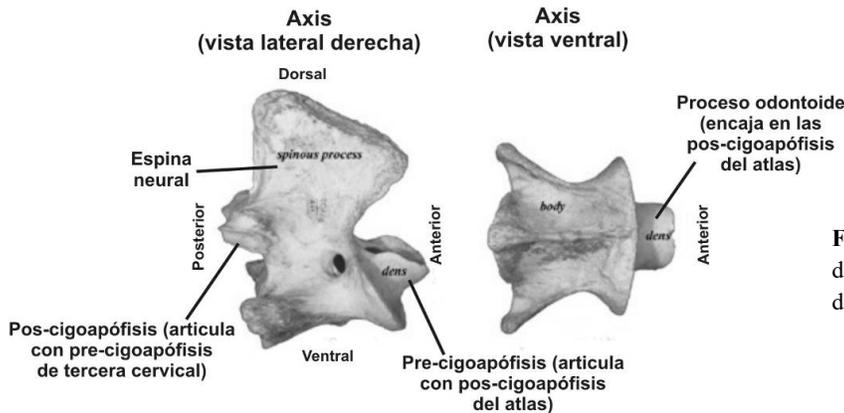


Figura 21. Vista lateral y ventral de la segunda vértebra cervical, denominada axis.

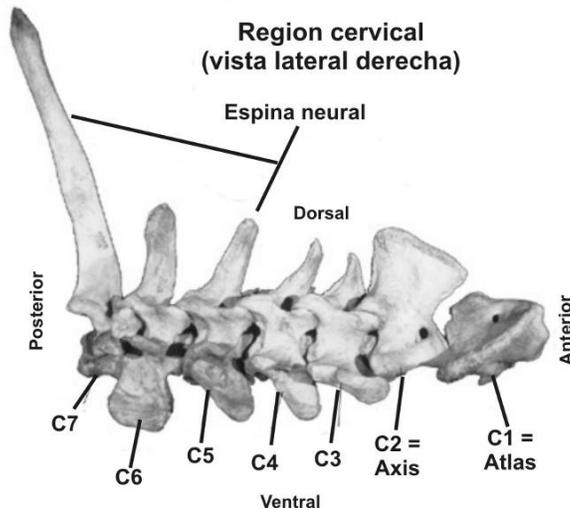


Figura 22. Vista lateral de la región cervical, mostrando todas las vértebras cervicales en mamíferos. Las dos primeras cervicales están especializadas (atlas y axis, respectivamente) para una adecuada unión del cráneo con el esqueleto axial y permitir la rotación de la cabeza.

La región del tronco no está diferenciada en lagartos y serpientes (Fig. 23). Los arcosaurios, las aves y los mamíferos han dividido el tronco en dos regiones funcionales: **región torácica** y **región lumbar** (Fig. 23). Las vértebras torácicas retienen las costillas verdaderas y tienen facetas transversas visibles donde dos cabezas de la costilla articulan (Fig. 23). Las vértebras lumbares son posteriores a las torácicas y no tienen costillas (Fig. 23). La ausencia de costillas incrementa la flexibilidad dorsal/ventral (lordosis) del cuerpo y le da espacio para las extremidades posteriores en amniótos con postura vertical (como las aves o el hombre). Las vértebras lumbares también tienen procesos transversos muy grandes.

Los amniótos tienen dos o más vertebras sacras que se unen a la cintura pélvica. Las aves y mamíferos han fusionado muchas de estas vertebras formando una estructura de apoyo más fuerte y estable para las extremidades posteriores. Las aves tienen un sinsacro, el cual está conformado por la fusión de las vértebras sacras a algunas de las vértebras torácicas y lumbares (Fig. 24), además de estar rodeado por los huesos de la cintura pélvica (pubis, ilion e isquion). Las vertebras caudales están ampliamente reducidas en tamaño y número en aves y mamíferos. Aunque en lagartos y la mayoría de arcosaurios estas vertebras tienen grandes espinas hemales, en aves y mamíferos no son notables estas espinas, ni los canales neurales y hemales, debido al reducido tamaño de sus vertebras caudales. En aves, el conjunto de pequeñas vertebras caudales, muy unidas entre sí, forman el pigóstilo (Fig. 24).

