

CAPÍTULO 3

Nociones básicas del esqueleto de los vertebrados para las identificaciones anatómicas y taxonómicas

Fernando J. Fernández y Ricardo S. De Mendoza

Introducción

Cuando las muestras arqueofaunísticas se encuentran en la mesa del laboratorio -luego de la elección del lugar de excavación del sitio arqueológico, la exhumación, la limpieza y rotulación de los materiales- inicia la identificación anatómica y taxonómica de los restos óseos y dentarios. Actualmente, existen técnicas moleculares de alta resolución que se pueden utilizar para identificar a los taxones recuperados de sitios arqueológicos: ADN y ZooMS (*Zooarchaeology by Mass Spectrometry*). Si bien se ha visto el uso de ambas técnicas en algunos trabajos (e.g., véase Brandt et al., 2018 y referencias allí citadas), la identificación taxonómica en base a la morfología de los dientes y huesos sigue siendo la más utilizada en el mundo entero porque es menos costosa (principalmente respecto al ADN, ya que ZooMS es bastante económica) y directa (no depende de enviar las muestras a laboratorios especializados). Razón por la cual, es de suma importancia contar con un conocimiento osteológico de los distintos grupos de vertebrados, además de comprender los distintos niveles de jerarquización diagnóstica de los elementos anatómicos (Salemme et al., 1991). El hecho que, desde una perspectiva morfológica, las descripciones de nuevas entidades taxonómicas se realicen en base a cráneos y dientes, revela que dichos elementos son los más diagnósticos a la hora de realizar identificaciones taxonómicas de género y especie. En orden de nivel diagnóstico siguen, por norma general, los huesos largos, luego las cinturas, finalmente, la columna vertebral y sus anexos, costillas y esternón (Salemme et al., 1991).

Una vez que se alcanza un conocimiento global de los distintos grupos de vertebrados, eje de este capítulo, resulta sumamente necesario apoyarse en muestras esqueléticas comparativas con asignaciones taxonómicas precisas, guías y atlas osteológicos reconocidos y fotometrías de modelos 3D de esqueletos para realizar identificaciones correctas. Cabe destacar que la cátedra de Zooarqueología cuenta con una colección osteológica y tafonómica,

donada por Luciano J.M. “Pepe” De Santis+, Luís M. del Papa y Fernando J. Fernández, para el desarrollo de este tema y de tafonomía en la parte práctica.

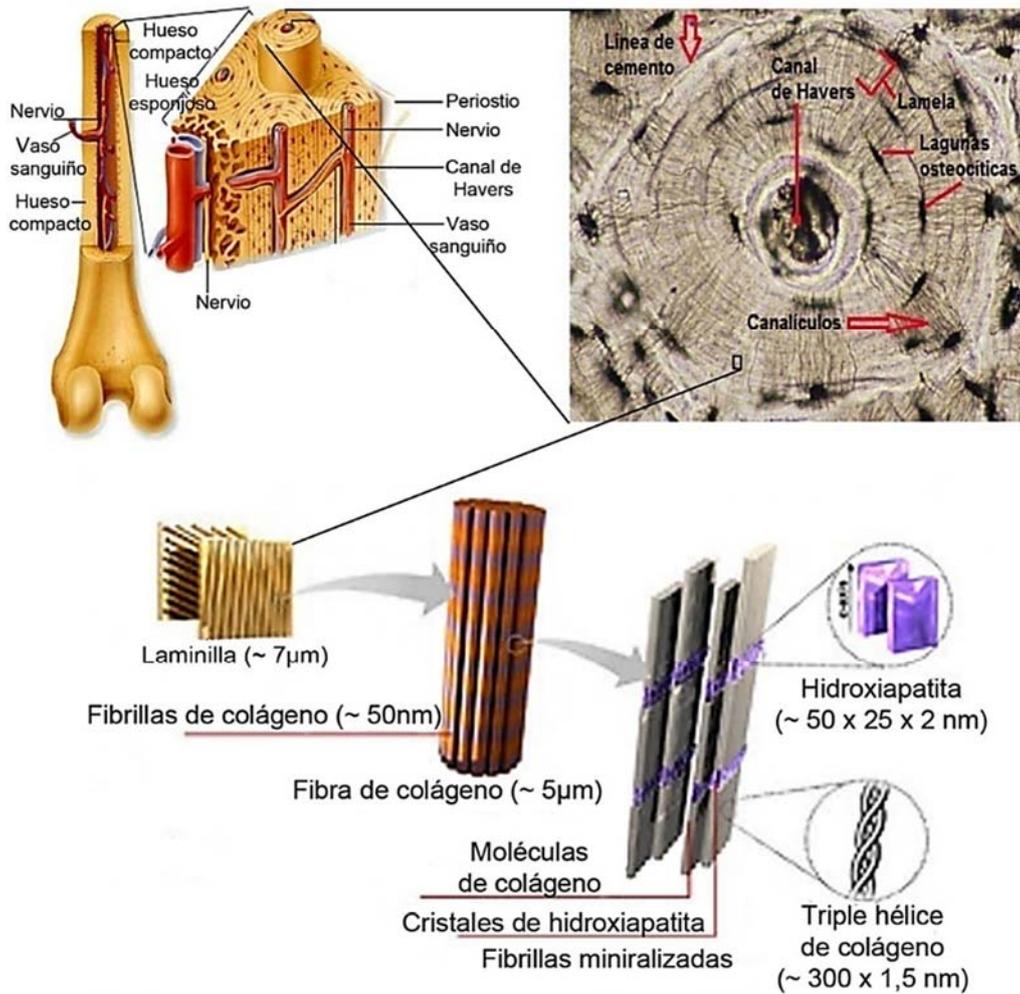
En este capítulo se trata la osteología de los grupos de vertebrados que son frecuentes en los sitios arqueológicos de América, principalmente América del Sur, con el objetivo central de aportar herramientas que permitan realizar determinaciones taxonómicas. Se hace énfasis en los niveles de diagnóstico que posee cada elemento anatómico por grupo de vertebrados, en base a guías osteológicas y libros de anatomía comparada (e.g., Gravilov, 1958; Romer, 1972; Grasse, 1976; Pirlot, 1976; Bracegirdle y Milles, 1981; Carrol, 1997; Kardong, 1998; Weichert, 2009; Hickman et al., 2010).

Composición y estructura del hueso y del cartílago

Los cartílagos y los huesos son tejidos conectivos mineralizados. Tienen depósitos de sales inorgánicas y fibras proteicas en la matriz. Los tejidos cartilaginosos y óseos se diferencian en el tipo de célula. Los primeros tienen condrocitos y los segundos osteocitos, además de células formadoras de hueso llamadas osteoblastos y células destructoras de hueso denominadas osteoclastos. El cartílago y el hueso varían en la composición de las sales minerales de la matriz, el primero está compuesto por sulfato de condroitina y el segundo por fosfato de calcio (hidroxiapatita). Ambos difieren en la vascularización, el cartílago es avascular y el hueso está vascularizado. Finalmente, se distinguen en cuanto a su microarquitectura, el hueso puede estar muy ordenado en osteonas y el cartílago es menos organizado. Estas diferencias, en la composición y estructura de ambos tejidos, se traducen en que los huesos son mucho más resistentes ante los agentes postdepositacionales (véase Capítulo 4); por ende, se conservan mucho mejor que los cartílagos en el registro arqueológico y paleontológico. Por esta razón, son poco frecuentes los hallazgos de esqueletos de peces cartilaginosos o condricios en sitios arqueológicos y paleontológicos. De este grupo, empero, son comunes los registros de los dientes, cuya cubierta mineral, llamada vitrodentina, es muy dura.

La estructura del hueso consta de dos partes: una orgánica que representa entre el 30 y el 40% y está formada por fibras (proteínas) de colágeno; y otra inorgánica que constituye entre el 60 y el 70% restante y está compuesta por cristales de hidroxiapatita (Figura 3.1). La unidad fundamental de la microestructura del hueso compacto se llama osteona o sistema de Havers (Figura 3.1). Las osteonas mejor configuradas se encuentran en la diáfisis de los huesos largos, están compuestas por un canal de Havers ubicado en el centro, alrededor del cual se agrupan, de forma concéntrica, las laminillas que presentan la matriz orgánica e inorgánica previamente mencionada y las lagunas osteocíticas que contienen a las células óseas. Las osteonas se conectan entre sí por los conductos o canalículos de Volkmann, portadores de vasos sanguíneos (Figura 3.1).

Figura 3.1



Nota. Estructura del hueso. Modificado de Cantero et al. (2015: figura 1) y Retales de Ciencia (2022).

Tipos de huesos

Largos: estilopodio (húmero y fémur), zeugopodio (cúbito, radio, tibia y peroné) y partes del autopodio como metapodio (metacarpo y metatarso) y acropodio (falange).

Cortos: basipodio (carpo y tarso).

Planos: cráneo, esternón, costilla, cintura.

Irregulares: vértebras.

Sesamoideos: patela o rótula, pisiforme.

Tipos de osificación

Autostósica / Endocondral: la osificación se produce de forma indirecta, mediante un molde de cartílago (e.g. huesos largos y algunos huesos del cráneo, como los huesecillos del oído medio y huesos de la base).

Alostósica / Dérmica / Intramembranosa: contrariamente, en este caso, la osificación es directa. Se forma el hueso de revestimiento o de membrana (e.g. huesos de la bóveda craneana, huesos del arco mandibular a excepción de los citados en el caso anterior, placas del exoesqueleto).

Funciones

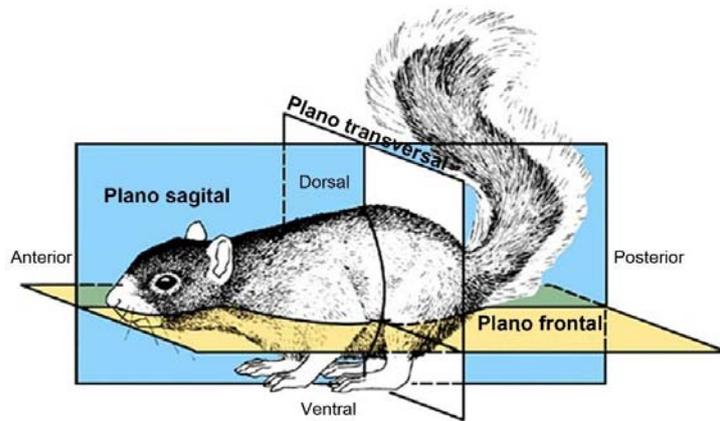
- Sostén: estilopodio, zeugopodio y autopodio.
- Locomoción: estilopodio, zeugopodio, autopodio, cinturas y columna vertebral (en casos excepcionales como en ofidios).
 - Protección y soporte: cráneo, columna vertebral, esternón, costillas y sesamoideos.
 - Producción sanguínea: epífisis de los huesos largos.
 - Reserva de grasa: diáfisis de los huesos largos.

Planos de simetría

En animales con simetría bilateral se distinguen los siguientes planos (Figura 3.2):

- Plano sagital: divide al cuerpo en dos laterales especularmente idénticos (izquierda y derecha).
- Plano transversal: separa al cuerpo en sus partes anterior (craneal) y posterior (caudal).
- Plano frontal (o coronal): divide al cuerpo en la mitad dorsal (superior) de otra ventral (inferior).

Figura 3.2

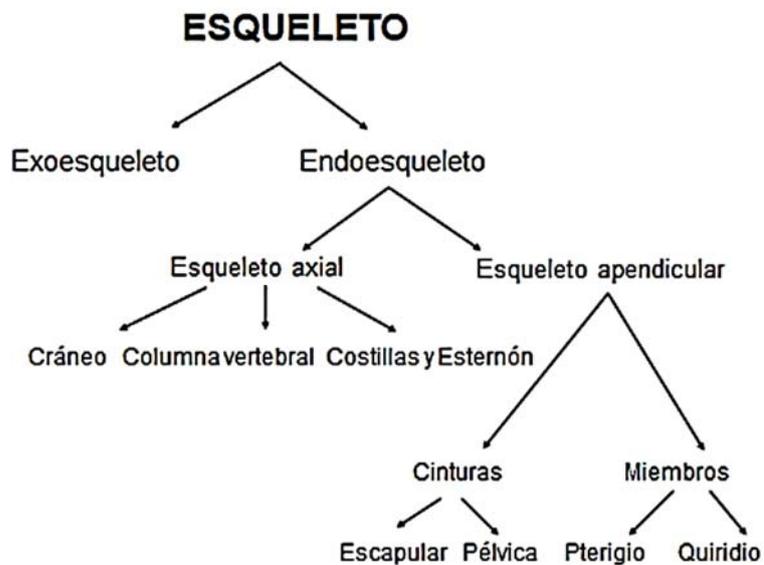


Nota. Planos de simetría en un vertebrado. Modificado de Hickman et al. (2010: figura 9-2).

Esqueleto

La Figura 3.3 muestra la clasificación general del esqueleto de los vertebrados con sus niveles y divisiones. A lo largo de este capítulo nos vamos a detener en cada una de sus partes.

Figura 3.3



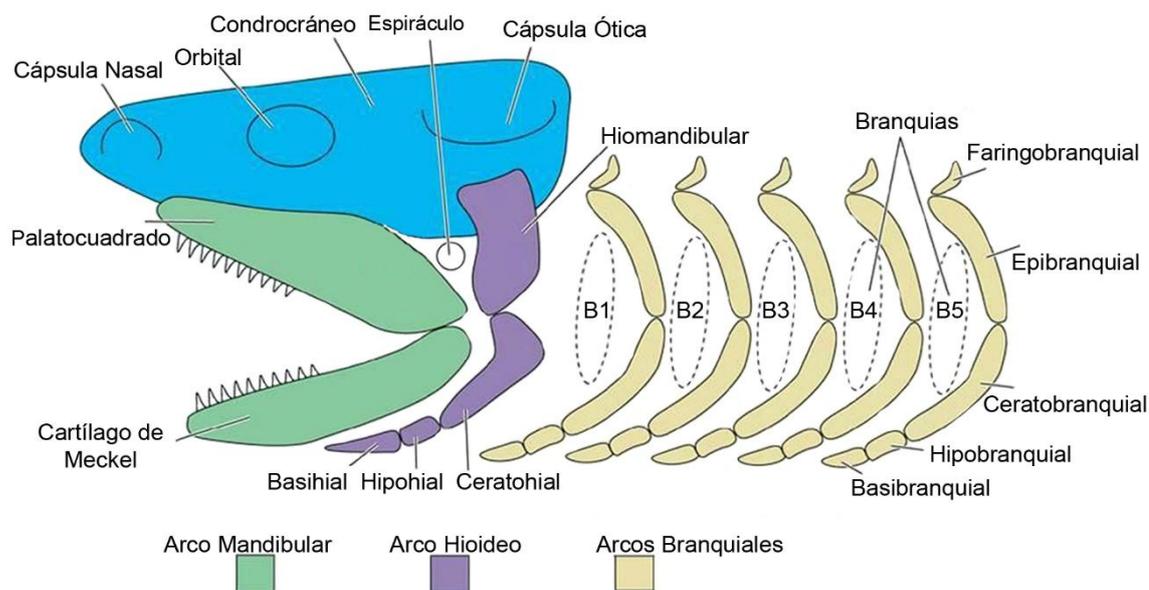
Nota. Esquema general sobre las divisiones del esqueleto de los vertebrados.

Cráneo

Está dividido en dos partes con diferentes orígenes y funciones. La porción del cráneo que encierra y protege al cerebro y a los principales órganos de los sentidos se denomina neurocráneo y la parte del cráneo que se encuentra en relación con la primera porción de los sistemas digestivo y respiratorio es el esplanocráneo (Figura 3.4). El nivel elevado de diagnóstico del cráneo permite asignar restos a nivel de género o especie.

No nos detendremos en el cráneo de los condricios porque, como se mencionó previamente, sus restos esqueléticos no son frecuentes en el registro arqueológico y paleontológico porque su estructura y composición de cartílago les confieren poca conservación, a excepción de los ejemplares de gran tamaño cuyo esqueleto está altamente calcificado (véase Capítulo 2). De este grupo, únicamente, usaremos el esquema de un ejemplar de Selachimorfos o Selachimorpha (tiburones o escualos) que ilustra las divisiones del cráneo y sus partes (Figura 4), a partir del cual resulta didáctico para explicar las osificaciones que se presentan en los demás vertebrados.

Figura 3.4



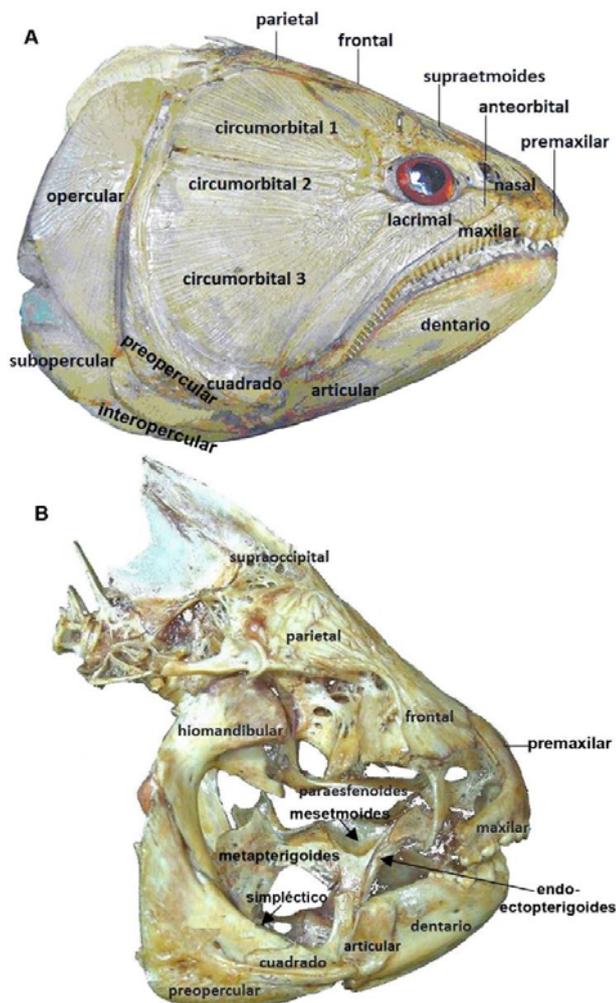
Nota. Esquema del cráneo de un condricio Selachimorpha con sus divisiones. Modificado de Liem et al. (2001: figura 7.3).

Peces óseos: Teleósteos

En los Actinopterigios del grupo Teleósteos, el cráneo es tropibásico (las trabéculas están fusionadas en la zona orbitotemporal con agujero hipofisario pequeño, distancia interorbital angosta y cavidad cerebral ubicada hacia atrás), presenta numerosas osificaciones y son el grupo de vertebrados con mayor cantidad de huesos en el cráneo (Figura 3.5). En este apartado nos detendremos en los huesos que se encuentran con mayor frecuencia en los

sitios arqueológicos, tanto sea por su conservación o por su mejor determinación. En la región naso-etmoidal tenemos, como elementos conspicuos, al mesetmoides, los ectetmoides y los nasales (Figura 5). En la región fronto-orbital se destacan, entre otros huesos, las placas escleróticas, lacrimal, orbitosfenoides, paraesfenoides (también abarca regiones vecinas), frontales, prefrontales y una serie de circunorbitales (Figura 3.5). En la región esfeno-parietal-ótica se distinguen los parietales, esfenóticos (postfrontal), intercalar, proótico y los perióticos -principalmente epiótico, opistóticos y pteróticos- (Figura 3.5). En la región occipital tenemos al supraoccipital, el basioccipital y los exoccipitales, sin cóndilos de articulación con la columna vertebral (Figura 3.5).

Figura 3.5



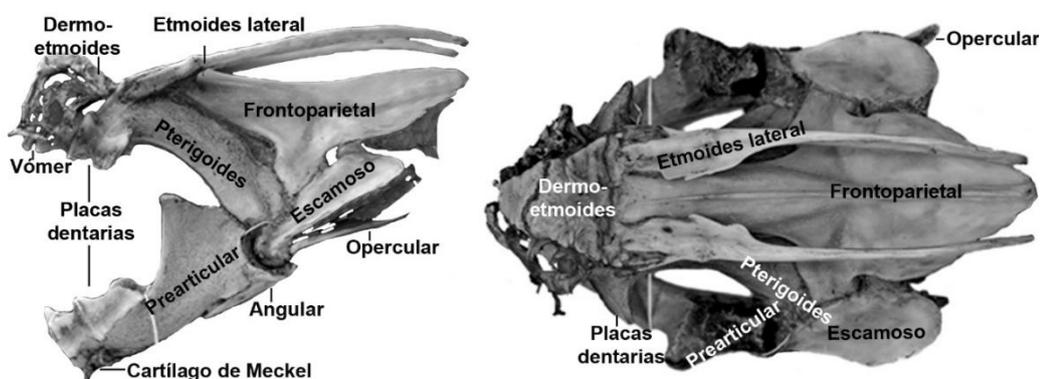
Nota. Cráneos de peces Characiformes. El cráneo de un dorado, *Salminus brasiliensis* (A), con las series orbitales y operculares. El cráneo de un pacú, *Myleus pacu* (B), no presenta las mencionadas alostosis para poder observar los huesos del arco hioideo, el paraesfenoides y los pterigoides. Modificado de Teisaire et al. (2010: figuras 10 y 12).

En el borde externo del palatocadrado (Figura 3.4), a ambos lados, se osifican el premaxilar, maxilar y cuadrado. En los bordes internos del mencionado cartílago se osifican

los palatinos, los endopterigoides, los ectopterigoides y los metapterigoides. Sobre el cartílago de Meckel (ver Figura 3.4) se osifican el dentario, angular, suprangular, esplenial y articular. El cuadrado, metapterigoides y articular son las únicas autostosis de esta serie. En el arco hioideo (ver Figura 3.4) se osifican, como elementos conspicuos, el hiomandibular y el simpléctico. Los peces óseos presentan un grupo de huesos alostósicos que cubren y protegen a las branquias llamados operculares -opercular, preopercular, subopercular e interopercular (solo en teleósteos)- que varían morfológicamente en los distintos grupos taxonómicos, por lo que ostentan un alto nivel de diagnosis (Figura 3.5). El opercular, el de mayor superficie, es altamente reconocible por presentar la cavidad que articula con el hiomandibular. El preopercular, también, es de fácil determinación porque lleva los surcos por donde pasa la línea lateral en su recorrido por el cráneo.

Entre los Sarcopterigios, el Dipnoo sudamericano, *Lepidosiren paradoxa*, presenta un cráneo platibásico (las trabéculas están separadas en la región orbitotemporal con agujero hipofisario y distancia interorbital amplia, falta el tabique interorbital y la cavidad cerebral se extiende hacia adelante, hasta las cápsulas nasales con base ancha). Es un cráneo poco osificado y con numerosas fusiones (Figura 3.6). Los parietales y los frontales se unen y forman un hueso grande en la bóveda llamado frontoparietal y, a ambos lados, se destacan dos varillas largas correspondientes a los etmoides laterales o ectetmoides o frontoparietales laterales. Además, se osifican los prevomeres y los pterigopalatinos portadores de placas dentarias, el paraesfenoides y los exoccipitales. En este pez pulmonado se osifica el escamoso, pero no el cuadrado (Figura 3.6). Asimismo, se observan un par de costillas cefálicas que son el resultado de tres vértebras asimiladas al cráneo. La mandíbula la constituye el esplenial, portador de placas dentarias configuradas para triturar los alimentos. La articulación mandibular, en este caso, se produce entre el esplenial y un articular cartilaginoso, con pocas posibilidades de hallarse en los sitios. En la región del opérculo se distinguen un opercular y un subopercular.

Figura 3.6



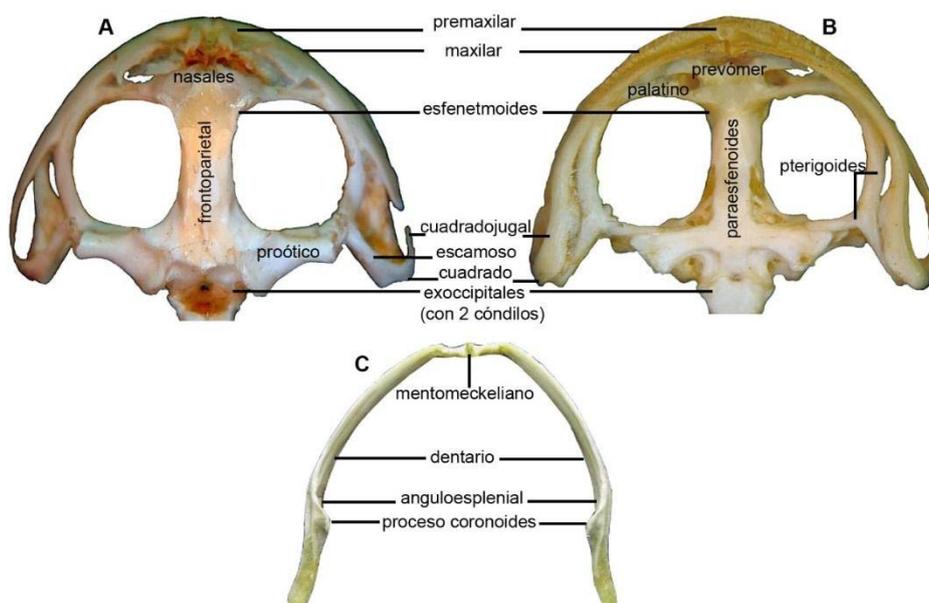
Nota. Vistas lateral y dorsal del cráneo del pez pulmonado *Lepidosiren paradoxa*. Modificado de Machado et al. (2010: figuras 2 y 3).

