

Mamíferos: Evolución y Nomenclatura Dental

Mammals: evolution and dental nomenclature

Juan F. DUQUE-OSORIO¹. Mario A. ORTÍZ-SALAZAR¹. Liliana SALAZAR-MONSALVE². Carlos A. MEJÍA-PAVONY³.

1. Maestría en Ciencias Básicas Médicas de la Universidad del Valle. 2. Maestría en Morfología de la Universidad del Valle. Profesora Asociada, Jefe del Departamento de Morfología, Escuela de Ciencias Básicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle. 3. Maestría en Morfología de la Universidad del Valle. Profesor Titular, Escuela de Odontología, Facultad de Salud, Universidad del Valle.

Grupo de Investigación en Tejidos Blandos y Mineralizados, Escuela de Ciencias Básicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle.

RESUMEN

Teniendo en cuenta la vital importancia de la morfología y nomenclatura dental para estudios sistemáticos (evolución y clasificación) en mamíferos, y dada la escasa disponibilidad libre de fuentes bibliográficas comprensivas y actualizadas sobre este tema, se realizó esta revisión con la intención de que la misma se convierta en un manual básico para cursos de mastozoología y zoología de vertebrados en nuestro medio. Además, una revisión como la aquí presentada, ayuda a construir puentes entre la biología y otras profesiones como la odontología, de cara a estudios paleontológicos, arqueológicos y forenses. Es por todo esto que se hace un breve repaso de las características distintivas de los mamíferos y se revisan los principales aspectos de su dentadura, como son su evolución, anatomía, nomenclatura y fórmulas dentarias, para con todo este bagaje sacar algunas conclusiones.

Palabras clave: Mamíferos, incisivos, caninos, molariformes, fórmulas dentales,

evolución y morfología dental, nomenclatura dental tribosfénica.

SUMMARY

Taking into account the vital importance of the morphology and dental nomenclature for systematic studies in mammals (about evolution and classification), and given the limited availability of free bibliographic sources updated on this issue, we conducted this review with the aim that it can be a basic textbook for courses in mammalogy and vertebrate zoology. Furthermore, in order to design paleontological, archaeological and forensic studies, this review helps to make connections between biology and other professions such as dentistry. For these reasons we make a short revision of the distinguishing characteristics of mammals and review the main aspects about their teeth, such as their evolution, anatomy, nomenclature and dental formulas so that with all this background, some conclusions can be made.

Key words: Mammals, incisives, canines, molariforms, dental formulas, dental evolution and morphology, tribosphenic nomenclature.

Convenciones paleontológicas: Se usa el símbolo “†” para denotar los grupos zoológicos extintos. Además se usa la

contracción “Ma” para abreviar “Millones de Años Atrás”. Ejemplo: El grupo A (†) vivió entre 50 y 65 Ma.

INTRODUCCIÓN

Las características que definen a un mamífero son: presencia de pelo, glándulas sudoríparas, sebáceas y mamarias (1). Otra de las características clave de los mamíferos (más no exclusiva de este grupo en sentido estricto) es que nuestra mandíbula está formada por un único hueso: el dentario; a diferencia de lo que pasa en otros vertebrados, cuya mandíbula está compuesta de más huesos (dentario, articular, angular, etc.). Así que en vertebrados no-mamíferos, la articulación mandibular está formada por el articular (en la mandíbula) y el cuadrado (en el cráneo). En los mamíferos adultos el articular (martillo), el cuadrado (estribo) y el angular (anillo timpánico o hueso ectotimpánico) se han desplazado hacia adentro del cráneo para ayudar a formar la cadena de huesecillos del oído medio, y la articulación temporomandibular se efectúa entre el dentario y el escamoso [parte escamosa del temporal (1-3)]. Teniendo en cuenta que una articulación temporomandibular dentario-escamoso y un oído medio formado por tres huesos, es una característica común a todos los mamíferos se hace necesario examinar otras características esqueléticas, que sean de mayor utilidad

Recibido para publicación: Mayo 08 de 2009.

Aceptado para publicación: Junio 08 de 2009.

Correspondencia:

J. F. Duque-Osorio, Universidad del Valle.

(e-mail: juanferduque@gmail.com)

paleontológica y de ayuda diagnóstica para diferenciar a grupos de mamíferos entre sí. Dado que la mayoría de mamíferos son vertebrados heterodontos, y que los dientes son estructuras que por su contenido de esmalte pueden fosilizarse con más facilidad incluso que los huesos (4), no es sorpresa que estas estructuras sean muy importantes en el estudio de la morfología y sistemática (clasificación y filogenia) de los mamíferos. Por ejemplo, el conjunto de mamíferos mesozoicos (5-9) incluye a grupos como: Triconodonta (10-12), Multituberculata (13-16) y Symmetrodonta (17). Como se podrá concluir de estos nombres, estos grupos (Figura 1) han sido bautizados de acuerdo a su estructura dentaria.

EVOLUCIÓN DE LOS MOLARIFORMES

A partir de dientes de una sola cúspide [condición haplodóntica (20,21)], típicos de amniotes no-mamíferos (“reptiles”), los mamíferos desarrollaron dientes complejos multicúspide (22) que resultaron siendo usados en el procesamiento más eficiente de mayores cantidades de alimento [requerimiento de un metabolismo endotérmico (23)], permitiendo el surgimiento de grupos adaptados a diferentes hábitos alimenticios. Según Zhao *et al.* (22), esto es lo que se ha conocido como la “teoría de diferenciación”: de la cúspide primaria, se derivaron otras cúspides, formándose un patrón de tres cúspides principales dispuestas en línea, conocido como condición triconodonta. Los primeros mamíferos, representados por familias mesozoicas (6-10, 24) como Murganucodontidae (=Eozostrodonidae, reconocido como el primer grupo de mamíferos), Triconodontidae (Triconodonta) y Amphilestidae (Triconodonta) presentaron este patrón dental simple de tres cúspides principales semilineales (18, 25,26). El patrón triconodonto simple, solo permitía una acción tipo “tijeras” sobre los alimentos, pues las superficies de los dientes no se “estrellaban” una contra la otra, al cerrarse las mandíbulas. Otra línea son los multituberculados (16,25), animales herbívoros que tenían dientes con varias filas longitudi-

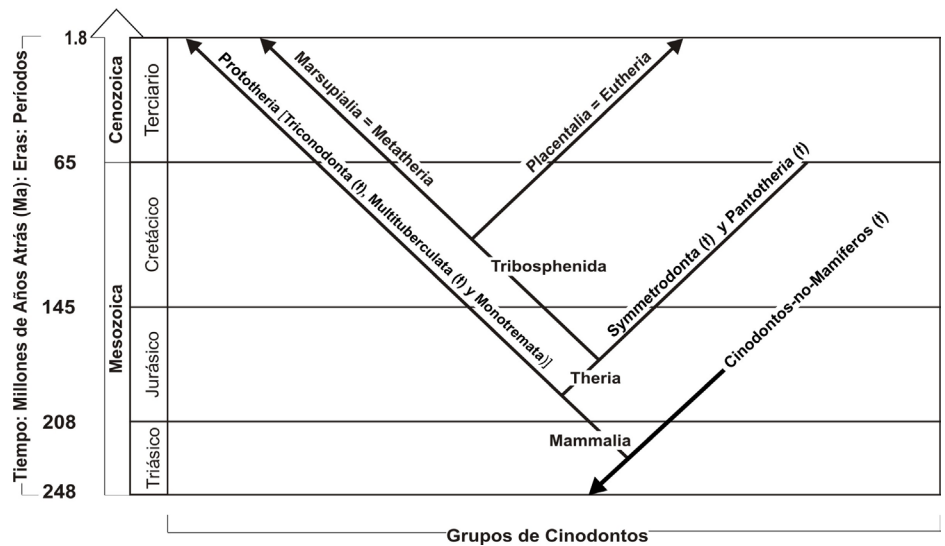


Figura 1. Distribución Filogenética de los Principales Grupos de Mamíferos en el Tiempo. Grupos extintos con (†). Flechas indican ítems que se extienden más atrás o adelante en el tiempo que lo cubierto por el esquema. Figura hecha a escala temporal y con datos de varias fuentes (1,4,18,19).

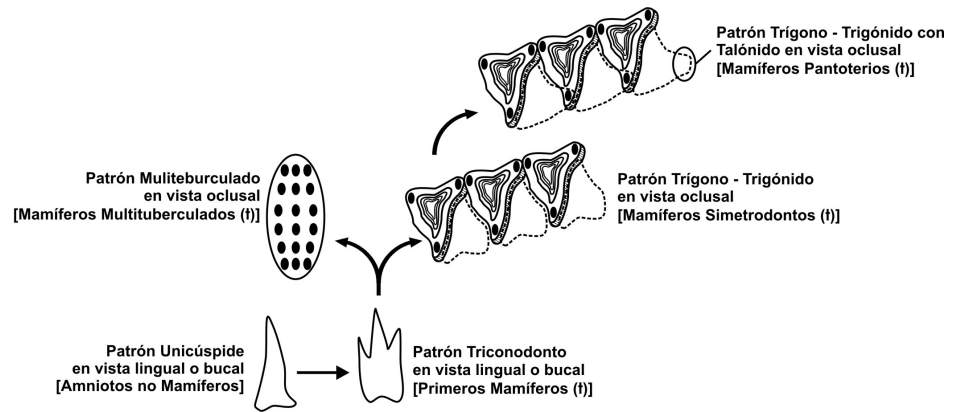


Figura 2. Representación Esquemática de los Patrones Dentales Básicos en los Primeros Grupos de Mamíferos. Los óvalos negros representan cúspides. Grupos extintos con (†). Los patrones unicúspide y triconodonto en vista linguales. Los demás patrones en vista oclusal. Los molares inferiores en los patrones de simetrodontos y pantoterios están representados por líneas punteadas. Nótese la forma de oclusión entre molares inferiores y superiores de simetrodontos y pantoterios; los últimos se diferencian de los primeros por tener un talónido en sus molares inferiores. Modificado a partir de varias fuentes (16,25,29).

nales de cúspides (Figura 2). Este patrón es una solución para la masticación eficiente de material vegetal, pues permite que las superficies dentarias se encuentren entre sí, provocando la trituración del alimento, al contrario de lo que pasa con los dientes de una sola cúspide o con patrón triconodonto simple. Relacionado con las adaptaciones para la herbivoría de los multituberculados, Del-Tredici (27) llama la atención sobre la

posibilidad de que las especies del género multituberculado *Ptilodus* [Norte América, período Paleoceno (65 a 55 Ma.) de la era Cenozoica] fueran consumidoras y dispersoras del otrora diverso grupo de plantas gimnospermas: los ginkgos del período Jurásico (208 a 146 Ma.) temprano, ahora solo representado por la especie China *Ginkgo biloba*. El mismo autor (27) dice que a partir del período Oligoceno (34 a 23

Ma.) los más posibles agentes dispersores del ginkgo parecen ser los roedores. Aunque los multituberculados han sido en su mayoría conocidos por restos encontrados en el norte del planeta, Krause y Bonaparte (28) advierten que los géneros suramericanos *Gondwanatherium* y *Sudamerica* son en realidad multituberculados [pues antes eran tomados como miembros tempranos del grupo de mamíferos placentarios xenartros (antes edentados)], y que junto con el género *Ferugliotherium* forman la superfamilia Gondwantherioidea, incluida por estos autores dentro del orden Multituberculata.

