

Sínfisis mandibular: una revisión de los aspectos embriológicos e importancia en evolución humana*

Mandibular symphysis: a review of embryologic issues and its importance in human evolution

Tania Camila Niño Sandoval¹

ABSTRACT

The mandibular symphysis is a structure of dental and anthropological significance, which has been studied in animal models that have different characteristics to human models, not only in morphological but embryological aspects. The aim of this paper is to review and describe information about the mandibular symphysis to encourage the study about this structure, based on a scientific foundation of articles that have been done on this subject. We consulted in 'Science Direct', 'Google Scholar' and 'PubMed'; we have as inclusion criteria the keywords below and articles that provided relevant knowledge. We concluded that there is significant scientific contribution to understanding the importance of this structure, but knowledge is limited by the absence of recent studies; additionally, is vital to find ways to investigate human models without affecting the bioethics.

Keywords Embryology, Symphysis, Mandible, Chin, Evolution, Hominids, Biomechanics.

RESUMEN

La sínfisis mandibular es una estructura de importancia odontológica y antropológica, la cual se ha estudiado en modelos animales que presentan características diferentes a los modelos humanos, no sólo en su parte morfológica sino en su parte embriológica. El objetivo de este artículo es revisar y describir la información acerca de la sínfisis mandibular para incentivar el estudio sobre esta estructura, partiendo de una base científica de trabajos que se han realizado acerca de este tema. Se consultó en 'Science Direct', 'Google académico' y 'PubMed', teniendo como criterios de inclusión las palabras clave que se muestran a continuación y los artículos que aportaban un conocimiento relevante para esta temática. Se concluyó que existe un gran aporte científico para el entendimiento de la importancia de esta estructura, pero el conocimiento es limitado por ausencia de estudios recientes; adicionalmente, es vital encontrar la manera de investigar en modelos humanos sin afectar la parte bioética.

Palabras clave Embriología, Sínfisis, Mandíbula, Mentón, Evolución, Homínidos, Biomecánica.

* Artículo de revisión, requisito de la materia Seminario de Investigación III. Maestría en Odontología, Facultad de Odontología - Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia.

¹ Odontóloga, Pontificia Universidad Javeriana. Estudiante de cuarto semestre de Maestría en Odontología, Facultad de Odontología - Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico: tcninos@unal.edu.co Dirección de correspondencia: Universidad Nacional de Colombia, carrera 30 No. 45-03 Instituto de Genética, oficina 213. Bogotá, Colombia. Tel: 3165000 ext. 11615.

INTRODUCCIÓN

La sínfisis es una estructura que toma importancia en odontología y antropología ya que es un punto de referencia (landmark) para varios análisis y reconstrucciones; a pesar de su relevancia, el conocimiento de su origen embriológico y evolutivo en humanos es bastante limitado debido a que los estudios se han enfocado en otros aspectos de la mandíbula, como por ejemplo el cóndilo. Se han hecho análisis tanto moleculares, como embriológicos e incluso de la relación biomecánica, en modelos animales que difieren en la morfología mandibular con respecto al ser humano. Este artículo toma en cuenta una compilación de los diferentes estudios que se han realizado con respecto al tema, en una estructura dividida en 4 partes; la primera trata de la formación inicial de la mandíbula, la cual enmarca aspectos generales embriológicos mandibulares para contextualizar a la segunda parte que es la formación de la sínfisis mandibular, donde se exponen diferentes teorías de la fusión y la aparición del mentón que si bien son controversiales, todavía no se pueden descartar del todo por ausencia de un estudio embriológico descriptivo completo. La tercera parte relata brevemente algunos hallazgos arqueológicos de homínidos y la posible contribución de la sínfisis en la evolución del hombre moderno; finalmente, en la cuarta parte señala las diferentes teorías de la aparición de la sínfisis por factores biomecánicos.

El objetivo de este artículo es revisar y describir la información que se tiene acerca de la sínfisis mandibular para incentivar en el investigador el estudio sobre esta estructura, generando varios interrogantes, pero partiendo de una base científica de trabajos que se han realizado acerca de este tema.

METODOLOGÍA

Se consultó principalmente en 'Science Direct', los términos utilizados fueron las palabras clave mencionadas anteriormente tanto en inglés como en español, previamente confirmando que estuvieran dentro de los estándares de los descriptores 'MeSH' y 'Decs' respectivamente. Para las 4 partes en que se organizó este artículo se realizaron combinaciones de las palabras, comenzando con 'embriología mandibular'; los criterios de exclusión fueron 'cirugía oral', 'paladar hendido', 'cóndilo mandibular', 'ortodoncia', 'glándulas salivares'; los criterios de inclusión fueron 'biología oral', 'cresta neural', 'genes Hox' y que fueran artículos del año 2002 al 2011, apareciendo 300 artículos, de los cuales 30 fueron potencialmente relevantes y se dejaron definitivamente 9 artículos, debido a que los restantes no enfocaban esa parte mandibular hacia la formación de la sínfisis; en los artículos seleccionados había referencias importantes que se encontraron en 'Google Académico' y 'PubMed', 3 de libros y dos artículos base.

