

Libros de **Cátedra**

Ontogenia Humana

Perspectivas Evolutivas y Patrones
de Crecimiento

Fabián Anibal Quintero, Claudio Barbeito
y Marcos Plischuk (coordinadores)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

ONTOGENIA HUMANA

PERSPECTIVAS EVOLUTIVAS Y PATRONES DE CRECIMIENTO

Quintero, Fabián Anibal

Barbeito, Claudio

Plischuk, Marcos

(coordinadores)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA


Edulp
EDITORIAL DE LA UNLP

A Hector Mario Pucciarelli, por iluminar nuestro camino en el fascinante mundo de la Antropología Biológica y por su inquebrantable compromiso con la excelencia académica y la investigación.

Hombre de curiosidad infinita. Su influencia perdura en nuestros corazones y en la educación que compartimos con los y las estudiantes día tras día.

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración de la Ilustradora Científica Laura Blanco, quien ha realizado una gran parte de las ilustraciones de este libro con un gran esfuerzo y sin pretender nada a cambio. Sus aportes han enriquecido notoriamente la estética de este texto

Queremos expresar además nuestro más profundo agradecimiento a los y las estudiantes que nos alientan a seguir adelante en este arduo pero gratificante viaje. Son ustedes quienes han despertado nuestro amor por la docencia.

Índice

Prólogo	7
Introducción	8
<i>Fabián A. Quintero</i>	
Capítulo 1	
La antropología biológica	13
<i>Fabián A. Quintero</i>	
Capítulo 2	
Conceptos básicos de histología y anatomía esquelética	29
<i>Marcos Plischuk, Bárbara Desántolo y Selene Petrone</i>	
Capítulo 3	
Núcleos temáticos en Antropología Biológica	66
<i>Fabián A. Quintero</i>	
Capítulo 4	
Biología del crecimiento y el desarrollo	80
<i>Fabián A. Quintero</i>	
Capítulo 5	
Introducción al estudio del desarrollo	98
<i>Claudio G. Barbeito, Mariana A. Woudwyk</i>	
Capítulo 6	
Desarrollo Prenatal Humano	126
<i>Claudio Barbeito, Pedro Fernando Andrés Laube</i>	

Capítulo 7

Las formas de evaluar el crecimiento humano _____ 167

Bárbara Navazo, María E. Luna y María F. Cesani

Capítulo 8

Maduración _____ 184

Luis Guimarey, Marcos Plischuk, Selene Petrone y Rocío García Mancuso

Capítulo 9

El crecimiento postnatal _____ 212

Fabián A. Quintero

Capítulo 10

Endocrinología del crecimiento _____ 228

Fabián A. Quintero y Mariela Garraza

Capítulo 11

Estudio de la composición corporal _____ 246

Fabián A. Quintero, Bárbara Navazo, Mariela Garraza y María F. Cesani

Capítulo 12

Las relaciones entre la Ontogenia y la Filogenia _____ 263

Claudio G. Barbeito, Julieta Carril

Capítulo 13

Envejecimiento _____ 287

Fabián A. Quintero

Capítulo 14

Ecología del crecimiento humano _____ 302

Virginia A. Cobos y Bárbara Navazo

Los autores _____ 313

Prólogo

En un viaje hacia el entendimiento de nuestra propia naturaleza, la antropología emerge como la disciplina que busca comprender lo que nos define como especie: nuestros orígenes, nuestra diversidad biológica y cultural, y la compleja interacción entre ambos aspectos a lo largo del tiempo y el espacio.

En uno de los múltiples estratos que componen el complejo panorama de la vida, la ontogenia se erige como una pieza esencial del rompecabezas, revelando los misterios del crecimiento, el desarrollo y el envejecimiento humano en los distantes pero contiguos planos temporales del individuo y la evolución biológica.

Este libro es un compendio de conocimientos básicos acerca de los procesos biológicos, sociales y ambientales que moldean nuestra existencia desde el momento de la concepción hasta el ocaso de nuestros días sin perder la perspectiva temporal transgeneracional. En esta perspectiva, integrar la ontogenia individual en el contexto evolutivo, permite comprender cómo los procesos de desarrollo embrionario y la regulación genética han evolucionado para dar lugar a las diversas características morfológicas y fisiológicas observadas en la especie humana.

A lo largo de sus páginas, se presenta un recorrido que abarca desde los conceptos básicos de histología ósea y anatomía esquelética hasta los aspectos complejos de la regulación hormonal y la evaluación del estado nutricional. Se examinan los intrincados procesos del crecimiento y la maduración, explorando cómo estos se entrelazan en interacción con un ambiente de naturaleza bio-socio-cultural. Por último, se aborda el fenómeno del envejecimiento, ese inevitable compañero de viaje que nos recuerda nuestra propia mortalidad y nos desafía a encontrar significado en cada etapa de nuestra existencia.

F.Q.

INTRODUCCIÓN

La antropología como ciencia

Fabián A. Quintero

La presente obra aborda un área específica de la antropología biológica relacionada con el estudio integral de la ontogenia humana, tomando como eje la biología del crecimiento, el desarrollo y el envejecimiento a la luz de los procesos de adaptación y evolución como fuentes de variabilidad en los individuos y poblaciones humanas.

Los humanos nacemos, crecemos, nos reproducimos, morimos... en el intervalo caminamos con dos pies, nos vestimos, nos comunicamos mediante sonidos articulados, construimos herramientas, nos agrupamos de diversas formas, tenemos hijos, nietos, queremos entender el mundo y dentro de ese mundo queremos entendernos a nosotros mismos. Podríamos decir que la antropología abarca esa complejidad, ya que es el estudio de lo que nos hace humanos. Es por esta complejidad que los antropólogos, desde una perspectiva holística, se encuentran interesados en la biología, la cultura y sus interacciones, en todos los tiempos y en todos los lugares. Por ocuparse de aspectos tanto culturales como biológicos de la condición humana, Bunge considera que: “Nada de lo humano es ajeno a la antropología: es la ciencia del hombre en el más amplio sentido posible”¹. Podríamos, entonces, dar una definición de la antropología en cuanto disciplina científica y diremos que se ocupa del estudio del ser humano desde una perspectiva integral, lo que contempla sus orígenes, su variabilidad biológica y su diversidad cultural en todo tiempo y espacio.

La práctica antropológica, en la tradición argentina, se ha consolidado formalmente en tres ramas denominadas antropología social, arqueología y antropología biológica. La propuesta de este libro, si bien es de antropología biológica, indaga entre las otras ramas en busca de explicaciones que den cuenta de la complejidad bio-socio-cultural de la naturaleza humana. La biología y la cultura han sido presentadas a menudo como interpretaciones que caminan por senderos diferentes. La ciencia que estudia a la humanidad es, en este sentido, una anfisbena y en este libro sostendremos que ambas visiones dan cuenta de un mismo fenómeno y son dos aspectos indisolubles de la naturaleza humana.

¹ Bunge, M. (2011). Las ciencias sociales en discusión. Sudamericana.

En general, a partir de los hábitos que se cultivan en los sistemas científicos y académicos, la mayoría de los científicos tienden a permanecer dentro de los confines de una propia disciplina. Entendemos que en esta situación, una única mirada de la complejidad puede resultar relativamente incómoda, pero implica un camino necesario si se quiere emancipar la frontera entre las ciencias naturales y las ciencias sociales².

La problemática en cuestión

Durante la ontogenia y producto de la interacción con ambientes diversos, se producen gran parte de las diferencias biológicas entre los individuos, condición que involucra tanto al desarrollo prenatal y postnatal como al envejecimiento. El crecimiento constituye un eje fundamental para la comprensión de fenómenos biológicos, tales como la diversidad de los organismos y la calidad del ambiente o hábitat, sumado a que conforma una pieza nodal en el análisis de los fenómenos de intra e intervariación, tanto individual como poblacional. Durante la etapa postadulta, se presenta un período de similar interés, caracterizado por la disminución progresiva de la capacidad funcional en todos los tejidos y órganos del cuerpo denominado envejecimiento.

En las últimas décadas, la relación entre adaptabilidad humana y condiciones ambientales ha suscitado un interés creciente por parte de las disciplinas biológicas. Los seres humanos, en particular, han desarrollado la capacidad de transformar su ambiente a través de mecanismos sociales y tecnológicos sin precedentes en el universo biológico. Tales estrategias, unificadas bajo el concepto de cultura, se caracterizan por conformar un sistema retroalimentado en donde las características del entorno modificado se constituyen en factores condicionantes. De esta forma, el proceso ontogénico humano en todas sus etapas es afectado por las perturbaciones sociales, económicas y ambientales. Se presenta entonces como el resultado de las complejas relaciones entre los procesos biológicos y socioculturales de una comunidad y constituye, en tal sentido, un indicador de la “Calidad de Vida” en dicha comunidad.

Creemos conveniente insistir en que el texto que el lector se encuentra hojeando intenta dar cuenta de las características del proceso ontogénico humano en su generalidad y sus particularidades, en el marco de la evolución biológica, la ecología y la cultura.

En el primer capítulo se inicia con un breve recorrido histórico de las ideas centrales en antropología biológica, para finalmente contextualizar la ontogenia como fuente de variabilidad en los individuos y poblaciones humanas. Dado que en el análisis y comprensión de los procesos de crecimiento

² Burnside, W. R., Brown, J. H., Burger, O., Hamilton, M. J., Moses, M., & Bettencourt, L. M. (2012). Human macroecology: Linking pattern and process in big-picture human ecology. *Biological Reviews*, 87(1), 194-208

y el desarrollo resultan necesarios algunos conocimientos previos, en el Capítulo 2 se exponen los contenidos mínimos sobre histología ósea y anatomía esquelética.

En el Capítulo 3 se realiza una conceptualización general de los estudios de auxología y ontogenia en antropología biológica. Debido a que la diversidad de los organismos es interpretada como producto de la evolución a través de mecanismos como el de la selección natural y la plasticidad fenotípica, tanto la evolución como la adaptación son conceptos centrales para entender la variabilidad interespecífica e intraespecífica.

Si bien el patrón general es común para todos, existen notables diferencias en las características particulares de crecimiento en diferentes especies, producto de la evolución biológica. Es por esto que, en el cuarto capítulo, se abordan el patrón comparado de crecimiento y desarrollo en mamíferos en general y humanos en particular, así como los indicadores específicos y los procesos básicos relacionados.

Una temática importante desarrollada en este texto es la auxología, disciplina que estudia todos los aspectos biológicos del crecimiento y desarrollo físico. Brinda las explicaciones actualmente aceptadas acerca de la naturaleza del proceso biológico que origina a un organismo funcional completo y el significado del desarrollo ontogenético a la luz de la teoría evolutiva. Sin embargo, las ideas acerca de la concepción, el crecimiento y el desarrollo de los organismos no han sido las mismas a lo largo de la historia, inclusive en los últimos dos siglos, razón por la cual, en el quinto capítulo, se hace una revisión historiográfica general de las principales ideas del desarrollo ontogenético temprano en el contexto de la evolución biológica.

Una de las características que poseen los mamíferos es la de cursar parte de su desarrollo en una estructura especializada dentro del vientre de la hembra. Durante dicho período, reciben a través del sistema útero-placentario el alimento y el oxígeno necesarios para crecer y madurar hasta el momento del nacimiento. Es por esto que, en el **sexto capítulo**, se presentan los procesos generales del desarrollo intrauterino desde la concepción y hasta el nacimiento.

El crecimiento humano, evaluado en términos de tamaño, forma y composición corporal, es un tema de interés en antropología. La antropología centra sus estudios en enfoques poblacionales transversales, los cuales permiten abordar diferencias inter e intrapoblacionales, incluyendo la influencia de factores ambientales, económicos, sociales, culturales y nutricionales. La nutrición, en particular, se destaca como un elemento crucial en la evolución y la variabilidad fenotípica de la especie humana. Por lo tanto, la evaluación del estado nutricional es fundamental para comprender el crecimiento físico tanto a nivel individual como poblacional, un tema tratado en el **Capítulo 7** de este libro.

Capítulos previos refieren al crecimiento biológico como al aumento en tamaño y masa del cuerpo humano a lo largo del tiempo, proceso que incluye el incremento en la longitud y peso corporal. La maduración biológica, entendida como los cambios internos y externos que ocurren en el cuerpo humano para alcanzar la plena funcionalidad y capacidades del adulto resulta fundamental para tener una visión completa del desarrollo. En el **Capítulo 8** se abordan los aspectos generales de la

maduración, analizando su correlato general con el crecimiento y sus especificaciones al momento de evaluarlo.

El **Capítulo 9** se encuentra enmarcado en la comprensión de los patrones generales de regulación del crecimiento y desarrollo postnatal, así como también en los factores biológicos y sociales que pueden afectarlo. El crecimiento es un proceso complejo que depende de factores genéticos y ambientales, los cuales pueden contribuir a una variabilidad normal, pero también pueden contrariarlo sensiblemente. Se pone especial atención a factores como la adecuada alimentación y las condiciones sociales y afectivas relacionadas al crecimiento.

Los aspectos endocrinológicos desempeñan un papel fundamental en la regulación de los procesos del crecimiento y el desarrollo. Las glándulas endocrinas producen y liberan hormonas que actúan como mensajeros químicos en el cuerpo, controlando el crecimiento, la maduración y el funcionamiento de diversos sistemas y órganos. En el **Capítulo 10** se exponen los contenidos necesarios para comprender cómo las hormonas interactúan y afectan el crecimiento y el desarrollo haciendo énfasis en la Hormona de Crecimiento (GH), los factores de crecimiento (IGF-I y II) y las hormonas sexuales.

Un aspecto importante en la evaluación del crecimiento normal está dado por el estado nutricional y la composición corporal. La composición corporal se refiere a la distribución de tejidos y sustancias dentro del cuerpo humano. Incluye la proporción de masa grasa, masa magra (músculos, huesos, órganos), agua y otros componentes corporales. Una composición corporal equilibrada es crucial para el desarrollo físico y el bienestar general de una persona, por lo cual, al evaluar el crecimiento, es importante considerar no solo parámetros basados en estatura y peso, sino también la distribución de los diferentes tejidos corporales. Es por esto que en el **Capítulo 11** se desarrollan las técnicas principales para evaluar la composición corporal.

El crecimiento y desarrollo en humanos también se analiza desde la perspectiva de la EVO-DEVO. Esta disciplina busca comprender cómo los procesos de desarrollo embrionario y la regulación genética subyacente han evolucionado para dar lugar a las diversas características morfológicas y fisiológicas observadas en la especie humana. La perspectiva EVO-DEVO puede ayudar a explicar cómo se han desarrollado y modificado a lo largo del tiempo los mecanismos que regulan el crecimiento físico, la maduración sexual y otros aspectos del desarrollo humano, tema que se desarrolla en el **Capítulo 12**.

El ciclo de vida no culmina con la madurez, sino que se continúa hasta finalizar la vida de los organismos, lo cual, con suerte, puede darse en forma tardía. Pasado el periodo de plenitud de la madurez, deviene el envejecimiento, un proceso universal, progresivo, intrínseco e irreversible de desorganización biológica, con incremento de la vulnerabilidad, pérdida de adaptación y de homeostasis, que lleva inexorablemente a la muerte. Sin embargo, este proceso no se manifiesta homogéneamente en tiempo y espacio. **En el capítulo 13** abordaremos el envejecimiento desde las pers-

pectivas demográficas, biológicas y evolutivas con miras a entenderlo como una fuente de variabilidad biológica, pero también como un desafío que nos permita integrar todo el conocimiento que tenemos sobre el ciclo de vida humana.

En **Capítulo 14** se pretende dar cuenta de aquellos aspectos de la ontogenia humana relacionados con la incidencia de factores ambientales que se proyectan en las poblaciones humanas en tiempos intergeneracionales. Por tal razón, en el desarrollo de estos tópicos se expondrán algunos conceptos relacionados con la demografía, la epidemiología y la economía.

Finalmente, una advertencia, este libro se encuentra asociado a los contenidos de una asignatura que tiene por objetivos desarrollar un núcleo temático específico de la currícula de la carrera de Antropología, denominado evolución ontogénica. Como ya hemos dicho, se trata de un núcleo temático caracterizado por el “estudio de los procesos de crecimiento, desarrollo y envejecimiento, promotores de intravariación e intervariación desde las perspectivas individual, poblacional y evolutiva”.

Por un lado, el *Homo sapiens* es una especie que se encuentra bajo las mismas condiciones de la biósfera con las cuales se enfrentan todos los organismos. Por el otro, los seres humanos han desarrollado una serie de estrategias únicas que le han permitido extenderse por fuera de África para colonizar el mundo, utilizar tecnologías y modificar el ambiente. Atento a esto, el texto pretende brindar a los alumnos los conceptos necesarios para la comprensión e interpretación de la ontogenia humana en el marco de la biología del crecimiento y el desarrollo, el ambiente, la cultura y la evolución. Es por esto que el lector notará que los contenidos desarrollados se diferencian notoriamente de los textos de pediatría, medicina y psicología evolutiva.

F.Q.

CAPÍTULO 1

La antropología biológica

Fabián A. Quintero

Algunas consideraciones previas

Hemos definido en la introducción a la antropología como una disciplina científica que se ocupa del estudio del ser humano desde una perspectiva integral, que contempla sus orígenes, su variabilidad biológica y su diversidad cultural en todo tiempo y espacio. Comprendemos que es una definición muy abarcativa, pero la antropología muestra tener un amplio espectro de temas tratados y una variabilidad de enfoques según el país de que se trate. En nuestro país, que tiene una tradición heredada tanto de países europeos como de Norteamérica, existen algunas Universidades más enfocadas en lo social y otras en lo biológico. Sin embargo, hay un consenso claro en dividir la antropología en tres ramas ya comentadas: biológica, arqueológica y social.

En lo que respecta a la antropología biológica, también en algunos textos denominada antropología física, ha sido definida hace décadas por Valls (1980) como el estudio del origen, naturaleza y evolución de la variabilidad biológica de los grupos humanos, abarcando tanto su dimensión histórica como espacial. Este enfoque considera la interacción de los factores genéticos, ambientales y bio-sociales en los individuos y las poblaciones

No siempre las explicaciones de la antropología biológica fueron argumentadas desde las mismas perspectivas teóricas. De hecho, en nuestro país, la diferencia de denominación entre “antropología biológica” y “antropología física” reside en las diferentes concepciones y enfoques puestos en juego.

Durante el siglo XIX y hasta mediados del siglo XX, los estudios enfocados desde la antropología física fueron realizados con una perspectiva puramente descriptiva y tipológica, donde las explicaciones derivaban de la descripción y la clasificación. La denominación de antropología biológica surge en la segunda mitad del siglo XX como una forma de diferenciarse de esas prácticas antropológicas tradicionales. La antropología biológica plantea un nuevo enfoque, con herramientas conceptuales que han sido paulatinamente integradas para la comprensión de los diversos procesos complejos en humanos, como las procedentes de la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo), teoría de sistemas, ecología, entre otros. Es así que el término “antropología biológica” define una instancia cualitativamente diferente de la “antropología física”.

Hay una serie de conceptos biológicos que forman parte de este nuevo enfoque, los cuales serán desarrollados más ampliamente en el texto. Por el momento diremos que cuatro de estos conceptos fundamentales, que se conjugan en los argumentos explicativos de la antropología biológica, son la evolución (cambio en los rasgos hereditarios de las poblaciones biológicas durante generaciones sucesivas), la adaptación (ajuste beneficioso de un organismo en respuesta a los desafíos del ambiente), la ontogenia (desarrollo de un organismo, desde la fecundación hasta su senescencia) y la filogenia (estudio de los linajes evolutivos de una especie o grupos de especies). En este nuevo contexto teórico argumental, los estudios de crecimiento y desarrollo, objeto de este texto, toman una nueva dimensión. Desde la perspectiva de la biología evolutiva del desarrollo reviste un especial interés la interacción entre los procesos ontogenéticos y filogenéticos. Específicamente, aquellos cambios evolutivos que afectan el ritmo de crecimiento y desarrollo y que dan lugar a transformaciones de la forma y tamaño de los organismos (heterocronías). Como veremos en este mismo texto, las generalidades del proceso de crecimiento y desarrollo en los seres humanos, así como los patrones del envejecimiento, son producto de un proceso evolutivo particular, que modificó el periodo de crecimiento y desarrollo, así como la vida postreproductiva, respecto del resto de los primates.

Sin menoscabar la importancia de los fenómenos biológicos evolutivos, en la especie humana (*Homo sapiens*) es aceptado que a través de procesos evolutivos hemos adquirido un conjunto de capacidades estratégicas que nos permiten acondicionar nichos ecológicos. La manipulación de plantas y animales, el desarrollo de herramientas y la construcción de viviendas, entre otras, se conjugan en una dinámica compleja donde las instituciones religiosas, legales y familiares permiten reproducir los conocimientos adquiridos en interacción con el medio. Los humanos tenemos una capacidad flexible para crear y sostener tipos particulares de culturas, así como de ser moldeados por ellas.

La antropología biológica se ha centrado en varios temas en los estudios del medio ambiente y el crecimiento, incluido el crecimiento como adaptación y el crecimiento como indicador de salud.

La estatura, por ejemplo, brinda a los antropólogos información útil sobre los resultados finales del crecimiento de individuos y poblaciones. Si bien la estatura es solo un componente del crecimiento, es extremadamente sensible a las perturbaciones ambientales que se experimentan en la vida temprana, como la nutrición, las enfermedades y el estrés psicosocial. Investigaciones en diversos países también han mostrado que la estatura puede estar asociada con los ingresos y posiblemente con el estatus social. La estatura, por lo tanto, es utilizada para reconstruir las condiciones de vida del pasado y del presente.

Si bien la constitución genética desempeña un papel importante en el crecimiento, las condiciones ambientales han mostrado ser los factores más poderosos en la producción de variabilidad entre individuos y poblaciones. El crecimiento humano es considerado como un proceso que vincula la fisiología interna con condiciones ambientales, ecológicas, socioculturales, políticas y económicas. Es por esta razón que los patrones de crecimiento de niños y niñas se han utilizado durante mucho tiempo como un indicador de la salud general de la población.

Tanto para las características generales del crecimiento en los seres humanos adquiridas durante la evolución biológica como para la variabilidad del crecimiento entre individuos y poblaciones, como consecuencia de una interacción con el entorno, existe una naturaleza indivisible entre biología y cultura. La escisión entre antropología biológica y antropología social y cultural, sostenida por la comunidad académica durante décadas, ha obstaculizado entender relaciones complejas que pueden ser explicadas en la conjunción de los conocimientos de ambas tradiciones. Goodman (2013), en una brillante exposición, muestra cómo la antropología está bien posicionada para seguir las diversas vías a través de las cuales se filtran formas de estratificación como el racismo, el sexismo y las desigualdades de clase en nuestros seres biológicos, influyendo en estados de nutrición, estrés y salud, así como en la ecología y la cultura.

Breve historia de los enfoques en antropología biológica en relación con el paradigma evolucionista.

Durante miles de años, las personas humanas han manifestado una enorme curiosidad por la diversidad que se le presentaba en el universo de las formas vivas. Todos los pueblos han desarrollado clasificaciones de algún tipo para ordenar esta diversidad, pudiendo ser utilitarias o explicativas de la relación entre los humanos, la naturaleza y el mundo espiritual. Sin embargo, el pensamiento y análisis formal de las variaciones presentes en la naturaleza es bastante reciente y se inicia con la filosofía occidental. Decimos que esto es así porque, por primera vez, en el mundo helénico de hace al menos un par de milenios se intenta ordenar, clasificar y explicar las formas a partir de una serie ordenada de ideas, entre las que se encuentran la causalidad aristotélica.

Si quisiéramos colocar un principio, un punto de origen mítico, podríamos considerar que el interés por la variabilidad, sobre todo lo que respecta a la variabilidad humana, empieza en Grecia con Heródoto, uno de los primeros historiadores y geógrafos occidentales que realizó las primeras descripciones referidas a diferencias físicas en los distintos pueblos. Una de sus explicaciones que dio respecto de las diferencias entre habitantes de distintas regiones es que se debían a las características del ambiente en donde residían y las costumbres que tenían cada uno de esos pueblos.

Otro filósofo que se preocupó por lo que podríamos llamar ahora variabilidad humana fue Hipócrates de Cos, quien planteó que las diferencias en las características físicas de los hombres estaban dadas por el medio en donde habitaban. Pero es Aristóteles el primero que intenta hacer una clasificación de los seres naturales y lo hace a partir de una idea general que es denominada *scala naturae* (escala natural), en donde todos los organismos se clasificaban desde los más simples a los más complejos en una escala que llegaba hasta el hombre. Esta escala de Aristóteles estaba en contraposición a la concepción de Platón, quien tenía una idea similar a la escala natural pero como

resultado de un proceso degradativo que transmutaba de lo perfecto a lo impuro. Desde esta concepción las formas animales aparecen como resultado de la degradación progresiva a partir del hombre. Aristóteles tenía una visión contraria y creía que existía una escala hacia la perfección, en la que los organismos se clasifican de acuerdo con una estructura jerárquica, «escalera de la vida» o «cadena del Ser». En esta escala, los organismos se ordenan según la complejidad de sus estructuras y funciones, de tal manera que los que muestran una mayor vitalidad y capacidad de movimiento son descritos como organismos superiores. Esta idea aristotélica, aunque de forma vaga, va a perdurar hasta el renacimiento, cuando comienza a desarrollarse un interés en la descripción y sistematización de animales y plantas.

Después de la caída del imperio romano se inicia un período que se denominó Edad Media, caracterizado por tener una filosofía eclesiástica. Las personas mejor instruidas de esa época en general eran los clérigos, quienes daban prioridad a la fe y tenían la mente más dirigida a la salvación de las almas que al estudio de los conocimientos naturales. Las descripciones de diferentes poblaciones solo se hacían con miras a tener una actividad comercial o un dominio político, así que personajes como Marco Polo, por ejemplo, han hecho descripciones de otros pueblos, pero sin la intención de entender o explicar las diferencias halladas. Durante este período, se fueron dando algunas innovaciones tecnológicas en forma paulatina, aunque estas no impactaron en las formas de entender el mundo.

Para finales de la Edad media, se inicia un tiempo donde comienza a haber un notorio interés en la exploración del mundo. Este interés no solo se manifiesta a nivel material, sino que se proyecta también como exploración natural, filosófica y espiritual, por lo cual comienzan a realizarse estudios que hasta ese momento no se permitían, como por ejemplo los estudios de anatomía humana, los cuales quedan reflejados en el arte de la época. En esos tiempos comienza un amplio movimiento cultural en Europa Occidental durante los siglos XV y XVI que será posteriormente denominado como “El Renacimiento”, caracterizado por el rechazo de muchos de los principios del conocimiento medieval y por la admiración de la antigüedad grecorromana en la que busca una nueva escala de valores para el individuo. Ya no girará todo en torno a la idea de Dios, ya que el hombre pasa a ser el centro del universo, se utiliza la razón y se busca la verdad a través de la reflexión personal y la investigación. El renacimiento es un periodo donde empiezan a hacerse muchísimos descubrimientos que son altamente valorados por la ciencia actual. Por ejemplo, Andrea Vesalio sentó las bases de la Anatomía Humana Moderna y Pierre Belon de la anatomía comparada. William Harvey fue el primero que descubrió el sistema circulatorio al encontrar que la sangre es distribuida por todo el cuerpo a través del bombeo del corazón. Este descubrimiento construyó la primera teoría biomédica integral sobre una base experimental y dio el primer paso a los que nosotros hoy conocemos como fisiología. Es también el momento de los viajes de descubrimiento, donde España, Inglaterra y Portugal comienzan a financiar exploraciones en todo el mundo. En estos viajes se hicieron enormes contribuciones a las ciencias naturales ya que permitieron no sólo explorar gran parte del mundo,

sino recolectar muestras y realizar descripciones de plantas y animales exóticos, así como de los grupos humanos que vivían a grandes distancias de Europa.

Es en este espacio en donde comienza a cambiar la forma de interpretar el universo que nos rodea y donde surgen una serie de pensadores que van a sentar las bases de la ciencia moderna.

Quizás uno de los más conocidos es Carlos Linné (1707-1778), zoólogo, botánico y naturalista sueco, creador de la clasificación de los seres vivos (taxonomía) y del sistema de nomenclatura binomial utilizado para denominar las diferentes especies de organismos. El sistema binomial, que revolucionó las ciencias naturales, se basa en la utilización de un primer nombre genérico con su letra inicial escrita en mayúscula y un nombre específico escrito en letra minúscula, correspondiente al nombre específico de la especie descrita. Este sistema permite designar en forma inequívoca a cada especie con solo dos palabras. También es uno de los exponentes de la idea de la escala natural (*scala naturae*) y aunque era partidario del fijismo (opuesto al transformismo) su creación, la nomenclatura binominal, permite suponer que existe algún tipo de parentesco entre las especies. El sistema linneano permite organizar el mundo de tal manera que varias especies con características comunes integran un género, un conjunto de géneros se agrupa en familias, las familias en órdenes y así sucesivamente hasta los reinos. En cada pedacito de la escala clasificatoria se pueden reconocer características comunes que permiten la agrupación. Si bien en ese momento no se acepta y no se entiende la idea de la evolución de las especies como un mecanismo de la naturaleza, el sistema linneano es un eslabón importante para el transformismo de Lamarck y las siguientes teorías evolutivas.

Jean-Baptiste de Monet, caballero de Lamarck (1744 - 1829) fue un naturalista francés, uno de los grandes hombres de la época de la sistematización de la Historia Natural. Este autor es conocido por postular la primera teoría de la evolución biológica, aunque realizó muchos más aportes a las ciencias naturales, como plantear que las ciencias naturales debían tener su propia filosofía, para lo que acuñó el término “biología”, ser el fundador de la paleontología de los invertebrados y ser el creador de la clave dicotómica para la identificación de organismos, entre otros. Fue autor del libro “Filosofías Zoológica”, quizá su obra más conocida, donde hace una serie de replanteos a concepciones muy arraigadas de la época. Este libro presenta una serie de principios relativos al estudio de los organismos vivos y sus características generales desde la perspectiva que toda la diversidad del mundo viviente es el resultado de la acción de las leyes de la Naturaleza. Clasificó a los animales de acuerdo a su complejidad y realizó una clara división, que hasta ese momento no era tan clara, entre el mundo orgánico y el mundo de lo inorgánico. Esto implicó la inversión de la escala natural, la cual, hasta ese entonces, reflejaba una degradación creciente de la organización de los cuerpos viviente, idea contraria a la que tenía. A partir de Lamarck, la escala natural reflejará la composición creciente de la organización de los seres vivos, lo que le permite ofrecer una interpretación filogenética de las variaciones que se presentan en el mundo natural. Su aporte más significativo y no bien ponderado

por los científicos del siglo XX, es la creación del primer corpus teórico que permite explicar la naturaleza mutable de los organismos, la transformación de las especies, teoría de la evolución biológica llamada transformismo.

La teoría del transformismo de Lamarck, en la versión de *Filosofías Zoológicas* (1809), se basaba en el postulado de dos leyes generales. La primera Ley establecía que en “todo animal que no ha traspasado el término de su desarrollo, el empleo más frecuente y sostenido de un órgano cualquiera, fortifica poco a poco a ese órgano, lo desarrolla, lo agranda, y le da una potencia proporcionada a la duración de su empleo: mientras que el defecto constante del desuso de tal órgano, lo debilita insensiblemente, lo deteriora, disminuye progresivamente sus facultades, y hasta lo hace desaparecer”. La segunda Ley postulaba que “todo lo que la naturaleza ha hecho adquirir o perder a los individuos por la influencia de las circunstancias en que su raza se ha encontrado expuesta durante largo tiempo, y por consecuencia, por la influencia del empleo predominante de tal órgano, o por el defecto constante en el desuso de tal parte, ella lo conserva por la generación en los nuevos individuos que de ella provienen, con tal que los cambios adquiridos sean comunes a los dos sexos, o a quienes han producido esos nuevos individuos”.

Circunstancias regulares a las cuales los organismos hacen frente en forma activa para satisfacer sus necesidades. Si se modifican las circunstancias en forma permanente para alguna raza de animales, entonces se encuentran expuestos a nuevas necesidades, lo que induce a nuevas actividades que se vuelven “habituales”. El resultado del cambio de hábitos será un cambio en las acciones, con el resultado de usos diferentes de las distintas partes del cuerpo. Según la segunda Ley, las partes que se usan con preferencia se desarrollan más y cuando se da el caso del desuso total de alguna parte que ya no es necesaria, degenera y finalmente desaparece. Una vez operados dichos cambios y que se conviertan en heredados, ya no es necesaria la persistencia de las circunstancias que le dieron origen. Este es el proceso general de cambio en la forma y la organización de los seres vivos en todos los tiempos. En palabras del autor: “La naturaleza, al producir sucesivamente todas las especies de animales y comenzando por los más imperfectos o los más simples, para terminar su obra por los más perfectos, ha complicado gradualmente su organización, y estos animales, esparciéndose por todas las regiones del globo, cada especie ha recibido la influencia de las circunstancias en las que se ha encontrado, los hábitos que conocemos y las modificaciones en las partes que nos muestra la observación”. (Lamarck, 1809).

Si bien muchas propuestas de Lamarck modificaron fuertemente la forma en las prácticas de las ciencias naturales, su teoría de la evolución no tuvo una buena aceptación. Específicamente en antropología, la teoría de la evolución no tendrá un profundo impacto hasta la llegada de Darwin a las discusiones científicas y académicas.

En 1859, Charles Darwin publica el libro “El origen de las especies”, en donde propone una teoría científica donde explica que las poblaciones evolucionan durante el transcurso de las generaciones mediante un proceso conocido como selección natural. Su propuesta es acompañada por una gran cantidad de evidencia, mucha de la cual fue recolectada en su expedición en el viaje del Beagle en

la década de 1830. No sin debates, su teoría fue rápidamente aceptada por la comunidad científica y sus bases perduran hasta la actualidad.

Se considera a la evolución biológica como el proceso de cambio continuo en los seres vivos mediante el cual, a través de muchas generaciones, se ha producido la enorme variedad de formas y especies, vegetales o animales, actuales y extintas.

Etimológicamente, la palabra evolución proviene de la expresión latina *evolutio*, conformada por la contracción del vocablo *ex*, que quiere decir 'hacia fuera', con la conjugación del verbo *volvere*, que quiere decir 'dar vuelta'. La palabra se usa frecuentemente para aludir al perfeccionamiento cualitativo y por tanto a la idea de progreso, de lo más simple a lo más complejo. Sin embargo, la evolución biológica puede ser definida como “cambio con continuidad” sin tener en cuenta si hay incremento o disminución de la complejidad. Esta segunda acepción, aunque más simple, se adecúa mejor a los fenómenos de la vida, ya que los cambios, aunque muchos con incremento de complejidad, pueden presentarse como formas simplificadas derivadas de formas más complejas. Para Darwin, todas las formas que observamos han sido producidas por leyes que han obrado desde siempre en la naturaleza y continúan haciéndolo. Las ideas centrales de su teoría son el crecimiento con reproducción, la herencia, la variabilidad, la lucha por la existencia y la selección natural (ver Capítulo 3). Desde Darwin, todo lo que observamos en la naturaleza empieza a tener otro sentido y comienza a haber otra visión del universo biológico en donde todos los animales y organismos que se asemejan están de alguna manera emparentados y descienden de un ancestro en común. Estas ideas van a impactar en la antropología brindando un nuevo marco a la hora de explicar el origen de la humanidad, la variabilidad de las formas vivas y extintas y la adaptación a diferentes ambientes.

El estudio de la variabilidad humana.

Acerca de la variabilidad

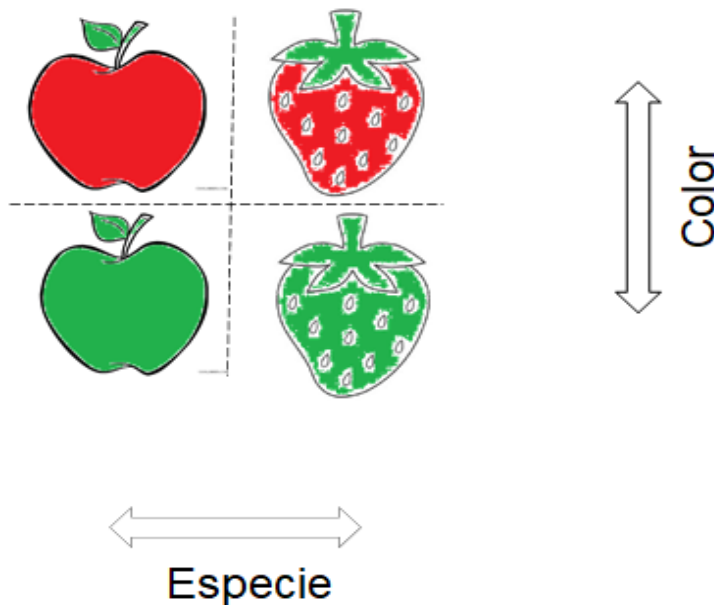
En primer lugar, se hace necesario a esta altura brindar una definición de variabilidad. El término variabilidad procede del vocablo latino *variabilis*, refiere a lo que varía, cambia o se modifica.

Se denomina variación al cambio o alteración que hace que algo o alguien, en algún aspecto, sea diferente de lo que era antes o de algún otro. Lo que varía puede ser una cualidad (como el color y el aroma) o la categoría de pertenencia (como la especie), pero también puede ser una característica medible, como el peso (grs.) o el tamaño (cm). Las entidades que presentan variaciones se dicen que poseen variabilidad.

Digamos que, si somos puntillosos, ningún grano de arena es igual a otro. Pueden ser diferentes en su peso, en sus dimensiones, en sus formas. Podemos decir que una variación es una diferencia,

una cosa que difiere ligeramente de otra de su propio tipo, o el resultado de una comparación entre varios eventos o cosas de la misma categoría, que se presentan en formas diferentes.

Las diferencias que se presentan entre las entidades de la misma categoría son las que dan cuenta de una inter-variación. Un ejemplo sencillo es la diferencia de estatura que se presenta entre las distintas personas. Sin embargo, como dijimos precedentemente, una entidad específica puede variar a lo largo del tiempo. Son bien conocidas las variaciones que se producen con la edad, como el incremento en talla durante el crecimiento, o por cambios en los hábitos alimentarios, como el aumento o disminución del peso corporal. Estas diferencias corresponden a una intra-variación.



Autor: Fabián Quintero (LINOA-FCNyM)

Las diferencias no son cosas ajenas al observador, sino creaciones de este. Las diferencias que se observan en categorías y atributos se basan en concepciones teóricas.

En el ejemplo gráfico se pueden observar diferencias en la forma y en el color que nos permite determinar categorías de especie (manzanas y frutillas) y categorías internas a cada especie (verde o roja).

Las diferencias de color en el caso de las frutillas son interpretadas como diferencias madurativas, sin embargo, en las manzanas pueden deberse tanto a diferencias madurativas como a diferencias entre dos variedades de manzana (verdes y rojas). Esto implica que tenemos diferentes teorías para el color verde según la especie que se trate. Que podamos entender este problema implica que tenemos conocimiento de que hasta la fecha no hemos visto frutillas verdes maduras.

Variabilidad y antropología

La antropología biológica puede ser definida como una disciplina que se preocupa por los aspectos de la variabilidad humana en torno al tiempo y el espacio. Esto implica, al menos, que la antropología biológica abarque aspectos tales como la evolución biológica y la variación biocultural humana.

Para comprenderlo en forma más sencilla vamos a proponer la siguiente forma de pensarlo:

a) Cada persona humana individual es producto de los cambios evolutivos biológicos generales que han llevado a todos los seres humanos a su forma actual.

b) Cada persona, desde el momento de su concepción, posee una configuración genética específica y diferente a otros congéneres, con la que hará frente a los desafíos del ambiente.

c) Cada persona es el resultado de la interacción con el entorno, el cual constituye un medio ambiente complejo con interacciones biológicas y socioculturales.

Es así como la problemática de la variabilidad implica aspectos evolutivos, genéticos y adaptativos. Abordar tal espectro implica que los antropólogos biólogos en sus investigaciones apliquen tanto métodos propios (antropometría), como métodos y teorías desarrolladas en otras disciplinas (genética, fisiología, geología, paleontología). Las ciencias sociales, por ejemplo, son un marco indispensable para comprender la influencia e interacción de factores genéticos, ecológicos, sociales y nutricionales en el crecimiento y desarrollo.

La variabilidad puede ser analizada desde diferentes puntos de vista. Desde la genética, por ejemplo, usualmente se analiza la variabilidad a partir de las diferencias genotípicas entre individuos, para lo cual se utilizan técnicas complejas logradas a partir del desarrollo científico-tecnológico. Sin embargo, cuando se estudia la variabilidad asociada al proceso ontogenético, reviste de gran interés el abordaje de la variabilidad fenotípica, esto es, la variabilidad producto de la interacción con el ambiente. Como Martorell y Habicht (1974) demostraron hace varias décadas, el efecto de los factores socioeconómicos sobre el crecimiento es tan generalizado que eclipsa en gran medida las diferencias genéticas entre las poblaciones humanas. Este conocimiento no solo ha permitido entender la magnitud de los factores ambientales en la variabilidad presente en la especie humana, sino que representa el sustrato teórico sobre el cual se ha desarrollado la comparabilidad del crecimiento y desarrollo a partir de estándares y referencias.

Sin lugar a duda, la relación entre una medida antropométrica como la estatura y las condiciones económicas se observó ya en 1829, mucho antes del nacimiento de la antropología física, cuando Louis R. Villerme, médico, epidemiólogo y economista francés demostró que la estatura de los individuos de una población se correlacionaba positivamente con la riqueza y negativamente con la pobreza y la miseria (Komlos et al, 2003).

Debido a que una proporción mucho mayor de la variación en el crecimiento humano puede explicarse por la disparidad en las condiciones socioeconómicas en la salud y en el bienestar general de las poblaciones, los datos de crecimiento proporcionan una medida poderosa de la calidad de vida, la distribución de recursos y la efectividad de las políticas sociales. En este contexto, la Antropometría ocupa un lugar privilegiado para el estudio de la variabilidad durante la ontogenia humana. Si bien ya utilizada por Quetelet, quien midió a niños belgas y realizó la primera formulación matemática para el crecimiento humano, la antropometría se consolidó como la principal técnica para realizar estudios de crecimiento y estado nutricional durante el siglo XX. Al tratarse de una técnica

económica, no invasiva y de fácil implementación en situaciones diversas, se ha universalizado su uso en medicina, antropología y ciencias del deporte. Las técnicas antropométricas clásicas permiten el relevamiento de variables tales como la talla, el peso, pliegues subcutáneos, longitudes y perímetros corporales. Existen un sinnúmero de otras técnicas que permiten evaluar dimensiones y formas desde un punto de vista comparativo, sin embargo, debido a las bondades que ya hemos expresado, a lo largo de este texto se le dará suma importancia a la antropometría clásica.

El concepto de normalidad

La normalidad es un concepto evaluativo, pero con diversos significados. Cuando consideramos algo como un comportamiento normal, como el apego a las leyes o a las tradiciones,

Por otra parte, cuando un biólogo habla de una función normal, una reacción normal, un entorno normal, está calificando un comportamiento como algo que se espera que sea de una forma determinada.

En lo que atañe a la antropología biológica, nos interesa la normalidad entendida como un concepto estadístico que refiere a la frecuencia que podemos encontrar de ciertos valores en una distribución. Si pensamos en la estatura de hombres adultos, es muy probable que al azar encontremos muchos adultos de 170 o 175 cm (ceranos al promedio de estatura de la población), pero se volverá más difícil en la medida que busquemos mayores y menores estaturas. Así 210 o 140 cm son valores de talla poco frecuentes o raros. Por lo tanto, la mayor parte de los valores estarán cerca del promedio, y a medida que nos alejemos de ese promedio, los valores se encontrarán menos representados. A esto se lo denomina distribución normal y se la representa como una curva regular en forma de campana completamente simétrica alrededor de su media. Este tema será abordado en el apartado de estadística.

Si bien en el sentido estadístico la normalidad puede tener una definición precisa, lo que es estadísticamente normal puede variar con los cambios en la población. Por ejemplo, si la mayoría de las personas de una población se hicieran más altas por cambios en la dieta, y si la "estatura normal" de una persona se entendiera como la estatura media (el promedio de la estatura de la población), entonces, claramente, la altura estadísticamente normal de esa población aumentaría.

La variación dentro de la normalidad

Esto implica, entonces, que dentro de la normalidad hay diferencias, variabilidad. Podemos explicar mejor esto a través de un ejemplo.

La pubertad es un fenómeno biológico complejo a través del cual se desarrollan los caracteres sexuales secundarios, se obtiene la maduración sexual completa, se producen cambios conductuales y psicológico y se alcanza la talla adulta. Sin embargo, no hay una edad exacta en la que se dé la pubertad, sino más bien un rango de edades dependiendo del sexo. Se considera una pubertad normal aquella que acontece entre los 8 y 13 años en niñas y entre 9 y 14 años en niños.

Además, la normalidad varía con el tiempo y el ciclo vital de las personas, de tal forma que lo que se considera normal en un momento dado, es posible que ya no lo sea después.

Otro aspecto de importancia es el hecho de que la variabilidad está presente en todo lo que medimos y evaluamos, tanto en la investigación como en la vida cotidiana. Como no existen dos objetos exactos, tampoco encontraremos dos medidas iguales, incluso en el caso de la clonación biológica o la producción mecánica sistematizada. Esto no implica que dos cosas no puedan considerarse iguales o similares, sino que al designarlas como similares o diferentes se está tomando una decisión. La estadística en definitiva es una de las herramientas que nos permiten hacer frente a la variabilidad con la que nos encontramos y tomar decisiones sobre cuándo considerar que dos cosas son similares y cuándo es necesario considerar que son diferentes.

En la antropología biológica interesa estudiar las características y las causas de la variabilidad biológica de los individuos de un mismo grupo social (por ejemplo, la variabilidad biológica entre los diferentes estratos sociales), la variabilidad con otros grupos o sociedades. También interesa conocer la dimensión histórica y filogenética de estas variaciones, así como su dimensión ontogenética.

En lo relativo al estudio de la variabilidad relacionada a los procesos de crecimiento y desarrollo, las investigaciones pueden hacerse a partir de diferentes tipos de estudios.

Perspectivas de Investigación

Estudios transversales

Un estudio transversal, estudio estadístico poblacional en un solo momento temporal; es decir, permite estimar la magnitud y distribución de un efecto en un momento dado. Es un tipo de diseño de investigación en el que recopila datos de personas en un solo momento y donde se pueden comparar las diferencias entre los grupos de personas por las características relevadas. Se pueden utilizar tanto con fines analíticos (responder cómo o por qué puede ocurrir un determinado resultado) como descriptivos (mostrar resultado utilizando estadísticas descriptivas). Debido a que solo recopila datos en un único momento, los estudios transversales son relativamente económicos en costes y tiempo. Sin embargo, en estos estudios es más difícil establecer relaciones de causa y efecto o establecer tendencias a largo plazo.

Ejemplos típicos de este tipo de estudio son los trabajos de estado nutricional en población infantil y juvenil. En estos estudios, a partir de un único relevamiento de la talla, el peso y la edad de los individuos de una población, se pueden determinar las prevalencias de desnutrición, sobrepeso y obesidad que permite dar cuenta de situaciones de vulnerabilidad y riesgos en la salud.

Estudios longitudinales

Un estudio longitudinal es un tipo de estudio observacional que investiga al mismo grupo de individuos de manera repetida a lo largo de un período de tiempo, en ocasiones décadas. En este tipo de estudio los investigadores examinan repetidamente a los mismos individuos durante un período de tiempo para detectar cualquier cambio que pueda ocurrir. La escala temporal del estudio es variable y se adecúa a la naturaleza de los objetivos de investigación, pudiendo variar desde unas pocas semanas hasta varias décadas, según el objeto de estudio. Sin embargo, por lo común estos estudios pueden durar varios años. Los estudios longitudinales son utilizados, por ejemplo, en investigaciones sobre crecimiento y desarrollo con evaluaciones repetidas a lo largo de varios años, abarcando desde la infancia hasta la adultez. Se utilizan en diversas disciplinas como medicina, economía y epidemiología. Uno de los estudios longitudinales más largos conocidos es el Estudio de Desarrollo de Adultos de Harvard, ha estado recopilando datos sobre la salud física y mental de un grupo de hombres de Boston durante más de 80 años para identificar los predictores psicosociales de un envejecimiento saludable.

Un ejemplo histórico es el registro realizado por Montbeillard (1720-1785), un experto de la época que escribió para la Historia Natural de Buffon. Montbeillard midió y registró la altura de su hijo cada seis meses desde el nacimiento (11 de abril de 1759) hasta la edad de 18 años. A partir de este se construyó la primera curva de crecimiento de un individuo humano.

Estudios experimentales

Los estudios experimentales pueden ser tanto transversales como longitudinales. Los diferenciamos de los anteriores porque en este tipo de estudios los investigadores introducen una intervención específica y estudian sus efectos bajo condiciones controladas. Los estudios experimentales suelen ser aleatorios, lo que significa que los sujetos se agrupan al azar. Los sujetos experimentales se asignan al azar a uno de dos o más grupos entre los cuales se realizarán comparaciones. En el modelo más sencillo, un grupo recibe la intervención (como un nuevo fármaco o una nueva vacuna)

mientras que el grupo de control no recibe nada o recibe un placebo inactivo. Luego, los investigadores estudian lo que les sucede a las personas en cada grupo. Cualquier diferencia entre los resultados se puede vincular a la intervención. Los estudios experimentales solo son utilizados en ciertas ocasiones, cuando el resto de los estudios no pueden brindar respuestas a ciertas preguntas. En los estudios experimentales los efectos de confusión no reconocidos se vuelven estadísticamente improbables. Gran parte del procedimiento de estudios experimentales se basa en intervenciones controladas sobre células o animales de laboratorio. Hay, por supuesto, restricciones éticas en la investigación experimental en humanos, y no es aceptable exponer a los sujetos deliberadamente a peligros potencialmente graves. Esto limita la aplicación de métodos experimentales en la investigación a problemáticas de salud-enfermedad.

La ontogenia como fuente de variabilidad

Todos los humanos poseemos información genética en particular (genotipo) almacenada en el ADN que se encuentra dentro del núcleo de las células y si bien cada individuo posee un genotipo único y diferente del resto, es similar al de los demás miembros de su especie. Es por esto que existe una variabilidad genética dada por estas diferencias en los genotipos dentro de la especie y entre las especies. Sin embargo, una gran parte de la variabilidad observada en los organismos vivos se debe al efecto del ambiente sobre la expresión de la información genética. A la expresión del genotipo en función de un determinado ambiente se la denomina fenotipo.

La adaptación del desarrollo se refiere a la capacidad de un organismo para modificar su fenotipo en respuesta a exposiciones ambientales durante el curso del crecimiento y desarrollo. Hay muchos ejemplos de adaptación del desarrollo dentro de la antropología, incluidos los estudios que evalúan los impactos de los entornos de la vida temprana en rasgos fenotípicos como el volumen pulmonar, la estatura, el sistema inmunológico y el sistema musculoesquelético. Esta fuerte relación entre el ambiente y la expresión de un fenotipo determinado es una fuente de variabilidad reconocida y se presenta a lo largo de todo el proceso ontogenético, desde la conformación de la primera célula hasta la senectud. Es por esto que niños que crecen en diferentes ambientes mostrarán diferencias en sus rasgos fenotípicos debido a factores estresantes tales como la nutrición, el cuidado, la exposición a enfermedades y el estrés psicosocial. En la medida que los factores ambientales continúen generando estrés, las diferencias serán más marcadas. Un ejemplo típico de este fenómeno es el retraso de crecimiento en estatura en niños con desnutrición prolongada. Después de la adultez ya no se modificará la talla, pero los factores ambientales continúan contribuyendo a la variabilidad intra e inter poblacional.

Envejecimiento y variabilidad

A lo largo de la ontogenia post adulta los factores ambientales continúan actuando e incrementando las diferencias entre las personas a lo largo del tiempo y por lo tanto hay incremento de la variabilidad. Esto es, la variabilidad se incrementa con la edad, por lo que el interés de la antropología no solo está puesto en el crecimiento y desarrollo, sino en el proceso ontogenético completo. Las exposiciones a factores de estrés son un componente importante que contribuye a la pérdida de capacidades funcionales relacionada con la edad y a la disfunción fisiológica. La actividad física reducida a edades más avanzadas promueve la osteopenia, la sarcopenia y es un factor de riesgo para enfermedades no transmisibles. Es por esto que el envejecimiento, en un mundo donde la esperanza de vida se ha incrementado significativamente, va tomando importancia como centro de interés para el estudio de la variabilidad humana.

Disciplinas afines a la antropología biológica

El filósofo Mario Bunge define la antropología como una ciencia biosocial, por ocuparse de aspectos tanto “culturales” (sociales) como “físicos” (biológicos) de la condición humana y como nada de lo humano es ajeno a la antropología la considera como la ciencia del hombre en el más amplio sentido posible.