Siguiendo a Martin *et al.* (25), otra de las líneas derivadas del patrón triconodonto básico, es aquella de los pantoterios y simetrodontos (primeros mamíferos terios), en los cuales las tres cúspides principales adquieren una disposición triangular en vista oclusal (Figura 2). Esta forma de dientes recibe el nombre de trigono para los molares superiores y trigónido para los inferiores. Un ejemplo de pantoterio es el género *Crusafontia*, de finales del jurásico y principios del Cretácico en Portugal (18, 30). Los simetrodontos incluyen entre otros a los géneros *Spalocolestes* y *Spalocotheridium*, de los cuales Cifelli (31) reporta interesantes datos y hallazgos dentales del Cretácico medio en Utah, EUA. Los simetrodontos y pantoterios tenían molares superiores básicamente similares, sin embargo los molares inferiores de los últimos, tenían una extensión posterior llamada talónido, sobre la cual se ocluía el trigono, permitiéndose así, además de la acción de tijera entre trigono y trigónido, una acción de trituramiento entre el ápex del trigono y el talónido (25).

La figura 2 representa una simplificación de las posibles relaciones evolutivas entre los tipos de dientes de los principales y más basales grupos de mamíferos, pues es posible que estos patrones, hayan sido desarrollados y/o perdidos en repetidas ocasiones por diferentes grupos, de forma independiente. En este sentido, Cifelli (32) llama la atención sobre el hecho de que es

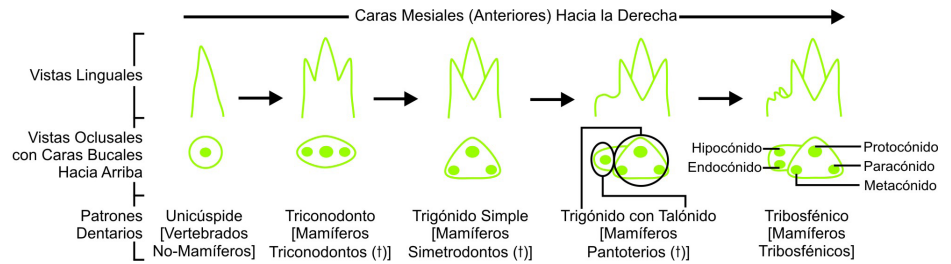


Figura 3. Patrones Dentales Básicos en Mamíferos. De izquierda a derecha se ilustra de manera simplificada la evolución y disposición de las cúspides principales (óvalos verdes) en los molariformes inferiores (en verde también). Las filas de arriba y abajo son vistas linguales y oclusales, respectivamente. En las dos filas, la cara mesial de cada diente mira hacia la derecha. En las vistas oclusales (fila de abajo) las caras bucales mirarían hacia arriba. El Talónido, desarrolla en el molar tribosfénico, dos cúspides principales: el Hipocónido y Endocónido. Grupos extintos con (†). Modificado a partir de Salazar-Ciudad y Jernvall (38) y Romer y Parsons (29).

muy controversial el establecimiento de homología entre los dientes postcaninos de mamíferos.

El patrón de los pantoterios y simetrodontos, se complica aún más en la línea que dio origen a los mamíferos marsupiales (Metathera = Marsupialia en figura 7) y placentarios (Eutheria = Placentalia en figura 7), los cuales tienen masticación tribosfénica (22, 33), en la cual se dan tres condiciones exclusivas de estos mamíferos: 1. Las mandíbulas pueden procesar la comida de forma unilateral, 2. Existe la posibilidad de movimientos transversos de la mandíbula y 3. La presencia de complejas superficies y cúspides que se ajustan entre sí en una dinámica forma de oclusión. Es tan significativo esta innovación de la masticación y molares tribosfénicos en los mamíferos, que en las clasificaciones actuales, este término (Tribosphenida) se usa para denominar al grupo formado por marsupiales + placentarios. Este grupo (los mamíferos tribosfénicos) se habría originado en el periodo Cretácico (25). Cifelli (32) utiliza el término Tribosphenida, en rango de subclase cuando en su estudio reporta el hallazgo de un nuevo marsupial (*Kokopellia juddi*) del Cretácico temprano de EUA. Rich *et al.* (34) reportan el hallazgo de un mamífero tribosfénico placentario en Australia (*Aukstribosphenos nyktos*) del Cretácico temprano, retrasando hasta esta época la llegada de este tipo de mamíferos a la parte Australiana del antiguo continente

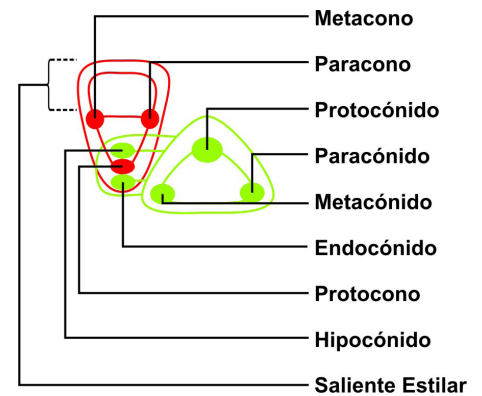


Figura 4. Representación Esquemática del Patrón Oclusal Tribosfénico Primitivo. Molar inferior izquierdo en verde (vista oclusal) y molar superior izquierdo en rojo (vista oclusal "radiográfica") Dado que el Protocónido tiene disposición bucal y el Talónido (donde están el Hipocónido y Endocónido) se encuentran en la parte posterior del molariforme, se puede concluir que la cara bucal de los molariformes ilustrados mira hacia la parte superior de la figura. Sobraría aclarar entonces que el Protocono (molariforme superior) tiene disposición lingual. Figura hecha con datos de varias fuentes (1,4,20,22,25,26,29,37).

de Gondwana, produciéndose este hecho casi a la par de la existencia de los primeros mamíferos placentarios en otras partes del mundo como Mongolia (*Prokennalestes*).

Otros datos concernientes al grupo mamíferos tribosfénicos los dan Trofimov y Szalay (35) quienes sinonimizan este término con el de terios dentro de un concepto de grupo holofilético que incluye las infraclases Tribotheria, Metatheria (marsupiales) y Euthe-

ria (placentarios). En el concepto de estos autores (35), de este grupo (Theria) quedarían excluidos los pantoterios (Eupantotheria) y formas relacionadas. Los autores de la presente revisión no están de acuerdo con esta posición (Figura 1), pues no se encontraron más referencias donde estos grupos (Tribosphenida y Theria) fueran sinonimizados. Además de esta controversia con respecto al término de mamíferos tribosfénicos, otros autores (34,36) advierten que este grupo puede no ser monofilético, es decir, puede no ser un grupo natural, pues la condición tribosfénica pudo haber sido alcanzada independientemente por varios grupos. Sumado a estas controversias y con respecto al patrón evolutivo resumido hasta ahora (Figura 2), hay autores que dicen que el protocono no es la cúspide ancestral, sino que es una nueva adquisición del trígono de los molares tribosfénicos (4). Para terciar en esta discusión, Zhao *et al.* (22) dicen que ha habido varios intentos de identificar los homólogos actuales de la cúspide ancestral y de develar el patrón de derivación del molariforme tribosfénico desde formas más antiguas. Estos intentos no han sido exitosos debido a que la complejidad de los patrones dentarios de los primeros mamíferos es muy grande. Es por esto que los autores de la presente revisión, en un intento por simplificar el patrón evolutivo para los estudiantes, se han inclinado por seguir el esquema clásico de derivación, tomando el proto- como la cúspide primaria (Figuras 2 y 3).

Antes de continuar con la explicación de la evolución de los dientes tribosfénicos, valdría la pena repasar ciertos datos básicos de la anatomía dentaria, basados principalmente en Martin *et al.* (25), Kardong (1), Plasencia *et al.* (20) y Romer y Parsons (29). La parte del diente que toca las bucas (parte interior de los “cachetes”) será tomado aquí como la cara bucal (=labial=vestibular) del diente. La parte que mira hacia la lengua, se llama cara lingual (=palatina). Otra forma de llamar la parte anterior del diente es cara mesial, y la parte restante es la cara posterior. La superficie que se encuentra, al masticar, con

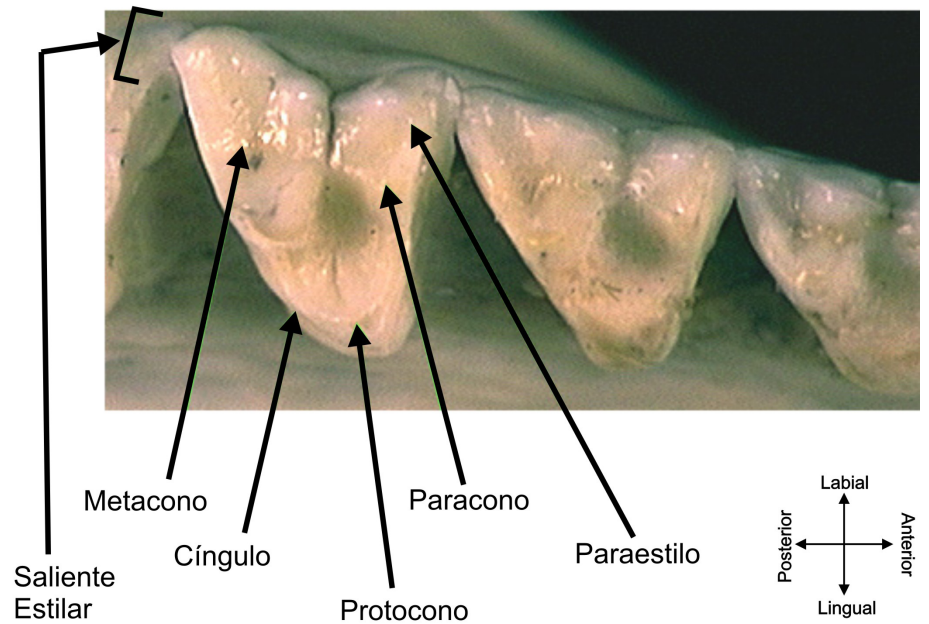


Figura 5. Molar Tribosfénico Superior Izquierdo. Nótese la disposición lingual del Protocono, el cual sirve como el principal punto de referencia para ubicar correctamente las demás estructuras. El Paracono se ubica anteriormente. El Paraestilo se ubica en la cara anterior de la extensión labial del Cingulo o Saliente Estilar. Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