Para la parte de la formación de la sínfisis mandibular, fue necesario excluir los términos de 'sínfisis púbica', 'cirugía oral', 'patología oral', 'cirugía maxilofacial', 'cirugía plástica', e inicialmente se incluyeron los años 2000 a 2011, hubo cuatro artículos potencialmente relevantes que finalmente se escogieron y se ampliaron los términos de búsqueda sin tiempo definido, pero no hubo más artículos importantes; es por eso que se recurrió a 'PubMed' donde se recolectó 1 artículo más y 3 libros para ser consultados, y a 'Google Académico' donde se recogieron 4 libros más y un artículo; cabe agregar que los reportes son muy escasos, por lo tanto, la información que cada uno pudiera dar era relevante para la construcción de este artículo.

Para la tercera y cuarta parte se tuvieron en cuenta los términos 'mentón – evolución-hominidos', donde aparecieron 250 artículos y se tuvieron como criterios de inclusión 'homo sapiens', 'humano moderno', 'pleistoceno medio', 'homo erectus', 'pleistoceno tardío'. Interesantemente, mucho del contenido encontrado hablaba de biomecánica mandibular y su relación con la evolución, es por eso que este término se incluyó en la búsqueda como un ítem nuevo; de 'Science Direct' se tuvieron 7 artículos definitivos, de 'PubMed' 4 y de 'Google Académico' 3 libros y una página web. Teniendo en cuenta esta situación los resultados de la búsqueda fueron limitados, incluso aumentando los términos de búsqueda no se encontraron más artículos relevantes para este tema.

DISCUSIÓN

FORMACIÓN INICIAL DE LA MANDÍBULA

En el desarrollo mandibular las células de la cresta neural (CCN) juegan un papel importante, puesto que son un componente primordial en la formación craneofacial; su origen se relaciona con el pliegue neural en la zona anterior del rombo encéfalo en las rombómeras 1 y 2 y la zona posterior de mesencéfalo. Estas células se dirigen hacia los arcos faríngeos para diferenciarse en hueso y cartílago. El primer arco faríngeo se subdivide en las prominencias maxilares y mandibulares, en esta última se desarrollará la mandíbula y sus componentes (1-3). Para estos procesos existen patrones de señalización cruciales que permiten el compromiso y el destino celular, ocurren a través de cascadas de señalización múltiples dadas por varios factores, uno de estos es el receptor A de endotelina (Ednra), que permite la diferenciación de las células de la cresta neural craneal, esta cascada tiene como objetivo Dlx5 y Dlx6 que se expresan en la prominencia mandibular y colaboran en la identidad mandibular pues en su ausencia adquirirá la forma de los huesos maxilares (2, 4).

La identidad entre los arcos faríngeos es dada a través de un balance en la regulación de genes Hox en el romboencéfalo y las células de la cresta neural, asimismo actúa el cofactor de Hox que es Pbx y el IsO (Organizador ístmico) en el límite entre el mesencéfalo y el romboencéfalo. Para que IsO se posicione se requiere la acción de genes como Otx1, Otx2, En1, En2, Pax2, Pax5, Gbx2, Wnt y Fgf8 (5). El FGF8 reprime la acción de Hox y genera un Hox negativo en el primer arco branquial. La identidad intra-arco es dada por la expresión de la familia Dlx, como Dlx 1, 2, 3 y 7 (5-8), regulada por FGF8, y las señales de la línea media distal se dan por BMP's que podrían regular a Msx. A diferencia de Hox que actúa principalmente entre arcos faríngeos, el compromiso dado por Ednra ocurre entre prominencias. Aunque adicional a estos hay más factores que ocurren no sólo en las CCN sino en el endodermo y el ectodermo (4). En el primer arco existen dos regiones funcionales: La región proximal que es dependiente principalmente de la señalización de FGF8 y la región distal que es regulada por BMP's, las cuales requieren una expresión espaciotemporal adecuada y equilibrada, por ejemplo en estadios tempranos el BMP promueve la apoptosis y en estadios posteriores la condrogénesis (9).