Esqueleto apendicular:

Entre los amniótos, ocurre una variación considerable en el esqueleto de la cintura pectoral. Sus huesos dermales incluyen la clavícula y la interclavícula. Esta última es un hueso no pareado en la línea media de la cintura. Las aves han fusionado las clavículas y las interclavículas en una estructura fuerte llamada la fúrcula (Fig. 25). La fúrcula asegura las alas y en algunas especies le da al pecho alguna elasticidad que puede ayudar a las aves en el vuelo o en la ventilación aérea. Los mamíferos de la subclase Theria han perdido la interclavícula. Los grandes ungulados han perdido la clavícula enteramente, mientras que los gatos y perros retienen exactamente un remanente de la clavícula que no está muy unida al resto de la cintura pectoral y “flota” en el tejido muscular. La serie de huesos endocondrales en los amniótos puede incluir una escápula (omóplato), una supraescápula, coracoides anterior y posterior.

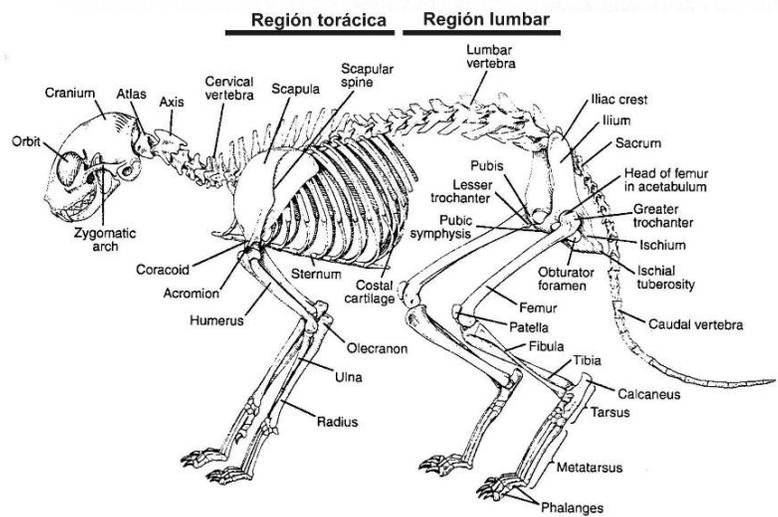
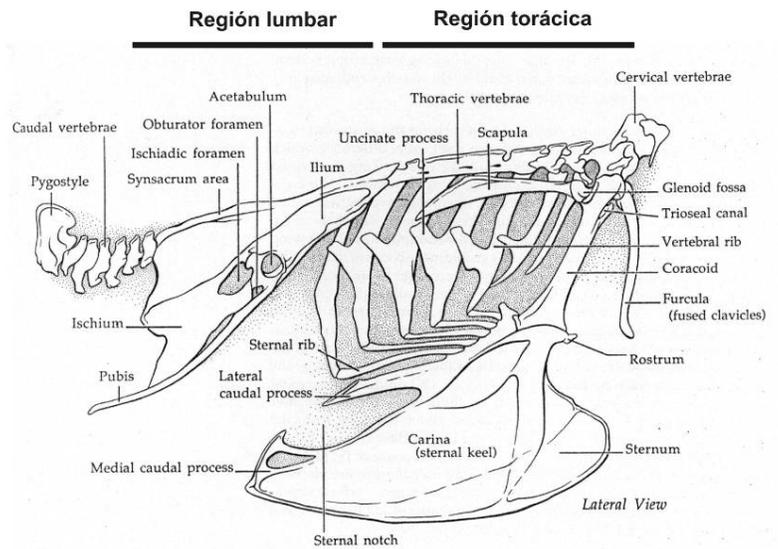
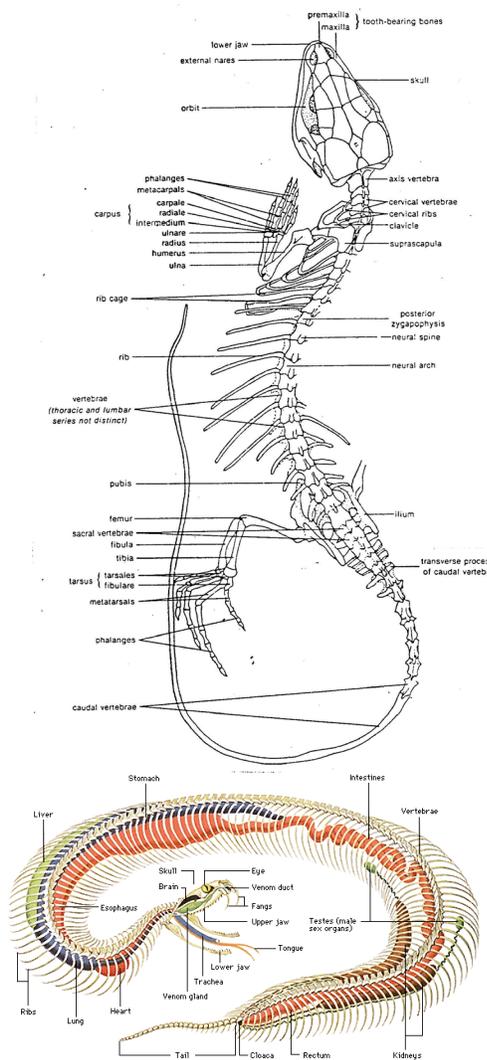