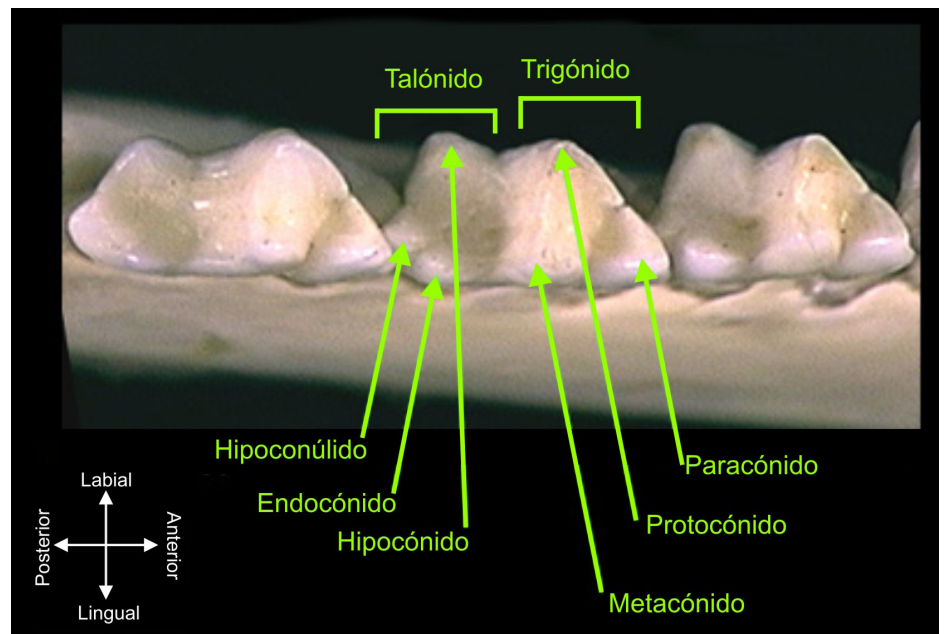


Figura 6. Molar Tribosfénico Inferior Izquierdo. Nótese como, al contrario de lo que pasa en los molariformes tribosfénicos superiores, en los inferiores, el Protocónido tiene disposición labial. Además de las cúspides principales del Talónido (Hipoconúlido y Endocónido) y del Trígono (Protocónido, Paracónido y Metacónido) nótese la ubicación del Hipoconúlido, cúspide accesoria del Hipocónido. Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

el diente verticalmente opuesto es la cara oclusal (=incisal). Todas estas caras rodean la corona, es decir, la parte que sobresale de las encías. La parte que no sobresale de las encías es la raíz. Los dientes tienen una parte dura externa (compuesta de cemento, esmalte y dentina) y la parte interna blanda y “viva” que se llama pulpa (Figura 14). Con respecto a los accidentes que se repasarán mas adelante, se sigue la nomenclatura tribosfénica (20), para la cual se proponen varias claves que pueden facilitar la recordación de los términos de la anatomía de las coronas dentarias: la cúspide primaria, o proto- se localiza en el borde lingual en los molariformes superiores y en el borde bucal en los inferiores. De esta derivan otras dos cúspides, la para- y la meta-, de las cuales la primera se localiza hacia delante, con respecto a la proto-. La cúspide hipo- se alinea con la proto-, mientras que el endoconónido, que solo existe en los molariformes inferiores, se alinea hacia el borde lingual o interno (endo) con el metacónido y el paracónido (Figuras 3 y 4). Para terminar las aclaraciones introductorias al tema propiamente dicho, se debe tener en cuenta la distribución filogenética de los grupos principales de mamíferos tribosfénicos (figura 7), los cuales se dividen en dos grupos: los marsupiales y los placentarios. Los primeros presentan molariformes tribosfénicos con algunas variaciones, pero es en los segundos donde se registra una explosión de diversidad dentaria, lo cual será abordado aquí con referencia a la figura 7.

Los molariformes (molares + premolares) tribosfénicos [Griego: *tribos* = friccionar; *sfenic* = con forma de cuña; (20)] entonces, se caracterizan por tener (al menos primariamente) tres cúspides principales: proto-, meta- y para-cono, complejas cúspides accesorias, talónido con múltiples cúspides y cuenca completa, y superficies accesorias (25,26,32), además de la capacidad de cortar y triturar a la vez (22,36). Como se ve en la figura 4 y de acuerdo a Luo *et al.* (37), en el patrón tribosfénico básico el protocono del molariforme superior ejerce su acción de trituramiento sobre la cuenca del talónido del molariforme

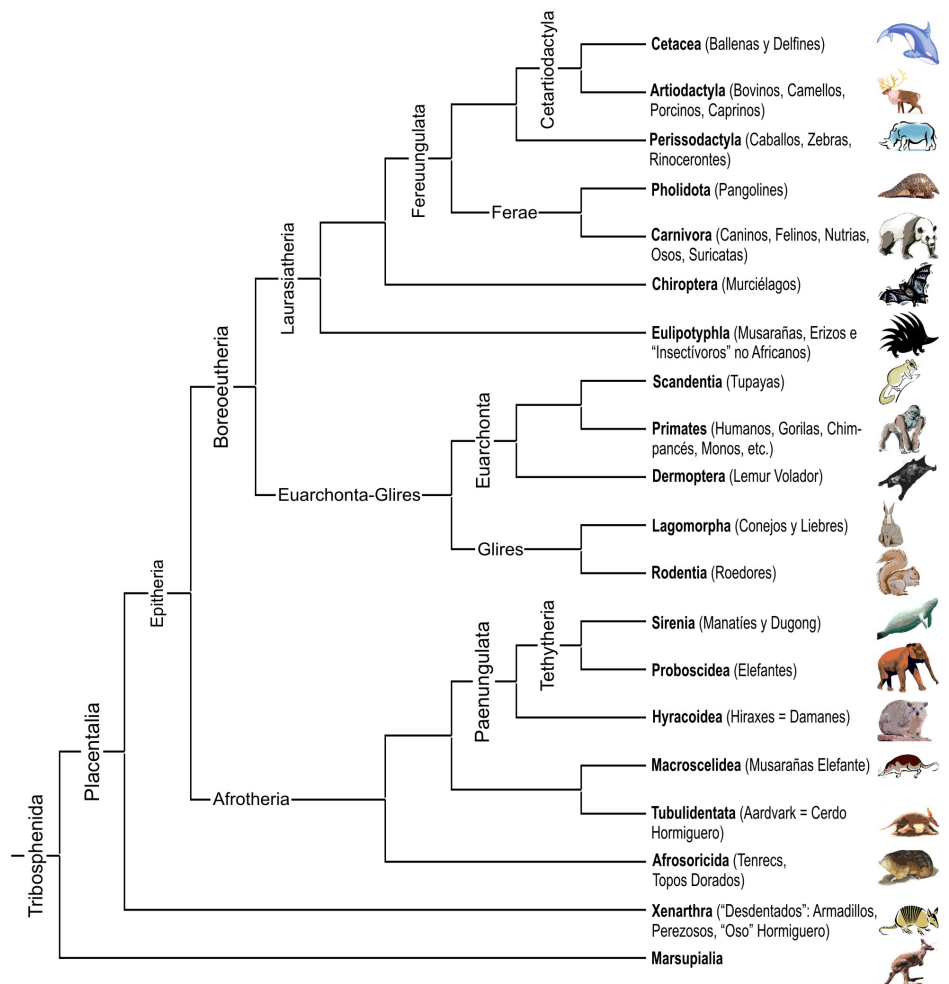


Figura 7. Árbol Filogenético de los Mamíferos Tribosfénicos Vivos. Tribosphenida incluye a todos los mamíferos vivos, excepto los monotremas (Mammalia: Monotremata: Ornithorhynchidae y Tachyglossidae). Realizado con datos de varias fuentes (24,47-50).

inferior correspondiente. Como bien lo dicen Myers *et al.* (26), los “cheek teeth”, o dientes molariformes de los mamíferos tribosfénicos, son estructuras complejas, lo cual lleva al desarrollo de terminología, igualmente compleja. De los tres conos principales, el protoncono es el primario y tiende a ser el más alto y conspicuo; el paracono está localizado en la parte anterior de la superficie oclusal y el tercer cono, el metacono, se encuentra en la parte posterior (1,20,25,29). Para diferenciar los conos de los molariformes superiores e inferiores, se utilizan los sufijos -ido o -oide para los últimos (los inferiores). Todo esto se resume en la figura 3.

La complicación del molar tribosfénico, con respecto al patrón trigono-trigónido con talónido, asegura que en los mamíferos tribosfénicos el encuentro entre coronas opuestas sea lo suficientemente eficaz para demandas alimenticias crecientes propias de una tasa metabólica en aumento, característica de la evolución temprana de los mamíferos y sus ancestros (23). Algunos molariformes superiores, también desarrollaron, aunque en menor grado, un talón, sobre el cual se acopla el protocónido de los molariformes inferiores. Típicamente, el talón de los molariformes superiores, solo contiene una cúspide principal, el hipocono; aunque, como se verá más ade-

lante, el molar tribosfénico, contiene varias cúspides accesorias.

Además de los sufijos -ido o -oide referente a los conos de molariformes inferiores, se emplea el sufijo -ulo para denotar cúspides accesorias a las principales (conos o cónidos). Así por ejemplo, el término hipocónido se refiere a una cúspide accesoria del hipocónido, lógicamente localizada en un molariforme inferior. Los molariformes ilustrados en la figura 4, son del tipo tribosfénico básico. Además del desarrollo de cúspides accesorias (ulos), este patrón tribosfénico básico se complica aún más en los grupos de mamíferos tribosfénicos subsecuentes, con la presencia de superficies y accidentes adicionales. Por ejemplo se desarrolla un labio alrededor de los molares superiores, llamado cingulo y uno alrededor de los inferiores, llamado cingúlido (26). La extensión bucal del cingulo observada en algunos molariformes superiores, se conoce como saliente estilar (*stylar shelf*, Figura 4). La saliente estilar también puede contener pequeñas cúspides (identificadas por el sufijo -estilo), como por ejemplo el para-estilo.