En el proceso de condrogénesis, los cartílagos de Meckel completan su formación hacia la quinta semana. Durante el desarrollo embrionario la condrogénesis comienza con un reclutamiento de células mesenquimales que migran, proliferan y se condensan (1,2,10). Los canales de cloro juegan un papel importante en la regulación del pH intracelular y la homeostasis del volumen celular. Los genes de los canales de cloro en el cartílago de Meckel regulan la proliferación de los condrocitos y la diferenciación (11). Durante la morfogénesis

del cartílago de Meckel, la condrogénesis progresa a través de proliferación mesenquimal y la diferenciación de los condrocitos. Estos pasos son regulados por los factores de crecimiento y factores de transcripción como Sox 5-6 y 9, los cuales resultan en la expresión de colágeno tipo II, aggrecan, y colágeno tipo X que podría funcionar como una diana de los inhibidores de canales de cloro durante el proceso de diferenciación (11-13).

También se ha estudiado el papel de FGF10 que colabora en la producción de los proteoglicanos de la matriz de cartílago y en la condrogénesis en cantidades reguladas, pues su sobreexpresión crea formas aberrantes del cartílago de Meckel, debido a que afectan a los genes de colágeno tipo II y a los de Sox 9, sin embargo se observan las diferencias en el área lateral del cartílago lo que indica que el FGF10 actúa en esa área y no tanto en su porción central, comparado con la expresión regulada con el factor de crecimiento epidermal (EGF) que se sabe que ayuda en la condrogénesis (14). El cartílago de Meckel se extiende anterior y posteriormente, para lo cual es importante la señalización de FGFR3 (13).

FORMACIÓN DE LA SÍNFISIS MANDIBULAR

En el modelo animal de ratón la elongación del cartílago de Meckel hacia la parte anterior constituye el proceso rostral (15, 16), que histológicamente se observa como una fusión clara entre ambos cartílagos de Meckel y la formación adicional de una protuberancia, la cual se relaciona directamente con el desarrollo de una capa de células mesenquimales que se diferenciarán en cartílago secundario, que posteriormente sufrirá una osificación endocondral (12, 17), que cubrirá ese proceso rostral y se fusionará en la línea media, contribuyendo a la formación del proceso alveolar y los incisivos inferiores del ratón (16).

De los mecanismos moleculares en procesos como la osificación endocondral se piensa que están implicados colágeno tipo II, X y proteoglicanos (2,10,16); en la formación de la sínfisis en ratones, se conoce la acción del Indian hedgehog (Ihh), que está relacionado con la vía de Sonic hedgehog (Shh) y de otros mecanismos como Runx2, Sox9, osteopontina, histona H4C, Ptch 1 (16), TGF 1 (16, 18) sin embargo los estudios moleculares en cuanto a sínfisis son muy escasos.

A pesar de ser un modelo animal muy utilizado para comprender el desarrollo craneofacial, en humanos existen evidencias que la formación de la sínfisis es diferente. Para el análisis mandibular prenatal se han utilizado diferentes técnicas incluso reconstrucciones tridimensionales de los contornos óseos y la caracterización de 'landmarks', donde se evidencia que de la sexta a la séptima semana se inicia el proceso de osificación (19). A medida que va avanzando la osificación mandibular se va reabsorbiendo el cartílago de Meckel lo cual ocurre en la parte anterior hacia aproximadamente la 18ª semana de VIU, donde hay osificación completa (1,19).

Una de las diferencias más notables entre el modelo humano con respecto al modelo de ratón es la ausencia de fusión del cartílago de Meckel en la línea media del arco (1,15,19), ya que no hay pérdida del pericondrio en el humano, y este permite que haya continuidad en el cartílago (15). Se ha observado que los finales anteriores osificados izquierdo y derecho están a 0.05 mm de distancia en la parte anterior, varían su forma, tamaño y muchas veces no son tan simétricos como se esperaría (19). Además se ha visto en mandíbulas fetales que en su parte anterior, la cual abarca el foramen mentoniano hasta la línea media, existe osificación endocondral y pericondral, osificaciones que son cronológicamente independientes de la fusión (15,19).

Se ha encontrado asimismo que en los extremos anteriores del cartílago de Meckel al sufrir el proceso de resorción, deja uno o dos remanentes que fueron denominados 'chondriola symphysea' ubicados en la parte dorsal inferior, que no corresponden a cartílago secundario, sino a osículos e incluso nódulos (1,15,20,21). También se denominan 'ossicula mentalia', que se describe además como un tejido condroide, cuya aparición si bien se le atribuye al remanente anterior del cartílago de Meckel, podría ser por diferenciación de la zona anterior mesenquimal (19,22).