Anfibios anuros

Las ranas y sapos presentan un cráneo platibásico (Figura 3.7). Tienen, asimismo, pocas osificaciones, entre sus órbitas se observa el frontoparietal, dorsal al esfenetmoides. Por delante se encuentran los nasales y en la parte anterior de la quijada superior los premaxilares, seguidos de los maxilares y los cuadradoyugales, estos contactan con los escamosos y estos con los proóticos. Posteriormente, se hallan los exoccipitales con dos cóndilos. En el paladar se observan los prevómeres a veces dentados, los palatinos y un gran paraesfenoides en forma de “T” que contacta los pterigoides.

Con los tetrápodos aparece el oído medio formado por la columela (o estribo), el cual deriva del hiomandibular (elemento destacado del arco hioideo) de los peces. La mandíbula exhibe un dentario extendido como elemento notorio, además, presenta el anguloesplénial, el mentomeckeliano y el cartílago de Meckel, que raramente persiste en el registro fósil (Figura 3.7). La quijada inferior en los anuros no lleva dientes y en el caso de los sapos (Bufonidae), tampoco lo hace la quijada superior.

Figura 3.7



Nota. Vistas dorsal (A) y ventral (B) del cráneo y mandíbula (C) de un anuro. Modificado de Teisaire et al. (2010: figuras 1 y 2).

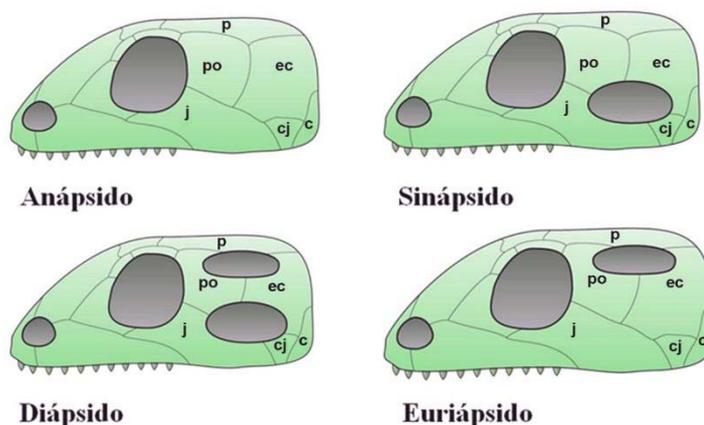
Reptiles

Aunque en este volumen se utiliza una clasificación sistemática tradicional (véase Capítulo 2) y, según este marco, se abordará el presente capítulo. Cabe mencionar que “Reptiles” no es un grupo natural, es decir que no incluye a todos los descendientes del mismo ancestro común, ya que excluye a las Aves (que tradicionalmente ocupaban su propia clase independiente). Cocodrilos y Aves conforman el grupo Arcosauria y están más emparentados entre sí respecto del resto de los reptiles. El grupo natural conformado por todos los

descendientes del ancestro en común de los reptiles, es decir que incluye a las aves, se denomina Sauropsida.

En reptiles, el cráneo es tropibásico. La clasificación tradicional de los reptiles se realiza en base a las vacuidades (fenestras) o arcos temporales (Figura 3.8). Los cráneos cerrados, sin fenestras temporales, se denominan anápsidos y están representados por Cotilosaurios extinguidos en el Mesozoico. Los cráneos que poseen la vacuidad superior, delimitada por el parietal (arriba) y por el postorbital y escamoso (abajo) se llaman euriápsidos y están constituidos por grupos marinos (plesiosaurios, ictiosaurios) extinguidos en el Mesozoico. Los cráneos de tipo diápsido son aquellos que tienen dos fenestras temporales, la superior (igual que el caso anterior) y la inferior delimitada por el postorbital y el escamoso arriba y el yugal más el cuadradoyugal abajo. Estos cráneos existen en numerosas formas extinguidas y actuales, como en los cocodrilos y en los saurios; también en las aves. En la actualidad los euriápsidos y algunos grupos, que tradicionalmente estaban comprendidos en los anápsidos, como los quelonios, se los considera diápsidos porque han perdido las fenestras secundariamente. Finalmente, los cráneos con una fenestra inferior se denominan sinápsidos y están representados por los reptiles mamíferoides, mamíferos primitivos y actuales, aunque en estos últimos están modificados por pérdida del postorbital y el cuadradoyugal.

Figura 3.8

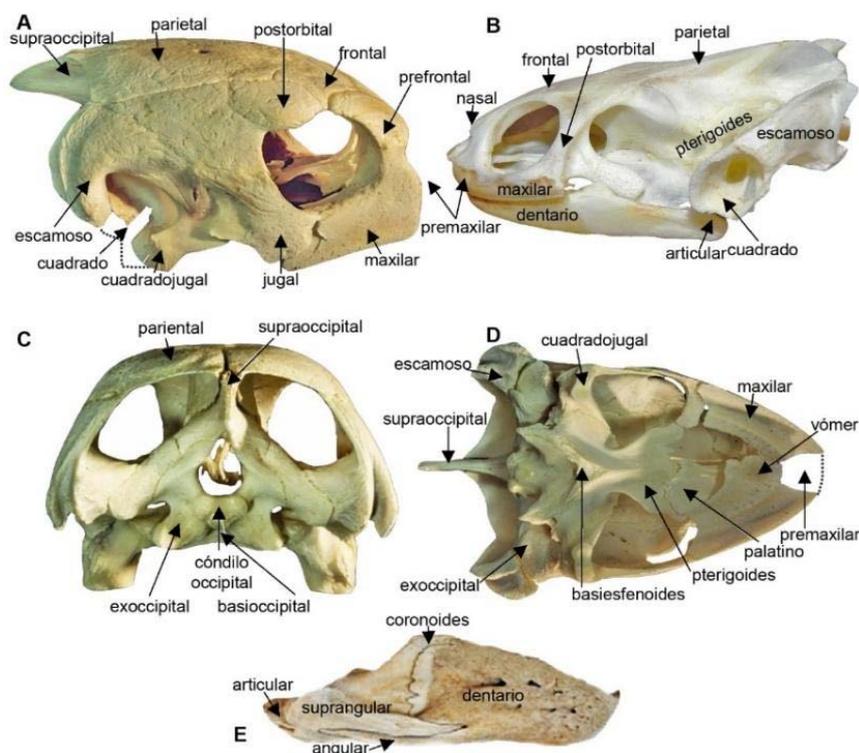


Nota. Clasificación tradicional del cráneo de los “reptiles” en base a las fenestras temporales. Abreviaturas: c = cuadrado; cj = cuadradoyugal; ec = escamoso; j = yugal; p = parietal; po = postorbital. Modificado de Paleontología y Evolución de la UCM (2014: figura 1).

Entre otras características craneales que comparten todos los reptiles se destacan la presencia de un cóndilo occipital (pueden intervenir uno o dos huesos, como basioccipital y exoccipitales) para articular con la primera vértebra cervical llamada atlas y la presencia de estribo en el oído medio. En los reptiles no osifican la mayor parte de las autostosis del cráneo, es decir que en el adulto los etmoides y los esfenoideos permanecen cartilagosos. Las únicas autostosis presentes son el cuadrado, pleuroesfenoideos (que cierra por delante la cavidad encefálica), articular y, en saurios y quelonios, el epipterigoides (osificación del proceso ascendente del palatocadrado).

Quelonios o Testudinos: evolutivamente las tortugas son consideradas diápsidos, aunque presentan un cráneo cerrado como los anápsidos (Figura 3.9A). Algunos grupos de tortugas pueden presentar emarginaciones (Figura 3.9B). Poseen un supraoccipital que termina en forma de espina, más o menos destacada según el grupo. En la conformación del cóndilo occipital intervienen el basioccipital y los exoccipitales (Figura 3.9C). El cuadrado es inmóvil, condición llamada monimostília. Los quelonios poseen cierta extensión ventromedial de los premaxilares y maxilares (Figura 3.9D), sin llegar a formar un paladar secundario. Las tortugas pleurodiras tienen una morfología muy particular que las distinguen fácilmente de las criptodiras. Por ejemplo, la presencia de los huesos nasales y los premaxilares, los maxilares y los postorbitales más reducidos debido a una notable emarginación, los pterigoides se observan desde la vista lateral del cráneo, aunque también en su base (Figura 3.9B). La mandíbula en ambos grupos de quelonios poseen numerosos huesos y ninguno lleva dientes, aunque el dentario, al igual que el premaxilar y el maxilar, es robusto y con bordes filosos (cubierto de una ranfoteca córnea) que les permiten cortar sus alimentos (Figura 3.9E y B).

Figura 3.9

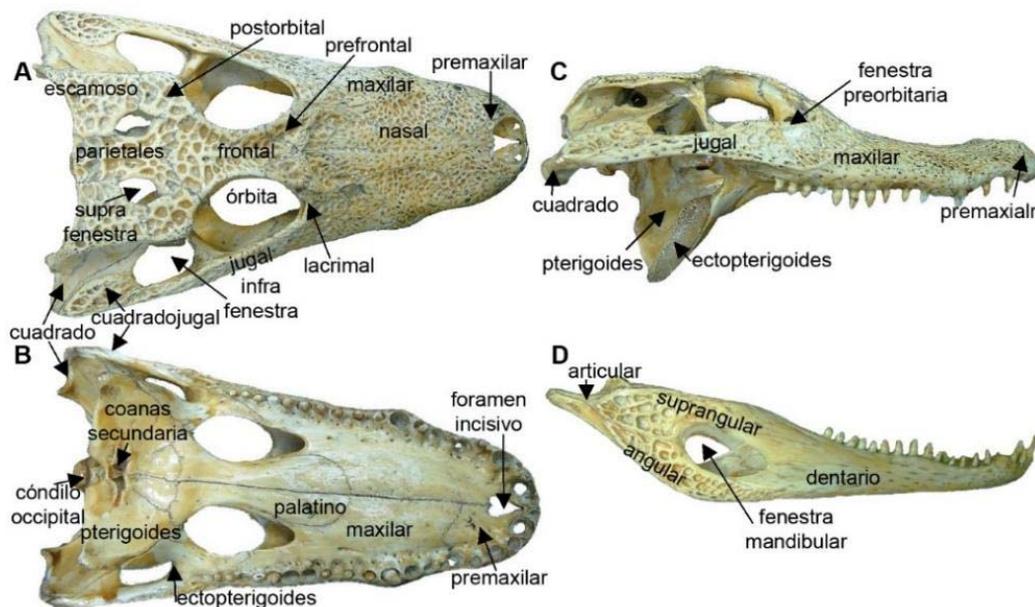


Nota. Vistas lateral del cráneo de una tortuga marina criptodira, *Chelonia mydas* (A) y de una pleurodira fluvial *Hydromedusa tectifera* (B), vistas posterior (C) y ventral (D) del cráneo y labial de mandíbula (E) de *C. mydas*. Modificados de Huerta (2017: figura 2) y Cáceres Murrie et al. (2019: figuras 3-5).

Crocodilios: los cocodrilos tienen un cráneo diápsido con dos fenestras temporales, además de las fenestras preorbitaria y mandibular (Figura 3.10), características de los

arcosaurios (cocodrilos y aves). Estos reptiles poseen paladar secundario por la extensión ventro-medial de los premaxilares, maxilares, palatinos y pterigoides, donde se ubican las coanas secundarias (Figura 3.10). En la conformación del cóndilo occipital de los cocodrilos interviene únicamente el basioccipital (Figura 3.10). El cuadrado es inmóvil (monimostília). El premaxilar, maxilar y dentario de estos reptiles tienen alvéolos que portan dientes tecodontes (ver más adelante). La mandíbula de los cocodrilos presenta numerosos huesos y, como se mencionó, tiene una vacuidad llamada fenestra mandibular (Figura 3.10).

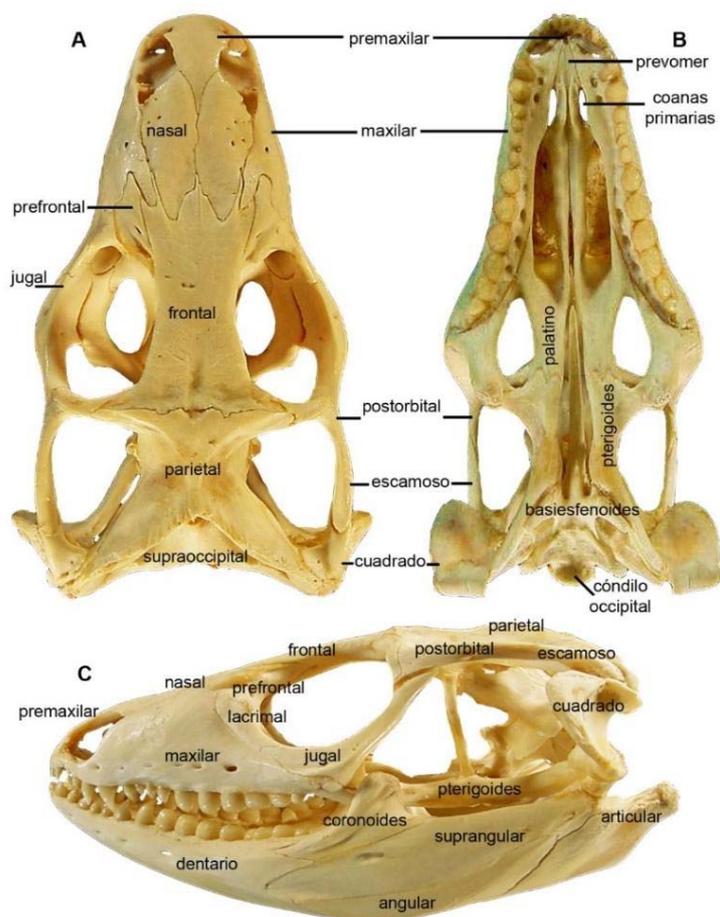
Figura 3.10



Nota. Vistas dorsal (A), ventral (B) y lateral (C) del cráneo y mandíbula (D) de un cocodrilo *Caiman*. Modificado de Teisaire et al. (2010: figuras 3-6).

Saurios o larcertilios: los lagartos y lagartijas presentan un cráneo diápsido modificado, con dos vacuidades temporales, aunque con la infrafenestra abierta por la ausencia del cuadradojugal (Figura 3.11). Los saurios no tienen paladar secundario. En la conformación del cóndilo occipital intervienen el basioccipital y los exoccipitales (Figura 3.11). El cuadrado es móvil respecto de la región ótica (estreptostília), lo que permite mayor apertura de la boca. La mandíbula presenta todos los huesos que osifican sobre el cartilago de Meckel (Figura 3.11).

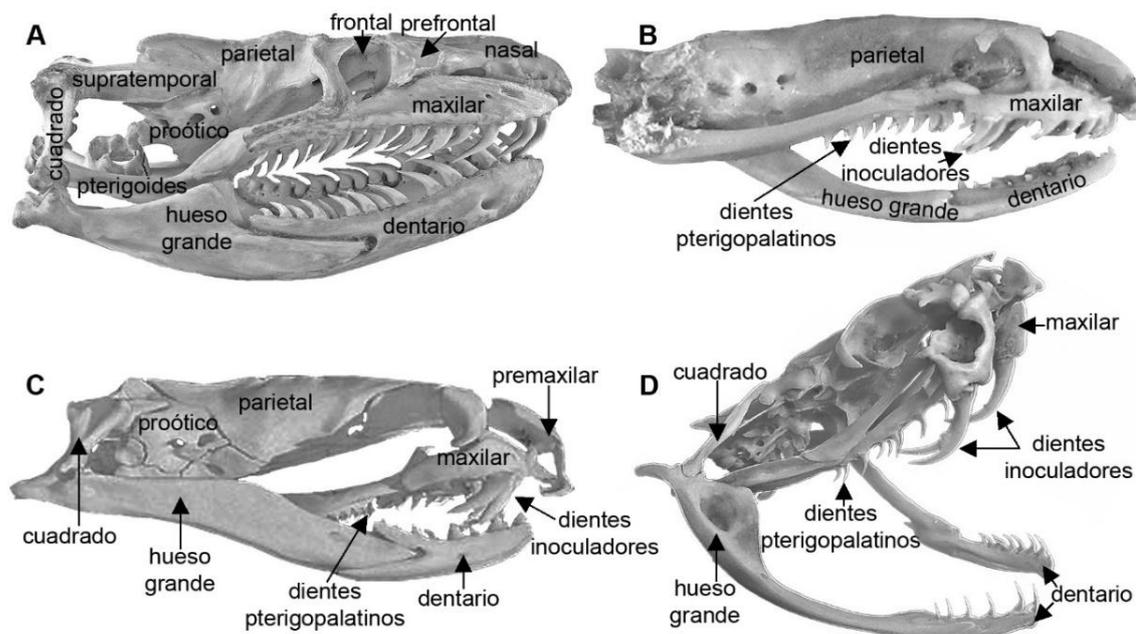
Figura 3.11



Nota. Vista dorsal, ventral y lateral (con mandíbula) del cráneo de un saurio, *Salvator rufescens*. Modificado de Montero et al. (2004).

Ofidios: las serpientes o víboras pertenecen, junto con los saurios, al grupo de reptiles escamados, por lo que comparten varias características con éstos, tales como ausencia de paladar secundario, un cóndilo occipital formado por el basioccipital y los exoccipitales y cuadrado móvil (estreptostílico). Los ofidios tienen un cráneo diápsido tan modificado que resulta difícil distinguir los límites de las fenestras temporales (Figura 3.12), dado que se pierde el yugal, el cuadradoyugal y el posorbital. El escamoso no se encuentra y su posición es reemplazada por el supratemporal (Figura 3.12). En este grupo de reptiles, los pterigopalatinos (fusión de los pterigoides y los palatinos) pueden llevar dientes y, en aquellas con diente inoculador móvil, el maxilar está reducido para portar ese diente y se vuelve móvil respecto del resto del cráneo (Figura 3.12D, ver más adelante). Una característica particular de los ofidios es que la mandíbula presenta, posteriormente al dentario (con sus dientes acrodontes), un hueso llamado grande formado por la fusión de varios elementos (Figura 3.12).

Figura 3.12



Nota. Vistas laterales de cráneos y mandíbulas de ofidios: aglifa, *Eunectes* (A), opistoglifa, *Phalotris* (B), proteroglifa, *Micrurus* (C) y solenoglifa, *Crotalus* (D). Modificados de Klaczko et al. (2016: figura 1) y Berkovitz y Shellis (2017: figura 7.34).

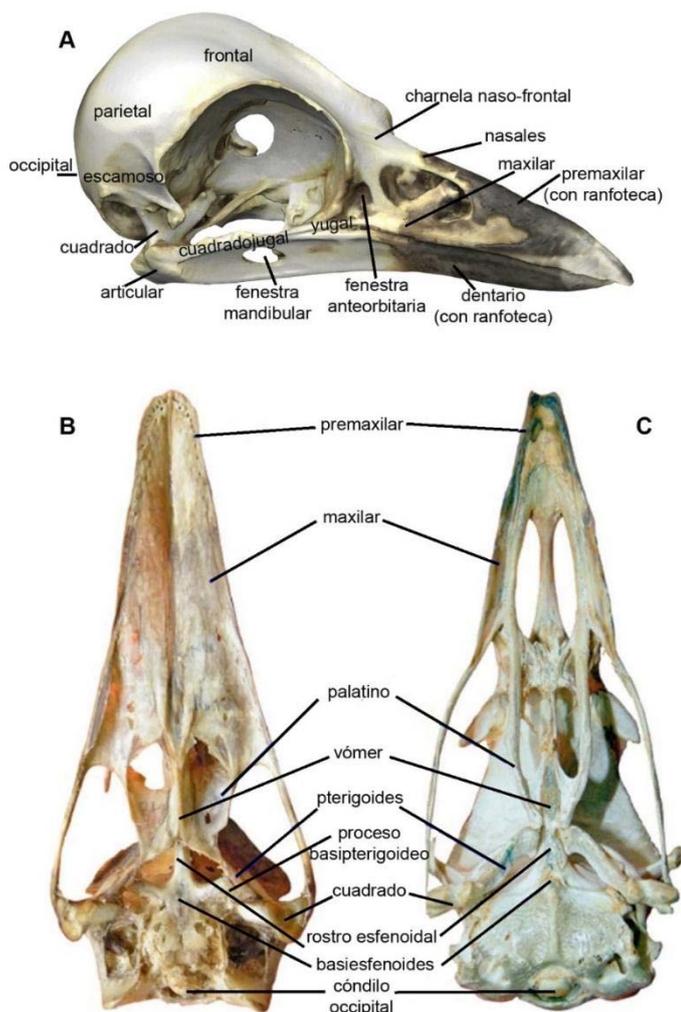
Aves

Como característica general, el cráneo de las aves es tropibásico, globoso, no posee suturas y presenta órbitas grandes y profundas (Figura 3.13A). Las aves tienen un cráneo de tipo diápsido modificado, carecen de posorbital y el yugal y cuadradoyugal forman una barra delgada que conecta el maxilar con un cuadrado móvil (estreptostílico), por lo que ambas fenestras temporales y, muchas veces, la fenestra preorbitaria, por reducción o pérdida de la lacrimal, confluyen con la órbita. En las aves se destaca la prolongación del premaxilar y dentario para formar el pico, carente de dientes y con multiplicidad de formas que le confiere un nivel de diagnóstico único. Este grupo presenta un solo cóndilo occipital integrado por los exoccipitales y el basioccipital. Entre otros atributos, el cráneo de las aves es muy kinético debido a que cuentan con charnelas entre los nasales y los frontales (Figura 3.13A). A diferencia de lo que ocurre en reptiles, en las aves osifica el mesetmoides, a veces los ectetmoides y el orbitoesfenoides que constituye el tabique interorbitario. La mandíbula presenta una fenestra (como en cocodrilos) y tiene múltiples huesos.

Paladar paleognato o rígido: este tipo de paladar lo tienen las aves paleognatas con distribución actual restringida al Hemisferio Sur, representadas en América del Sur por las Rheiformes (ñandúes) y las Tinamiformes (inambúes). El paladar paleognato presenta prevómeros grandes unidos a los palatinos y a los pterigoides, basiesfenoides con procesos basipterigoideos que los unen con mayor rigidez a los pterigoides y al rostro esfenoidal (Figura 3.13B).

Paladar neognato o móvil: está presente en el resto de las aves, llamadas neognatas. Este paladar posee prevómeres reducidos sin contacto con los pterigoides, además de palatinos y pterigoides unidos en forma móvil. Los procesos basipterigoideos están reducidos o, generalmente, ausentes (Figura 3.13C).

Figura 3.13



Nota. Cráneo de ave (A), paladar paleognato (B) de *Rhea pennata* y paladar neognato (C) de *Melleagris gallopavo domesticus*. Modificado de Teisaire et al. (2010: figura 20).

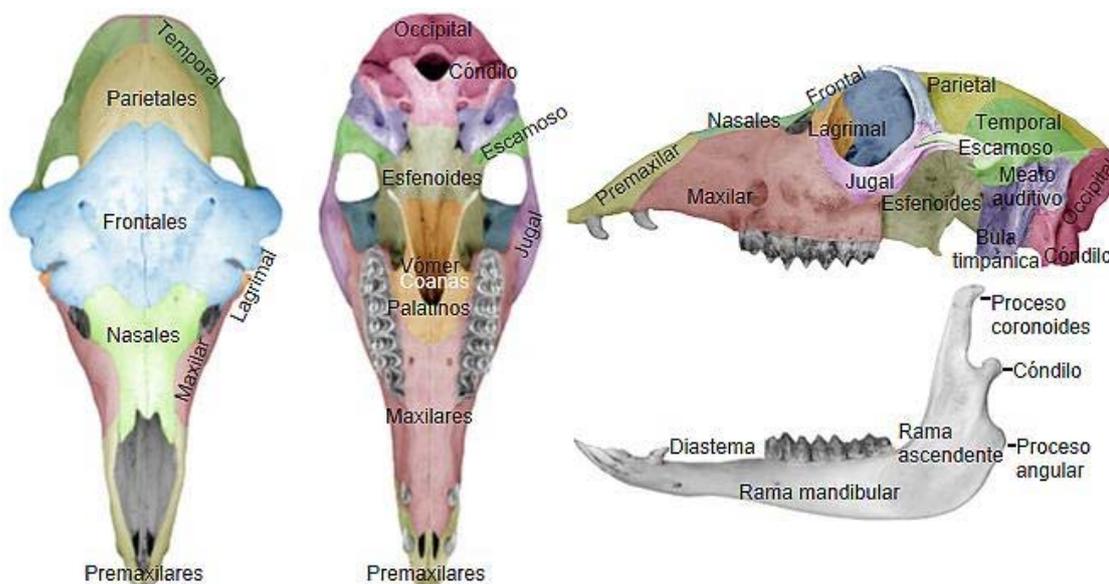
Mamíferos

En este grupo el cráneo es tropibásico, aunque, durante el crecimiento, adopta características de platibásico secundariamente (Figura 3.14). En los mamíferos se reduce el número de huesos por distintas fusiones que dan lugar a la conformación de los complejos óseos:

- Temporal: formado por el escamoso, el petroso (fusión de los óticos), el mastoideo (ausente en los cetáceos) y el timpánico (angular y suprangular de los reptiles).

- Esfenoidal: el aliesfenoides (derivado del epipterigoides) unido al basiesfenoides componen las alas mayores o magnas del esfenoides. El orbitoesfenoides forma a las alas menores o parvas del esfenoides.
- Etmoidal: los mesetmoides integran el tabique nasal y los ectetmoides a los cornetes etmoidales o etmoturbinales (visibles en un corte sagital), los cuales aumentan la superficie del epitelio olfatorio y según su número, tamaño y forma permiten clasificar a los mamíferos en anosmáticos (carentes de turbinales o son muy reducidos; cetáceos odontocetos), microsmáticos (dos o tres turbinales de cada lado; primates, pinnípedos, cetáceos misticetos) y macrosmáticos (4 a 8 turbinales de cada lado; carnívoros, insectívoros, ungulados, edentados, roedores y quirópteros).
- Occipital: por la fusión del supraoccipital, los exoccipitales y el basioccipital. Existen dos cóndilos occipitales.