Además del cingulo y cingúlido, los cuales pueden estar conectando y/o rodeando a las cúspides principales, existen más términos que describen canales, crestas, lomas y otro tipo de accidentes (22). El término crista se utiliza para describir crestas, y puede estar acompañado por prefijos que describen su posición, como por ejemplo endocrista (26). Un lofo es una “mini-cordillera” que puede estar formado por la elongación y/o conexión de cúspides (20). Otra vez, este término puede verse acompañado por prefijos que describen su posición, como meso-lofo por ejemplo. Otro ejemplo, sería el ectolofa, el cual une a dos cúspides externas: el paracono y el metacono, con cúspides accesorias de la saliente estilar. Algunos de estos términos, han sido señalados en fotos por Myers *et al.* (26) (Figuras 5 y 6). Shoshani y Tassy (39), hacen un compacto pero completo recuento de las homologías y nomenclatura utilizada en la anatomía de los accidentes

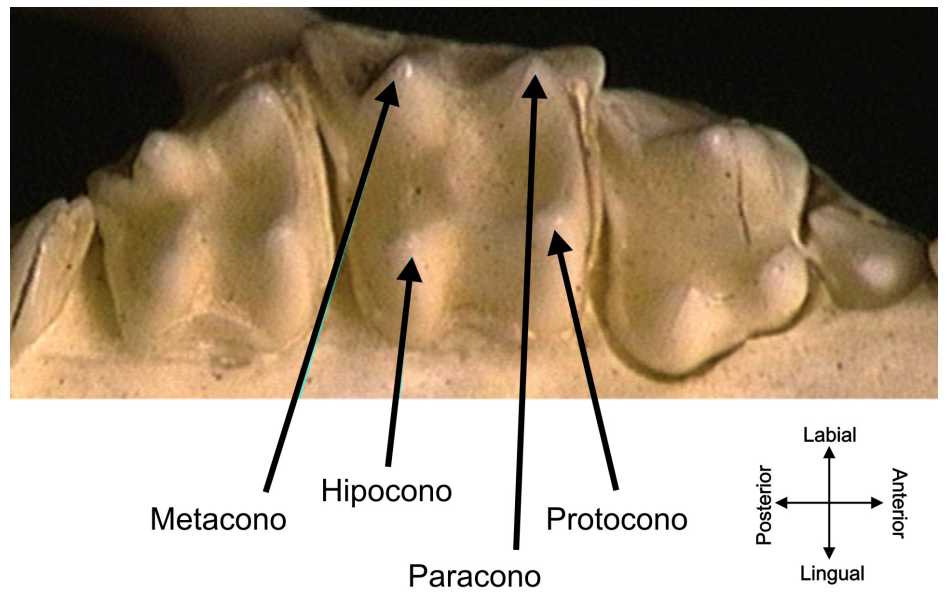


Figura 8. Eutemórficos Molares Superiores Izquierdos de un Erizo (Eulipotyphla: Erinaceidae). Modificado a partir de Myers *et al.* (2006).

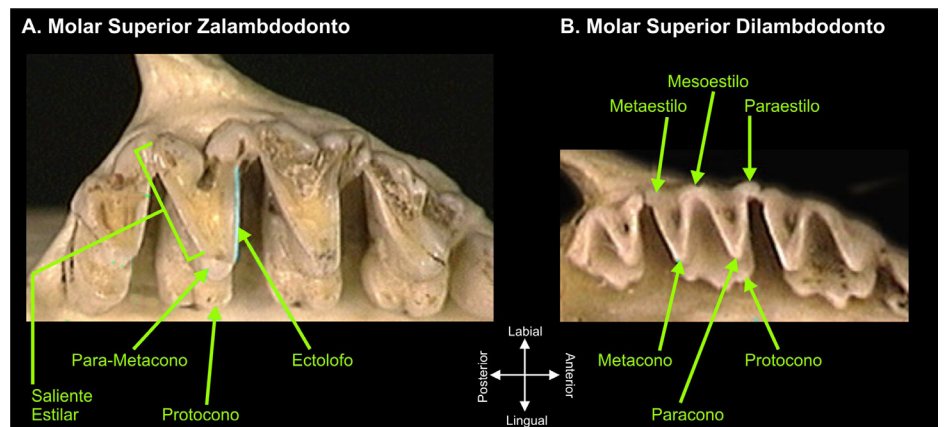


Figura 9. A. Molar Superior Zalambdodonto (Ejemplos: Eulipotyphla: Solenodontidae | Afrosoricida: Chrysochloridae) B. Molar Superior Dilambdodonto (Ejemplos: Eulipotyphla: Soricidae, Talpidae | Chiroptera: Vespertilionidae). Nótese la diferencia en la forma del ectolofa, cuando el para y metacono están fusionados (A, forma de “V”) y cuando no lo están (B, forma de “W”). Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

de los molariformes de los proboscídeos [elefantes, mamuts (40-42) y mastodontes (43-46)], las cuales obviamente están en línea con las de otros grupos de mamíferos.

MOLARIFORMES ESPECIALIZADOS

Uno de los más sencillos tipos de molares placentarios derivados a partir del patrón

tribosfénico básico es el molar eutemórfico, el cual se caracteriza por presentar corona cuadrada en vista oclusal (25). Generalmente el molar eutemórfico tiene cuatro cúspides principales (condición cuatritubercular). El molar superior adquiere esta configuración con la aparición del hipocono, quedando de esta forma conformado por cuatro cúspides principales (proto-, meta-, para e hipo-cono) en disposición

cuadrangular en vista oclusal. En cuanto al molar inferior, el patrón cuatritubercular se desarrolla a partir del molar tribosfénico con talónido conteniendo dos cúspides principales: hipocónido y endocónido, y trigónido con tres cúspides principales: proto-, meta- y para-cónido, del cual se pierde el último, quedando solo cuatro cónidos (proto-, meta-, hipo- y endo-cónido) en disposición cuadrada.

Según Martin *et al.* (25), la mayoría de mamíferos placentarios tiene molariformes eutemórficos y Myers *et al.* (26) dan como ejemplos de animales con este tipo de molariformes a los erizos (Eulipotyphla: Erinaceidae), mapaches (Carnívora: Procyonidae) y varios primates [Hominidae, Cercopithecidae (Papiones y Mandriles) y Cebidae (primates del nuevo mundo)]. Este tipo de molar es típico de mamíferos con hábitos omnívoros. La figura 8 muestra los eutemórficos molariformes superiores de un erizo.

Como ya se dijo, un lofo es una cresta que une o está formada por la elongación de cúspides principales. Cuando este tipo de accidentes une o está formado por las cúspides principales externas (bucales) se habla de un ectolof. La disposición del ectolof, cuando este está presente, determina la forma molariforme zalambdodonta o dilambdodonta. En los primeros, el ectolof tiene forma de “V” y conecta desde su ápex (dispuesto lingualmente) a los fusionados paraconos y metaconos, con cúspides accesorias de la saliente estilar (Figura 9A). Según Myers *et al.* (26) ejemplos de animales con molariformes superiores zalambdodontos incluyen a algunas musarañas (Eulipotyphla: Solenodontidae y Afrosoricida: Chrysochloridae). Los molariformes dilambdodontos tienen un patrón parecido, pero sin fusión de las cúspides principales externas (para- y metacono) por lo cual el ectolof adquiere forma de “W” (Figura 9B). En ambos tipos de molares, el protocono se localiza fuera del recorrido del ectolof o puede estar ausente. Como se puede ver la figura 9, el patrón dilambdodonto se encuentra en

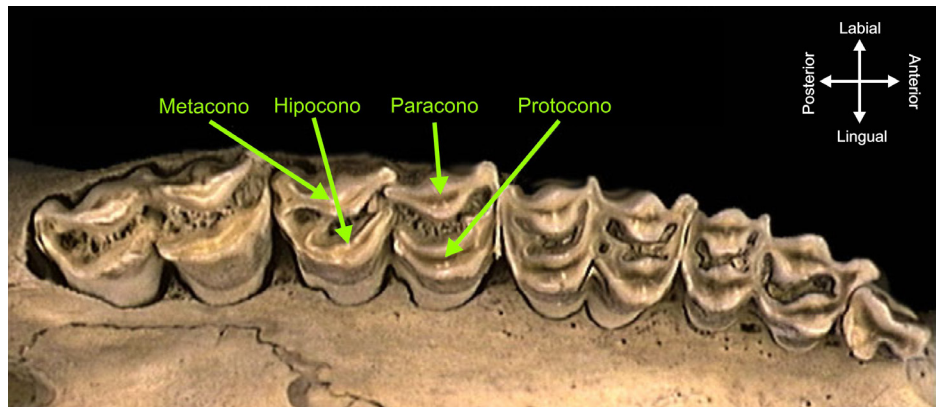


Figura 10. Molariformes Selenodontos de una gacela (*Artiodactyla*). Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

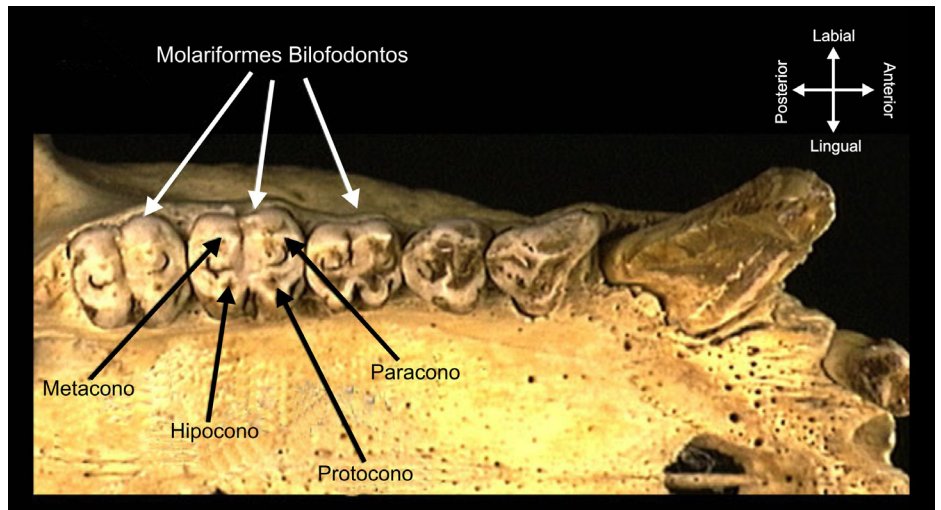


Figura 11. Molariformes Bilofodontos Superiores de un Madrid (*Primates: Cercopithecidae*). Nótese como en esta forma simple de lofodancia, se pueden diferenciar los conos principales. Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

A. *Rattus*



B. *Phloemys*



Figura 12. Molariformes Superiores Lofodontos de Roedores Múridos (*Rodentia: Muridae*). En este tipo de lofodancia, es muy difícil diferenciar los conos principales, Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

otras musarañas (Eulipotyphla: Soricidae, Talpidae) y en murciélagos insectívoros (Chiroptera: Vespertilionidae).