Figura 23. Esqueleto axial de tetrápodos mostrando las diferentes regiones vertebrales. Los lagartos (arriba izquierda) y las serpientes (abajo izquierda) no tienen diferenciadas las regiones funcionales torácica y lumbar, como si sucede en aves (arriba derecha) y mamíferos (abajo derecha).

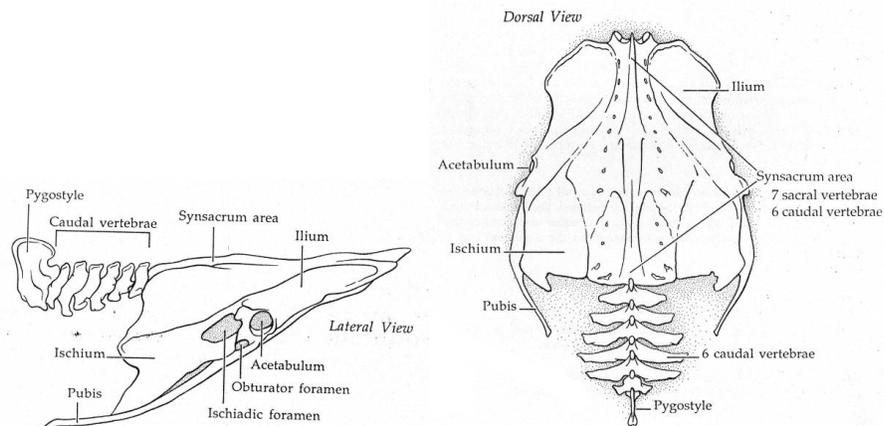


Figura 24. Vista lateral y dorsal de la región lumbar en aves. Esta región es una fusión de las vértebras torácicas, lumbares y sacras, con los elementos de la cintura pélvica. Modificado de Proctor & Lynch (1993⁷).

⁷ Proctor, N.S. & Lynch, P.J. 1993. Manual of ornithology: avian structure and function. Yale University Press, Ann Arbor, Michigan. 340 pp.

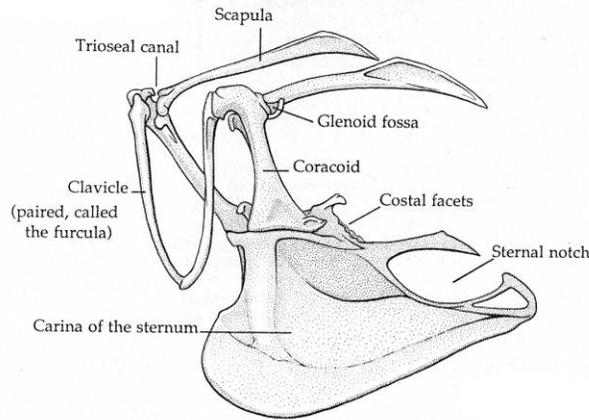


Figura 25. Vista lateral de la cintura pectoral y la región torácica (excluyendo las costillas y la región torácica de la columna vertebral) en aves. En la región ventral de la caja torácica, se encuentra el esternón, el cual presenta una proyección o proceso denominado quilla o carina del esternón; en este sitio se anclan los músculos pectorales grandes, necesarios para el vuelo. Modificado de Proctor & Lynch (1993).