La antropología biológica es un campo disciplinario que se halla en la intersección de las ciencias biológicas y las ciencias sociales. Los seres humanos en particular, han desarrollado la capacidad de transformar su ambiente a través de mecanismos sociales y tecnológicos sin precedentes en el universo biológico. Tales estrategias, unificadas bajo el concepto de cultura, se caracterizan por conformar un sistema en retroalimentación donde las características del entorno modificado se constituyen en factores condicionantes. De esta forma, el crecimiento humano es fuertemente afectado por las perturbaciones sociales, económicas y ambientales. La variabilidad se presenta entonces como el resultado de las complejas relaciones entre los procesos biológicos y socioculturales de una comunidad. Esta conformación dinámica particular, en términos de adaptabilidad de la especie humana, constituye un eje de discusión fundamental en el intento de comprender los mecanismos y condicionantes de la adaptación de las poblaciones, tanto extintas como actuales, a los diversos ambientes.

Es por esta razón que la antropología biológica tiene mucho en común con otros marcos disciplinares como epidemiología, paleontología, genética, demografía, medicina, primatología (entre muchas otras más). Ya hemos mencionado en apartados anteriores que la antropología biológica se preocupa por la variabilidad humana en todo tiempo y espació. Es por esto por lo que, si bien tiene un enfoque propio y particular, utiliza herramientas de otras disciplinas.

Referencias

- Blumenbach, Johann Friedrich. 1969. On the Natural Variety of Mankind. [Translated by T. Bendyshe from the 1775 and 1795 editions.] Bergman Publishers.
- Darwin, C. 1877. Orígen de las especies por medio de la selección natural ó la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la existencia. Primera traducción al castellano por Enrique Godínez. Biblioteca Perojo/Revista Contemporánea.
- Dressino, V. (2009). Epigenética, evolución y la sombra de Lamarck. In IX Jornadas Nacionales de Antropología Biológica.
- Falkner, F., & Tanner, J. M. (Eds.). (1986). Human Growth: A Comprehensive Treatise Volume 3: Methodology, Ecological, genetic, and nutritional effects on growth. Developmental Biology Prenatal Growth Plenum.
- Goodman, A. H. (2013). Bringing culture into human biology and biology back into anthropology. *American Anthropologist*, 115(3), 359-373.
- Habicht, J. P., Yarbrough, C., Martorell, R., Malina, R., & Klein, R. (1974). Height and weight standards for preschool children: how relevant are ethnic differences in growth potential?. *The Lancet*, 303(7858), 611-615.
- Habicht, J.P., Yarbrough, C., Martorell, R., Malina, R. & Klein, R. (1974). Estándares de altura y peso para niños en edad preescolar: ¿qué importancia tienen las diferencias étnicas en el potencial de crecimiento? *The Lancet*, 303 (7858), 611-615.
- King-Hele, D. (1998). The 1997 Wilkins lecture: Erasmus Darwin, the lunatics and evolution. *Notes and records of the Royal Society of London*, 52(1), 153-180.
- Komlos, J., Hau, M., & Bourguinat, N. (2003). An anthropometric history of early-modern France. *European Review of Economic History*, 7(2), 159-189.
- Lamarck, J. B. (1809). *Filosofía zoológica*. Presentación de Adriá Casinos. Editorial Alta Fulla. Mundo Científico.
- Lyell, C., & Deshayes, G. P. (1830). *Principles of geology: being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation (Vol. 1)*. J. Murray.
- Marshall W.A., Tanner J.M.(1969) Variations in the pattern of pubertal changes in girls. *Arch Dis Child* 44, 291-303
- Pucciarelli, H. M. (1974). El método experimental en antropología biológica. *Etnía*, 19, 1-7.
- Pucciarelli, H. M. (1989). Contribución al concepto de Antropología Biológica. *Revista de Antropología*, 7, 27-31.
- Tanner, S. (2018). Growth, environmental influences on. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-2.
- Vercellotti, G. (2018). Stature, body mass, and body proportions. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-2.

Washburn, S. L. (1951). Section of anthropology: the new physical anthropology. Transactions of the New York Academy of Sciences, 13(7), 298-304.

Washburn, S. L. (1951). Section of anthropology: the new physical anthropology. Transactions of the New York Academy of Sciences, 13(7 Series II), 298-304.

CAPÍTULO 2

Conceptos básicos de histología y anatomía esquelética

Marcos Plischuk, Bárbara Desántolo y Selene Petrone

El conocimiento de la histología y anatomía humana es esencial para comprender la historia biológica de nuestra especie, así como para poder interpretar los cambios observables durante la ontogenia. El esqueleto humano en particular es un sistema de tejido conectivo mineralizado que tiene como función la protección y soporte de otros órganos y sistemas, participar junto a músculos ligamentos y tendones del movimiento corporal, incluida la locomoción, ser reservorio de tejido hematopoyético y adiposo, y ser parte vital de los procesos metabólicos de calcio y fósforo. Es un sistema dinámico, al que podemos considerar como un efector de los procesos de crecimiento y desarrollo durante todas sus etapas, como se verá en los próximos capítulos, de manera que es vital reconocer la morfología, ubicación de los elementos del sistema, así como sus relaciones entre sí y con otros tejidos, órganos y sistemas del cuerpo humano. A su vez, el esqueleto también se ve expuesto a diferentes estresores, intrínsecos y extrínsecos a partir de la tercera década de vida, con lo cual el proceso de envejecimiento también se verá reflejado en su análisis.

En el presente capítulo describiremos en primer lugar la histofisiología ósea, en orden de comprender cuáles son los mecanismos celulares y tisulares que confieren las características particulares de dicho tejido, así como también los cambios sufridos en este proceso durante la ontogenia, haciendo hincapié en la formación de los huesos desde el período fetal hasta el fin del crecimiento. Posteriormente detallaremos terminología básica para el estudio del sistema, para luego comenzar con una descripción sucinta de todos sus elementos y relaciones. Para finalizar, debido a tratarse de elementos que forman parte del sistema esquelético, describiremos la histología y anatomía de la dentición humana.

Características histológicas del tejido óseo

Macroscópicamente, se pueden identificar dos organizaciones estructurales distintas del tejido óseo:

-Tejido esponjoso o trabecular: formado por una red tridimensional de trabéculas y espículas, que delimita espacios interconectados en donde se encuentra la médula ósea. Se localiza en las epífisis de los huesos largos, en los huesos cortos (ej. vértebras) y en el *diploe* de los huesos planos.

-Tejido compacto o cortical: constituye una masa compacta, densa y sin espacios. Se localiza en la diáfisis de los huesos largos (rodeando al canal medular) y forma la cubierta externa de los huesos planos (ej. costillas, huesos del cráneo).

Todos los huesos están recubiertos por una capa externa de tejido conectivo denso, vascularizado, el **periostio**; y una capa interna de tejido conectivo laxo, que recubre la cavidad medular de los huesos largos y la superficie trabecular del hueso esponjoso, el **endostio**. Tanto el periostio como el endostio tienen capacidad osteogénica, es decir, la propiedad de diferenciarse a osteoblastos para formar hueso. Microscópicamente, al igual que otros tejidos conectivos, el óseo está compuesto por células y matriz extracelular. Los componentes celulares del tejido óseo son cuatro: células osteoprogenitoras, osteoblastos, osteocitos y osteoclastos, los tres primeros de origen mesenquimático y el cuarto de la médula ósea (Fig. 2.1).

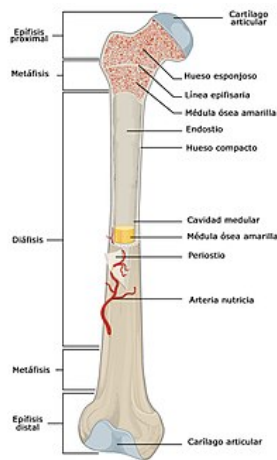


Figura 2.1. Esquema general de un hueso mostrando sus zonas y tipos de tejido óseo.

Células Osteoprogenitoras: También llamadas células madres, son células indiferenciadas que persisten tras el nacimiento. Se encuentran en el mesénquima del feto próximas a los centros de osificación, en el endostio y en la capa profunda del periostio. Durante la formación del hueso se dividen por mitosis y se diferencian en células formadoras de hueso u osteoblastos, proceso que ocurre durante la vida fetal y en la etapa de crecimiento. En la adultez se observan en la reparación ósea.

Osteoblastos y Osteocitos: Los osteoblastos son células formadoras de hueso, responsables de la síntesis y secreción del componente orgánico de la matriz ósea no mineralizada, el *osteóide*, formado por colágeno Tipo I (90%), glicoproteínas y proteoglicanos. Son mononucleares, poligonales,

intercomunicados a través de prolongaciones citoplasmática y se localizan en la superficie del hueso en formación. Una vez que dejan de sintetizar matriz algunos de ellos mueren por apoptosis, otros se revierten a un estado de inactividad formando las *células de revestimiento óseo* o bien quedan atrapados dentro de la matriz ósea transformándose en osteocitos.

Los osteocitos son las verdaderas células óseas, se originan de los osteoblastos atrapados en la matriz ósea durante la formación del hueso. Se ubican en cavidades llamadas lagunas y se comunican entre sí a través de finas prolongaciones, los canalículos. Son células metabólicamente activas, degradan matriz ósea a través del proceso denominado *osteólisis osteocítica*, permitiendo la reabsorción del mineral óseo, por lo tanto, tienen un papel fundamental en la homeostasis fosfocálcica y en la transducción de señales biomecánicas para que se inicien los procesos de recambio y remodelación ósea cuando estos sean necesarios.

Osteoclastos: Los osteoclastos son células que reabsorben hueso. Son multinucleadas de forma y tamaño variable y se localizan en depresiones huecas de la superficie ósea, las *lagunas de Howship*. Se originan de células precursoras de la médula ósea que están emparentadas con las células precursoras de los monocitos y macrófagos. Estudios realizados con microscopía electrónica han permitido observar, en la superficie de contacto de los osteoclastos con la trabécula ósea, un área rugosa (*borde fruncido*) formada por numerosos pliegues de la membrana plasmática. Esta es la porción de la célula que participa directamente en la resorción ósea, degradando activamente la matriz calcificada y liberando iones fosfato y calcio.

Matriz Ósea

La matriz extracelular está compuesta por dos componentes: orgánico e inorgánico. -El componente orgánico está formado por fibras de colágeno Tipo I (90%) inmersas en una sustancia fundamental de carácter proteico, compuesta principalmente por glucosaminoglucanos y proteínas específicas elaboradas por los osteoblastos (osteocalcina, osteopontina y osteonectina) de fundamental interés en el proceso de mineralización ósea. El componente inorgánico representa el 65 % del peso seco del hueso adulto; está formado por sales minerales, predominando el calcio y el fósforo en forma de cristales de hidroxiapatita cálcica, $[Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2]$. Los mismos, están dispuestos en forma ordenada a lo largo de las fibras de colágeno Tipo I. Además, el mineral óseo contiene diferentes iones, entre ellos, magnesio (Mg^{2+}), potasio (K^+), sodio (Na^+), carbonato (CO_3^{2-}) y citrato ($C_6H_5O_7^{3-}$). Por lo tanto, la dureza del hueso se debe a su contenido de sales inorgánicas, mientras que su resistencia y elasticidad depende del colágeno.

Clasificación del tejido óseo

Microscópicamente el tejido óseo se clasifica en: hueso no laminar, primario o plexiforme y en laminar, secundario o adulto. El hueso no laminar, primario o plexiforme se encuentra en el esqueleto embrionario y del neonato, que de manera progresiva será reemplazado por hueso laminar hasta alcanzar, hacia los cuatro años de edad, su total madurez. El colágeno se distribuye al azar, los osteocitos no tienen una distribución regular y el grado de mineralización es bajo. En el adulto aparecerá en circunstancias reparadoras o patológicas, que impliquen estados de crecimiento rápido, reposición o alto recambio óseo o *turnover*³. El hueso laminar, secundario o adulto es el hueso maduro que se forma durante el resto de la vida de un individuo. Las fibras de colágeno se disponen formando laminillas óseas de manera organizada, paralelas o concéntricas. Los osteocitos en sus lagunas se disponen en forma regular entre las láminas o dentro de ellas y se comunican entre sí a través de prolongaciones citoplasmáticas, los *canaliculos*. Estos forman una red de conductos que facilitan el flujo de nutrientes, hormonas, iones y productos de desecho entre los osteocitos y el torrente sanguíneo.

En el hueso compacto las láminas están dispuestas concéntricamente rodeando canales longitudinales denominados conductos de Havers, por lo que se forman los denominados sistemas de Havers u osteonas. Los conductos varían entre 20 y 100 μm de diámetro, promediando los 50 μm , y en su interior discurren vasos sanguíneos, linfáticos y nervios de los que depende el metabolismo del hueso. Los sistemas de Havers contienen de 8 a 15 laminillas y se comunican con otros sistemas, con el endostio y periostio a través de conductos cortos y transversales, los conductos de Volkman. Además, se observan los sistemas circunferenciales internos y externos compuestos por laminillas paralelas por debajo del periostio y del endostio. Entre los sistemas circunferenciales y las osteonas se encuentran las laminillas intersticiales (Fig. 2.2).

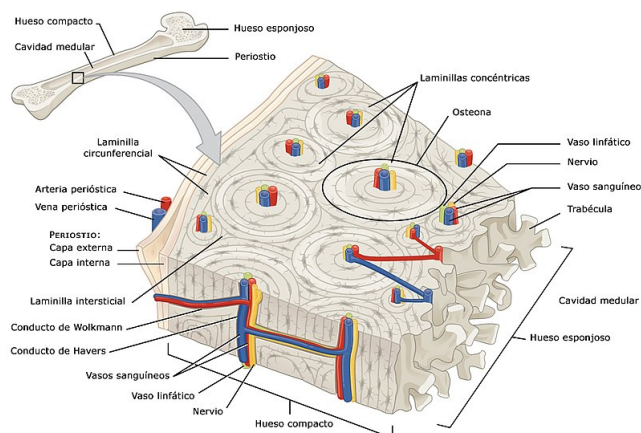


Figura 2.2. Esquema de tejido óseo compacto.

¹ Volumen de hueso preexistente que es cambiado por hueso nuevo, por unidad de tiempo.

Histogénesis Ósea

La histogénesis ósea, osteogénesis u osificación es la formación de hueso a partir del tejido conectivo embrionario, llamado mesénquima. Puede ser de dos tipos: osificación intramembranosa y osificación endocondral. El primer hueso que se forma es el primario, que luego se resorbe y sustituye por hueso secundario, que continúa resorbiéndose durante toda la vida a ritmo más lento.

Osificación intramembranosa: Este tipo de osificación comienza dentro de una placa mesenquimática membranosa. Las células del mesénquima proliferan, el tejido se condensa y aumenta su vascularización. Algunas células se diferencian en osteoblastos, las cuales secretan matriz ósea orgánica u osteoide formando el *centro* primario de osificación. El osteoide se calcifica por depósito de fosfato de calcio, atrapando a los osteoblastos, que se transforman en osteocitos o células óseas maduras. El centro de osificación así formado queda rodeado por mesénquima compacto que constituye el periostio. En la parte profunda del periostio se diferencian osteoblastos, que formaran laminillas óseas superpuestas (hueso compacto perióstico). Los huesos planos del cráneo, parte del maxilar inferior, entre otros, se desarrollan por este tipo de osificación.

Osificación endocondral: Los huesos largos, cortos e irregulares se forman por osificación endocondral. A los fines explicativos se tomará como modelo la osificación de un hueso largo, por ejemplo, el fémur. La osificación se realiza sobre un molde de cartílago hialino rodeado de pericondrio. El modelo cartilaginoso, al nivel de la futura diáfisis, sufre la invasión de un brote vascular que erosiona al tejido originando el centro o núcleo primario de osificación. Se hipertrofian los condrocitos, aumentan las superficies de las lagunas y se reduce la matriz cartilaginosa a finos tabiques. Tras el depósito de calcio (calcificación) los condrocitos degeneran y mueren.

Simultáneamente, las células del pericondrio en la parte central de la diáfisis, adquieren propiedades osteogénicas transformándose en periostio. A través de la osificación intramembranosa se forma el collarite diafisiario o perióstico, permitiendo la entrada de una yema osteogénica o brote perióstico, compuesto por células osteoprogenitoras y hematopoyéticas. Los vasos de este brote se ramifican y envían capilares a los extremos del molde; las células osteoprogenitoras se diferencian a osteoblastos los cuales depositan matriz. La matriz ósea se calcifica y se forma un complejo de cartílago y hueso calcificado. A medida que el hueso subperióstico crece, desde la diáfisis hacia la epífisis, los osteoclastos comienzan a resorber formando la cavidad medular, finalmente el cartílago es remplazado por el hueso de la diáfisis. El centro o núcleo secundario de osificación se inicia en las epífisis por un proceso similar al de la diáfisis. Un brote proveniente del pericondrio invade el cartílago iniciando el depósito de tejido óseo y la eliminación del tejido cartilaginoso, excepto en la superficie articular que permanece cartilaginosa durante toda la vida y en la placa epifisiaria que controla el crecimiento en longitud del hueso. Durante el crecimiento en longitud de los huesos largos, los condrocitos de la placa epifisiaria proliferan e intervienen en la osificación endocondral del

hueso. La zona en que la diáfisis pasa a ser epífisis se llama metafisis y es el sitio donde se produce la eliminación de cartílago y el depósito óseo.

A nivel histológico, la metafisis se divide en cinco zonas, comenzando del lado epifisiario:

- Zona de cartílago de reserva: los condrocitos mitóticamente activos.
- Zona de proliferación: los condrocitos proliferan y forman hileras paralelas al eje del crecimiento.
- Zona de hipertrofia: las células aumentan de tamaño contribuyendo al aumento longitudinal del cartílago.
- Zona de calcificación: depósito de sales de calcio.
- Zona de osificación: depósito y calcificación de la matriz ósea. A esto le sigue la resorción por actividad osteoclástica.

Alrededor de los veinte años de edad disminuye el ritmo de mitosis en la zona de proliferación y la región de osificación alcanza las áreas de proliferación y reserva. Se sustituye el cartílago de la placa por un complejo mixto de cartílago y hueso que posteriormente se resorberá, como consecuencia, la cavidad medular de la diáfisis y epífisis confluyen. Una vez resorbida la placa epifisiaria el crecimiento longitudinal se detiene, a diferencia del crecimiento circunferencial o aposicional de la diáfisis que ocurre a lo largo de toda la vida, por actividad osteogénica del periostio y resorción del endostio.

Crecimiento, Modelado y Remodelación ósea

Desde el inicio del desarrollo óseo, en el feto hasta el final del crecimiento en el adulto, los huesos conservan en gran parte su forma estructural, esto se debe a la acción conjunta del crecimiento, modelado y remodelado óseo.

El crecimiento y el modelado son dos procesos que actúan conjuntamente en el individuo durante la infancia y la adolescencia. Mientras el crecimiento produce un incremento en la masa ósea, el modelado modifica el tamaño y la forma del hueso completo. Una vez alcanzada la madurez esquelética el proceso de modelado disminuye en comparación con el grado de actividad ocurrida en el transcurso del crecimiento.

La remodelación ósea es un proceso que ocurre durante toda la vida a través del cual se remueve y reemplaza “*packets*” de hueso, entre un 7 y 10 % del volumen total del esqueleto por año. La reabsorción y formación ósea es llevada a cabo por la acción sucesiva de osteoclastos y osteoblastos en zonas delimitadas denominadas Unidades Multicelulares Básicas (BMUs) o Unidades de Remodelación Ósea (BRU).

El comienzo de la remodelación (activación) está determinado por la acción de los osteocitos que detectan microfracturas óseas y/o por estímulos hormonales u otros factores sobre las células que

recubren la superficie ósea (*lining cells*). Estas células secretan proteínas precursoras de los osteoclastos los cuales se diferencian y comienzan a resorber hueso delimitando una cavidad que tendrá forma de túnel en el hueso compacto y de laguna en el trabecular.

Una vez finalizada la etapa de resorción los osteoclastos mueren por apoptosis. En la etapa de reposo o inversión la cavidad labrada por los osteoclastos es tapizada por células mononucleares. Posteriormente, un conjunto de osteoblastos que se diferencia a partir de sus precursores, se dispone en una monocapa y comienzan a sintetizar osteoide, que al cabo de 11 días iniciará su mineralización. A medida que las laminillas concéntricas se depositan y mineralizan, el tamaño del espacio de remodelación se contrae. Esta etapa de formación continua hasta rellenar la cavidad realizada por los osteoclastos (2-3 meses) y finaliza al completarse la remodelación ósea.

Las BMUs se activan de manera asincrónica por lo que, mientras un ciclo de remodelado se halla en fase de resorción, otros se encuentran en fase de reposo o en fase de formación. El nuevo segmento de tejido óseo que resulta de la acción de cada BMU se denomina Unidad Estructural Básica (BSU). En el hueso cortical estas unidades histomorfológicas están representadas por las osteonas secundarias o sistemas de Havers y en el hueso trabecular por osteonas trabeculares o paquetes óseos. Las osteonas secundarias (producto del remodelado) se diferencian de las osteonas primarias (producto del modelado) por la presencia de la línea de cemento que representa el límite entre la resorción y la redepositación.

Anatomía Esqueletal

Para una estandarización en el uso de los términos anatómicos, se describe a la persona en la llamada “posición anatómica”. Esta se entiende como al individuo (en este caso el esqueleto) de pie, con los brazos a los costados y las palmas hacia adelante. De esta manera se puede dividir al cuerpo mediante planos de simetría, los cuales quedarían conformados de la siguiente manera:

- Plano sagital o medio-sagital: Divide al cuerpo en lado derecho e izquierdo.
- Plano frontal o coronal: Divide al cuerpo en una zona anterior y una posterior.
- Plano transversal u horizontal: Menos utilizado que los anteriores, se define como cualquier plano perpendicular a 1 o 2. Divide al cuerpo en superior e inferior.

Sumado a esto, aquellos huesos que tienen una zona cercana a la línea media o plano sagital y una zona más alejada (ej. clavícula) se pueden segmentar en una región medial y otra lateral respectivamente. Por último, en los huesos largos de los miembros, se denomina porción proximal a la zona más cercana al cabeza o tronco, y distal al extremo más alejado de estos.

Otra clasificación de los huesos está en relación con sus tres dimensiones (largo, ancho y alto). En este sentido podemos distinguir 4 tipos de huesos:

-Largos (o tubulares): Tienen una dimensión mucho mayor que las otras dos, de forma tubular, con la presencia de una médula en su interior y carillas articulares en sus extremos. Estos últimos se denominan epífisis (proximal y distal), mientras que la porción central se conoce como diáfisis. Ejemplos: Fémur, húmero, metacarpianos.

-Cortos: Presentan sus tres dimensiones con medidas similares. Ejemplos: Huesos del carpo y tarso.

-Planos: Tienen una dimensión mucho menor a las otras dos. Ejemplos: Huesos de la bóveda craneal, coxal, escápula.

-Irregulares: Presentan saliencias e irregularidades que no permiten clasificarlos en ninguna de las categorías anteriores. Ejemplos: Esfenoides, vértebras.

La superficie de los huesos presenta proyecciones y depresiones en relación a su articulación con otros huesos, inserciones musculares, vascularización e inervación. Entre las más conocidas podemos encontrar proyecciones:

- Apófisis: Proyección ósea para inserción muscular.
- Cóndilo: Proceso articular redondeado.
- Cresta: Saliencia aguda y prominente, generalmente de inserción muscular.
- Epicóndilo: proyección cercana a un cóndilo. No es articular.
- Faceta: Pequeña superficie articular.
- Cabeza: Extremo articular grande y redondeado.
- Maléolo: protuberancia redondeada del tobillo.
- Cuello: Sector del hueso entre su cabeza y la diáfisis.
- Procesos: Prominencias óseas.
- Espina: Proceso delgado y alargado.
- Torus: Engrosamiento óseo.
- Trocánter: Proceso de grandes dimensiones del fémur. Punto de inserción muscular.
- Tubérculo: Pequeña eminencia, rugosa.
- Tuberosidad: Gran eminencia, rugosa

Depresiones y hoyos:

- Alvéolo: Espacio para inserción del diente.
- Canal: Foramen con aspecto de túnel.
- Fontanela: Espacio entre los huesos craneales de neonatos.
- Foramen: Hoyo a través del hueso.
- Fosa: Gran área de depresión.
- Fóvea: Depresión de menores dimensiones.
- Surco: Depresión larga y angosta.
- Meato: Canal corto.
- Seno: Cavidad en algunos huesos craneales.

Huesos del esqueleto

El esqueleto está formado por más de 200 huesos y dientes, y para su estudio generalmente se lo divide en una zona axial y una apendicular. La primera, correspondiente al eje del cuerpo, comprende al cráneo, esternón, columna vertebral y costillas, mientras que el esqueleto apendicular refiere a las cinturas, escapular y pélvica, y a los miembros superiores e inferiores.

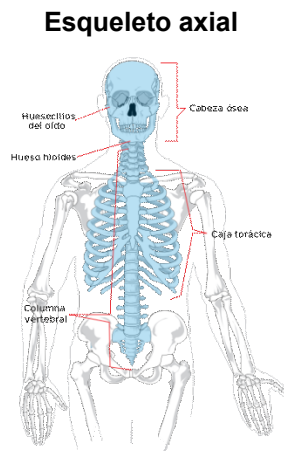


Figura 2.3. Huesos que componen el esqueleto axial.

Cráneo: Es la porción más compleja del esqueleto, dado que está formado por la articulación de numerosos huesos, y funciona como protección del encéfalo, tiene relación con los órganos de los sentidos y participa de las primeras porciones de los sistemas digestivo y respiratorio. Se lo puede segmentar para su estudio en una zona denominada esplanocráneo, comprendida por los huesos de la cara, y otra llamada neurocráneo que reviste al encéfalo. Describiremos brevemente a continuación cada uno de los huesos que lo forman, su ubicación y su articulación con otros elementos (Figs. 2.4 y 2.5).

Frontal: Está localizado en la zona anterior del neurocráneo, es un hueso impar que articula con los parietales, nasales, maxilares superiores, cigomáticos, lagrimales etmoides y esfenoides. Es un hueso plano, que forma una escama en la porción superior y se ensancha en la porción inferior para formar el techo de las órbitas, en donde se observan dos rebordes denominados arcos superciliares.

Parietales: Son huesos planos, que se encuentran a ambos lados de la bóveda craneana, y articulan entre si formando la sutura sagital. Además, articulan con el frontal, temporal, occipital y esfenoides.

Temporales: Son huesos laterales del cráneo que se ubican en la transición entre la bóveda y la base del mismo, y participan de funciones diversas como la audición, y la articulación temporo mandibular (ATM). Cada temporal articula con el parietal, occipital, esfenoides, cigomático y maxilar inferior. Tiene una forma irregular, la parte superior se denomina escama y articula con el temporal,

mientras que la porción petrosa, más robusta, aloja el meato auditivo externo. El proceso cigomático articula en la zona anterior con el hueso cigomático, formando el arco cigomático, zona relacionada con el paso e inserción de los músculos masticatorios. En el inicio de este proceso, se encuentra la superficie articular temporomandibular, en donde articulan los cóndilos del maxilar inferior. El proceso mastoideo se observa en la parte inferior del hueso, es un punto de inserción de músculos que permite el movimiento de la cabeza. El proceso estiloideo en tanto, es mucho más pequeño, delgado y frágil y allí se insertan pequeños músculos y ligamentos.

Huesecillos del oído: Martillo, yunque y estribo, siendo el primero el relacionado con la membrana timpánica, y los restantes de posición más medial.

Occipital: Se encuentra en la zona posterior del cráneo y articula con los parietales, temporales, esfenoides y la primera vértebra cervical (atlas). En la base presenta un orificio o *foramen magnum* el cual se continúa con el canal vertebral permitiendo la comunicación entre el encéfalo y la médula espinal. A sus lados se encuentran los cóndilos occipitales, que posibilitan la articulación con el atlas. Por encima y posteriormente se encuentra la escama del occipital, porción más grande del hueso, que al articular con los parietales forma la sutura lambdoidea.

Maxilar superior: Hueso par, forma parte del paladar duro, permite la inserción dentaria, forma la base de las órbitas y de la apertura nasal. Cada maxilar articula con el maxilar opuesto y con el vómer, palatinos, frontal, nasal, lagrimal, etmoides, cornete inferior, cigomático y esfenoides. El proceso alveolar del maxilar permite que se alojen las raíces de los dientes en espacios denominados alveolos.

Palatinos: Son huesos en forma de L, delgados, que forman la porción posterior del paladar duro y la base de la cavidad nasal, articulando entre sí y con maxilares superiores, etmoides, cornetes inferiores y vómer.

Vómer: Es un hueso muy pequeño y delgado que se ubica en la línea media y divide la cavidad nasal, formando parte de su tabique. Articula con los maxilares superiores, palatinos, etmoides y esfenoides.

Cornete inferior: hueso que se extiende de forma horizontal a lo largo de la cavidad nasal articulando con maxilares superiores y palatinos, siendo su porción anterior de forma aguda y la anterior más redondeada y robusta. Tiene como función colaborar en el olfato y humidificación del aire inhalado.

Etmoides: Es un hueso que se aloja en la línea media, entre las orbitas, y está compuesto por una mayoría de tejido óseo esponjoso. Articula con el frontal, esfenoides, vómer, cornetes, maxilares superiores, nasales, palatinos y lagrimales. Tiene dos placas cribosas, que forman el techo de la cavidad nasal, las cuales deben su nombre a los múltiples pequeños forámenes por donde discurre el nervio olfatorio. La apófisis *crista galli* es una proyección perpendicular a las placas que se introduce en la cavidad craneana.

Lagrimales: Pequeños y frágiles huesos pares que forman la pared medial de las orbitas. Articulan con el frontal, maxilares superiores, etmoides y cornetes inferiores.

Nasales: Son huesos rectangulares, delgados, que se ubican al lado de la línea media debajo del frontal, formando la pared superior de la cavidad nasal. Articulan entre si, con el frontal, etmoides y con los maxilares superiores.

Cigomáticos: Es un hueso par que presenta tres procesos, los cuales articulan con temporal (formando el arco cigomático), con el maxilar superior y con el frontal (separando la órbita de la fosa temporal).

Esfenoides: Es el hueso más complejo del cráneo, y relaciona a todos los huesos del neurocráneo con numerosas piezas del esplacnocráneo (maxilares superiores, cigomáticos, palatinos, vómer, y etmoides.) Generalmente es descripto con un cuerpo, dos alas mayores superiores y dos menores inferiores. El cuerpo se halla en la línea media, articulando por delante y arriba con el etmoides, por delante y debajo con el vómer y por detrás con la porción basilar del hueso occipital. Por encima del cuerpo este se hace ligeramente cóncavo formando un espacio denominado silla turca, donde se asienta la glándula hipófisis. Las alas mayores forman parte de la pared externa de la bóveda craneal formando parte de la fosa temporal. Las alas menores articulan con el frontal y forman parte de la base donde se asientan los lóbulos cerebrales.

Maxilar inferior (Mandíbula). Articula con el hueso temporal mediante la única articulación móvil craneal (ATM). Es el lugar de asiento de los dientes inferiores y permite la inserción de los músculos masticatorios. Generalmente se la divide en un cuerpo y una rama ascendente. El cuerpo (o rama horizontal) es la porción más grande y robusta, y sirve, a partir de la presencia de alveolos, para la inserción de las piezas dentarias. La rama ascendente conecta al cuerpo con la base del cráneo. Dicha rama tiene en su extremo dos saliencias: el cóndilo mandibular que forma la ATM con el hueso temporal, y la apófisis coronoides, más anterior, zona de inserción de músculos masticatorios.

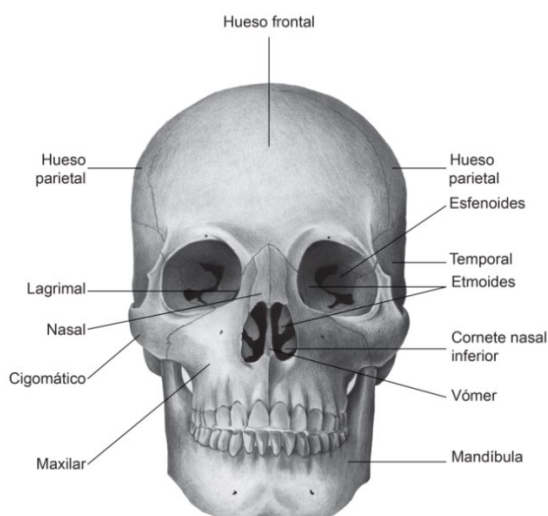


Figura 2.4. Cráneo. Vista anterior

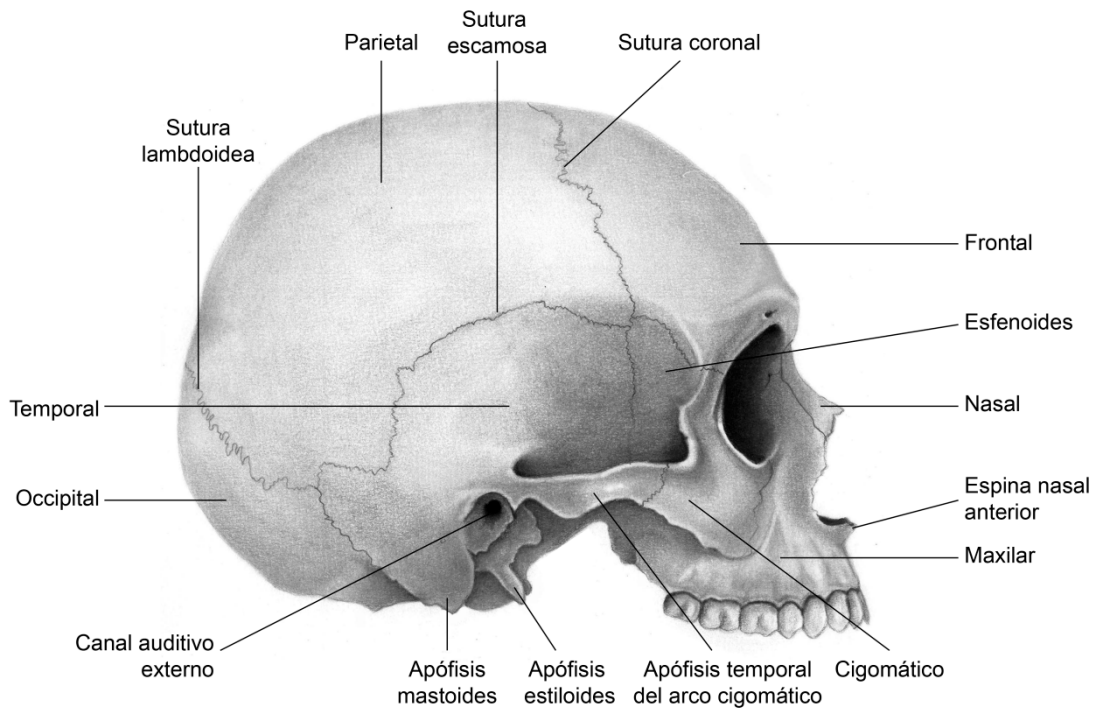


Figura 2.5. Cráneo. Vista lateral derecha.

Hioides: Está situado en el cuello, siendo el único hueso que no articula con ningún otro en el cuerpo humano, quedando ligado a los procesos estiloideos de ambos temporales por medio del ligamento estiloideo. Su función es ser la zona de inserción de numerosos músculos del área. Tiene una forma de U, donde se observa un cuerpo medial, cuernos mayores que se proyectan posterolateralmente y cuernos menores, pequeñas saliencias ubicadas en la unión entre el cuerpo y los cuernos mayores.

Vértebras. La columna vertebral está compuesta generalmente por 33 elementos, aunque este número puede ser variable. De estas piezas óseas 24 son vértebras, mientras que los demás elementos se fusionan durante el desarrollo para formar el hueso sacro (4 a 6 elementos) y el coxis (3 a 5 elementos). La columna vertebral entonces se segmenta en zonas cervical, torácica, lumbar, sacra y coxígea, identificándose a las vértebras de acuerdo a la zona y con un número en orden descendente, siendo la primera vertebra torácica T1, la segunda T2 y así sucesivamente (Fig. 2.6).

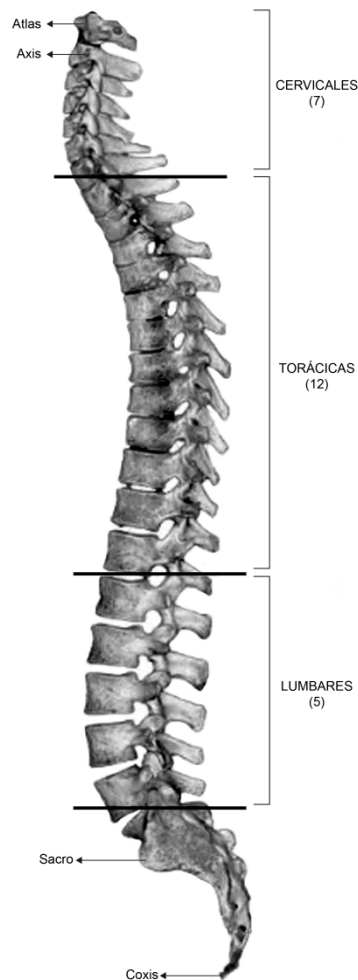


Figura 2.6. Columna vertebral. Vista lateral izquierda.

Las vértebras C (7), T (12) y L (5) presentan dos apófisis superiores y dos inferiores que permiten su articulación con las vértebras adyacentes. La vértebra T1 en su cara superior articula con el hueso occipital del cráneo, mientras que la L5 en su cara inferior lo hace con las carillas articulares del sacro.

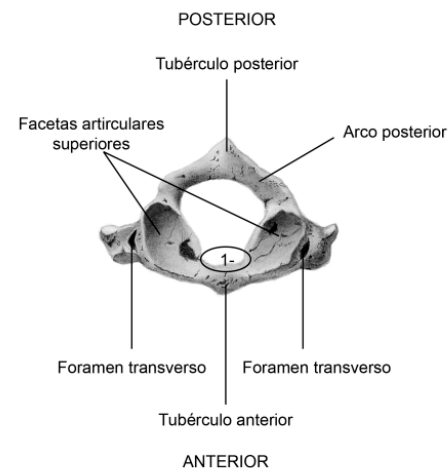
Entre cuerpos vertebrales adyacentes encontramos discos intervertebrales, compuestos por un anillo fibrocartilaginoso y un centro de tejido conectivo denominado núcleo pulposo. Estos discos posibilitan la adaptación de la columna a la amplia gama de movimientos a la que está sometida al tiempo que colabora en la absorción del peso soportado por la misma.

Los componentes básicos de las vértebras C, T y L son:

- 1) Canal vertebral: Espacio por donde pasa la médula espinal, de posición posterior en cada vértebra.
- 2) Cuerpo vertebral: Estructura más prominente de la vértebra (excepto en C1). Compuesto principalmente por tejido óseo esponjoso cubierto por una delgada capa de cortical.

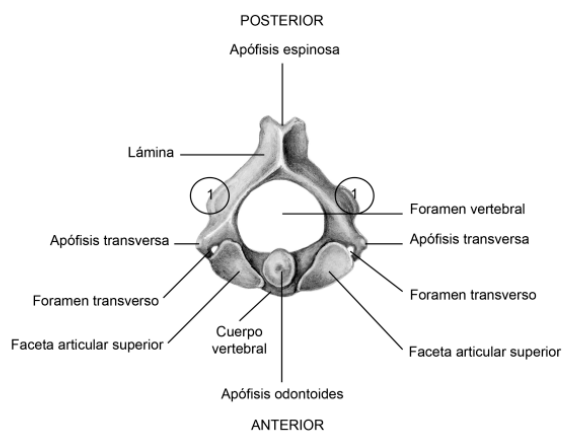
- 3) Arco vertebral: Parte de la vértebra que rodea al canal vertebral. Formado por dos pedículos y dos láminas.
- 4) Pedículo: Segmento del arco en comunicación con el cuerpo y la lámina, de posición anterior.
- 5) Lámina: Segmento del arco en comunicación con la apófisis espinosa y el pedículo, de posición posterior.
- 6) Apófisis espinosa (espinosa o proceso espinoso). Proyección posterior de la vértebra. Funciona como punto de inserción para los ligamentos inter y supra espinoso y para numerosos músculos.
- 7) Apófisis transversa: Proceso a cada lado del cuerpo vertebral que funciona como punto de inserción muscular. En las vértebras T aparecen allí dos carillas articulares (paraapófisis y diaapófisis) que articulan con las costillas.
- 8) Carillas articulares superiores: carillas para articulación con vértebra inmediata superior (con el occipital en C1).
- 9) Carillas articulares inferiores: carillas para articulación con vértebra inmediata inferior (con el sacro en L5).

Vértebras cervicales (N=7): Los cuerpos de estas vértebras son menores a los de las T y L. Su arco tiene como particularidad que presenta dos forámenes transversos en los pedículos, por los cuales corre la arteria vertebral. Esta característica permite identificar a estas vértebras. La apófisis espinosa es delgada, horizontal y bífida en la mayoría de los casos. Las apófisis transversas son pequeñas y las carillas articulares superiores e inferiores son planas o semiplanas (Fig. 2.7). Las vértebras C1 y C2 presentan características particulares. La vertebra C1, llamada atlas, articula al cráneo con el resto de la columna, siendo sus principales rasgos la ausencia de cuerpo y apófisis espinosa (Fig. 2.8). La C2 presenta en la zona superior de su cuerpo una apófisis odontoidea que posibilita, mediante su articulación con C1, el movimiento de rotación del cráneo (Fig. 2.8).



1- Faceta Articular Odontoidea

Figura 2.9. Atlas. Vista superior.



1- Apófisis articular interior

Figura 2.10. Axis. Vista superior.

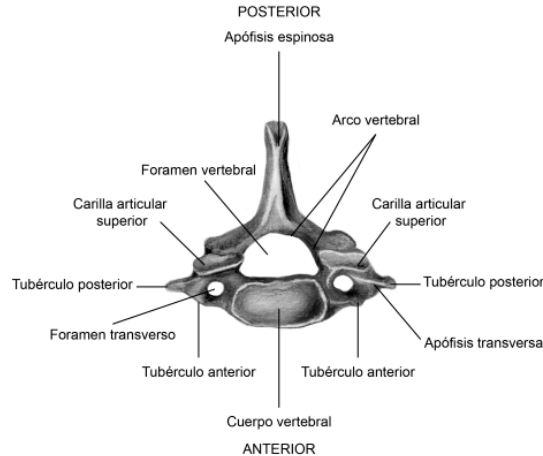


Figura 2.9. Vértebra cervical tipo. Vista superior.

Vertebras torácicas (N=12): Sus cuerpos con de sección pseudotriangular, pero las inferiores van haciéndose circulares, siendo mayores que las C pero menores que los cuerpos lumbares. Tienen carillas a cada lado para la articulación costal, una en el cuerpo y otra en la apósis transversa. La apósis espinosa es cada vez más oblicua hacia abajo hasta la T8, para luego comenzar a horizontalizarse y aumentar su tamaño (Fig. 2.10).

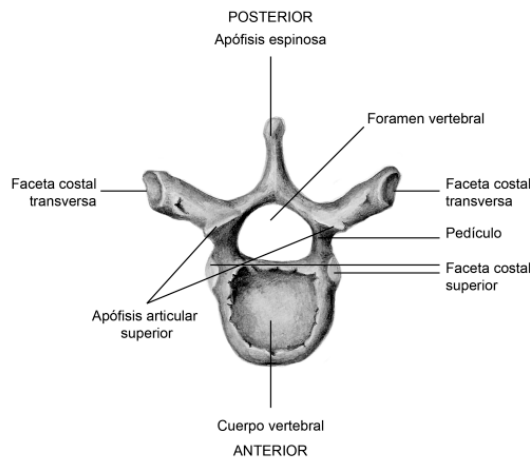


Figura 2.10. Vértebra torácica tipo. Vista superior.

Vértebras Lumbares (N=5): Sus cuerpos crecen en tamaño desde L1 a L5, no presentan carillas articulares para las costillas, su arco es pequeño en relación al cuerpo. Su apósis espinosa es horizontal y cuadrangular mientras que sus apósis transversas son relativamente más chicas que en las torácicas. Las carillas articulares superiores son cóncavas mientras que las inferiores son convexas (Fig. 2.11).

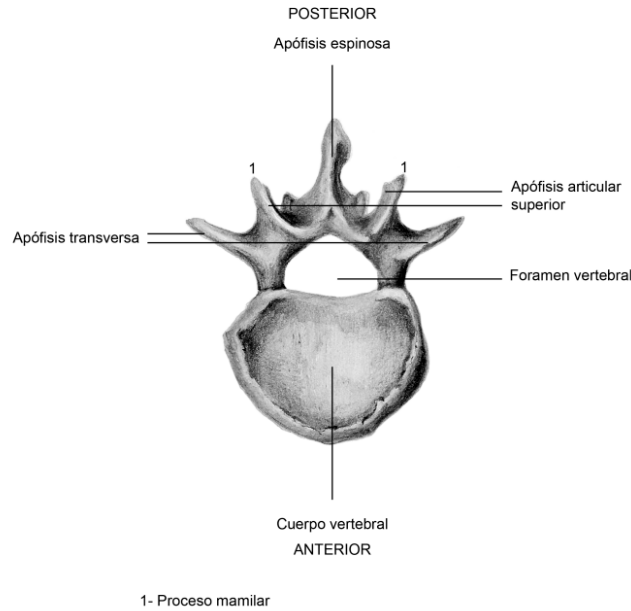


Figura 2.11. Vértebra lumbar tipo. Vista superior.

Sacro: El sacro forma, junto con los coxales, la pelvis. Se compone de 5 vértebras fusionadas, aunque pueden ser 4 o 6. La zona superior articula con la L5 mientras que la inferior lo hace con el coxis. Se lo describe con un cuerpo con una cara cóncava anterior y convexa posterior, dos alas en donde se encuentran las carillas articulares para los coxales, las cuales se denominan superficies auriculares dado su parecido con la forma de una oreja. La fusión de las apófisis transversas genera una serie de orificios pares denominados forámenes sacros por donde discurren los paquetes nerviosos. En su cara posterior se observa una espina única, que se puede hacer bífida en la última vértebra sacra (Fig. 2.12).

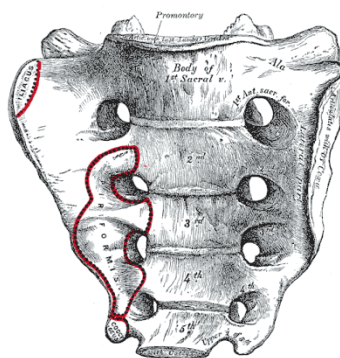


Figura 2.12. Sacro. Vista anterior.

Coxis: Formado por 4 (pueden ser 3 o 5) cuerpos vertebrales, representa el vestigio de la cola de otros animales. Sus vértebras carecen de pedículo, lámina y espina, y suelen fusionarse al sacro durante la vida del individuo.

Esternón: Se encuentra en la zona medio anterior del tórax y articula con las clavículas y costillas, estas últimas con la intermediación de cartílago. La porción superior se denomina manubrio, es la porción más ancha del hueso y articula con clavículas y el primer par de costillas. El cuerpo, que puede fusionarse parcial o completamente con el manubrio o permanecer sin fusionar, presenta a sus lados carillas articulares para las costillas 2 a 7. Por último, el apéndice xifoideo que puede adquirir formas diversas e irregulares, comparte la carilla articular para el séptimo par de costillas con el cuerpo esternal (Fig. 2.13).

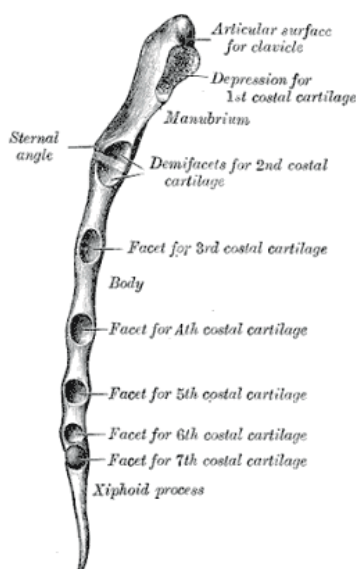


Figura 2.13. Esternón. Vista lateral izquierda.

Costillas: Generalmente existen 12 pares de costillas, las cuales se ubican rodeando el tórax conectando con las 12 vértebras torácicas y el esternón para proteger la cavidad torácica (Fig. 2.14). Los primeros pares articulan de manera directa con el esternón mediante cartílago, los pares 8, 9 y 10, se unen a un cartílago común en la zona anterior y este es el que los relaciona con el esternón. Los últimos 2 pares (11 y 12) no articulan en la zona anterior y se denominan costillas flotantes. Las costillas son huesos que presentan una cabeza y un tubérculo, ambas con carillas articulares para la parapófisis y diapófisis vertebrales. Poseen un cuerpo curvo, con la cara cóncava hacia el interior de la cavidad torácica, cuya curvatura es más o menos marcada dependiendo de cada par de costillas. El segmento distal de la costilla presenta un final ovalado, poroso, que se relaciona con el cartílago que actúa de intermediario en su articulación con el esternón. La cara superior del cuerpo costal es más redondeada, mientras que la inferior es aguda, con la presencia de un surco costal, por donde pasan paquetes vasculo-nerviosos (Fig. 2.15). El primer par de costillas es particular, puesto que es mucho más corta y plana que las demás, a la vez que presenta en su cara superior diversos surcos para el paso de arterias y venas.

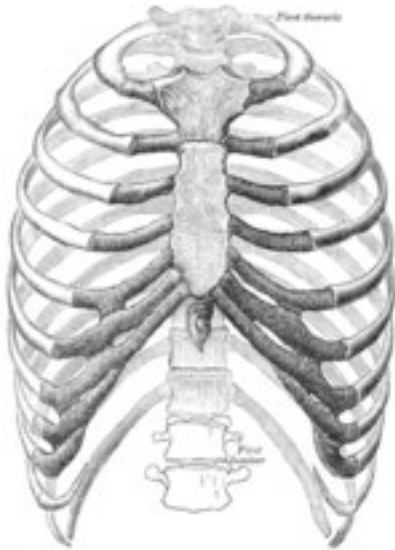


Figura 2.14. Caja torácica.

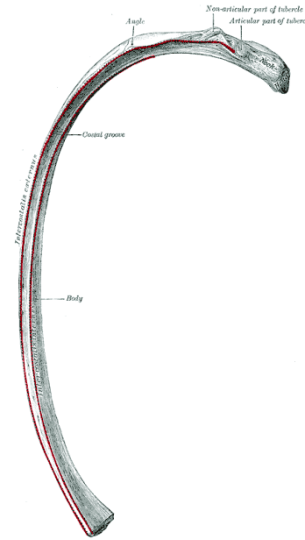


Figura 2.15. Costilla central. Vista inferior.

Esqueleto apendicular

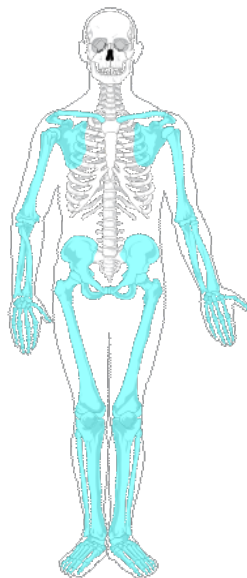


Figura 2.16. Huesos que componen el esqueleto axial apendicular.

Cintura Escapular: ubicada en la zona superior del tórax, permite la relación entre el eje axial del cuerpo y los miembros superiores, y está formada por dos huesos pares, clavícula y escápula.

Clavícula: Es un hueso tubular, con una ligera forma de S, con una convexidad anterior medial y una concavidad anterior lateral. Su extremo medial, robusto, articula con el manubrio esternal, mientras que el distal, más aplanado, lo hace con el acromion de la escápula. En su cara inferior es notorio un surco denominado canal subclavio por donde discurren vasos sanguíneos y se insertan músculos que relacionan al hueso con la parrilla costal (Figs. 2.17 y 2.18).

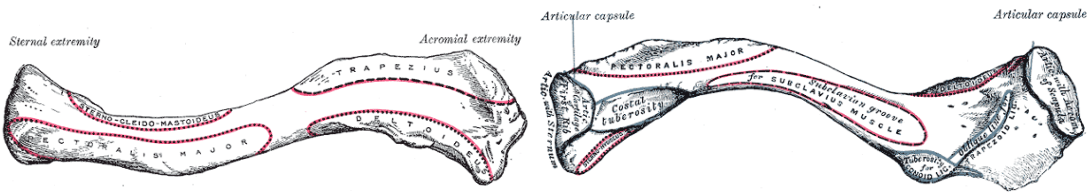


Figura 2.17. Clavícula derecha. Vista superior.

Figura 2.18. Clavícula derecha. Vista inferior.

Escápula: Es un hueso par, de forma plana y triangular, con una cara anterior ligeramente cóncava, que articula con la clavícula y el húmero. El borde superior es el más robusto e irregular, presentando en la zona lateral un proceso coracoides, el cual sirve de inserción de numerosos músculos y ligamentos relacionados a la articulación del hombro. Por debajo del mismo se encuentra la fosa o cavidad glenoidea, con una ligera concavidad que permite la articulación con la cabeza humeral. En la cara posterior se observa la espina escapular, la cual surge del centro del hueso para ir agrandándose hacia la zona laterosuperior, formando en su extremo el acromion. Este último, de carácter robusto, permite la inserción de grandes músculos y, a través de una pequeña carilla, la articulación con la clavícula (Fig. 2.19).