El cartílago secundario de la sínfisis es uno de los aspectos más controversiales en los estudios sobre descripción morfológica en esta zona. Más que una sínfisis, en la etapa prenatal jugaría un papel de sincondrosis, ya que no es rígido sino que permite el crecimiento de ambos huesos mandibulares para adaptarse al diámetro transversal de la base del cráneo; aparentemente aparece hacia la 16ava semana con las características funcionales e histológicas de un cartílago secundario, su localización es variable y su osificación es endocondral, no hay evidencia de fusión con el cartílago de Meckel (1).

Sin embargo también se ha reportado que hay una contribución entre los huesecillos u osículos mentonianos para la formación de la sínfisis que tendría acción tanto de osificación endocondral como intramembranosa (1,10). Otra teoría es que a medida que se va dando el crecimiento mandibular gracias a la acción muscular y por los cartílagos secundarios, en la parte anterior mandibular se forman dos cartílagos antes de la resorción del cartílago de Meckel, no se sabe su origen y no se obliteran sino hasta el primer año de vida; en todo caso se ha observado que contienen dos centro de osificación que se producen de forma separada y se unen con los extremos mandibulares y con su contraparte hasta un poco después del nacimiento (3,23).

Al nacer, la sínfisis mentoniana se ubica entre las dos mitades de la mandíbula y persiste en el periodo perinatal; cada mitad mandibular se une a su contraparte por tejido fibroso en la que la osificación se produce durante el primer año (1,24,25), pero la sínfisis no crece de una manera relevante (25); para esta época se considera sínfisis por la unión rígida entre ambas mandíbulas (1), los dos segmentos del hueso se unen en la sínfisis de abajo hacia arriba, en ocasiones cerca al reborde alveolar, hacia el segundo año hay una separación (24).

Radiográficamente el mentón de la sínfisis o 'symphysis menti' es radiolúcido y los osículos mentonianos se ubican en la parte inferior y dorsal de la sínfisis, la cual permanece sin fusionarse en el recién nacido (22,26), y persisten en este mismo sitio incluso después de fusionarse los dos extremos mandibulares (27). Se cree que dependiendo de la posición de los osículos se formarán protuberancias mentonianas y que el organismo no las reabsorbe sino que crecen en el mentón ya que en muchos adultos permanecen en forma de suturas. Adicionalmente se reporta que la protuberancia mentoniana en el hombre es debido a un osículo mentoniano ('os mentale') triangular impar superior, de altura entre 16-22 mm y con una base horizontal que mide 25-32 mm, diferente a los osículos pares inferiores ('ossa mentalia') anteriormente descritos (21).

La mandíbula aumenta de dimensión por aposición ósea de las superficies bucales y resorción de las superficies linguales. En enfermedades como la displasia cleidocraneal (agenesia o hipoplasia clavicular) muchas veces hay persistencia de la sutura de la sínfisis mandibular, dado en parte al retraso del cierre de suturas y a la falta de un mecanismo de obliteración debido a un defecto de los fibroblastos suturales y la formación colágena, o a un defecto de calcificación (3).

SÍNFISIS Y MENTÓN EN LA EVOLUCIÓN DEL SER HUMANO

La mandíbula es uno de los huesos más comunes en hallazgos arqueológicos. En el caso del *A. bahrelghazali*, se asocia con una sínfisis mandibular bulbosa la cual difiere de la morfología de los 'australopithecus' que no tienen relación con el hombre moderno, ya que su sínfisis es inclinada. El *A. afarensis*, precursor de los homínidos, no presenta muchas diferencias con la forma de la sínfisis, demostrando que es un indicador de patrón taxonómico (28), ya que la sínfisis en muchos animales no está fusionada y en los antropoides se fusiona antes o al tiempo que comienza la oclusión (29,30).

En animales ya extintos del eoceno, como los primates que se creen que están emparentados con los seres humanos, no se observa fusión de la sínfisis o está parcialmente fusionada, es decir que no hay calcificación u osificación de los tejidos que unen la sínfisis, o la calcificación es parcial (30,31), en animales de ésta era ocurre una situación similar, como en el lémur que tiene cercanía filogenética con el humano moderno (31).

Por otro lado el mentón óseo es un 'landmark' de mucha importancia odontológica y antropológica, se considera una característica distintiva de los seres humanos modernos y refleja un punto morfológico en la evolución de los homínidos (32-35). Se han encontrado hallazgos donde el *H. neanderthalensis* presenta no sólo el tejido óseo mandibular continuo en su parte anterior sino también algún abultamiento óseo (32). En el *H. floresiensis* se encuentran características simples isomórficas mandibulares con los australopithecus y con los primeros homo, como la carencia del mentón o curva inversa, con sínfisis y cuerpo mandibular robustos, y con los del *H. erectus* y *H. sapiens* como la morfología y tamaño mandibular (36). El *H. Heidelbergensis* tiene una sínfisis inclinada que contiene dos torus en su cara interna, característico de los antecesores de los homínidos modernos (37).