Características únicas del esqueleto de mamíferos:

- Espina escapular** Solo en mamíferos terios. Parece una quilla medial (**Fig. 23**) de orientación ventral en la superficie dorsal de la escapula. La espina incrementa la superficie de sujeción de los músculos.
- Proceso coracoide** El único remanente del hueso coracoide posterior. Su tamaño varía en diferentes especies. Este se fusiona a la escapula justo por encima de la articulación del húmero.
- Acromion** Este es el punto de articulación de la clavícula. Es una proyección en el extremo distal de la espina escapular.
- Proceso olécranon** Este proceso es la región del “codo” en la ulna. Posterior a la articulación entre la ulna y el humero (**Fig. 26**)

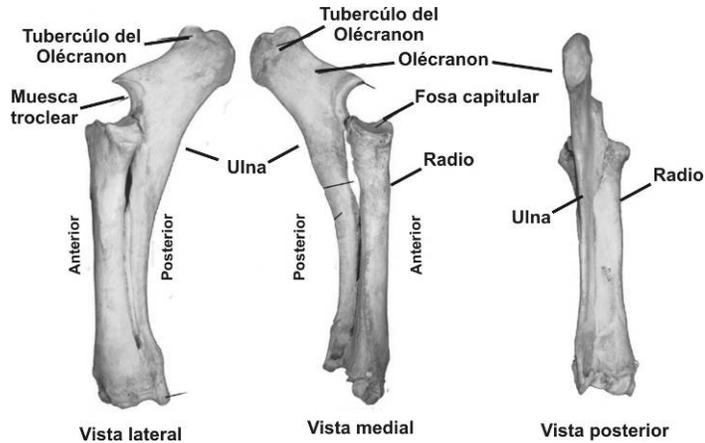


Figura 26. Vista lateral (izquierda) y medial (derecha) del complejo radio-ulna en mamíferos.

Postura en mamíferos:

La locomoción ambulatória o caminadora es el patrón de locomoción más simple en mamíferos. En los animales típicamente caminadores los metacarpales y metatarsales no están modificados y las extremidades anteriores y posteriores son de igual longitud. En este caso, los pies son plantígrados y usualmente están presentes los cinco dígitos; en este caso, las palmas y plantas de manos y pies están totalmente puestas sobre el substrato, con los dígitos también en esta posición (**Fig. 27A**). Cuando caminan los humanos y los osos (ejemplos de animales plantígrados) colocan todo el peso corporal sobre los dedos y las superficies ventrales de manos (palma de la mano) y pies (planta del pie).

La mayoría de mamíferos con extremidades ambulatorias (caminadoras) son capaces de correr (locomoción cursorial) y debido a esto, el patrón primitivo ambulatorio y la estructura del pie se ha modificado en varias formas. Especies que dependen ampliamente del correr para capturar sus presas o escapar de depredadores tienen extremidades especialmente adaptadas. A

medida que la longitud de la extremidad aumenta, también lo hace la longitud del paso. Muchos animales cursoriales son permanentemente digitígrados, con un pie digitígrado, donde los metacarpales y metatarsales nunca están en contacto con el substrato durante la locomoción (**Fig. 27B**). Los mamíferos digitígrados frecuentemente presentan una reducción en el número de dígitos y la elongación de los metacarpales y metatarsales. También es típico en animales con condición digitígrada, la alta capacidad de lordosis de su columna vertebral, la cual le permite al animal aumentar la velocidad locomotora colocando las patas traseras bien adelante cuando se está corriendo velozmente (ejemplo, la chita).