Figura 3.14



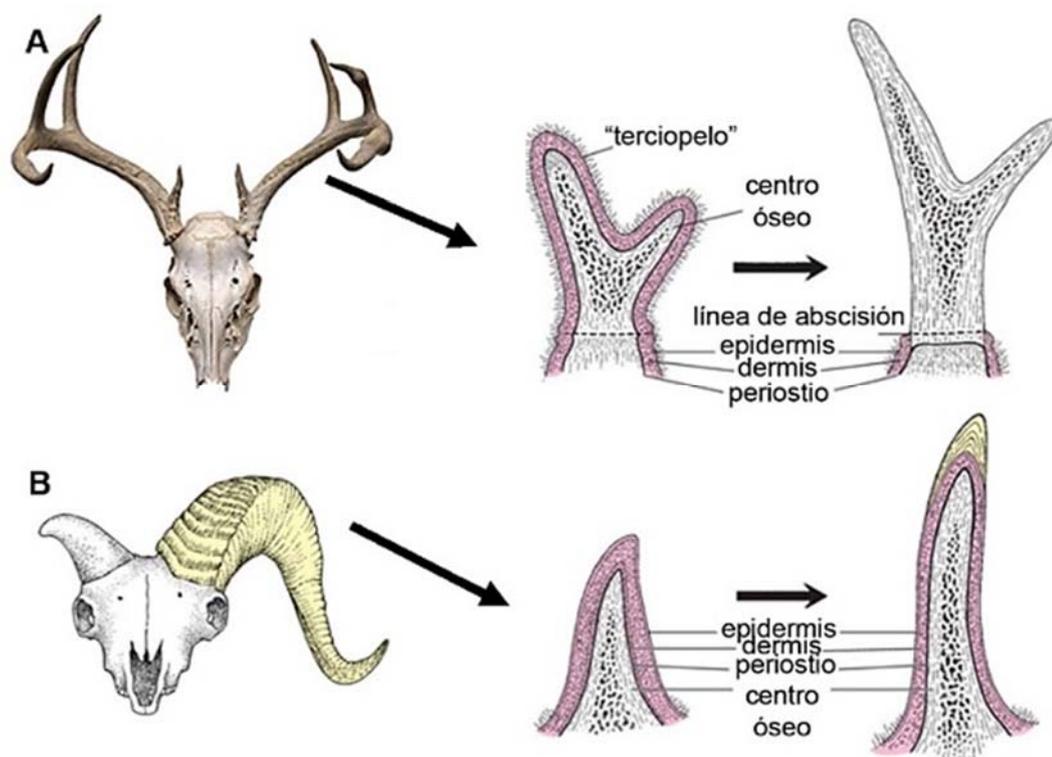
Nota. Vistas dorsal (A), ventral (B) y lateral de cráneo (C) y vista labial de mandíbula (D) de guanaco, *Lama guanicoe*. Modificado de Sierpe (2015: figuras 8-11).

Asimismo, el cráneo de los mamíferos presenta nasales (ausentes en sirenios y reducidos en los primates), vómer y frontales. Posee paladar secundario por extensión ventromedial de premaxilares, maxilares y palatinos (en pocos casos intervienen los pterigoideos, como ocurre en edentados y cetáceos), por detrás del cual se ubican las coanas secundarias (Figura 3.14B). La mandíbula está formada únicamente por el dentario que, salvo pocas excepciones, porta dientes tecodontes en sus alvéolos. Este hueso articula con el escamoso (craniostilia), en una carilla que se encuentra en la base del arco zigomático (Figura 3.14B y C). El resto de los huesos, que forman parte de la mandíbula en los otros vertebrados, se pierden (esplénial, coronoides) o pasan a integrar el hueso timpánico (angular y suprangular) y el oído medio como el articular (martillo) y el prearticular o gonial (apófisis foliana del martillo), mientras que

el dentario presenta accidentes que reemplazan esos huesos (apófisis coronoidea, proceso angular, cóndilo articular). El aparato del hioides, originado a partir de la parte inferior del arco homónimo y del primer arco branquial, también, es importante ya que, como sostiene a la lengua, puede hallarse con marcas de corte en restos exhumados de los sitios arqueológicos.

El cráneo de los mamíferos presenta multiplicidad de formas según el orden en que se incluya. En grupos como los roedores, los carnívoros y los ungulados, los exoccipitales se prolongan para constituir los procesos paraoccipitales o se dilata la base del timpánico para componer las bulas homónimas, cuyo mayor desarrollo se halla en roedores octodóntidos. Por adaptación a la vida acuática permanente, los huesos del cráneo de los cetáceos muestran cambios notables conocidos como telescopización. Esta condición se caracteriza por el alargamiento de los premaxilares y maxilares, la reducción del frontal en sentido antero posterior, la proyección del occipital hacia adelante y el desplazamiento de los nasales hacia el techo del cráneo, que le permiten respirar y tragar al mismo tiempo. La mandíbula de los cetáceos no tiene rama ascendente como en mamíferos terrestres o semi acuáticos. Por su parte, la mandíbula de los herbívoros presenta ramas ascendentes más verticales y, a diferencia de los carnívoros, los cóndilos articulares están más elevados que la superficie de oclusión de los dientes (Figura 3.14D).

Finalmente, muchos ungulados presentan proyecciones puntiagudas en la bóveda del cráneo denominadas astas y cuernos (Figura 3.15). La primera de estas es propia de los cérvidos machos, excepto en el reno o caribú, *Rangifer tarandus*, que se halla en adultos de ambos sexos. Las astas crecen y caen cuando empieza y termina la época reproductiva, no obstante, perdura la roseta ósea que sostiene al asta. La morfología de las astas es muy variable según el género, desde la presencia de una sola punta como en el guazuncho o corzuela, *Mazama*, hasta formas anchas y palmeadas con finas puntas en el borde como en *Alces*. Los cuernos son típicos en los individuos de ambos sexos en los bóvidos y en el antilocáprido norteamericano, *Antilocapra americana*. Estas proyecciones son permanentes y están revestidas por un estuche córneo queratinizado que integra la capa externa de la epidermis.

Figura 3.15

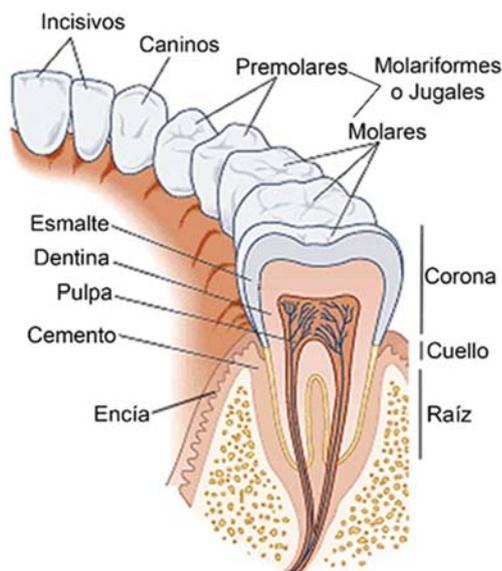
Nota. Astas de cérvido (A) y cuernos de bóvido (B). Modificado de Kardong (1998: figuras 6.26 y 6.28).

Dientes

Los dientes tienen un nivel diagnóstico muy alto que permite realizar identificaciones taxonómicas a nivel de género o especie, principalmente en los condriictios y en los mamíferos. En cuanto a su composición, el diente en la mayor parte de los vertebrados está formado por tres capas que, desde el interior a la superficie, se denominan pulpa, dentina y esmalte (Figura 3.16). El tejido conectivo mucoso o pulpa llena la cavidad pulpar en la corona y en el conducto radicular para soportar los vasos sanguíneos y los nervios que ingresan al diente por el agujero apical. La dentina o marfil rodea a la pulpa y crece durante toda la vida. Es una sustancia orgánica impregnada por sales calcáreas, semejante al hueso aunque más dura, atravesada por canalículos dentarios ramificados penetrados por las prolongaciones de las células periféricas de la pulpa. La sustancia brillante llamada esmalte cubre la superficie de la corona y deja de crecer después de la erupción del diente. El esmalte está compuesto por fibras prismáticas perpendiculares a la superficie con más de un 95% de componentes inorgánicos, principalmente fosfato de calcio y menor proporción de fosfato de magnesio y fluoruro de calcio. Esta altísima proporción de componentes inorgánicos lo convierte en la sustancia más dura del cuerpo. En los dientes de los condriictios, de similares características a sus escamas placoides, la capa externa, también muy dura (mineralizada) y brillante, se

denomina vitrodentina. El cemento, como el hueso, está formado por áreas celulares y acelulares. Presenta bastoncillos de fibras conjuntivas de Sharpey. Los cementocitos elaboran la matriz de anillos concéntricos en pulsos estacionales de modo que el cemento aumenta irregularmente con la edad. Esta sustancia yace sobre la dentina a nivel radicular, crece en capas sobre la superficie de las raíces y en muchos herbívoros (e.g. roedores cavinos, equinos) puede extenderse a lo largo de la corona entre los pliegues del esmalte.

Figura 3.16

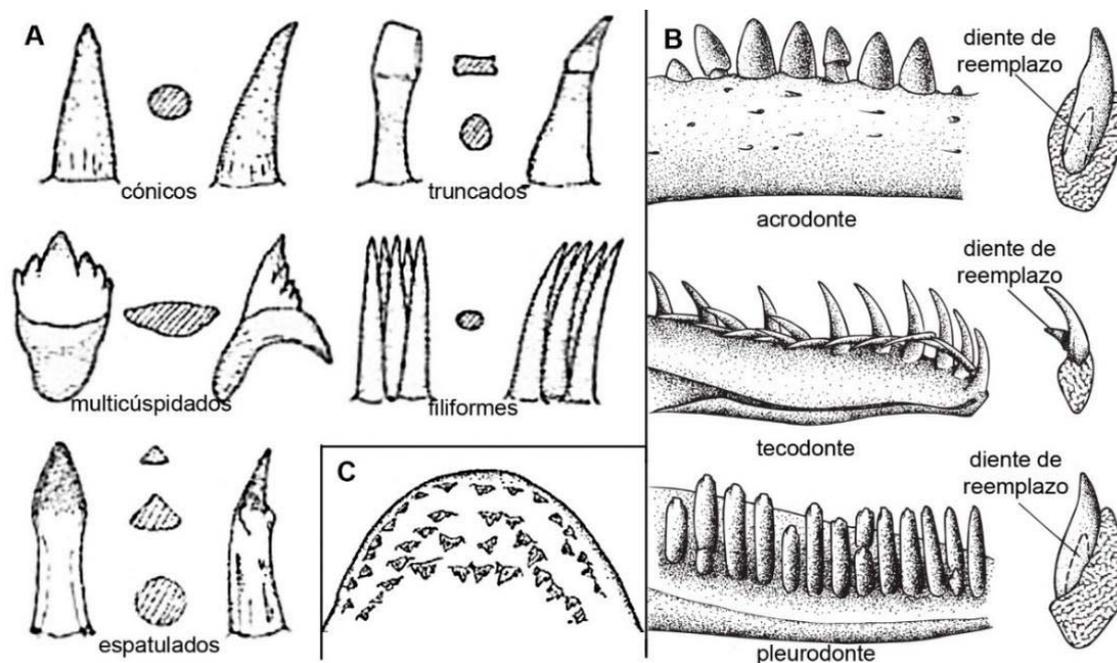


Nota. Heterodoncia y estructura del diente de un mamífero, *Homo sapiens*. Modificado de Castellano (2012).

En cuanto a su morfología, por un lado, existen los dientes simples, cónicos y sin raíz denominados haplodontes, típicos de los peces, anfibios y reptiles (Figura 3.17A). Por otro lado, tenemos a los dientes complejos, con raíz y corona, llamados plexodontes (Figura 3.16). Los dientes pueden estar implantados sobre el hueso denominados acrodontes (e.g., peces y mayoría de los reptiles), en los laterales del hueso llamados pleurdontes (e.g., anuros, saurios) y en alvéolos denominados tecodontes (e.g., mamíferos, cocodrilos) (Figura 3.17B). Por otra parte, cuando los dientes se reemplazan varias veces en la vida, como ocurre en los vertebrados basales (mayoría de los peces, anfibios y reptiles), recibe el nombre de polifiodoncia (Figura 17C). Si hay dos generaciones de dientes (deciduos o de leche y definitivos) se habla de difiodoncia (mayoría de los mamíferos). Si existe una sola dentición se llama monofiodoncia y se la puede hallar en dipnoos, cetáceos odontocetos, marsupiales y algunos edentados. Cuando los dientes tienen corona baja y raíces grandes y subdivididas, como en la mayoría de los mamíferos, se denominan braquiodontes. Contrariamente, si la corona es alta y la raíz es corta de llaman hipsodontes (ungulados, xenarthros, roedores, lagomorfos y marsupiales). En general, el crecimiento en este tipo de diente es limitado (protohipsodoncia). En algunos casos (incisivos de roedores, lagomorfos y proboscidos;

molares de caviomorfos y xenarthros) el crecimiento continúa a lo largo de toda la vida para compensar el desgaste, en una condición llamada euhipsodoncia. En los ejemplos mencionados, el esmalte puede cubrir a todo el diente (lagomorfos), solo a la parte anterior (roedores) o presentarse únicamente en el extremo del colmillo (proboscidos).

Figura 3.17



Nota. Dientes haplodontes (A), tipos de implantación (B) y polifiodontes (C). Modificados de Angulo et al. (2021: figura 8) y Kardong (1998: figura 13.10).

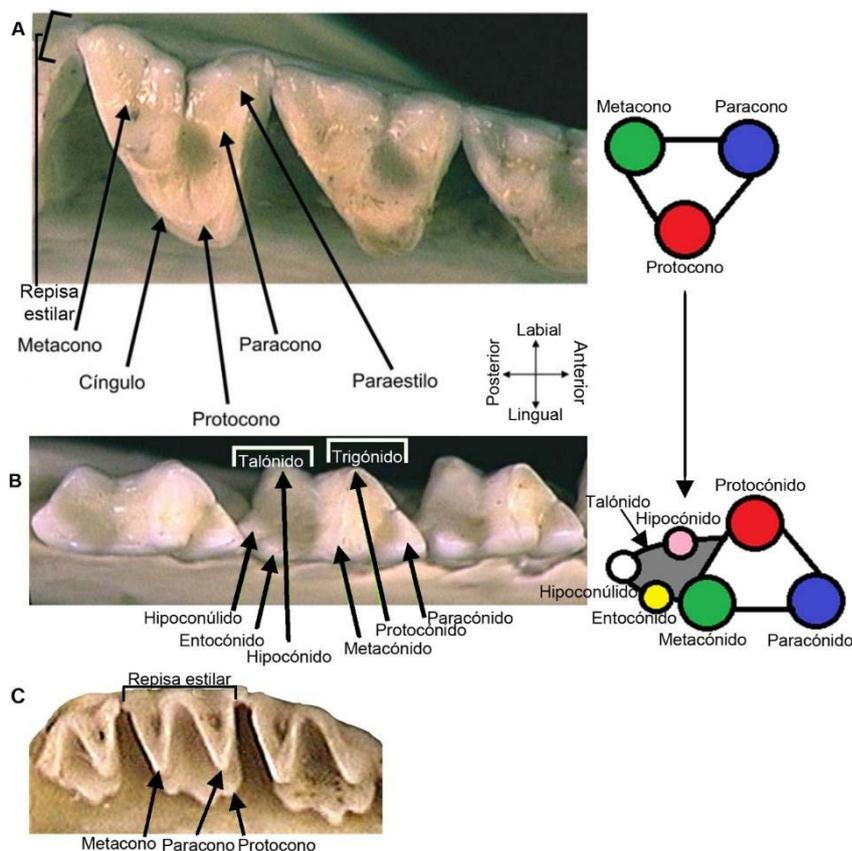
En los peces, anfibios y reptiles es frecuente que todos los dientes sean iguales (homodoncia). Sin embargo, algunos grupos pueden presentar alguna diferenciación. Por ejemplo, los lagartos del género *Salvator*, relativamente frecuentes en sitios arqueológicos sudamericanos, portan dientes cónicos, simples y levemente curvados hacia atrás en la parte anterior del dentario, premaxilar y maxilar y dientes romos en la parte posterior del dentario y maxilar (Figura 3.11). Otro ejemplo destacado lo constituyen los ofidios, debido a que pueden contar con un par de dientes especializados para inocular el veneno. Los boideos, pitónidos (estos últimos sin distribución en América) y numerosas especies de colúbridos, que matan a sus presas por constricción, no tienen tal diferenciación en los dientes. Esta condición recibe el nombre de aglifa (Figura 3.12A). Algunos colúbridos venenosos (e.g., *Philodryas* y *Phalotris*) presentan un par de dientes inoculadores, un poco más grandes que el resto, ubicados en la parte posterior de los maxilares. Esta condición se denomina opistoglifa (Figura 12B). Contrariamente, las serpientes de la familia de los elápidos, altamente venenosas, portan un par de dientes, con un surco por donde escurre el veneno en la parte anterior del maxilar. Esta condición se llama proteroglifa (Figura 3.12C). Los elápidos incluyen numerosas serpientes que habitan en otros continentes (cobras, mambas y serpientes marinas) y algunas propias de América como las especies del género *Micrurus* (coral). Finalmente, los vipéridos

cuentan con un par de dientes muy desarrollados con un canal interno para inocular veneno, a modo de una verdadera aguja hipodérmica, ubicados en la parte anterior de la boca, precisamente sobre los maxilares que, como tienen motilidad, estas serpientes los pueden retraer sobre el paladar cuando no están en función de ataque (Figura 3.12D). Esta condición recibe el nombre de solenoglifa y en América se encuentra en los crotalinos *Crotalus* (cascabel) y *Bothrops* (yará).

En los mamíferos, salvo algunas excepciones (edentados, odontocetos), presentan una diversidad dentaria muy marcada (heterodoncia), donde se destacan las siguientes categorías (Figura 3.16): 1) incisivos, generalmente implantados en los premaxilares y en la parte anterior del dentario, son de configuración simple, mayormente, con una sola raíz y pueden tener forma de espátula o cónicos por su función prensil; 2) caninos, implantados generalmente entre los premaxilares y maxilares, principalmente tienen una sola raíz y una corona simple cónica y aguda porque tienen la funcionalidad de defensa o ataque; 3) molariformes o yugales (premolares y molares), implantados en los maxilares y en la parte medial y posterior del dentario, cuya configuración de la corona puede variar entre los distintos grupos taxonómicos, como veremos a continuación, según la cantidad, forma y disposición de las cúspides y superficies machacantes, que tienen la función de cortar y triturar los alimentos.

Tribosfénico

La corona de este molar está completamente cubierta de esmalte. El molar superior consiste de un triángulo cuya cúspide apical (protocono) es lingual y con dos cúspides labiales, anterior (paracono) y posterior (metacono). El molar inferior exhibe un trigónido con el ápice (protocónido) en el sentido opuesto (labial) y dos cúspides linguales, anterior (paracónido) y posterior (metacónido), al cual se le añade una superficie machacante, a modo de cuenco, llamada talónido con algunas cúspides, donde machaca el protocono. Este tipo de molar se lo considera precursor del resto de los molares y es de carácter teórico. En marsupiales americanos se da una configuración similar, salvo que debido a pliegues del esmalte surgen los llamados estilos en el cíngulo que pueden formar una repisa estilar en la cara labial del molar superior y en la cara lingual del molar inferior (Figura 3.18A y B).

Figura 3.18

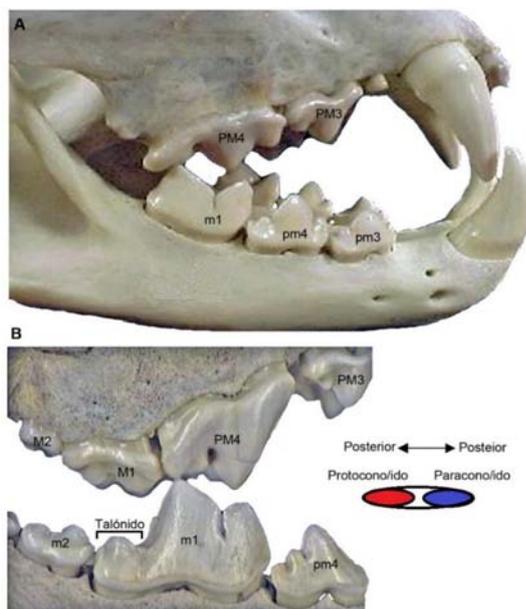
Nota. Molar tribosfénico superior (A) e inferior (B) de un marsupial didelfimorfo (zarigüeyas). Molar superior bilambdodonte de quiróptero (C). Modificado de Duque-Osorio et al. (2009: figuras 5, 6 y 9B). Esquemas del molar tribosfénico a la derecha.

Bilambdodonte

Es un molar de corona amplia y cuadrangular, completamente cubierta de esmalte, con un cíngulo en forma de “W”. Es un tipo de molar que ocurre únicamente en los quirópteros y, como en el mencionado molar tribosfénico presente en los marsupiales, también se observa una repisa estilar bien destacada (Figura 18C).

Secodonte

Es un molar con una corona íntegramente cubierta de esmalte comprimida lateralmente, de modo que las cúspides quedan alineadas y unidas por crestas cortantes. Se destaca la cuchilla carnífera constituida por el 4º premolar superior -PM4- y el 1º molar inferior -m1- (Figura 3.19). Este tipo de molar lo portan los mamíferos carnívoros, aunque, algunas familias no lo presentan (úrsidos, mustélidos, mefítidos y prociónidos) y otras pueden exhibir diferencias importantes en su morfología. Por ejemplo, los félidos ostentan el molar secodonte más especializado, incluso con la reducción de la cantidad de piezas, caracterizado por la pérdida de la superficie machacante (talónido) y reducción del metaconónido (Figura 3.19A). Estos rasgos, sí están presente en los cánidos (Figura 3.19B), por lo que su diferenciación respecto de los félidos resulta evidente.

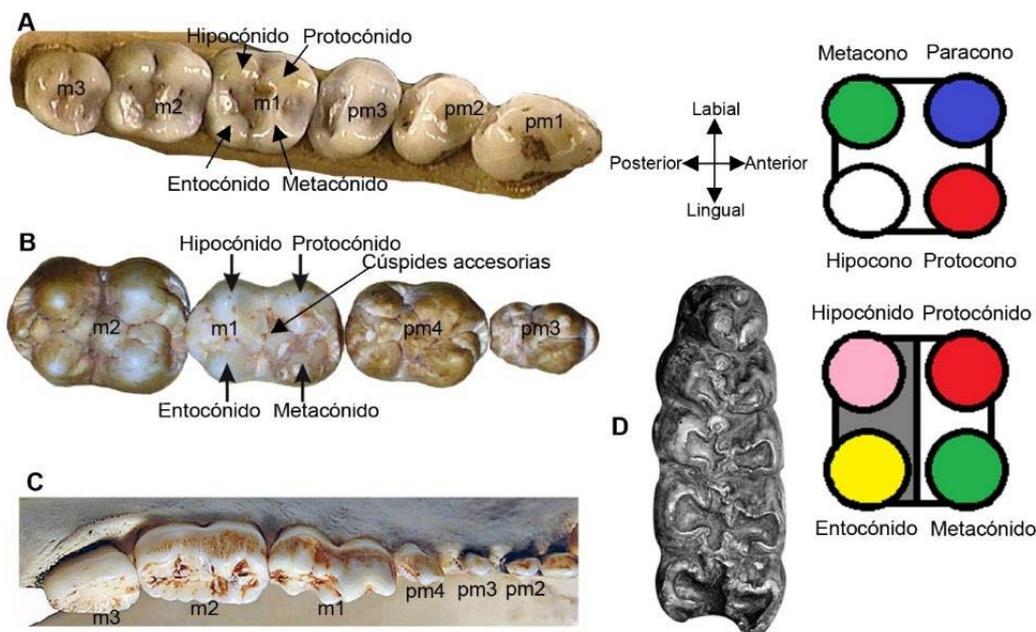
Figura 3.19

Nota. Series molariformes superior e inferior, tipo secodonte, de *Puma concolor* (A) y *Canis lupus lupus* (B). Modificado de Duque-Osorio et al. (2009: figura 15). Esquemas a la derecha.

Bunodonte

Es un molar de corona amplia y cuadrangular, completamente cubierta de esmalte, con cuatro cúspides aisladas, bien destacadas (pueden existir cúspides accesorias) en forma de bunos, es decir redondeadas o romas. En el diente superior las cúspides derivan del trígono más una cúspide accesorio lingual posterior llamada hipocono y en el molar inferior deriva del trigónido con la pérdida del paracónido, la suma del talónido y dos de sus cúspides (entocónido e hipocónido). Por norma general, este tipo de molar es característico de los mamíferos con dieta omnívora tales como los primates (Figura 3.20A), los suidos, los tayasuidos (Figura 20B) y los úrsidos (Figura 20C). Los mastodontes -cuya etimología (*masto* “mama” + *odóntos* “diente”) hace referencia a dientes en formas de mamas- gonfotéridos extintos en el límite Pleistoceno-Holoceno con tipo de dieta herbívora especializada en el consumo de hojas y frutos de plantas leñosas presentan molares braquiodontes con una combinación bunodonte y trilofodonte (Figura 3.20D).