Por lo general los homínidos primitivos carecían de un mentón completamente definido y prominente (33), sin embargo a medida que el hombre ha evolucionado, el cierre de la sínfisis es completo y el mentón va apareciendo. En el *H. ergaster* hay un desarrollo elevado de la sínfisis mandibular, en el *H. erectus* hay un desarrollo importante de esta zona con exostosis ósea que podría considerarse un mentón rudimentario aunque no definido (37); hallazgos de sínfisis mandibulares similares a la de los humanos modernos, muestran que aunque el mentón es pequeño, tiene el contorno y la curvatura inversa, que demuestran que hay formación mentoniana antes del paleolítico superior, que corrobora que esta característica se pudo haber dado en el pleistoceno superior o tardío, que corresponde a la aparición del *H. sapiens* en África (38).

Teorías de la aparición de la sínfisis e influencia sobre factores biomecánicos y no biomecánicos

La sínfisis tiene diversas formas: aplanada, de forma de contrafuerte, bulbosa, entre otras (34); Se cree que la forma de la sínfisis y su cierre se relaciona con fuerzas biomecánicas (3), principalmente las masticatorias (10), esto se soporta en estudios en animales como las alpacas, que presentan una sínfisis inclinada horizontalmente, ya que no hay fuerza de mordida vertical en los incisivos, por lo tanto la fuerza de reacción en la sínfisis es reducida, los músculos masticatorios son muy posteriores y los maxilares son alargados, en contraste con los macacos que sí tienen un componente significativo de las cargas de la sínfisis durante los movimientos verticales, por lo tanto su sínfisis es menos horizontal (39).

Apoyando a esta teoría, se midió la actividad electromiográfica en especies antropoides por medio de rosetas de galgas. Se observó que a medida que utilicen fuerzas masticatorias la fuerza muscular incitará a la fusión de la sínfisis, y entre mayor sea la fuerza masticatoria habrá una mayor unión y fortalecimiento de las mismas, evaluado principalmente en primates pequeños, comprobando que esa fusión está directamente relacionada con la actividad vertical muscular (40).

Contrario a esta teoría, haciendo análisis en modelos humanos, por medio de tomografía computarizada de una mandíbula y análisis 3D de elementos finitos, para analizar formas de la sínfisis y su relación con las fuerzas masticatorias, se ha observado que no hay una relación directa entre el cierre de la sínfisis mandibular y dichas fuerzas en la parte transversal, y deja una gran duda acerca de las formas del mentón y su origen (32), esto es apoyado por estudios con electromiografía en modelos anatómicos tridimensionales de mandíbulas con diferentes formas del mentón y evaluación por medio de tomografía computarizada, que han demostrado que las fuerzas masticatorias no tienen mucho que ver con la forma facial (34), con esto se empieza a descartar la teoría de la fuerza muscular masticatoria en la cantidad de exostosis ósea, por lo tanto el mentón podría ser parte de la evolución pero debido a otros factores biomecánicos (32,34,41).

Basado en lo anterior, se plantean alternativas de factores biomecánicos a la masticación, uno de estos es la reducción en el tamaño de la mandíbula siendo uno de los cambios evolutivos más importantes en la morfología facial (41), fusionado con el desplazamiento posterior de la dentición mandibular en comparación con la parte basal mandibular y la independencia entre ambas genera esa parte mentoniana; esto es soportado con base en que en la adolescencia la forma y tamaño de la mandíbula es el resultado del crecimiento mandibular y movimientos dentoalveolares compensatorios. La región superior de la sínfisis (alveolar) es independiente de la inferior (basilar) (33).

A pesar de esto, se ha observado que la reducción de la forma mandibular no tiene que ver con la aparición del mentón sino con complejas interacciones del desarrollo entre muchos componentes faciales que operan independientes de la parte biomecánica mandibular. A pesar que entre los periodos medio y tardío del pleistoceno en los humanos arcaicos, comienza el uso constante de los dientes anteriores y resistencia a las fuerzas verticales en la sínfisis, combinado con una reducción a la flexión transversal lateral debido a la disminución de la curvatura mandibular más que su longitud, se ha evidenciado que las mandíbulas con mentones y sin ellos tienen una resistencia igual a la flexión vertical y transversal (41).