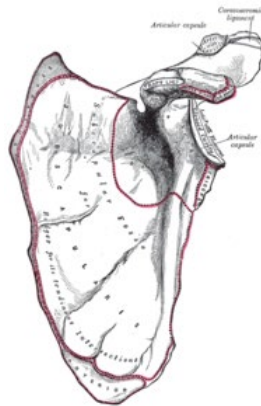


Figura 2.19. Escápula derecha. Vista posterior.

Húmero: Hueso largo, su epífisis proximal articula con la escápula mientras que la distal lo hace con el cúbito y el radio. En su epífisis proximal encontramos una cabeza con forma de hemiesfera, la cual se inserta en la cavidad glenoidea de la escapula. A su lado se observan dos tubérculos para inserción muscular, denominados menor y mayor de posición anterolateral y más posterior respectivamente. La diáfisis se presenta de sección circular hacia la epífisis proximal y más triangular hacia la zona distal, y está signada por la presencia de la tuberosidad deltoidea en su cara lateral, área de inserción del músculo del mismo nombre. En la epífisis distal se encuentran rasgos anatómicos concernientes a la articulación del codo. En la cara anterior medial vemos la coronoidea, que aloja al proceso coracoides del cúbito durante la máxima flexión del antebrazo. A su lado se observa a la fosa radial, más pequeña y lateral, que cumple la misma función, pero con la cabeza radial. En la

En la cara posterior vemos la fosa más grande, denominada olecraneana, la cual recibe al olecranon cubital durante la máxima extensión del antebrazo. El capítulo es una eminencia redondeada lateral que articula con la cabeza del radio, mientras que la tróclea medial, es redondeada y posibilita la articulación con el cúbito. En los extremos medial y lateral respectivamente se observan dos proyecciones óseas que funcionan como puntos de inserción muscular: la epitroclea y el epicóndilo (Figs. 2.20 y 2.21).

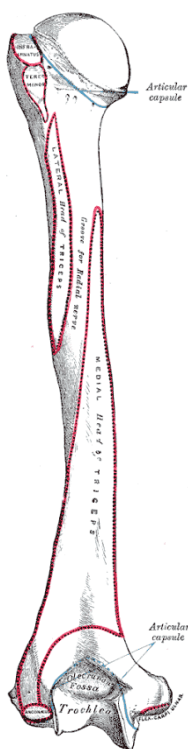


Figura 2.20. Húmero derecho. Vista anterior.

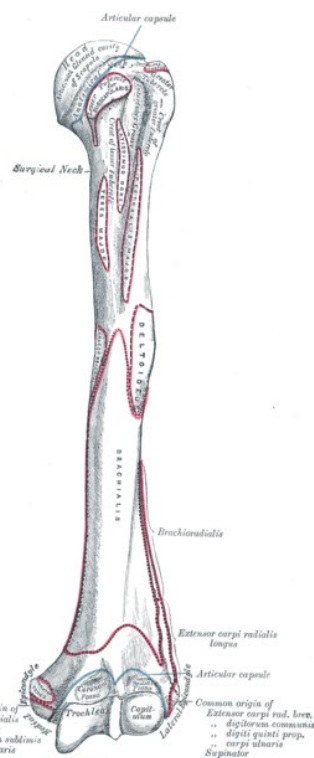


Figura 2.21. Húmero derecho y posterior.

Cúbito: De posición medial en el antebrazo, articula con el húmero, radio y huesos del carpo. En la epífisis proximal encontramos dos proyecciones, una mayor y superior denominada olecranon y una menor, anterior denominada apófisis coronoides, las cuales se insertan en las cavidades olecraneana y coronoides del humero respectivamente. Entre estos procesos se encuentran las cavidades sigmoideas mayor y menor, las cuales articulan con la tróclea humeral, permitiendo el movimiento de flexión-extensión. En su epífisis distal encontramos una carilla articular para el radio y una apófisis estiloides.

Radio: Este hueso, de ubicación lateral, permite la rotación del antebrazo. Su cabeza finaliza en una cavidad glenoidea que se relaciona con el cóndilo del humero y presenta en su cara medial una carilla para articular con la cavidad sigmoidea menor del cúbito. Además de la cabeza, en su epífisis distal se observa la tuberosidad radial, punto de inserción del bíceps. En la epífisis distal se encuentra

la carilla articular medial para el cúbito, la carilla articular par los huesos del carpo, y una proyección o apófisis estiloides (Fig. 2.22).

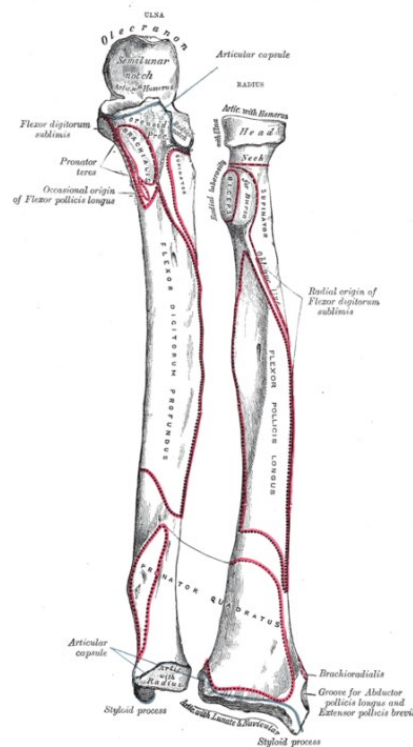


Figura 2.22. Cúbito y radio izquierdos. Vista anterior.

Carpo: Se presentan ocho huesos que forman la articulación de la muñeca, articulando entre sí, con el cúbito y el radio y con los 5 metacarpianos. Se disponen en dos filas de cuatro huesos irregulares cada una, siendo la más proximal, desde lateral a medial: escafoides, semilunar, piramidal, pisciforme. En la fila más distal en el mismo sentido encontramos al trapecio, trapezoide, grande y ganchoso (Fig. 2.23).

Escafoides: Uno de los más grandes del carpo, con una porción cóncava y otra convexa, y un tubérculo. Articula, entre otros huesos, con el radio y el grande.

Semilunar: Debe su nombre a su forma de luna en cuarto creciente. Su mayor área articula con el escafoides y con el grande.

Piramidal: Tiene tres carillas articulares mayores, la cuales articulan con el semilunar, pisciforme y ganchoso.

Pisciforme: El más pequeño de los huesos carpales, de ubicación lateral, presenta una faceta articular mayor para el piramidal.

Trapecio: Presenta un tamaño mediano, con una gran carilla articular para el primer metacarpiano. Además, articula con el trapezoide y el escafoides.

Trapezoide: Tiene forma de bota, siendo el más pequeño de la fila carpal distal. Articula con el segundo metacarpiano y con el trapecio.

Grande: La porción proximal es redondeada y articula con el escafoides y el semilunar, mientras que la distal, más cuadrangular articula con los metacarpianos 2, 3 y en ocasiones el 4.

Ganchoso: Articula con los metacarpianos 4 y 5. Presenta como rasgo sobresaliente una proyección en forma de gancho.

Metacarpo: Son cinco huesos: MC1, correspondiente al dedo 1 o pulgar hasta MC5 correspondiente al dedo 5. Son huesos tubulares, con extremos proximales redondeados y distales más cuadrangulares que articulan con sus respectivas falanges. El MC1 es el más singular, dado que es mucho más corto y robusto que los demás.

Falanges: Son huesos tubulares, más pequeños que los MC, y se dividen en proximales (con una base cóncava para la articulación con los MC), intermedias (ausentes en el dedo 1) y distales (con un extremo distal aplanado).

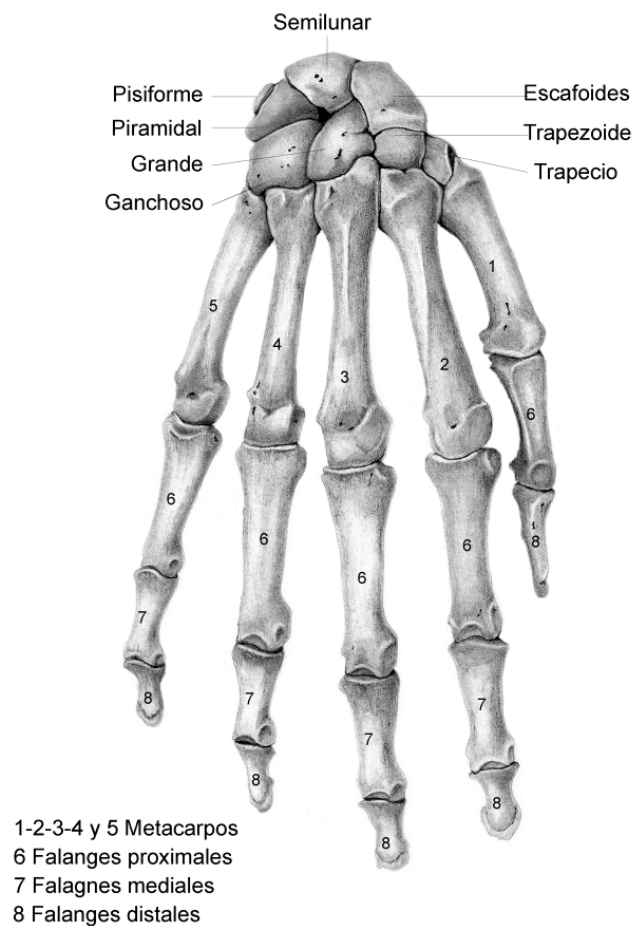


Figura 2.23. Mano derecha. Vista dorsal (pronación).

Cintura pélvica o Pelvis: La pelvis humana está formada por dos coxales y el sacro, formando la articulación de la cadera, y siendo la estructura ósea que presenta un mayor dimorfismo sexual (Fig. 2.24).

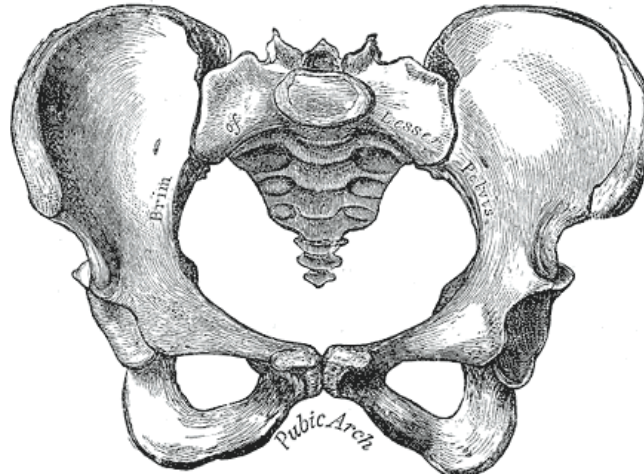


Figura 2.24. Cintura pélvica. Vista anterior.

Coxales: Los coxales se terminan de formar durante la adolescencia a partir de la fusión de tres huesos, ilion, isquion y pubis (de ubicación superior, posteroinferior y anteroinferior respectivamente) (Figs. 2.25 y 2.26) . En la zona de unión de los tres huesos se forma una cavidad denominada acetábulo, el cual permite la articulación con la cabeza femoral, y posee una depresión o fosa para inserción ligamentaria. La cresta iliaca se encuentra en la porción superior del ilion, presentando una forma de S en vista superior, siendo una zona de inserción de musculatura, y culminando en dos espinas mayores, posterosuperior y anterosuperior. La escotadura ciática mayor es una escotadura ancha, ubicada por debajo de la espina iliaca posteroinferior, área de inserción de musculatura pélvica. La superficie auricular del ilion es una zona medial, rugosa que articula con el sacro, que puede presentar anteriormente un surco más o menos profundo denominado surco preauricular. Por último, mencionaremos que la cara medial del ala iliaca muestra una ligera concavidad denominada fosa iliaca. En el isquion encontramos como rasgo distintivo la tuberosidad isquiática que permite la inserción de ligamentos sacroilíacos, mientras que el pubis está conformado por dos ramas y la sínfisis púbica, área de articulación con el pubis opuesto. Las dos ramas púbicas más la rama isquiopúbica rodean un gran espacio denominado foramen obturador.

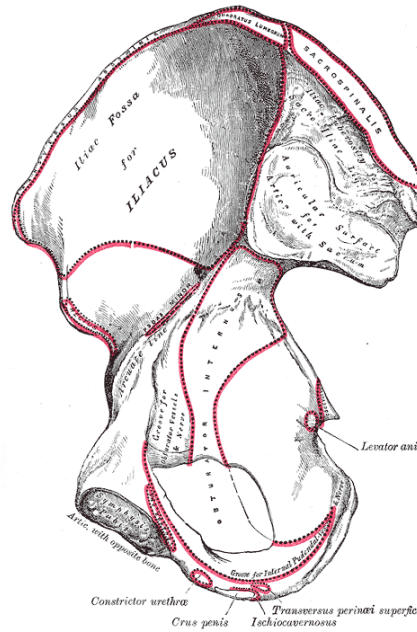
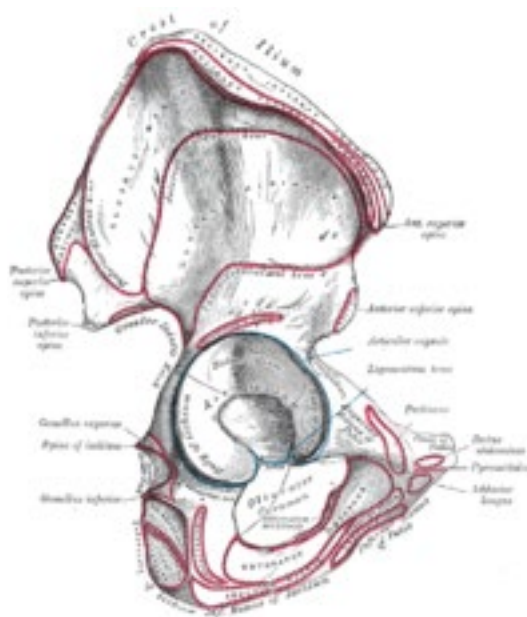


Figura 2.25. Coxal derecho. Vista lateral. **Figura 2.26.** Coxal derecho. Vista medial.

Fémur: Es el hueso más largo y pesado del cuerpo, y articula en su zona proximal con el coxal y en la distal con la rótula y tibia (Fig. 2.27). En la epífisis proximal encontramos como rasgo más sobresaliente su cabeza, grande, con forma de esfera casi completa, la cual se inserta en el acetábulo del coxal, y posee una depresión para inserción ligamentosa denominada *fóvea capitis*. La cabeza está conectada al resto del hueso por medio del cuello femoral, y completando la epífisis proximal se observan el trocánter mayor, lateral y superior, como punto de inserción de músculos glúteos y el trocánter menor, inferior y posterior, como área de inserción de músculos relacionados con la articulación de la cadera. Entre ambos se destaca la línea intertrocantérica, que discurre casi verticalmente y sirve como anclaje del ligamento iliofemoral en la cara anterior del fémur. En la cara posterior a la misma altura se observa la cresta intertrocantérica, más prominente, que es el lugar de inserción de músculos que permiten la rotación del hueso. Por último, mencionaremos la fosa trocantérica, depresión debajo del trocánter mayor sitio de inserción de numerosos músculos. La diáfisis es cilíndrica, con dos rasgos a destacar. En su cara posterior vemos la línea áspera, elevada y rugosa que recorre el fémur hasta dividirse en dos crestas supracondíleas, y funciona como sitio de inserción de musculatura aductora. En la mitad posterior de la diáfisis aparece el foramen nutricio, adyacente o sobre la línea áspera. En cuanto a la epífisis distal, la característica más notable es la presencia de dos cóndilos, uno lateral y uno medial, que articulan con la meseta tibial y la rótula formando la articulación de la rodilla. Entre ambos se observa una fosa intercondílea, sitio de inserción ligamentosa, y por sobre los mismos la superficie de articulación para la rótula.

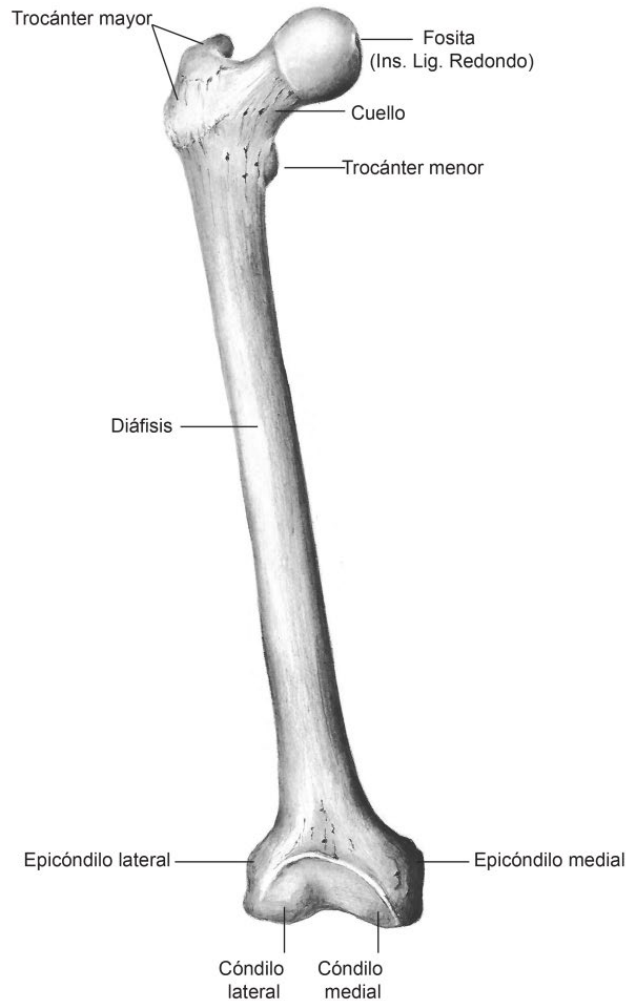


Figura 2.27. *Fémur izquierdo. Vista anterior.*

Rótula: Es el hueso sesamoideo (huesos formados por la osificación de un tendón) más grande del cuerpo humano. Articula con la carilla anterior de la epífisis distal del fémur, cubriendo el tendón del cuádriceps, principal músculo extensor de la rodilla. En su vista anterior tiene forma pseudocircular con un ligero borde en V inferior. En su cara posterior presenta dos carillas para articular con el fémur, siendo la medial más pequeña que la lateral.

Tibia: Es un hueso largo que articula en su área proximal con el fémur y el peroné, mientras que distalmente lo hace con el astrágalo y nuevamente con el peroné, teniendo una ubicación medial con respecto a este último. En su epífisis proximal encontramos una meseta tibial, con dos carillas para la articulación con los cóndilos femorales, en donde se observan tuberosidades interna, externa y anterior, siendo esta última la más prominente, punto de inserción de la musculatura extensora de la rodilla. La diáfisis tibial es de sección triangular con un borde agudo en la cara anterior. En la epífisis distal encontramos una proyección medial o maléolo tibial, el cual tiene una carilla para la articulación con el astrágalo y una carilla lateral para articular distalmente con el peroné (Figs. 2.28 y 2.29).

Peroné: Es un hueso largo y delgado que acompaña lateralmente a la tibia, articulando con ella en sus epífisis proximal y distal, además de articular en esta última con el astrágalo. La cabeza proximal sirve de área de inserción de músculos y ligamentos además de presentar medialmente una carilla de articulación para la tibia. Su diáfisis es de sección irregular mientras que, en su epífisis distal, más aplanada que la proximal, encontramos una carilla articular tibial en la cara medial y un maléolo en forma de proyección que posibilita la articulación el tobillo al relacionarse con el astrágalo (Figs. 2.28 y 2.29).

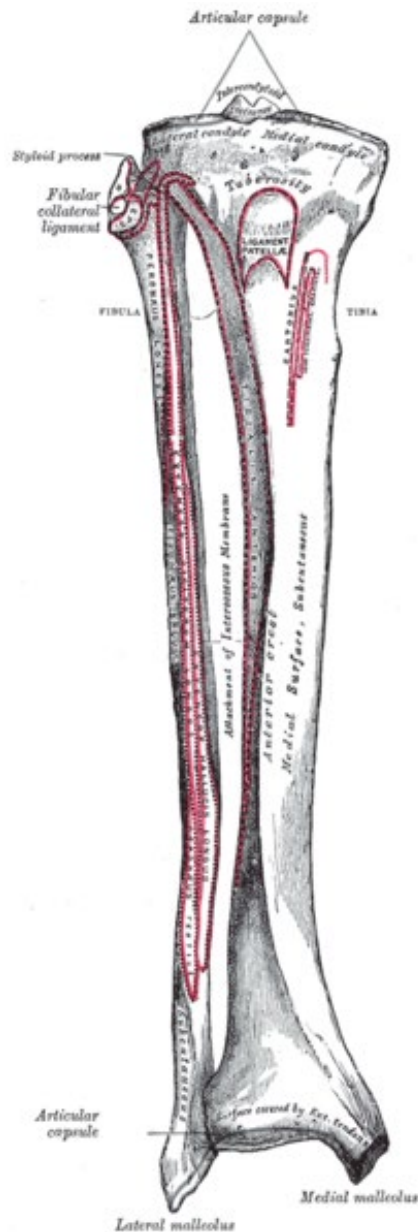


Figura 2.28. Tibia y peroné izquierdos. Vista anterior y posterior.

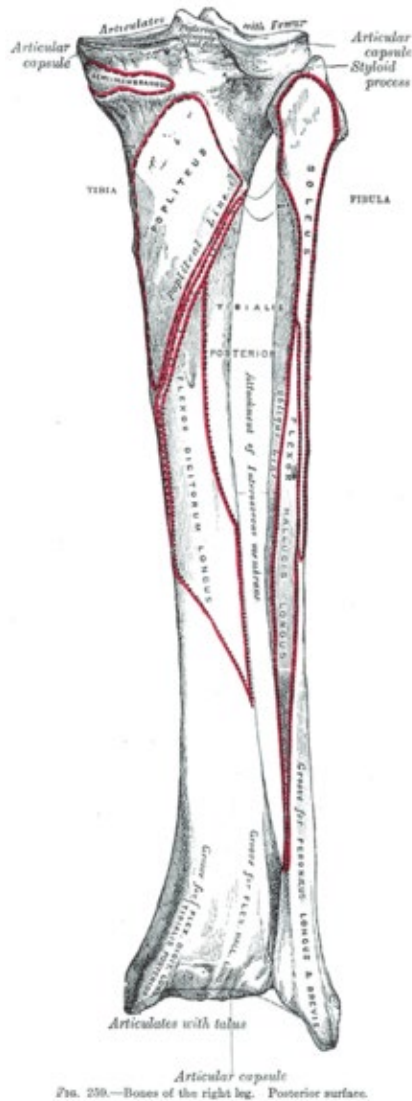


Figura 2.29. Tibia y peroné izquierdos. Vista anterior y posterior.

Tarso: Esta zona del pie está conformada por siete huesos, dos formando la articulación del tobillo (astrágalo y calcáneo), cuatro ubicados distalmente (cuboides, 1°, 2° y 3° cuneiforme) en relación a los cinco huesos metatarsianos (MT) y el restante entre ambos grupos (escafoides) (Fig. 2.30).

Astrágalo: Articula con la tibia y el peroné formando el tobillo y se asienta sobre el calcáneo, articulando distalmente con el escafoides. Tiene un cuerpo con cara convexa superior, una cóncava inferior y una cabeza redondeada distal.

Calcáneo: Es el hueso más grande del pie, articula con el astrágalo en su cara superior y con el cuboides distalmente. Presenta además una tuberosidad posteroinferior que forma el talón.

Escafoides: Presenta una notable concavidad proximal que permite la articulación con el astrágalo. En su superficie distal se observan dos pequeñas crestas que dividen la carilla en tres, una para cada cuneiforme.

1° cuneiforme: El más grande de los tres, con forma de cuña, de posición medial, articula con el escafoides en su base, distalmente con el MT2 y lateralmente lo hace con el 2° cuneiforme.

2° cuneiforme: El más pequeño, con forma de cuña, rodeado y articulando con el escafoides en su base, distalmente con el MT2 y lateralmente lo hace con el 1° y 3° cuneiforme.

3° cuneiforme: De tamaño intermedio, con forma de cuña, ubicado en el centro del pie, articula con el escafoides en su base, distalmente con el MT2, MT3 y MT4 y lateralmente lo hace con el 2° cuneiforme y el cuboides.

Cuboides: Hueso cuadrangular, de posición lateral, vincula al calcáneo con los MT 4 y 5, además de articular con el escafoides y el 3° cuneiforme, por lo cual presenta carillas articulares en gran parte de su superficie.

Metatarso: Son cinco huesos: MT1, correspondiente al dedo 1 o pulgar hasta MT5 correspondiente al dedo 5, todos los cuales articulan con el MT adyacente. Son huesos tubulares, con extremos proximales más cuadrangulares y distales más redondeados que articulan con sus respectivas falanges. El MT1 es el más singular, dado que es mucho más corto y robusto que los demás. Articula con el 1° cuneiforme en su cara basal. El MT2 y MT3 son muy parecidos y articulan en su cara basal con el 3° cuneiforme. El MT4 es más corto y articula basalmente con el cuboides, mientras que el MT5 presenta una proyección basal no articular distintiva, además de una carilla para la articulación con el cuboides.

Falanges: Son huesos tubulares, más pequeños que los MT, y se dividen en proximales (con una base cóncava para la articulación con los MT), intermedios (el cual está ausente en el dedo 1) y distales (con un extremo distal aplanado), siendo los intermedios y laterales mucho menores a las falanges de la mano.

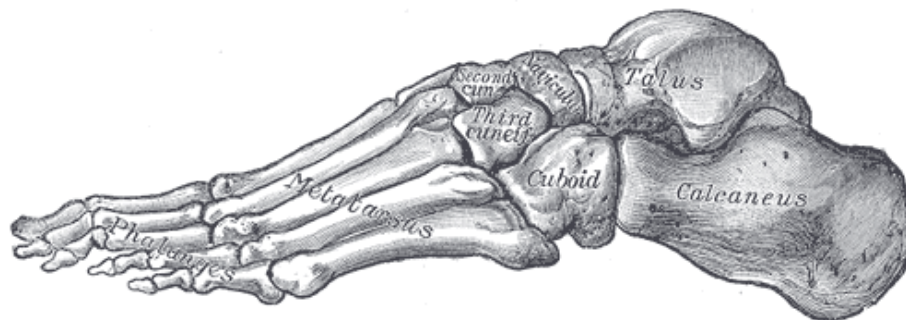


Figura 2.30. Pie izquierdo. Vista lateral.

Histología y Anatomía dental

Las piezas dentarias presentan una gran dureza de sus tejidos lo que probablemente se asocia a que han evolucionado en un medio agresivo como lo es la cavidad oral, expuestas a variaciones en el pH de la saliva, a distintos agentes abrasivos y sobre todo a las fuerzas mecánicas producidas durante la masticación.

La dentición humana presenta las características estructurales y funcionales propias de la dentición de mamíferos omnívoros, con piezas dentarias de diferente morfología (heterodoncia) y dos generaciones dentarias, una decidua y una permanente (difiodoncia), que se suceden durante el desarrollo.

La dentición decidua comienza su formación tempranamente en la vida prenatal y consta de 20 elementos dentarios, que presentan diferencias en tamaño y en forma como adaptación para cumplir distintas funciones durante la masticación. A partir de los 6 años de edad aproximadamente comienza el proceso de exfoliación, en el que la dentición decidua es sustituida por la dentición permanente, constituida esta última por un total de 32 piezas dentarias. Durante el reemplazo de la dentición decidua por la permanente se presenta un periodo de transición donde existe una dentición mixta, caracterizada por la presencia en la cavidad oral de elementos de ambas generaciones dentarias, y que se extiende aproximadamente entre los 6 y 12 años de edad.

Como ya mencionamos, la cavidad oral está constituida por dos arcadas, el *maxilar superior* o arcada superior, es una parte fija al cráneo y representa el componente estacionario del sistema masticatorio, y la *mandíbula* o arcada inferior, suspendida y unida al maxilar superior mediante músculos, ligamentos y tejidos blandos que le proporcionan la movilidad necesaria para realizar su función masticatoria (Fig. 2.31). Entre ambas arcadas se puede establecer un plano imaginario horizontal y un plano perpendicular o línea media, de tal manera que la cavidad oral queda dividida en cuatro cuadrantes, superior derecho, superior izquierdo, inferior derecho e inferior izquierdo. De esta manera, las denticiones decidua y permanente presentan 5 y 8 piezas dentarias respectivamente en cada cuadrante.

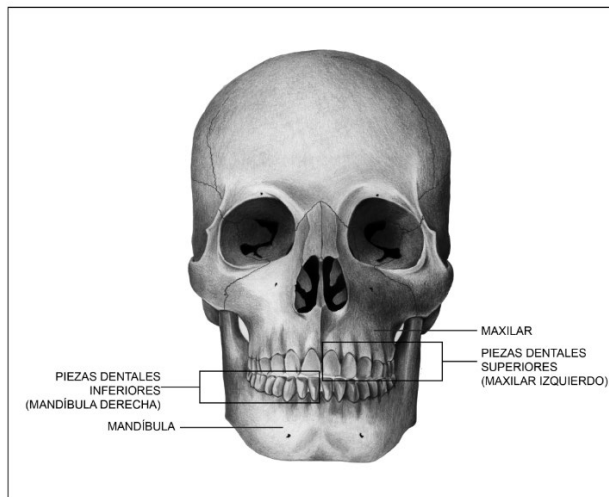


Figura 2.31. Ubicación de las piezas dentales en el cráneo.

Regiones anatómicas

Desde un punto de vista anatómico, todas las piezas dentarias están formadas por dos regiones bien delimitadas, corona y raíz, y el límite entre ellas se denomina cuello del diente. Las piezas dentarias deciduas y permanentes difieren en la morfología de sus coronas y raíces, presentando las deciduas dimensiones más pequeñas, coronas más bajas y redondeadas y un menor espesor de sus tejidos. Asimismo, las raíces de los molares deciduos son más cortas y en el caso de los molares son curvas, lo que permite el desarrollo de la dentición permanente.

La corona anatómica representa la parte de la pieza dentaria constituida por dentina en su parte interna y recubierta externamente por esmalte, mientras que la corona clínica o funcional es un término utilizado para referirse a la parte de la corona que es visible en la cavidad oral.

Por otro lado, la raíz anatómica es la parte del diente formada por dentina en su interior y cubierta por cemento, mientras que la raíz clínica es aquella que forma parte del aparato de inserción o periodoncio (ligamento periodontal, cemento y hueso alveolar) para mantener al diente dentro del alvéolo. Las raíces de los dientes presentan morfología conoide o piramidal, y los dientes anteriores generalmente poseen una sola raíz (uniradiculares), mientras que los posteriores pueden ser de raíz bifurcada, trifurcada o multiradiculares. La raíz es la última parte del diente que se calcifica, y termina su mineralización después de la erupción del diente.

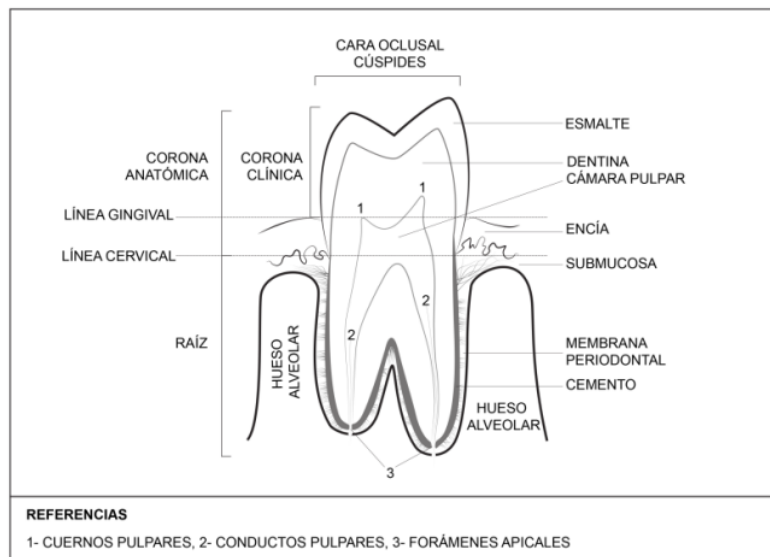


Figura 2.32. Corte transversal de una pieza dentaria.

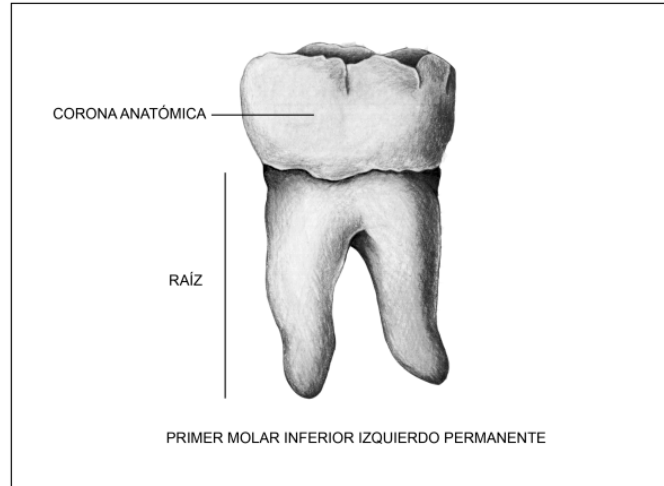


Figura 2.33. Partes del diente

Caras del diente

Los dientes tienen cuatro caras paralelas a un eje longitudinal que pasa por el centro de la pieza y por ello se las denomina axiales. De ellas, dos entran en contacto con dientes contiguos y se las denomina *proximales*: una *mesial* (más próxima a la línea media) y una *distal* (más distante respecto a la línea media). Las restantes dos son las *caras libres*, la *labial* es aquella que está en contacto con la mucosa interna de los labios (dientes anteriores) o el vestíbulo (dientes posteriores), mientras que la cara opuesta a ella es la *lingual* (dientes inferiores) o *palatal* (dientes superiores). Los dientes también presentan dos caras que son perpendiculares al eje longitudinal, una que en dientes anteriores se llama *incisal* (superficie del diente que incide o corta) y en dientes posteriores *oclusal* (superficie que ocluye y tritura), en tanto que la otra se denomina *apical* por encontrarse en el extremo del ápice de la raíz (Fig. 2.34).

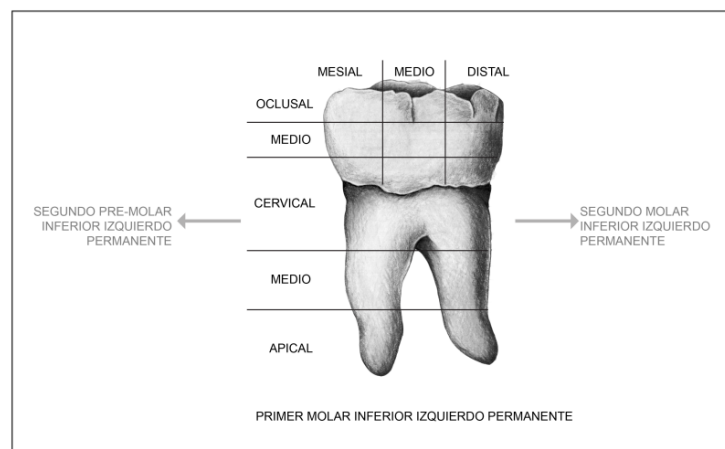
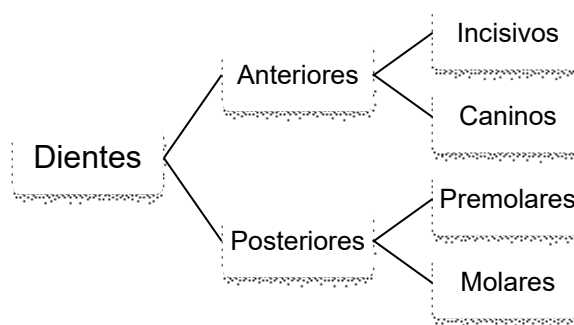


Figura 2.34. Caras del diente.

Tipos de dientes

Los dientes reciben el nombre según la posición que ocupan en las arcadas dentarias y la función que desempeñan y de acuerdo a ello se pueden identificar cuatro tipos de dientes, incisivos, caninos, premolares y molares:



Incisivos: grupo formado por ocho dientes, cuatro superiores y cuatro inferiores, dos en cada cuadrante (central y lateral). Sus coronas presentan 6 caras, 4 axiales, un borde incisal y uno cervical. De las cuatro caras axiales, la bucal y la lingual son libres y presentan forma trapezoidal. Las caras bucal y lingual convergen hacia incisal, formando el borde cortante donde se incluyen los mamelones en los dientes recién erupcionados. La raíz es única y tiene forma conoide o de pirámide cuadrangular con un vértice llamado ápice.

Caninos: grupo formado por 4 dientes, uno en cada cuadrante, tanto en la dentición decidua como en la permanente. Son los dientes con las raíces más largas de toda la dentadura, proporcionándole un gran anclaje. El tipo de raíz le da una forma especial al hueso de soporte, formándose la eminencia canina.

Premolares: grupo formado por 8 dientes, 2 en cada cuadrante, denominados primer y segundo premolar. Estos dientes sólo existen en la dentición permanente y poseen una cara oclusal o masticatoria que presenta eminencias y depresiones características. Cumplen la función de iniciar el proceso de trituración de los alimentos.

Molares: grupo formado en la dentición decidua por 8 dientes que corresponden 2 a cada cuadrante y se llaman primer y segundo molar. En la dentición permanente, el grupo de molares está formado por 12 dientes, 3 en cada cuadrante, y se llaman primer, segundo y tercer molar. En ambas generaciones dentarias los molares superiores generalmente tienen 3 raíces, de las cuales 2 están en bucal y una en lingual, en tanto que, los molares inferiores tienen 2 raíces, colocadas una en mesial y otra en distal. Su configuración oclusal es más compleja que los premolares, ya que poseen más eminencias y depresiones: dentro de las eminencias hay cúspides mesiales de mayor tamaño que las distales, y las cúspides bucales son de mayor volumen que las linguales. Las principales cuatro cúspides de molares superiores se denominan:

- Paracono: cúspide mesio-bucal
- Protocono: cúspide mesio-lingual

- Metacono: cúspide disto-bucal
- Hipocono: cúspide distolingual

Por otro lado, las principales cinco cúspides de molares inferiores son:

- Protocónido: cúspide mesio-bucal
- Metacónido: cúspide mesio-lingual
- Hipocónido: cúspide centro-bucal (entre la mesiobucal y distobucal)
- Entocónido: cúspide disto-lingual
- Hipoconúlido: cúspide disto-bucal

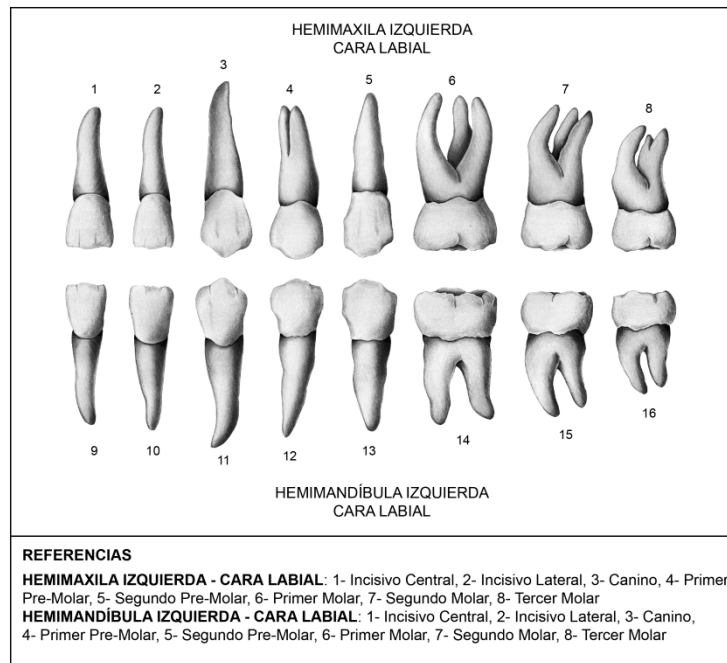


Figura 2.35. Tipos de dientes.

Nomenclatura

Dentición decidua

- Incisivo central: Primer diente después de la línea media.
- Incisivo lateral: Segundo diente después de la línea media.
- Canino: Tercer diente después de la línea media.
- Primer molar: Cuarto diente después de la línea media.
- Segundo molar: Quinto diente después de la línea media.

Dentición permanente

- Incisivo central: Primer diente después de la línea media.
- Incisivo lateral: Segundo diente después de la línea media.
- Canino: Tercer diente después de la línea media.
- Primer premolar: Cuarto diente después de la línea media.

- Segundo premolar: Quinto diente después de la línea media.
- Primer molar: Sexto diente después de la línea media.
- Segundo molar: Séptimo diente después de la línea media.
- Tercer molar: Octavo diente después de la línea media.

Rasgos anatómicos de la dentición

Los dientes tienen puntos de referencia o marcas anatómicas:

Cíngulo: protuberancia suave, convexa o redondeada en la cara lingual o palatal de dientes anteriores cerca del margen cervical (línea de unión entre raíz y corona).

Cresta: elevación lineal que se encuentra en la superficie oclusal de premolares y molares.

Cresta marginal: eminencia de forma alargada que une cúspides y refuerza la estructura oclusal de los dientes, también limita la fosa lingual de los dientes anteriores.

Cúspides: Elevaciones anatómicas en la superficie oclusal de dientes posteriores. Pueden ser:

- Cúspide piramidal de base cuadrangular: formada por cuatro planos inclinados o vertientes, constituyen las cúspides vestibulares de molares y premolares.
- Cúspide piramidal de base triangular: formada por tres planos inclinados o vertientes, constituyen las cúspides linguales o palatinas de molares y premolares.
- Cúspide conoide: tiene su base circular, se encuentra formando cúspides linguales o palatinas de premolares y molares.

Fisura: rotura o falla del esmalte, se puede presentar en el fondo de un surco, o en la superficie labial de los dientes siguiendo las líneas de unión de los lóbulos.

Fosa: depresión o concavidad poco profunda, redondeada e irregular en la superficie lingual de dientes anteriores y en la oclusal de dientes posteriores.

Lóbulo: centro de crecimiento que se desarrolla dentro de criptas óseas donde se fusiona dejando huellas denominadas líneas de unión de los lóbulos. En los dientes posteriores, esas líneas se convierten en profundos surcos en las superficies oclusales.

Mamelón: protuberancia que forma el borde incisal de dientes anteriores recién erupcionados. Debido al desgaste, los mamelones desaparecen poco después de la erupción.

Surco: depresión natural en la superficie oclusal, corresponden a los sitios de unión de los lóbulos durante el desarrollo embriológico, marcando el límite entre las cúspides.

Tejidos dentarios

Aunque los dientes varían considerablemente en morfología su estructura histológica es similar. Presentan 4 tejidos básicos de los cuales 3 son tejidos duros mineralizados y constituyen la cubierta del cuarto tejido llamado pulpa, que está situado en la porción central del diente, en una cavidad llamada cámara pulpar. En un diente recién erupcionado dicha cámara es amplia, aunque con el

tiempo, los estímulos externos y la edad producen una reducción de su tamaño hasta llegar casi a desaparecer. El foramen apical que se encuentra en el vértice del ápice de la raíz, es el sitio por donde ingresa el paquete vasculonervioso que nutre y da vitalidad a la pulpa. Los 3 tejidos mineralizados de los dientes son el esmalte, la dentina y el cemento.

Esmalte: Es el tejido más duro del organismo y se encuentra recubriendo la totalidad de la corona dentaria. Esto se debe a que está conformado por cristales de hidroxiapatita altamente mineralizados, organizados en prismas que se disponen en hileras de manera circunferencial al eje longitudinal del diente. El esmalte maduro consiste principalmente en sustancia inorgánica (96%) y solo presenta una pequeña proporción de compuestos orgánicos (4%).

El proceso de mineralización del esmalte está definido por ciclos periódicos en la actividad secretora de los ameloblastos, células secretoras de la matriz, que alterna periodos de crecimiento rápido y lento, y tiene como consecuencia la formación de marcadores microestructurales en el tejido. Los mismos guardan registro del patrón de crecimiento y se originan como resultado de distintos grados de mineralización y procesos que incluyen la interrelación entre el esmalte y la dentina subyacente o la periferia medioambiental.

Una vez formado, el tejido no se remodela, y por ello, estos marcadores se preservan en el tejido y constituyen un registro cronológico detallado que puede ser utilizado como fuente de información precisa sobre el tiempo de formación de las coronas dentarias y eventos de estrés ocurridos durante el crecimiento.

Dentina: Constituye el eje estructural del diente y comienza a formarse brevemente antes que el esmalte, delimitando la morfología de la corona y el número de cúspides y raíces de cada pieza dentaria. En la corona se encuentra recubierta por esmalte y en la raíz por cemento, y rodea y protege a la pulpa que es el único tejido blando del diente. La unión entre esmalte y dentina se denomina conexión amelodentinaria (CAD) y la unión entre cemento y dentina se denomina conexión cementodentinaria (CCD).

La dureza de este tejido es menor que la del esmalte y varía entre los distintos tipos de dientes y entre la corona y la raíz, presentando un 35% de matriz orgánica y un 65% de sales minerales. La matriz inorgánica está compuesta por cristales de hidroxiapatita similares químicamente a los del esmalte, aunque son más pequeños y delgados con una mayor semejanza a los que aparecen en el tejido óseo. La dentina se diferencia del esmalte, por ser un tejido dinámico (metabólicamente activo), lo que permite que se forme tejido dentinario durante toda la vida y que pueda repararse cuando sufre algún daño.

En la estructura de la dentina se pueden identificar dos componentes principales: la matriz mineralizada y los túbulos dentinarios, que se encuentran en todo el espesor del tejido y alojan a las prolongaciones citoplasmáticas de los odontoblastos (procesos odontoblásticos). Estas células producen la matriz colágena de la dentina, participan en la calcificación de la misma, y son responsables de la formación y mantenimiento del tejido.

La formación de la dentina comienza en la región donde se desarrollarán las futuras cúspides o bordes incisales de las piezas dentarias, y luego avanza en dirección cervical para conformar la dentina coronaria. Una vez formada esta dentina, el proceso continúa en sentido apical con el depósito de la dentina radicular.

Cemento: constituye una capa delgada, amarilla pálida de tejido calcificado que cubre la dentina de la porción radicular de la pieza dentaria y tiene como función principal anclar las fibras del ligamento periodontal a la raíz. Está formado por células, cementoblastos y cementocitos, y una matriz calcificada que es más blanda y permeable que la dentina y se elimina fácilmente por abrasión cuando la raíz queda expuesta en la cavidad oral. Carece de irrigación e inervación y su espesor varía con la edad debido a la constante depositación de nuevas capas de tejido.

En raíces en desarrollo suele haber una capa continua de cementoblastos activos en toda su extensión, sin embargo, en dientes con su raíz completamente formada, se encuentran cementoblastos activos a partir del tercio medio o solo en el tercio apical. Una vez que los cementoblastos quedan incluidos en la matriz mineralizada se denominan cementocitos y se alojan en cavidades llamadas cementoplastos o lagunas. Otras células que pueden encontrarse asociadas al cemento son los odontoclastos o cementoclastos que son células reabsortivas que se localizan en la proximidad de la superficie externa del cemento y son importantes, por ejemplo, durante la resorción radicular de los dientes deciduos.

Referencias

- Avery J. y Chiego D. (2007). *Principios de Histología y Embriología bucal con orientación clínica*. Elsevier:: Madrid.
- Brothwell D. (1987). *Desenterrando huesos. La excavación, tratamiento y estudio de restos del esqueleto humano*. Caps. 2 y 3. Fondo de Cultura Económica: México.
- Desántolo B. (2013). *Validación metodológica para la estimación de edad en restos óseos humanos adultos: análisis histomorfométrico*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/27879>
- Geneser F. y col. (2015). *Histología*. 4ta. ed. Ed. Panamericana, Buenos Aires.
- Latarjet L (1988). *Anatomía Humana*. Salvat: Buenos Aires.
- Petrone S. (2021). *Variación morfométrica de la dentición decidua en el período fetal e infantil y evaluación de los tejidos dentarios: Influencia del sexo y la edad en una colección osteológica documentada*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de La Plata. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/130098>
- Ross MH, Pawlina W. (2012). *Histología Texto y Atlas Color con Biología Celular y Molecular*, 6ta ed. Ed Panamericana: Buenos Aires.

Rouvière H, Delmas A (1999). *Anatomía humana descriptiva, topográfica y funcional*. 10ma.Ed. Mas-son: Buenos Aires.

White TD, Falkens P (2005). *The human bone manual*. Elsevier: Londres.

Referencias de las imágenes

Figuras 2.1, 2.2, 2.3, 2.6, 2.12, 2.13, 2.14, 2.15, 2.16, 2.17, 2.18, 2.19, 2.20, 2.21, 2.22, 2.24, 2.25, 2.26, 2.28, 2.29, 2.30, Imágenes de dominio público. Excepto las Figuras 2.1, 2.2, 2,3 y 2,16 todas las demás son autoría de Henry Vandyke Carter y un autor más - Henry Gray (1918) *Anatomy of the Human Body*. Bartleby.com.

Fuentes:

- 2.1 https://commons.wikimedia.org/wiki/File:603_Anatomy_of_Long_Bone.jpg?uselang=es
- 2.2 https://es.m.wikipedia.org/wiki/Archivo:605_Compact_Bone_esp.jpg
- 2.3 https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Axial_skeleton_diagram_es.svg#mw-jump-to-license.
 Autora: Mariana Ruiz Villarreal
- 2.6 https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Gray%27s_Anatomy_plates_of_bones#/media/File:GA111.gif
- 2.12 https://es.wikipedia.org/wiki/Foramen_intervertebral#/media/Archivo:Gray95.png
- 2.13 <https://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Gray117.png>
- 2.14 <https://es.wikipedia.org/wiki/Costilla#/media/Archivo:Gray112.png>
- 2.15 <https://es.wikipedia.org/wiki/Costilla#/media/Archivo:Gray122.png>
- 2.16 https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/90/Appendicular_skeleton_diagram_blank.svg Autora: Mariana Ruiz Villarreal
- 2.17 <https://es.wikipedia.org/wiki/Clav%C3%ADcula#/media/Archivo:Gray200.png>
- 2.18 <https://es.wikipedia.org/wiki/Clav%C3%ADcula#/media/Archivo:Gray201.png>
- 2.19 <https://es.wikipedia.org/wiki/Esc%C3%A1pula#/media/Archivo:Gray202.png>
- 2.20 <https://es.wikipedia.org/wiki/H%C3%BAmero#/media/Archivo:Gray207.png>
- 2.21 <https://es.wikipedia.org/wiki/H%C3%BAmero#/media/Archivo:Gray208.png>
- 2.22 [https://es.wikipedia.org/wiki/Radio_\(hueso\)#/media/Archivo:Gray213.png](https://es.wikipedia.org/wiki/Radio_(hueso)#/media/Archivo:Gray213.png)
- 2.24 <https://es.wikipedia.org/wiki/Pelvis#/media/Archivo:Gray242.png>
- 2.25 <https://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Gray235.png>
- 2.26 https://es.wikipedia.org/wiki/Hueso_coxal#/media/Archivo:Gray236.png
- 2.28 <https://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Gray258.png>
- 2.29 <https://es.wikipedia.org/wiki/Tibia#/media/Archivo:Gray259.png>
- 2.30 <https://es.wikipedia.org/wiki/Pie#/media/Archivo:Gray291.png>

CAPÍTULO 3

Núcleos temáticos en Antropología Biológica

Fabián A. Quintero

Algunas consideraciones preliminares sobre el tiempo

Los postulados de Prigogine, sobre la naturaleza irreversible del tiempo quizá no solo sean una propuesta de la racionalidad frente a los procesos físicos derivados de la termodinámica sino, además, un sinceramiento de la naturaleza de la experiencia. El conocimiento, la percepción, los sentidos no son posibles en un universo donde el tiempo pueda ser reversible. Esta concepción referente a la termodinámica y los procesos irreversibles la veremos con mayor profundidad al tratar el tema de envejecimiento. Por ahora solo tomaremos el postulado de que todo proceso implica tiempo y por lo tanto irreversibilidad. Este principio establece las bases para comprender que, aunque algunos procesos como la adaptación fisiológica pueden restablecer el sistema biológico a un estado de equilibrio similar al anterior a la perturbación, el nuevo estado resultante no es idéntico al original. Más bien, se configura como un estado nuevo con valores de equilibrio que guardan similitud con los originales, pero que reflejan una transformación intrínseca.

1. El Conceptos de evolución biológica

Se atribuye a Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) el primer gran avance hacia la teoría evolutiva moderna al proponer un mecanismo por el cual podría tener lugar el cambio gradual de especies y el principio de que estas comenzaron siendo simples, volviéndose más complejas a lo largo del tiempo. Afirmó antes que nadie el vínculo que une a todos los seres vivos, la idea de que a partir de un único ser original (una idea que Buffon entrevió, pero rechazó), el tiempo ha producido toda la serie de seres vivos que conocemos. Fue además el primero en expresar la idea del parentesco entre el hombre y otras formas vivientes. Si bien en su momento estas ideas fueron objeto de severas

críticas (sobre todo por parte de Cuvier), unas décadas después fueron retomadas por otros autores dándole el peso que merecían.