Figura 3.20

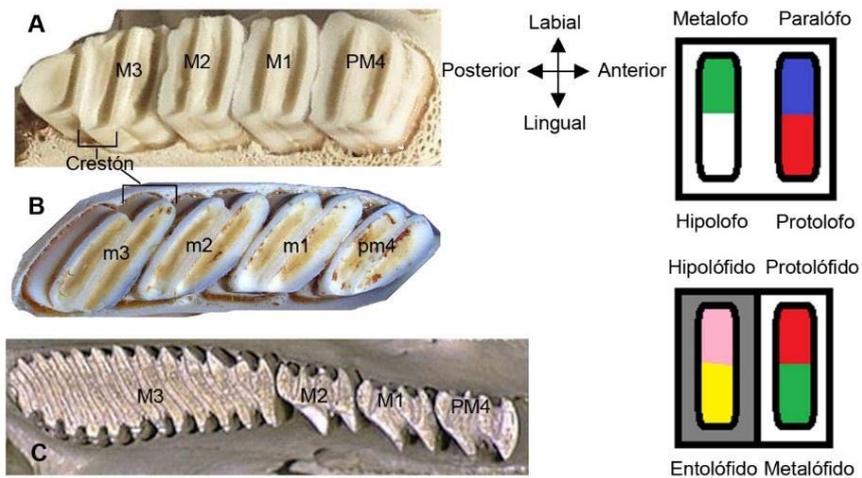


Nota. Series molariforme, tipo bunodonte, inferiores del primate platirrino *Sapajus apella* (A), del tayasuido *Tayassu pecari* (B) y del úrsido *Tremarctos ornatus* (C). Modificados de Myers et al. (2022), Gasparini et al. (2011: figura 2) y Stucchi y Figueroa (2013: figura 10a). Molar bunodonte-trilofodonte inferior izquierdo del gonfotérido *Notiomastadon* (D), en posición anterior hacia la parte superior, modificado de Mothé et al. (2019: figura 2e). Esquemas del molar bunodonte a la derecha.

Lofodonte

En este molar las cuatro cúspides principales son bajas, se extienden en dirección transversal y se unen entre sí mediante puentes, de modo que quedan dos crestones (Figura 3.21 A y B), además que puede existir un crestón longitudinal (ectolofol/ido), en congruencia con el movimiento longitudinal de la mandíbula (propalinal). La dentina aflora en la superficie oclusal a través de los crestones. Este tipo de molar lo presentan algunos grupos de mamíferos herbívoros como los roedores, lagomorfos, sirenios y tapíridos. Cuando este tipo de molar exhibe numerosas crestas o láminas transversales recibe el nombre de elasmodonte, el cual se aprecia en el carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, entre otros (Figura 3.21C).

Figura 3.21

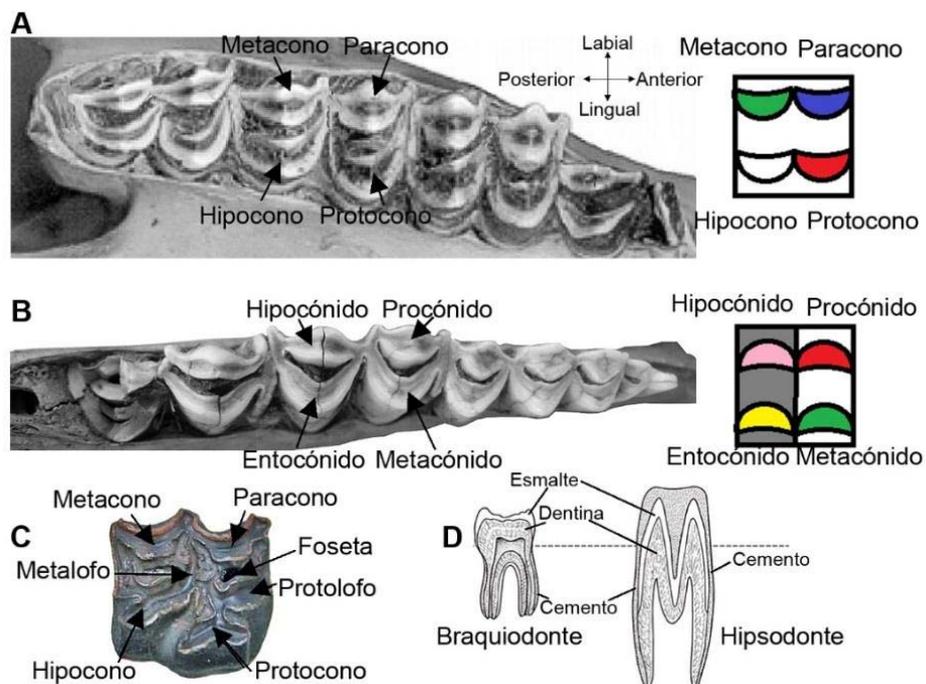


Nota. Serie molariforme, tipo bilofodonte, superior (A) e inferior (B) del roedor *Lagostomus maximus*. Serie molariforme, tipo elasmodonte, superior del roedor *Hydrochoerus hydrochaeris* (D). Modificado de Duque-Osorio et al. (2009: figura 13). Esquema simplificado a la derecha.

Selenodonte

Es un molar rectangular con las cuatro cúspides en forma de medialunas orientadas en dirección longitudinal al eje del diente (Figura 3.22A y B), asociada al desplazamiento transversal de la mandíbula. La dentina aflora en la superficie oclusal del molar. El diente selenodonte es típico de ciertos ungulados como en Camelidae, Bovidae, Cervidae.

Figura 3.22



Nota. Serie molariforme, tipo selenodonte, superior (A) e inferior (B) del camélido *Lama guanicoe*. Molar superior Lofoselenodonte (C) de caballo (*Equus ferus caballus*). Modificados de Sierpe (2015: figura 9) y Costa y Barri (2018: figura 3b). Esquemas de tipos de molar braquiodonte e Hipsodonte (D), modificado de Kardong (1998: figura 13.15). Esquemas de molar selenodonte a la derecha.

Lofoselenodonte o lofodonte complejo

Este tipo de molar deriva del lofodonte debido a que adquieren las crestas transversales, aunque de configuración más compleja ya que enmascara los atributos propios del lofodonte (Figura 3.22C). El molar lofoselenodonte presenta numerosos pliegues en el esmalte llamados estilos y tiene corona alta de crecimiento continuo (hipsodonte) que contrarresta el desgaste constante (Figura 3.22D). La dentina aflora en la superficie oclusal del molar, entre las cúspides y en las fosetas/idas (Figura 3.22C). Es un tipo de molar que está presente solamente en los équidos.

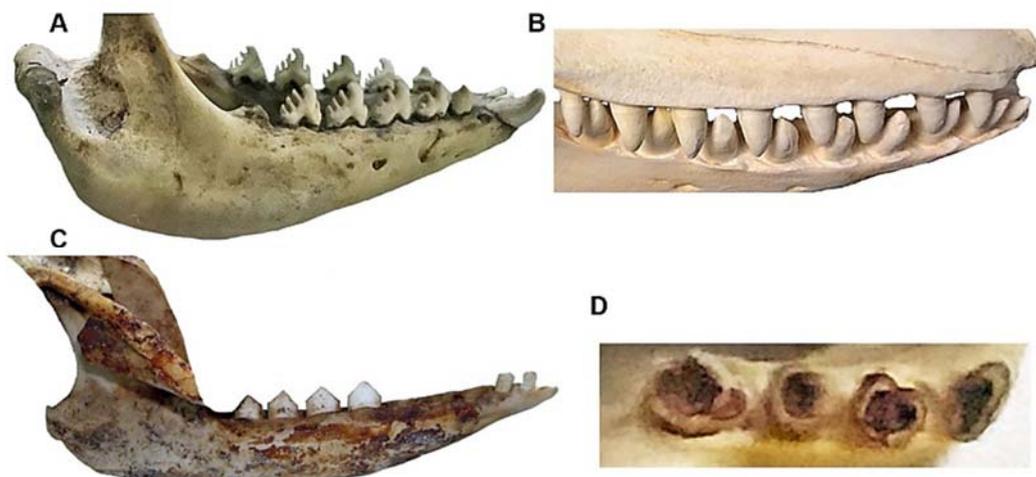
Otros tipos más simples

Los pinnípedos, aunque con variaciones según el grupo, presentan molariformes con el trígono/trigónido con sus tres cúspides (una central y dos adicionales) alineadas lateralmente (Figura 3.23A). Estos molares, surgidos secundariamente, se asemejan a los molares de los mamíferos triconodontes del mesozoico.

Los cetáceos odontocetos son monofiodontes (corresponde a la dentición decidual) con dientes simples y cónicos, ligeramente curvados hacia atrás (Figura 3.23B).

Los xenarthros edentados son, también, monofiodontes, aunque pertenecen a la dentición definitiva, con dientes simples, tubulares y sin esmalte (Figura 3.23C y D).

Figura 3.23



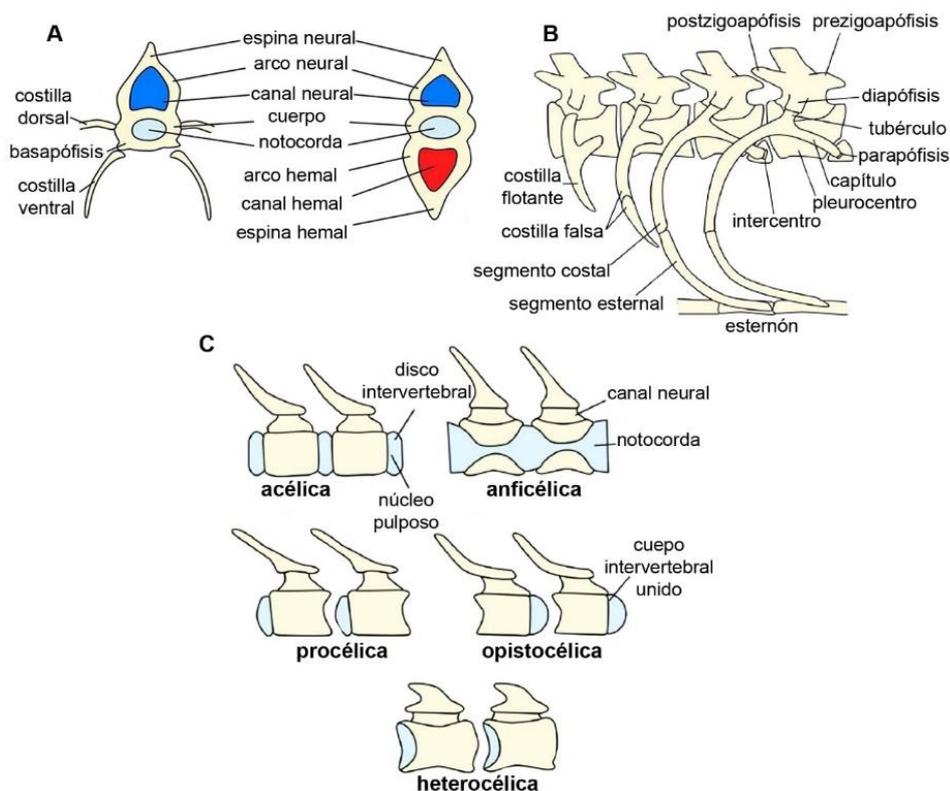
Nota. Molares de pinnípedo, *Lobodon* (A), cetáceo odontoceto, *Pseudorca* (B), xenarthro cingulado, *ChaetophRACTUS* (C) y xenarthro piloso, *Bradypus* (D).

Columna vertebral y sus anexos (costillas y esternón)

La columna vertebral y sus anexos (costillas y esternón) conforman, junto al cráneo, el esqueleto axial de los vertebrados. Existen las vértebras sin cuerpos, llamadas aspóndilas, en los dipnoos, razón por la cual no serán tratados en este apartado y las vértebras holospóndilas, con cuerpos verdaderos, que veremos a continuación. Las vértebras, las costillas y el esternón, por norma general, presentan un nivel de diagnóstico baja para realizar identificaciones taxonómicas a nivel de género o especie.

Una vértebra completa posee un cuerpo o centro vertebral en la parte ventral, un arco neural que encierra y protege a la médula y se prolonga para formar la espina neural en la parte dorsal asociada a paquetes musculares epiaxiales (Figura 3.24A). Una vértebra puede, en algunos casos, tener un arco hemal que envuelve venas y arterias y que termina en una espina hemal en la parte ventral (Figura 3.24A) relacionada con las masas musculares hipoaxiales. En los laterales de los cuerpos vertebrales, según el grupo taxonómico como veremos a continuación, pueden presentar apófisis transversas en las regiones torácicas y lumbares y pleuroapófisis (fusión de parapófisis, diapófisis y costillas rudimentarias unidas al cuerpo que delimitan los forámenes vertebroarteriales) en la región cervical. Las vértebras de los tetrápodos presentan un pares de zigoapófisis de cada lado para articular con la vértebra anterior y la posterior (Figura 3.24B), las cuales se ubican en el arco neural y están dispuestas en la parte anterior del citado arco y hacia arriba (prezigoapófisis) y en la parte posterior y hacia abajo (postzigoapófisis). También, en la región torácica existen áreas localizadas en la apófisis transversa denominada diapófisis y en el cuerpo vertebral llamadas parapófisis que articulan con los tubérculos y los capítulos de las costillas bicípitas, respectivamente. En las vértebras lumbares de algunos mamíferos existen, asimismo, prolongaciones que, según su posición anterior por encima de las prezigoapófisis llevan el nombre de metapófisis (o tubérculos mamilares) y anapófisis las ubicadas posteriormente por debajo de las postzigoapófisis. Las vértebras, también, se relacionan entre sí a partir de sus cuerpos (Figura 3.24C), los cuales pueden tener ambas superficies de contacto planas (anfiplanas), ambas cóncavas (anficélicas), ambas superficies convexas (biconvexas), la parte anterior cóncava y la posterior convexa (procélicas), la parte anterior convexa y la posterior cóncava (opistocélicas), la parte anterior cóncava y la posterior plana (celoplana), la parte anterior plana y la posterior cóncava (platicélicas); finalmente, ambas superficies pueden presentar forma de silla de montar (heterocélicas) para favorecer los movimientos laterales.

Cuando las costillas alcanzan al esternón se llaman verdaderas, las que se asocian a otras costillas se denominan falsas y las que están libres reciben el nombre de flotantes (Figura 3.24B). Las costillas tienen un segmento vertebral o vertebrocostal bifurcado en su extremo vertebral (a excepción de los reptiles escamados y quelonios), un segmento medio llamado intercostal y, en las costillas verdaderas, un segmento esternal.

Figura 3.24

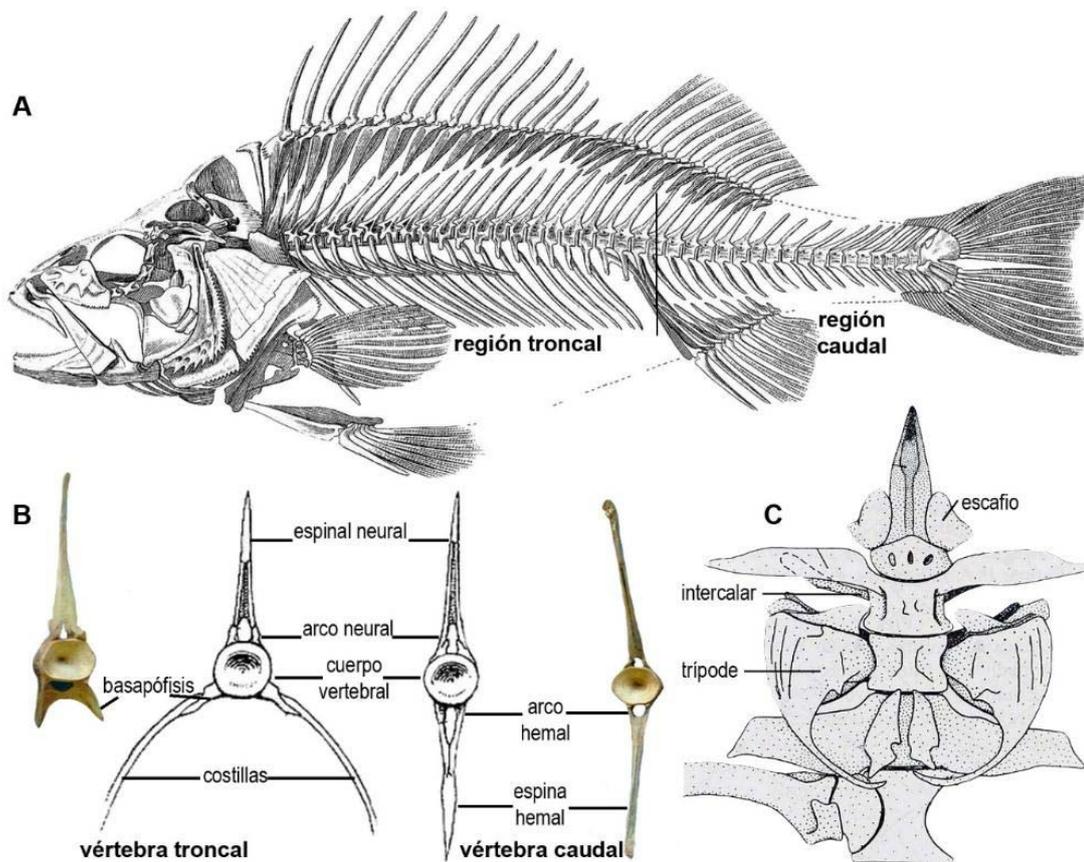
Nota. Características generales de una vértebra (A), las carillas de articulación y tipos de costillas (B) y la clasificación según los tipos de cuerpos vertebrales (C). Modificado de Kardong (1998: figuras 8.4, 8.6 y 8.7).

Peces óseos teleósteos

Los teleosteos poseen vértebras del tipo anficélica (Figura 3.25B). La columna vertebral presenta dos regiones claramente diferenciadas (Figura 25A). La región troncal, que se extiende desde el cráneo hasta aproximadamente la aleta anal, posee vértebras con un par de carillas en la parte inferior y lateral del cuerpo llamadas basapófisis para articular con las costillas (Figura 3.25B). La región caudal, desde la aleta anal hasta la aleta caudal, tiene vértebras con arco hemal y espina hemal (Figura 3.25B).

Algunos grupos de teleosteos, tales como Siluriformes y Characiformes, presentan los denominados osículos de Weber asociados a las primeras tres vértebras, que funcionan para transmitir las variaciones de presión de los gases de la vejiga natatoria a los laberintos del oído interno. En relación con la 1era vértebra, se encuentran el claustro y el escafo, asociado a la 2da vértebra se halla el intercalar y conectado a la 3era vértebra está el trípode (Figura 3.25C).

Figura 3.25

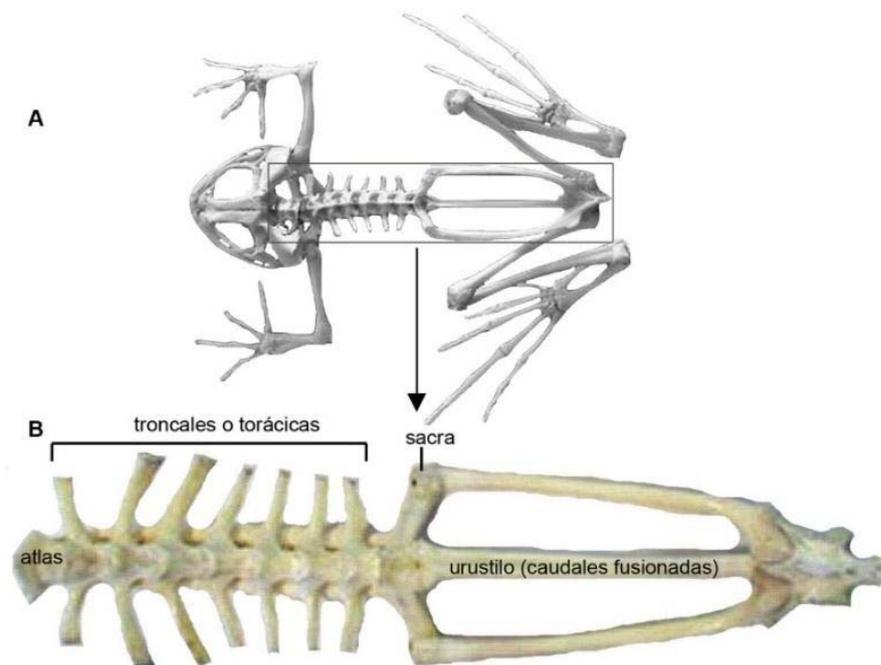


Nota. Esqueleto de un pez teleosteo con la indicación de las dos regiones de la columna vertebral (A), los tipos de vértebras de ambas regiones (B) y los osículos de Weber (C). Modificados de Romer (1972: figura 108) y Teisaire et al. (2010: figura 2).

Anfibios anuros

Los sapos y ranas pueden tener vértebras procélicas y anficélicas a lo largo de la columna vertebral (más diferenciada que en los peces; Figura 3.26). La región cervical está compuesta únicamente por el atlas, que tiene forma de anillo y con dos carillas articulares para los dos cóndilos occipitales. La región torácica o troncal está integrada por 7 vértebras con costillas fusionadas (o apófisis transversas muy desarrolladas) sin llegar al esternón. Una región sacra formada por una vértebra con procesos transversos muy extendidos y una carilla de articulación con el ilion. Finalmente, posee una región caudal con 12 vértebras fusionadas que forman el urostilo (Figura 3.26).

Figura 3.26

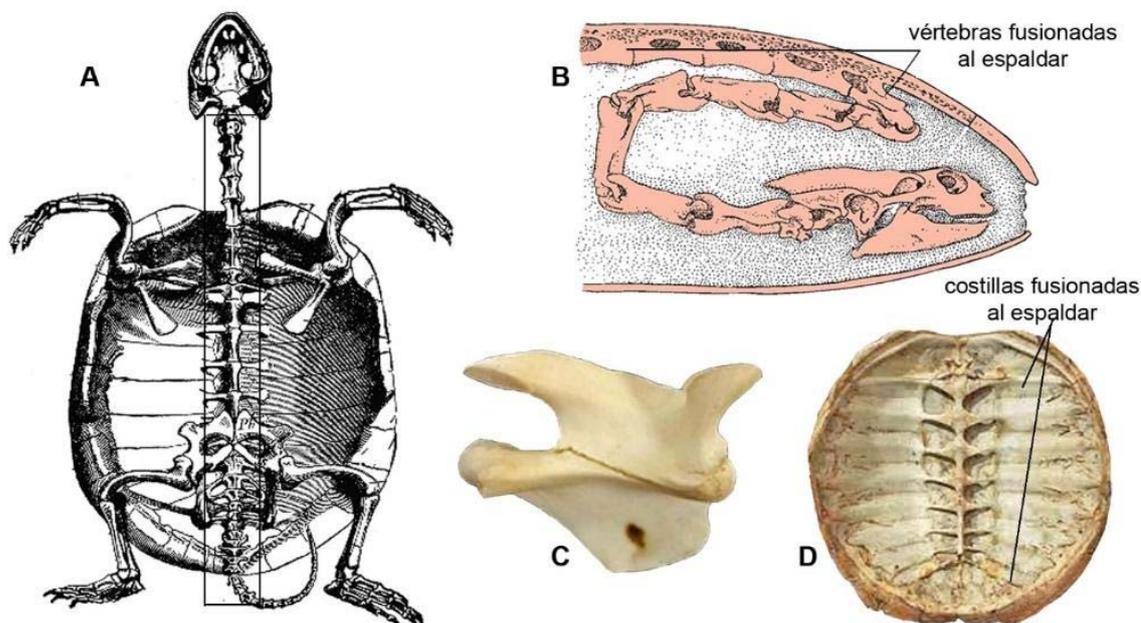


Nota. Esqueleto completo de un anuro (A) y columna vertebral con sus regiones (B).

Reptiles

Quelonios: la columna vertebral en los reptiles está aún más diferenciada y las tortugas tienen la particularidad que la mayor parte de los arcos neurales de las vértebras están fusionados al espaldar del caparazón (Figura 3.27). Además del atlas (con una sola carilla en su parte anterior para articular con el cóndilo occipital) y el axis (con su apófisis odontoides que entra en el atlas), como en todo reptil; la región cervical en las tortugas se distingue porque presentan 7 vértebras libres y la octava fusionada al espaldar a través de su arco neural, además de gran diversidad de formas, incluidas procélicas, opistocélicas, platicélicas y biconvexas (Figura 3.27B y C). Estas vértebras carecen de costillas y pleuroapófisis. Las vértebras torácicas o dorsales (~10) están unidas al espaldar mediante sus arcos neurales. Estas vértebras tienen parapófisis para articular con costillas monocípitas (esta vez por pérdida del tubérculo), también, fusionadas al espaldar. Las vértebras sacras (2 o 3) están unidas al espaldar y articulan con el ilion. Las vértebras caudales (≥ 12) medias y finales son libres (Figura 3.27A).