También se ha dado la teoría que la forma de la sínfisis se relaciona con la dieta; en 5 especies de monos colobinos que tienen dietas diferentes, se encontró que no existen relaciones con respecto a la curvatura y robustez de la sínfisis, es decir no son significativamente diferentes entre grupos dietarios (42). Así mismo, mediante análisis de patrones de actividad muscular con cinemática, electromiograma (EMG), e histología, entre varios mamíferos con sínfisis fusionadas y no fusionadas, se observó que la fusión de la sínfisis puede estar relacionada con la aparición de los dientes y con los primeros movimientos hacia el medio oral (29).

Se cree que esta característica morfológica apareció en el pleistoceno medio y tardío (35). Una de las teorías relaciona la aparición del mentón con la vocalización, ya que por ejemplo en el *H. ergaster* hay grandes marcas del músculo digástrico y a este homínido se le atribuye el inicio del desarrollo del lenguaje; en *H. erectus* hay evidencia de vocalización y como se mencionó anteriormente, existen hallazgos de mandíbula con un mentón arcaico (37).

Existe una hipótesis que los movimientos de la lengua y la acción de músculos periorales ayudaron a la forma actual del mentón y al desarrollo del lenguaje como se conoce, es decir implícitamente al cierre de la sínfisis y a la aparición del mentón que podrían relacionarse con el lenguaje. Se hizo un modelo computacional por medio de tomografía computarizada de la mandíbula con mentones de diferentes formas, teniendo en cuenta las inserciones musculares, los tejidos óseos y los dientes. A diferencia de otros estudios, al parecer el mentón aplanado al tener mayor acción muscular por medio de la lengua, inducirá el crecimiento del mismo. Se determinó que hay más relación del lenguaje con la aparición del mentón y el cierre de la sínfisis, que con la masticación, esto es consistente con el perfeccionamiento del lenguaje y la comunicación que se le atribuye al homínido del pleistoceno medio y tardío (35).

CONCLUSIÓN

Se puede concluir que se tiene un conocimiento importante acerca de la sínfisis, pero no hay una continuidad en los estudios y un conocimiento actualizado, con excepción de pocos reportes recientes, la mayoría en modelos animales que como se observó presentan grandes diferencias a los modelos humanos, tanto en la parte de biología molecular, como en la parte antropológica. Es por eso que cada teoría no se puede descartar completamente hasta tener una descripción morfológica de esta zona en cada etapa de formación, lo vital es encontrar un modelo efectivo en humanos que no afecte la parte bioética.

GLOSARIO

Afarensis: Australopitecus afarensis, se piensa que es un antecesor del hombre moderno; existen registros de su existencia hace 4.2 millones de años hasta cerca de 3 millones de años. El hallazgo más representativo de este grupo (más no el más antiguo) es conocido como 'Lucy'.

Bahrelghazali: Australopitecus bahrelghazali, fue una especie cuyos registros fósiles datan de hace 3,6 millones de años, se cree que no es antecesor del hombre moderno sino que evolucionó a otras ramas de los homínidos.

Características simpliomórficas: Características ancestrales que son comunes en dos taxones que tienen un mismo origen.

Eoceno: Corresponde al segunda época geológica del periodo paleógeno de la era terciaria o Cenozoica; el eoceno está comprendido desde hace 55 millones de años hasta aproximadamente 33 millones de años.

H. erectus: Homo erectus fue una especie homínida que data entre 1,9 millones de años aproximadamente en el oriente de África y Georgia, hasta 50.000 años en Java, pasando por China en el pleistoceno medio.

H. ergaster: Homo ergaster es una especie que pobló las regiones africanas hace 1,75 millones de años, presenta características similares con el homo erectus (ya

que puede ser antecesor de este), pero no se descarta que sean especies de dos líneas distintas de homínidos.

H. floresiensis: Homo floresiensis. Se piensa que es una nueva especie que apareció en la isla de Flores (Indonesia) hace 90.000 años, sus dimensiones corporales son pequeñas comparadas con las de otros homo, sin embargo, existen hipótesis que es una especie de homo erectus que sufrió un aislamiento o que provienen de un homo temprano que sufrió un proceso de enanismo insular.

H. heidelbergensis: Homo heidelbergensis es una especie que apareció hace 600.000 años, se creía que era la especie que unía al H. neanderthalensis al hombre moderno, sin embargo se concluyó que es el nombre de una cronoespecie evolucionaria del linaje del neandertal. Se caracterizaba por sus grandes dimensiones corporales.

H. neanderthalensis: Homo neanderthalensis fue una especie que vivió hace 230.000 en gran parte del territorio europeo y se ha comprobado que convivió con los primeros hombres modernos.

H. sapiens: Es la única especie homínida que actualmente existe, se refiere al ser humano moderno que apareció en África y logró adaptarse y evolucionar.

Landmark: Punto de referencia de una estructura anatómica.

Paleolítico Superior: Abarca el período de 35.000 a 10.000 años A.C.