Contemporáneamente a Lamarck, otros autores se encontraban generando conocimientos que servirían de base a una nueva forma de estudiar a los seres humanos. Uno de los autores de importancia en la historia de la antropología biológica es Johann Friedrich Blumenbach (1752-1840), naturalista, médico y antropólogo alemán que se ocupó del estudio de la morfología de los diversos grupos humanos según el método de la anatomía comparada y a quien se le atribuye ser el creador de la llamada antropología física. Blumenbach es ampliamente reconocido por los historiadores de la ciencia por sus contribuciones fundamentales a la historia natural. Si a alguien se le atribuye a menudo la fundación de algún tipo de estudio científico de la raza, ese es Blumenbach. En la tercera edición de su obra *On the natural variety of mankind* (1795), Blumenbach identifica cinco variedades de humanos: “caucásico”, “mongol”, “etíope”, “americano” y “malayo”, y describe la variedad “americana” como “cobriza”. Para este autor, aunque creacionista, las variedades humanas eran maleables y con el tiempo podían transformarse unas en otras dadas ciertas condiciones ambientales.

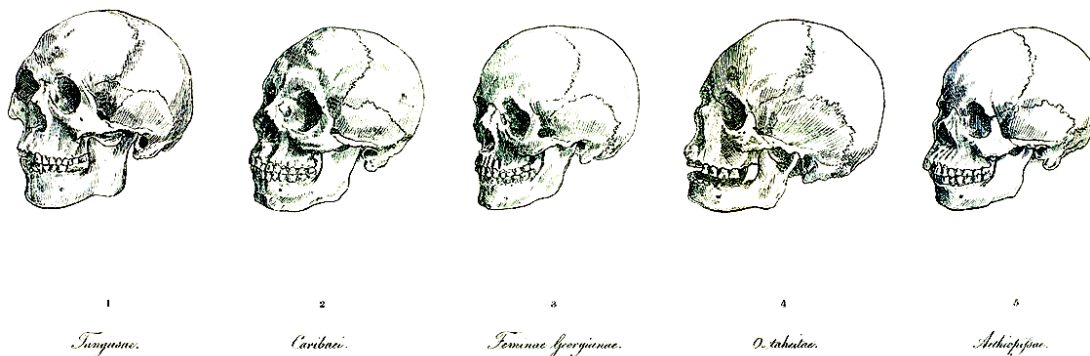
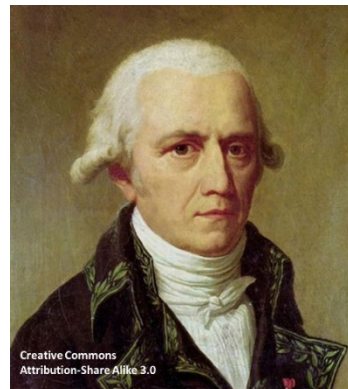


Figura 1. Las cinco razas humanas según Blumenbach. (1795) Cinco cráneos etiquetados *Tungusae*, *Caribaei*, *Feminae Georgianae*, *O-tahitae*, *Aethiopsiae*, presumiblemente sirviendo como especímenes para las razas mongola, americana, caucásica, malaya y etíope. Autor Johann Friedrich Blumenbach. Esta obra ha sido identificada como libre de las restricciones conocidas en virtud del derecho de autor, incluyendo todos los derechos conexos. Tomado de: https://es.m.wikipedia.org/wiki/Archivo:Blumenbach%27s_five_races.JPG#file

Es relevante aclarar algunas ideas de Blumenbach quien enfatizó que, si bien hay mucha variación dentro de cada uno de los cinco tipos, no hay una clara división y todas las variedades pertenecen a una única especie. La clasificación de Blumenbach, con diversos matices dependiendo de la ideología de los autores que lo interpretaron, fue aceptada prácticamente hasta mediados del siglo XX. Blumenbach fue uno de los autores que inicia los criterios craneométricos y somatométricos del análisis en antropología, imponiendo la idea de sostener la rigurosidad en mediciones para poder explicar diferencias entre los grupos.

La evolución darwiniana

Los autores enmarcados en disciplinas biológicas naturales que comienzan en el siglo XVII, llegando prácticamente hasta mediados del siglo XIX, se encuentran en un contexto histórico muy particular, un mundo inmerso en revoluciones que implican mudanzas profundas en la organización social, la economía, la tecnología y sobre todo cambios profundos en la forma de ver y entender el mundo.

En ese contexto está inmerso Charles Darwin (1809-1882), naturalista inglés conocido por su teoría de la evolución de las formas vivas. De hecho, su obra más famosa es el libro denominado “El Origen de las Especies”, quizás la obra más importante que se haya escrito sobre el mundo natural.

Para empezar, podríamos decir simplemente que Darwin es un autor que cambia la forma de ver la naturaleza a partir de ideas que son bastante simples pero que se derivan de un conocimiento profundo de otros académicos y naturalistas. La idea de la evolución no era una novedad en su época. Lamarck había elaborado una teoría (el transformismo) y algunos otros autores venían sosteniendo algunas ideas evolutivas, como por ejemplo las de Erasmus Darwin (el abuelo de Charles Darwin), quien según King-Hele (1998), conocía bien el mecanismo de la selección natural, pero pensaba que no era lo suficientemente poderosa para impulsar el proceso de evolución si el medio ambiente permanecía estable. Erasmus creía que los cambios en las especies solo ocurrirían en respuesta a cambios en el clima o el suministro de alimentos. Las ideas de Erasmus quedaron en silencio por varias décadas, hasta que su nieto le dio forma de teoría.

Paralelamente, en otras disciplinas se estaban desarrollando teorías que fueron publicadas y difundidas en el ambiente intelectual de la época. Estas teorías servirían a Darwin para argumentar sólidamente la defensa de su propia teoría. Una de esas obras es el libro “Principios de geología” de Charles Lyell, la encarnación de un argumento científico complejo basado en sus propias investigaciones y elaborado al calor de los debates en la Sociedad Geológica y los encuentros geológicos internacionales de la década de 1820. Se trata de una obra fundamental que establece las bases de la geología moderna bajo la hipótesis de que la tierra se había formado durante extensos períodos de tiempo a partir de las mismas fuerzas físicas que hoy rigen todos los fenómenos geológicos tales como la erosión, inundaciones, terremotos, volcanes y mareas. Sus ideas se apoyan en la obra de James Hutton que en 1788 había publicado su “Teoría sobre la Tierra”, donde proponía el principio del uniformismo que establece que las leyes físicas, químicas y biológicas que actúan hoy, lo habían hecho también en el pasado geológico. Estas versiones se encontraban en oposición a otra idea aceptada en la época que era el catastrofismo, le dieron una escala temporal enorme a las explicaciones de lo que había ocurrido en el mundo desde sus orígenes.

Thomas Malthus, fue un clérigo anglicano y erudito británico, economista destacado de su época y uno de los primeros demógrafos. En el año 1798, publicó el “Ensayo sobre el principio de la población”, donde propuso que el crecimiento de la población humana constituía un problema potencial

ya que la población aumenta en progresión geométrica, mientras que la producción de alimentos sólo lo puede hacer en progresión aritmética. Esto llevaría con el transcurso del tiempo a la escasez de alimentos a nivel mundial. Malthus no veía la manera en que las poblaciones humanas pudieran eludir el peso de una “ley que abarca y penetra toda la naturaleza animada”. Esta limitación en los recursos era muy bien conocida en la época, sobre todo en especies animales con reproducción rápida, como las langostas y los roedores, proclives a incrementos poblacionales explosivos. Si, por ejemplo, algunos roedores tuviesen un incremento de su población con “recursos ilimitados”, en pocas generaciones desbordarían todos los territorios que habitan. Los roedores pequeños como los de las especies *Mus musculus* o *Microcavia australis*, poseen una alta tasa reproductiva y un ciclo de vida corto, lo que favorece un incremento rápido y exponencial de su población. El factor limitante para esas poblaciones son los predadores y los recursos que, ante el incremento descontrolado de la población, se agotan. De esta manera, si bien el potencial reproductivo es alto, la mortalidad también lo es. Esto hace que, en la vida silvestre, las poblaciones se mantengan en un número limitado de individuos.

Las ideas de Malthus entonces, no constituían rarezas teóricas, sino más bien, ideas derivadas del sentido común de su época.

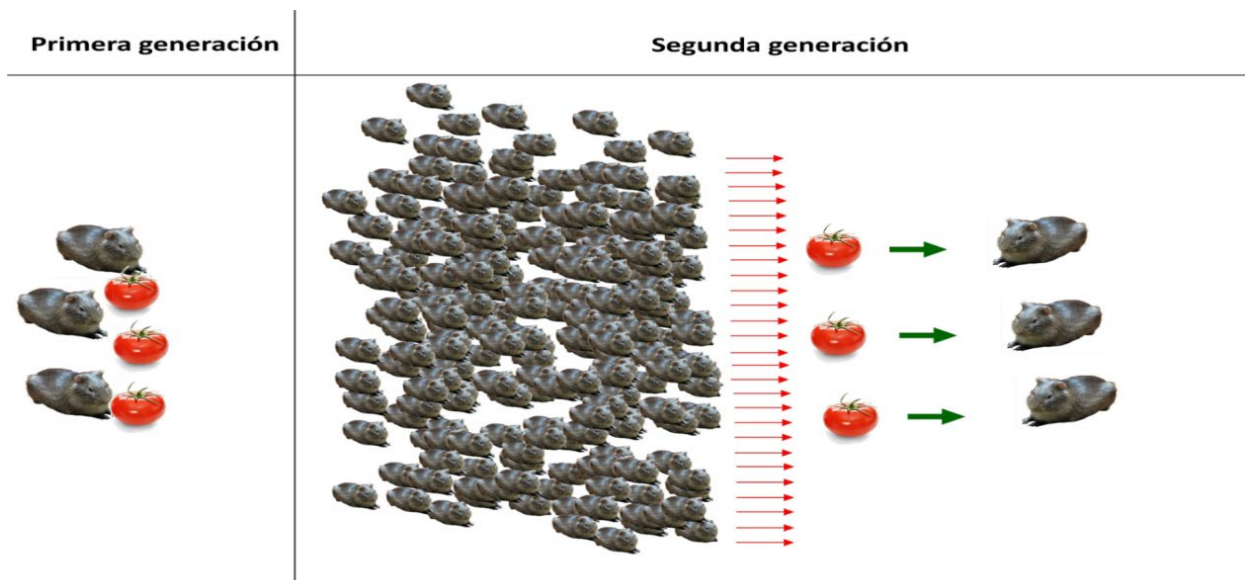


Figura 2. El factor limitante para las poblaciones de roedores son los predadores y los recursos que, ante el incremento descontrolado de la población, se agotan. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Ninguna de estas teorías hubiese abonado a una idea mayor si no hubiese sido por un hecho fundamental en la vida de Charles Darwin, el viaje alrededor del mundo (durante cinco años) que emprendió en el HMS Beagle, un bergantín que zarpó de Plymouth el 27 de diciembre de 1831 al mando del capitán Robert Fitz Roy. Durante ese largo viaje, Darwin recolectó enorme cantidad de muestras, hizo muchísimas anotaciones científicas relativas a biología, geología y antropología de

cada una de las regiones que iba visitando. Estas anotaciones fueron fundamentales porque son la base que le permitirían, años más tarde, componer su obra principal, “El origen de las especies”.

Las ideas principales de la teoría de la evolución de las especies, principal propuesta por Darwin, son pocas y simples.

- Nacen más individuos de los que pueden sobrevivir, hay un ambiente hostil en donde todos los que nacen van a tener que obtener recursos para llegar a la edad reproductiva (Figura 3).
- Los organismos al reproducirse tienen descendencia con una variabilidad aleatoria (se dan al azar), es decir, todas las crías de una camada - si bien se parecen a sus progenitores - tienen pequeñas diferencias entre ellas.
- De a) y b) se deriva que habrá una supervivencia diferencial, no todos van a poder sobrevivir y, por lo tanto, van a sobrevivir quienes sean más aptos para obtener los recursos y luchar por su vida.
- Estos individuos llegarán a edad reproductiva y muchos de ellos dejarán descendencia fértil (Figura 4).

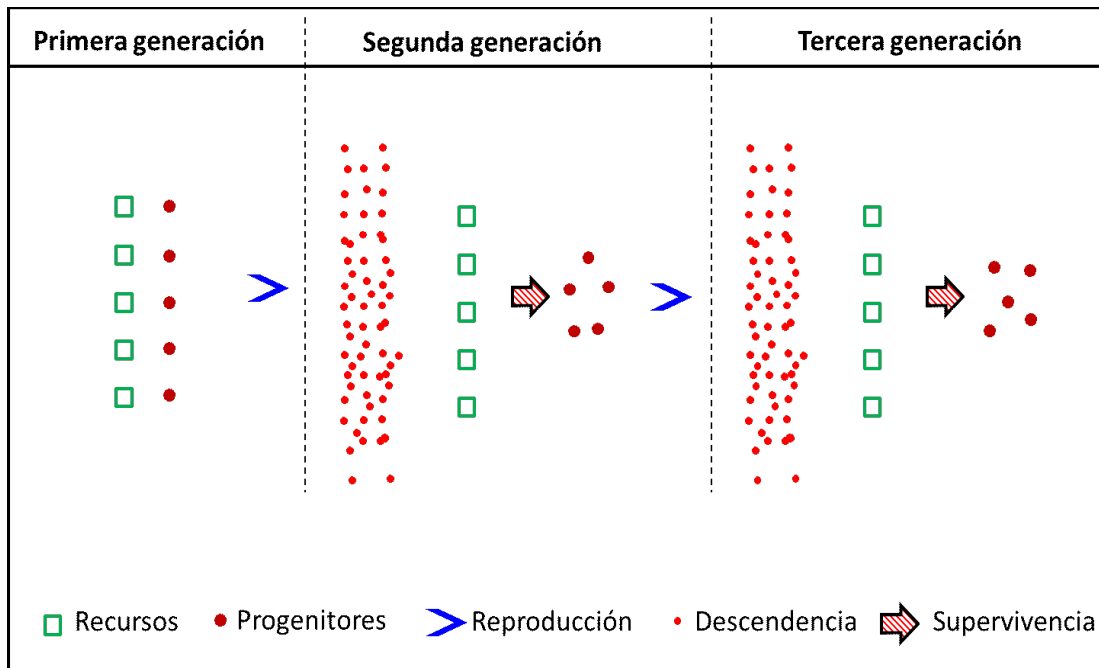


Figura 3. Nacen más individuos de los que los recursos pueden sostener, por lo cual no todos sobreviven para reproducirse. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

A este proceso Darwin lo llamo selección natural.

Después de haber introducido su mecanismo de selección natural, Darwin pasó el resto del trabajo demostrando cómo áreas diferentes (geología, paleontología, embriología, morfología, clasificación, entre otras) confirman la selección natural. Esta confirmación a partir del conocimiento de

otros campos del saber se conoce bajo el nombre de consiliencia de las inducciones, una idea tomada del filósofo y científico británico William Whewell (1794-1866).

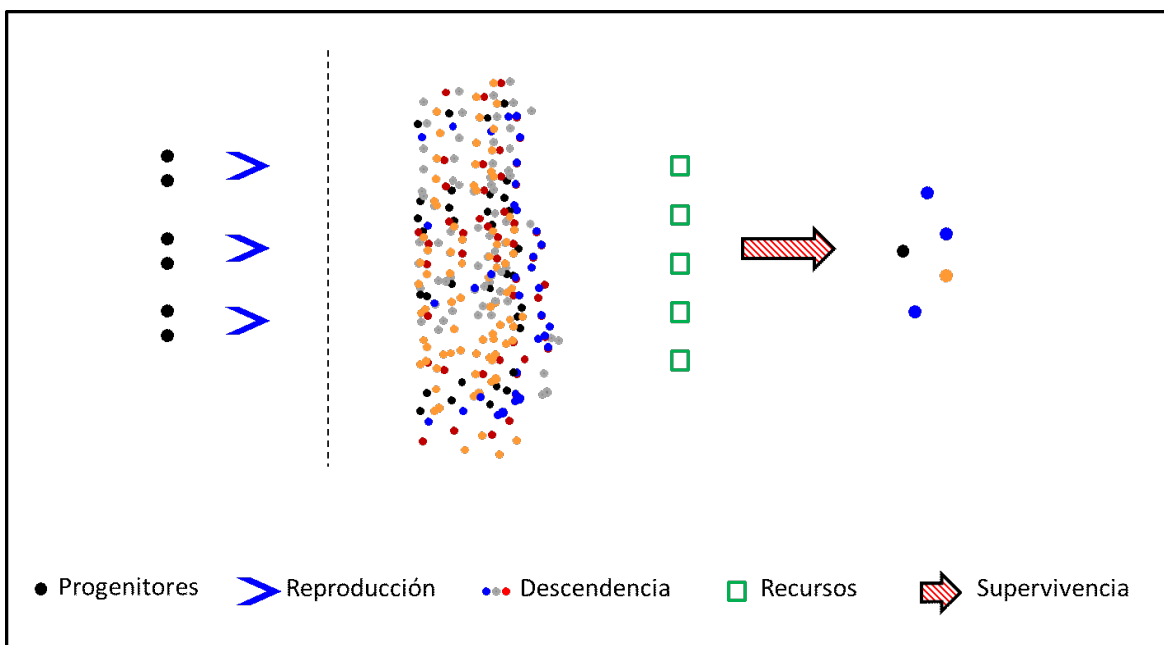


Figura 4. Efectos de la selección natural sobre la descendencia. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Para Whewell, el avance del conocimiento científico dependía de la adecuación progresiva entre los hechos y las ideas que los ponen en conexión. Es así que el proceso de “consiliencia de las inducciones” se da cuando un conocimiento obtenido de una clase de hechos (inducción) coincide con conocimiento obtenido de otra clase de hechos. Esta idea de Whewell le sirvió a Darwin para defender la teoría evolutiva cuando se lo desafiaba a dar explicaciones.

En resumen, Darwin viene a plantear que todas las formas que observamos han sido producidas por leyes que obran a nuestro alrededor tales como el crecimiento con reproducción, la herencia con variabilidad al azar, la lucha por la existencia y finalmente la selección natural. En palabras del propio Darwin, al reflexionar acerca de la enorme variedad de organismos que dependen entre sí de manera compleja, producida por las mismas leyes que rondan nuestro alrededor explicita: **“Estas leyes, tomadas en un sentido más amplio, son crecimiento con reproducción; herencia que casi va implícita en la reproducción; variabilidad, resultado de la acción directa é indirecta de las condiciones de vida y del uso y desuso: aumento en una proporción tan alta, que conduce á una lucha por la existencia, y como consecuencia, á la selección natural, la cual trae consigo la divergencia de carácter y la extinción de las formas menos mejoradas”** (Darwin, 1877; textual de la 1ra. traducción al castellano).

Una de las consecuencias de la teoría de la evolución por selección natural es que todo lo que se observa en la naturaleza desde una perspectiva científica naturalista empieza a tener otro sentido,

todos los organismos que comparten características similares están emparentados ya que descienden de un ancestro en común.

Sin embargo, a pesar de que la propuesta de Darwin es sencilla trae como problema a resolver la incorporación de la teoría evolutiva en los sistemas de clasificación. Desde esta teoría, los sistemas de clasificación ya no son casilleros donde ubicar el orden de lo creado, sino árboles que explican relaciones ancestro-descendiente y agrupaciones por asociaciones de parentesco.

Otras de las cuestiones a resolver después de Darwin es el papel que juegan los cambios y la persistencia durante el crecimiento y el desarrollo de los organismos, algo que denominamos actualmente ontogenia y que implica conocer cómo se da todo el proceso de desarrollo y qué relación tiene con la evolución. Como veremos más adelante en otros capítulos, la solución de este problema fue demorado durante décadas.

En cuanto a la antropología en particular, la teoría de Darwin tuvo un impacto que podríamos calificar como constitucional por dos cuestiones: primero se plantea un origen evolutivo de la especie humana a partir de otras formas de vida y segundo, se da cuenta de la variabilidad presente en la especie humana a partir de una teoría evolutiva. Esa nueva perspectiva modificó la matriz de todas las discusiones científicas acerca del origen de la humanidad.

2. Conceptos de adaptación, ontogenia y filogenia

Adaptación

En el campo de la antropología física, las explicaciones durante fines del siglo XIX y principios del siglo XX se basaban en una relación estricta entre sistemática y evolución, lo cual conformaba una concepción tipológica y descriptiva. Es así que las explicaciones derivaban de la descripción, catalogación y clasificación que constituían los procedimientos centrales para la explicación de la variación y por esto, durante este período, se dio el máximo desarrollo de las técnicas biométricas. Durante la primera mitad del siglo XX se fue dando un cambio sustancial en las formas de abordar la biología con avances notables en la genética, fisiología, bioquímica y endocrinología, entre otras disciplinas. Se consolidaron la genética de poblaciones y la ecología, con la consecuente aparición de una nueva forma de interpretar la evolución de las especies, actualmente denominada neoevolucionismo. Todo este conocimiento fue reconfigurando el corpus de la biología, lo que le trajo a la antropología nuevos desafíos. Por lo tanto, la antropología física necesitaba explicaciones que fuesen más allá de la sistemática y la tipología que dan cuenta de la variabilidad biológica pero no de los procesos que la originan. Esto abrió un enorme campo de interés en la antropología física, que incluyó diversas temáticas como por ejemplo los estudios de crecimiento y desarrollo, la adaptación a los diversos ambientes y la genética de poblaciones entre otros.

Sherwood Washburn, en 1951, hizo un llamado a una "Nueva Antropología Física", una migración de las prácticas de medición y clasificación hacia un enfoque en los procesos y mecanismos del cambio evolutivo, ya que la antropología había quedado rezagada respecto del nuevo campo de investigación de la neoevolucionismo.

El nuevo enfoque evolutivo incorporó los conocimientos de la genética bajo el axioma de que la composición genética de una población puede describirse en términos de frecuencias de genes y los cambios en estas frecuencias son causados por selección, mutaciones, deriva génica y migraciones dando como resultado la evolución. Las mutaciones y la migración son los mecanismos que introducen nuevos elementos genéticos en la población, pero estos nuevos elementos no son direccionados, son aleatorios. Es la selección del fenotipo - la adaptación de los animales a su entorno - la causa principal de cambio en las frecuencias génicas de una población con consecuencias evolutivas. Esta nueva perspectiva en antropología a la cual llamaremos "antropología biológica", al estar enfocada en fenómenos de interacción biológico-ambiental, es considerada esencialmente como ecológica (Pucciarelli, 1989). Es en este punto donde el concepto de adaptación se vuelve tan importante como el de evolución.

La adaptación es un concepto fundamental para nuestra comprensión de la evolución, pero el término ha resultado muy difícil de definir en una frase simple. Vermeij (1978, p. 3) ha ofrecido una de las definiciones más sucintas: "Una adaptación es una característica que permite a un organismo vivir y reproducirse en un entorno en el que probablemente no podría existir de otra manera". Podemos decir que la adaptación es un proceso que permite a los organismos adecuarse y sobrevivir a las fluctuaciones recurrentes del ambiente que habitan. Sin embargo, el término no tiene una concepción única, ya que puede ser considerada como:

- a) El resultado de la selección natural. Estamos refiriéndonos a un mecanismo por el cual la selección natural produce cambios en la constitución genética de una población de organismos, o en un conjunto de poblaciones de una especie. El cambio evolutivo elemental consiste en cambios en las frecuencias génicas en una población que da como resultado, a largo plazo, la especiación.
- b) El proceso de adecuación al medio. Refiere a todos los procesos fisiológicos que se dan desde la concepción hasta la muerte en un organismo (fenotipo) y que se ponen en juego para que pueda adecuarse a un medio ambiente determinado, sobrevivir y dejar descendencia. Dos conceptos centrales relacionados con el de adaptación son los de estrés ambiental y homeostasis. El estrés ambiental se define como cualquier condición que afecta el funcionamiento normal del organismo, mientras que la homeostasis es la capacidad del organismo de mantener un orden y equilibrio interno a pesar de los disturbios ambientales.

Ontogenia

La ontogenia es una rama de la biología que describe la progresión de estados vitales (desarrollo) de un organismo, desde la fecundación por la fusión de los gametos masculino y femenino, para la conformación de un cigoto en la reproducción sexual, pasando por la forma adulta y hasta su senescencia. El término también puede referirse al estudio de la totalidad de la vida de un organismo y ser entendido como el proceso por el cual una sola célula se convierte en un organismo compuesto por un conjunto de células con funciones y morfología distintas que componen tejidos, órganos y sistemas. Durante el desarrollo ontogenético y a partir de la célula original que se multiplica, se constituyen tejidos y órganos a través de procesos tales como el crecimiento por hiperplasia (mitosis) e hipertrofia (crecimiento del volumen celular), la diferenciación celular y la maduración.

Filogenia

En términos generales, la filogenia es la historia de la vida en el planeta, pero también es la disciplina que trata de dilucidar las relaciones de los parentescos evolutivos, que son aquellas relaciones que indican el grado por el cual dos o más organismos están relacionados a un ancestro común. Es por esto que muchas veces, la filogenia es representada como un árbol evolutivo que nos indica las relaciones ancestro-descendiente y, por ende, la historia evolutiva de los diferentes grupos o taxones. Una idea fundamental para la filogenia es la proposición, universalmente aceptada por la comunidad científica, de que plantas o animales de diferentes especies descienden de ancestros comunes. Sin embargo, la evidencia de tales relaciones es casi siempre incompleta, ya que la gran mayoría de las especies que han vivido alguna vez están extintas y relativamente pocos de sus restos se han conservado en el registro fósil. Por lo tanto, la mayoría de las filogenias son hipótesis y se basan en pruebas indirectas. Existen en la actualidad diversos métodos para establecer las relaciones de parentesco filogenético entre los distintos grupos, por lo cual también existen muchas hipótesis sobre el origen y la evolución de cada uno de ellos.

3. Los núcleos temáticos de la antropología biológica

Para Pucciarelli (1974), si se admite que la antropología estudia procesos en vez de cosas, entonces deben delimitarse conceptos centrales o "núcleos temáticos" que reflejen los objetivos buscados por la disciplina. Estos núcleos temáticos demarcan un campo con límites difusos, pero permiten globalizar un contenido teórico de la antropología biológica.

Para delimitar estos núcleos temáticos se han utilizado conceptos fundamentales de la biología que ya hemos previamente definido a saber: la ontogenia, la adaptación, la filogenia y la evolución. La adaptación y la evolución son dos conceptos fundamentales del neoevolucionismo y la separación entre estos dos conceptos es formal ya que son partes de un mismo proceso. Por otra parte, la filogenia y la ontogenia, en tanto procesos evolutivos (cambios con continuidad) implican también procesos de adaptación al medio. Desde esta lógica es posible demarcar cuatro núcleos temáticos que permiten definir el campo de la antropología biológica a partir de sus objetivos fundamentales. Estos núcleos temáticos quedan definidos como:



Figura 4. Núcleos temáticos de la Antropología Biológica. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

a) **Evolución Filogénica.** En Antropología biológica, estudia el origen, formación y desarrollo evolutivo general de la especie humana u hominización, que abarca el proceso de evolución biológica de la especie humana desde sus ancestros hasta la actualidad. Comprende todo lo referente a la evolución homínida en su aspecto biológico y a los criterios necesarios para su comprensión. Tiene como criterios de base los postulados de la evolución neodarwiniana que combina la teoría original de Darwin con los nuevos conocimientos en genética.

b) Según esta teoría, la evolución se define como un cambio en la frecuencia de los alelos de una población a lo largo de las generaciones. Los cambios son causados por diferentes mecanismos, tales como la selección natural, la deriva genética, la mutación y la migración o flujo genético.

El estudio de la hominización implica un análisis interdisciplinario con contribución de conocimiento de disciplinas tales como la genética, la antropología física, la paleontología, la estratigrafía, la geocronología, la arqueología y la lingüística.

c) **Evolución Ontogenética.** Su unidad de análisis es el individuo y comprende el estudio del proceso a través del cual el individuo desarrolla su ciclo de vida completo, desde la fecundación hasta la muerte, lo cual incluye el crecimiento y desarrollo, así como el envejecimiento. Una de las áreas de interés es la Auxología, ciencia multidisciplinar que estudia todos los aspectos del crecimiento físico humano. Su origen se remonta a finales del siglo XVIII, momento en el que comenzaron a aparecer en la literatura científica documentos dispersos sobre el crecimiento infantil. Los estudios más conocidos son los de Jamberts en 1754 y las mediciones anuales del hijo de Montbeillard publicados por Buffon en 1777. Unas décadas después, en 1829, Louis René Villermé fue el primero en advertir y publicar el hallazgo de que el crecimiento y la estatura adulta de un individuo dependen de la situación socioeconómica del país en donde nace y crece.

En la antropología biológica, la auxología proporciona información sobre la perspectiva biológica de los seres humanos y nuestros antepasados, dando cuenta del crecimiento y desarrollo físico, el dimorfismo sexual y la maduración relacionados con el ambiente.

Sin embargo, pasado el periodo de crecimiento y desarrollo, el cuerpo humano sigue cambiando. Los tejidos, órganos y sistemas continúan adaptándose a los desafíos que el medio impone. Con el tiempo, el periodo de madurez que proporciona un periodo prolongado de plenitud biológica, da paso a un gradual declive funcional. Este declive da lugar al periodo de envejecimiento, proceso estrechamente relacionado a los factores ambientales y culturales que muestra una gran variabilidad.

d) **Adaptación Filogenética.** Se la define como el mecanismo mediante el cual la selección natural ajusta la frecuencia genética de una población. Se trata fundamentalmente del estudio de la evolución a una escala ecológica, dado por cambios a pequeña escala en las frecuencias alélicas de una población a lo largo de unas pocas generaciones. Es por esto que se considera a la adaptación filogenética dentro de una escala microevolutiva. Busca entender los procesos evolutivos a pequeña escala temporal mediante los cuales, a través de un conjunto de procesos genético-adaptativos una población se adecua mejor a su hábitat.

e) **Adaptación Ontogenética.** Es el proceso de cambio a través del cual el organismo asegura una solución al problema propuesto por el entorno. Esto incluye todos aquellos cambios estructurales, conductuales y culturales que permiten mejorar el desempeño funcional frente a las presiones ambientales. Esta forma de adaptación se diferencia de la filogenética porque las modificaciones que ocurren en los individuos por exposición al ambiente (fenotípicas) no son transmisibles a la descendencia ya que la constitución genética de los gametos no es afectada. Recibe también los nombres de adaptación extragenética o fisiológica, porque la unidad de análisis es el individuo.

Uno de los conceptos centrales es el de “aclimatación”, el cual refiere a los cambios biológicos que tienen lugar durante la ontogenia de un organismo y que reducen el estrés causado por los

cambios climáticos y otros factores multiestresantes que operan sobre el fenotipo. Cuando algunas de estas adaptaciones se dan durante el período de crecimiento, se las denomina como “adaptación de desarrollo” o “aclimatación de desarrollo”.

La adaptación ontogenética se sustenta en una propiedad de los organismos vivos denominada “plasticidad fenotípica”, la cual refiere a cualquier cambio en las características de un organismo en respuesta a un entorno cambiante. La plasticidad fenotípica está dada por la propiedad de un genotipo de producir más de un fenotipo posible, cuando el organismo se halla en diferentes condiciones ambientales.

Evolución ontogenética e intravariación

Los cuatro núcleos temáticos expuestos en el apartado anterior nos dan herramientas para analizar la variabilidad en la población (intrepoblacional) y entre las poblaciones (interpoblacional).

De acuerdo con la Teoría Sintética de la evolución, la selección natural es la principal fuerza evolutiva y puede actuar produciendo cambios en las frecuencias génicas de las poblaciones o manteniendo la variabilidad dentro de una población. No obstante, la selección natural solamente puede operar sobre las características expresadas en el fenotipo. Es decir, la unidad de selección es el fenotipo completo, el organismo con su composición genética en interacción con el ambiente. Esto permite entender dos fuentes de variabilidad dadas por la variabilidad genética y la variabilidad fenotípica.

Existe otro tipo de variabilidad, la variabilidad del propio organismo desarrollando el programa genético de su desarrollo que denominaremos intravariación. La intravariación hace referencia a todos los cambios biológicos ocurridos en el individuo a través del tiempo.

Una de las características más notables de los sistemas biológicos es su complejidad. Durante el desarrollo, se despliegan numerosos procesos altamente coordinados para generar un organismo completo a partir de una sola célula.

Un solo cigoto, la primera célula que origina al organismo, es capaz de generar a un individuo completo a través de procesos de diferenciación celular, proliferación, comunicación intercelular y auto-organización. Todas las células de nuestro organismo poseen el mismo ADN (genotipo), que es el que se compuso en el cigoto. Sin embargo, las células de nuestro organismo no son todas iguales.



Durante el desarrollo embrionario, las células interactúan entre sí y se autoorganizan en arquitecturas complejas para formar tejidos y órganos a partir del proceso de diferenciación celular.

Durante el desarrollo el organismo aumenta su tamaño y complejidad, adquiere nuevas características morfológicas, fisiológicas y funcionales.

Una de las características más notables es que durante todos estos cambios el organismo debe mantener su adaptabilidad ante los desafíos del entorno. Esto hace que permanentemente se den ajustes y cambios necesarios para la supervivencia. Cada

organismo deberá poner en juego procesos de adaptación parti-

culares a las circunstancias de su entorno y esto será también una fuente de variabilidad.

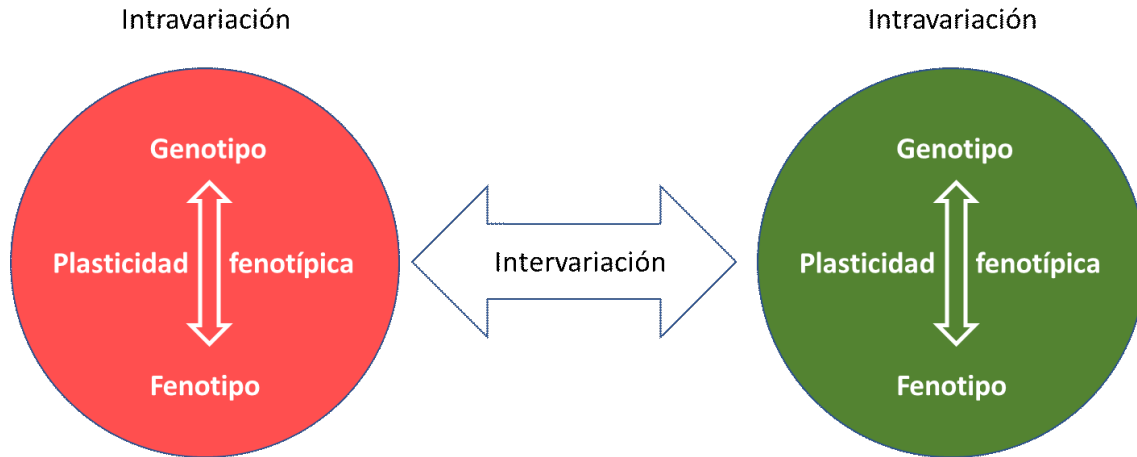
Como hemos mencionado precedentemente en este capítulo, características biológicas como el peso y la estatura pueden ser fuertemente afectados por factores ecológicos, económicos y culturales. Es por esto que, si bien durante el desarrollo se despliega un programa genético conservativo, el proceso de adaptación implica poner en juego la plasticidad fenotípica.

La intravariación implica entonces dos fuentes de va-

riabilidad a saber: a) Una fuente de variabilidad propia del desarrollo que implica cambios de tamaño y organización. b) Una fuente de variabilidad relacionada a la adaptabilidad y la plasticidad fenotípica.

Cada individuo entonces ostenta características derivadas de su genotipo y su plasticidad fenotípica producto del proceso de evolución ontogenética y la adaptación. Esto implica que se diferencie en mayor o menor medida con otros individuos de su misma especie (intervariación). La intravariación entonces es una fuente de diferencias que contribuyen a laintervariación.





Comentarios finales

Desde que Darwin presentó su teoría de evolución por selección natural, poniendo énfasis en la adaptación, la variabilidad con que se nos presentan las formas de vida se constituye en una propiedad en sí misma, un resultado de los procesos biológicos y una herramienta con la que observamos y explicamos el mundo natural.

La variabilidad humana entonces pasa a constituir un objetivo central en la antropología biológica.

Referencias

- Darwin, C. (1877). *Origen de las especies por medio de la selección natural o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la existencia*. Biblioteca Perojo.
- Gould, S. (2010). *Ontogenia y Filogenia. La ley fundamental biogenética*. Crítica.
- Pucciarelli, H. M. (1989). Contribución al concepto de Antropología Biológica. *Revista de Antropología*, 7, 27-31.
- Rostand J. (1994). *Introducción a la historia de la biología*. Planeta-De Agostini.
- Tanner, J. M. (1981). *A history of the study of human growth*. Cambridge University Press.
- Vermeij, G. J. (1978). *Biogeography and adaptation: patterns of marine life*. Harvard University Press.
- King-Hele, D. (1998). The 1997 Wilkins lecture: Erasmus Darwin, the lunatics and evolution. *Notes and Records of the Royal Society of London*, 52(1), 153-180.
- Dressino, V. (2000). Reflexiones entorno al concepto de adaptación biológica. En: *Tópicos actuales en Filosofía de la Ciencia. Libro homenaje a Mario Bunge en su 80 aniversario*. (p:97-116). Editorial Martin.
- Dressino, V. (2019). Niche construction and extra-genetic adaptation: Their roles as mechanisms in evolutionary change. *Ludus Vitalis*, 26(50), 1-15.

CAPÍTULO 4

Biología del crecimiento y el desarrollo

Fabián Quintero

Nociones generales de crecimiento y desarrollo.

El crecimiento es un fenómeno cuantitativo y complejo a través del cual los individuos aumentan su tamaño corporal desde la concepción hasta la adultez. El aumento del tamaño corporal se da mediante dos procesos biológicos denominados hiperplasia e hipertrofia.

Se define hiperplasia al aumento de tamaño que sufre un órgano o tejido orgánico debido al incremento del número de células normales que lo componen, por el mecanismo de proliferación celular (ver figura 1).

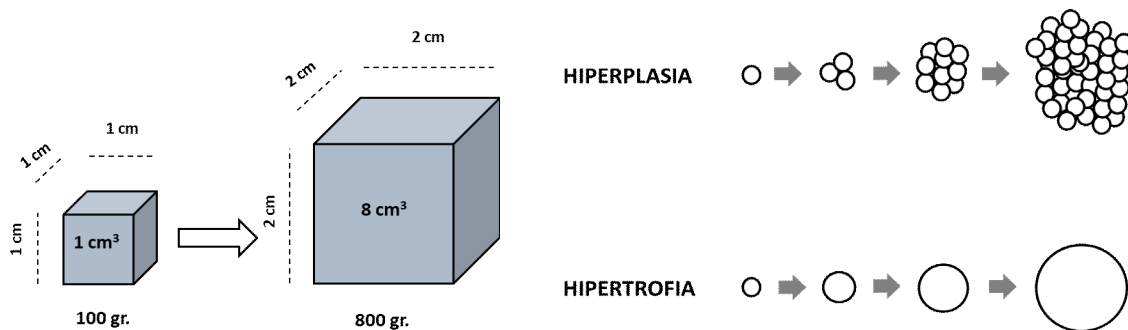
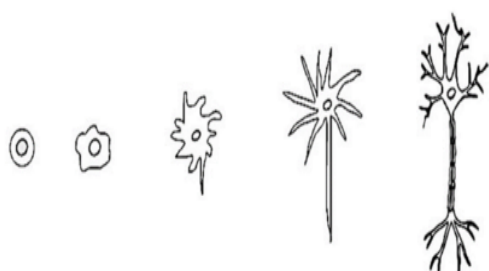


Figura 1. Características generales del crecimiento

La hipertrofia, en cambio, es el aumento de tamaño que experimenta un órgano o tejido debido al aumento del volumen de cada una de las células que lo conforman.

El desarrollo es un proceso cualitativo por el cual los distintos tejidos adquieren su complejidad funcional a través de los procesos de maduración, diferenciación e integración de funciones (Figura 2). Los organismos multicelulares complejos con reproducción sexual se originan de una única célula, la cual se multiplica y sus células descendientes se van diferenciando para generar diferentes tejidos. La integración permite que las diferentes células y tejidos generen órganos y sistemas complejos funcionalmente relacionados (Figura 3).

La maduración es el proceso mediante el cual se adquieren progresivamente nuevas características y funciones, que se inicia con la concepción y finaliza cuando el organismo alcanza la adultez. Se evalúa a través de los eventos de aparición de tales nuevas características o funciones, como pueden ser la capacidad de caminar durante la infancia o la aparición del vello púbico durante la adolescencia.



Crecimiento y desarrollo son dos procesos íntimamente relacionados.

Durante el proceso de diferenciación celular una célula joven no especializada se transforma en una célula madura especializada.

Figura 2. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Un desarrollo adecuado implica que a lo largo de la ontogenia cada etapa del crecimiento esté asociada a una etapa madurativa de tal manera que, en cada parte del ciclo vital, el individuo logre capacidad funcional para hacer frente a los desafíos del ambiente.

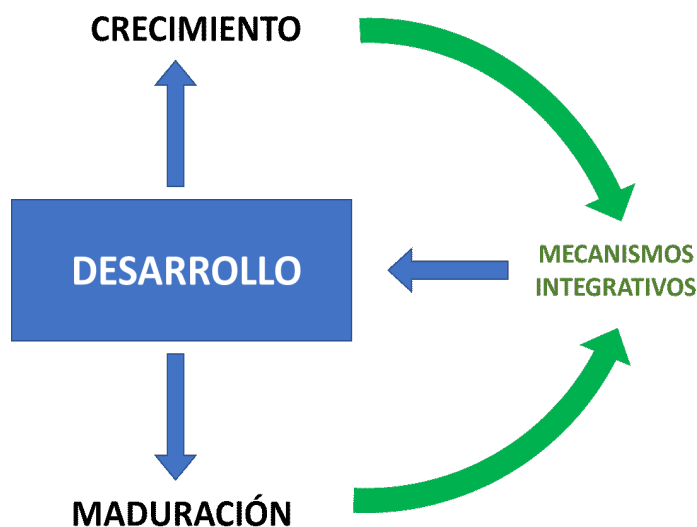


Figura 3. Gráfica del proceso de integración durante el desarrollo. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

El crecimiento se evalúa a través de dimensiones como la longitud, que es una magnitud física que expresa la distancia entre dos puntos o el peso, que es otra magnitud física indicativa de la masa de un cuerpo. Estas dos magnitudes permiten calcular el volumen (extensión de un cuerpo en tres dimensiones) y la densidad (relación entre el peso que ocupa un cuerpo y su masa). Como veremos más adelante, estas magnitudes y sus relaciones resultan de gran importancia al evaluar el crecimiento y el estado nutricional.

Como se comentó anteriormente, el aumento de tamaño corporal se da mediante hiperplasia e hipertrofia. Si bien ambos procesos ocurren conjuntamente durante el crecimiento y desarrollo, la hiperplasia es el proceso dominante durante las primeras etapas, mientras que a medida que avanza la ontogenia, la hipertrofia va aumentando hasta ser la preponderante

A lo largo del desarrollo, el niño sano adquiere sus capacidades de una forma armónica, global y progresiva. Las secuencias del desarrollo son iguales para todos los niños, aunque el ritmo varía de unos a otros.

Características generales del crecimiento.

En la actualidad, el estudio del crecimiento biológico reviste especial importancia en el análisis de la variabilidad, tanto en sus aspectos comparativos como sanitarios o evolutivos.

El estudio más antiguo conocido sobre crecimiento biológico humano se efectuó durante los años 1759 a 1777 y fue realizado por Philibert de Montbeillard, un amigo muy cercano de Buffon, quien midió la estatura de su único hijo, François, desde el nacimiento y hasta los 18 años (Figura 4). Una tabla que contenía la altura y la edad de François fue publicada en uno de los volúmenes complementarios de *Histoire naïurele*⁴.

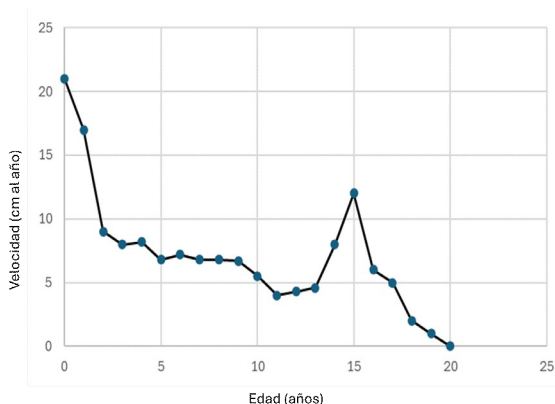


Figura 4. Incremento en estatura del hijo de Montbeillard que ilustra las variaciones en la tasa de crecimiento a lo largo del desarrollo: a) tasa de crecimiento alta, pero que disminuye rápidamente durante la infancia; b) crecimiento constante en la niñez temprana; c) periodo de retraso puberal y d) rápido crecimiento que acompaña a la pubertad.

Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM). Elaboración en base a D'Arcy Wenttworth Thompson. 1942. *On Grow and Form: A New ed.* Cambridge: Cambridge University Press.

La curva de crecimiento en velocidad, construida con esos datos, muestra que, a partir del nacimiento, se observa una desaceleración de la velocidad hasta aproximadamente los 12 años, momento en que tiene una notoria aceleración coincidente con la pubertad para luego desacelerar hasta detenerse (Figura 4). Esto no significa que el

⁴ *Histoire Naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi* es una publicación de 36 volúmenes, escrita por Georges Louis Leclerc, conde de Buffon, amigo de Philibert de Montbeillard.

crecimiento tenga discontinuidades o interrupciones, sino más bien fluctuaciones. Es así que se considera que el proceso de crecimiento tiene como características la de ser armónico, continuo y no homogéneo.

Armónico: las variaciones del crecimiento de todas las partes están adecuadamente acomodadas para permitir la funcionalidad adecuada a lo largo de la ontogenia.

Continuo: El crecimiento se desarrolla sin ningún tipo de interrupciones durante el desarrollo.

No homogéneo: Cuando se observa a un individuo a lo largo de su ontogenia, una de las características más evidentes es la diferencia en las proporciones corporales en diferentes periodos del desarrollo. Esto se produce porque existen velocidades diferentes de crecimiento en las diferentes partes del cuerpo.

Generalidades del crecimiento en animales

El crecimiento corporal se encuentra relacionado a dos condicionantes biológicos fundamentales. Por un lado, la tasa de crecimiento corporal que depende de una combinación entre la disponibilidad de recursos y el gasto energético. Por otro, el componente genético puede determinar en gran medida la trayectoria del crecimiento.

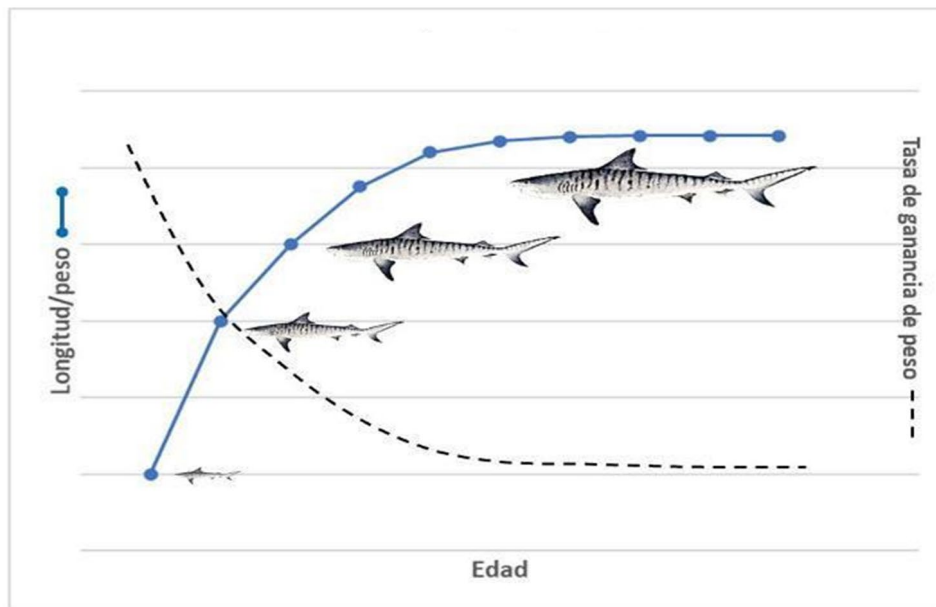


Figura 5. Curva genérica de crecimiento en peces. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Los organismos de menor tamaño tienen una alta tasa metabólica por unidad de volumen en comparación con organismos de mayor tamaño. Esto significa que, a medida que aumenta la talla,

la tasa de crecimiento disminuye (Figura 5). Sin embargo, esta relación no es igual para todos los organismos.

Por ejemplo, el crecimiento de peces y crustáceos es similar. La tasa metabólica y de crecimiento van disminuyendo conforme aumenta el tamaño, aunque existen algunas diferencias entre los dos (Figura 5). En el caso de los crustáceos el crecimiento se va dando por etapas, a medida que el animal va mudando su exoesqueleto, mientras que los peces tienen un crecimiento constante si las condiciones ambientales se mantienen igualmente constantes.

El crecimiento corporal es una característica central de la historia de vida de cualquier organismo, y es un componente importante de la adecuación biológica, ya que este puede condicionar el tamaño corporal, la edad a la madurez sexual y la fecundidad

Curva de distancia y curva de velocidad

Cuando se analiza el crecimiento biológico comúnmente se confecciona una curva que relaciona el peso o el tamaño del organismo respecto de la edad alcanzada. En ratones, por ejemplo, el peso puede variar tanto por la edad como por cuestiones alimentarias de tal manera que, un individuo con deficiencias nutricionales podrá disminuir su peso y esto quedará reflejado en la curva

En el caso de confeccionar una curva de longitud que relaciona la longitud total del cuerpo con la edad, se dice que es una curva de distancia (distancia entre puntos extremos del cuerpo) y tiene como característica el hecho de que no puede disminuir a lo largo del tiempo.

La longitud del cuerpo o la estatura pueden crecer más lentamente y detenerse, pero no puede regresionar. La curva irá reflejando esa acumulación de estatura a lo largo del tiempo, por lo cual también se la denomina curva acumulativa (figura 6).

Para poder tener un juicio más acertado sobre la dinámica de crecimiento se utilizan las curvas de velocidad, la cual refleja la tasa de crecimiento dependiente de la edad. Cuando esta curva se construye para la longitud o el peso, muestra cuantos centímetros o cuantos gramos se creció en un intervalo de tiempo específico. Por ejemplo, en el caso de confeccionar una curva de velocidad de crecimiento de peso corporal de ratones, en el eje de las ordenadas se representará la velocidad de crecimiento expresada en longitud por unidad de tiempo (figura 7). Como se observa, la velocidad de crecimiento se incrementa desde el nacimiento hasta llegar a un punto máximo entre la tercera y la cuarta semana. Luego la velocidad se desacelera paulatinamente hasta volverse nula. Cuando el crecimiento llega a su máximo, la velocidad de crecimiento es equivalente a cero.

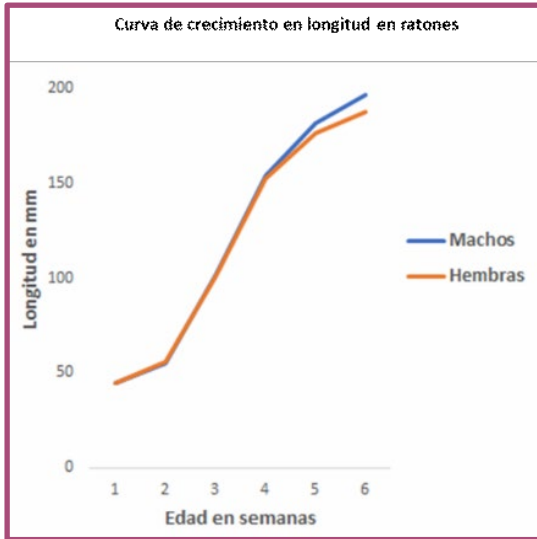


Figura 6. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

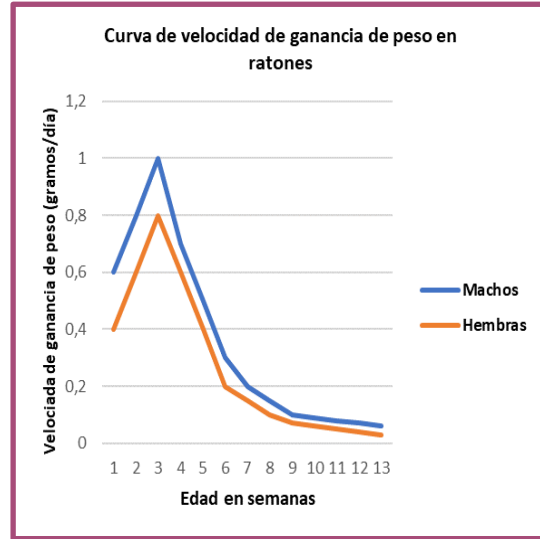


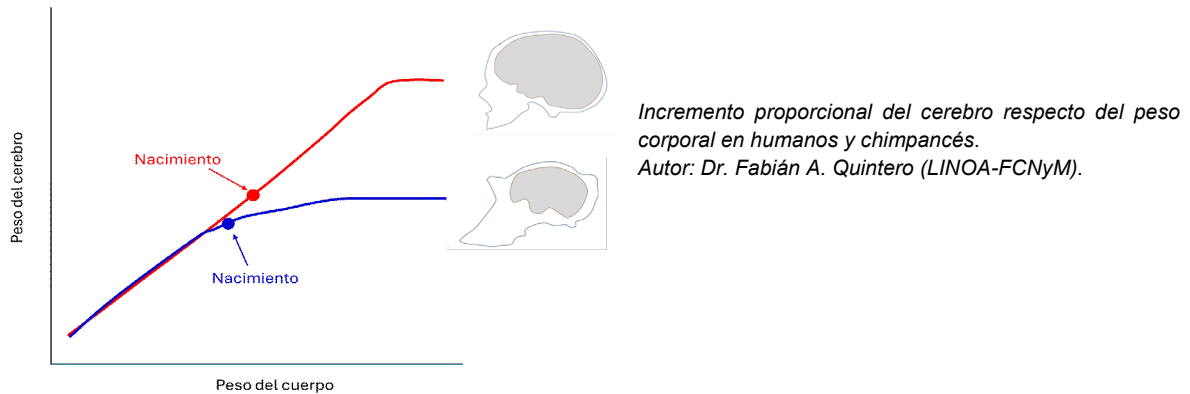
Figura 7. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

El patrón del crecimiento en primates y humanos.