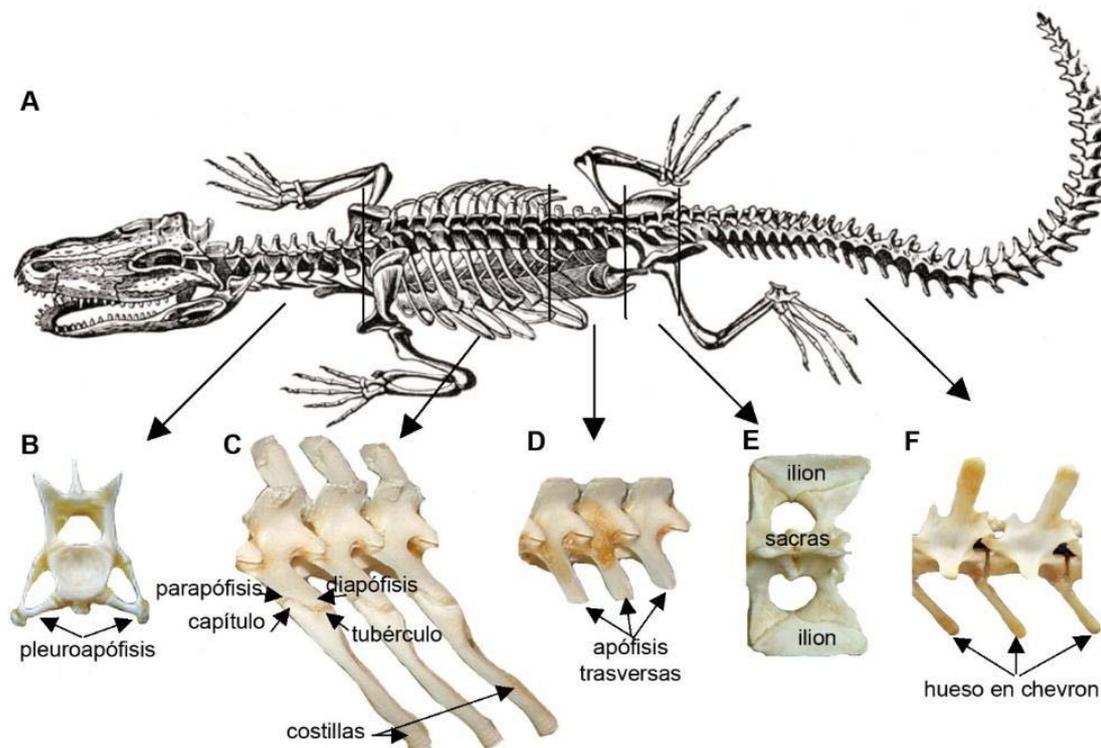
Figura 3.27



Nota. Columna vertebral en quelonios (A), región cervical (B), vértebra biconvexa (C) y espaldar con las vértebras y costillas fusionadas (D). Modificadas de Kardong (1998: figura 8.27c) y de Rebecca Hawkins (licencia *Creative Commons*).

Crocodilios: las vértebras de los cocodrilos son opistocélicas (Figura 3.28B). Presentan una región cervical con atlas, axis y 6 vértebras cervicales típicas con pleuroapófisis y forámenes vertebroarteriales donde, a diferencia de otros grupos, esa costilla rudimentaria no se fusiona al cuerpo de la vértebra y se observa la sutura (Figura 3.28B). La región torácica cuenta con 13 vértebras con diapófisis y parapófisis, más destacadas que en otros grupos, para articular con costillas bicípitas (Figura 3.28C). La región lumbar exhibe 3 vértebras con apófisis transversas desarrolladas (Figura 3,28D). Continúa la región sacra con 2 vértebras que articulan con el Ilion (Figura 3.28E). Finalmente, la región caudal presenta un número variable de vértebras con hueso en chevron en su parte ventral, vestigio del arco hemal (Figura 3.28F).

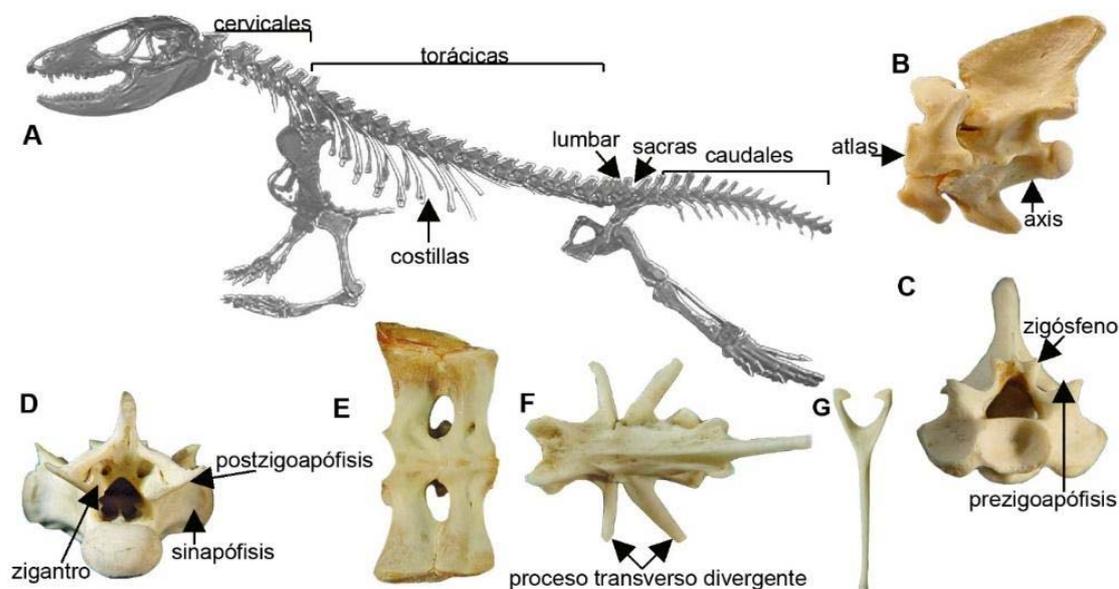
Figura 3.28



Nota. Esqueleto completo de un crocodilio con sus regiones en la columna vertebral (A), vértebra cervical (B), vértebras torácicas (C), vértebras lumbares (D), vértebras sacras (E) y vértebras caudales (F). Modificado de Vieira et al. (2016: figuras 6 y 9).

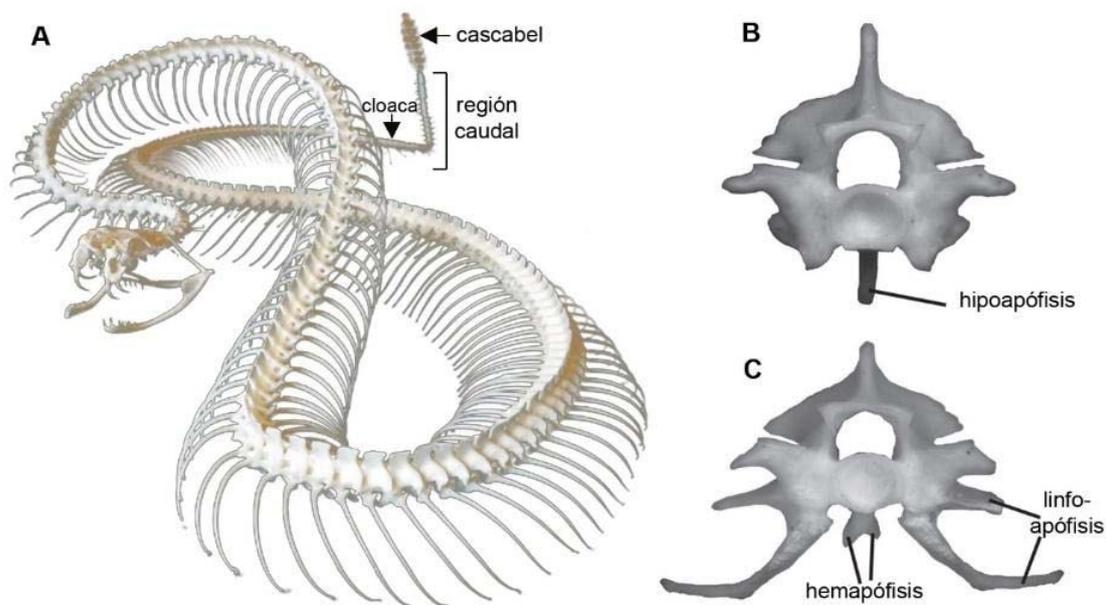
Saurios: las vértebras de los lagartos y lagartijas son procélicas (Figura 3.29C y D). En los reptiles escamados existen dos pares de prominencias complementarias a las zigoapófisis. Las prolongaciones ubicadas en la zona anterior del arco neural se denominan zigósfenos (Figura 3.29C) y penetran en las fosas, llamadas zigantros (Figura 3.29D), ubicadas en la parte posterior del arco neural de la vértebra siguiente. La región cervical de los saurios presenta el complejo atlas-axis (Figura 3.29B) y vértebras sin pleuroapófisis (Figura 3.29C). La región torácica de estos reptiles está integrada por vértebras con sinapófisis (fusión de las diapófisis y las parapófisis) que articulan con costillas monocípitas (Figura 3.29D). Tienen una vértebra lumbar, dos vértebras sacras que articulan con el ilion (Figura 3.29E) y un número variables de vértebras caudales que, en su tramo anterior, presentan apófisis transversas desarrolladas y, en su parte posterior, una división transversal, mediante un tabique cartilaginoso con los procesos transversos divergentes (Figura 3.29F), que les permiten autotomizar (desprender) y regenerar la cola. Además, las vértebras caudales anteriores poseen huesos en chevron en la parte ventral del cuerpo (Figura 3.29G).

Figura 3.29



Nota. Esqueleto completo de un saurio (*Salvator*) con sus regiones de la columna vertebral (A), complejo atlas-axis (B), vista anterior de una vértebra cervical típica (C), vista posterior de una vértebra torácica (D), las dos vértebras sacras (E), dos vértebras caudales autotómicas (F) y un hueso en chevron (G). Modificado de Montero et al. (2004).

Ofidios: las vértebras de las serpientes -procélicas, con sinapófisis, zigósferos y zigántros- comparten muchas de las características con las vértebras de los lagartos (Figura 3.29C y D). No obstante, la columna vertebral de los ofidios presenta pocas regiones definidas debido a que han perdido el esqueleto apendicular o bien, en pocos casos, es muy rudimentario (Figura 3.30A). De hecho, estos reptiles tienen atlas y axis en la región cervical, luego una gran mayoría de vértebras torácicas que articulan con costillas monocípitas, una región cloacal y una caudal con escasas vértebras (Figura 3.30A). En la parte ventral del cuerpo vertebral poseen hipoapófisis (Figura 3.30B), las cuales pueden estar divididas (hemapófisis) en las vértebras cloacales y caudales (Figura 3.30C). En las vértebras cercanas a la región de la cloaca, aparecen unas proyecciones laterales delgadas llamadas linfoapófisis (Figura 3.30C).

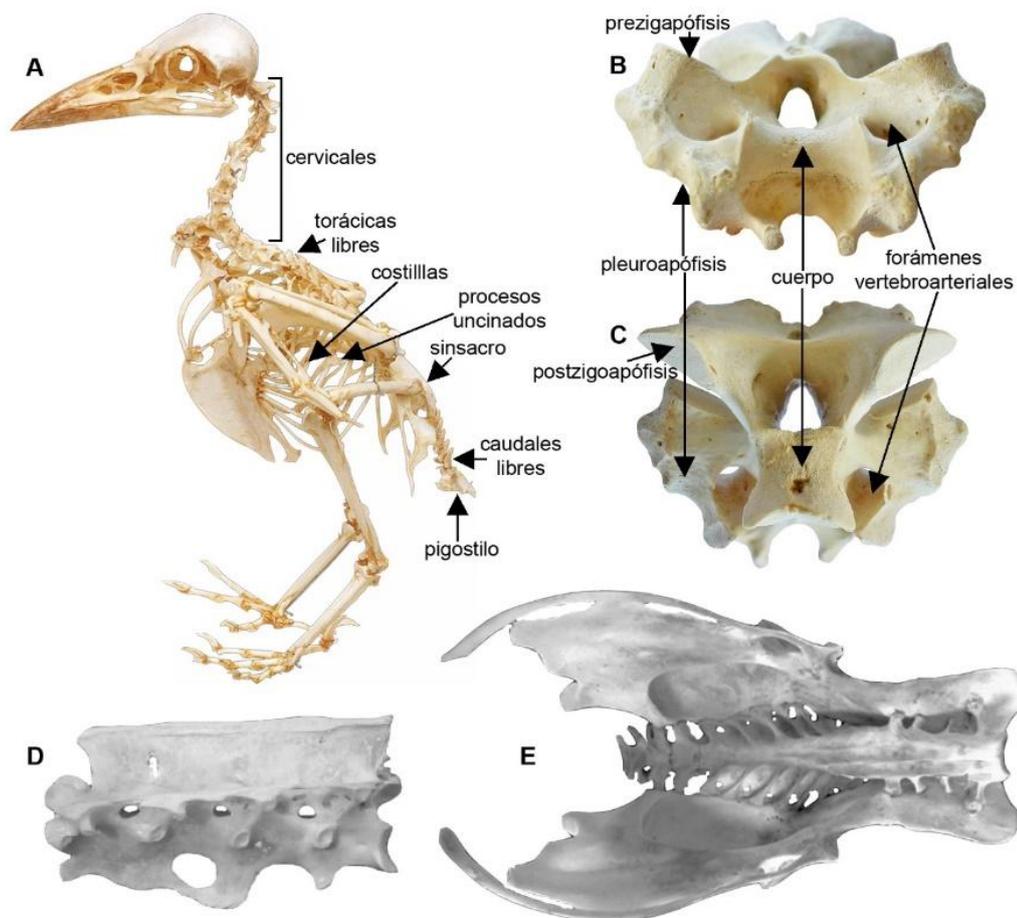
Figura 3.30

Nota. Esqueleto completo de un vipérido crotalino *Crotalus* (A), una vértebra típica de un ofidio con hipoapófisis (B) y vértebra cloacal con linfoapófisis y hemapófisis (C). Modificado de Carmona et al. (2010: figura 1).

Aves

Las vértebras de las aves son heterocélicas (Figura 3.31B y C), con la excepción de los esfeniscidos (pingüinos) y psitácidos (loros, cotorras, guacamayos) que presentan vértebras opistocélicas. La región cervical de las aves tiene atlas y axis y un número muy variable de vértebras con pleuroapófisis y forámenes vertebroarteriales (Figura 3.31B). En la región torácica cuentan con algunas vértebras libres con diapófisis y parapófisis que articulan con costillas bicípitas (a las cuales se le anexan los procesos uncinados para darle mayor cohesión a la caja torácica). En algunos casos hay vértebras fusionadas en una estructura llamada notario (Figura 3.31D). Las últimas vértebras torácicas, todas las lumbares, sacras y primeras caudales se unen para constituir el sinsacro, asociado a la pelvis (Figura 3.31E). La mayor parte de las vértebras caudales son libres y las últimas se fusionan para formar el pigostilo (Figura 3.31A).

Figura 3.31



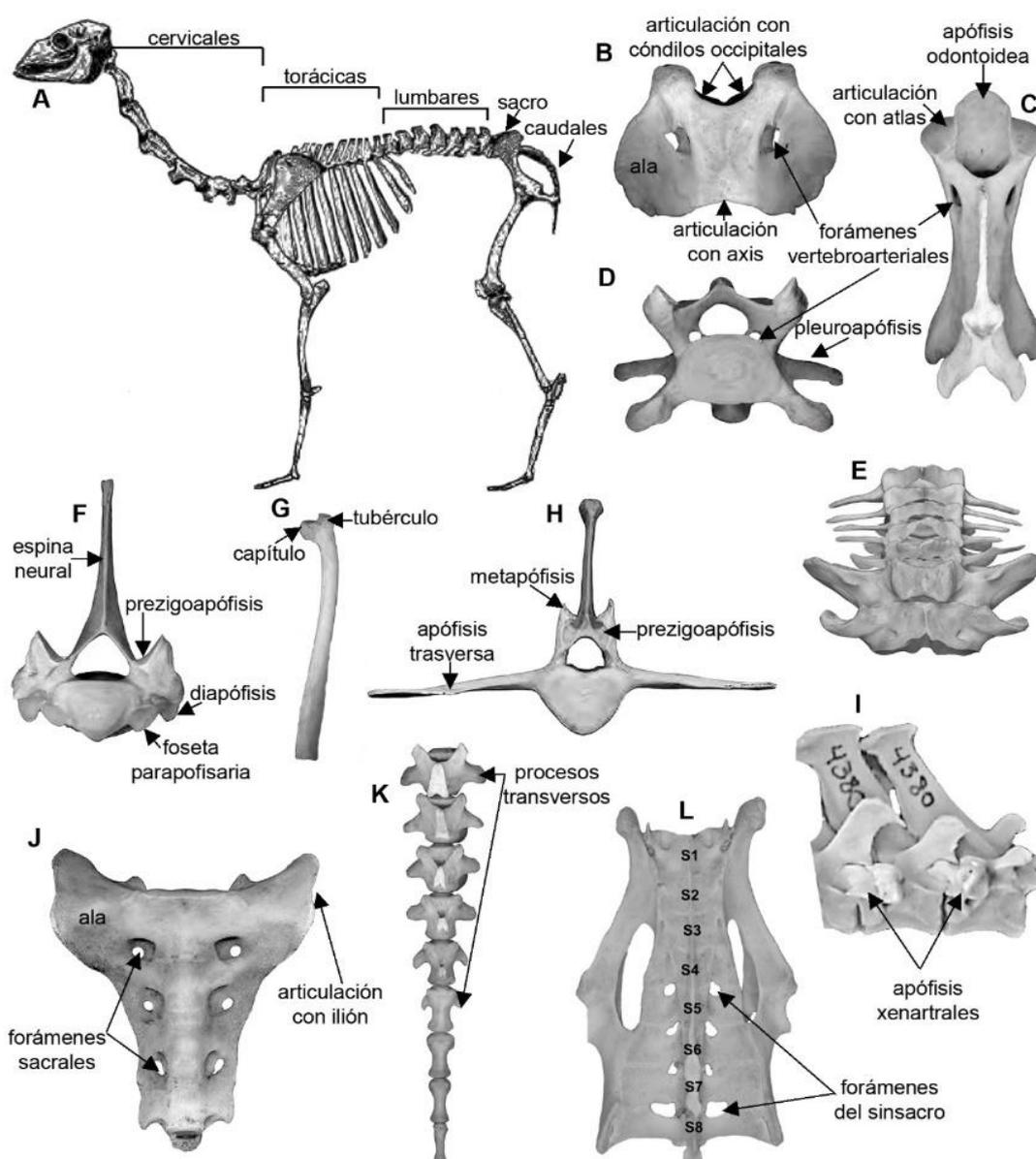
Nota. Esqueleto completo de un ave neognata, con sus regiones en la columna vertebral (A), vistas anterior (B) y posterior (C) de una vértebra cervical; notario (D) y sinsacro (E). Modificados de Wedel (2009: figura 5) y Dorling Kindersley (2022a).

Mamíferos

Las vértebras de los mamíferos son anfiplanas (Figura 3.32), a excepción de los ungulados que cuentan con vértebras cervicales opistocélicas. La región cervical presenta atlas (Figura 3.32B) con dos carillas de articulación para los dos cóndilos occipitales, axis con su apófisis odontoidea (Figura 3.32C) y 4 a 7 vértebras cervicales típicas (aunque el número más frecuente es 5) con pleuroapófisis que delimitan forámenes vertebroarteriales y con espinas neurales cortas (Figura 3.32D), salvo algunas excepciones como en la última del bóvido *Bison*. En los sirenios y cetáceos estas vértebras están achatadas (Figura 3.32E), incluso en algunos cetáceos pueden estar unidas en un solo hueso. La región torácica de los mamíferos exhibe un número de vértebras que varían entre 9 y 25 (mayormente 12 o 13) y articulan con pares de costillas bicípitas. En los mamíferos desaparece la parapófisis y las costillas articulan mediante el tubérculo con la diapófisis y el capítulo con la foseta parapofisaria ubicada entre los cuerpos vertebrales de dos vértebras linderas (Figura 3.32F y G). La región lumbar en los mamíferos presenta un número muy variable de vértebras con mayor desarrollo de apófisis

trasversas (Figura 32H). Con mayor frecuencia en esta región pueden existir metapófisis y anapófisis, tal como ocurre en ungulados, cetáceos, carnívoros, primates, quirópteros y lagomorfos. En xenarthros, las anapófisis se expanden (en este caso reciben el nombre de apófisis xenartrales) y contactan con la metapófisis y el proceso transverso de la vértebra siguiente (Figura 3.32I). La región sacra de los mamíferos puede presentar 2 a 5 vértebras fusionadas que integran el sacro (Figura 32J). Finalmente, la región caudal presenta un número variable de vértebras, las cuales van perdiendo los procesos transversos conforme alcanzan la parte distal (Figura 3.32K). Los armadillos tienen un sinsacro formado por la fusión de vértebras sacras y caudales al hueso coxal o innominado (Figura 3.32L).

Figura 3.32



Nota. Esqueleto de un mamífero (*Lama guanicoe*) con las regiones de la columna vertebral (A), vista dorsal de atlas (B), vista dorsal de axis (C), vista anterior de vértebra cervical típica

(D), vista dorsal del complejo cervical de un cetáceo (E), vista anterior de vértebra torácica (F) y costilla bícipita (G), vista anterior de vértebra lumbar (H), vistas lateral de vértebras de un xenarthro con apófisis xenartrales articuladas (I), vista dorsal del sacro (J), vistas dorsales de vértebras caudales (K) y vista dorsal de sinsacro de un armadillo (L). Modificado de Sierpe (2015) y Galliari y Carlini (2015: figura 1B).

Esternón

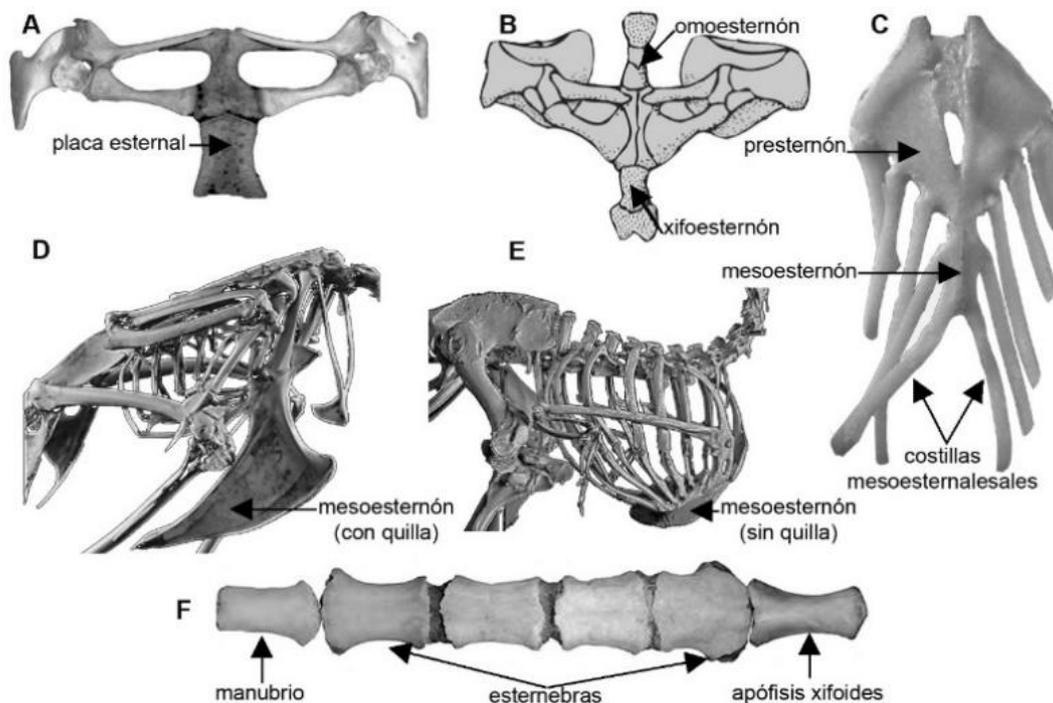
Aparece en los tetrápodos, aunque existen algunas formaciones de procedencia dudosa en algunos peces que han sido interpretadas como un esternón. Presenta un nivel de diagnóstico bajo para realizar identificaciones taxonómicas a nivel de género o especie.

Algunos anuros (e.g. hílidos, bufónidos, leptodactílidos, ceratófridos) tienen un esternón simple ubicado detrás de la cintura formado por una placa esternal. Este esternón está asociado al tipo de cintura arcífera (Figura 3.33A). En tanto, los anuros ranoides (e.g. microhílidos, ránidos, aglosos) tienen un esternón compuesto por un omoesternón anterior a la cintura, un cuerpo esternal y un metaesternón o xifoesternón, estos últimos elementos ubicados caudalmente a la cintura (Figura 3.33B). Este tipo de esternón, más complejo que el anterior, está relacionado con la cintura firmisterna (ver más adelante).

En el esternón de los reptiles se distinguen tres partes: 1) la anterior, más amplia y en forma de escudo se llama presternón; 2) en la porción media, de forma estrecha y alargada, se denomina mesoesternón; 3) la parte posterior, aún más estrecha, recibe el nombre de xifiesternón (Figura 3.33C).

Las aves únicamente presentan el mesoesternón con costillas esternales y, en su gran mayoría (aves voladoras) el esternón posee quilla o carena (Figura 3.33D) para la inserción de los músculos pectorales mayores de las alas, sumamente importantes para volar. Las aves paleognatas sudamericanas no voladoras (reídos) carecen de quilla (Figura 3.33E) y en las poco voladoras (tinámidos) está poco desarrollada, como ocurre en neognatas que han perdido la capacidad de volar.

Finalmente, en los mamíferos el esternón está dividido en tres partes (Figura 3.33F): 1) la anterior, el manubrio que se ensancha para articular con las clavículas, cuando estas están presentes; 2) en la parte media, el mesoesternón segmentando en un número variables de esternebras entre las cuales se unen a las verdaderas costillas; 3) en la porción posterior, el xifiesternón o apófisis xifoides. En los mamíferos que no tienen clavículas, como en ungulados, gonfotéridos, sirenios y cetáceos, entre otros, el esternón es más estrecho y menos desarrollado. Entre los mamíferos existen unos pocos casos, como en los quirópteros, donde el esternón tiene quilla debido a los fuertes músculos pectorales que posibilitan el vuelo.