Otros dos tipos de molariformes, de acuerdo a la forma de los lofos, son los lofodontos y selenodontos. En los primeros, los lofos discurren principalmente en sentido transversal, a lo largo de toda la superficie oclusal, uniendo varias cúspides (no solo las externas como en los Zalambodontos y Dilambodontos). En su forma más simple, la condición bilofodonta presenta dos lofos, uno uniendo el paracono con el protocono, y el otro uniendo al metacono con el hipocono. En estos casos, todavía es fácil reconocer a las cuatro cúspides principales. Se encuentran ejemplos de molariformes bilofodontos en mandriles (Primates: Cercopithecidae; Figura 11), en varios roedores múridos (Rodentia: Muridae) como son los géneros *Rattus* (Figura 12A) y *Phloeomys* (Figura 12B) y en roedores de otras familias como las chinchillas (Rodentia: Chinchillidae). En perisodáctilos como los tapires (Perissodactyla: Tapiridae), entre otros, se encuentran molares lofodontos un poco más complejos.

En aquellos casos, donde la cantidad de lofos se ha visto repetido muchas veces, se habla de molariformes loxodontos. Ejemplos del patrón loxodonto se encuentran en elefantes (Proboscidea: Elephantidae) y en roedores [Rodentia: Hydrochaeridae: *Hydrochaeris* (Figura 13A), Muridae: *Otomys* (Figura 13B)].

En los molariformes selenodontos, cada lofo está formado por la elongación de una cúspide principal (25). La superficie oclusal de cada lofo, en los molariformes selenodontos, toma forma de medialuna (seleno = luna). Este tipo de molariforme es típico de artiodáctilos (Figura 10).

El incremento de accidentes por medio de, por ejemplo, la complejización de los lofos, como es el caso de los molariformes lofodontos (bilofodontos y loxodontos) y selenodontos, esta relacionado generalmente con hábitos herbívoros. La

A. *Hydrochaeris*



B. *Otomys*



Figura 13. Molariformes Loxodontos de Roedores. A. *Hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae), B. *Otomys* (Rodentia: Muridae). En estos casos, los conos principales son indistinguibles, pues estos se repiten muchas veces aumentando así de forma considerable la cantidad de lofos. Modificado a partir de Myers *et al.* (26).

selenodoncia es mostrada por mamíferos que mastican moviendo la mandíbula, principalmente, de un lado hacia el otro, moliéndose el alimento por molariformes con lofos dispuestos longitudinalmente. En los mamíferos lofodontos, sucede lo contrario. La masticación se lleva a cabo moviendo la mandíbula hacia atrás y hacia adelante, lo cual se complementa con lofos dispuestos transversalmente. La loxodoncia se presenta en grupos que procesan material vegetal muy abrasivo por su contenido de sílice, como cierto tipo de pastos. Además de la complejización de las superficies masticatorias (21), es muy típico que los mamíferos herbívoros presenten molariformes hipsodontos, los cuales se caracterizan por poseer coronas y cúspides muy altas, como adaptación al desgaste producido por la masticación del abrasivo material vegetal.

Es común que este tipo de molares tenga recubierta su capa de esmalte por una capa de cemento (tejido que en dientes como los humanos por ejemplo, se restringe a cubrir las raíces). De esta forma, según Romer y Parsons (29), en un corte de una corona de un molariforme hipsodonto, se pueden contar nueve capas yuxtapuestas, formadas por tres tejidos, que de afuera hacia adentro serían: cemento, esmalte y dentina (Figura 14). Estos tejidos muestran diferentes velocidades y propiedades de desgaste, lo cual garantiza siempre la presencia de relieves y accidentes en la superficie oclusal del diente (21).

Además de la complejización de las superficies oclusales (lofo- y selenodoncia) y el aumento de la altura de las coronas (hipsodoncia), algunos animales herbívoros

cuentan con dientes que no dejan de crecer. Otro tipo de molariformes son el molar braquiodonto (Figura 14) el cual presenta corona baja. Los molariformes bunodontos que se caracterizan por poseer cúspides semi-redondeadas. Este tipo de molares es encontrado en animales omnívoros, como por ejemplo los humanos (Primates: Hominidae), osos (Carnívora: Ursidae), mapaches (Carnívora: Procyonidae) y cerdos (Artiodactyla: Suidae). Hasta ahora se ha hablado de algunas especializaciones, como la seledoncia y la hipsodoncia, para el caso de mamíferos herbívoros. En cambio, los mamíferos con dieta principalmente carnívora, tienen dientes afilados, con forma parecida a una chuchilla, llamados dientes sectoriales, secodontos, plagiulacoides o carnasiales (1,21,25,26). Los dientes sectoriales más nombrados son el par carnasial o carnicero de algunos miembros del orden Carnívora (cánidos, félidos, etc.). Este par carnasial, en el caso de la dentición adulta, esta formado por el cuarto premolar superior, el cual, al cerrarse la mandíbula, pasa lateralmente al primer molar inferior, a modo de una tijera; en el caso de la dentición de leche, el par carnasial está formado por el tercer premolar superior y el cuarto premolar inferior (Figura 15).

Se utilizan combinaciones de términos expuestos en la figura 16, con diferentes prefijos y sufijos, en la descripción de los dientes. Los molariformes humanos por ejemplo tienen cúspides redondeadas (bunodontia), formando un semi-cuadrado en vista oclusal (eutemórficos), con cuatro cúspides principales (cuatrituberculares) y coronas bajas (braquiodontia). La combinación de términos en el momento de describir molariformes, es muy usada en la caracterización de la morfología dentaria de grupos más específicos, como familias, géneros o más aún especies. Por ejemplo en cuanto a proboscideos, y con respecto a los molariformes, los mastodontes (43-46) se diferenciaban de los mamuts (40-42) por ser bunolofodontos, con cúspides organizadas en lofos espaciados contenidos en coronas relativamente bajas, mientras que los últimos (mamuts) tendían a ser lo-

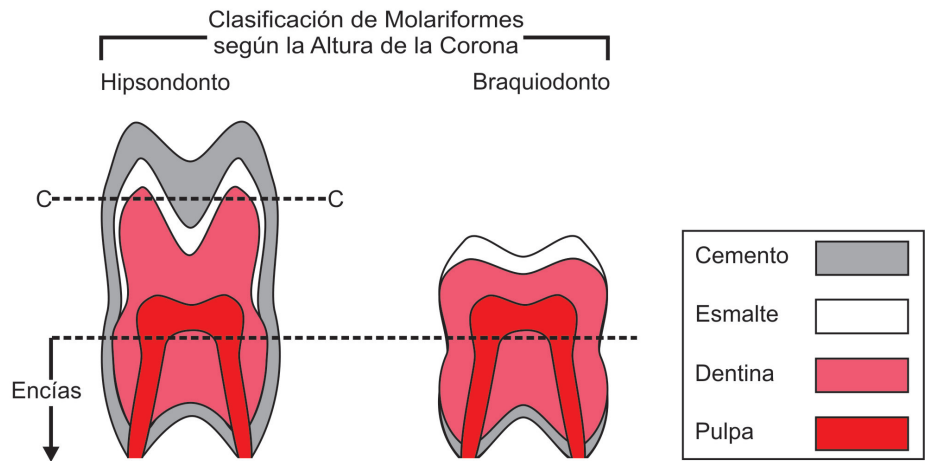


Figura 14. Representación Esquemática de la Clasificación de Molariformes según la Altura de la Corona. Los esquemas muestran cortes de molariformes no gastados. Cuando, en el caso del molariforme hipsodonto, el desgaste llega a niveles cercanos al de la línea punteada demarcada con las "C", se pueden contar nueve capas formadas por cemento, esmalte y dentina. Realizado con datos de Martin *et al.* (25) y Romer y Parsons (29).

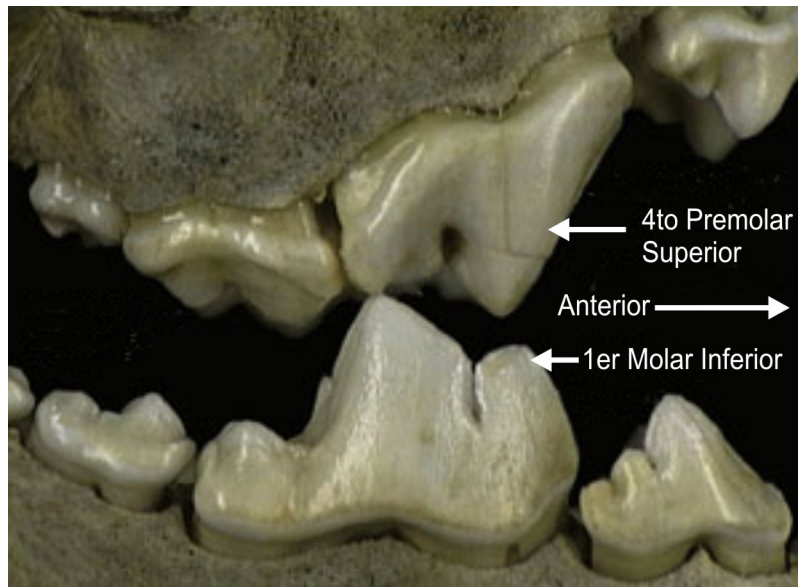


Figura 15. Par Carnasial de un lobo (*Canis lupus*). Modificado de Myers *et al.* (26).

fodontos extremos, es decir loxodontos, con cúspides organizadas en lofos poco espaciados y cubiertos de cemento, contenidos en coronas altas. Otro caso de características combinadas en formas especializadas para la herbivoría, es encontrada en la familia de los caballos y cebras (Perissodactyla: Equidae) los cuales tienen características selenodontas como lofodontas, por lo cual

se dice que tienen molariformes selenolofodontos (25).

INCISIVOS

Los incisivos tienen forma de cincel, y están insertados en el hueso premaxilar (incisivos superiores), y en la parte delantera del mandibular (incisivos inferiores).

Son dientes unicúspides, con una sola raíz, aunque en algunos grupos pueden presentarse raíces y/o cúspides adicionales (25). En términos generales, sirven para cortar, especialmente material vegetal. Varios grupos de mamíferos tienen incisivos notables, como por ejemplo los de los roedores y lagomorfos (conejos y liebres) los cuales, aunque sufren considerable desgaste en las puntas, nunca paran de crecer (1), y le dan el nombre a uno de estos grupos (Rodentia), pues son utilizados para roer. Otros ejemplos incluyen a musarañas, dentro de las cuales puede haber grupos con incisivos que se proyectan hacia delante a manera de fórceps que ayudan en la captura y manipulación de insectos. Hay mamíferos que presentan formas muy conspicuas y largas de incisivos que son llamados colmillos.