El proceso de crecimiento en humanos presenta una dinámica única en comparación con los chimpancés. Durante la fase fetal, ambas especies experimentan un crecimiento conjunto del cerebro y el cuerpo, pero en los humanos esta etapa se extiende en el tiempo. Después del nacimiento, el ritmo de crecimiento del cerebro en los chimpancés se ralentiza considerablemente, mientras que en los humanos se mantiene a una tasa significativa durante la fase posnatal. En contraste, la tasa de crecimiento del cuerpo humano disminuye después del nacimiento (Figura 8).

Este fenómeno contrastante entre el crecimiento del cerebro y el cuerpo es esencial para comprender las diferencias evolutivas. Si la tasa de crecimiento del cerebro y el cuerpo humano fuera equivalente a la del chimpancé, los adultos humanos, para lograr un cerebro del tamaño actual, alcanzarían un peso de 454 kg y una estatura cercana a los 3,1 metros. Esta extrapolación subraya la singularidad de la trayectoria de crecimiento humano, donde la prolongada fase fetal y la persistencia de un ritmo acelerado de desarrollo cerebral durante la infancia distinguen claramente a nuestra especie.

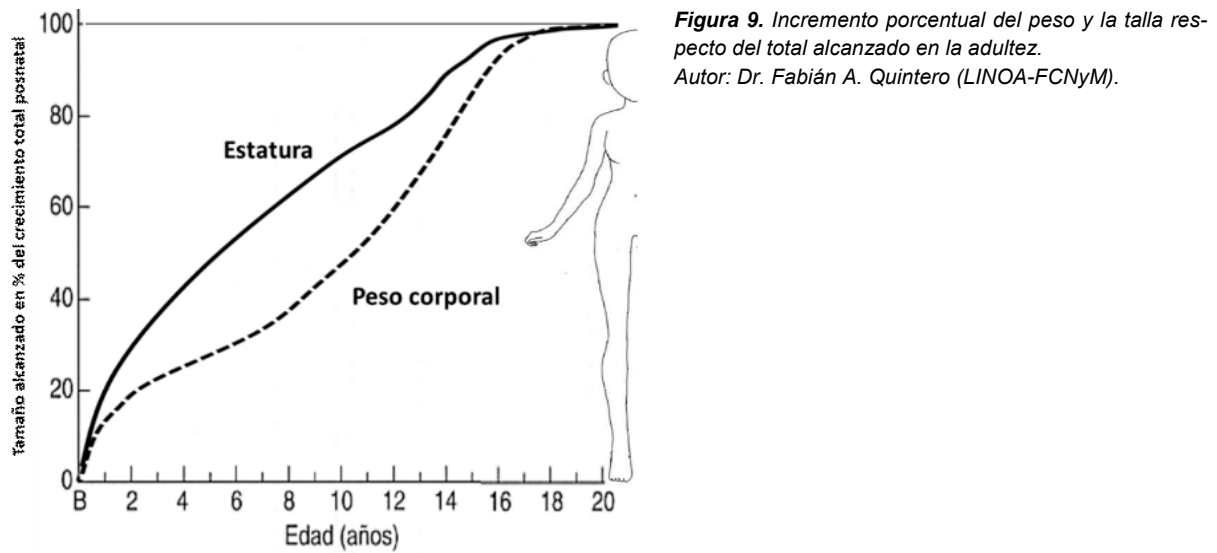
Figura 8 Patrón general de crecimiento del Sistema Nervioso Central y del cuerpo en primates y humanos.



Curvas de crecimiento en personas humanas

La estatura, medida desde la planta del pie hasta el vértice de la cabeza, y el peso corporal son variables que experimentan cambios a lo largo del proceso de crecimiento y desarrollo.

Representar estas variaciones en una gráfica que utiliza dos ejes, uno para la estatura y la edad, y otro para el peso y la edad de un niño o niña, permite visualizar la relación entre estas variables (Figura 9).



Al unir los puntos correspondientes a los datos recopilados, se generan curvas que describen de manera efectiva cómo la estatura y el peso evolucionan en función de la edad, proporcionando una representación visual de los cambios físicos a lo largo del tiempo (figura 9).

Estas curvas muestran que el crecimiento no es un proceso lineal, ya que no ganamos la misma cantidad de talla o peso durante cada año calendario. Si bien, como aclaramos anteriormente, la curva de peso podría ascender y descender dependiendo de la situación nutricional, la curva para talla no desciende, es una curva acumulativa y permite visualizar cuánto ha progresado un niño o niña hacia la edad adulta.

El crecimiento en estatura muestra características dimórficas. En la curva acumulativa puede observarse que la talla final de las niñas es menor que la de los niños y presenta aceleración del crecimiento del periodo puberal un poco más temprana. Esta situación puede observarse mejor en la curva de velocidad de crecimiento para estatura (Figura 10)

Para representar la velocidad de crecimiento en la curva, se representa la edad en años en el eje de las X, y la velocidad en centímetros por año en el eje de las Y. La curva se inicia desde un punto alto que expresa una alta velocidad de crecimiento al nacimiento y va descendiendo hasta sostener una velocidad constante durante los años previos a la pubertad.

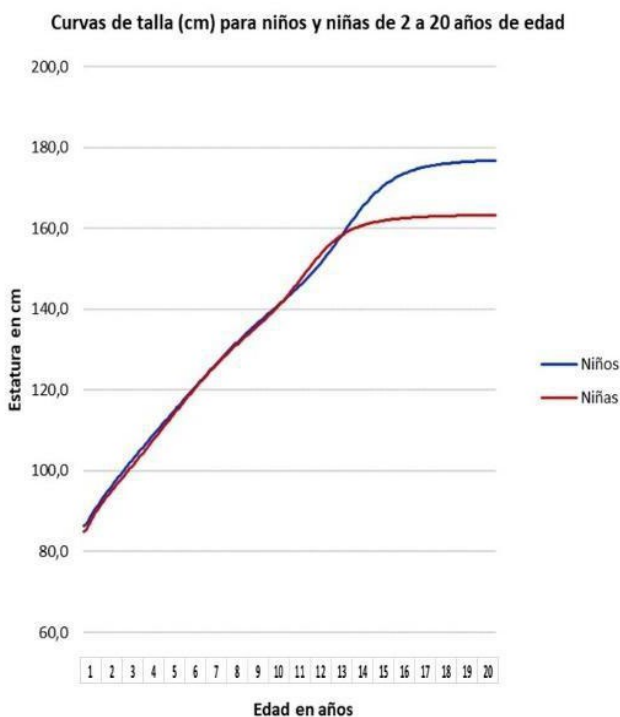


Figura 10. Curvas de crecimiento para estatura en Niños y Niñas.

Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

La actividad hormonal durante la pubertad incrementa nuevamente la velocidad de crecimiento para finalmente descender paulatinamente hasta detener el crecimiento.

Esta curva sin dudas puede parecer compleja, pero es importante entender que está expresando cada cambio de velocidad.

Las niñas muestran un patrón similar al de los varones, pero la aceleración de crecimiento puberal es más temprana, el pico de crecimiento tiene menor duración y las velocidades logradas son menores. Esto hace que la estatura final de las niñas sea en promedio, menor que la de los varones (figura 11).

Debe tenerse en cuenta que la longitud total del cuerpo humano denominada talla, se compone de las medidas de la cabeza, columna vertebral, pelvis y extremidades inferiores.

En la fase inicial del desarrollo, durante las etapas embrionarias y fetales, el crecimiento muestra una elevada velocidad, la cual desacelera gradualmente durante los primeros meses de vida. A partir del segundo año, el crecimiento disminuye hasta alcanzar valores mínimos justo antes de la pubertad.

Durante la pubertad y la adolescencia, se produce un nuevo brote de crecimiento conocido como estirón puberal.

Durante el desarrollo desde la etapa fetal hasta la adultez, se observa que la cabeza va perdiendo protagonismo en relación con las extremidades. En los niños, la proporción cabeza/tronco es de 1/4, mientras que en los adultos es de 1/8. La relación entre la talla sentado (cabeza más tronco) y la talla total disminuye de 1.7 en los lactantes a 1.0 a los 10 años.

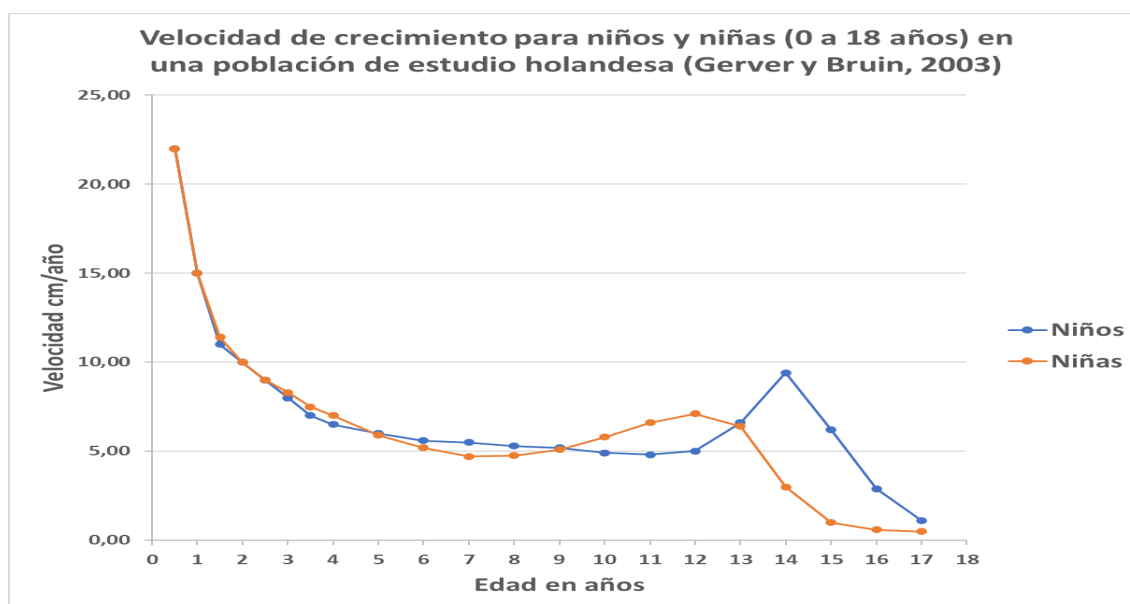


Figura 11. Curvas de velocidad de crecimiento para estatura en Niños y Niñas. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Las curvas de crecimiento para niños y niñas durante la primera y segunda infancia son prácticamente idénticas. Recién se diferencian hacia la pubertad, donde se presenta una precocidad del brote puberal en las niñas y una estatura ligeramente inferior en comparación con los niños.

Durante el primer trimestre de vida, se registra una elevada velocidad de crecimiento longitudinal, aproximadamente de 40 cm por año, que disminuye gradualmente a unos 14 cm por año durante el primer año. En este período, el lactante experimenta un aumento del 50% en su estatura al nacer, y en el segundo semestre, el crecimiento se focaliza principalmente en las extremidades inferiores debido a la actividad de la hormona del crecimiento, más eficiente en los huesos largos que en las vértebras.

A partir del segundo año, el crecimiento está regulado principalmente por hormonas tiroideas y la hormona del crecimiento y la velocidad de crecimiento continúa en disminución. De tal manera que, a los 4 años, la estatura al nacer se ha duplicado (100 cm). Entre los 6 y 8 años, muchos niños experimentan un brote de crecimiento prepuberal, caracterizado por un aumento transitorio y no muy marcado (alrededor de 1.5 cm por año) en la velocidad de crecimiento, vinculado a la influencia de las hormonas sexuales suprarrenales durante la adrenarquia.

La velocidad de crecimiento continúa disminuyendo hasta el empuje puberal, un componente determinante para la estatura final que depende principalmente de la acción conjunta de las hormonas sexuales y la hormona del crecimiento.

La talla final no solo depende de la máxima velocidad de crecimiento, sino también de la estatura previa al inicio del brote puberal y de su duración. Por lo general, el brote puberal en las niñas inicia entre los 8 y los 13 años (la edad promedio es 12 años) y muestra un crecimiento acelerado entre los 10 y 14 años. En niños, la aceleración en el crecimiento comienza entre los 10 y los 13 años y continúan hasta los 16 años aproximadamente.

La diferencia en la estatura adulta se debe en gran parte al inicio más tardío del brote puberal en los niños, lo que les otorga una ventaja inicial de aproximadamente 10 cm y la mayor duración del empuje puberal.

Curvas de crecimiento para diferentes tejidos corporales

El patrón de crecimiento en estatura y peso son solo un par de los varios patrones de crecimiento que se encuentran dentro del cuerpo. La figura contigua ilustra las principales diferencias en el patrón de crecimiento de los tejidos neural (cerebro y cabeza), linfoide (timo, ganglios linfáticos, masas linfáticas intestinales), tejido reproductivo (testículos, ovarios, epidídimo, próstata, vesículas seminales, tubos de Falopio) y curva de crecimiento general (peso) que incluye huesos músculos, grasa y algunos sistemas de órganos principales (respiratorio, digestivo, urinario), (figura 12).

El tejido neural exhibe un fuerte crecimiento temprano, con una elevada velocidad que permite una rápida ganancia de masa en los primeros años de vida y el crecimiento está casi completo a los 8 años de edad. Por su parte, el tejido reproductivo no comienza realmente a aumentar de tamaño hasta los 13 o 14 años de edad, momento en que se produce una activación del eje hipotálamo -

hipofisario - gonadal que incrementa significativamente la concentración de hormonas sexuales a nivel sistémico.

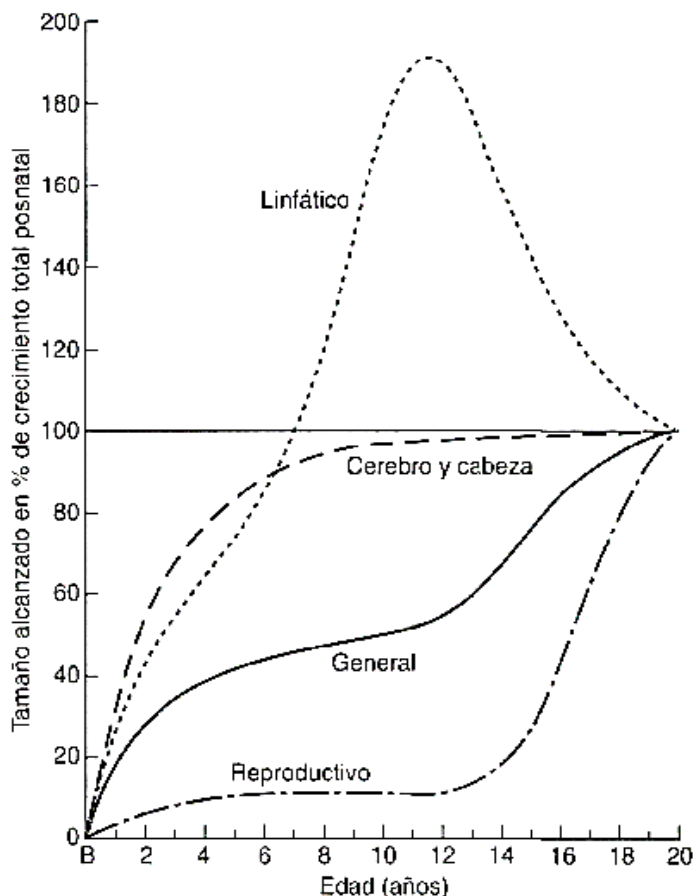


Figura 12. Curvas de crecimiento de diferentes partes y tejidos del cuerpo, mostrando los cuatro tipos principales: linfoides (timo, ganglios linfáticos, masas linfáticas intestinales); cerebro, tejido neural y cabeza (cerebro y sus partes, duramadre, médula espinal, sistema óptico, dimensiones craneales); tejido general (dimensiones lineales de todo el cuerpo, órganos respiratorios y digestivos, riñones, troncos aórticos y pulmonares, musculatura, volumen sanguíneo) y tejido reproductivo (testículos, ovarios, epidídimo, próstata, vesículas seminales, trompas de Falopio. De Tanner JM (Crecimiento en Adolescencia. Oxford, Publicaciones científicas de Blackwell, 1955)

El sistema linfático, que actúa como un sistema circulatorio para el líquido tisular

incluye el timo, las amígdalas y el bazo, además de los ganglios linfáticos, muestra un notable aumento de tamaño hasta los primeros años de la adolescencia y luego declina hasta lograr un tamaño estable a partir de los 20 años de edad.

Indudablemente, este intrincado conjunto de patrones de crecimiento en diversos tejidos evidencia la complejidad de los procesos que denominamos crecimiento y desarrollo. Cada grupo de tejidos y órganos, con velocidades de crecimiento distintas en diversos períodos, determinará las proporciones finales tanto en tamaño como en composición corporal, al mismo tiempo que contribuirá a conformar los patrones fisiológicos normales.

Las singularidades del crecimiento en humanos: etapas bio-sociales y etapas madurativas.

Todos los organismos emplean estrategias para distribuir su energía entre crecimiento, mantenimiento del cuerpo, defensa contra infecciones, reproducción, crianza de la descendencia hasta la independencia y evitar la muerte. En el caso de los mamíferos, esta estrategia involucra decisiones sobre cuándo nacer, cuándo ser destetado, el número y tipo de etapas de desarrollo pre-reproductivas, cuándo reproducirse y cuándo morir. Es así que diferentes especies siguen distintas secuencias de desarrollo y cómo evolucionan modificando sus etapas de vida (Figura 13).

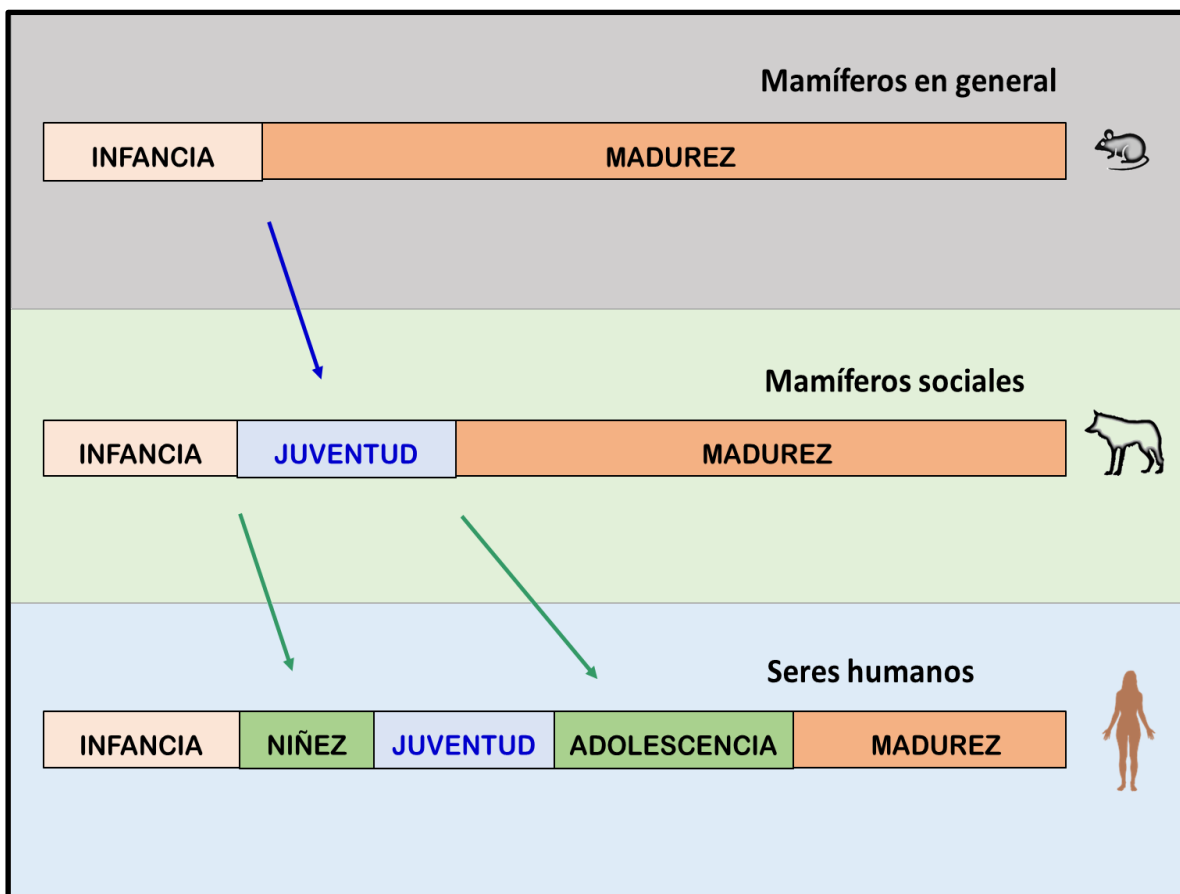


Figura 13. Etapas de crecimiento para mamíferos no sociales, mamíferos sociales y humanos. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Estas estrategias pueden ser interpretadas a partir de unas pocas variables relacionadas con el crecimiento y desarrollo, como por ejemplo, la evolución del tamaño y el momento de la madurez sexual. De esta manera, los patrones de crecimiento y maduración son representativos de tales estrategias.

En los mamíferos placentarios, aunque hay diferencias en los patrones de crecimiento postnatal, la curva de crecimiento en velocidad sigue un patrón común donde se alcanza la máxima tasa de crecimiento después del nacimiento y durante la infancia. Además, la mejora nutricional de la lactancia impulsa un aumento temporal en la tasa de crecimiento, seguido de una disminución después del destete. Por su parte, la maduración sexual ocurre poco después del destete y justo cuando las tasas de crecimiento están en declive. Esto puede entenderse como una división en dos etapas: infancia y adultez.

Sin embargo, no todos los mamíferos presentan las mismas etapas. En mamíferos altamente sociales como lobos, perros salvajes, leones, elefantes y primates, se inserta un período de crecimiento y comportamiento juvenil entre la infancia y la edad adulta. La pubertad ocurre durante este período intermedio de crecimiento (figura 13).

A diferencia de muchas especies que viven en grupos por motivos de supervivencia frente a depredadores, los mamíferos altamente sociales interactúan tanto competitivamente como cooperativamente, reconociéndose y respondiendo en función de interacciones pasadas. Los individuos juveniles, son crías que ya no dependen de la lactancia materna pero aún no han alcanzado la pubertad, y aunque forman parte de un grupo social, suelen ser responsables de su propio cuidado y alimentación, enfrentándose a riesgos adicionales como encontrar comida, evitar depredadores y competir con adultos y, a veces, incluso con sus propias madres.

A pesar de ser una etapa donde los riesgos de mortalidad son altos, la etapa juvenil permite un período extendido de crecimiento cerebral y aprendizaje necesario para el éxito reproductivo en especies de mamíferos sociales. Esto incluye aprender a vivir dentro de la jerarquía social del grupo, adquirir habilidades alimenticias complejas, y desarrollar habilidades reproductivas. La ventaja evolutiva de este aprendizaje radica en la adaptación a cambios ecológicos impredecibles, como la variabilidad estacional en la disponibilidad de alimentos debido al clima, el crecimiento de las plantas y las migraciones animales.

En los humanos, en cambio, la máxima tasa de crecimiento sucede durante la gestación y la maduración sexual ocurre en un momento significativamente tardío.

Los seres humanos son inusuales y añaden dos nuevas etapas: una etapa de niñez tras la infancia y una etapa de adolescencia tras la etapa juvenil. El patrón humano de la historia de vida, tanto en el crecimiento del cerebro como del cuerpo, implica una gran inversión de energía y tiempo por parte de los miembros mayores del grupo social hacia los bebés y los niños. Esto se logra mediante un nuevo tipo de estrategia de reproducción llamada reproducción biocultural. La evolución de la historia de vida humana da como resultado un mayor éxito reproductivo para los individuos y nuestra especie.

Por lo tanto, en los humanos, el patrón de crecimiento después del nacimiento se caracteriza por cinco etapas: infancia, niñez, juventud, adolescencia y edad adulta.

Al examinar las curvas de velocidad de crecimiento en talla para los humanos, es evidente que los cambios en la tasa de crecimiento y el ritmo están asociados con cada etapa de desarrollo (Figura

14). Cada etapa también puede definirse por características de la dentición, cambios relacionados con métodos de alimentación, competencias físicas y mentales, y maduración del sistema reproductivo y comportamiento sexual (Tabla 1).

Etapas Neonatal: La fase neonatal es una transición crítica del entorno intrauterino al extrauterino, limitándose aquí a neonatos a término completo y peso normal. Esta etapa, que abarca hasta los 28 días después del nacimiento, implica ajustes fisiológicos del neonato y la madre para la vida extrauterina. La altricialidad humana, caracterizada por un cuerpo grande, cerebro pequeño y extrema inmadurez motora, hace que los neonatos sean dependientes de cuidados parentales.

La presencia de una reserva de grasa única en mamíferos y la maduración de la leche humana justifican la duración de esta etapa.

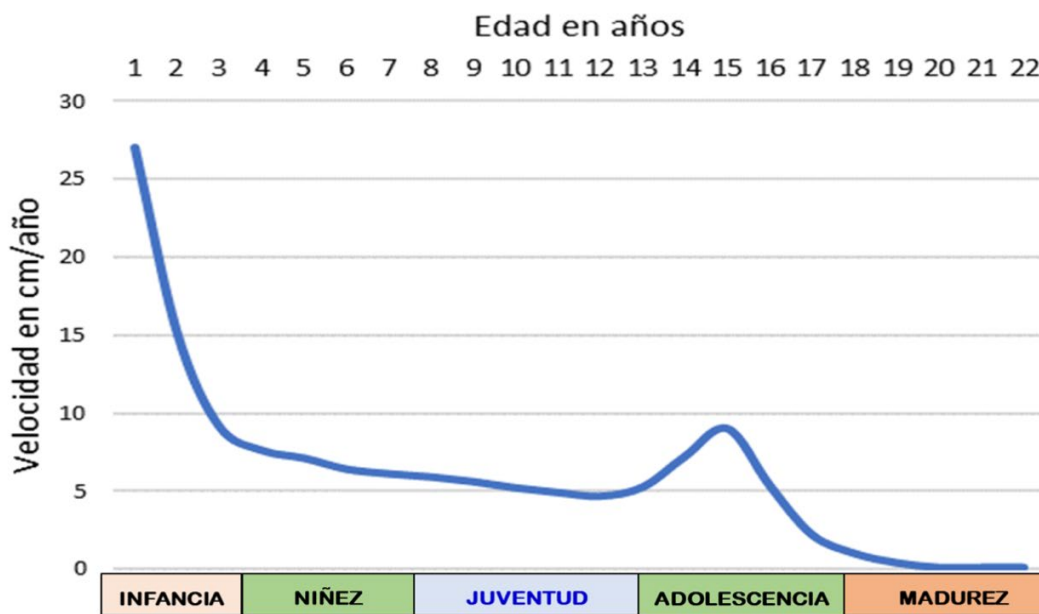


Figura 14. Curva de crecimiento en velocidad para la talla en diferentes etapas de crecimiento en humanos. Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Etapas de la Infancia: La infancia abarca los siguientes 35 meses después del nacimiento, siendo una etapa de rápido crecimiento. Durante el primer año, los bebés experimentan una velocidad de crecimiento significativa, seguida de una desaceleración pronunciada. La alimentación durante esta etapa se realiza principalmente a través de la lactancia debido a la falta de dientes. A pesar de las variaciones en factores genéticos y ambientales, los bebés de peso normal muestran una sorprendente similitud en el crecimiento durante los primeros seis meses de vida.

Etapas de niñez: La etapa de la infancia sigue a la etapa neonatal, abarcando las edades aproximadas de 3 a 6.9 años. Se caracteriza por un patrón propio de crecimiento, comportamiento alimentario, desarrollo motor y maduración cognitiva. La rápida desaceleración en la tasa de crecimiento que caracteriza a la infancia finaliza al comienzo de la niñez, y la tasa de crecimiento se estabiliza en

aproximadamente 5 cm por año. En términos de alimentación, los niños son destetados del pecho o biberón, pero aún dependen de adultos para alimentación y protección. A diferencia de muchas especies de mamíferos, los niños humanos experimentan una etapa de infancia, que implica una dependencia postdestete como la necesidad de alimentos especialmente preparados debido a la inmadurez de la dentición, el tamaño pequeño del estómago e intestinos, y el rápido crecimiento cerebral. La actividad metabólica del cerebro humano, especialmente en los primeros años, es significativa y requiere una ingesta calórica específica.

La niñez implica vulnerabilidad a enfermedades y accidentes, lo que justifica la necesidad de protección y cuidado por parte de adultos.

Etapa Juvenil: En humanos, la etapa juvenil se divide en dos partes. La primera parte es la etapa prepuberal, aproximadamente entre los 7.0 y 9.0 años en niñas y niños. La segunda parte es la pubertad, un evento de duración relativamente corta (1–2 meses) que algunos consideran una etapa de varios años (adolescencia). Aquí se hace una distinción entre la pubertad como un evento de transición en la historia de vida y la adolescencia como una etapa de crecimiento y desarrollo.

Durante la etapa prepuberal, la tasa de crecimiento disminuye al ritmo más lento desde el nacimiento. Esta desaceleración sigue al estirón medio de crecimiento en algunos niños. Sin embargo, incluso en niños sin un estirón medio detectable, la tasa de crecimiento disminuye.

El crecimiento juvenil, tiende a ser predecible, estable y armonioso. Las diferencias de tamaño entre niñas y niños no son biológicamente importantes en estas edades. Aunque los tamaños son desiguales, ambos grupos muestran una regularidad similar en su crecimiento, lo que refleja la previsibilidad del crecimiento juvenil. El mantenimiento de la proporcionalidad en el peso, incluso bajo condiciones de bajo nivel socioeconómico, refleja la estabilidad y previsibilidad del crecimiento juvenil. Al ser esta etapa poco perturbada por los factores ambientales, se dice que es una etapa eco-resistente.

Pubertad y adolescencia La pubertad es la fase del desarrollo por medio de la cual los individuos de la especie adquieren la madurez sexual. Durante esta fase, el hipotálamo libera la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH), que a su vez estimula la adenohipófisis para liberar hormonas gonadotropinas, como la hormona folículo estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH). Estas gonadotropinas actúan sobre las gónadas, los testículos en los varones y los ovarios en las mujeres.

Aunque los cambios hormonales asociados con la pubertad no son directamente visibles, los signos físicos de la maduración sexual se hacen evidentes. En ambos sexos, el inicio de la pubertad es seguido, en cuestión de meses, por la aparición de las características sexuales secundarias. En los varones, estas incluyen cambios en el tamaño del pene y el escroto, el crecimiento del vello púbico, axilar y facial, la "rotura de la voz" y la emisión seminal. En las mujeres, las características sexuales secundarias incluyen el crecimiento de los senos, la aparición de vello púbico y axilar, la menarquia (primera menstruación) y el desarrollo del útero, la vagina y la vulva hasta alcanzar su tamaño y apariencia maduros. Uno de los métodos más comunes utilizados para evaluar el desarrollo sexual secundario de niños y niñas es el sistema de clasificación de Etapas de Pubertad de Tanner descrito en el capítulo dedicado a la maduración en este libro.

La adolescencia es un período mucho más amplio y complejo que la pubertad y representa una serie de fases críticas en el desarrollo humano, marcadas por una compleja interacción de cambios fisiológicos, emocionales y sociales. Muchas de estas características son específicas de cada sexo o aparecen en una secuencia diferente para cada sexo. La producción de espermatozoides viables, por ejemplo, ocurre relativamente temprano en el desarrollo adolescente de los chicos, pero la producción de óvulos maduros es un evento relativamente tardío en la adolescencia de las chicas. Por otra parte, cada sociedad humana tiene creencias, valores y prácticas que interactúan con los eventos de maduración de la adolescencia de manera que aseguran una influencia mutua y una retroalimentación compleja. Para entender la adolescencia humana se requiere una perspectiva biocultural. No tiene un inicio biológico tan claro como la pubertad y abarca una variedad de cambios en el comportamiento, las actitudes y los valores culturales. Se caracteriza por la transición de la infancia al adulto joven. Incluye cambios en el comportamiento, intereses sociales, actitudes emocionales y valores culturales. Muchas culturas han puesto atención colectiva en este período, marcado por los ritos de iniciación o el ingreso a determinado estatus. Ritos tales como "Seijin Shiki", "Hain", "Bar/Bat Mitzvah", "Ulwaluko", "ceremonia de 15/18 años", son solo algunos ejemplos.

Edad adulta La edad adulta, representa una fase posterior al período de la adolescencia y se caracteriza por la asunción de roles y responsabilidades pautados por cada grupo social. Aunque la definición exacta de cuándo alguien ingresa a la edad adulta puede variar según las culturas y las sociedades, generalmente implica la asunción de roles más significativos en áreas como la familia, el trabajo y la comunidad. En muchas culturas se espera que los adultos logren independencia en la procuración de recursos y, en muchos casos, de cuidar de sus familias. Además, el establecimiento de una familia propia, ya sea a través del matrimonio, la crianza de hijos u otras formas de convivencia, es considerado un indicador significativo de la edad adulta en muchas culturas. También se espera un comportamiento de responsabilidades comunitarias, los adultos son vistos como miembros activos y contribuyentes a sus comunidades. Esto puede manifestarse a través de la participación en actividades colectivas y otros roles que contribuyan al bienestar general. La autonomía y la toma de decisiones independientes son aspectos fundamentales de la edad adulta. En la mayor parte de las culturas la edad adulta se encuentra asociada a la edad reproductiva.

La evolución tras la menopausia implica para las mujeres la finalización de su capacidad reproductiva. Con el cese de la función ovárica se originan varios riesgos significativos para las mujeres mayores, entre ellos se encuentran los cambios hormonales y la pérdida de masa ósea. Asimismo, los hombres enfrentan riesgos similares, ya que la disminución en la producción de hormonas como el IGF-1 y las hormonas gonadales los predispone a padecer enfermedades.

Los miembros mayores de cualquier comunidad a menudo se ven obligados a asumir nuevos roles sociales y económicos, para los cuales se requiere un contexto social adecuado. Sin embargo, en algunas sociedades modernas, las personas mayores también pueden ser privadas de un papel social productivo y, en algunos casos, segregadas de la sociedad activa, siendo ubicadas en "comunidades de retiro" o "centros de vida asistida" (también conocidos como hogares de ancianos). En

estas sociedades, por lo general, la calidad de vida de los adultos mayores se ve muy influenciada por el acceso diferencial a los recursos.

Tabla 1: Principales eventos en la ontogenia humana y su duración aproximada.

Escenario	Eventos de crecimiento/duración (aproximada o promedio)
Desarrollo prenatal	
Fertilización	
Primer trimestre	Fecundación a la semana 12: embriogénesis
Segundo trimestre	Cuarto a sexto mes lunar: rápido crecimiento en longitud
Tercer trimestre	Séptimo mes lunar al nacimiento: rápido crecimiento de peso y maduración de órganos
Nacimiento	
Desarrollo posnatal	
Período neonatal	Nacimiento a 28 días: adaptación extrauterina, la más rápida de crecimiento y maduración posnatal
Infancia	Segundo mes hasta el final de la lactancia, generalmente a los 36 meses: velocidad de crecimiento rápido, pero con una fuerte desaceleración en la tasa de crecimiento, alimentación por lactancia hasta los seis meses de edad y luego lactancia con introducción gradual de alimentos complementarios, erupción de dientes temporales, muchos hitos del desarrollo en fisiología, conducta y cognición
Infancia	Años 3.0–6.9: tasa de crecimiento moderada, dependencia de personas mayores para el cuidado y la alimentación, estirón de crecimiento medio, erupción del primer molar e incisivo permanentes, crecimiento cerebral virtualmente completo/alcanzado al final de la etapa
Juventud	Años 7 a 10 para niñas, 7 a 12 años para niños: tasa de crecimiento más lenta, capaz de alimentarse por sí mismo, transición cognitiva que lleva al aprendizaje de habilidades económicas y sociales
Pubertad	Un evento de corta duración (días o algunas semanas) al final de la etapa juvenil: reactivación en el hipotálamo del generador de pulsos de GnRH, aumento dramático en la secreción de hormonas sexuales de los ovarios/testículos
Adolescencia	La etapa de desarrollo que dura de 5 a 10 años después del inicio de la pubertad: crecimiento acelerado en talla y peso; erupción de los dientes permanentes casi completa; desarrollo de características sexuales secundarias; maduración sociosexual; intensificación del interés y la práctica de actividades sociales, económicas y sexuales adultas
Edad adulta	
Primer y transición	Desde los 18 a los 20 años para las mujeres hasta los 45 años (final de edad reproductiva) y desde los 21 a los 25 años para los hombres hasta los 55 años: comienza con la finalización del crecimiento esquelético, la homeostasis en fisiología, comportamiento y cognición; pérdida de la fecundidad y menopausia de las mujeres a los 50 años; la fecundidad de los hombres puede disminuir con la edad, pero no llega a cero a ninguna edad.
Vejez y senescencia	Desde el final de los años fértiles hasta la muerte: disminución de la función y capacidad de reparación de muchos tejidos o sistemas corporales
Muerte	

Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Bibliografía

- Miller, E. M. (2018). The first Seriatum study of growth by RE Scammon. *American Journal of Physical Anthropology*, 165(3), 415-420.
- Gerver, W., & de Bruin, R. (2003). Growth Velocity: A Presentation of Reference Values in Dutch Children. *Hormone Research in Paediatrics*, 60, 181 - 184.
- Bogin, B., & Smith, B. H. (1996). Evolution of the human life cycle. *American Journal of Human Biology: The Official Journal of the Human Biology Association*, 8(6), 703-716.
- Bogin, B. (2020). *Patterns of human growth* (Vol. 88). Cambridge University Press.

CAPÍTULO 5

Introducción al estudio del desarrollo

Claudio G. Barbeito, Mariana A. Woudwyk

Introducción

El desarrollo incluye todas las etapas y procesos que ocurren desde la célula huevo o cigota hasta el individuo adulto, lo que se denomina ontogenia del individuo. El desarrollo se evidencia con modificaciones morfológicas, funcionales y moleculares que ocurren en el individuo durante toda su vida. La ontogenia es la historia de un individuo, a diferencia de la filogenia que es la historia de la vida en el planeta.

La **biología del desarrollo** es la ciencia que estudia los procesos que ocurren en la ontogenia, los mecanismos mediante los que estos procesos se llevan a cabo y las etapas que sigue ese desarrollo. La biología del desarrollo no solamente se ocupa del desarrollo prenatal sino también estudia aspectos del posnatal, como la culminación de la formación de algunos órganos, la regeneración de órganos, la metamorfosis (en las especies en que ocurre) y el envejecimiento. La biología del desarrollo combina los conocimientos de la embriología tradicional, que analizó el desarrollo desde una visión predominantemente morfológica, con la genética del desarrollo, que incorporó elementos de la biología celular y la genética molecular al estudio de la ontogenia.

Para iniciarnos en el estudio del desarrollo debemos conocer algunos aspectos sobre la reproducción. La **reproducción** es una de las características destacables de los seres vivos. La posibilidad de generar descendencia semejante a los progenitores ha permitido que la vida se haya perpetuado durante más de 3.500 millones de años. Los organismos vivos se reproducen de distinta manera, pero en el caso de los mamíferos como el ser humano la reproducción es sexual y dioica. La **reproducción sexual** requiere de células especializadas denominadas **gametas** que se unen para formar una nueva célula: la **cigota**, a partir de la cual se desarrolla el nuevo individuo. Las gametas son producidas por órganos especializados denominados **gónadas**. En las **especies dioicas** existen individuos machos que tienen dos gónadas, los **testículos**, que producen las gametas masculinas (**espermatozoides**), e individuos hembras, que tienen dos gónadas femeninas, los **ovarios**, que producen las gametas femeninas (**óvulos**). Ambas gametas son células **haploides** (tienen un cromosoma de cada par) y cuando se unen en la fecundación forman una cigota **diploide** (con dos

cromosomas de cada par). A partir de esa cigota ocurre una serie de procesos que terminan con la formación de un organismo.

En los mamíferos euterios, como el ser humano, el desarrollo es intrauterino. La fecundación es interna y la formación del embrión y su transformación en feto ocurren dentro del útero. Esto implica un diálogo molecular muy importante con el individuo gestante.

Actualmente, se conoce mucho sobre el desarrollo prenatal en el ser humano y en muchas especies animales. Pero esto no fue siempre así, en el siguiente apartado se presentan los aspectos clave de la historia de las ideas sobre el desarrollo.

Historia de las ideas sobre el desarrollo ontogénico

La biología del desarrollo actual intenta dar nuevas respuestas a viejas preguntas. No es difícil imaginar el asombro de los primeros humanos cuando se preguntaban: ¿Cómo una semilla podía terminar originando en una planta? ¿Cómo podía nacer a partir de un huevo un pollo? y, especialmente, ¿Cómo podía formarse en una mujer un nuevo ser humano? Estas no son solamente viejas preguntas que se hizo la humanidad, sino que también están entre las primeras preguntas que se hace un niño al empezar a observar el mundo que lo rodea y tomar conciencia de él.

Las primeras respuestas a las preguntas relacionadas con la formación de los seres vivos fueron, en muchos casos, explicaciones mágicas y religiosas. Por ejemplo, muchos pueblos no relacionaban el acto sexual y la concepción y explicaban el embarazo por la entrada de dioses, demonios, espíritus o animales al cuerpo femenino. Pese a que hoy esto pueda parecernos absurdo, pensemos que el embarazo comienza a evidenciarse bastante después de la cópula y que si la mujer no está en el momento de la ovulación la gestación no ocurrirá; si le sumamos a esto la gran pérdida embrionaria temprana que existe en el ser humano, la mayoría de los actos sexuales no generan un embarazo.

Quizás pueda ubicarse el inicio de la embriología con criterio científico en occidente en la Civilización Griega Clásica, especialmente a partir de los estudios de Aristóteles (384-322 AC). Este pensador griego planteó el concepto de impregnación para explicar la concepción. Según este modelo, la formación de un nuevo individuo es la consecuencia de la unión de dos sémenes, el semen masculino y el semen femenino que él consideraba que era el flujo menstrual. Ambos se unían y se solidificaban en el interior del cuerpo materno y ahí tomaban la forma del ser que se iba a gestar. En su visión (que hoy consideraríamos absolutamente machista pero que era típica de su época) la mujer daba únicamente la forma y el hombre daba la entelequia o fuerza vital. El flujo menstrual se liberaba cuando no había habido unión con el semen masculino. El Corán plantea una explicación similar que, además, fue mantenida por otros pensadores griegos como Hipócrates (460-370 AC), considerado el padre de la medicina, y llegó hasta el siglo XVII cuando una idea semejante fue

propuesta por científicos como el médico inglés William Harvey (1578-1657). Ese modelo fue prácticamente mantenido durante muchos siglos. Aristóteles, además inició la etapa de la **Embriología Descriptiva**, al estudiar huevos y embriones de distintas especies, entre ellos embriones de pollo en diferentes etapas de desarrollo. A partir de las observaciones en estos últimos, Aristóteles propuso un modelo para explicar el desarrollo, la **epigénesis**. Este consideraba que el desarrollo consiste en la sucesión de etapas y que, si una de ellas se altera, no podrán ocurrir las siguientes. Este modelo será muy discutido siglos después.

La Edad Media no incluyó avances importantes en el área, al menos en occidente, ya durante el renacimiento Leonardo Da Vinci (1452-1519) dibujó y describió, entre otras cosas, la posición del feto en el interior del útero y las envolturas fetales humanas (fig. 1) y bovinas; además, realizó mediciones de fetos animales, lo que le permitió establecer sus tasas de crecimiento.

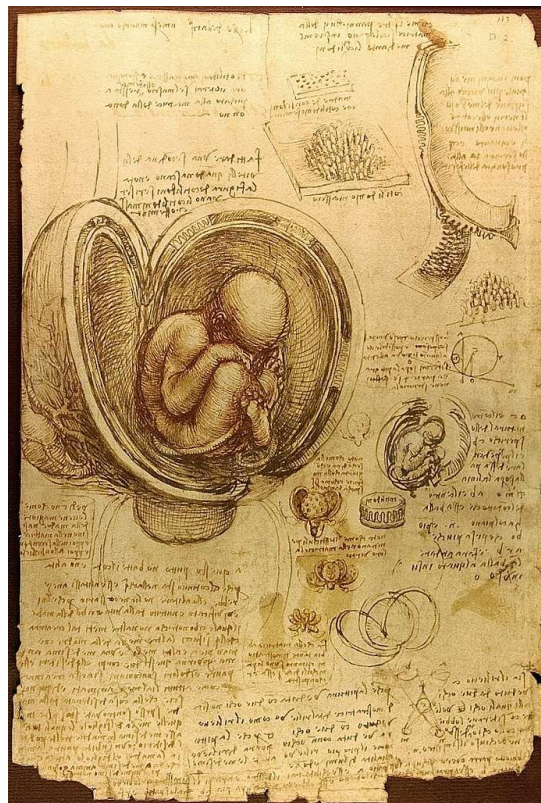


Figura 1: dibujo de Leonardo da Vinci que muestra un feto humano dentro del útero. Imagen de dominio público (ver ref.).

El avance científico del siglo XVI se caracterizó por el surgimiento de la microscopía. El microscopio permitió que comenzaran a observarse los organismos con mucho más detalle, inclusive en sus estadios prenatales. En el siglo siguiente se realizaron muchas observaciones de embriones de pollo, que profundizaron los estudios de Aristóteles. Pero también comenzaron a estudiarse líquidos corporales, por ejemplo, el semen. En 1677 el holandés Anton Van Leeuwenhoek (1632-1723) describió estructuras móviles en el semen, que algunos pensaron que eran pequeños animalitos, por lo

que originalmente se los llamó animáculos y posteriormente espermatozoides (fig. 2). Espermatozoide significa, justamente, animalitos del esperma.

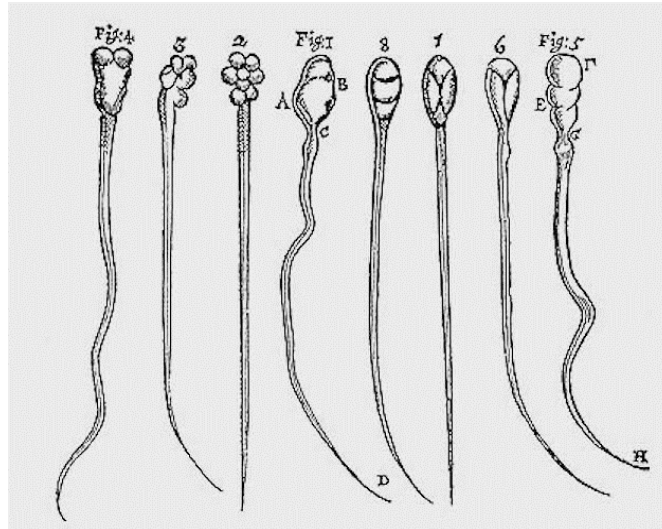


Figura 2: ilustración de espermatozoides de conejo y perro dibujados por Leeuwenhoek en 1678.
Imagen de dominio público (ver ref.)

En 1697 Nicolás Hartsoecker (1656-1725), también holandés, planteó la hipótesis posteriormente denominada del homúnculo, que consideraba que adentro del espermatozoide existía un pequeño ser, similar a un hombrecito en miniatura, que luego crecería (fig. 3). Por lo tanto, el nuevo ser estaba preformado en la gameta; surgió así un modelo contrapuesto a la epigénesis: la **preformación**. Algunos científicos como Harstoecker, eran preformacionistas animalculistas; pero otros creían que el ser preformado estaba en la gameta femenina, que todavía no se había caracterizado bien, eran preformacionistas ovistas, como el filósofo suizo Charles Bonnet (1720-1793). Por entonces se desarrollaron algunas modificaciones de la preformación muy peculiares. Por ejemplo, los ovistas por encaje creían que en un óvulo estaba encajado el próximo ser, y a su vez en este individuo, si era femenino, estaba encajada su descendencia y así sucesivamente; se llegó a plantear que en el ovario de Eva estaría encajada toda la humanidad. Hoy sabemos que un espermatozoide o un óvulo no tienen en su interior pequeños seres, pero en ese momento no existía la teoría celular, ni siquiera la teoría atómica y, entonces, no había límite inferior para el tamaño de un organismo. Por el contrario, otros científicos como William Harvey y Caspar Wolff (1733-1794) defendían el modelo de la epigénesis que Aristóteles había propuesto veinte siglos antes. La discusión entre preformacionistas y epigenetistas continuó durante varios siglos. Es interesante analizar como estudiando un mismo hecho, el desarrollo del pollo, el italiano Marcello Malpighi (1628-1694) defendió el preformacionismo y Caspar Wolff la epigénesis. Estos estudios incrementaron el cuerpo de conocimiento de la embriología descriptiva.

Pese a las propuestas de científicos como Harstoecker, muchos consideraban a los espermatozoides como contaminantes del semen y fue recién a fines del siglo XVIII cuando el italiano Lazzaro Spallanzani (1729-1799) logró demostrar, mediante la inseminación artificial en perras, que si no hay espermatozoides móviles no ocurre la concepción.



Figura 3: homúnculo dentro de un espermatozoide dibujado por Nicolas Hartsoeker, publicado en su obra *Essay de dioptrique* de 1694. Imagen de dominio público (ver ref.)

El siglo XIX se caracterizó por un gran desarrollo de los estudios de la morfología en Alemania y allí, en la primera mitad de ese siglo, el científico estonio radicado en Alemania Karl Ernst Von Baer (1792-1876) comprendió que los embriones de diferentes vertebrados en un momento de su ontogenia no pueden ser clasificados, es imposible, por ejemplo, determinar en cierto momento del desarrollo si el embrión que se observa es de una tortuga o de un perro. Von Baer comprendió que los embriones son muy similares al principio del desarrollo y luego empiezan a diferenciarse. Surgió así la **embriología comparada**, que fue muy importante para el desarrollo de la teoría de la evolución del inglés Charles Darwin (1809-1882) y tuvo a uno de los seguidores de Darwin, el anatomista alemán Ernst Haeckel (1834-1919), como otro gran referente (fig. 4). La relación entre la ontogenia y la filogenia, que fue consecuencia de los estudios de la embriología comparada, será descrita con profundidad en el capítulo 6. Otros científicos realizaron aportes importantes en la embriología comparada, se puede destacar al suizo Wilhelm His (1831-1904), quien fue el primero en realizar cortes histológicos de los embriones y luego a partir de ellos hacer reconstrucciones tridimensionales.



Figura 4: copia de Romanes de los dibujos de Haeckel. De izquierda a derecha se observan embriones de pez, salamandra, tortuga, pollo, cerdo, vaca, conejo y humano. Imagen de dominio público (ver ref.)

Como en toda ciencia biológica, en las últimas décadas del siglo XIX, en la embriología comenzaron a desarrollarse experimentos y surgió así la **embriología experimental**. El origen de la embriología experimental se puede establecer en el año 1888, cuando el biólogo alemán Wilhelm Roux (1850-1934) diseñó un experimento que intentaba probar la teoría de otro alemán, August Weissman (1854-1934), que consideraba que en el embrión existían zonas específicas que eran las que se heredaban desde los progenitores: el **plasma germinal**. Lo que hizo Roux fue tomar un embrión de anfibio de dos células y matar una de ellas. Como resultado, se formó únicamente medio embrión, que llegó hasta determinado estadio en el que murió (fig. 5). Para muchos este experimento parecía corroborar la preformación; sin embargo, cuatro años después, Hans Driesch (1867-1941, también alemán, realizó un estudio similar con embriones de erizo de mar de dos células, extrajo una de ellas y el resultado fue totalmente distinto: se formó un embrión normal, aunque algo más pequeño (fig. 6). Más allá de las diferencias entre distintos grupos de animales (por ejemplo, si se utilizaba un embrión de insecto, el resultado hubiera sido más similar al de Roux y en uno de mamífero al de Driesch), cuando se repitió el experimento de Roux extrayendo la célula muerta se pudo desarrollar un embrión completo.