Figura 3.33

Nota. Esternón en los diferentes grupos de vertebrados: anuro bufónido (A), anuro ránido (B), reptil saurio (C), ave neoagnata voladora (D), ave paleoagnata no voladora (E), mamífero (F). Modificados de Romer (1972: figura 115B), Montero et al. (2004) y Ceríaco et al. (2018: figura 7F).

Cinturas

Nivel de diagnosis media para realizar identificaciones taxonómicas a nivel de género o especie. En la mayoría de los grupos, la cintura pectoral/escapular está compuesta por dos huesos endocondrales pares llamados escápula (siempre ubicada hacia la parte dorsal) y coracoides (siempre ventral) que forman la cavidad glenoidea para la articulación del miembro en todos los grupos. No obstante, el coracoides en los mamíferos terios se asimila a la parte superior de la cavidad glenoidea de la escápula y queda como una prominencia que recibe el nombre de apófisis coracoidea. La cintura escapular, según el grupo de vertebrado, puede presentar elementos que lo conectan al cráneo como en los peces u otros huesos como en los anfibios y en los reptiles.

La cintura pélvica puede ser muy simple y sin conexión con el esqueleto axial como en los peces óseos o formada por el ilion, isquion y pubis asociada a la columna vertebral como en los tetrápodos.

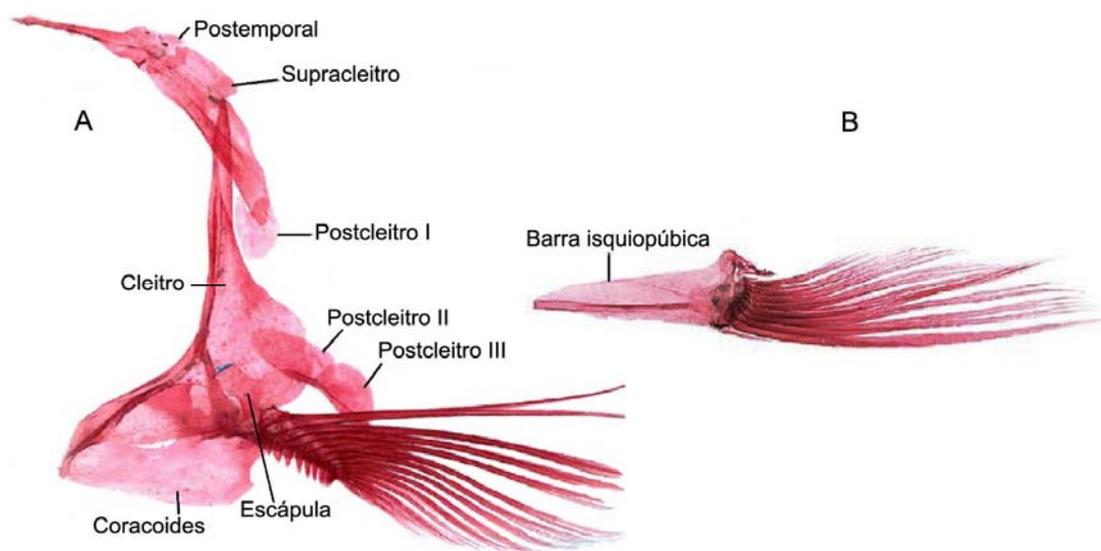
Peces óseos Teleósteos

La cintura escapular en teleósteos está compuesta, principalmente, por un elemento dérmico llamado cleitro y en general un número variable de elementos supracleitrales o

postcleitrales. Otro elemento dérmico es el posttemporal, que la conecta con el cráneo. El cleitro se vincula con dos elementos endocondrales, escápula (dorsal) y coracoides (ventral), que forman la cavidad glenoidea (Figura 3.34A), donde articula la aleta pectoral (ver adelante). Además, puede haber un mesocoracoides.

La cintura pélvica en este grupo de peces es muy simple, presenta una barra isquiopúbica dérmica (Figura 3.34B) que está libre en la musculatura (sin conexión con el esqueleto axial). La posición de la cintura puede variar y estar ubicada cerca de la aleta anal o hasta delante de la aleta pectoral.

Figura 3.34

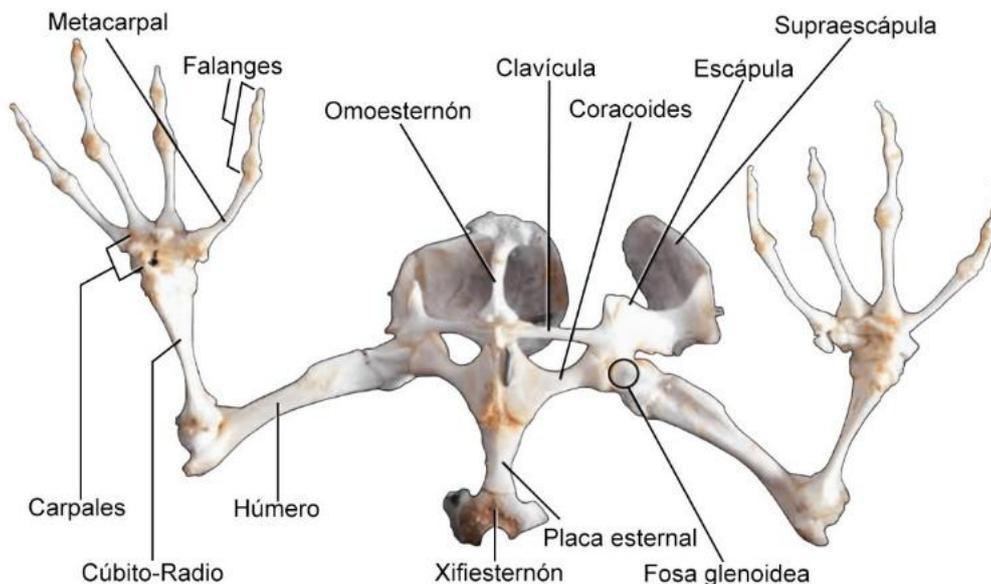


Nota. Cintura escapular (A) y pélvica (B) de peces osteíctios. Modificadas de Darlim y Marinho (2018: figura 6).

Anfibios anuros

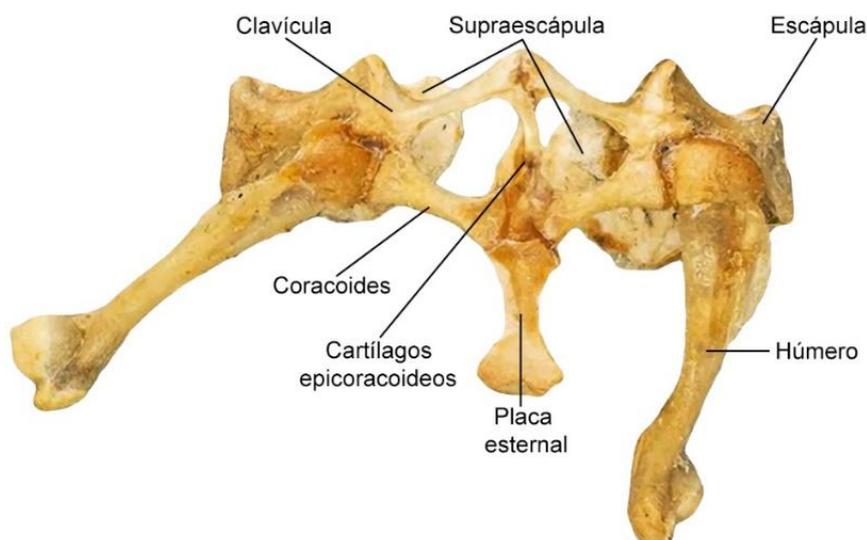
La cintura escapular en sapos y ranas está integrada por la escápula, el coracoides, la supraescápula y la clavícula (Figuras 3.35 y 3.36). Asimismo, si bien esta cintura no tiene conexión con el cráneo, permanece un cleitro rudimentario absorbido en la supraescápula (Figuras 3.35 y 3-36). Como mencionamos cuando tratamos el esternón, existen dos tipos de cinturas escapular en los anuros: 1) la firmisternia, propia de los ranoides y los aglosos, presenta coracoides ampliados en sus extremos ventrales y más grandes que las clavículas, además de cartílagos epicoracoides fusionados anteriormente y posteriormente, que se conectan de forma fija al esternón (Figura 3.35); 2) la arcífera, en los hiloides, tienen los coracoides y las clavículas del mismo tamaño, los cartílagos epicoracoides están superpuestos medialmente, posterior a la fusión del procoracoides con el extremo anteromedial del arco pectoral, de modo que existe mayor movilidad esternal (Figura 3.36).

Figura 3.35



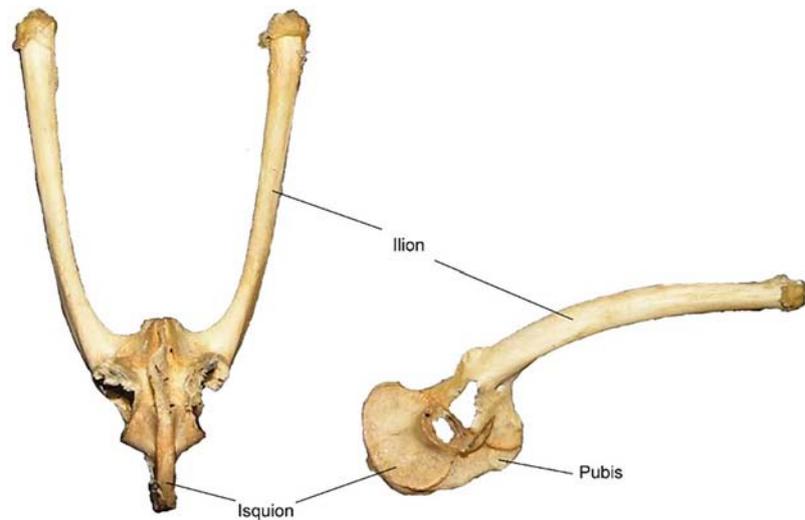
Nota. Cintura escapular de anuro de tipo firmisternia y resto del miembro anterior, con las partes señaladas. Modificada de Image Quiz (2022).

Figura 3.36



Nota. Cintura escapular y húmero de anuro de tipo arcífera con las partes señaladas. Modificada de Skulls Unlimited (2022a).

La cintura pélvica de los anuros (Figura 3.37) presenta un ilion grande y alargado, orientado hacia adelante y en contacto con la vértebra sacra, un isquion semicircular chico (posterior y dorsal) y un pubis, también semicircular, cartilaginoso (posterior y ventral).

Figura 3.37

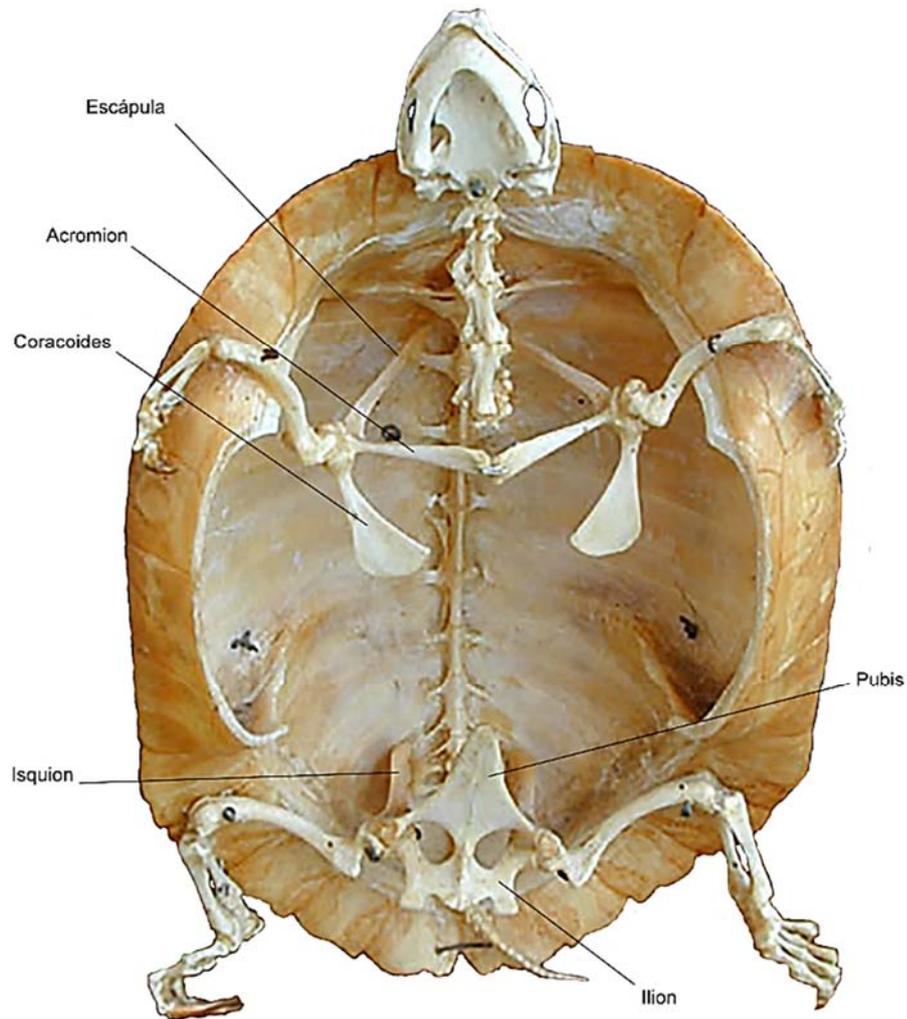
Nota. Cintura pélvica de anuros con las partes señaladas. Modificadas de Barret (2016).

Reptiles

Quelonios: la cintura escapular en las tortugas está compuesta por la escápula y el coracoides. La escápula es característica por presentar un acromion desarrollado de posición ventral. El resto de los elementos de esta cintura se asimilan al caparazón: los cleitros al espaldar, la clavícula al epiplastrón y la interclavícula al endoplastrón (Figura 3.38).

La cintura pélvica de las tortugas está formada por el ilion, isquion y pubis, unidos mediante suturas a la altura del acetábulo (donde articula el fémur). El ilion, como en todos los reptiles, está orientado ligeramente hacia atrás. Este hueso en las pleurodiras tiene la particularidad de estar fusionado al espaldar, no obstante, en las criptodiras no existe tal conexión (Figura 3.38).

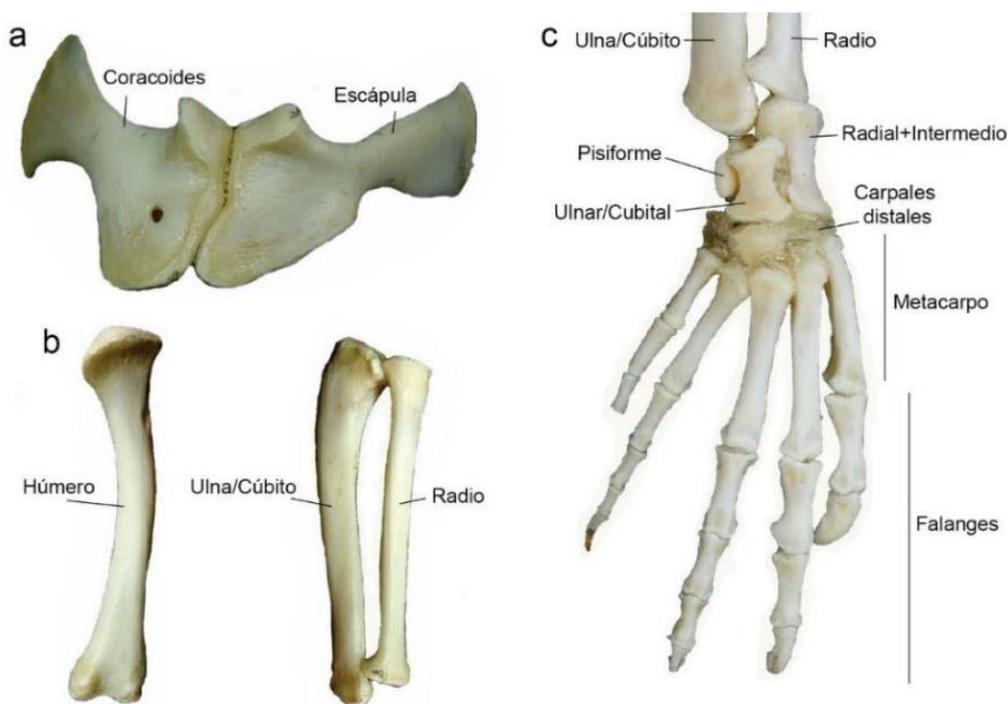
Figura 3.38



Nota. Esqueleto de tortuga en vista ventral, con las partes libres de las cinturas escapular y pélvica señaladas. Modificada de Anderson (2003).

Crocodilios: la cintura escapular de los cocodrilos está integrada por la escápula, el coracoides y la interclavícula impar, unida al centro del esternón (Figura 3.39).

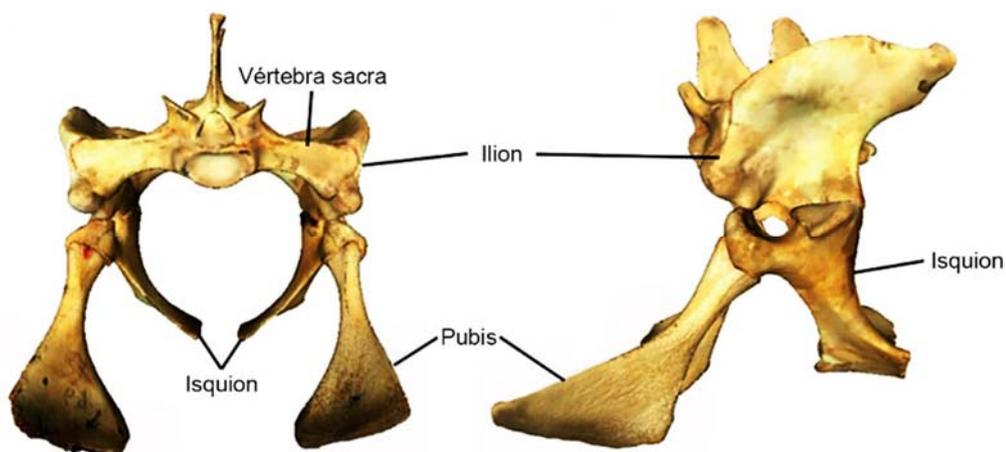
Figura 3.39



Nota. Cintura escapular (A) y miembro anterior de cocodrilos (B y C), con las partes señaladas. Modificadas de Gonçalves Vieira et al. (2016: figura 1).

La cintura pélvica está formada por el ilion hacia atrás (dorsal y posterior), isquion (ventral y posterior) y pubis (ventral y anterior). El pubis en cocodrilos modernos no participa en la formación del acetábulo, el cual está perforado. Esta cintura presenta forámenes púbicos e isquiopúbicos (Figura 3.40).

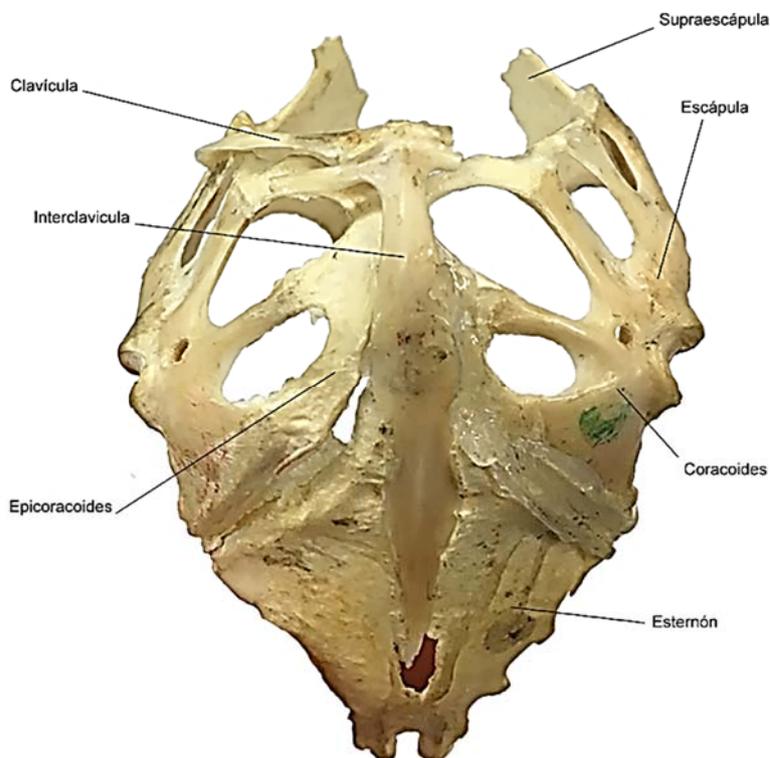
Figura 3.40



Nota. Cintura pélvica de yacaré, *Caiman*, con las partes señaladas. Modificadas de Herrera et al. (2017: figura 3).

Saurios: los lagartos y lagartijas tiene la cintura escapular más completa, con escápula (dorsal) y coracoides (ventral y con epicoracoides) fusionados, forman la cavidad glenoidea, supraescápulas, clavículas e interclavícula en forma de “T” (Figura 3.41).

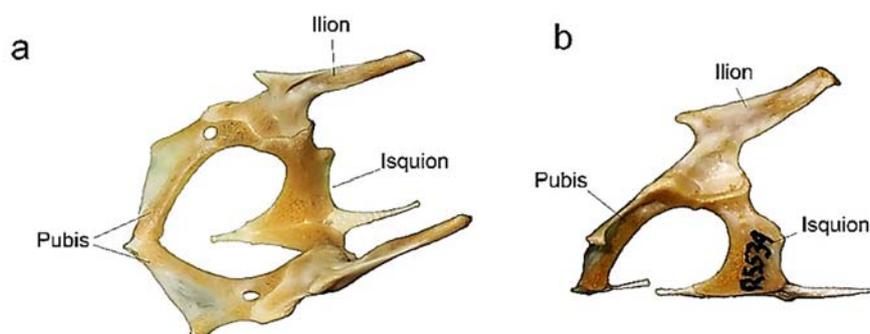
Figura 3.41



Nota. Cintura escapular y esternón de saurio con las partes señaladas. Modificada de Hubbard (2018: entrada de blog).

La cintura pélvica de los saurios presenta un ilion hacia atrás (dorsal y posterior) con un proceso preacetabular, un isquion (ventral y posterior) y un pubis (ventral y anterior). Entre el isquion y el pubis tiene una fenestra obturadora o ventana tiroidea (Figura 3.42).

Figura 3.42



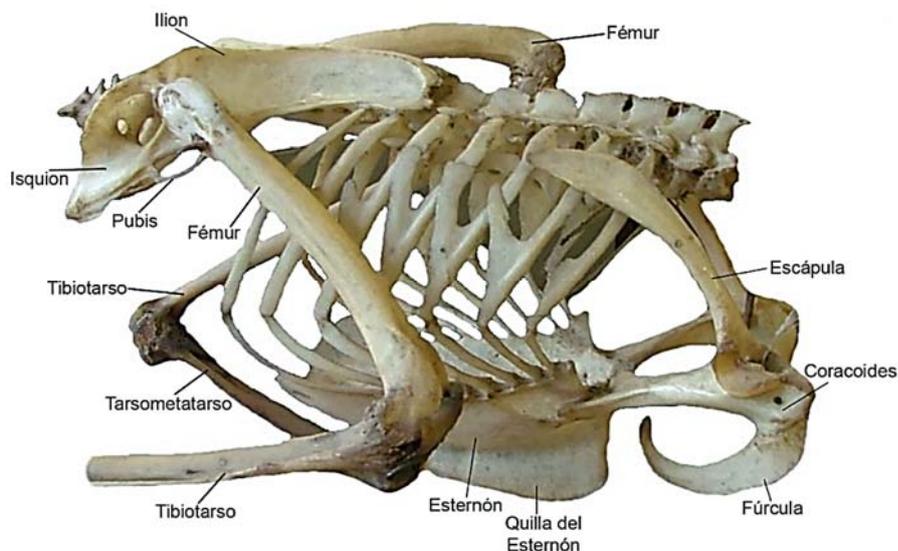
Nota. Cintura pélvica de saurio con las partes señaladas, en vista dorsal (A) y lateral (B). Modificadas de Paparella et al. (2020: figura 1).

Aves

La cintura escapular de las aves está integrada por la escápula, que tiene forma alargada y está orientada hacia atrás, un coracoides ensanchado y en conexión con la parte anterior del esternón y la clavícula que, unida a su simétrica, constituye la fúrcula (Figura 3.43). En algunas aves, como en *Gallus*, la fúrcula tiene un manubrio; y en los reídos, las clavículas están muy reducidas a modo de pequeñas prolongaciones de los coracoides (Figura 3.43). La escápula y el coracoides componen la cavidad glenoidea.

La cintura pélvica en las aves, como se mencionó previamente, se fusiona con las últimas vértebras torácicas, todas las lumbares y las sacras para formar el denominado sinsacro (Figura 3.43). Esta cintura presenta el ilion muy desarrollado tanto en sus regiones pre como pos acetabular, es decir hacia adelante y hacia atrás, el isquion se extiende hacia atrás y el pubis está muy reducido, en forma de barra paralela al isquion. Entre otros atributos, se encuentran los forámenes ilioisquiáticos y obturador. Este último se ubica debajo del acetábulo que está perforado como en los cocodrilos (Figura 3.43).