Los mamíferos con pezuña en sus patas ilustran la otra modificación del pie en los animales cursoriales: el pie ungulígrado (**Fig. 27C**). Estos animales tienen las falanges elevadas, de modo que solo las pezuñas están en contacto con el substrato. Las pezuñas son una extrema queratinización de las puntas de lo dígitos. Estos mamíferos tienen porciones (húmero y fémur) proximales (cerca al cuerpo) cortas y musculosas. Normalmente hay fusión del radio con la ulna y de la tibia con la fibula. Estos elementos más los metacarpales, metatarsales y falanges son muy elongados, y el número de dígitos se reduce ampliamente, hasta casos extremos como los equinos (caballos, cebras), los cuales corren apoyándose sobre la punta de un solo dedo. En estos mamíferos y en los digitígrados, la velocidad del correr también se debe a la eliminación de peso corporal a través de la eliminación de hueso o la fusión de muchos de ellos.

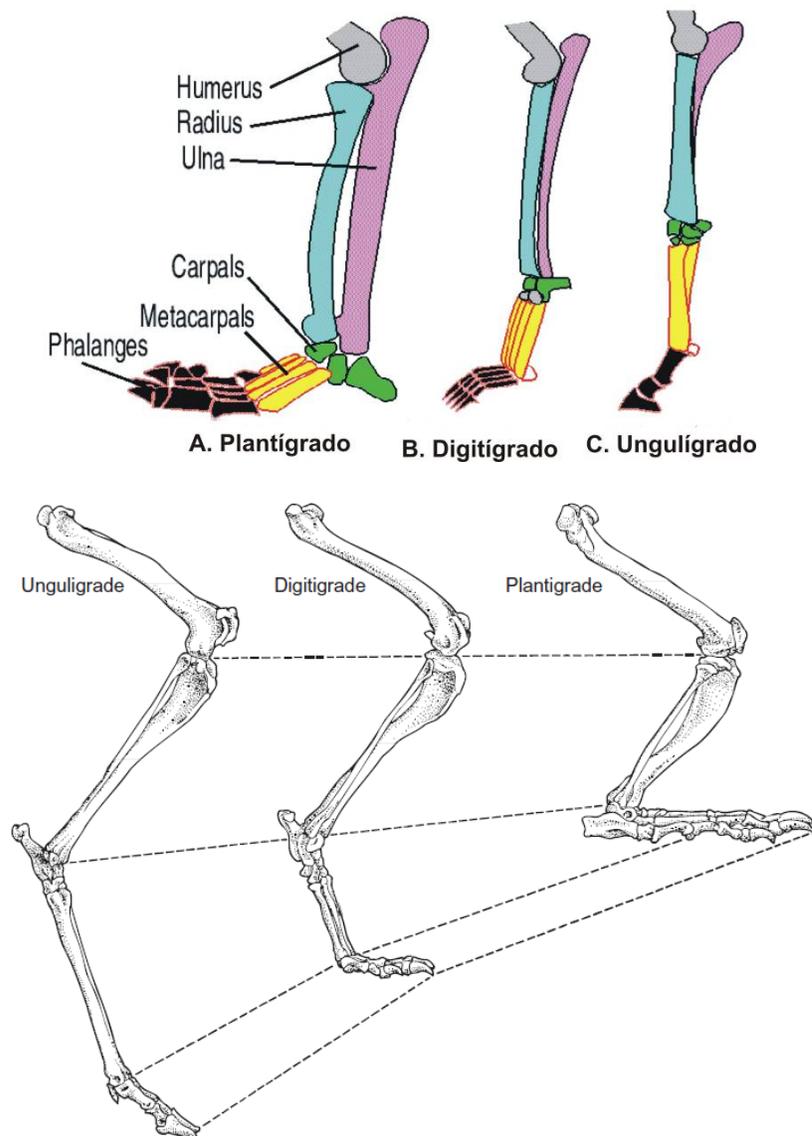


Figura 27. Tipos de posturas de los pies en mamíferos (A), lo cual produce extremidades posteriores relativamente más largas. Modificado de Kardong (2012).