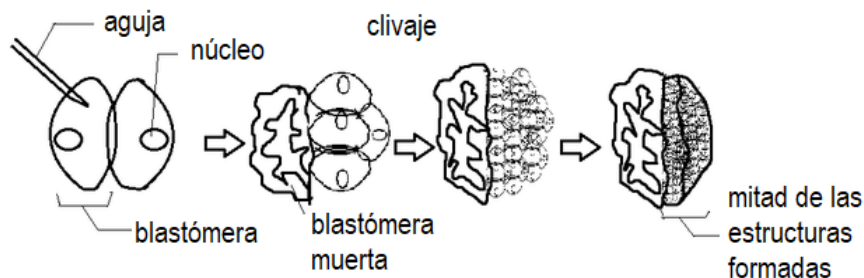


Figura 5: experimento de Wilhelm Roux (1888). Imagen con licencia CC0 (ver ref.)

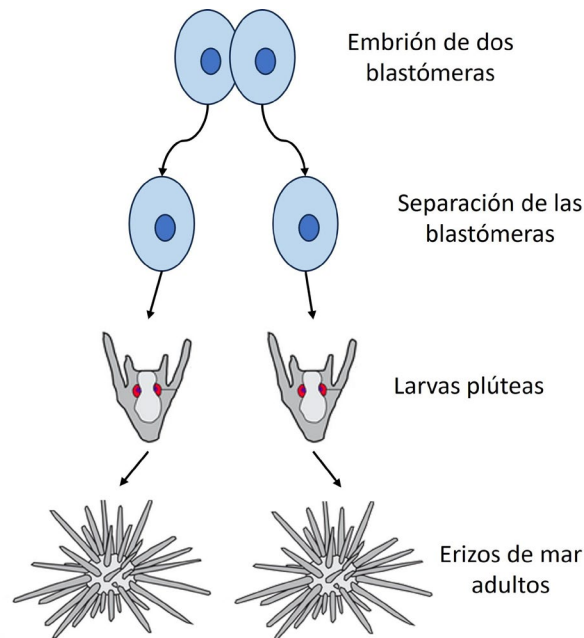


Figura 6: experimento de Hans Driesch (1891). Autora: Mariana A. Woudwyk (MAW), a partir de Warner JF, Lyons DC, McClay DR (ver ref.)

La embriología experimental continuó creciendo durante la primera mitad del siglo XX y alcanzó uno de sus máximos logros con la incorporación del concepto del **organizador** a partir del experimento de 1923 desarrollado por el prestigioso embriólogo alemán Hans Spemann (1869-1941) y su discípula Hilde Mangold (1898–1924). Spemann y Mangold tomaron dos embriones tempranos de salamandra; por entonces se sospechaba que una zona de los embriones de anfibios, denominada labio dorsal del blastoporo, poseía funciones importantes en la morfogénesis del embrión. Los investigadores extrajeron el labio dorsal del blastoporo de un embrión y lo insertaron en otro, en el lugar opuesto a la posición que tiene esta estructura normalmente; quedó entonces un embrión con dos labios dorsales del blastoporo en posiciones opuestas (fig. 7). El resultado del experimento fue la obtención de un embrión con dos porciones dorsales y laterales, una a cada lado, y una única porción ventral que las unía. Con este experimento se demostró que una región del embrión puede tener la capacidad de inducir a otras a que tomen determinadas características (en secciones posteriores se explicará con detalle este concepto) y, en este caso, las células inducidas se convirtieron en tejido nervioso. Este experimento llevó a Spemann a ganar el premio Nobel de Medicina y Fisiología de 1935, lamentablemente Mangold había muerto en un accidente doméstico el año en que se publicaron los resultados del experimento (1924), que constituía la base de su tesis doctoral.

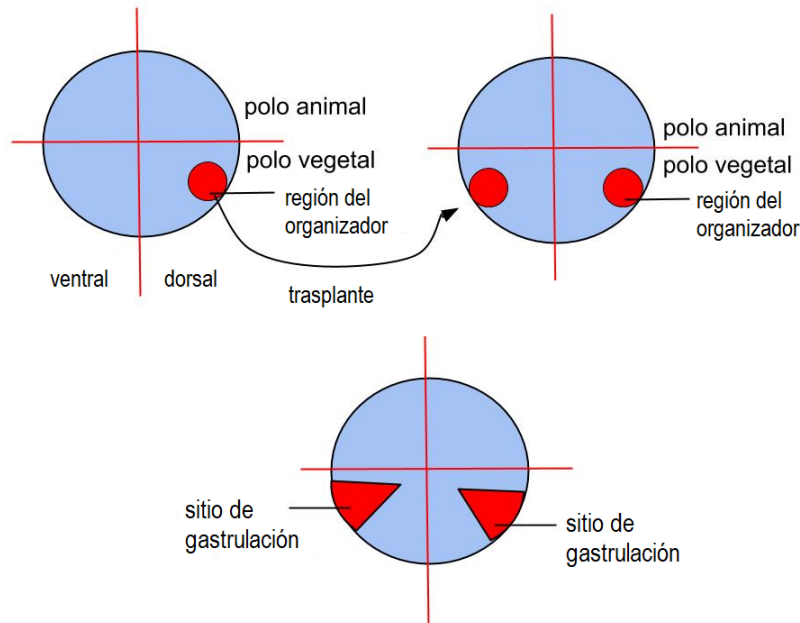


Figura 7: representación esquemática del experimento de Spemann y Mangold. Autor Kaiquepassos (ver ref.)

En 1962 un, por entonces, muy joven científico inglés, John Gurdon (1933-), realizó el primer experimento exitoso de trasplante nuclear desde una célula adulta a otra. Gurdon tomó un huevo de rana de una variedad y destruyó su núcleo. Luego le extrajo el núcleo a una célula somática de una rana de otra variedad (inicialmente usó células de la piel, pero en experimentos posteriores también empleó células intestinales). Esta era diferente por el color y por algunas características celulares. Introdujo el núcleo de la célula somática en el huevo anucleado de la rana de la otra variedad. El resultado fue la obtención de un renacuajo de la cepa donante del núcleo (en experimentos posteriores llegó a una rana adulta) (fig. 8). Este experimento demostró la **equivalencia nuclear**: todas (en realidad casi todas) las células del organismo tienen el mismo material genético, la expresión de este material varía según el entorno, que es el citoplasma. También, este fue el experimento que generó el primer clon a partir de una célula de un individuo adulto. Debieron pasar treinta y cinco años para que, en 1997, el inglés Ian Wilmut (1944-2023) y sus colaboradores lograran clonar un mamífero: la oveja Dolly. En realidad, para la clonación de Dolly fue necesaria una modificación metodológica que contemplaba algunas diferencias en el ciclo celular de los mamíferos con respecto al de los anfibios. Pero todas las clonaciones de diversas especies animales que nos asombran desde Dolly hasta la actualidad son modificaciones técnicas del experimento de Gurdon, cuyo valor fue reconocido tardíamente, lo que se corrobora con que recién en 2012, cincuenta años después de que publicaran sus resultados, se le otorgó el Premio Nobel.



Figura 8: experimento de Gurdon con células intestinales. Autor: Gonzalo Escobar T. (ver ref.)

El experimento de Gurdon se desarrolló unos diez años después del establecimiento del modelo de Watson y Crick para explicar la estructura de la molécula de ADN, era el surgimiento de la biología molecular y especialmente de la genética molecular. El avance del conocimiento de los genes a nivel molecular, resultado de un crecimiento tecnológico aplicado a la biología molecular, permitió establecer el rol que los genes individuales desempeñan en el desarrollo. Desde la década de 1980, en el campo de la genética del desarrollo se han investigado e identificado los genes que regulan y dirigen el desarrollo temprano, especialmente utilizando animales modelos tanto invertebrados, como la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* y el nematodo *Caenorhabditis elegans*, como en vertebrados, entre ellos el pez cebra *Danio rerio*, el pollo *Gallus gallus* y el ratón *Mus musculus*. Estos estudios tuvieron resultados sorprendentes, entre ellos el descubrimiento de la gran homología existente entre los genes que regulan el desarrollo en animales filogenéticamente muy distintos. Muchos de los hallazgos fueron corroborados luego en el ser humano. La genética del desarrollo se fusionó con la embriología clásica y surgió una ciencia integradora: la **biología del desarrollo**, que no solo describe el desarrollo de distintos grupos de animales si no que intenta dilucidar los mecanismos celulares y moleculares que explican a los grandes procesos que ocurren durante la ontogenia. Es interesante que el modelo actual para explicar el desarrollo posee algo del preformacionismo y algo de la epigénesis. Existe un programa genético que se puede considerar preformado, pero de manera codificada, que se lee mediante una serie de etapas secuenciales como suponían los epigenetistas. Sin embargo, siempre se debe tener en cuenta que la información contenida en los genes se expresa de diferente manera según cuales sean los factores externos que influyen sobre el organismo en desarrollo, no todo está en los genes.

Etapas del desarrollo ontogénico

El desarrollo ontogénico incluye una serie de etapas secuenciales que deben ocurrir ordenadamente para su culminación exitosa. A continuación, se realiza una breve descripción de los aspectos fundamentales de estas etapas.

Gametogénesis

La gametogénesis es la formación de las gametas; en realidad, esta es una etapa previa, pero indispensable, para la formación de un organismo con reproducción sexual. Ya se mencionó que las gametas, espermatozoide y óvulo, se forman en las gónadas y son células haploides. Durante la gametogénesis ocurre **diferenciación celular** (que será descrita en una sección posterior de este capítulo) y proliferación celular, tanto por **mitosis** como por **meiosis**. La meiosis es un tipo de proliferación particular en la que el número cromosómico se reduce de diploide (dos cromosomas de cada par) a haploide (un cromosoma de cada par) en las células hijas y que solamente ocurre durante la gametogénesis.

Fecundación

La fecundación es la unión de las gametas cuyo resultado es la generación de la cigota diploide. En los organismos vivíparos, como los mamíferos euterios, la fecundación es interna: el semen con los espermatozoides se deposita en el sistema reproductor femenino y las gametas masculinas se desplazan por la luz de los órganos femeninos hasta alcanzar al ovocito (precursor del óvulo) liberado desde el ovario durante la ovulación.

La cigota de los mamíferos euterios, a diferencia de la de las aves o de los mamíferos ovíparos, tiene muy escasa cantidad de **vitelo**. El vitelo es el conjunto de sustancias de reserva que constituye, por ejemplo, la yema del huevo de las aves. Como los euterios perdieron el vitelo durante la evolución, al adquirir la viviparidad y desarrollar una placenta que es la principal fuente de alimento prenatal, las etapas del desarrollo de los mamíferos, en muchos aspectos, se parecen más a las de las aves o los reptiles que a las de otros grupos de animales con huevos pobres en vitelo.

Segmentación

En esta etapa, la cigota se divide en una gran cantidad de células que se denominan **blastómeras**. Las blastómeras, al menos en los primeros momentos de la segmentación, son idénticas entre

sí y en los mamíferos mantienen la potencialidad⁵ de generar un individuo completo. Durante la segmentación, las blastómeras limitan la síntesis de proteínas a las necesarias para la división celular y, por lo tanto, no ocurre un incremento de tamaño del embrión. Las divisiones celulares son rápidas y continuas en todas las especies, aunque esto no es tan marcado en el ser humano; por ejemplo, en algunos anfibios al terminar el primer día posfecundación el embrión tiene alrededor de 5000 células y sin aumento del volumen total, en cambio se requieren 30 horas para que culmine la formación de dos células en el embrión humano.

En un primer estadio de la segmentación, la **mórula**, el embrión es macizo y las blastómeras, que son todas idénticas, sobresalen en su superficie (de allí el nombre de mórula por su similitud con la fruta conocida como mora). Al final de este estadio las células en contacto con el exterior se diferencian y forman el **trofoblasto**, mientras que las que quedan en el interior constituyen el **embrioblasto**. Posteriormente, ingresa líquido desde la trompa uterina y el útero y se forma una cavidad, el **blastocoele**. En este momento el embrión es un **blastocisto**, con una capa celular denominada trofoblasto por fuera y un macizo celular interno llamado embrioblasto por dentro, limitado al polo animal del embrión (fig. 9); muchos autores consideran que está en el estadio de **blástula**. Sin embargo, existen discusiones sobre si en ese momento el embrión de mamífero es una verdadera blástula, debido a que, a diferencia de lo que ocurre en otros animales, parte del blastocisto (el trofoblasto) no originará células embrionarias sino componentes placentarios.

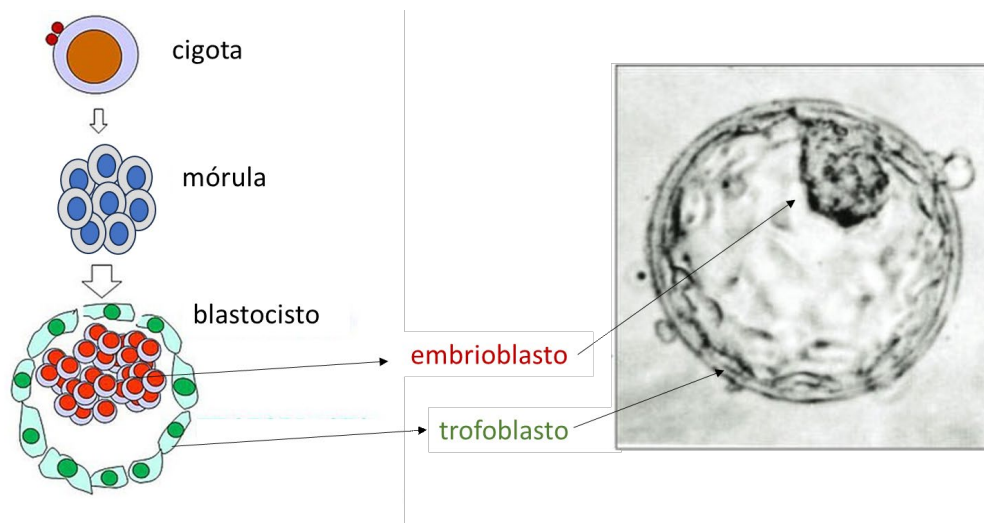


Figura 9: izquierda: principales cambios durante la segmentación y formación del blastocisto; derecha: blastocisto humano. Autora: MAW a partir de Jucomo (2012). Foto del blastocisto: imagen de dominio público (ver ref.)

⁵ La potencialidad es la capacidad de las células de originar diferentes tipos celulares, con características morfológicas y funcionales diferentes a la célula original.

Gastrulación

La siguiente etapa, la gastrulación, se caracteriza por los abundantes movimientos celulares que determinan la formación de las tres hojas embrionarias: ectodermo, mesodermo y endodermo (fig. 10). En la gastrulación, también se forma un esbozo del tubo digestivo, de allí el nombre de la etapa (del griego *gaster*, estómago), y se establecen los ejes corporales cráneo-caudal y derecha-izquierda; el restante, dorso-ventral, se había establecido previamente al formarse el macizo celular interno. La gastrulación abarca, aproximadamente, la tercera semana del desarrollo humano.

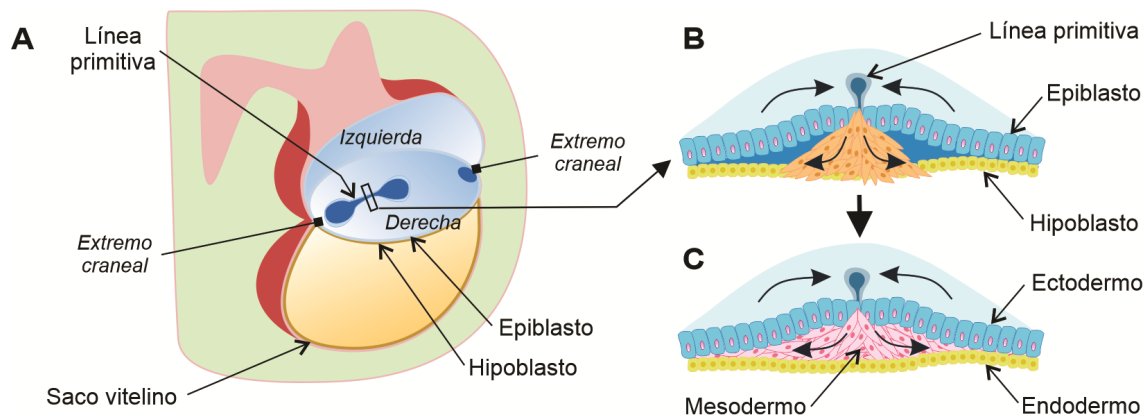


Figura 10: Gastrulación. Autor: Dr. Francisco Acuña (ver ref.)

Neurulación, organogénesis temprana o periodo somítico

Pese a que la correspondencia no es completa, estos nombres son aplicables a un periodo similar, que abarca alrededor de la cuarta semana del desarrollo en el ser humano.

El nombre de neurulación se debe a que en este momento ocurre la formación del tubo neural, esbozo del sistema nervioso; que, luego del sistema circulatorio, es uno de los primeros en empezar a formarse. Además, este sistema nervioso en formación hace saliencia en el exterior; por este motivo al embrión en esta etapa se lo denomina **néurula**. Es importante destacar que pese a este desarrollo temprano del sistema nervioso su diferenciación y la integración y complejización de funciones en el cerebro humano se alcanzan muy tardíamente (aproximadamente a partir de la semana 24 en un feto humano).

Al comenzar a desarrollarse los esbozos de los otros sistemas de órganos, a esta etapa también se la denomina organogénesis temprana y, además, como se forman las somitas, unas estructuras pares de origen mesodérmico que hacen saliencia a ambos lados del embrión, también se la denomina periodo somítico.

Durante esta etapa en el embrión, además de los cambios mencionados, ocurren:

- la **tubulación**, porque en el embrión, hasta ese momento plano, ocurren plegamientos que lo convierten en una estructura tubular;
- la **celomación**, porque a partir de movimientos del mesodermo se forma la cavidad corporal o celoma y
- la **metamerización**, porque aparecen las somitas que son las primeras estructuras que determinan la segmentación corporal, que luego se evidenciará, por ejemplo, en las vértebras.

Organogénesis

Durante el segundo mes del desarrollo continúa la formación de la mayoría de los órganos que constituirán al organismo definitivo. A este periodo se lo denomina organogénesis y culmina aproximadamente al comenzar la semana novena del desarrollo, cuando ya el aspecto exterior humano es evidente, aunque la casi totalidad de los órganos (con excepción del corazón y los vasos sanguíneos) no son funcionales y su aspecto microscópico difiere mucho del que tendrán cuando maduren y desarrollen sus funciones específicas. Por ejemplo, los huesos están formados principalmente por tejido cartilaginoso y no por tejido óseo, y los pulmones tienen un aspecto similar al de una glándula en formación y no están en absoluto preparados para el intercambio de gases. En el momento final de la organogénesis, al inicio de la novena semana el embrión se convierte en **feto**.

Histogénesis

En los esbozos de los órganos se incrementan, durante el periodo fetal, los procesos de diferenciación de las células (ver más adelante). A lo largo del resto del desarrollo prenatal, los tejidos adquieren las características morfológicas definitivas y las funciones que poseen tras el nacimiento. La histogénesis no se detiene en la vida posnatal; muchos órganos como los huesos o el encéfalo continúan con la histogénesis durante varios años después del nacimiento.

Desarrollo y crecimiento posnatal

Como se mencionó previamente, la maduración de muchos órganos se alcanza durante la etapa posnatal de la ontogenia. Un ejemplo muy característico es la maduración pospuberal de los órganos del sistema reproductor. Además, durante varios años continúa el crecimiento, como se describe en otros capítulos de este texto.

Procesos que intervienen en el desarrollo ontogénico

El desarrollo es muy complejo e implica profundos cambios en todos los niveles de organización, desde las moléculas hasta el organismo. El genoma posee un **programa genético**, pero su ejecución como un **programa de desarrollo** depende de muchos factores y requiere de numerosos y complejos mecanismos. Ya desde antes de su formación la cigota se ve influenciada por el medio ambiente. Los factores ambientales pueden generar cambios epigenéticos⁶ en las gametas que modifiquen la expresión génica y, por lo tanto, el fenotipo del embrión; posteriormente, en el caso de los organismos vivíparos como el ser humano, se establece un diálogo con la madre que hace que cualquier cambio en el organismo gestante genere cambios en el individuo que se está gestando.

Es muy difícil establecer una clasificación de los grandes procesos que ocurren durante el desarrollo, de la misma manera es complejo establecer las diferencias entre algunos términos como proceso y mecanismo. En el presente capítulo se plantea la existencia de tres grandes procesos en el desarrollo: la **diferenciación celular**, la **morfogénesis** y el **crecimiento**. A su vez estos procesos son consecuencia de distintos mecanismos moleculares y celulares que se describirán posteriormente. Es importante diferenciar los procesos y mecanismos de las etapas. Los procesos y mecanismos no son necesariamente secuenciales, y muchos de ellos pueden ocurrir en distintas etapas.

Diferenciación celular

La diferenciación celular es el proceso en el que ocurren cambios que llevan a una célula a adquirir características estructurales y funcionales específicas y, como consecuencia, constituirse en un tipo celular especializado. Para diferenciarse, en las células ocurren **restricciones de potencialidad**. La cigota es una **célula totipotente**, a partir de la cual se forman todos los tipos celulares existentes en el organismo. Esa totipotencialidad se mantiene durante las primeras divisiones de la segmentación. Posteriormente las células empiezan a restringir sus destinos posibles; la primera restricción ocurre en el estadio de mórula y genera que las células superficiales solamente puedan originar componentes del corion (anexo embrionario que formará parte de la placenta) y del amnios, pero no del embrión o de otros anexos. A medida que prosigue el desarrollo, van ocurriendo nuevas restricciones. En un principio las células mantienen muchas potencialidades (por ejemplo, una célula mesodérmica puede originar componentes óseos, cartilagosos, vasculares, etc.), en ese momento se considera que la célula es **pluripotente**. Las restricciones continúan hasta el momento en el que existe un único destino posible para esa célula que ya posee las características morfológicas y funcionales típicas de esa población celular y, por lo tanto, está diferenciada. La diferenciación es progresiva. Inicialmente ocurre la **determinación**, en

⁶ Cambios epigenéticos: (“epi” del griego, por encima) son modificaciones en el ADN que no alteran la secuencia de bases pero pueden modificar la expresión génica (ver más adelante).

este momento ya se estableció el futuro destino de la célula, como consecuencia de cambios moleculares, aunque todavía no se evidencian las características fenotípicas de este. La célula determinada pierde potencialidades y queda restringida para otros destinos.

La diferenciación celular implica modificaciones bioquímicas, morfológicas y funcionales que están íntimamente relacionadas, los cambios en la expresión de distintas moléculas generan que se modifiquen la estructura y la función celular. Las características morfológicas de una célula son, en muchos casos, parte de la adaptación a determinadas funciones. Un ejemplo frecuente para explicar este proceso es el de las fibras musculares. Los mioblastos son las células precursoras de las fibras musculares esqueléticas; su determinación ocurre en la hoja embrionaria del mesodermo, en etapas tempranas del desarrollo de los vertebrados. Los mioblastos sintetizan las proteínas contráctiles entre otras sustancias típicas de este tipo de células. En la diferenciación morfológica los mioblastos se fusionan para formar una fibra tubular y multinucleada (fig. 11). La diferenciación termina con la interacción con un nervio motor que, al inervarla, condiciona el tipo de contracción que tendrá la fibra. Estos aspectos de la diferenciación son interdependientes: una célula muscular adopta forma tubular y adquiere capacidad contráctil cuando sintetiza moléculas como la desmina, la actina y la miosina específicas de músculo.

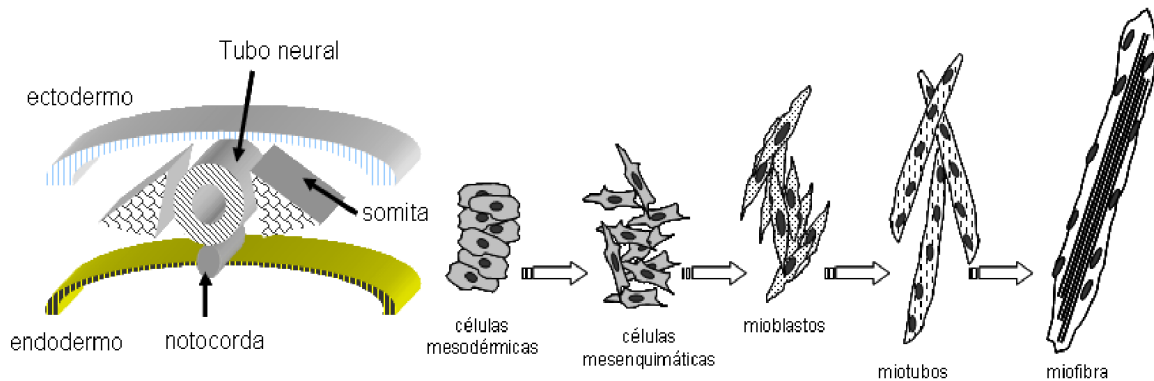


Figura 11: diferenciación de las fibras musculares. Autor: Dr. Antonio Felipe (ver ref.)

Expresión génica diferencial

Las restricciones, la determinación y, por último, la diferenciación son el resultado de la **expresión génica diferencial**. Para interpretar este concepto debemos recordar el experimento desarrollado por John Gurdon en 1962 (fig. 8) en el que, por medio de la transferencia nuclear en cigotas de rana, determinó que todas las células tienen el mismo material genético (hay excepciones, por ejemplo, las gametas que tienen la mitad del ADN), pero que la expresión es variable. Esto significa que solo algunos genes en cada célula originan ARN funcional que, en algunos casos, se traducirá en proteínas. Un porcentaje de genes se expresa en todas las células, por ejemplo, los que codifican proteínas relacionadas con la respiración celular, pero otros solamente lo hacen en algunos tipos celulares específicos.

Por ejemplo, el gen que codifica la hormona insulina solamente se expresa en un tipo celular del páncreas, aunque esté presente en todas las células. La expresión génica se controla, y puede modificarse, en diferentes momentos: puede ser a nivel de la síntesis del ARN (transcripción), del procesamiento y maduración del ARN, de la síntesis proteica (traducción) o luego de esta (fig. 12).

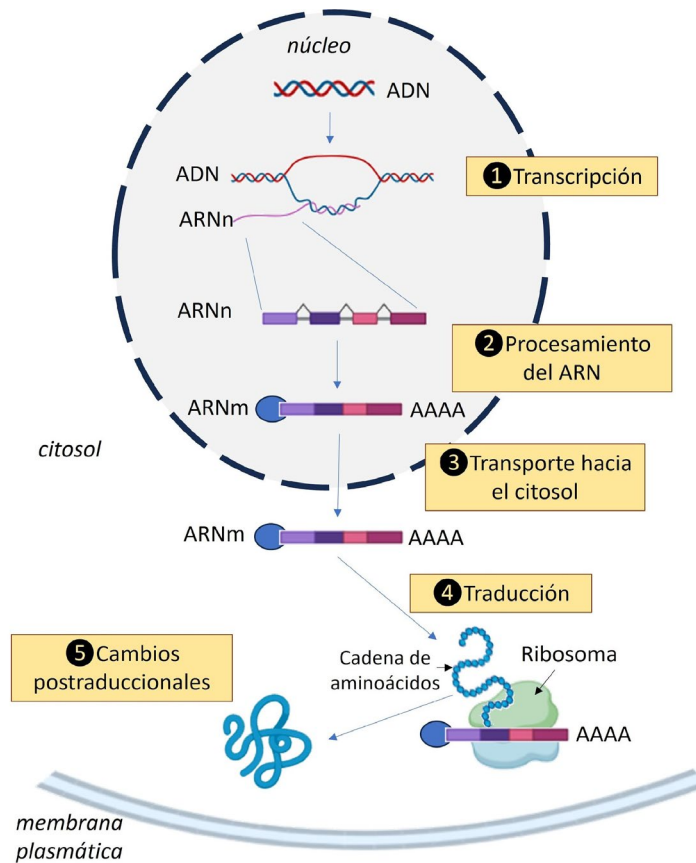


Figura 12: regulación de la expresión génica. Autora: MAW (ver ref.)

La regulación a nivel transcripcional está relacionada con la presencia de factores de transcripción específicos y con la condensación de la cromatina. Los genes tienen distintas porciones, además de la región codificante existe un **promotor** al que debe unirse la enzima ARN polimerasa que es la que cataliza la transcripción, es decir, la síntesis de ARN a partir del ADN, y **regiones reguladoras** (fig. 13). A diferencia del promotor, que es muy similar en la mayoría de los genes, las regiones reguladoras son muy variables y son específicas de cada gen. Diversas proteínas conocidas como **factores de transcripción** se deben unir al ADN para que la transcripción ocurra. Algunos de estos factores de transcripción son indispensables para la transcripción, se unen a los promotores de la mayoría de los genes y están en todas las células, son los **factores de transcripción basales**; otros se unen a las regiones reguladoras y solo intervienen en la transcripción de algunos genes y en algunos tipos celulares; se denominan **factores de transcripción específicos**. Estos últimos pueden actuar como

estimulantes o inhibidores según faciliten o inhiban la unión de la ARN polimerasa al promotor. Algunos factores de transcripción específicos regulan la transcripción de varios genes indispensables para la formación de un órgano, a los genes que codifican para estos factores de transcripción se los conoce como **genes maestros**. Entre los genes maestros encontramos a los **genes homeóticos** relacionados con la segmentación corporal (por ejemplo, con la formación de un tipo u otro de vértebra) y a Pax6. Pax6 es un ejemplo interesante porque, aunque tiene otras funciones, actúa como gen maestro en la formación del ojo. Estos genes están muy conservados, tanto que el Pax6 de mamíferos puede reemplazar a *eyeless*, el homólogo en insectos, en mutantes de *Drosophila* que carecen de *eyeless* funcional. Además, la expresión ectópica de este gen puede hacer que se desarrollen ojos en lugares no habituales como una pata (fig.14).

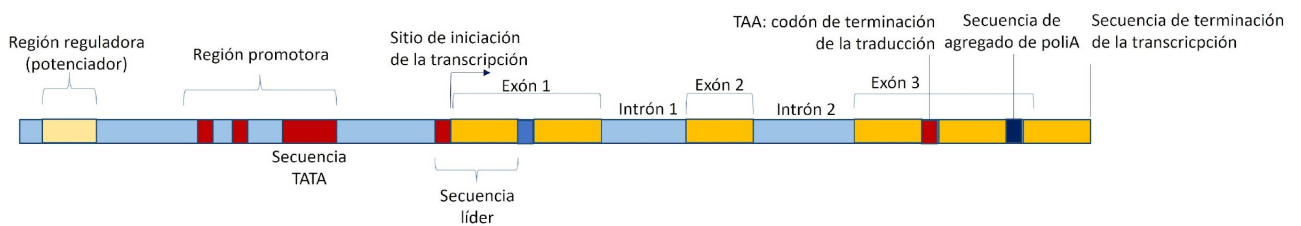


Figura 13: anatomía de un gen eucariota. Autora: MAW (ver ref.)

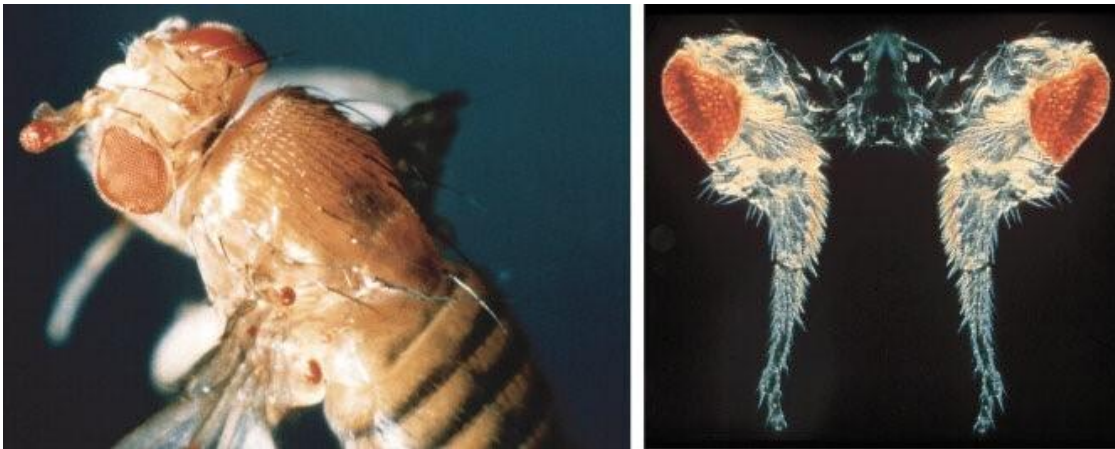


Figura 14: Desarrollo de ojos ectópicos en la pata de *Drosophila melanogaster*. Autora: MAW (ver ref.)

Además de la presencia de los factores de transcripción específicos en algunas células y otras no, la transcripción puede modificarse por la condensación de la cromatina como consecuencia de las **marcas epigenéticas**. Las marcas epigenéticas son modificaciones de la cromatina que no afectan a la secuencia de bases del ADN: los genes tienen la misma información, pero los cambios en la cromatina, en la mayoría de los casos, generan dificultad para la unión de la enzima ARN polimerasa y en la mayoría de los casos, impiden la transcripción. Estas marcas epigenéticas se transmiten cuando el ADN se duplica y por lo tanto las heredan las células hijas. La marca epigenética más

frecuente es la metilación de la base citosina que ocurre en ciertos promotores. Un ejemplo muy particular de esto es lo que ocurre en uno de los cromosomas X de las mujeres y otras hembras de mamíferos. Como la mayoría de los genes que se encuentran en estos cromosomas son necesarios en una sola copia (que es lo que ocurre en los varones XY), en la otra copia este cromosoma se condensa como consecuencia de estos cambios epigenéticos.

Una vez que se transcribió un gen, en el ARN ocurren cambios regulatorios antes de que pueda traducirse en proteínas o formar una molécula de ARN funcional (ejemplo un ARN de transferencia). Entre estos cambios, en el precursor del ARN mensajero se eliminan fragmentos que no se traducirán y se denominan intrones. El proceso en el que se quitan los intrones se denomina corte y empalme o, usando el término en inglés que no posee traducción, **splicing**. Un hecho interesante es que algunos ARN pueden tener **splicing** distinto en diferentes tipos celulares, lo que en una población celular es un intrón en otra no lo es; de esta manera al tener ARNm diferentes se formaran distintas proteínas (fig. 15). Este proceso es el **splicing alternativo** y permite explicar, por ejemplo, por qué algunas proteínas relacionadas con la función muscular son distintas en los diferentes tipos de fibra muscular debido a que el **splicing** es distinto en ellas.

Existen otros mecanismos que pueden regular la expresión génica a nivel transcripcional, algunos de ellos son externos. Por ejemplo, los promotores de algunos genes relacionados con la regulación de la formación de vasos sanguíneos, entre otros procesos, se activan como respuesta a la concentración de oxígeno en los tejidos.

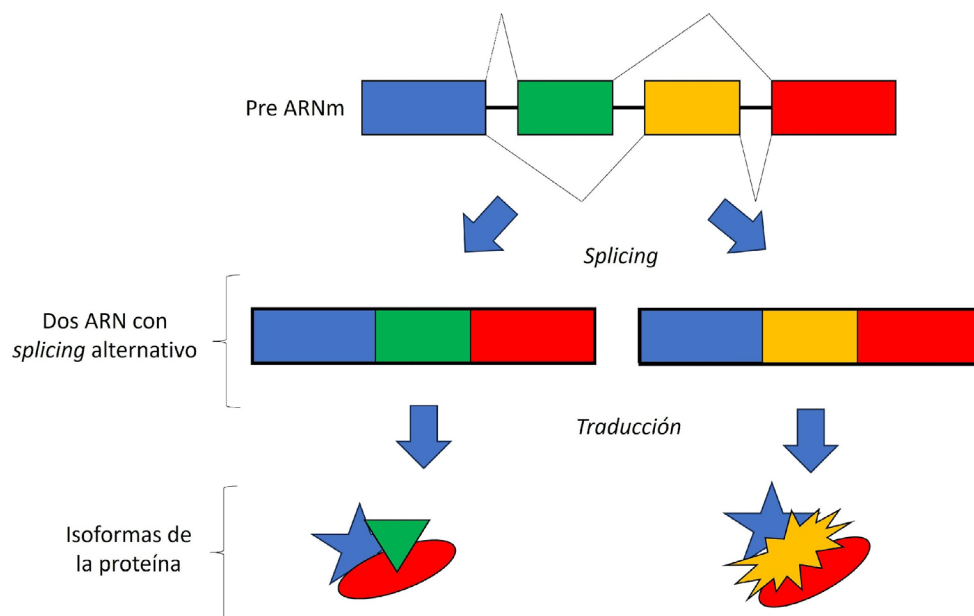


Figura 15: esquema que representa el **splicing alternativo**. Autora: MAW (ver ref.)

También puede haber modificaciones durante la traducción e inclusive después de ella. Por ejemplo, en varios tipos celulares del encéfalo se forma una proteína, la proopiomelanocorticotrofina, que

se fracciona en distintos péptidos en diferentes células; por ejemplo, origina la hormona estimulante de la corteza adrenal en ciertas células de la hipófisis y endorfinas en algunas células cerebrales.

Morfogénesis

La organización final de las células para construir la forma definitiva del organismo es la morfogénesis. Este proceso incluye tanto la localización de las células en los correspondientes órganos como la adquisición de los ejes corporales (establecimiento del plan corporal).

Un organismo bilateral como el ser humano posee tres ejes: dorsoventral, cráneo caudal y derecho izquierdo (fig. 16); estos ejes se forman muy temprano en el desarrollo prenatal.

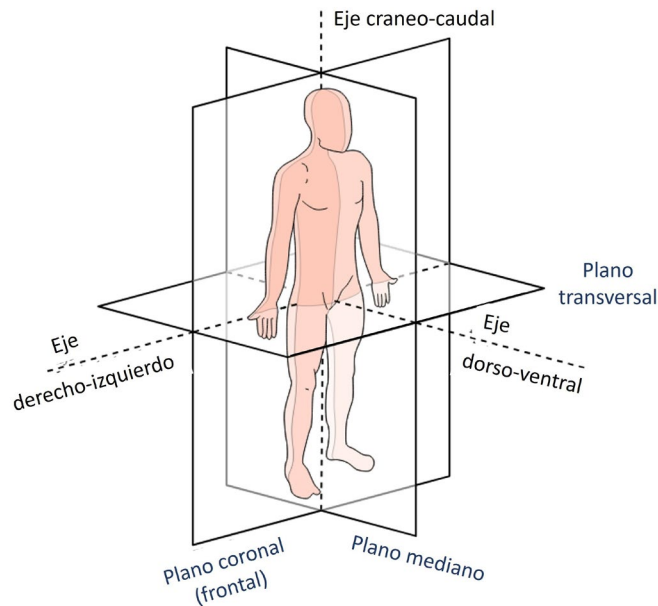


Figura 16: ejes y planos corporales. Tomada y modificada de Edoarado (ver ref.)

Crecimiento

El crecimiento es el aumento en la masa o el tamaño general de un tejido o un organismo. Durante el desarrollo ocurre por **hiperplasia**, aumento del número de células, por **hipertrofia**, aumento del tamaño de cada célula, o por **acreción**, aumento de la matriz extracelular o por una combinación de estos procesos. La hiperplasia se relaciona con un predominio de la proliferación por sobre la muerte celular y la hipertrofia es consecuencia del incremento en la síntesis de componentes celulares, en especial proteínas, no se considera crecimiento el aumento de tamaño por aumento del acúmulo de lípidos.

Si bien durante la etapa prenatal existe crecimiento en casi la totalidad de las estructuras corporales, los índices de este crecimiento son diferentes. Por ejemplo, la cabeza de un feto humano tiene una longitud que representa la mitad de la corporal en el tercer mes de gestación, pasa a ser un tercio de la longitud al quinto mes y un cuarto al final de la gestación. Esto no significa que la cabeza no haya crecido durante la gestación, sino que ha crecido mucho menos que otras partes; por ejemplo, los miembros. Este tipo de crecimiento diferencial entre componentes corporales es el **crecimiento alométrico**.

Mecanismos que intervienen en el desarrollo ontogénico

Como se mencionó previamente, es difícil establecer los límites entre mecanismos y procesos que intervienen en la ontogenia. Sin embargo, algunos mecanismos son comunes a varios procesos. Los mecanismos del desarrollo tienen como producto los procesos previamente descriptos.

Dentro de estos mecanismos describiremos: la inducción, la proliferación celular, los movimientos, el reconocimiento y la adhesión celular, la transición epitelio-mesénquima y la muerte celular.

Inducción

La **inducción** es el mecanismo mediante el que una población celular produce factores (inductores) que generan una respuesta en otra población, generalmente vecina, que los recibe. La inducción se basa en la unión entre un **ligando** y un **receptor**, un proceso común en el organismo que ocurre también, por ejemplo, en las sinapsis en el sistema nervioso. La primera población celular es la **inductora** y la segunda es la **inducida**, esta última debe poseer receptores para los inductores que son ligandos. Si los **inductores** son proteicos no pueden atravesar la membrana plasmática y las células inducidas deben tener receptores en dicha membrana. En esos casos, la unión entre el inductor y el receptor inicia una cascada de reacciones que culmina, por ejemplo, con modificaciones en la expresión génica o activación de ciertas enzimas. Entre los inductores proteicos se encuentran los factores de crecimiento, la familia *hedgehog* (cuyo representante más conocido es *Sonic hedgehog*, Shh) y la familia Wnt. Cuando el inductor es un lípido, como el ácido retinoico relacionado con la vitamina A, este atraviesa la membrana y se une a receptores intracelulares que son factores de transcripción, que al unirse al ligando se activan y se unen al ADN para facilitar o inhibir la expresión de determinados genes. Al inicio del desarrollo la inducción embrionaria siempre ocurre entre células vecinas, en ese momento el ligando puede llegar a los receptores atravesando la matriz extracelular (vía **paracrina**) o por contacto directo entre células (vía **yuxtacrina**). Además, una célula puede liberar inductores que se unan a receptores que ella misma posee (vía **autocrina**). Al avanzar

el desarrollo y establecerse la circulación sanguínea, esta puede permitir la comunicación por vía **endocrina**, entre células distantes.

La inducción no es un proceso aislado, una población celular induce a otra en la inducción primaria y esta segunda a su vez induce a una tercera en la inducción secundaria. Además, es frecuente que existan inducciones recíprocas como ocurre entre los epitelios y el mesénquima de distintos órganos. Hace varias décadas se demostró que si se cultivaba epitelio del paladar embrionario de gallina con el tejido conectivo embrionario (mesénquima) de ratón, el epitelio de gallina forma esmalte dentario; años después se descubrió que el mesénquima palatino de las aves no produce un factor inductor que sí se secreta en los mamíferos; sin embargo, el epitelio palatino de las aves mantiene los receptores para esos inductores.

En la formación de los distintos órganos son frecuentes las inducciones de orden complejo, en las que las distintas poblaciones celulares que formarán el órgano se van induciendo unas a otras. También estas inducciones van cambiando a lo largo del desarrollo; un mismo inductor puede ser fundamental en un primer momento del desarrollo para que ocurra la diferenciación inicial de las células del sistema nervioso y más avanzado el desarrollo puede ser responsable de que se formen tipos específicos de neuronas. Algunos inductores son **morfógenos** porque generan diferentes respuestas según la concentración que exista de ellos. En algunos casos la existencia de un gradiente de concentración determina que se diferencien diferentes poblaciones celulares en distintos tejidos; pero también esta acción cuando las diferencias de concentración son muy sutiles puede generar otros cambios; por ejemplo, las diferencias entre los distintos tipos de dientes en los mamíferos. Entre los morfógenos se pueden mencionar a las BMP (del inglés *bone morphogenetic proteins*) que intervienen en distintos procesos como la mencionada odontogénesis diferencial.

Los inductores suelen tener acciones múltiples según la localización y el momento en que actúen; por ejemplo, el mencionado Shh es el inductor que secreta la notocorda y diferencia al ectodermo contiguo en ectodermo neural; pero también interviene en la formación de los miembros, de los ojos y en etapas posteriores de la ontogenia del sistema nervioso. Además, los inductores se caracterizan por su conservación a lo largo de la filogenia, por ejemplo, las BMP de los mamíferos poseen una alta homología con la proteína *Decapentaplegic* de los artrópodos, aislada de *Drosophila melanogaster*, que posee funciones similares.

Como resultado de la inducción las células inducidas pueden diferenciarse, pero también pueden cambiar sus movimientos, reconocer a otras células, proliferar o morir.

Proliferación celular

La mayoría de las células del organismo proliferan mediante mitosis, con la excepción de los precursores de las gametas donde también existe meiosis.

Las mitosis durante el desarrollo pueden ser simétricas; en ellas las dos células hijas son idénticas a la célula madre, excepto por su menor tamaño. Al inicio del desarrollo, durante la segmentación, es el único tipo de división que existe; posteriormente es fundamental para el crecimiento de distintos órganos. El otro tipo de división es asimétrico en el que las células hijas son diferentes a la original; lo más frecuente es que una sea distinta y la otra permanezca igual a la progenitora, este proceso es fundamental en las **células troncales** o **células madre** (*stem cells*). Estas son células no diferenciadas con la capacidad de realizar mitosis asimétricas que generan, en cada división, una célula que comienza a diferenciarse y otra que permanece no diferenciada y permite que siga existiendo una cantidad de células madre, en algunos casos durante toda la vida del individuo. En ciertas localizaciones, como las criptas intestinales, permanecen células madre que pueden originar distintos tipos celulares. Los mensajes inductores de las células vecinas son fundamentales para establecer el destino de las células hijas.

Movimientos celulares

Las células se desplazan durante todo el desarrollo ontogénico, aunque los movimientos, y en especial aquellos relacionados con la morfogénesis, son la base de la etapa de la gastrulación.

Existen muchas variantes de movimientos celulares durante la ontogenia. Algunos de los más importantes en el desarrollo humano son los que se describen a continuación:

- **Invaginación:** un grupo de células se introducen en una cavidad preexistente.
- **Embolia:** un grupo de células se pliega y se introduce en una cavidad preexistente.
- **Epibolia:** un grupo de células cubre estructuras preexistentes.
- **Migración:** desplazamientos de células con divergencia a partir de un punto determinado o con convergencia en un mismo lugar.

Con excepción del espermatozoide que posee un flagelo que le permite movimientos en medios líquidos, las células animales requieren de un sustrato para poder desplazarse. Dicho sustrato son proteínas fibrosas de la matriz extracelular. Las células se unen a esas proteínas y las usan como una especie de riel para desplazarse, emitiendo proyecciones celulares comoseudópodos. Ese desplazamiento no es azaroso, sino que responde a factores que los atraen (quimiotácticos) o los repelen (quimiorepelentes); las células en movimiento tienen receptores para estas sustancias y la respuesta a ellas determina hacia dónde se dirigen y dónde alcanzan su posición final. Un proceso similar es realizado por algunos tipos de leucocitos (glóbulos blancos) para llegar hasta el sitio en el que se localizan los agentes patógenos, como bacterias, que están dañando al organismo.

Reconocimiento y adhesión celular

Durante la morfogénesis las células se desplazan hasta que alcanzan una posición definitiva y allí se ubican reconociendo y adhiriéndose a otras células o a la matriz extracelular. En 1955 los investigadores Philip L. Townes y Johannes Holtfreter realizaron un experimento fundamental para investigar la existencia de reconocimiento entre las células. Ellos tomaron embriones de anfibios en estadios muy tempranos y separaron sus células. Luego las reagregaron y encontraron que las células procedentes de una misma hoja embrionaria se reconocían y se unían nuevamente y que se ubicaban en una posición similar a la original (fig. 17). Ese experimento clave fue la base para que, décadas después, se logran identificar las moléculas que intervienen en este reconocimiento. Actualmente se conocen distintos grupos de moléculas que permiten el reconocimiento y la posterior unión entre las células, estas son glicoproteínas de membrana. Entre ellas algunas de las más importantes son las **cadherinas** que median uniones entre células (por ejemplo, las N-cadherinas participan de la unión entre sí de células del tubo neural y las E-cadherinas entre células epiteliales) y las **integrinas** que principalmente permiten reconocer y unir a las células con componentes de la matriz extracelular. En general las células con **fenotipo epitelial** tienen abundantes uniones intercelulares y en las de fenotipo mesenquimático predominan las uniones con la matriz. En el siguiente apartado se explican las diferencias entre ambos fenotipos.

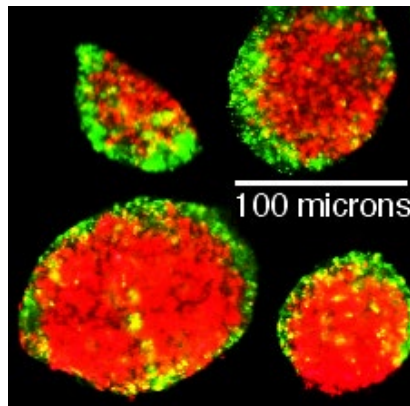


Figura 17: dos tipos celulares en cultivo. Las células se reorganizan en diferentes capas según su cantidad de moléculas de adhesión (las células rojas poseen mayor cantidad). Experimento similar al de Townes y Holtfreter. Autor: JWSchmidt, imagen con licencia CC BY-SA 4.0. (ver ref.)

Transición epitelio-mesenquimática

Si bien puede considerarse como un ejemplo de diferenciación celular, la transición epitelio-mesenquimática es un mecanismo morfogénico fundamental y por tal motivo se describe por sepa-

rado. El fenotipo epitelial se caracteriza por que las células están estrechamente unidas, tienen polaridad, no se desplazan y son similares entre sí. Estas células pueden responder a señales y transformarse de un tipo a otro. Las células epiteliales, entre otros cambios moleculares, pierden las uniones entre ellas (especialmente porque dejan de expresarse cadherinas) y expresan moléculas de unión a la matriz. Esto determina que su fenotipo cambie: pasan a estar separadas unas de otras, carecen de polaridad y desarrollan movilidad utilizando para desplazarse las proteínas de matriz (fig. 18). Las células que adquieren el fenotipo mesenquimático pueden diferenciarse a partir de este fenotipo (y por ejemplo originar células del tejido óseo) o volver a un fenotipo epitelial. La transición epitelio-mesénquima no solamente ocurre durante el desarrollo, también es un mecanismo importante en la transformación maligna de las células en algunos cánceres de origen epitelial.

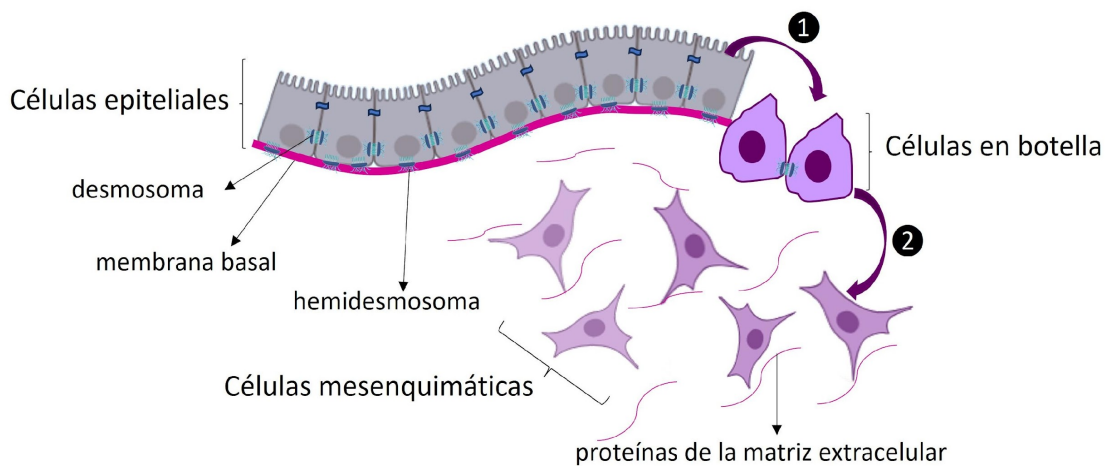


Figura 18: transición epitelio mesenquimática. 1) Las células epiteliales dejan de expresar cadherinas, se separan de las células vecinas y adquieren forma de botella. 2) Luego degradan la membrana basal, adquieren forma irregular y se unen a las proteínas de la matriz extracelular. Autora: MAW (ver ref.)

Muerte celular

La muerte celular en un organismo vivo puede ocurrir como consecuencia de la injuria directa de distintos agentes, tóxicos, microorganismos, etc., sobre los tejidos. Ese tipo de muerte se denomina necrosis y, con excepción de la que ocurre durante la placentación, se relaciona con procesos patológicos y no tiene importancia en el desarrollo normal. Sin embargo, existe otro tipo de muerte celular, en el que todas las células están preparadas para morir, que puede ocurrir tanto en condiciones fisiológicas como patológicas y que es fundamental en el desarrollo: la **muerte celular programada**. Esta puede ser de distintos tipos, pero el más estudiado, y posiblemente el más extendido, es la **apoptosis**. Cuando el patólogo australiano John Kerr (1934-2024), al inicio de la década de los 70s,

decidió otorgar un nombre al proceso que desde hacía décadas observaban los histólogos y patólogos y que encontró en muchísimas células de los tumores mamarios que estudiaba, utilizó el término apoptosis. La apoptosis es el nombre que se usaba en la antigua Grecia para designar a la caída de las hojas de los árboles en el otoño o de los pétalos de las flores. Según el término griego, la apoptosis es muerte para la vida en las plantas, también lo es en los animales. Las células animales están programadas para entrar en apoptosis cuando tienen un daño en su ADN que no pueden reparar, de esa manera se impide que esa célula con el ADN dañado siga proliferando y pueda ser el origen de una transformación maligna. Pero también muchas células mueren para que los tejidos puedan diferenciarse y ocurra una morfogénesis normal. Durante los estadios prenatales y los primeros posnatales ocurre la mayor cantidad de muerte celular.