Figura 3.43



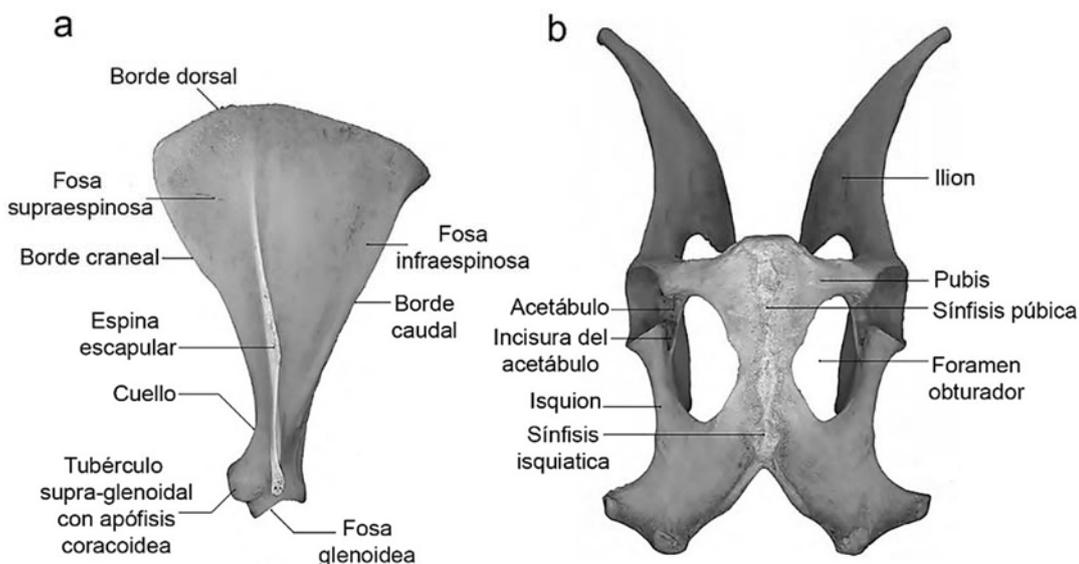
Nota. Esqueleto postcraneano parcial de ave, con la indicación de las partes de esternón, cinturas y miembro posterior. Modificada de Teisaire et al. (2010: figura 6).

Mamíferos

La escápula es el elemento más destacado de la cintura escapular de los mamíferos. Está compuesta por una cavidad glenoidea para articular con el húmero y por una hoja que está atravesada por una espina que delimita las fosas supraespinosa e infraespinosa (Figura 3.44A). La espina termina en un acromion, el cual tiene mayor desarrollo en mamíferos cavadores (e.g. armadillos y algunos roedores como *Ctenomys*), braquiadores (primates) y voladores (quirópteros); y está ausente en aquellos mamíferos que carecen de clavícula

(ungulados). Como mencionamos anteriormente, de manera craneal a la cavidad glenoidea existe una apófisis coracoides, la cual está más desarrollada, también, en los mamíferos mencionados con un acromion notable. La clavícula, articula con el esternón y el acromion, está asociada a movimientos complejos como cavar, trepar, braquiar y volar (está ausente en mamíferos adaptados a la carrera que tienen el miembro anterior en estado fijo de pronación, como en ungulados; Figura 3.44A). En mamíferos adaptados al medio acuático (cetáceos, sirenios, pinnípedos) la escápula se ensancha notablemente (Figura 3.45).

Figura 3.44



Nota. Cinturas escapular (A) y pélvica (B) de guanaco, con partes señaladas. Modificadas de Sierpe (2015: p. 78 y 95).

La cintura pélvica en los mamíferos está constituida por el hueso innominado o coxal (Figura 3.44B) formado por la fusión temprana del ilion, isquion y pubis a nivel del acetábulo. Entre las características del coxal, además del mencionado acetábulo o cavidad acetabular, se destacan la zona de unión entre ambos isquiones y pubis llamadas sínfisis isquiática y sínfisis púbica, respectivamente, el foramen obturador (fusión de los forámenes púbicos e isquiopúbicos), la cresta y fosa ilíaca y la articulación sacroilíaca (Figura 3.44B). Los marsupiales presentan un prepubis ubicado delante del pubis. En los cetáceos y sirenios, la cintura pélvica se reduce considerablemente e incluso en algunos taxones es rudimentaria.

Figura 3.45

Nota. Escápula de un cetáceo. Modificada de Skulls Unlimited (2022b).

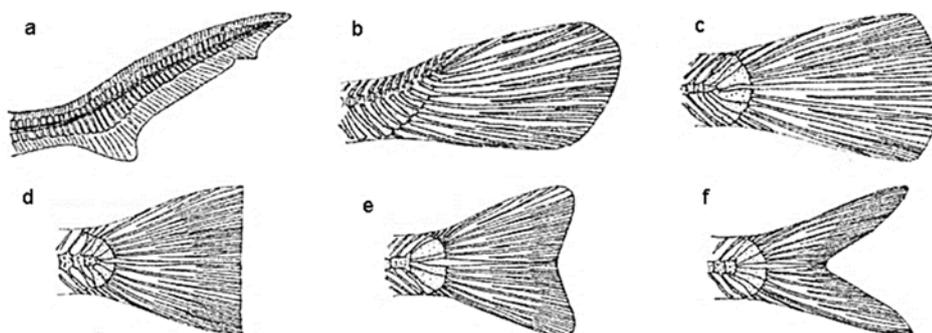
Miembros

Nivel de diagnosis alta para realizar identificaciones taxonómicas a nivel de género o especie.

Peces óseos Teleósteos (miembro Pterigio)

En los peces hay aletas impares dispuestas en la línea media del cuerpo (caudal, dorsal y anal) y aletas pares situadas a los laterales (pectoral y pélvica).

El esqueleto de las aletas impares se divide en una parte endoesquelética formada por elementos denominados pterigióforos (con posibles subdivisiones en segmentos basal, media y distal) y una parte exoesquelética llamada ceratotricos en condriktios, lepidotricos en teleosteos y camptotricos en dipnoos (en los actuales no se osifican) o, en forma general, se lo conoce con el nombre de espinas, rayos o radios dérmicos. La aleta caudal es la única de las aletas impares que está en relación con la columna vertebral. De hecho, su base está constituida por varios arcos neurales o epurales y hemales o hipurales. Pueden tener hasta cinco tipos, aunque nos vamos a detener en las tres más comunes (Figura 3.46): 1) la heterocerca, característica de los condriktios, es asimétrica respecto de la columna, en la cual el extremo final se flexiona hacia arriba, de modo que el lóbulo ventral resulta más amplio que el lóbulo dorsal; 2) la dificerca, propia de los dipnoos, es simétrica respecto a la columna vertebral; 3) la homocerca, de los teleosteos, es simétrica a simple vista pero oculta internamente una asimetría ya que la columna se orienta hacia arriba y se curva, las vértebras más caudales se fusionan en un urostilo; y los arcos neurales y hemales de las vértebras fusionadas se ensanchan y comprimen volviéndose los elementos epurales e hipurales. La aleta dorsal (puede ser una, dos o varias) presenta pterigióforos en contacto con las espinas neurales y rayos dérmicos. En los Siluriformes, el lepidotrico anterior (morfológicamente muy variable entre las distintas especies) adquiere mayor desarrollo como medio de defensa (Figura 3.47). La aleta anal (puede ser una o dos) es muy simple ya que presenta una serie de pterigióforos relacionados con los extremos de las espinas hemales y otra serie de rayos dérmicos.

Figura 3.46

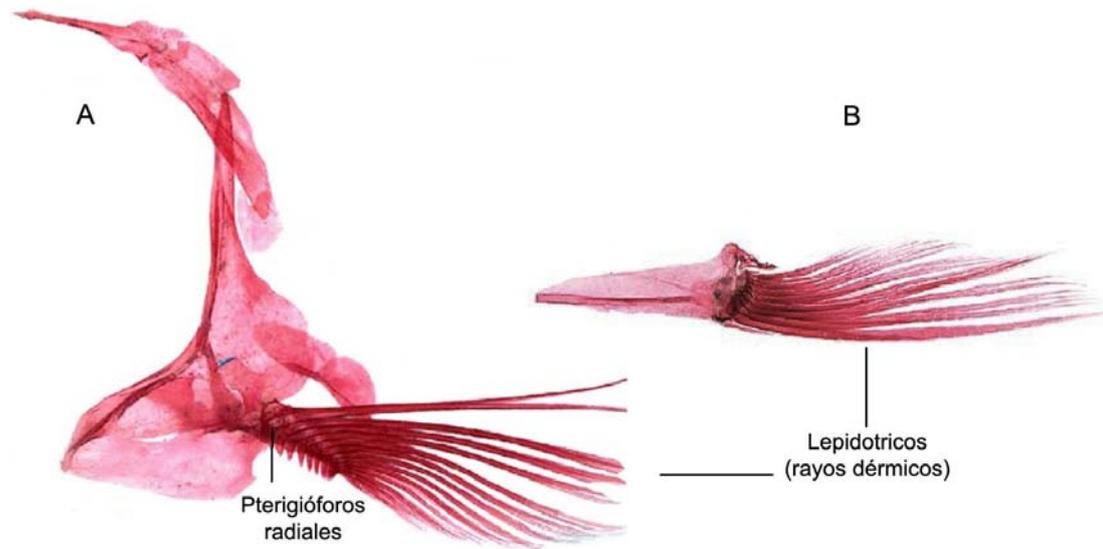
Nota. Distintas aletas caudales de peces. Heterocerca (a), heterocerca abreviada (b), homocerca convexa (c), homocerca truncada (d), homocerca cóncava (e), homocerca bifurcada (f). Modificada de Angulo et al. (2021: figura 7).

Figura 4.47

Nota. Lepidotricos de la aleta dorsal de Siluriformes modificados para defensa. Modificadas de Vanscoy et al. (2015: figura 1).

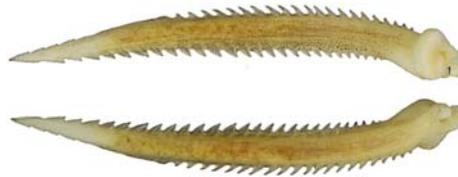
Entre las aletas pares de los teleósteos, asociada a la cintura escapular o pectoral, se encuentra la aleta pectoral, la cual presenta un grupo reducido de pterigióforos (una hilera de radiales) y los rayos dérmicos exoesqueléticos llamados lepidotricos (Figura 3.48A), que, en los Siluriformes, como vimos con la aleta dorsal, adquiere mayor desarrollo (Figura 3.49). La aleta pélvica de los teleósteos, en articulación con la cintura homónima, no presenta pterigióforos (ni basales ni radiales), únicamente lepidotricos o rayos dérmicos (Figura 3.48B). En el Sarcopterigio sudamericano *Lepidosiren*, las aletas pares están constituidas únicamente por una hilera de pterigióforos de extensión próximo-distal.

Figura 3.48



Nota. Dibujo de cinturas y aletas pectorales (A) y pélvicas (B) de un pez teleósteo con los huesos señalados. Modificadas de Darlim y Marinho (2018: figura 6).

Figura 3.49

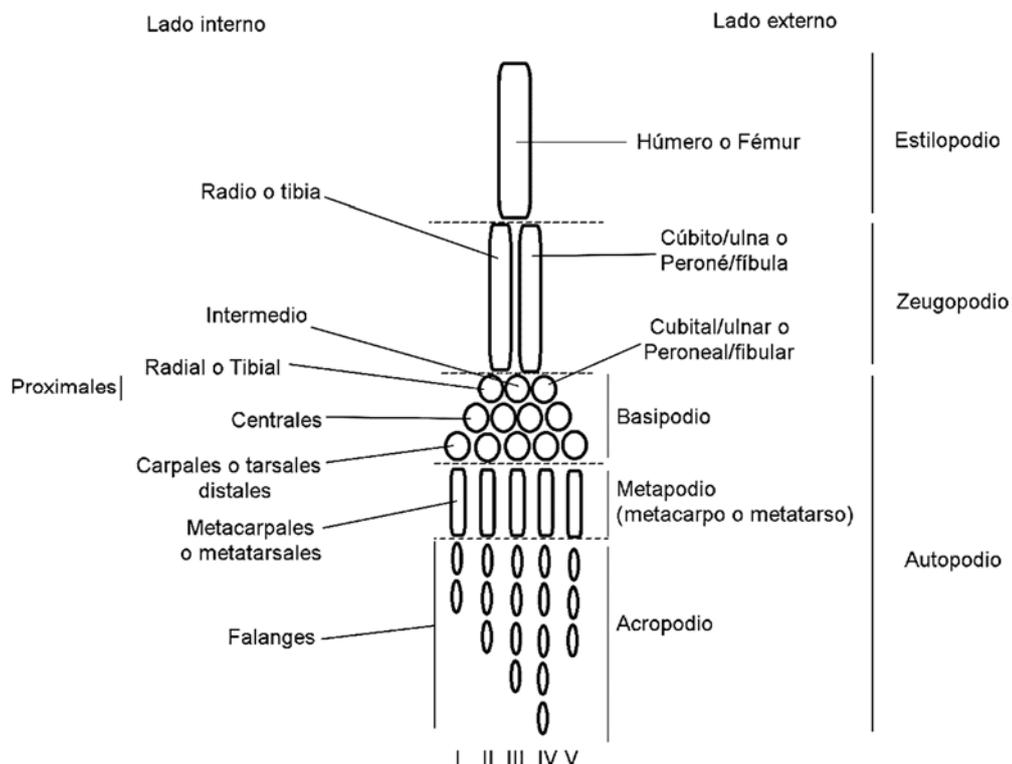


Nota. Lepidotricos de aleta escapular de Siluriformes modificados para defensa. Modificada de Vanscoy et al. (2015: figura 1).

Tetrápodos (miembro quiridio)

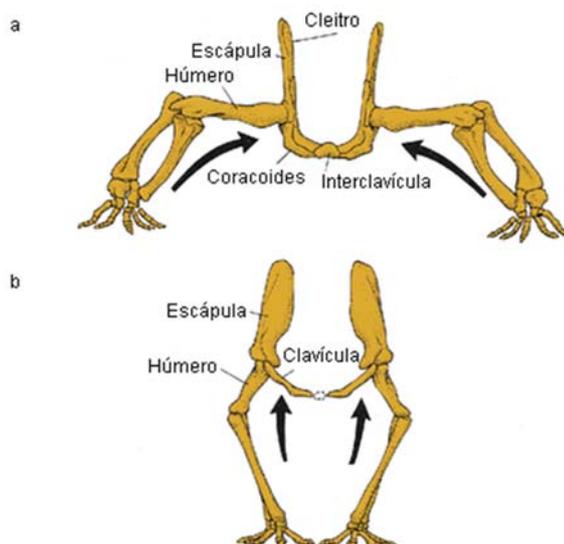
La Figura 3.50 muestra, de manera esquemática, las correspondencias y divisiones de los miembros de los tetrápodos.

Figura 3.50



Nota. Esquema del miembro quiridio.

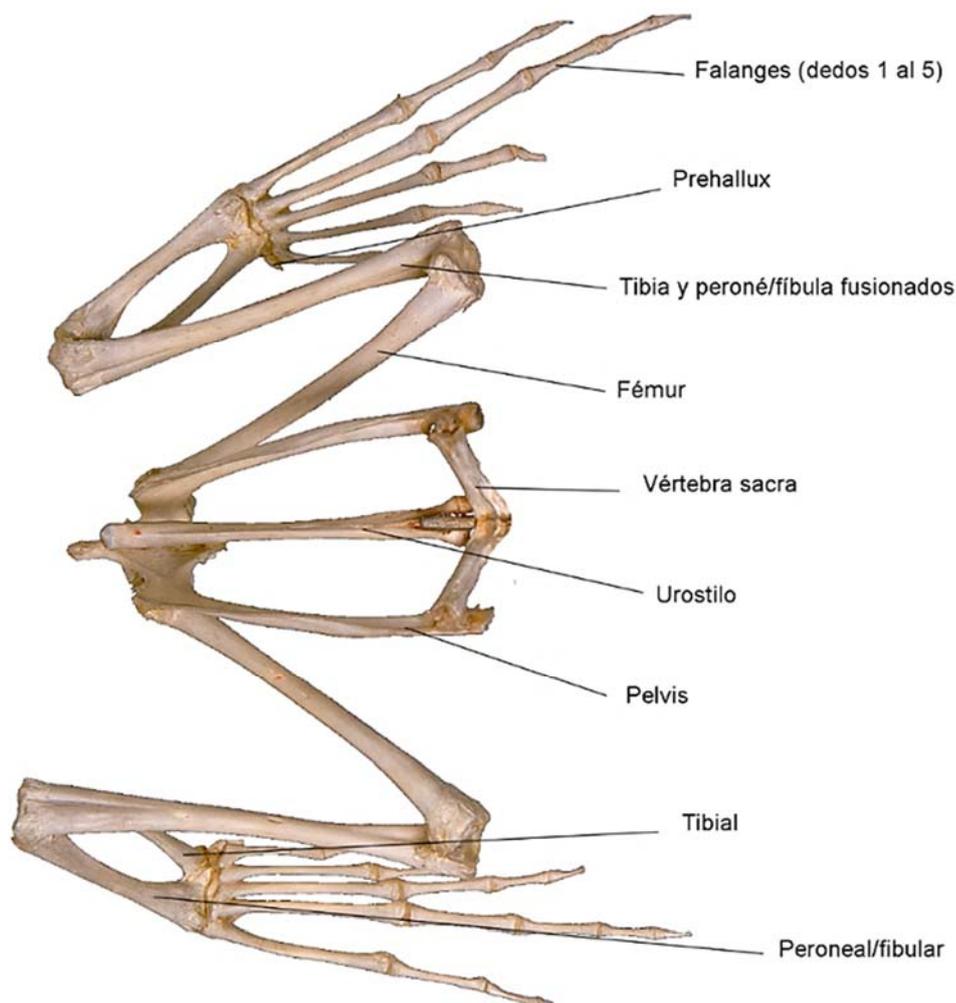
En los tetrápodos existen dos tipos de marchas: 1) la transversal, donde el estilopodio es transversal al plano sagital, la cual se puede ver en los anfibios y reptiles actuales (Figura 3.51A), 2) la parasagital, donde el estilopodio es paralelo al plano sagital, característico en las aves y en los mamíferos (Figura 3.51B).

Figura 3.51

Nota. Dibujo de las marchas de los diferentes tetrápodos actuales: transversal (A) y parasagital (B). Modificadas de Kardong (1998: figura 9.35).

Anfibios anuros

Los huesos largos de los sapos y ranas tienen las epífisis alineadas con las diáfisis por el tipo de marcha transversal (Figuras 3.35 y 3.52). En relación con el estilopodio anterior, el húmero, además de una cabeza, tiene una cresta deltoidea más o menos destacada en la diáfisis, según el grupo (muy desarrollada en los ejemplares machos de *Leptodactylus*). En cuanto al estilopodio posterior, el fémur, es más estilizado. Los zeugopodios anterior (cúbito-radio) y posterior (tibia-peroné) de los anuros están fusionados y se aprecia la línea de unión entre ambos huesos. El primero, más ancho y corto, lleva un olécranon para articular con la epífisis distal del húmero. Se destaca el autopodio posterior porque cuenta con el tibial y el peroneal extendidos, una hiperfalangia en el dedo 4 y un dedo supernumerario llamado prehallux o calcar (Figuras 3.35 y 3.52).

Figura 3.52

Nota. Cintura pélvica y miembro posterior de anuro, con sus partes señaladas. Modificadas de Dorling Kindersley (2022b).

Reptiles

En este grupo, si bien las epífisis de los huesos largos están alineadas con las diáfisis por el tipo de marcha transversal, estas, sobre todo en el húmero, suelen estar más ensanchadas (Figuras 3.38 y 3.39). En el fémur de los reptiles se observan, en términos generales, una cabeza de articulación con el acetábulo, dos trocánteres en la epífisis proximal y cóndilos de articulación con la tibia y peroné en la epífisis distal (Figura 3.38).

Con algunas excepciones, por regla general, los reptiles son plantígrados y pentadáctilos. En algunos quelonios los carpales pueden estar completos y en otros puede haber fusiones. En el miembro posterior de este grupo, el tibial, el intermedio y el central se fusionan para formar un hueso, además del peroneal. En quelonios, existe gran variabilidad por las diferentes adaptaciones a los medios terrestres y acuáticos. En este último caso ocurre un acortamiento relativo del zeugopodio y alargamiento relativo de las falanges. En cocodrilos

exhiben los carpales muy reducidos y se fusionan para formar dos elementos, presentan pisiforme, faltan los centrales y el intermedio. En el tarso de este grupo se observan el tibial, el peroneal y varios más. En los saurios, en general, tienen todos los huesos carpales o puede existir un solo central y el intermedio es rudimentario. Estos presentan articulación intratarsiana, donde se produce fusiones del tarso proximal y central para formar el protarso, con articulación mesotarsal (en saurios), mientras que en cocodrilos la articulación pasa entre astrágalo y calcáneo (crurotarsal).

Aves

Los huesos largos de las aves son livianos debido a que son huecos (salvo en pingüinos). En el ala, el húmero es muy diagnóstico, con la epífisis proximal ensanchada y una o dos fosas neumáticas (Figura 3.53), un cúbito o ulna más grande que el radio y a veces con papilas visibles para la inserción de plumas (Figura 3.53), aunque estas papilas no están presentes en las ratites y en otras aves. El autopodio está compuesto por dos carpales libres (cubital y radial), otros carpales se fusionan a los metacarpales para formar el carpometacarpo, que está integrado por un metacarpal mayor y otro menor, trócleas para articular con los carpales libres, foseas y procesos para articular con las falanges de los dedos II, III y IV (Figura 3.53). Los Anseriformes del género *Chauna* (chajá, chicagüire) y los caradriformes del género *Vanellus* (tero, avefrías) poseen proyecciones óseas cubiertas por una capa córnea llamadas espolones, como medio de defensa. El primero de ellos presenta dos espolones en el carpometacarpo, el principal ubicado en la parte proximal y uno más pequeño en la parte distal. El segundo tiene un solo espolón en la porción proximal del carpometacarpo.

Figura 3.53

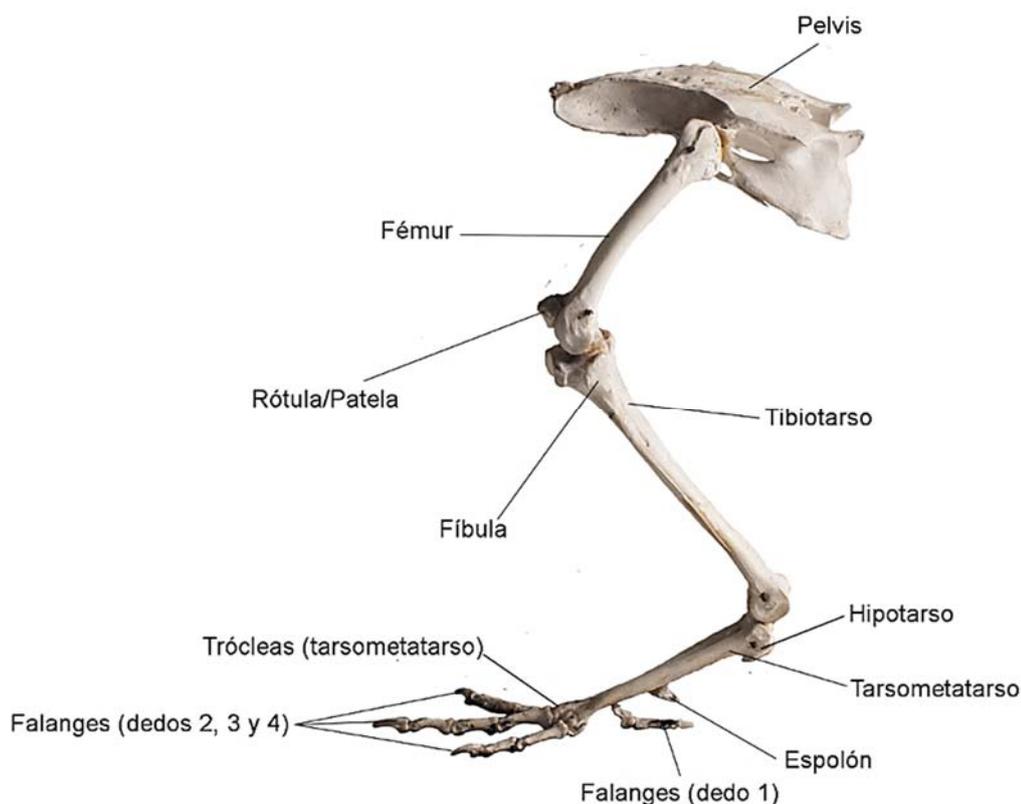


Nota. Miembro anterior de ave con las partes señaladas. Modificadas de Longrich y Olson (2011: figura 2).

El miembro posterior presenta un fémur con la cabeza rotada debido a la marcha parasagital y poco variable entre los grupos, razón por la cual no es muy diagnóstico (Figura 3.54). La tibia fusionada a los tarsales proximales para formar el tibiotarso, muy variable y muy diagnóstico. La fibula o peroné, muy reducida, se ubica en el lateral externo de la parte proximal del tibiotarso. Los huesos tarsales distales y los metatarsales II, III y IV se fusionan para constituir el tarsometatarso, muy diagnóstico porque presenta una epífisis proximal con

un hipotarso por donde pasan los ligamentos de los músculos flexores y extensores de los dedos; y su epífisis distal presenta tres trócleas para articulación con las falanges (Figura 3.54). La morfología de estas regiones varía con la disposición y movilidad de los dedos en los diferentes grupos. Los gallos y los machos de otras galliformes introducidas (véase Capítulo 2) desarrollan espolones en la porción medio-distal de los tarsometarsos. Finalmente, las aves americanas pueden tener tres o cuatro dedos, el dedo I tiene su propio metatarsal y suele estar orientado hacia atrás, a veces sin contacto con el suelo, aunque puede tener la facultad de rotar hacia adelante como en los vencejos (*Cypseloides*).