CANINOS

De los dientes insertados en el hueso maxilar, los caninos superiores son los más anteriores (25). Se caracterizan por ser unicúspides, tener forma de cono y poseer una sola raíz, aunque algunos mamíferos pueden tener caninos con raíces y/o cúspides accesorias. Generalmente son usados para capturar, reterner y/o desgarrar presas (1), por lo cual en las especies herbívoras pueden estar reducidos o ausentes (21). En estos casos, el espacio resultante entre los incisivos y los molariformes, es llamado diastema. Acompañando a caninos reducidos o ausentes, se pueden presentar incisivos o premolares caniniformes, por lo cual la mejor forma de identificar a los caninos superiores es localizar la sutura premaxilar entre el hueso premaxilar y el maxilar (20). Muchos mamíferos tienen caninos largos utilizados para pelear con otros individuos, llamados también colmillos.

COLMILLOS

Uno de los términos más utilizados al hablar de dientes es el de “colmillos”. Este término no describe a ningún tipo específico de dientes, pues pueden ser incisivos o caninos. Son dientes conspicuos, largos, utilizados en tareas específicas. Murciéla-

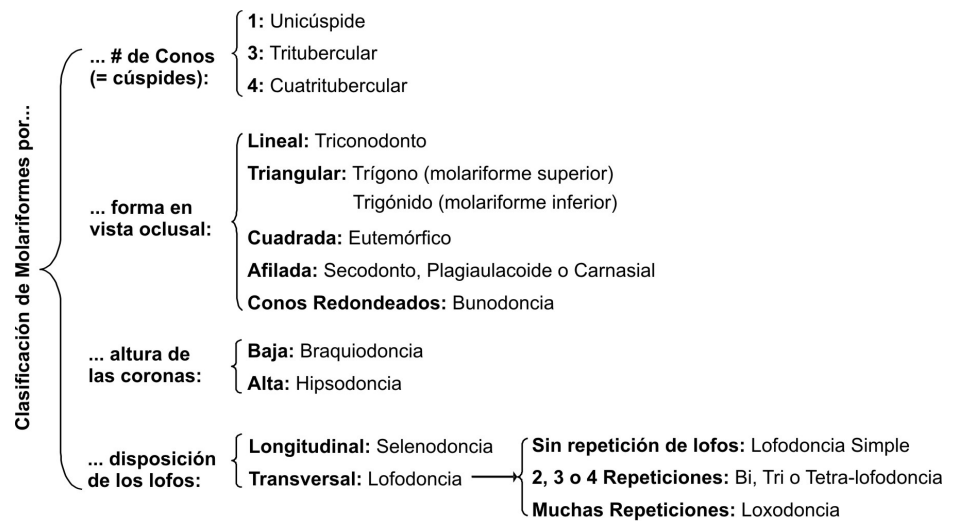


Figura 16. Resumen de términos usados en la descripción de los principales tipos de molariformes tribosfénicos, de acuerdo al número de conos, disposición de estos, forma de las coronas, etc. Realizado con datos de varias fuentes (1,25,26,29).

gos hematófagos (Chiroptera: Phyllostomidae: Desmodontinae: *Desmodus*, *Diaemus*, *Diphylla*), tienen incisivos centrales caniniformes, que pueden ser llamados colmillos y que sirven para rasgar pequeñas porciones de la piel de sus víctimas, para después proceder a lamer la sangre. Muchos proboscídeos tienen incisivos modificados en largos colmillos utilizados en la manipulación de elementos de sus habitats, y en despliegues de fuerza. Caninos largos y conspicuos, utilizados en peleas también son típicos de los pinípedos (Carnivora: Pinnipedia), como focas, morsas, leones y elefantes marinos. El narval (Cetacea: Odontoceti), tiene un largo colmillo espiralado formado por el primer incisivo superior izquierdo.

MAMÍFEROS DESDENTADOS

Además de las cetáceos dentados (Cetacea: Odontoceti) como los narvales, belugas, orcas, cachalotes y delfines, también existen cetáceos desdentados o ballenas (Cetacea: Mysticeti), como las ballenas jorobadas y francas, las cuales se alimentan principalmente de plankton, por lo cual en lugar de dientes, tienen unas barbas (llamadas ballenas: de hay su nombre) con las cuales filtran el agua. Existen otros mamíferos

total o parcialmente desdentados como los armadillos, perezosos y osos hormigueros, agrupados en el clado Xenarthra (antes conocidos como “Edentata”).

REEMPLAZO DENTAL

En muchos “reptiles” es común que los dientes sean reemplazados repetidamente a medida que se van gastando [condición polifiodonta según Kardong (1)]; los dientes pares se reemplazan en una ola, y los impares en otra (18). En los Terápsidos más recientes, los dientes solo se cambiaban unas pocas veces a lo largo de la vida del animal. La ventaja de este cambio fue que las coronas de dientes opuestos estaban más tiempo en contacto, permitiéndose el desarrollo de complejos patrones de crestas y depresiones. Esta reducción en el número de reemplazos, se consolidó aún más en los mamíferos. La mayoría de estos últimos, tienen solamente dos juegos de dientes (dentición decidua = dientes de leche, y dentición permanente), condición conocida como difiodondia (1,20,25). Excepciones a lo anterior lo constituyen los cetáceos dentados (Cetacea: Odontoceti), los cuales además de ser monofiodontos (un solo juego de dientes), también son homodontos.

En los marsupiales parte de la dentición decidua es reemplazada y otra se mantiene como parte de la dentición adulta.

Casos especiales de reemplazo de dientes se presentan en penungulados tetiterios: manatíes (Sirenia: Trichechidae) y elefantes (Proboscidea: Elephantidae). Los alvéolos en estos grupos convergen en una zanja, en la cual el reemplazo de los molares se da de atrás hacia adelante. A medida que un molar delantero se gasta, el que está inmediatamente atrás lo va reemplazando, lo cual va moviendo la fila entera hacia delante (1,21, 25). Los elefantes cuentan durante toda su vida con seis molariformes por cuadrante, siendo funcional solamente uno o dos en un momento dado. En los manatíes, se da una situación parecida, pero contándose con un potencial total de 20 molariformes por cuadrante, siendo funcionales en determinado momento, solamente seis u ocho. Es de esta forma que se puede saber la edad de especímenes de proboscideos extintos [mastodontes (43-46) y mamuts (40-42)], para los cuales se hayan encontrado molariformes y mandíbulas fósiles.

Un caso parecido es aquel de los canguros (Marsupialia). En este caso también se da el reemplazo de atrás hacia delante, pero los primeros dos molariformes deciduos son reemplazados por un solo diente permanente el cual emerge desde abajo, no desde atrás como sucedería para el resto de los molariformes. Pero en términos generales, el modo de reemplazo de mamíferos placentarios y marsupiales es diferente, pues estos últimos tienen, comparativamente, sustitución reducida (25,29). Kobayashi *et al.* (51), en el marco de un estudio hecho en la dentadura del terio *Slaughteria eruptens* (100 Ma. de antigüedad: Cretácico temprano), concluyen que esta especie fósil proporciona la primera evidencia directa de un patrón de reemplazo que es plausible para el ancestro común de todos los terios (Figura 1), cambiando la visión de caracteres críticos para la reconstrucción de las relaciones de los mamíferos, y para la interpretación de la diversidad mastozoológica del Cretácico temprano.

Algunos autores (1,52) dicen que los molares son dientes permanentes para los cuales no hay predecesores deciduos. Sin embargo Romer y Parsons (29) discuten esto, al recordar que el desarrollo dental progresa de adelante hacia atrás, y aclaran que sin haber terminado la erupción del primer juego de dientes (incluyendo molares), empiezan a ser reemplazados los dientes anteriores por el juego permanente, proceso que no incluye a los molares, sugiriendo entonces que los molares son dientes deciduos para los cuales no hay reemplazo. Queda entonces abierta la pregunta: ¿Son los molares dientes permanentes sin predecesores deciduos? O al contrario: ¿Son dientes deciduos que forman parte de la dentición definitiva? Para complicar más las cosas, Rougier (53) llama la atención sobre el hecho de que los criterios de reemplazo dental basados en la observación de mamíferos tribosfénicos, no son aplicables a mamíferos mesozoicos, pues no hay suficientes especímenes fósiles como para hacer comparaciones fiables.

FÓRMULAS DENTARIAS

La diversidad en la cantidad de tipos dentales (incisivos y molariformes) presentes en individuos de diferente edad (dentición decidua vs. permanente) y de diferentes especies, es tan grande, que se ha propiciado el desarrollo de métodos para resumir y poder comparar estos aspectos, en lo que se llama fórmulas dentarias. Como se dijo en la introducción, esta revisión se restringe a las fórmulas utilizadas en zoología (1,25). Una variedad mayor de fórmulas es encontrada en Plasencia *et al.* (20). Un ejemplo muy usado es la fórmula dentaria de los adultos del género al cual pertenecen los lobos, perros y coyotes (Carnivora: Canidae: Canis):

Incisivos 3-3/3-3 Caninos 1-1/1-1;
Premolares 4-4/4-4 Molares 2-2/3-3 = 42

Sin embargo dado que los dos lados de un animal, normalmente tienen el mismo número y tipo de dientes, y que además el orden en que se registran estos tipos siempre es: Incisivos, Caninos, Premolares

y Molares, la anterior fórmula se puede resumir así:

$$3/3 \ 1/1 \ 4/4 \ 2/3 = 42$$

Cuando un tipo dental está ausente, este se representa por cero. Así la fórmula dental adulta de las ratas (Rodentia: Muridae: Rattus) es:

$$1/1 \ 0/0 \ 0/0 \ 3/3 = 16$$

Lo cual indica que evolutivamente se han perdido los caninos y premolares. Sin embargo si se quiere indicar exactamente que dientes se perdieron se utiliza una fórmula como la siguiente. Re-escribiendo el ejemplo de la rata:

$$100/100; \ 0/0; \ 0000/0000; \ 123/123$$

En el anterior caso, cada número representa un diente en particular, no un total. Así esta fórmula dentaria indica que en la rata, se han perdido evolutivamente, los dos últimos incisivos, los caninos y los cuatro premolares. General y evolutivamente se pierden primero los últimos incisivos y molares, mientras que en el caso de los premolares, se pierden primero los anteriores. Así es más probable encontrar fórmulas como I 100/100 o M 100/100 y no I 001/00/ o M 001/001, sin embargo esto tiene sus excepciones.