Pleistoceno medio: más conocido como Ioniense o Ioniano, data desde 0,781 a 0,126 millones de años; junto con el pleistoceno inferior (calabriense), forman el periodo arqueológico paleolítico inferior.

REFERENCIAS

1. **MEIKLE M.** Craniofacial development growth and evolution. England: Bateson Publishing; 2002.
2. **GILBERT S.** Developmental Biology. Sunderland (MA). [Consultado en Noviembre 12 de 2011]. Disponible en: <http://9e.devbio.com>.
3. **EPPLEY BL, GREEN P, BIXLER DP, SADOVE M.** Developmental significance of delayed closure of the mandibular symphysis. J Oral Maxillofac Surg 1992;50(7):677-80.
4. **RUEST L-B, CLOUTHIER DE.** Elucidating timing and function of endothelin-A receptor signaling during craniofacial development using neural crest cell-specific gene deletion and receptor antagonism. Dev Biol 2009; 328(1):94-108.

5. DEPEW MJ, TUCKER AS, SHARPE PT, JANET R, PATRICK PLT. Craniofacial Development. Mouse Development. San Diego: Academic Press; 2002:421-98.
6. GITTON Y, HEUDE É, VIEUX-ROCHAS M, BENOUAICHE L, FONTAINE A, SATO T, ET AL. Evolving maps in craniofacial development. *Semin Cell Dev Biol* 2010; 21(3):301-8.
7. LEVI G, MANTERO S, BARBIERI O, CANTATORE D, PALEARI L, BEVERDAM A, ET AL. Msx1 and Dlx5 act independently in development of craniofacial skeleton, but converge on the regulation of Bmp signaling in palate formation. *Mech Dev* 2006; 123(1):3-16.
8. DUQUE-OSORIO J. Crestas neurales, plácidas y arcos branquiales: una revisión evolutiva y embriológica de datos básicos y recientes. *Rev Acad Colomb Cienc* 27(103):291-307.
9. MACKENZIE B, WOLFF R, LOWE N, BILLINGTON CJ, PETERSON A, SCHMIDT B, ET AL. Twisted gastrulation limits apoptosis in the distal region of the mandibular arch in mice. *Dev Biol* 2009; 328(1):13-23.
10. INFANTE C. Fundamentos para la Evaluación del Crecimiento, Desarrollo y Función Craneofacial. Colombia: Cámara colombiana del Libro; 2008.
11. TIAN M, DUAN Y, DUAN X. Chloride channels regulate chondrogenesis in chicken mandibular mesenchymal cells. *Arch Oral Biol* 2010; 55(12):938-45.
12. OKA K, OKA S, SASAKI T, ITO Y, BRINGAS P, NONAKA K, ET AL. The role of TGF- β signaling in regulating chondrogenesis and osteogenesis during mandibular development. *Dev Biol* 2007; 303(1):391-404.
13. HAVENS BA, VELONIS D, KRONENBERG MS, LICHTLER AC, OLIVER B, MINA M. Roles of FGFR3 during morphogenesis of Meckel's cartilage and mandibular bones. *Dev Biol* 2008; 316(2):336-49.
14. TERAO F, TAKAHASHI I, MITANI H, HARUYAMA N, SASANO Y, SUZUKI O, ET AL. Fibroblast growth factor 10 regulates Meckel's cartilage formation during early mandibular morphogenesis in rats. *Dev Biol* 2011; 350(2):337-47.
15. RODRIGUEZ-VAZQUEZ JF, MERIDA-VELASCO, MERIDA-VELASCO JA, SANCHEZ-MONTESINOS I, ESPIN-FERRA J, JIMENEZ-COLLADO J. Development of Meckel's cartilage in the symphyseal region in man. *Anat Rec* 1997; 249(2):249-54 pp.
16. SUGITO Y, SHIBUKAWA T, KINUMATSU T, YASUDA M, NAGAYAMA S, YAMADA N, ET AL. Ihh signaling regulates mandibular symphysis development and growth. *J Dent Res* 2011 May; 90(5):625-31.
17. TSUZURAHARA F, SOETA S, KAWAWA T, BABA K, NAKAMURA M. The role of macrophages in the disappearance of Meckel's cartilage during mandibular development in mice. *Acta Histochem* 2011; 113(2):194-200.
18. RUBERT A, MANZANARES MC, USTRELL JM, DURAN J, PÉREZ-TOMÁS R. Immunohistochemical identification of TGF- β 1 at the maxillaries in growing Sprague-Dawley rats and after muscle section. *Arch Oral Biol* 2008; 53(4):304-9.