Figura 3.54



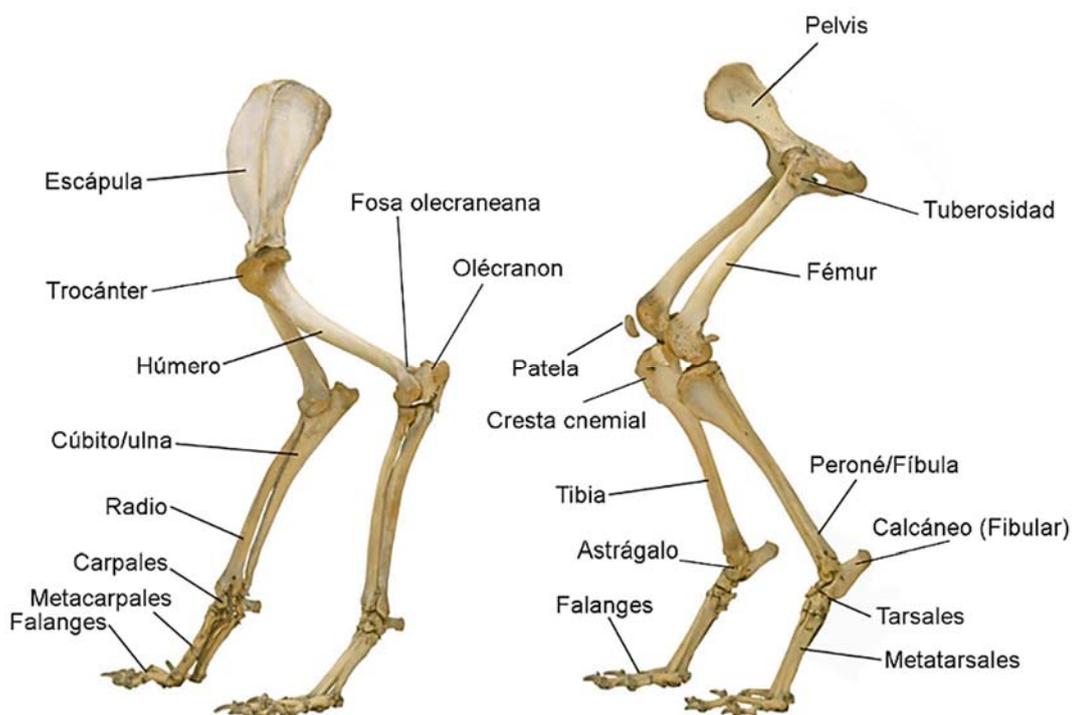
Nota. Miembro posterior de ave, con las partes señaladas. Modificada de Souza y Silva (2018).

Mamíferos

En los mamíferos, por norma general, los huesos largos son diagnósticos para la identificación taxonómica. Respecto del miembro anterior, el húmero tiene torsión sigmoidea, razón por la cual la epífisis proximal, con cabeza, tuberosidad mayor y menor, luce girada sobre su eje respecto a la diáfisis, con su cresta deltoidea, y la epífisis distal con cóndilos, epicóndilos, trócleas, epitrócleas y fosa olecraneana (Figura 3.55A). La epífisis proximal del cúbito o ulna tiene un olécranon que articula en la mencionada fosa olecraneana (Figura 3.55A). El radio, por su parte, es muy variable según el grupo, donde puede constituir el cuerpo principal del zeugopodio como ocurre en ungulados, mediante distintos niveles de

fusión (total en camélidos) (Figura 3.32A). En primates, félidos y otros, ambos huesos están bien diferenciados, además de la pronación donde el cúbito y el radio se cruzan, el antebrazo puede adoptar una posición de supinación y ambos huesos orientarse de manera paralela. Estas diferencias en movilidad tienen su reflejo en la morfología de los cóndilos y trócleas del húmero y en las carillas articulares del zeugopodio. Los carpales, metacarpales y falanges tienen un número y forma muy variables según el grupo. Por último, el miembro puede sufrir modificaciones (húmero, cúbito y radio más cortos y falanges alargadas) para adquirir forma de remo como adaptación al medio acuático (Figura 3.56).

Figura 3.55



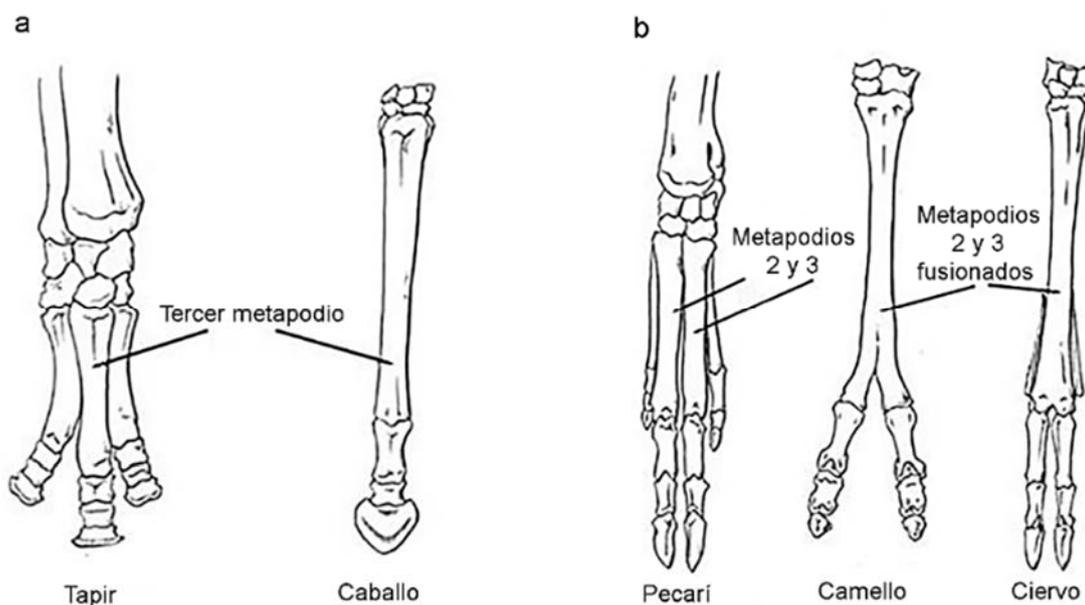
Nota. Miembros anterior (A) y posterior (B) de perro, *Canis lupus familiaris*, con las partes señaladas. Modificado de Keates y Kindersley (2014).

Figura 3.56

Nota. Miembro anterior de un cetáceo, con las partes señaladas. Modificadas de Skulls Unlimited (2022b).

Referido al miembro posterior, los mamíferos cuentan con la cabeza del fémur rotada por la marcha parasagital. La epífisis proximal del este hueso, además tiene un cuello, trocánter mayor en la parte superior y un trocánter menor en la parte inferior (Figura 3.55B). Puede existir un tercer trocánter, como en équidos, roedores y xenarthros, localizado en la diáfisis. La epífisis distal del fémur presenta cóndilos para articular con la tibia y epicóndilos. La tibia exhibe una meseta tibial para articular con los mencionados cóndilos del fémur, una cresta en la diáfisis y un maléolo interno característico en la epífisis distal. La fibula o peroné es muy delgada y presenta, en la epífisis proximal, una cara de articulación de la tibia y, en la epífisis distal, un maléolo externo. Entre los huesos del tarso de los mamíferos se destacan el astrágalo (constituido por el tibial y el intermedio) que articula con la tibia y el peroné y el calcáneo (formado por una extensión del peroneal). Finalmente, los metatarsos y falanges tienen un número y forma muy variables según el grupo.

En los ungulados, por ejemplo, en ambos miembros se reducen el número de dedos y tienen dos tipos de disposiciones (Figura 3.57): 1) mesoaxónico, donde el eje del miembro pasa por el dedo 3 (perisodáctilos) y 2) paraxónico, donde el eje del miembro pasa entre los dedos 3 y 4 (artiodáctilos).

Figura 3.57

Nota. Dibujo mostrando diferencias entre miembros mesoaxónicos (A) y paraxónicos (B) en ungulados. Modificada de Denmon (2016).

Exoesqueleto

Es parte del sistema tegumentario, el cual está compuesto en su parte externa por la epidermis e internamente por la dermis. La epidermis descansa sobre una lámina basal y se diferencia en una capa estratificada con células cúbicas o columnares que secretan una mucosidad, que recubre la superficie, llamada cutícula. En vertebrados terrestres la capa externa de la epidermis puede tener un desarrollo variable de queratinización o cornificación que le brinda mayor protección. La dermis, por su parte, está capilarizada y formada por fibras de colágeno muy ordenadas y dispuestas en capas alternas que constituyen el estrato compacto que otorga estructura y flexibilidad a la piel. Los huesos que forman el exoesqueleto de los vertebrados son muy diagnósticos y tienen su origen en la dermis, mediante el tipo de osificación intramembranosa, por lo que en la literatura pueden encontrarse bajo los nombres de huesos dérmicos, osteodermos u osteocutos, cubiertos por la epidermis queratinizada.

Reptiles

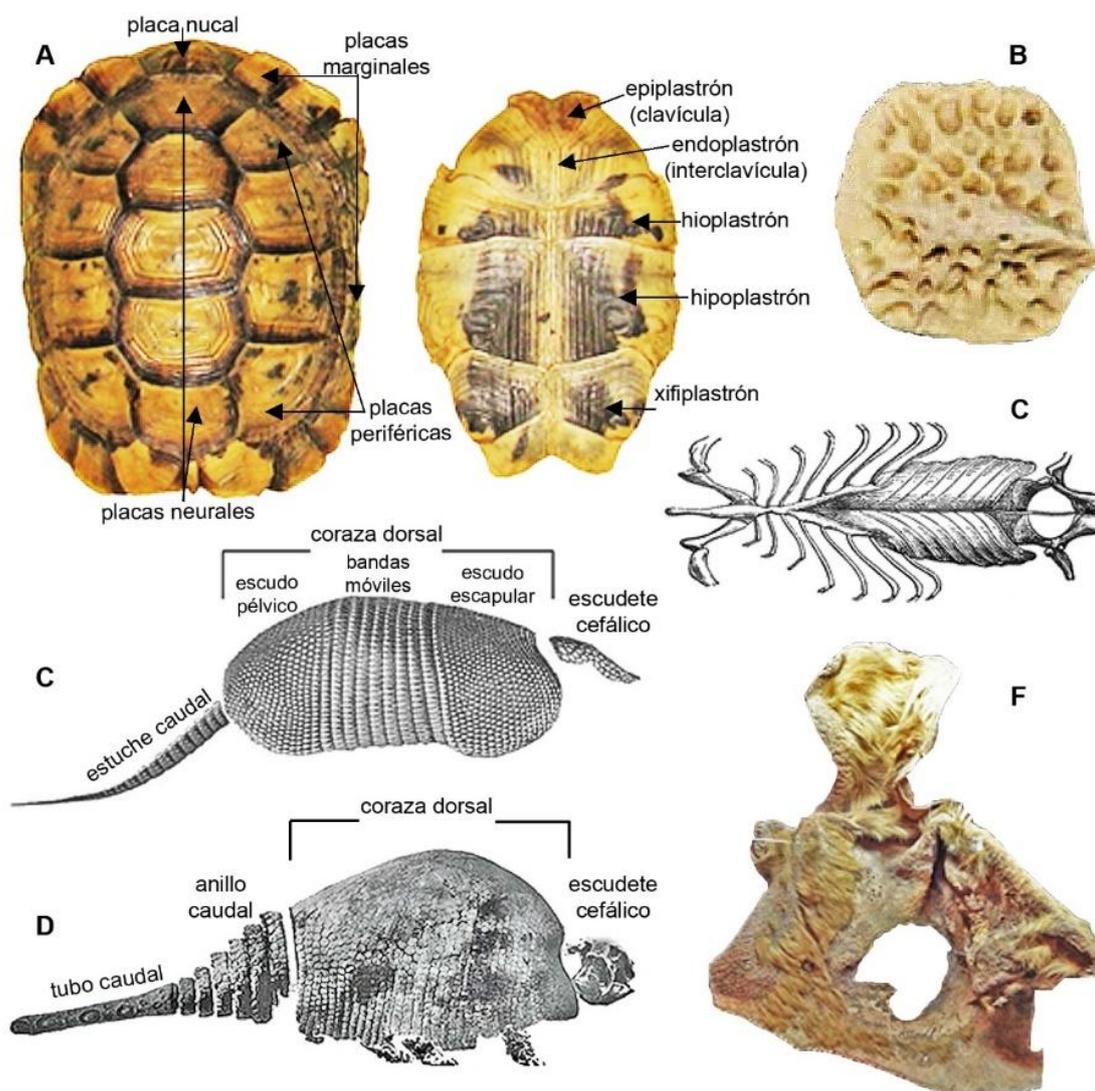
Los quelonios, como se mencionó previamente, presentan un caparazón óseo formado por un espaldar en la parte dorsal y un plastrón en la parte ventral (Figura 3.58A). El espaldar se compone de una placa nual, placas neurales en el centro, hacia los laterales se alojan las placas pleurales y en los bordes las placas periféricas. El plastrón, desde la parte anterior a la posterior, exhibe los epiplastrones (por asimilación de las clavículas), un endoplastrón (interviene la interclavícula), hioplastrones, hipoplastrones y xifoplastrones.

Los cocodrilos poseen placas óseas dérmicas, también llamadas osteocutos, en la parte dorsal (Figura 3.58B). Estos reptiles poseen, en la parte abdominal, una gastralia o costillas ventrales dérmicas o abdominales (Figura 3.58C). La llamada gastralia de los saurios, sin embargo, no es parte del exoesqueleto debido al origen endocondral de esas costillas abdominales. El término correcto, en ese caso, son las costillas paraesternales o paresternales.

Mamíferos

Algunos grupos de xenarthros se caracterizan por la presencia de un exoesqueleto con distintos niveles de desarrollo. Entre ellos, los cingulados son los que poseen una armadura ósea formada por numerosos osteodermos o placas óseas. La mencionada armadura incluye al cráneo (escudete cefálico), al cuerpo (coraza dorsal) y a la cola (escudete o estuche caudal). Los armadillos presentan en la coraza dorsal un grupo variable (según la especie) de bandas de placas móviles, en la parte media, muy diferente de las placas fijas del escudo escapular y pélvico (Figura 3.58D). Los gliptodontes carecen de tal diferenciación en la coraza dorsal porque es rígida, aunque en los bordes de la coraza poseen placas más robustas y cónicas que se distinguen del resto (Figura 3.58E). En los xenarthros pilosos, empero, hay una familia extinta, Milodontidae, con representantes que portan numerosos osículos dérmicos en la piel. El caso más resonante en la arqueología sudamericana corresponde al cuero de *Myodon* hallado en la Cueva del Milodón en el siglo XIX en Última Esperanza, Chile (Figura 3.58F, véase Capítulo 1).

Figura 3.58



Nota. Ejemplos de exoesqueletos en vertebrados. A) caparazón (espaldar a la izquierda y plastrón a la derecha) de un quelonio; B) osteodermo de un crocodilio; C) esquema de gastralia de crocodilio; D) armadura de un cingulado dasipódido (modificado de Ciancio (2018: figura 2); E) armadura de un cingulado gliptodóntido (modificado de Ciancio (2018: figura 1); F) cuero de *Mylodon* con osículos (fragmento expuesto en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata).

Referencias

Anderson, G. (2003). Marine turtles. marine science. [entrada de blog] <http://www.marinebio.net/marinescience/05nektion/mtintro.htm>

- Angulo, A., Ramirez-Coghi, A. y López M. (2021). Claves para la identificación de los peces de las aguas continentales e insulares de Costa Rica. Parte I: Familias. *UNED Research Journal*, 13, e3145.
- Barret, J. (2016). Skeletal system the skull lower jaw pelvic girdle pectoral girdle & sternum. The vertebrae hindlimb forelimb. [entrada de blog]. <https://slideplayer.com/slide/4693573/>
- Berkovitz, B. y Shellis, P. (2017). *The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates*. Oxford: Academic Press.
- Bracegirdle, B. y Milles, P. (1981). *Atlas de estructura de cordados*. Madrid: Paraninfo.
- Brandt, L., Haase, K. y Collins, M. (2018). Species identification using ZooMS, with reference to the exploitation of animal resources in the medieval town of Odense. *Danish Journal of Archaeology*, 7, 139-153.
- Cáceres Murrie, B., Aguayo Lobo, A., Muñoz García, N., Cáceres Murrie, M. y Oyarzún Galaz L. (2019). Descripción parcial y montaje de un esqueleto de tortuga negra *Chelonia mydas agassizii* (Bocourt, 1868). *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 47, 55-61.
- Cantero, K., Gutiérrez, J., Nuño, C. y Fuentes, M. (2015). Caracterización de hidroxiapatita a partir de materiales sintéticos con aplicaciones óseas. En actas del XII encuentro participación de la mujer en la ciencia, México.
- Carroll, R. (1997). *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: W. H. Freeman and Company.
- Carmona, R., Alba, D., Delfino, M., Robles, J., Rotgers, C., Bertó Mengual, J., Balaguer, J., Galindo J. y Moyà-Sol, S. (2010). Snake fossil remains from the middle Miocene stratigraphic series of Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, Catalonia, Spain). *Cidaris*, 30, 77-84.
- Castellano, K (2012). Diente. [entrada de blog] <https://karycastellano.wordpress.com/diente/>
- Cerfaco, L., Marques, M., Bandeira, S., Agarwal, I. Stanley, E., Bauer, A., Heinicke, M. y Blackburn, D. (2018). A new earless species of *Poyntonophrynus* (Anura, Bufonidae) from the Serra da Neve Inselberg, Namibe Province, Angola. *ZooKeys*, 780, 109-136.
- Ciancio, M. (2018). Armadillos: antiguos mamíferos acorazados habitantes de las Américas. *Revista Museo* 30: 19-28.
- Costa, T. y Barri, F. (2018) *Lama guanicoe* remains from the Chaco ecoregion (Córdoba, Argentina): an osteological approach to the characterization of a relict wild population. *PLoS ONE*, 13, 1-17.
- Darlim, G. y Marinho, M. (2018). *Moenkhausia lepidura* (Kner, 1858) (Characiformes, Characidae): osteology and relationships. *Biota Neotropica*, 18, e20180546.
- Denmon, J. (2016). Hoofed mammals ungulates. [entrada de blog]. <https://slideplayer.com/slide/3520059/>
- Dorling Kindersley (2022a). Inside a bird. DKfindout. [entrada de blog] <https://www.dkfindout.com/uk/animals-and-nature/birds/inside-bird/>
- Dorling Kindersley (2022b). Inside a frog. DKfindout. [entrada de blog] <https://www.dkfindout.com/us/animals-and-nature/amphibians/inside-frog/>

- Duque-Osorio, J., Ortiz-Salazar, M., Salazar-Monsalve, L. y Mejía-Pavony, C. (2009). Mammals: Evolution and Dental Nomenclature. *Revista Estomatología*, 17, 30-44.
- Galliani, F. y Carlini, A. (2015). Ontogenetic criteria to distinguish vertebral types on the debated xenarthran synsacrum. *Journal of Morphology*, 276, 494-502.
- Gasparini, G., Ferrero, B., Vezzosi, R. y Brunetto, E. (2011). El registro de *Tayassu pecari* (Link, 1795) (Artiodactyla, Tayassuidae) en el Pleistoceno Tardío de la provincia de Santa Fe, Argentina. Aspectos biogeográficos y de distribución de una especie en retracción. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28.
- Gonçalves Vieira, L., Quaqliatto Santos, A., Campos Lima, F., Santesso Teixeira de Mendonça, S., Tannus Menezes, L. y Sebben, A. (2016). Ontogeny of the appendicular skeleton in *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae). *Zoological Science*, 33, 372-383.
- Gravilov, K. (1958). *Curso de anatomía y fisiología comparadas*. Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán.
- Grasse, P. (1976). *Zoología, Vertebrados. Anatomía Comparada*. Tomo 2. Paris: Masson et Cie.
- Herrera, Y., Fernández, M., Lamas, S., Campos, L., Talevi, M., y Gasparini, Z. (2015). Morphology of the sacral region and reproductive strategies of Metriorhynchidae: A counter-inductive approach. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 106, 247-255.
- Hickman, R., Roberts, L., Larson, A., Anson, H. y Heisenhour D. (2010). *Principios Integrales de Zoología*. 6ta edición. Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Hubbard, M. (2018). Lizard (Iguana) pectoral girdle. Quizlet [entrada de blog] <https://quizlet.com/233451881/lizard-iguana-pectoral-girdle-diagram/>
- Huerta, E., (2017). Relación del sistema craneomandibular y los hábitos alimenticios en dos especies de tortugas marinas.
- Image Quiz (2022). Frog pectoral. [entrada de blog] <http://www.imagequiz.co.uk/quizzes/5418778523336704>
- Kardong, K. (1998). *Vertebrados. Anatomía Comparada-Función-Evolución*. Nueva York: Mc. Graw Hill-Interamericana.
- Keates, C. y Kindersley, D. (2014). Grey wolf, *Canis lupus*, skeleton. Fine arts America. Natural History Museum, London. [entrada de blog] <https://fineartamerica.com/featured/grey-wolf-canis-lupus-skeleton-colin-keates--dorling-kindersley--natural-history-museum-london.html>
- Klaczko, J., Sherratt, E., Eleonore, Z. y Setz, F. (2016). Are Diet Preferences Associated to Skulls shape diversification in Xenodontine snakes? *Plos One* | DOI:10.1371/journal.pone.0148375
- Liem, K., Bemis, W., Walker, W. y Grande, L. (2001). *Functional morphology of the vertebrates*. Third edition. California: Brooks/Cole Thomson Learning.

- Longrich, N. y Olson, S. (2011). The bizarre wing of the Jamaican flightless ibis *Xenicibis xymptithecus*: a unique vertebrate adaptation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2333-2337.
- Machado, L., Wellendorf, H. y Brito, P. (2010). On the type material of *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837 (Sarcopterygii, Dipnoi). *C. R. Biologies*, 333, 56-60.
- Montero, R. Abdala, V., Moro, S. y Gallardo, G. (2004). *Atlas de Tupinambis rufescens (Squamata, Teiidae). Anatomía externa, osteología y bibliografía*. Tucumán: Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo.
- Mothé, D., Ferretti, M. y Avilla, L. (2019). Running over the same old ground: *Stegomastodon* Never Roamed South America. *Journal of Mammalian Evolution* 26, 165-17.
- Myers, P., Espinosa, R., Parr, C., Jones, T., Hammond, G. y Dewey, T. (2022). The Animal Diversity Web (online). <https://animaldiversity.org>.
- Paleontología y Evolución de la UCM (2014). Reptiles. [entrada de blog] http://paleontologia-y-evolucion-ucm.blogspot.com/2014/06/reptiles_11.html
- Paparella, I., LeBlanc, A., Doschak, M. y Caldwell, M. (2020), The iliosacral joint in lizards: an osteological and histological analysis. *Journal of Anatomy*, 236, 668-687.
- Pirlot, P. (1976). *Morfología evolutiva de los cordados*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Retales de Ciencia (2022). ¿Qué son las osteonas? [entrada de blog] <https://retalesdeciencia.wordpress.com/2013/10/28/que-son-las-osteonas/>
- Romer, A. S. (1972). *Anatomía Comparada*. México DF.: Interamericana S.A.
- Salemme, M., Miotti, L. y Tonni, E. (1991). La determinación sistemática de mamíferos en contextos arqueofaunísticos. En Waldren, W., Ensenyat J. y Kennard, R. (Eds). *Lind Deya international Conference of Prehistory* (pp. 209-222). Oxford: Archaeological Techniques and Technology, BAR International Series 573.
- Skulls unlimited (2022a). Real frog skeleton. [entrada de blog] <https://www.skullsunlimited.com/products/real-frog-skeleton-ok-16303>
- Skulls unlimited (2022b). Replica bottle-nosed dolphin pectoral fin. [entrada de blog] <https://www.skullsunlimited.com/products/replica-bottle-nosed-dolphin-pectoral-fin-ko-233-set>
- Sierpe, V. (2015). *Atlas osteológico del guanaco (Lama guanicoe)*. Magallanes: Ediciones Universidad de Magallanes.
- Souza y Silva, W. (2018). Chicken skeleton. Museu de Anatomia Veterinária [Wikimedia commons]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chicken_skeleton.jpg
- Stucchi, M. y Figueroa, J. (2013). Morfología cráneo-mandibular del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae). *Therya*, 4, 485-509.
- Teisaire, E., Nieto, O., Roldán, I., Kreisel, Z., López Aragón, M. y García Moreno. A. (2010). Guía de trabajos prácticos de anatomía comparada de vertebrados 1 y 2. Esqueleto. Generalidades. Cráneo de peces. *Reduca. Serie Zoología*, 3, 1-29.
- Vanscoy, T., Lundberg, J. y Luckenbill K. (2015) Bony ornamentation of the catfish pectoral-fin spine: comparative and developmental anatomy, with an example of fin-spine diversity

using the Tribe Brachyplatystomini (Siluriformes, Pimelodidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 164, 177-212.

Vieira, L., Santos, A., Lima, F., Mendonça, S., Menezes, L. y Sebben, A. (2016). Osteologia de *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae) e a evidência evolutiva. *Pesquisa Veterinaria Brasileira*, 36, 1025-1044.

Wedel, M. (2009). Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology*, 311A, 1-18.

Weichert, C. (2009). *Elementos de la anatomía de los cordados*. Madrid: Mac Graw Hill Book Company.