Dado que muchas veces es imposible o muy difícil distinguir entre premolares y molares, especialmente en cráneos adultos, se usan fórmulas dentarias agrupadas. Este sería un ejemplo para una especie de foca (Carnivora: Pinnipedia: *Phoca vitulina*):

$$I \ 3/2 \ C \ 1/1 \ P+M \ 5/5 = 34$$

Se utilizan las letras para dejar claro el tipo de dientes que se está sumando. El caso para un armadillo (*Xenarthra: Dasypus novemcinctus*) sería:

$$I \ 0/0 \ C \ 0/0 \ P+M \ 7/7 = 28$$

Pero dado que el armadillo es un mamífero

placentario, los cuales tienen un máximo de cuatro premolares y tres molares (fórmulas dentarias típicas se discuten más adelante), y hay siete molariformes presentes, se puede escribir una fórmula estándar:

0/0 0/0 4/4 3/3.

En algunos grupos como musarañas (Eulipothyphla y Afrosoricida), los incisivos, caninos y premolares anteriores, son indistinguibles, por lo cual son llamados dientes unicúspides, y se denotan con fórmulas aditivas.

Las fórmulas anteriores hacen parte del sistema de letras o notación paleontológica (20). Para no utilizar el “/”, se pueden encontrar fórmulas con superíndices (para dientes superiores) y subíndices (para dientes inferiores) para denotar dientes particulares. Así por ejemplo, I^2 = Incisivo Superior 2, y I_2 = Incisivo Inferior 2.

FÓRMULAS DENTARIAS TÍPICAS

Los mamíferos placentarios tienen un máximo de tres incisivos, un canino, y usualmente no tienen más de cuatro premolares y tres molares por cuadrante. Y los marsupiales, tienen un máximo de cinco incisivos superiores y cuatro inferiores; y usualmente no tienen más de tres premolares y cuatro molares por cuadrante. Así la fórmula dentaria típica o primitiva (es decir ancestral) para estos dos grupos de mamíferos son:

Marsupiales: I 5/4 C 1/1 P 3/3 M 4/4 = 50
Placentarios: I 3/3 C 1/1 P 4/4 M 3/3 = 44

La reducción evolutiva del número de dientes presentados en las anteriores fórmulas es común (20,25), sin embargo como ejemplos excepcionales a lo anterior, se tiene a un comedor de hormigas marsupial llamado *Mircobobius fasciatus*, el cual tiene más de 50 dientes. En los placentarios el armadillo gigante (*Xenarthra: Priodontes giganteus*) tiene hasta 100 unicúspides; un zorro Africano (*Carnivora: Canidae: Otocyon megalotis*) tiene 46 a 50 dientes

en total por adición de molares; y en cuanto a cetáceos dentados (*Cetacea: Odontoceti*) hay especies que pueden llegar a tener hasta 200 unicúspides homodontos. Los manatíes (*Sirenia: Trichechidae*) pueden desarrollar hasta 80 dientes, pero usualmente solo 24 son visibles en un momento dado.

CONCLUSIONES

Tal como manifestó Polly (54), la dentadura de los mamíferos se ha convertido en un órgano modelo, a partir del cual se pueden hacer interesantes correlaciones entre la morfología, embriología, evolución y ecología. Con respecto a las dos últimas por ejemplo, es posible concluir de la literatura, que cuando resultan espacios ecológicos libres [después de extinciones en masa como la del límite entre los períodos Pérmico (era Paleozoica) y Triásico (era Mesozoica), o la del límite K-T que marcó el final del período Cretácico (era Mesozoica) y el comienzo del Terciario (era Cenozoica)], estos son ocupados por grupos carnívoros, pero la consecuente diversificación de las formas, es promovida en parte por el surgimiento de grupos herbívoros, en los cuales se hace necesario, entre otras innovaciones, una complejización de los dientes para el trituramiento del material vegetal el cual es más difícil de procesar que la carne, por lo abrasivo y por su contenido de celulosa (4,55).

Dentro de los mamíferos, uno de los primeros grupos bien adaptados a la herbivoría, fueron los multituberculados. El surgimiento del patrón dental de este grupo, podría explicarse de la siguiente forma: a partir de la cúspide primaria, se derivó otra (cuando son dos filas de cúspides), u otras dos (cuando son tres filas de cúspides), las cuales tomaron, no una disposición longitudinal como en el patrón triconodonto, sino una disposición transversal (sentido buco-lingual), y por cambios regulatorios del desarrollo (cambios iterativos), este patrón de cúspides en disposición transversal, se repitió varias veces, obteniéndose así un diente multituberculado. La repetición de patrones morfo-moleculares, como el

anterior hipotético caso de los multituberculados, ha sido reportada en órganos como los dientes (56), pudiéndose lograr cambios evolutivos significativos con unos pocos cambios en los programas moleculares dentales (38).

Teniendo en cuenta que Del-Tredici (27) sostiene que desde de la era Cenozoica: período Terciario: época Oligocénica (34 a 23 Ma), los roedores (*Rodentia*) parecen ser los más posibles dispersores de las semillas de *ginkgo*, sugiriendo el mismo autor que este papel era antes cumplido por los multituberculados, se podría concluir que estos últimos pudieron haber sido reemplazado por los roedores, pues además de las evidencias morfológicas subrayadas por este autor, resalta el hecho de que los últimos tienen incisivos parecidos a los de los multituberculados (18) y que ambos grupos ocupan(ron) nichos ecológicos similares (4). Todo esto lleva a pensar que los multituberculados y roedores pudieron tener papeles ecológicos similares, y que el reemplazo de los primeros por parte de los segundos se dio probablemente por diferencias reproductivas, pues sería seguro afirmar que, como los prototerios actuales, los multituberculados se reproducían por huevos. Esto sin descontar el hecho que dentro de los mamíferos actuales: prototerios, marsupiales y placentarios, los últimos tienen las tasas metabólicas más elevadas, por lo cual se podría pensar que los roedores podrían explorar de forma más eficiente, tanto en el espacio como en el tiempo, su ambiente, llegando reemplazar a los multituberculados, animales prototerios que abrían tenido tasas metabólicas comparativamente más bajas. Probablemente estas características, entre otras: eficiencia reproductiva, alta tasa metabólica y excelentes adaptaciones dentarias a la herbivoría (lo cual no quiere decir que todos los roedores sean únicamente herbívoros), hacen de los roedores el grupo de mamíferos más exitoso en cuanto a abundancia, diversidad y distribución, de la actualidad (4,57). Como ya se comentó, estas adaptaciones dentarias incluyen la presencia de incisivos que no paran de crecer y molares loxodontos.

Además de todo lo anterior, la evolución de los dientes de los mamíferos permite reparar otros conceptos básicos de evolución. Uno de ellos es el hecho de que la producción de estructuras totalmente nuevas casi nunca (por no decir nunca) sucede, pues la evolución trabaja a partir de material preexistente [principio de conservación de la topología: (58,59)] y de una forma conservada [en el caso de los dientes de mamíferos ver Slavkin y Diekwisch (60)] por medio del uso iterativo de los mismos módulos de desarrollo (55).

Todo esto debería impulsar el establecimiento de homologías entre las estructuras de los diferentes grupos a comparar. Pero precisamente, uno de los problemas que esto supone en cuanto a los dientes de los mamíferos se refiere, es la complejidad de los mismos, y el hecho de que similares adaptaciones alimentarias se hayan producido independiente y/o convergentemente en varios grupos.

Es tan problemático el establecimiento de homologías que Evans *et al.* (61) al comparar los dientes de carnívoros y roedores han desarrollado un sistema de medición fenotípica que no usa homologías y que se basa en sistemas de información geográfica (SIG). Por eso es tan importante incorporarle a los análisis de la morfología dentaria adulta otras fuentes de datos, pues es bien sabido que para llegar a hipótesis y conclusiones plausibles, se hace necesario el examen de varios tipos de caracteres (entre mayor cantidad de estos, mejor) integrados en modelos holísticos, que incluyan datos moleculares, morfológicos, ecológicos, embriológicos, etc. Con respecto a esto se puede ver que en las investigaciones científicas de hoy en día participan cada vez más profesionales de áreas más diversas, dentro de lo cual hay que decir que estudios y revisiones como la aquí presentada ayudan a extender puentes entre biólogos y zoólogos puros, y otras profesiones como la odontología, para llevar a cabo investigaciones paleontológicas, arqueológicas y forenses cada vez más profundas y eficaces, pues en estos temas, como en muchos otros, países

como Colombia tienen mucho material para ser explotado científicamente.

AGRADECIMIENTOS

El autor principal de esta revisión, Juan-Fernando Duque-Osorio, le agradece su formación como persona y académico a su padre, el Dr. Alvaro Duque-Donoso MVZ, quien murió en los días en que se pulía el contenido de este artículo. Por las mismas razones le agradece a su madre, Rosa Elvira, quien además contribuyó con varias correcciones a la redacción de la presente revisión.

Se le agradece al Dr. Abraham Blank (Q.E.P.D.) y demás personal del departamento de Morfología de la Universidad del Valle, por haber permitido la realización del curso del cual se derivó este artículo, así el mismo no estuviera relacionado directamente con el espectro de temas estudiados por dicho departamento.

Se le agradece también al Dr. Michael Alberico (Q.E.P.D.) del departamento de Biología de la Universidad del Valle, por haber sido un excelente ejemplo de calidad y esmero profesional, y particularmente por las correcciones y críticas hechas a este artículo.

Se le agradece la Dra. María Teresa Alberdi del Museo de Ciencias Naturales CSIC de Madrid-España, por haber suministrado material bibliográfico muy importante para esta revisión. Igualmente al Dr. Phil Myers de la Universidad de Michigan-EUA, por haber permitido la publicación en este artículo de algunas de sus fotos.