19. [RADLANSKI RJ](#), [RENZ H](#), [KLARKOWSKI MC](#). Prenatal development of the human mandible. 3D reconstructions, morphometry and bone remodelling pattern, sizes 12–117 mm CRL. *Anat Embryol (Berl)* 2000; 207(3):221–32.
20. [LOW A](#). Further observations on the ossification of the human lower jaw. *J Anat Physiol* 1909(44):83–94.
21. [LANG J](#). Clinical anatomy of the masticatory apparatus peripharyngeal spaces: Thieme; 1995.
22. [GUHARAJ PV](#), [CHANDRAN MR](#). Forensic Medicine. 2nd ed. India: Orient Longman Pvt. Limited; 2003.
23. [CHANDRA S](#), [CHANDRA S](#), [CHANDRA M](#), [CHANDRA N](#). Textbook of Dental and Oral Histology and Embryology with Multiple Choice Questions. New Delhi: Jaypee Brothers Medical Publishers (P) Ltd; 2004.
24. [GRAY H](#), [LEWIS W](#). Anatomy of the Human Body. New York 2000. [Consultado en Noviembre 5 de 2011]. Disponible en: [<http://www.bartleby.com/107/>].
25. [ALONSO Y](#). *Ánalisis de las Características de Dientes y Arcadas Primarios en Población Normooclusiva*. Madrid: Universidad Complutense de Madrid; 2004.
26. [PASLER F](#). Color Atlas of Dental Medicine – Radiology. Germany: Thieme; 1991.
27. [GHOM A](#). Textbook of Oral Radiology. Delhi: Elsevier; 2008.
28. [GUY F](#), [MACKAYE H-T](#), [LIKIUS A](#), [VIGNAUD P](#), [SCHMITTBUHL M](#), [BRUNET M](#). Symphyseal shape variation in extant and fossil hominoids, and the symphysis of Australopithecus bahrelghazali. *J Hum Evol* 2008; 55(1):37–47.
29. [LIEBERMAN DE](#), [CROMPTON AW](#). Why fuse the mandibular symphysis? A comparative analysis. *Am J Phys Anthropol* 2000; 112(4):517–40.
30. [ROSS C](#), [KAY R](#). Anthropoid Origins New Visions. New York: Kluwer Academic/ Plenum Publishers; 2004.
31. [BEECHER R](#). Evolution of the mandibular symphysis in Notharctinae. *Adapidae Primates*. 1983(1):99–112.
32. [ICHIM I](#), [SWAIN MV](#), [KIESER JA](#). Mandibular stiffness in humans: Numerical predictions. *J Biomech* 2006; 39(10):1903–13.
33. [MARSHALL SD](#), [LOW LE](#), [HOLTON NE](#), [FRANCISCUS RG](#), [FRAZIER M](#), [QIAN F](#), *ET AL*. Chin development as a result of differential jaw growth. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 201; 139(4):456–64.
34. [ICHIM I](#), [SWAIN M](#), [KIESER JA](#). Mandibular biomechanics and development of the human chin. *J Dent Res* 2006; 85(7):638–42.

35. ICHIM I, KIESER J, SWAIN M. Tongue contractions during speech may have led to the development of the bony geometry of the chin following the evolution of human language: A mechanobiological hypothesis for the development of the human chin. *Med Hypotheses* 2007; 69(1):20-4.
36. BROWN P, MAEDA T. Liang Bua Homo floresiensis mandibles and mandibular teeth: a contribution to the comparative morphology of a new hominin species. *J Hum Evol* 2009; 57(5):571-96.
37. BROWN G, FAIRFAX S, SARAO N. Human Evolution. Tree of life web project;2006. [Consultado en Enero 3 de 2012]. Disponible en: http://tolweb.org/treehouses/?treehouse_id=3710.
38. TESCHLER-NICOLA M, TRINKAUS E. Human remains from the Austrian Gravettian: the Willendorf femoral diaphysis and mandibular symphysis. *J Hum Evol* 2001; 40(6):451-65.
39. VINYARD C, RAVOSA M, WALL C. Primate Craniofacial Function and Biology. New York: Springer; 2008.
40. HYLANDER WL, RAVOSA MJ, ROSS CF, WALL CE, JOHNSON KR. Symphyseal fusion and jaw-adductor muscle force: an EMG study. *Am J Phys Anthropol* 2000; 112(4):469-92.
41. DOBSON SD, TRINKAUS E. Cross-sectional geometry and morphology of the mandibular symphysis in Middle and Late Pleistocene Homo. *J Hum Evol* 2002; 43(1):67-87.
42. KOYABU DB, ENDO H. Craniofacial variation and dietary adaptations of African colobines. *J Hum Evol* 2009; 56(6):525-36.