Hay estructuras que se forman y que luego desaparecen o involucionan en un alto grado como consecuencia de la activación de la apoptosis. Por ejemplo, la notocorda o los primeros sistemas renales que se originan en el embrión humano (pronefros y mesonefros) involucionan luego de alcanzar cierto desarrollo, dejando solo unos pocos derivados al final del desarrollo. Sin embargo, estas estructuras en un momento tienen el mismo grado de desarrollo que en las especies en las que persisten (fig.19).

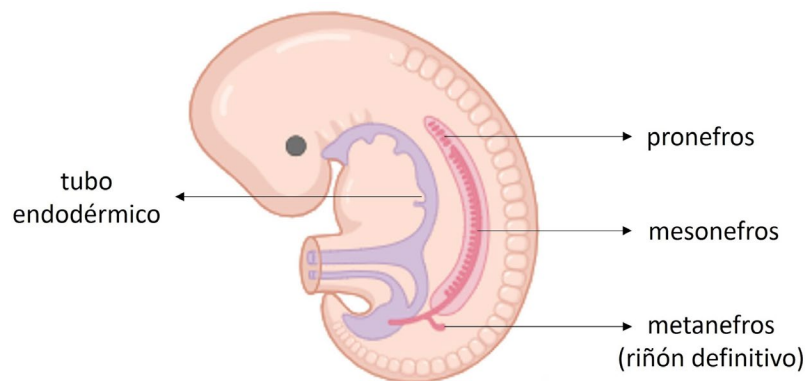


Figura 19: embrión humano, 4ta semana. Se observan los tres sistemas renales, luego el pronefros y parte del mesonefros involucionan (sus células mueren por apoptosis). Modificado por MAW a partir de imagen en BioRender® (ver ref.)

Bibliografía

- Barbeito, C.G.; Andrés Laube, P.F (2005) Los factores de crecimiento. Aspectos básicos y potencialidades terapéuticas. *Analecta Veterinaria*. 25 (02): <http://se-dici.unlp.edu.ar/handle/10915/11179>. Barbeito C.G.; Diessler M.E. (Ed.) (2022) *Introducción a la Histología Veterinaria*. La Plata EDULP.
- Browder, L.; Iten, L. (Ed.). (2006) *Dynamic Development: Historical Roots of Developmental Biology*. Disponible en: <http://people.ucalgary.ca/~browder/roots.html>.

- Carlson, B.M. (1990) *Embriología Básica de Patten*. Quinta edición. México. Editorial Interamericana. McGraw-Hill.
- Carlson, B.M. (2014) *Embriología humana y biología del desarrollo*. Quinta edición. Madrid. Editorial Elsevier.
- Cao, Y. (2023) Neural induction drives body axis formation during embryogenesis, but a neural induction-like process drives tumorigenesis in postnatal animals. *Frontiers in cell and developmental biology*, 11, 1092667. <https://doi.org/10.3389/fcell.2023.1092667>
- Calcaterra, N.B. (autora); Kornblihtt A. (coordinación autoral). s.f. *Los genes*. En: Ciencias Naturales. Explora las ciencias en el mundo contemporáneo. Programa de capacitación multimedial. Ministro de Educación, Ciencia y Tecnología de la Nación.
- Gilbert, S.F. (2005) *Biología del Desarrollo*. Séptima edición. Buenos Aires. Editorial Médica Panamericana.
- Gilbert, S.F., Baressi, M.J.F. (2015) *Development Biology*. Decimoprimer edición. Massachusetts EEUU. Sinauer Associates, Inc.
- Gilbert, S.F. (1991) *A Conceptual History of Modern Embriology*. In Browder. L.W *Developmental Biology a Comprehensive Synthesis*. Nueva York y Londres. Plenum Press.
- González, N.V. (ed.) (2015) *Introducción a la Biología del Desarrollo*. La Plata. Edición de los autores.
- Insall R. H. (2023). Receptors, enzymes and self-attraction as autocrine generators and amplifiers of chemotaxis and cell steering. *Current opinion in cell biology*, 81, 102169. <https://doi.org/10.1016/j.ceb.2023.102169>
- Meyer AW. (1939) *The Rise of Embriology*. Ed. Stanford University. Londres, UK. Novoseletskaia, E. S; Evdokimov, P. V; Efimenko, A. Y. (2023) Extracellular matrix-induced signaling pathways in mesenchymal stem/stromal cells. *Cell communication and signaling: CCS*, 21(1), 244. <https://doi.org/10.1186/s12964-023-01252-8>.
- Raj, S., Jaiswal, S. K. y DePamphilis, M. L. (2022). Cell Death and the p53 Enigma During Mammalian Embryonic Development. *Stem cells (Dayton, Ohio)*, 40(3), 227–238. <https://doi.org/10.1093/stmcls/sxac003>
- Richardson, M. K y Keuck, G. (2022). The revolutionary developmental biology of Wilhelm His, Sr. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 97(3), 1131–1160. <https://doi.org/10.1111/brv.12834>
- Rossant J. (2024). Why study human embryo development?. *Developmental biology*, 509, 43–50. Advance online publication. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2024.02.001>
- Rostand, J. (1966) *Introducción a la Historia de la Biología*. Barcelona. Editorial. Península. Serrano Nájera, G., y Weijer, C. J. (2023). The evolution of gastrulation morphologies. *Development (Cambridge, England)*, 150(7), dev200885. <https://doi.org/10.1242/dev.200885>

- Sheng, G., Martinez Arias, A y Sutherland, A. (2021). The primitive streak and cellular principles of building an amniote body through gastrulation. *Science (New York, N.Y.)*, 374(6572), abg1727. <https://doi.org/10.1126/science.abg1727>
- Slack, J.M.W. (2006) *Essential Developmental Biology*. Segunda edición. Oxford Blackwell Publishing.
- Slack, J.M.W. (2021) *Essential Developmental Biology*. Cuarta edición. Nueva Yersey Wiley Blackwell.
- Stringa, B., y Solnica-Krezel, L. (2023). Signaling mechanisms that direct cell fate specification and morphogenesis in human embryonic stem cells-based models of human gastrulation. *Emerging topics in life sciences*, 7(4), 383–396. <https://doi.org/10.1042/ETLS20230084>.
- Sullivan A. E. (2023). Epigenetic Control of Cell Potency and Fate Determination during Mammalian Gastrulation. *Genes*, 14(6), 1143. <https://doi.org/10.3390/genes14061143>
- Warner, J.F.; Lyons, D.C.; McClay, D.R. (2012) Left-Right Asymmetry in the Sea Urchin Embryo: BMP and the Asymmetrical Origins of the Adult. *PLoS Biol* 10(10):e1001404. doi:10.1371/journal.pbio.1001404
- Willier, B.H.; Oppenheimer, J.M. (1974) *Foundations of Experimental Embriology*. Nueva York. Hafner Press.
- Wolpert, L; Jessell, T.; Lawrence, P.; Meyerowitz, E.; Robertson, E.; Smith J. (2010) *Principios del Desarrollo*. Tercera edición. Editorial. Buenos Aires Médica Panamericana.

Referencias de las imágenes

- Figuras 1, 2, 3 y 4. Imágenes de dominio público. Fuentes: 1 y 3 <https://commons.wikimedia.org/>, 2 https://es.wikipedia.org/wiki/Anton_van_Leeuwenhoek y 4 https://es.wikipedia.org/wiki/Historia_de_la_biolog%C3%ADa_evolutiva_del_desarrollo)
- Figura 5. Licencia CC0 1.0 Universal Public Domain Dedicacion. Fuente: https://commons.wikimedia.org
- Figura 6. Autora: Dra. Mariana Andrea Woudwyk, FCV-UNLP, a partir de Warner JF, Lyons DC, McClay DR (2012). Licencia CC BY 3.0 DEED.
- Figura 7. Modificada de Kaiquepassos. Licencia CC BY-SA 4.0. Fuente: <https://commons.wikimedia.org/>
- Figura 8. Autor: Gonzalo Escobar T. Licencia CC BY-SA 4.0. Fuente: <https://commons.wikimedia.org/>
- Figura 9. Modificada de Jucomo (2012). Licencia CC BY-SA 3.0 DEED. Blastocisto: imagen de dominio público. Fuente: <https://commons.wikimedia.org/>

Figura 10. Autor Dr.Francisco Acuña, FCV-UNLP:Figuras 11. Autor: Dr. Antonio Felipe, FCV-UN-CEN.

Figuras 12, 13, 14 y 18. Autora: Dra. Mariana A. Woudwyk, FCV-UNLP.

Figura 15. Image credit: The Drark matter Project.

Figura 16. Modificada de Edoarado. Licencia CC BY-SA 3.0. Fuente: <https://commons.wikimedia.org/>

Figura 17. Autor: JWSchmidt, imagen con licencia CC BY-SA 4.0. Fuente: https://es.wikipedia.org/wiki/Morfog%C3%A9nesis#/media/Archivo:P19_cell_sorting_out.png

Figura 19. Autora: Dra. Mariana A. Woudwyk, a partir de imágenes de BioRender <https://biorender.com/>

CAPÍTULO 6

Desarrollo Prenatal Humano

Claudio Barbeito, Pedro Fernando Andrés Laube

Introducción

El desarrollo prenatal humano tiene muchas características comunes con el de otros animales, pero posee particularidades que hacen que sea necesaria una descripción específica y no se puedan extrapolar la totalidad de los datos conocidos a partir de diversos modelos.

El presente capítulo se ordenará a partir de la descripción de las etapas que constituyen la ontogenia prenatal humana que son:

Gametogénesis y fecundación (etapas previas): formación de las gametas y su unión para formar la célula huevo o cigota.

Segmentación: en los mamíferos incluye las divisiones celulares iniciales y la primera diferenciación.

Gastrulación: formación del embrión tridérmico; con ectodermo, mesodermo y endodermo.

Neurulación-Periodo Somítico-Organogénesis temprana: comienzo de la formación de los sistemas orgánicos, entre ellos el nervioso y aparición de las somitas.

Organogénesis: continuación de la formación de los órganos que constituyen a los sistemas orgánicos.

Histogénesis: diferenciación de los tejidos.

Gametogénesis y fecundación

El ser humano, como todos los mamíferos, es una **especie dioica** con dos sexos separados: masculino y femenino, que forman, respectivamente, a los espermatozoides y los óvulos. Estas células, a diferencia de las restantes del organismo, son haploides y se denominan **gametas**. La **haploidia** (presencia de un solo representante de cada par cromosómico) es una característica exclusiva de las gametas que permite que cuando ellas se unan en la fecundación, en la célula formada (**huevo o cigota**) se reconstituya el número cromosómico diploide típico de la especie. En el ser humano que posee 23 pares de cromosomas, las gametas tienen 23 cromosomas (un representante de cada par cromosómico), mientras

que la mayor parte de las células del organismo son diploides con 46 cromosomas. De los 23 pares de cromosoma, 22 son somáticos y homólogos (los dos miembros del par contienen los mismos alelos genéticos). Mientras que el par restante (par sexual) es homólogo en la mujer (XX) pero no en el varón (XY); debido a que el cromosoma Y es más pequeño que el X y a que existen regiones de ambos cromosomas que no tienen su equivalencia en el otro miembro del par.

Antes de proseguir con la descripción de la gametogénesis y la fecundación es necesario introducir algunos conceptos básicos sobre el proceso reproductivo.

Reproducción en el ser humano

El sistema reproductor de ambos sexos está constituido por un par de **gónadas**, un **sistema tubular**, **glándulas anexas y genitales externos (Figuras 1 y 2)**. Las gónadas producen a las **gametas** (espermatozoides y óvulos), y son los **ovarios** en la mujer y los **testículos** en el hombre. Las gónadas son, también, el principal sitio de producción de las hormonas conocidas como esteroides sexuales: **andrógenos** (en especial testosterona) en el varón, y **estrógenos** (en especial estradiol) y **progesterona** en la mujer. Las vías tubulares son los **epidídimos**, los **conductos deferentes** y la **uretra** en el hombre; y las **trompas uterinas o de Falopio**, u **oviductos**, el **útero**, el **cuello uterino o cérvix**, la **vagina** y el **vestíbulo** en la mujer. Las principales glándulas anexas al sistema reproductor son la **próstata**, las **vesículas seminales** y las **glándulas bulbouretrales (de Cowper)** en el varón; y las **glándulas vestibulares menores y mayores (de Bartholin)**, y la **glándula parauretral (próstata femenina)**, en la mujer. Por último, los genitales externos son el **pene** (que contiene a los **cuerpos cavernosos** que se llenan de sangre en la erección y la **uretra**, vía común a los sistemas reproductor y urinario) en el varón y la **vulva** (formada por labios mayores, labios menores y clítoris) en la mujer.

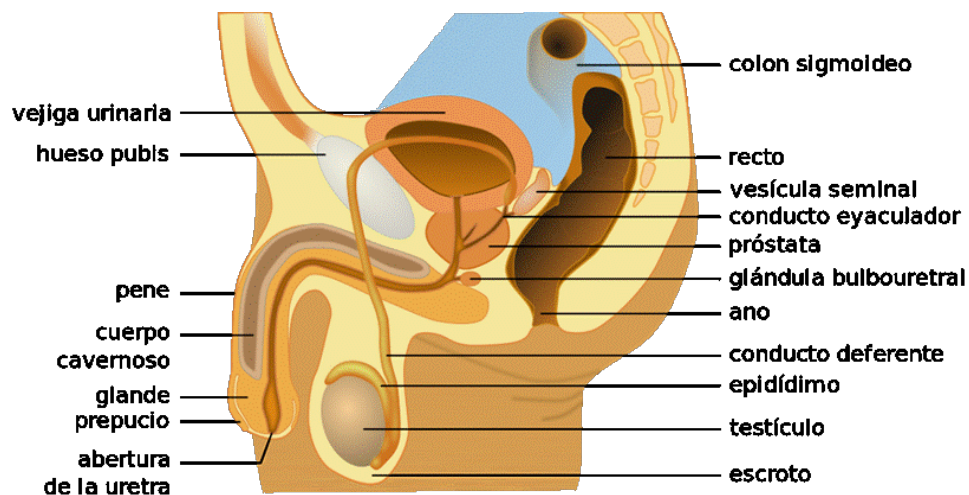


Figura 1. Órganos del sistema reproductor del hombre y sus relaciones anatómicas. Tomado de https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/7/71/Male_anatomy_es.svg/1200px-Male_anatomy_es.svg.png.

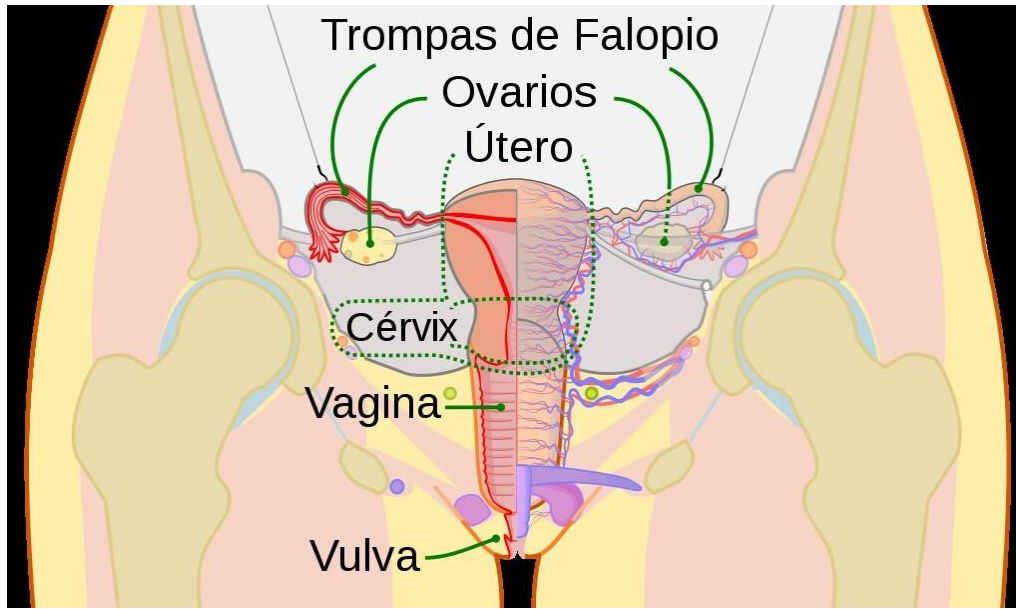


Figura 2. Órganos del sistema reproductor de la mujer. Tomado de https://es.wikipedia.org/wiki/Aparato_genital_femenino#/media/Archivo:Scheme_female_reproductive_system-es.svg.

La **pubertad** es el momento en que se alcanza la maduración sexual. Desde este momento, en el varón la actividad de los órganos del sistema reproductor es un proceso continuo; mientras que en la mujer es cíclico. A diferencia de lo que ocurre en otros mamíferos en que los ciclos femeninos son “**estrales**” porque su manifestación externa coincide, o es cercana, con el momento de la ovulación y la aceptación al macho; en la mujer, y en algunas otras especies de primates, es **menstrual** porque la manifestación externa coincide con la **menstruación**, etapa regresiva en la que se elimina parte de la mucosa del útero cuando no hay embarazo.

El inicio de la actividad sexual está regulada por un órgano encefálico, el **hipotálamo**, que produce una hormona denominada **kisspeptina** que a su vez induce la producción de **hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH)**, en otro grupo de neuronas hipotalámicas. La GnRH actúa sobre la parte distal de la **adenhipófisis** estimulando la producción de dos hormonas: **luteinizante (LH)** y **folículoestimulante (FSH)**, denominadas en conjunto gonadotropinas. La LH en el hombre activa a un tipo de células testiculares (células de Leydig) para que produzcan andrógenos y en la mujer induce la **ovulación** (salida del ovocito desde el folículo ovárico maduro) y posteriormente la transformación de ese folículo en un cuerpo lúteo, productor de la hormona **progesterona**. La FSH favorece la espermatogénesis en el varón (junto con los andrógenos) y es responsable del crecimiento folicular, y la consecuente producción de estrógenos, en la mujer. Debe destacarse, que cuando los estrógenos producidos por los folículos ováricos alcanzan cierto nivel sanguíneo se produce la liberación de LH y por lo tanto la ovulación.

Los andrógenos y los estrógenos, además de regular la producción de hormonas hipofisarias y el desarrollo de los órganos reproductores, determinan la aparición de los **caracteres sexuales se-**

cundarios, que son aquellos que no tienen que ver directamente con el sistema reproductor (**caracteres sexuales primarios**) pero que representan diferencias entre sexos, como, por ejemplo, la distribución de la grasa corporal o el crecimiento de la barba en el varón.

En el caso de la mujer los cambios cíclicos no solo se evidencian en los ovarios. El útero consta de tres túnicas (de adentro afuera: mucosa o **endometrio**, muscular o **miometrio** y serosa o **perimetrio**), especialmente el endometrio se modifica a lo largo del ciclo menstrual y, tras ser estimulado por los estrógenos y la progesterona, cuando no se producen cantidades significativas de ninguna de estas hormonas tiene un periodo de regresión que es la menstruación.

Gametogénesis

La gametogénesis comienza durante la etapa prenatal de la ontogenia, cuando las **células primordiales germinales** migran hacia las gónadas en formación. Estas células se originan en el **epiblasto** (la capa del embrión en la que se forman todas las células que permanecen en el organismo durante la etapa posnatal), de allí migran hacia **el saco vitelino** (un anexo embrionario) y por último llegan a la **cresta gonadal** que es el primordio de la gónada, aún idéntica en ambos sexos. Allí proliferan y pasan a ser denominados **gonocitos** que son las células que se diferenciarán a **ovogonias** o a **espermatogonias**, según si la gónada es ovario o testículo, células con capacidad de dividirse mediante mitosis.

Ovogénesis

En el caso del ovario, cada ovogonia es rodeada por células epiteliales y en conjunto forman un **folículo ovárico**. Aproximadamente a los 3 meses de desarrollo prenatal, estas ovogonias se diferencian en ovocitos primarios. Los ovocitos primarios son células grandes que comienzan con la síntesis de sustancias nutritivas e inician una división meiótica. Esta primera división meiótica se detiene en la profase (en un estadio denominado diplotene) alrededor de los 5 meses de desarrollo prenatal hasta la pubertad. Por lo tanto, en la mujer no se forman precursores de las gametas en el resto de la vida. A partir del primer ciclo sexual que tiene la mujer (evidenciado por la **menarca**, primera menstruación) el estímulo hormonal determina que cíclicamente algunos folículos comiencen a crecer y los ovocitos primarios, que forman parte de ellos, prosigan su primera división meiótica. Debe recordarse que en esta primera división meiótica se produce, durante la profase, el proceso conocido como recombinación (*crossing-over*) con intercambio de porciones entre los cromosomas homólogos, proceso que incrementa la variabilidad genética. En cada ciclo menstrual se activan algunos folículos que comienzan a crecer por la proliferación de las células que rodean al folículo, que se denominan **células foliculares** o de la **granulosa**, y en ellos los ovocitos culminan la primera división meiótica y originan un ovocito secundario y un primer cuerpo polar (que contiene el mismo material nuclear que el ovocito, pero casi nada

de citoplasma, por eso la división es asimétrica). Durante el crecimiento del folículo ovárico ocurren algunos hechos muy importantes, se forma una cubierta glicoproteica, **la zona pelúcida**, entre el ovocito y las células foliculares y, además, el folículo se rodea por una capa de tejido conectivo especializado la **teca** con dos capas **teca externa e interna**. Las células de la teca interna, en un proceso conjunto con las células de la granulosa, sintetizan estrógenos, las hormonas femeninas que, por un mecanismo complejo, estimulan a la glándula hipófisis para que sintetice FSH que induce el crecimiento folicular. Aproximadamente en el día 14 del ciclo menstrual, la gran producción de estrógenos por parte de ese folículo maduro determina otro estímulo para que la glándula hipófisis libere un pulso de LH que desencadena la **ovulación**, lo que se ovula es en realidad un ovocito secundario rodeado de una capa de células foliculares denominada **corona radiada**. En el resto del folículo ocurren una serie de cambios que determinan su transformación en una glándula endocrina: **el cuerpo lúteo**. Este cuerpo lúteo sintetiza principalmente **progesterona**, la hormona que prepara al útero para la gestación; si esta no ocurre, alrededor de dos semanas después, el cuerpo lúteo involucrea lo que lleva a cambios vasculares que determinan hemorragia con desprendimiento de la capa más cercana a la luz del útero. Estos restos tisulares y la sangre liberada constituyen la menstruación, en ese momento comienza un nuevo ciclo (**Figura 3**).

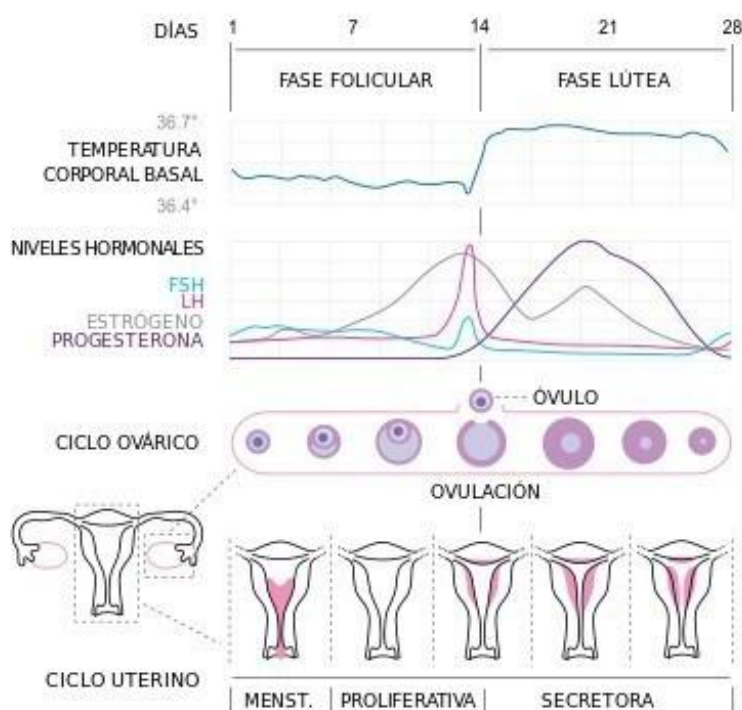


Figura 3. Se presentan los cambios hormonales ováricos y uterinos a lo largo del ciclo menstrual. En la fase folicular predominan los estrógenos que incrementan su concentración hasta la ovulación, entonces se forma el cuerpo lúteo y la hormona predominante es la progesterona durante la fase lútea. De no haber embarazo involucrea el cuerpo lúteo y se incia la fase menstrual (menst). Tomado de Wikipedia. https://es.wikipedia.org/wiki/Ciclo_sexual_femenino.

Espermatogénesis

En los testículos existen unas estructuras largas y de recorrido tortuoso denominadas **túbulos seminíferos (Figura 4)**; entre ellos se encuentra tejido conectivo (**tejido intersticial**) que contiene un tipo de células especiales de función endocrina, las **células de Leydig**, que son estimuladas por la LH para producir andrógenos. Estos andrógenos se liberan a la sangre y tienen diversas funciones sistémicas, pero además se liberan a los tejidos circundantes y alcanzan los túbulos seminíferos donde, en una acción coordinada con la FSH estimulan la producción de espermatozoides, proceso denominado **espermatogénesis (Figura 5)**. Los túbulos seminíferos poseen diferentes estratos de células que constituyen la **hileras seminal**; estos estratos desde la base, en que existen células madre, hasta la luz, estas células realizan procesos de proliferación mitótica y meiótica, y diferenciación, hasta convertirse en una célula haploide muy particular: el **espermatozoide**. El último paso de la espermatogénesis es la **espermioogénesis** en la que una célula haploide: la **espermátide**, resultado de la segunda división meiótica se transforma por diferenciación celular en un espermatozoide que será liberado hacia la luz del túbulo seminífero.

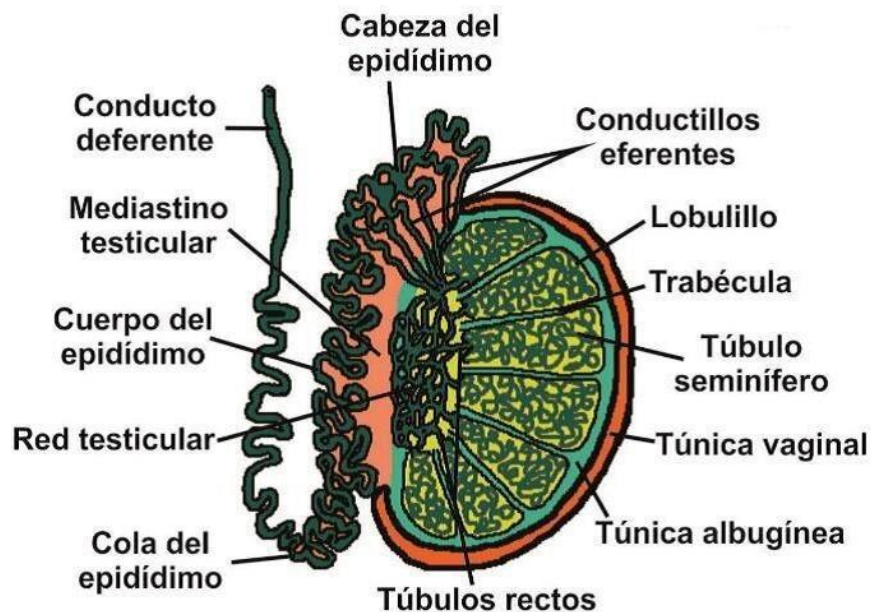


Figura 4. Esquema de un testículo y las vías espermáticas hasta el conducto deferente. Se agregan estructuras de tejido conectivo (estroma testicular) la túnica albugínea que es la cápsula del órgano, las trabéculas que separan a los lobulillos y el mediastino testicular donde se reúnen las trabéculas; además, se señala un derivado peritoneal, la túnica vaginal que envuelve al testículo. Tomado de Barbeito y Diessler 2022. *Introducción a la histología veterinaria*. EDULP. Autora Silvia Elena Plaul.

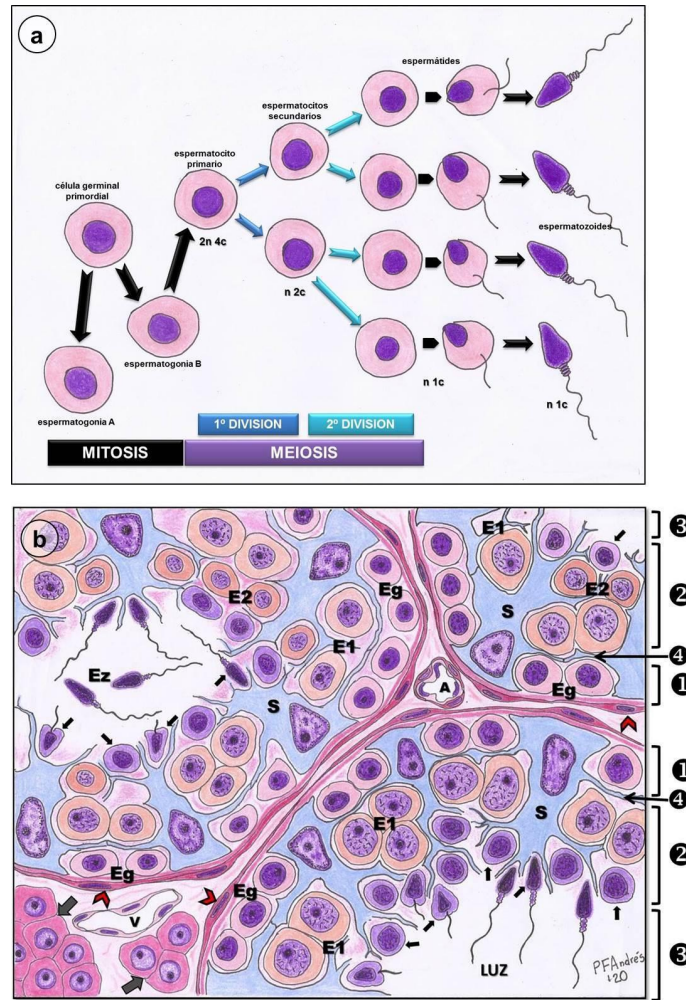


Figura 5. a. Espermatogénesis. n: ploidía (números de cromosomas de cada par), c: carga de ADN (cantidad de veces que se d. b. Esquema del epitelio seminífero. Relaciones entre las células de Sertoli y las células de la hilera seminal. A: arteria, a continuación células de la hilera espermática, Eg: espermátogonias, E 1: espermátocitos primarios, E 2: espermátocitos secundarios, Ez: espermatozoide, S: células de Sertoli, v: vena, flechas grandes: células de Leydig, flechas chicas: espermátides, puntas de flecha: células mioideas (que regulan la contracción de del túbulo seminífero). Autor: Méd. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL). Tomado de Barbeito y Diessler 2022. Introducción a la Histología Veterinaria, EDULP.

Los espermatozoides son células muy particulares con características únicas. Poseen una cabeza un cuello y una cola. En la cabeza contienen el núcleo muy condensado, porque el ADN no está unido a histonas como en otras células sino a las proteínas denominadas **protaminas**, apicalmente al núcleo se encuentra una organela especial denominada **acrosoma** que contiene enzimas líticas, capaces de degradar distintas sustancias. En el cuello se ubica un par de centriolos y la cola contiene un **flagelo** central y distintas estructuras proteicas que fortalecen a esta cola para sus movimientos. La porción inicial de la cola posee mitocondrias formando una **vaina mitocondrial** con forma de hélice, estas mitocondrias generan el ATP que se consume durante los movimientos espermáticos (**Figura 6**).

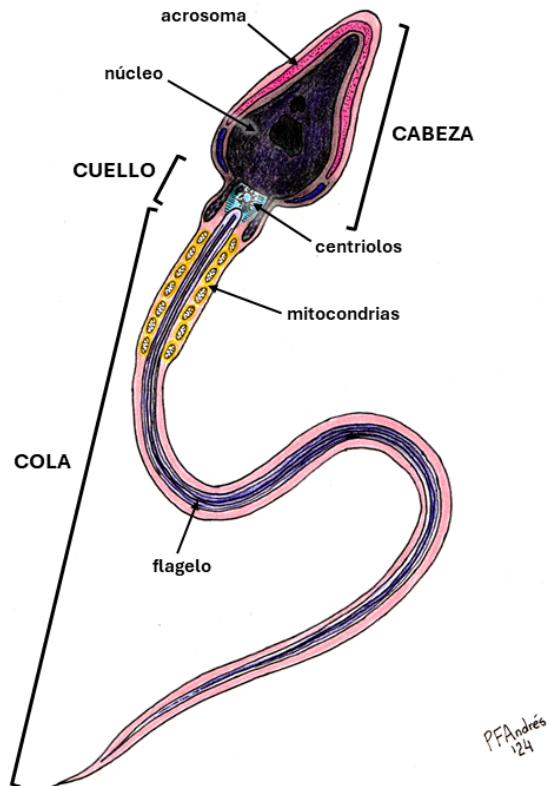


Figura 6. Esquema basado en la observación con un microscopio electrónico de transmisión de un espermatozoide. Autor: Méd. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL).

En el túbulo seminífero existen además unas células muy especializadas: las **células de Sertoli** que nutren, sostienen, protegen y generan un microambiente adecuado a las células de la hilera germinativa, además secretan productos que formarán parte del líquido seminal. Los espermatozoides son liberados del túbulo seminífero cuando la célula de Sertoli (**Figura 5**) fagocita restos citoplasmáticos, incluidos los puentes de citoplasma que unen hasta ese momento a las células de la hilera germinal con un origen común. Al ser liberados, los espermatozoides pasan del túbulo seminífero a un sistema de tubos intratesticulares, tubos rectos y red testicular (*rete testis*), y luego a los conductos eferentes que se introducen en otro órgano: el epidídimo, donde maduran (**Figura 4**).

Fecundación

La fecundación o fertilización es la unión de las gametas: el espermatozoide y el ovocito secundario. Este proceso ocurre en el tercio superior de la trompa uterina u oviducto, en la porción denominada ampolla. Previo a fecundación son necesarios dos procesos, la **maduración** y la **capacitación**, en que se modifican los espermatozoides formados en los túbulos seminíferos del testículo.

Maduración

La maduración ocurre en el **epidídimo**. El epidídimo es un tubo largo, de alrededor de 6-7 metros de longitud real en el hombre, aunque está enrollado de forma tal que su longitud parece la del testículo (**Figura 4**). El epidídimo se divide en cabeza, cuerpo y cola. En la cabeza se reúnen los conductos eferentes provenientes del testículo para formar un tubo único, el cuerpo es el sitio en que ocurre la maduración espermática, y la cola se continúa con el conducto deferente, último órgano par, que desemboca en la uretra.

Para que ocurra la maduración, los espermatozoides deben permanecer en el epidídimo; originalmente se consideró que el periodo de permanencia era largo como ocurre en la mayoría de los machos de los mamíferos; sin embargo, los estudios recientes demostraron que es de alrededor de 2-4 días, pudiendo en algunos casos llegar a 6, lo que se ha relacionado con el escaso desarrollo de la cola del epidídimo en nuestra especie. Las células epiteliales de este órgano tienen una gran actividad tanto de absorción como de secreción de sustancias. Durante su permanencia en el epidídimo y como respuesta a secreciones de sus células, los espermatozoides modifican su motilidad y las características bioquímicas de sus membranas. Esto último es muy importante porque se inactivan ciertos procesos para evitar que, eventos que ocurrirán posteriormente en la trompa uterina, se produzcan previamente. La membrana de los espermatozoides incorpora una serie de proteínas conocidas globalmente como **factores descapacitantes**, por otra parte, ocurre un incremento del colesterol en la membrana; todo esto colabora con el mencionado aumento de la estabilidad.

Los espermatozoides permanecen rodeados de líquido seminal con el que serán liberados hacia el conducto deferente. Si bien no se almacenarán en este órgano ni en la uretra, recibirán en la luz de ellos a las secreciones provenientes de las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales que aumentarán el volumen del líquido seminal (que es más del 95% del volumen del eyaculado) y modificarán su composición. Estas glándulas realizarán aportes fundamentales, las vesículas seminales aportan, entre otros componentes, **fructosa** (en los espermatozoides es el azúcar fundamental para el metabolismo, a diferencia de lo que ocurre en las restantes células en que lo es la glucosa), las secreciones de la próstata incluyen, numerosas enzimas, citrato que se incorpora al ciclo de Krebs espermático y Zinc importante para el metabolismo espermático, y las glándulas bulboruretrales secretan mucinas responsables de la consistencia viscosa del semen.

Además de ser importante para la vida del espermatozoide, las secreciones de las glándulas masculinas poseen funciones fundamentales para el tránsito espermático en la mujer. La prostaglandina F_{2α} induce contracciones en los músculos vaginales y uterinos en dirección hacia el ovario. Es fundamental que las secreciones prostáticas y de las glándulas bulbouretrales sean alcalinas y lleven el eyaculado a un pH de alrededor de 7,4.

Eyaculación

El **semen** constituido por los espermatozoides maduros y el líquido seminal, secretado inicialmente por las células de Sertoli del túbulo seminífero y luego por el epitelio del epidídimo y las distintas glándulas anexas al sistema reproductor masculino, es depositado en el interior de la vagina durante la eyaculación. El proceso de eyaculación tiene una regulación nerviosa compleja y en él se liberan 1,5 a 6 ml de semen que contienen alrededor de cien millones de espermatozoides, pese a lo elevado que pueda parecer ese número es bajo si lo comparamos con otras especies de mamíferos, especialmente los poliándricos (más de un macho copula con la misma hembra en un ciclo reproductivo y existe una gran competencia espermática) como el perro.

Viaje por el sistema reproductor femenino

En la vagina los espermatozoides serían dañados por el pH ácido; sin embargo, la ligera alcalinidad del semen los protege. En el cuello uterino, pueden quedar retenidos en las criptas que posee el órgano, adherirse al mucus que secreta su mucosa, y ser posteriormente fagocitados. Cuando los espermatozoides alcanzan el útero, las contracciones antiperistálticas (que van hacia el ovario) inducidas por la prostaglandina del semen y por la oxitocina liberada desde la hipófisis, en especial si se produce orgasmo, favorecen el movimiento hacia las trompas uterinas. Una vez en las trompas uterinas existe un periodo de almacenamiento en la porción más caudal del órgano, el istmo. Posteriormente, los espermatozoides llegan a la ampolla, sitio donde se encuentra el ovocito. Allí ocurre el proceso de capacitación que incluye a la **hiperactivación** en la que los espermatozoides modifican su motilidad, que hasta ese momento era traslacional, y pasa a incluir alternativamente movimientos suaves y otros más fuertes, que favorecerán la penetración de la zona pelúcida que rodea al ovocito. Además, durante la capacitación el espermatozoide modifica nuevamente su membrana, pero de una manera inversa a lo que ocurre en la maduración. Allí se retira el factor decapacitante y el espermatozoide se hace más reactivo y está preparado para la fecundación. De los, alrededor de, 100 millones de espermatozoides del eyaculado solamente unos doscientos o trescientos llegan a las cercanías del ovocito.

Características del ovocito ovulado

Como consecuencia del pico de LH producido alrededor del día 14 del ciclo menstrual se produce la ovulación con liberación de un ovocito secundario, esta célula haploide detenida en la metafase II se libera rodeada de la zona pelúcida y de la corona radiada (**figura 7**). La zona pelúcida, como ya se mencionó es una capa glicoproteica que está formada casi exclusivamente por moléculas de cuatro tipos distintos: ZP1, ZP2, ZP3 y ZP4. Entre la zona pelúcida y la membrana plasmática se encuentra el **espacio perivitelino**. La corona radiada es una capa de células epiteliales derivadas del epitelio folicular.

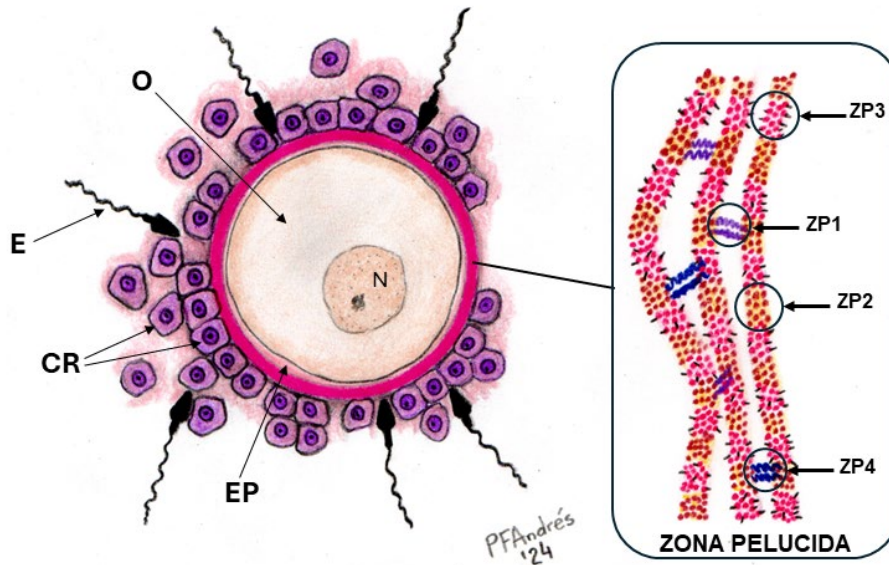


Figura 7. Izquierda ovocito ovulado (O); CR: corona radiada; EP: espacio perivitelino; E: espermatozoide. Derecha se amplía la zona pelúcida desde la figura de la izquierda para señalar las proteínas que lo componen, Autor: Méd. Vet. Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL).

Cuando se produce la liberación del ovocito esta se acompaña de la ruptura del folículo y el líquido contenido en el folículo, **licor folicular**, también es liberado. En ese líquido existen sustancias como la hormona progesterona, que no solo participa en los cambios que ocurren en el ovocito, sino que una vez liberada actúa sobre los espermatozoides, favoreciendo su hiperactivación, la reacción acrosomal (ver más adelante) y la quimiotaxis (movimientos dirigidos por la presencia de sustancias químicas). Mediante este último proceso se facilita la llegada de las gametas masculinas hasta el ovocito. También en el licor folicular y en los fluidos secretados por el oviducto se encuentran antioxidantes que protegen a las gametas

Fecundación propiamente dicha

Cuando un espermatozoide se acerca a un ovocito se encuentra primero con la corona radiada, el espacio entre las células de esta tiene gran cantidad de ácido hialurónico; la enzima hialuronidasa, que existe tanto en el oviducto como en la membrana plasmática de los espermatozoides, facilita la separación de las células permitiendo el pasaje entre ellas de los espermatozoides. Cuando un espermatozoide alcanza la zona pelúcida, un receptor situado en el extremo de su cabeza reconoce, y se une, a ZP3; esta unión específica genera cambios moleculares en el espermatozoide (iniciados por la entrada de Ca^{+2}) que culminan con la **reacción del acrosoma**. Esta última consiste en la fusión de la membrana externa del acrosoma con la membrana plasmática y la consecuente liberación de las enzimas que se encuentran en el interior del acrosoma. Estas enzimas son hidrolasas (degradan moléculas en presencia de agua) como lipasas, fosfatasas y proteasas; entre estas últimas se destaca la proacrosina que al ser liberada se

convierte en acrosina, enzima que degrada la zona pelúcida. Debe destacarse que esta degradación se limita al punto de contacto del espermatozoide (la zona pelúcida persistirá durante los primeros estadios del desarrollo embrionario) y junto al movimiento generado durante la hiperactivación facilita el ingreso del espermatozoide hasta tomar contacto con la membrana del ovocito. La membrana del espermatozoide en la región postacrosomal tiene receptores que reconocen a moléculas de la membrana del ovocito, rápidamente se produce la fusión entre ambas membranas y la penetración del espermatozoide al interior del ovocito (**Figura 8**).

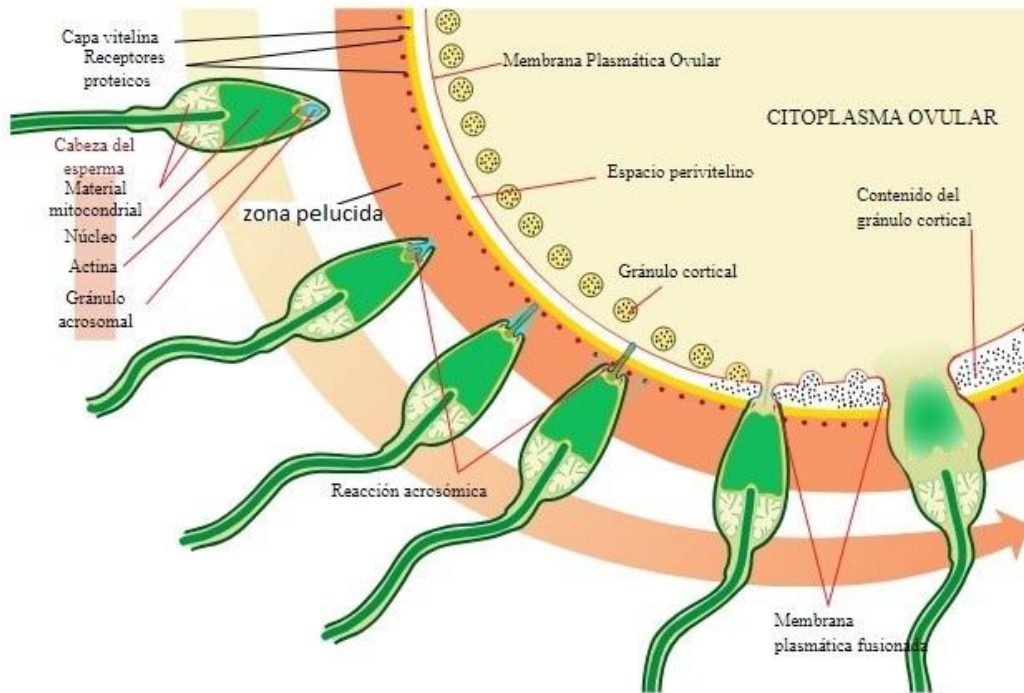


Figura 8. Se esquematizan los pasos iniciales de la fecundación desde izquierda a derecha se ve la unión a la zona pelúcida, el atravesamiento de la misma la unión con receptores del ovocito, la reacción cortical con la liberación del contenido de los gránulos corticales al espacio perivitelino y la fusión de las membranas plasmáticas. Debe destacarse que se usa el término ovular aunque, hasta la fusión de las membranas, la célula es un ovocito secundario. Modificado de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Acrosome_reaction_diagram_es.svg

El espermatozoide ingresa íntegro, pero las mitocondrias se degradan en su casi totalidad, lo que explica porque el ADN mitocondrial sirve para estudios que permiten determinar linaje materno, porque la casi totalidad de las mitocondrias derivan de la madre. El espermatozoide aportará a la formación de la célula huevo la mitad del material genético y un par de centriolos, el resto de los componentes provendrán del ovocito (**Figura 9**).

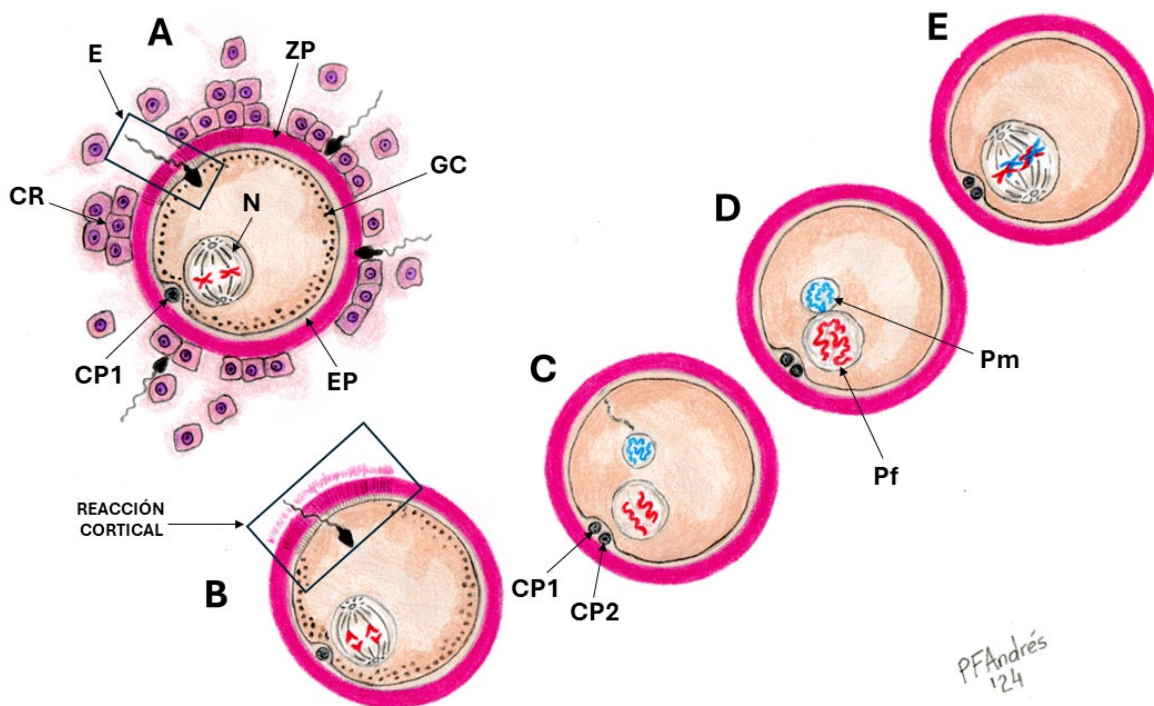


Figura 9. Hechos que ocurren posfecundación. Desde A hasta E son imágenes secuenciales. E: espermatozoides; O: ovocito; CR: corona radiada; EP: espacio perivitelino; GC: gránulos corticales; N: núcleo; CP1: primer corpúsculo polar; CP2: segundo corpúsculo polar; Pm: pronúcleo masculino; Pf: Pronúcleo femenino. Autor: Pedro Fernando Andrés Laube.

Cuando se produce la fusión de las membranas, ingresa Ca^{+2} al citoplasma ovocitario y esto genera una serie de cambios que en conjunto se denominan **activación del ovocito**. Uno de los procesos que ocurre con la activación es la culminación de la segunda división meiótica que estaba detenida en metafase, y entonces se forman un segundo corpúsculo polar (que queda entre la membrana plasmática y la zona pelúcida) y un óvulo. El núcleo del óvulo se transforma en el **pronúcleo femenino**. La activación del ovocito también incluye las **reacciones corticales y de zona**. La primera es la liberación del contenido de los gránulos corticales que están ubicados en la periferia del citoplasma ovocitario. Estos gránulos contienen proteasas y oxidasas, entre otras enzimas, las que al ser liberadas generan cambios en la zona pelúcida que constituyen la mencionada reacción de zona, la zona pelúcida modificada no puede unirse a nuevos espermatozoides, proceso conocido como **bloqueo lento de la polispermia**. El bloqueo rápido por cambios iónicos, que ocurre en otras especies, no sería importante en humanos.

El núcleo del espermatozoide pierde las protaminas que son reemplazadas por histonas producidas por el ovocito y se transforma en **pronúcleo masculino**. Ambos pronúcleos duplican su ADN y comienzan con los cambios típicos de una profase mitótica, se pierden las membranas nucleares y se forma un huso mitótico. Los cromosomas de ambos pronúcleos se unen en el plano ecuatorial en el proceso de **singamia** o **cariogamia (Figura 9)**. En ese momento se ha formado la **célula huevo o cigota**. La fecundación ha concluido y sus **consecuencias** son: la formación de una célula diploide en la que **se ha reconstituido el número cromosómico de la especie** (diploide, 46 cromosomas

en el caso del ser humano), se ha formado **una célula totipotencial de la que podrá originarse un individuo completo**, se ha determinado el **sexo cromosómico** (según si el espermatozoide fecundante portara cromosoma X o Y) y se ha **activado el inicio del programa de desarrollo**. En general, poco después de la fecundación se pierden las marcas epigenéticas (ver capítulo 5 de introducción al desarrollo humano) importantes para la expresión génica, aunque algunas persisten.

Segmentación

Aproximadamente 30 horas después del ingreso del espermatozoide culmina la primera división mitótica de la cigota, proceso que se denomina **anfimixis**, y se ha formado un embrión bicelular dando inicio a la etapa de segmentación (**Figura 10**). Cada una de las células formadas durante los primeros estadios de la segmentación se denomina **blastómera**. La segmentación ocurre en la totalidad del embrión porque este contiene muy poca cantidad de sustancias de reserva (vitelo), a diferencia de lo que sucede en los amniotas ovíparos en que el vitelo es muy abundante y la porción del embrión en donde se acumula no se segmenta.