REFERENCIAS

1. Kardong KV. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. 5 ed. Boston (MA-USA): McGraw-Hill; 2008.
2. Rowe T. Coevolution of the Mammalian Middle Ear and Neocortex. *Science*. 1996;273(5275):651-4.
3. Wang Y, Hu Y, Meng J, Li C. An Ossified Meckel's Cartilage in two Cretaceous

- Mammals and Origin of the Mammalian Middle Ear. *Science*. 2001;294(5541):357-61.
4. Pough F, Janis C, Heiser J. *Vertebrate Life*. 8 ed. USA: Pearson Benjamin-Cummings; 2009.
5. Benton MJ. *Vertebrate Palaeontology*. 3 ed. Malden (MA-USA): Wiley-Blackwell; 2004.
6. Jenkins FA, Parrington FR. The Postcranial Skeletons of the Triassic Mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 1976;273(926):387-431.
7. Kemp TS. *The Origin and Evolution of Mammals*. New York (USA): Oxford University Press; 2004.
8. Kielan-Jaworowska Z, Cifelli RL, Luo ZX. *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure*. New York (USA): Columbia University Press; 2005.
9. Lillegraven JA, Kielan-Jaworowska Z, Clemens WA. *Mesozoic Mammals The First Two-Thirds of Mammalian History*. Berkeley (CA-USA): University of California Press; 1980.
10. Bonaparte JF. Una Nueva Especie de Triconodonta (Mammalia), de la Formación de los Alamitos, Provincia de Rio Negro, y Comentarios Sobre su Fauna de Mamíferos. *Ameghiniana*. 1992;29(2):99-110.
11. Gow CE. New skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Elliot Formation (Lower Jurassic) of Southern Africa. *Palaeontol Afr*. 1986;26(2):13-23.
12. Rougier GW, Garrido A, Gaetano L, Puerta PF, Corbitt C, Novacek MJ. First Jurassic Triconodont from South America. *Am Mus Novit*. 2007(3580):1-17.
13. Hahn G, Hahn R. *Multituberculata*. En: Westphal F, editor. *Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars 127*. Amsterdam (Netherlands): Kugler Publications; 1983. p.1-409.
14. Rose KD. *The Beginning of the Age of Mammals*. Baltimore (MD-USA): The Johns Hopkins University Press; 2006.
15. Scott CS. New Neoplagiaulacid Multituberculates (Mammalia: Allotheria) From The Paleocene of Alberta, Canada. *J*

- Paleontol. 2005;79(6):1189 - 213.
16. Kielan-Jaworowska Z, Hurum JH. Phylogeny and Systematics of Multituberculate Mammals. *Palaeontology*. 2001;44(3):389-429.
 17. Sigogneau-Russell D, Ensom P. *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta) from the Lower Cretaceous of North Africa and Europe, and a Brief Review of Symmetrodonts. *Cretaceous Res*. 1998;19(3-4):445-70.
 18. Dixon D, Cox B, Savage RJG, Gardiner B, McKenna MC. *Enciclopedia de Dinosaurios y Animales Prehistóricos*. 5 ed. Barcelona (España): Encuentro Editorial S.A.; 1990.
 19. Luo ZX, Crompton AW, Sun AL. A New Mammaliaform from the Early Jurassic and Evolution of Mammalian Characteristics. *Science* 2001;292(5521):1535-40.
 20. Plasencia E, Piqueras F, Plasencia P. *Sistemas de Nomenclatura: La Terminología Paleontológica*. [Monografía en Internet]. Clínica Odontológica, Facultad de Medicina y Odontología, Universidad de Valencia-España; 2009 [Accesado el 13-May-2009]. Disponible en: http://www.icoev.es/oris/51-2/articulo_c.html#2 ¿Cuándo se hizo la consulta?
 21. Simpson CD. Comparative Mammalian Mastication. *Angle Orthod*. 1978;48(2):93-105.
 22. Zhao Z, Weiss KM, Stock DW. Development and Evolution of Dentition Patterns and Their Genetic Basis. En: Teaford MF, Smith MM, Ferguson MWJ, editores. *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge (UK): Cambridge University Press; 2000. p.152-72.
 23. Bennett AF, Ruben JA. The Metabolic and Thermoregulatory Status of Therapsids. En: Hotton N, MacLean PD, Roth JJ, Roth EC, editores. *The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles*. Washington (DC-USA): Smithsonian Institution Press; 1986. p.207-18.
 24. McKenna MC, Bell SK. *Classification of Mammals: Above the Species Level*. New York (USA): Columbia University Press; 2000.
 25. Martin RE, Pine RH, DeBlase AF. *A Manual of Mammalogy with Key to Families of the World*. 3 ed. Boston (MA-USA): McGraw-Hill; 2000.
 26. Myers P, Espinosa R, Parr CS, Jones T, Hammond GS, Dewey TA. *The Animal Diversity Web*. [Monografía en Internet]. Ann Arbor (MI-USA): University of Michigan Museum of Zoology; 2006 Disponible en: http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/topics/mammal_anatomy/tooth_introduction.html [Accesado el 13-May-2009].
 27. Del-Tredici P. Ginkgos and Multituberculates: Evolutionary Interactions in the Tertiary. *Biosystems*. 1989;22(4):327-39.
 28. Krause DW, Bonaparte JF. Superfamily Gondwanatherioidea: A Previously Unrecognized Radiation of Multituberculate Mammals in South America. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1993;90(20):9379-83.
 29. Romer AS, Parsons TS. *Anatomía Comparada*. 5 ed. Mexico: Nueva Editorial Interamericana; 1981.
 30. Emmons L, Greene HW. *Tupai: A Field Study of Bornean Tree Shrews*. Berkeley (CA-USA): University of California Press; 2000.
 31. Cifelli RL. Therian Teeth of Unusual Design from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) Cedar Mountain Formation of Utah. *J Mammal Evol*. 1999;6(3):247-70.
 32. Cifelli RL. Early Cretaceous Mammal from North America and the Evolution of Marsupial Dental Characters. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1993;90(20):9413-6.
 33. Reilly SM, McBrayer LD, White TD. Prey Processing in Amniotes: Biomechanical and Behavioral Patterns of Food Reduction. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 2001;128(3):397-415.
 34. Rich TH, Vickers-Rich P, Constantine A, Flannery TF, Kool L, Klaveren Nv. A Tribosphenic Mammal from the Mesozoic of Australia. *Science*. 1997;278(5342):1438-42.
 35. Trofimov BA, Szalay FS. New Cretaceous Marsupial from Mongolia and the Early Radiation of Metatheria. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1994;91(26):12569-73.
 36. Stokstad E. Tooth Theory Revises History of Mammals. *Science*. 2001;291(5501):26.
 37. Luo ZX, Ji Q, Yuan CX. Convergent Dental Adaptations in Pseudo-Tribosphenic and Tribosphenic Mammals. *Nature*. 2007;450(7166):93-7.
 38. Salazar-Ciudad I, Jernvall J. A Gene Network Model Accounting for Development and Evolution of Mammalian Teeth *Proc Natl Acad Sci USA*. 2002;99(12):8116-20.
 39. Shoshani J, Tassy P. *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford (UK): Oxford University Press; 1996.
 40. Greenwood AD, Lee F, Capelli C, DeSalle R, Tikhonov A, Marx PA, et al. Evolution of Endogenous Retrovirus-like Elements of the Woolly Mammoth (*Mammuthus primigenius*) and its Relatives. *Mol Biol Evol*. 2001;18(5):840-7.
 41. Lange IM, Norton DS. *Ice Age Mammals of North America: A Guide to the Big, the Hairy, and the Bizarre*. Missoula (MT-USA): Mountain Press Publishing Company; 2002.
 42. Lister AM, Sher AV. The Origin and Evolution of the Woolly Mammoth. *Science* 2001;294(5544):1094-7.
 43. Alberdi MT, Prado JL. Los Mastodontes de América del Sur. En: Alberdi MT, Leone G, Tonni EP, editores. *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Madrid (España): Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC; 1995. p.279-92.
 44. Prado JL, Alberdi MT, Azanza B, Sánchez B, Frassinetti D. The Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from South America: Diversity, Habitats and Feeding Ecology. En: *The World of Elephants - International Congress*. Rome (Italy); 2001. p. 337-40.
 45. Prado JL, Alberdi MT, Gómez G. Late Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from the Arroyo Tapalqué Locality (Buenos Aires, Argentina) and their Taxonomic and Biogeographic Implication. *Neues Jahrb Geol Palaontol Abh*. 2002;225(2):275-96.
 46. Sánchez B, Prado JL, Alberdi MT. Feeding Ecology, Dispersal, and Extinction of South

- American Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*. 2004;30(1):146-61.
47. Allard MW, Honeycutt RL, Novacek MJ. Advances in Higher Level Mammalian Relationships. *Cladistics*. 1999;15(3):213-9.
 48. Liu FGR, Miyamoto MM, Freire NP, Ong PQ, Tennant MR, Young TS, et al. Molecular and Morphological Supertrees for Eutherian (Placental) Mammals. *Science* 2001;291(5509):1786-9.
 49. Murphy WJ, Eizirik E, Johnson WE, Zhang YP, Ryder OA, O'Brien SJ. Molecular Phylogenetics and the origins of Placental Mammals. *Nature*. 2001;409(6820):614-8.
 50. Springer MS, de-Jong WW. Which Mammalian Supertree to Bark Up? *Science*. 2001;291(5509):1709-11.
 51. Kobayashi Y, Winkler DA, Jacobs LL. Origin of the Tooth-Replacement Pattern in Therian Mammals: Evidence from a 110 Myr Old Fossil. *Proc Biol Sci*. 2002;269(1489):369-73.
 52. Moore K, Persaud T. *The Developing Human: Clinically Oriented Embryology*. 8 ed. USA: Elsevier Saunders; 2008.
 53. Rougier GW. La Fórmula Dentaria de Mammalia y el Problema de la Homología Dentaria en Distintos Grupos de Mamíferos con Especial Referencia a los Taxa Mesozoicos. *Ameghiniana*. 1993;30(3):337.
 54. Polly PD. Development and Evolution Oclude: Evolution of Development in Mammalian Teeth. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2000;97(26):14019-21.
 55. Jernvall J, Salazar-Ciudad I. The Economy of Tinkering Mammalian Teeth. En: *Symposium on Tinkering: The Microevolution of Development*. London (UK): Novartis Foundation; 2007. p. 207-24.
 56. Jernvall J, Thesleff I. Reiterative Signaling and Patterning During Mammalian Tooth Morphogenesis. *Mech Dev*. 2000;92(1):19-29.
 57. Wolff JO, Sherman PW. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago (IL-USA): The University of Chicago Press; 2007.
 58. Langille RM, Hall BK. Developmental Processes, Developmental Sequences and Early Vertebrate Phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 1989;64(2):73-91.
 59. Wolpert L. What is Evolutionary Developmental Biology? En: *Symposium on Evolutionary Developmental Biology of the Cerebral Cortex*. London (UK): Novartis Foundation; 2000. p. 1-14 (discussion 46-52).
 60. Slavkin HC, Diekwisch TG. Molecular Strategies of Tooth Enamel Formation are Highly Conserved During Vertebrate Evolution. En: *Symposium on Dental Enamel*. London (UK): Ciba Foundation; 1997. p. 73-84.
 61. Evans AR, Wilson GP, Fortelius M, Jernvall J. High-level Similarity of Dentitions in Carnivorans and Rodents. *Nature*. 2007;445(7123):78-81.