En los mamíferos euterios una de las dos primeras blastómeras suele girar y disponerse perpendicular con respecto a la otra; además las divisiones son asincrónicas (las distintas blastómeras no se dividen siempre simultáneamente como ocurre en otros animales estudiados como modelos, como el erizo de mar o los anfibios). El genoma embrionario ya se activa en el estadio de 4 células, hasta ese momento se mantienen exclusivamente los ARNs y proteínas de origen materno hasta estadios un poco más avanzados.

Durante la segmentación, el aumento de la cantidad de células no se acompaña de incremento del tamaño embrionario y la zona pelúcida permanece rodeando al embrión. El embrión comienza su viaje por la trompa uterina, mientras prosigue las divisiones mitóticas y al llegar a tener de ocho a dieciséis células se lo denomina **mórula**. En el estadio de mórula ocurre un incremento de las uniones celulares entre las blastómeras y la mórula pasa de un estado laxo a un estado compacto. Simultáneamente las células más externas se diferencian de las centrales, como respuesta a una primera inducción generada por las secreciones maternas. Estas células más externas constituyen el **trofoblasto** (TB) y las más internas el **embrioblasto**. Las células del TB adquieren moléculas transportadoras en su membrana que determinan la entrada de Na^+ a la mórula, como consecuencia de la entrada de este catión ingresa agua y comienzan a formarse pequeñas cavidades que al final confluyen para generar una gran cavidad única: el **blastocelo**. En ese momento, aproximadamente cuatro días posfecundación, el embrión pasa a ser un **blastocisto** en que el trofoblasto ha quedado como una capa celular periférica que dará origen únicamente a componentes de dos anexos embrionarios el corion y el amnios; mientras que el embrioblasto se ha desplazado a uno de los polos del embrión y por la forma en que se han reunido las células se denomina también **botón embrionario o macizo celular interno**. El polo del embrión en el que se en-

cuenta el embrioblasto es el **polo embrionario**, mientras que el otro es el **polo vegetativo o abembriionario**. El embrioblasto originará a todas las células del embrión y parte de las de sus anexos, mientras que el trofoblasto formará componentes placentarios. En este momento se ha establecido el primero de los ejes corporales: el **eje dorso ventral**, las células que contactan con el blastocelo serán ventrales, mientras que las opuestas serán dorsales. Como solamente el embrioblasto formará células embrionarias (y es el verdadero embrión), al blastocisto también se lo denomina **saco embrionario**, nombre que continuará hasta el periodo fetal (en que se reemplaza por **saco fetal**) para referirse al embrión y sus anexos. El término **conceptus** es sinónimo de **saco embrionario** y **saco fetal** y se utiliza para referirse al embrión o feto y sus anexos.

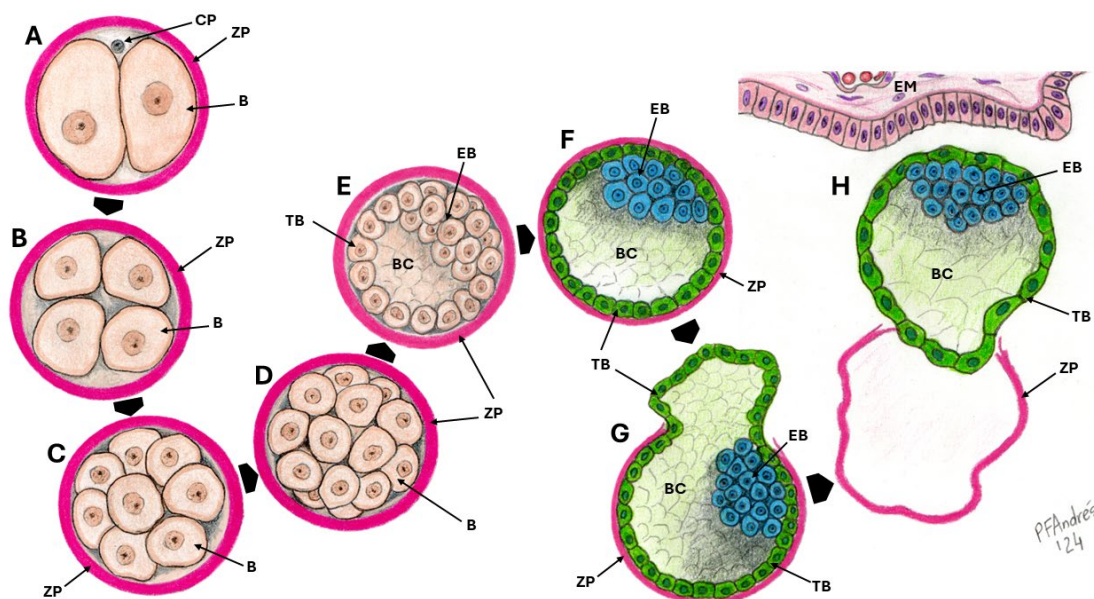


Figura 10. Segmentación: desde la anfimixis (A) hasta la eclosión (H), las flechas marcan la secuencia de procesos. CP: cuerpo polar; B: blastómeros; ZP: zona pelúcida; EB: embrioblasto; TB: trofoblasto; BC: blastocelo; EM: endometrio.. Autor: Pedro Fernando Andrés Laube.

Aproximadamente cuatro días luego de la fecundación el blastocisto llega al útero. Un día después se produce la salida del blastocisto de la zona pelúcida, ese proceso es la **eclosión** (*hatching* en inglés por analogía con la salida de los pollos del huevo). En este momento el embrión ya puede contactar directamente con el útero. Entre el día 5 y 6, en el polo embrionario algunas células del TB se fusionan y este queda dividido en dos componentes: **citotrofoblasto** (CT) interno, formado por células limitadas por membrana y **sincitiotrofoblasto** (ST) externo (**Figura 11a**), constituido por una masa de citoplasma con numerosos núcleos, producto de la fusión de células provenientes del CT, ya que el ST no duplica sus núcleos. El saco embrionario se adhiere al epitelio uterino y el ST secreta enzimas que le permiten degradar las uniones entre las células del epitelio uterino e introducirse en el tejido conectivo (estroma) uterino y así invadirlo (**Figura 11b**) y terminar ubicado en el espesor del endometrio al culminar el proceso

de **implantación**. Este tipo de implantación, en que el embrión penetra en los tejidos maternos es denominada intersticial y es la más invasiva dentro de los mamíferos. Mientras el embrión se va implantando, el ST se expande a la totalidad del trofoblasto. Además de producir las enzimas que degradan a la mucosa uterina y permiten la implantación, el ST se encarga del intercambio de sustancias con la madre por que invade primero las glándulas y luego también los vasos que se encuentran en el endometrio. Por otra parte, es muy importante la producción de hormonas por el ST, función que continuará durante toda la gestación. En estos estadios tempranos, el ST secreta la **gonadotrofina coriónica humana**, que es la hormona que se detecta en los test de embarazo. Por lo tanto, en estos test no se reconoce la presencia de un embrión sino del ST.

Al día 9-10 (**Figura 11c**) del desarrollo la implantación concluye y un **coágulo de fibrina** cubre la zona de entrada del saco embrionario hasta el día 13, esto puede determinar una pequeña hemorragia que, por la fecha en que ocurre, puede confundirse con la menstruación. A los 15 días (**Figura 11d**) el epitelio uterino cubre por completo la entrada del saco embrionario.

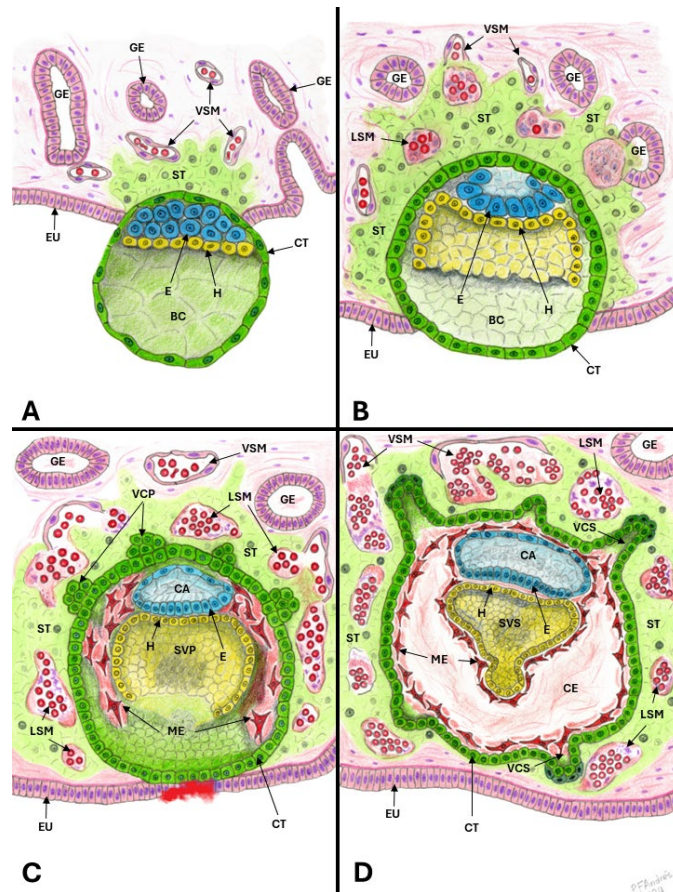


Figura 11. Implantación: Día 6 (A); Día 7-8 (B); Día 10-11 (C); Día 13 (D) E: epiblasto; EU: epitelio uterino; ST: sincitiotrofoblasto; CT: citotrofoblasto; BC: blastocelo; GE, Glándula uterina; VSM: vaso sanguíneo materno; LSM: laguna sanguínea materna; ME: mesodermo extraembrionario; SVP: saco vitelino primario; SVS: saco vitelino secundario; celoma extraembrionario; CE: celoma extraembrionario; VCS: vellosidades coriónicas secundarias.. Autor: Pedro Fernando Andrés Laube

La **implantación normal** ocurre en el tercio superior de la pared dorsal del cuerpo uterino; sin embargo, pueden existir **implantaciones ectópicas** que pueden ser en otras zonas del útero y generar embarazos con complicaciones pero que pueden llegar a término. Sin embargo, también pueden ocurrir implantaciones extrauterinas, por ejemplo, en las trompas uterinas o en el fondo de saco de Douglas, en esos casos no solo es imposible el desarrollo sino también que existen riesgos para la vida de la madre.

Previamente a que el embrión esté totalmente implantado han ocurrido diversos cambios: como respuesta a la acción de la hormona progesterona el endometrio se ha modificado y pasa a constituir la **decidua**, esta posee un gran desarrollo y actividad de sus glándulas, una abundante vascularización, características inmunológicas que permitirán la tolerancia al embrión implantado y sus fibroblastos se convierten en un tipo especial de células, las células estromales deciduales; el ST cubre por completo el saco embrionario al día 9-10 de gestación; ese mismo ST toma contacto con las glándulas uterinas y con los vasos del endometrio materno, en el caso de estos últimos, alrededor del día 11 ya la pared vascular se va perdiendo y se transforman en **lagunas sanguíneas maternas** en contacto directo con el ST; las células del macizo celular interno se reordenan y forman un embrión de dos capas (didérmico), **epiblasto** e **hipoblasto**, que tiene forma de disco o escudo, del epiblasto se originarán todas las células que formarán parte del embrión, mientras que del hipoblasto surgirán componentes del saco vitelino y el alantoides, dos anexos embrionarios; las células del hipoblasto migran hacia ventral y convergen formando el **saco vitelino primario**, que luego dará origen al **saco vitelino secundario**; células de aspecto mesenquimático se ubican entre el CT y el saco vitelino y constituyen el **mesodermo extraembrionario**, al principio se disponen de manera difusa en una matriz gelatinosa, pero luego forman dos capas la más externa o parietal unida a la cara interna del CT y la más interna o visceral unida a la cara externa del hipoblasto. Entre ambas se ubica una cavidad que es el **celoma extraembrionario o cavidad coriónica**, tradicionalmente se consideró que las células del mesodermo extraembrionario derivaban del CT, pero actualmente hay evidencias de un origen hipoblástico; la unión del trofoblasto y la hoja parietal del mesodermo extraembrionario forma al más externo de los anexos embrionarios el corion; aproximadamente en el día 10 desde el TB parten evaginaciones que son las **vellosidades coriónicas primarias**, que pocos días después incluyen mesodermo extraembrionario y constituyen **vellosidades coriónicas secundarias**; entre los días 6 y 10 el ST establece contactos con las células deciduales; ocurre un proceso de cavitación en el epiblasto, una capa de células denominadas **amnioblastos** se diferencia de él y se dispone para formar las paredes del **amnios** o **saco amniótico** con la **cavidad amniótica** en su interior.

Durante la implantación, como ocurrirá durante toda la gestación, el ST es la estructura que contacta directamente con la madre y en la que ocurren los intercambios metabólicos. El primer mecanismo mediante el cual se incorporan sustancias al saco embrionario es la **nutrición histiotrófica**. En este tipo de

nutrición el ST capta sustancias secretadas por las glándulas endometriales y provenientes de detritus celulares que luego difunden por todo el saco embrionario. Hasta hace algunos años se creía que este tipo de nutrición en el embrión humano solo era importante durante las primeras semanas, pero actualmente se sabe que es fundamental a lo largo de todo el primer tercio de gestación. El intercambio del ST con la sangre materna en estas primeras etapas es principalmente de gases, con entrada de O₂ y salida de CO₂. Posteriormente, comienza el pasaje de sustancias alimenticias hacia ST desde la sangre materna, este tipo de nutrición llamada **hemotrófica**, continuará durante toda la gestación y será la fuente casi exclusiva de nutrientes durante los tercios medio y final de la gestación. Cuando el saco embrionario alcanza los 2mm de diámetro la difusión de las sustancias nutricias es difícil y debe establecerse un sistema circulatorio para que las sustancias alcancen a todas las células del embrión y de sus anexos.

Al culminar la segunda semana de gestación en el centro del epiblasto se observa una línea, la **línea primitiva**, a partir de este momento comienza la **gastrulación**.

Gastrulación

La gastrulación es la etapa en que, como resultado de abundantes y diversos movimientos celulares, a partir del epiblasto se forman tres hojas embrionarias: ectodermo, mesodermo y endodermo, de las que derivarán todos los componentes del organismo definitivo. En el día 15 de gestación, se observa en la zona media del extremo caudal del embrión la línea primitiva que es un engrosamiento epiblastico. En este momento se ha establecido el **eje craneocaudal**.

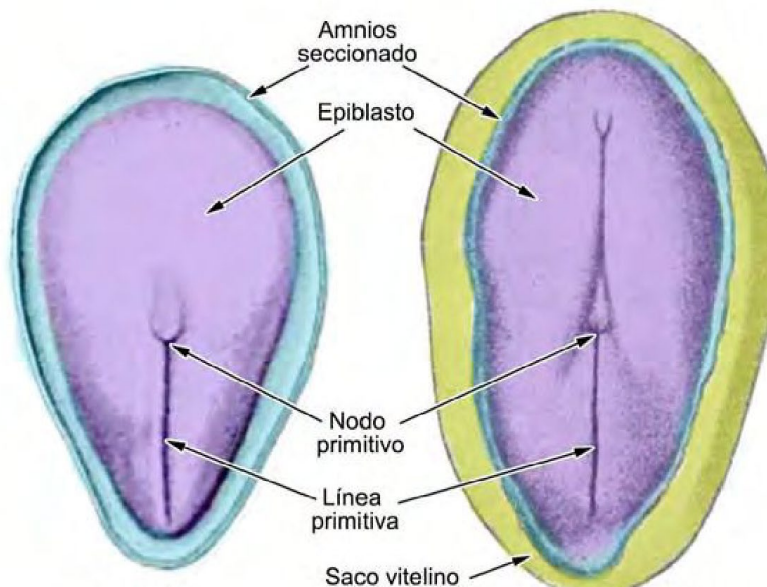


Figura 12. Vista dorsal de un embrión de mamífero en los primeros días de la gastrulación, equivalentes a los días 14 (izquierda) y 15 (derecha) del desarrollo humano. Se han eliminado los anexos embrionarios. Tomado de Barbeito, Alvarado Pinedo y Zuccolilli, en Zuccolilli EDULP 2017.

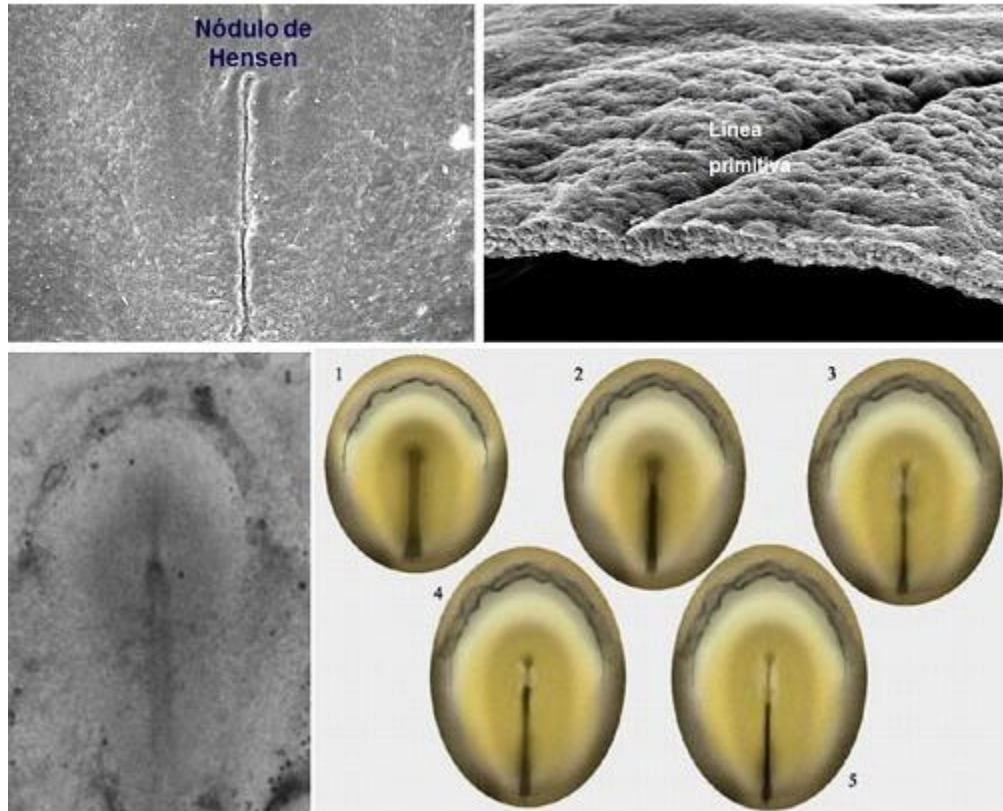


Figura 13. Gastrulación en mamíferos. Izquierda arriba: microscopía electrónica de barrido con la vista dorsal, se observa el nodo primitivo o de Hensen que hacia abajo se continúa con la línea primitiva. Derecha arriba: microscopía electrónica de barrido de un corte transversal. Izquierda abajo: vista dorsal en una microscopía electrónica de transmisión. Derecha abajo: esquemas de embriones observados dorsalmente, se puede evidenciar el alargamiento del embrión a lo largo del proceso; en este esquema y en la fotografía que está a su izquierda se observa una estructura semicircular oscura en la región craneal que corresponde al corazón en formación. Se han eliminado los anexos embrionarios en el esquema. Tomado de López Sánchez et al 2013, revista Asebir.

Este engrosamiento, se origina como consecuencia del aumento de la altura de las células de la zona central del epiblasto, pero luego persiste por la convergencia de células del epiblasto en la línea media. La línea primitiva está constituida por una depresión central: **el surco primitivo**, limitado por bordes engrosados que son las **crestas primitivas**.

La línea primitiva culmina cranealmente en un engrosamiento, el **nodo o nódulo de Hensen o primitivo**, que posee en el centro una depresión denominada **fosita primitiva**. En estas estructuras tienen lugar movimientos celulares muy importantes (son las estructuras homólogas al blastoporo de otros animales). En la línea primitiva convergen células del epiblasto que realizan primero un movimiento de **invaginación** (se introducen en una cavidad preexistente) cambiando su fenotipo de epitelial a mesenquimático (ver capítulo 5 de introducción al desarrollo humano). Estas células reemplazan a las del hipoblasto dorsal para formar el **endodermo** definitivo. Posteriormente, las células que ingresan realizan una **involución** (movimiento en que las células se introducen entre dos capas preexistentes) entre el endodermo y el epiblasto y originan el **mesodermo**. Cuando culmina la migración, las células que quedaron en el epiblasto constituyen el ectodermo.

Queda así formado el **embrión tridérmico** típico de la gastrulación. Las células mesodérmicas involucradas divergen ocupando casi todo el espacio entre endo y ectodermo. En la fosita primitiva también se invaginan células, que en este caso se dirigen hacia craneal, primero ingresan las que van a formar el **endodermo faríngeo**, y luego las que formarán la placa precordial (futuro mesodermo de la cabeza) y la notocorda.

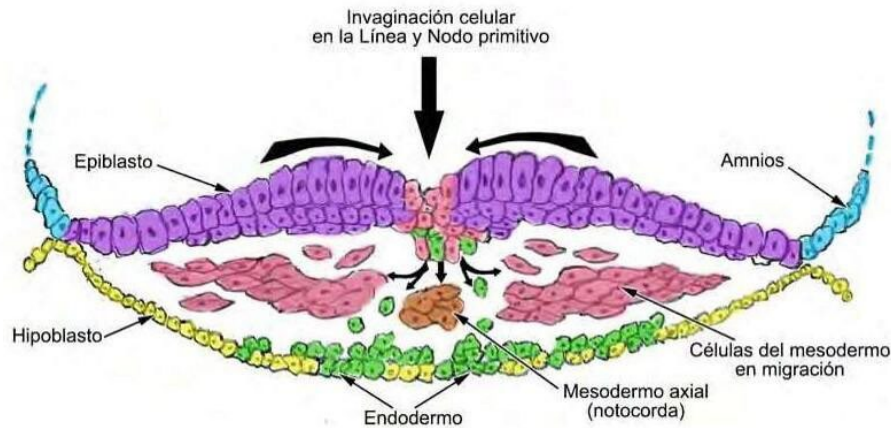


Figura 14. Corte transversal de un embrión de mamífero durante la gastrulación. El epiblasto se ha coloreado con violeta para diferenciarlo del ectodermo extraembrionario del amnios y el endodermo de verde para diferenciarlo del hipoblasto amarillo. Tomado de Barbeito, Alvarado Pinedo y Zuccolilli, en Zuccolilli EDULP 2017.

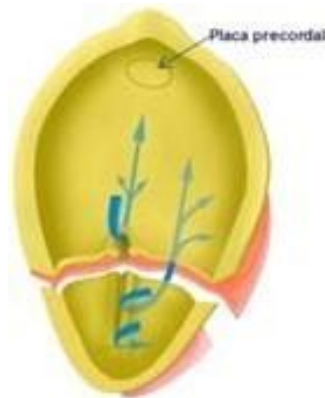


Figura 15. Vista dorsal de embrión de mamífero durante la gastrulación. La flecha central representa los movimientos que ocurren en las células que se invaginan en el nodo primitivo y formarán el endodermo faríngeo, la placa precordial y la notocorda; mientras que las flechas laterales indican los movimientos de las células que ingresan por la línea primitiva para formar el resto del endodermo y del mesodermo. Se han eliminado los anexos en el esquema. Tomado de López Sánchez et al 2013, revista Asebir.

Debido a estos movimientos celulares el embrión queda formado por tres hojas celulares diferentes: **ectodermo**, **mesodermo** y **endodermo**, todas ellas derivadas del epiblasto primitivo. La hoja

dorsal que contacta con el amnios es el ectodermo; inmediatamente por dentro se localiza el mesodermo y en ventral se encuentra el endodermo que ha reemplazado a las células del hipoblasto en la porción embrionaria.

Las células del nódulo primitivo tienen cilias con movimiento hacia craneal y hacia la izquierda. Su movimiento traslada a algunas moléculas inductoras hacia el lado izquierdo del embrión, lo que determina la formación del eje derecho-izquierda. Además, durante la gastrulación se generan nuevas marcas epigenéticas.

El embrión al finalizar la etapa de gastrulación es un disco alargado plano, con forma de “suela de zapato”, que contacta con el saco amniótico en dorsal y con el saco vitelino en ventral. El saco vitelino tapizado por hipoblasto y el intestino tapizado por endodermo aún no se han separado. A medida que avanza la gastrulación las células del mesodermo van ocupando todo el espacio a los lados de la notocorda.

Existen dos sectores del embrión que carecen de mesodermo, y por lo tanto el ecto y el endodermo contactan. Estas dos regiones son una en la región cefálica, **membrana bucofaríngea** y la otra en la región caudal, la **membrana cloacal**. Ambas membranas se perforarán y se formarán cavidades que comunicarán al intestino primitivo con la cavidad amniótica. De las tres hojas embrionarias derivarán todos los componentes estructurales del organismo.

Mientras está ocurriendo la gastrulación comienzan a formarse en el saco vitelino los islotes **hemangiogénicos** de los que derivan primeros vasos y células sanguíneas; esto es fundamental porque, cuando alcance los dos milímetros, el embrión ya no podrá nutrirse por difusión y necesitará un sistema circulatorio que transporte nutrientes y desechos.

Alrededor del día 20 del desarrollo empieza a observarse en el sector craneal del ectodermo un engrosamiento primero y un surco después, son la **placa** y el **surco neural**. Mientras en la región caudal (donde los procesos siempre van retrasados con respecto a la craneal) aún persisten los movimientos característicos de la gastrulación.

Cuarta semana del desarrollo: neurulación, periodo somítico, organogénesis temprana

La etapa del desarrollo embrionario conocida como **neurulación**, porque comienza a formarse el sistema nervioso, u **organogénesis temprana**, porque se inicia el desarrollo de los sistemas de órganos, en los mamíferos coincide con la aparición de unas estructuras mesodérmicas conocidas como **somitas** por lo que se corresponde también, en buena medida, con el periodo denominado **periodo somítico**. Esta etapa coincide, aproximadamente, con la cuarta semana del desarrollo prenatal (**figura 16**).

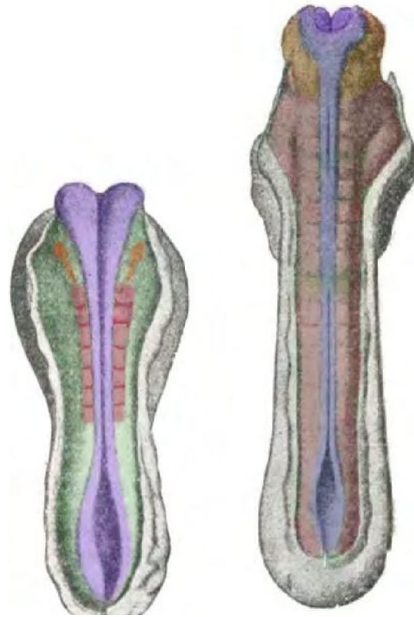


Figura 16. Vista dorsal de un embrión de mamífero durante la neurulación que corresponde, aproximadamente a los 22 (izquierda) y 24 (derecha) días de desarrollo humano. Se han eliminado los anexos y se pueden evidenciar las somitas (rojas) a cada lado del tubo neural, azul, que permanece abierto craneal y caudalmente por los neuroporos. Tomado de Barbeito, Alvarado Pinedo y Zuccolilli, en Zucolilli EDULP 2017.

Además del inicio de la organogénesis, que es una respuesta especialmente a procesos de inducción, durante esta etapa ocurren en el embrión una serie de cambios que se describen a continuación.

El embrión se pliega por lo que la forma plana es reemplazada por la tubular, este proceso, denominado **tubulación**, se acompaña de la **delimitación del embrión** que queda separado de los anexos extraembrionarios. Las somitas que son estructuras mesodérmicas segmentadas constituyen e inicio de la división del cuerpo en segmentos, es decir de la **metamerización**. Por otra parte, ocurre la **celomación**, formación de la cavidad corporal o **celoma**, como consecuencia de la división en dos hojas del mesodermo lateral. En el embrión ocurre un gran **crecimiento** durante este periodo llegando a medir 2 mm.

El esbozo del sistema nervioso comienza a formarse muy temprano en el desarrollo prenatal; sin embargo, durante la mayor parte del mismo es no funcional y recién se perciben sensaciones y se desarrollan facultades mentales alrededor de la semana 24 después de la fecundación. La neurulación se inicia en el día 18 por modificación de las células centrales del ectodermo como respuesta a los mensajes inductores provenientes de la notocorda, que se encuentra inmediatamente por debajo. Estas células incrementan su altura lo que genera un engrosamiento en la región: **la placa neural**. Posteriormente cambia la forma de las células que pasan de ser cilíndricas a ser piramidales, esto genera una invaginación dorsal, **el surco neural**. Los bordes del surco (pliegues neurales) se unen y por lo tanto se forma el **tubo neural**, que inmediatamente será cubierto por células ectodérmicas

provenientes de ambos lados del tubo. El tubo neural originará al sistema nervioso central, su porción craneal se dilata para posteriormente formar el encéfalo, del resto del tubo derivará la médula espinal (figura 17).

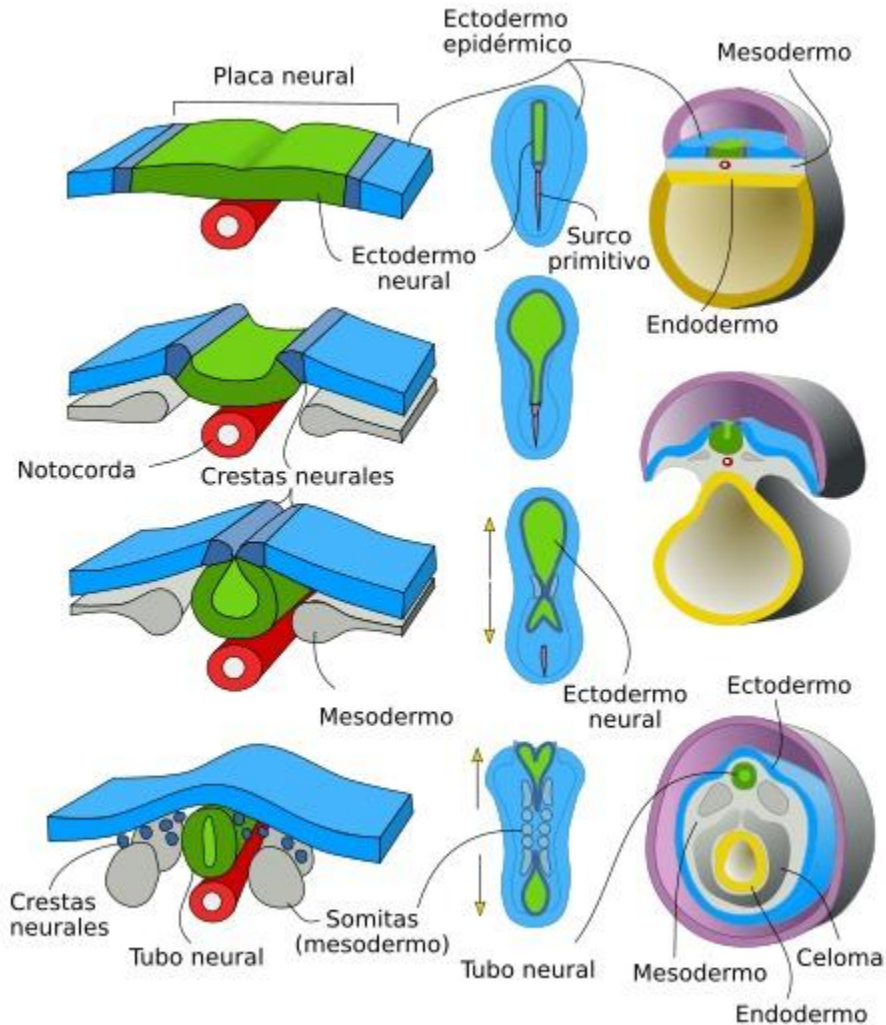


Figura 17. Principales cambios que ocurren durante la gastrulación. Izquierda: corte transversal de zona dorsal; centro: vista dorsal sin anexos; derecha: corte transversal con anexos. Autor Dr. Francisco Acuña.

El tubo neural permanece abierto craneal y caudalmente para formar los **neuroporos**, lo que determina una continuidad entre la luz del tubo y la cavidad amniótica. El neuroporo craneal se cierra en el día 25 y el caudal en el 27 del desarrollo. Caudalmente al neuroporo caudal se da la **neurulación secundaria** que origina la porción caudal de la médula mediante un mecanismo de cavitación, esta neurulación secundaria es más importante en otros mamíferos que poseen rabo. A cada lado del tubo neural, células del ectodermo neural o neuroectodermo forman las **crestas neurales**. En parte de estas crestas ocurren transiciones epitelio mesenquimáticas que permiten su migración para originar, además del sistema nervioso periférico, derivados en otras regiones

del organismo como la cara, en donde de sus células derivarán los tejidos conectivos (incluyendo el óseo, el cartilaginoso y la dentina de los dientes); el corazón dando lugar a parte del esqueleto cardíaco; la glándula adrenal, en que formará las células de la medula y la piel en que originará los melanocitos. Del ectodermo no neural desarrollarán la epidermis y sus anexos (uñas, pelos y folículos pilosos, y glándulas mamarias, sudoríparas y sebáceas), además del esmalte dentario, gran parte del oído interno y componentes del ojo como la córnea y el cristalino. A final de este periodo comienzan a observarse en el ectodermo de la región craneal engrosamientos bilaterales, son las **placodas cristalinas, nasales y óticas**. Estas placodas son el primordio del cristalino del ojo, al sistema olfatorio y el oído interno (tras invaginarse y formar una vesícula ótica) respectivamente.

El mesodermo, que al final de la gastrulación estaba formado por la notocorda (**mesodermo axial**) y células dispersas que ocupaban el espacio entre ecto y endodermo, se divide en distintas partes. **El mesodermo paraxial** que se encuentra a ambos lados de la notocorda comienza a diferenciarse en estructuras segmentadas pares, esféricas y huecas: las **somitas** o **somitós**. El primer par de somitas aparece haciendo saliencia en el embrión a los 20 días posfecundación, aunque por observación microscópica podían reconocerse unos días antes sus precursores los **somitóneros**. Las somitas seguirán apareciendo de entre uno a tres pares por día, hasta alcanzar un número de 40 a 44 pares en el ser humano y en este momento del desarrollo su número se utiliza para estimar la edad embrionaria. El mesodermo paraxial más craneal parece no segmentarse. A los lados se forma el **mesodermo intermedio o gononefrotómico** que también es segmentado. Por último, a los lados del mesodermo intermedio, se origina el **mesodermo lateral** que no está segmentado y posee dos hojas. La **hoja parietal**, externa, se une al ectodermo y forma la **somatopleura**, la **hoja visceral**, interna, se une al endodermo y constituye la **esplacnopleura**. Entre ambas hojas se ubica el **celoma intraembrionario**, que en un primer momento se continúa con el extraembrionario, pero que luego se separa como consecuencia de los plegamientos que llevan a la delimitación de la forma corporal y la separación del embrión de sus anexos.

Del mesodermo se originan, total o parcialmente, numerosos órganos. De la notocorda, solo derivan los núcleos pulposos de los discos intervertebrales. Las somitas se dividirán en dos sectores, el **esclerotomo** y el **dermomiótomo**. El primero, ubicado medialmente, originará las vértebras y la porción fibrosa de los discos intervertebrales. No existe una correspondencia exacta entre somitas y vértebras, en la formación de cada vértebra intervienen dos somitas. Las costillas se forman como prolongaciones de las vértebras y por su reunión ventral se originarán las distintas porciones del esternón. Del mesodermo paraxial también derivarán los huesos del neurocráneo no originados de la cresta neural (el esplacnocráneo que forma la cara deriva por completo de estas crestas) que son el occipital, los parietales y la porción petrosa de los temporales. Posteriormente, el dermomiótomo se divide en el **dermotomo**, en el centro y el **miotomo** en ambos extremos. El dermatomo originará dermis en la región dorsal del cuerpo y el miotomo la mayoría de los músculos esqueléticos. El mesodermo intermedio originará los órganos de los sistemas reproductor y urinario (excepto sus

segmentos más caudales) y la corteza de la glándula adrenal. La hoja parietal del mesodermo lateral origina las extremidades, excepto sus componentes musculares que derivan del miotomo, y los nervios, y la epidermis originados del ectodermo; además de ella deriva la hoja parietal de las serosas como el peritoneo. La hoja visceral es el origen de los tejidos conectivos y músculos de los órganos de los sistemas digestivos y respiratorio; además, de allí derivan vasos sanguíneos y la casi totalidad del corazón.

El endodermo es el origen de los epitelios de los sistemas respiratorio y digestivo. Esta hoja en un primer momento tras su formación se continúa con el hipoblasto extraembrionario, también se separa durante los plegamientos que ocurren aproximadamente entre los días 22 y 25 del desarrollo. Aunque se suele dividir para su estudio en un plegamiento lateral y uno cefalocaudal el plegamiento embrionario es uno solo que abarca ambos sentidos. Durante este plegamiento el intestino queda separado del saco vitelino excepto por un delgado **pedículo vitelino**. Caudalmente a este pedículo se origina **el alantoides**, que en muchos mamíferos alcanza un gran desarrollo, pero en otros como el ser humano es un cordón macizo. Pese al escaso tamaño del alantoides humano, es, como en todos los mamíferos, el sitio en que se originan los vasos sanguíneos placentarios.

Al final de la cuarta semana el embrión tiene alrededor de 28 pares de somitas y mide unos 4 mm. En la mayoría de los sistemas se han formado los esbozos principales de los órganos, excepto el reproductor y el urinario (solo se han formado riñones primitivos). El embrión se encuentra curvado con forma de C, el pedículo vitelino y el alantoides se han reunido para formar el **cordón umbilical** (pedículo abdominal) que lo conecta con la placenta. En esta semana aún posee cola. Los miembros no se han formado, pero comienzan a esbozarse las crestas que serán su origen (siempre el torácico adelantado con respecto al pelviano). En la región cefálica se observan las **hendiduras faríngeas** que separan los **arcos branquiales** (al final de esta semana estarán formado el primer arco o mandibular, el segundo o hioideo y el tercero). El corazón forma una gran prominencia por su tamaño proporcionalmente muy grande (recordemos que a diferencia de la mayoría de los órganos restantes es funcional), el hígado también tiene gran tamaño porque pasó a ser el sitio principal de formación de los glóbulos sanguíneos (antes lo era el saco vitelino y posteriormente lo será la médula ósea). Al final de esta semana ha comenzado la organogénesis del ojo y al final de esta semana se forma la fosa nasal. Además, aparecen los **procesos maxilares**; estos son los primeros procesos o mamelones, que son evaginaciones que se reunirán para formar la cara.

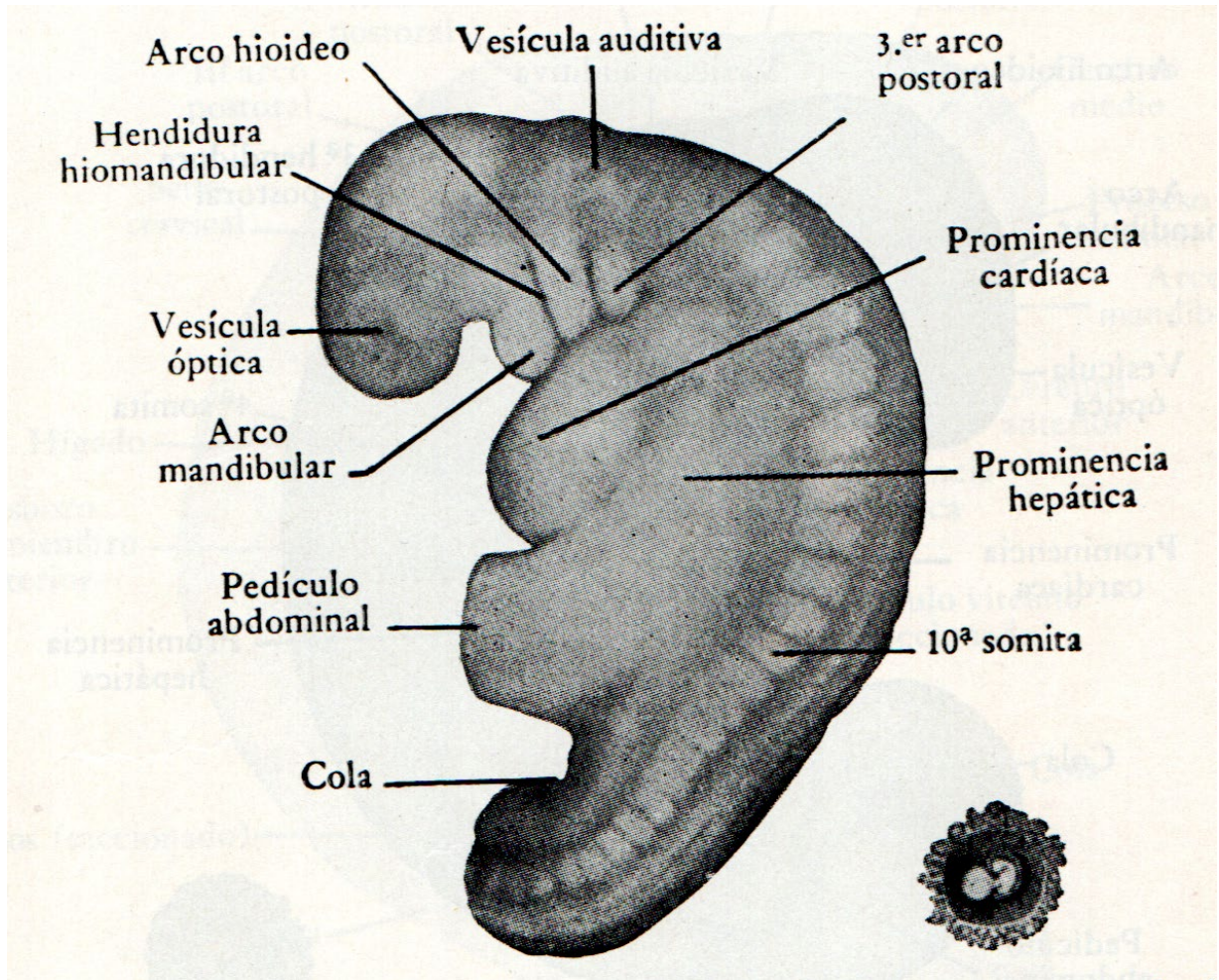


Figura 18. Embrión de 4 semanas. Referencias en el texto. El término postoral es sinónimo de branquial. A la derecha y abajo esta esquematizada la relación entre el embrión y sus anexos. Tomado de *Embriología humana* de Patten. 1963.

Embrión de 5 a 8 semanas, el final de la organogénesis

La organogénesis prosigue entre la quinta y octava semana del desarrollo. En la quinta semana (**figura**) aparece el cuarto arco branquial y continúa la formación de procesos faciales, aparecen los nasales y mandibulares. En la región dorsal y caudal, el mesonefros (una forma de riñón que involucionará casi totalmente semanas después) hace prominencia en el exterior.

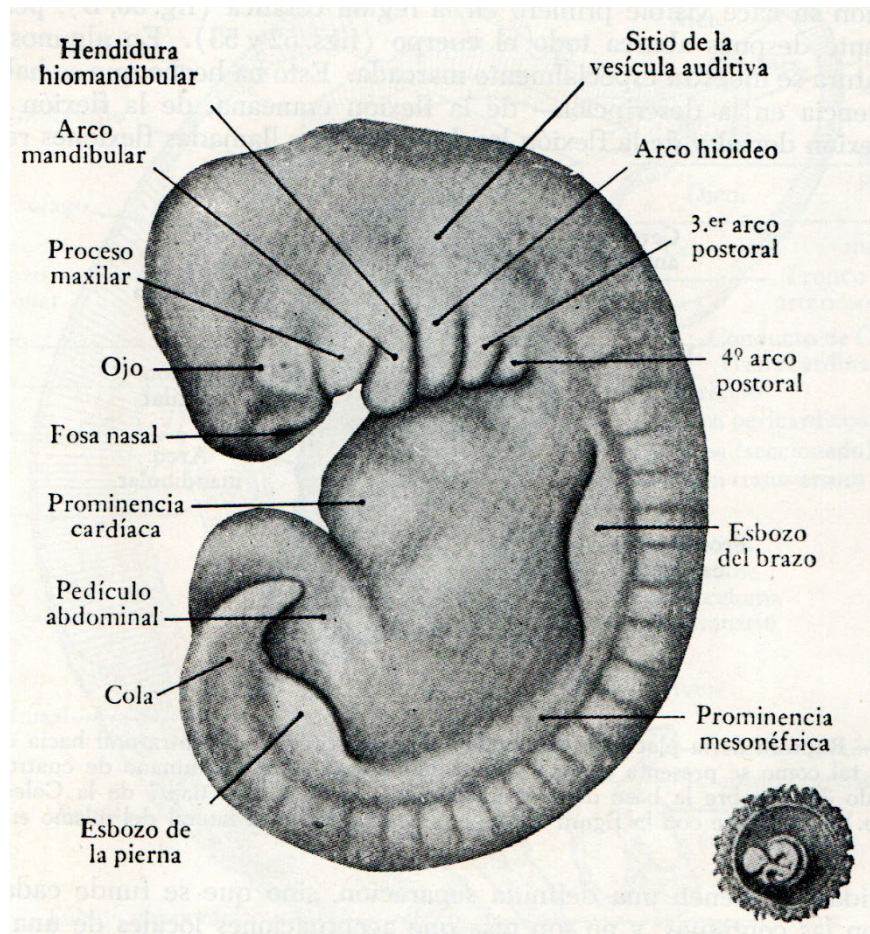


Figura 19. Embrión de 5 semanas. Referencias en el texto. El término postoral es sinónimo de branquial. A la derecha y abajo esta esquematizada la relación entre el embrión y sus anexos. Tomado de *Embriología humana* de Patten. 1963.

Una semana después comienzan a aparecer los tubérculos que originarán el pabellón auricular. Además, aparecen los esbozos de los miembros con forma de remo. En la sexta semana (**figura 20**) el cordón umbilical se ve abultado porque se han introducido asas intestinales; el gran desarrollo del hígado y el corazón impide que puedan ubicarse en la cavidad corporal las asas intestinales que se están formando y se produce entonces una **hernia fisiológica**. El pabellón auricular se ha formado y es muy evidente el crecimiento de las vesículas cefálicas. Comienza el desarrollo de los procesos palatinos que culminará alrededor de la décima semana con la formación del paladar. Al final de esta semana el embrión mide unos 14 mm de longitud cefalo caudal o cráneo rabadilla (**figura 21**), actualmente diversas técnicas, en especial las ultrasonográficas, como la ecografía permiten establecer con precisión el tamaño del embrión y de muchos de sus componentes.

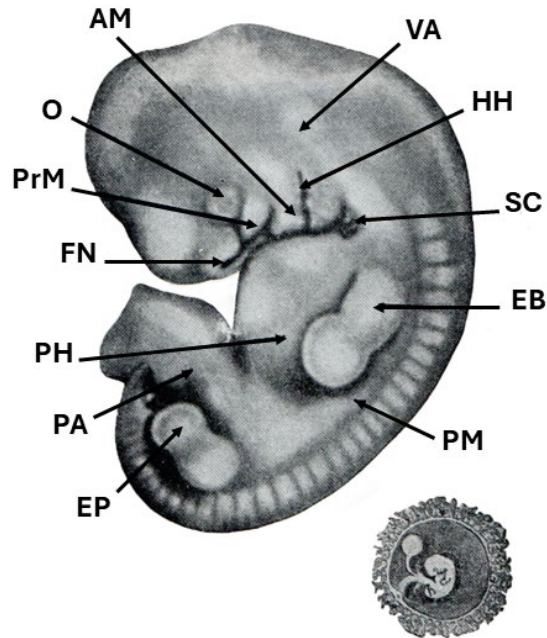


Figura 22. Embrión de 6 semanas. AM: Arco mandibular; FN: fosa nasal; O: esbozo del ojo; PrM: procesos maxilares; VO: vesícula ótica; HH: hendidura hioidea; PA: pedículo abdominal; EB: esbozo del miembro torácico; EP: esbozo del miembro pelviano; PH: prominencia hepática. PM: prominencia mesonéfrica. A la derecha y abajo esta esquematizada la relación entre el embrión y sus anexos. Tomado de *Embriología humana de Patten. 1963.*



Figura 22. Se establece entre dos estrellas la longitud cráneo rabadilla o cefalo caudal en el momento del final del periodo embrionario (8 semanas), que en ese momento es de 1,67 cm. https://es.wikipedia.org/wiki/Longitud_c%C3%A9falo-caudal

En la séptima semana (**figura 23**) los ojos se reconocen externamente por el pigmento retiniano, ocurre la separación de los dedos y la unión de los mamelones nasales y maxilares. Entre esta semana y la siguiente desaparece la cola y los miembros se flexionan.

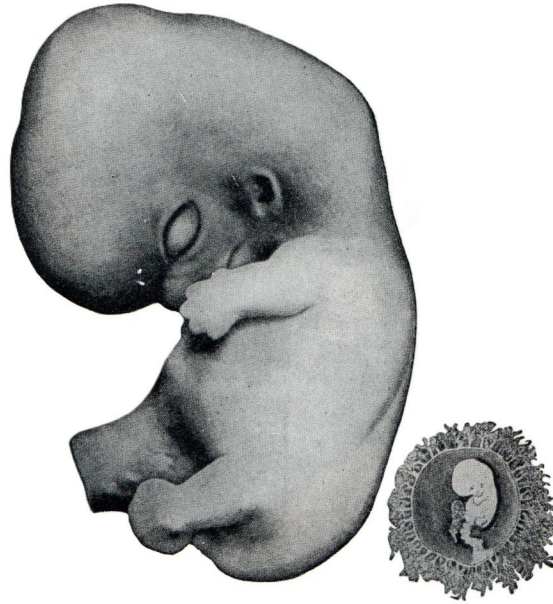


Figura 23. Embrión de 7 semanas. A la derecha y abajo esta esquematizada la relación entre el embrión y sus anexos. Tomado de *Embriología humana* de Patten. 1963.

Al final de la octava semana el embrión ya tiene características externas humanas, pero internamente sus órganos no están en absoluto diferenciados, aunque se hayan formado en su casi totalidad. En este momento culmina el periodo embrionario⁷ y comienza el fetal.

Anexos embrionarios/fetales

Los anexos embrionarios/fetales o extraembrionarios/extrafetales son una serie de estructuras que se forman durante la etapa prenatal temprana, poseen funciones específicas e indispensables durante esta etapa, para desaparecer durante la gestación o ser eliminados cerca del parto. Son el saco amniótico, el saco vitelino, el alantoides y el corión (**figura 24**). Pese a que ya se han descrito algunos aspectos de ellos en secciones anteriores, su importancia hace que consideremos dedicarles una sección especial.

Amnios o saco amniótico: membrana amniótica y cavidad amniótica

El amnios caracteriza al grupo de cordados, **los amniotas**, al que pertenecemos los seres humanos junto al resto de los mamíferos, los reptiles y las aves. La existencia de este anexo permitió la adaptación a la reproducción extra-acuática, ya que la presencia de líquido en su interior asegura la humectación del embrión.

⁷ En embriología humana es frecuente que se señale como comienzo del periodo embrionario la tercera semana y antes hablar de periodo cigótico, nosotros elegimos ya hablar de embrión cuando se produjo la primera división de la segmentación.

En el embrión humano, la formación del amnios comienza muy temprano y ocurre especialmente por una cavitación en el embrioblasto. El embrión (luego feto) contacta dorsalmente con el líquido amniótico. El resto de la cavidad amniótica está rodeado por la membrana amniótica, constituida por una capa de células epiteliales derivadas del epiblasto y que pueden considerarse ectodermo extraembrionario, los **amnioblastos**, y mesodermo extraembrionario no vascularizado. La cavidad amniótica contiene al **líquido amniótico**, este, en una primera etapa es, al igual que otros líquidos como el contenido en la cavidad coriónica, proviene del embrión/feto que posee una epidermis muy permeable; posteriormente, cuando la epidermis se cornifica y disminuye notablemente su permeabilidad al agua, deriva principalmente de la orina fetal y de las secreciones pulmonares. El líquido amniótico está en constante renovación es captado por los amnioblastos y también por deglución. Este líquido, además de evitar la desecación del embrión, amortigua golpes, recoge desechos (esto es muy importante en el ser humano en que el alantoides no cumple esta función) provenientes de los riñones fetales y además a él llegan las secreciones pulmonares, abundantes durante la etapa fetal. También permite los movimientos fetales y colabora con la regulación de la temperatura fetal. La presencia de células desprendidas determina que cuando se realiza la amniocentesis (extracción de este líquido) para analizar su composición, también puedan realizarse estudios genéticos.

El saco amniótico crece a lo largo de la gestación y al terminar la misma contiene alrededor de un litro de líquido. En el momento del parto actúa como cuña favoreciendo la dilatación del cuello uterino.

Saco vitelino

Este anexo es el único que compartimos los amniotas con los anamniotas. En los animales ovíparos tiene una importante función de nutrición y alcanza un gran tamaño por contener el vitelo (conjunto de sustancias que son la base de la nutrición prenatal en estas especies, popularmente denominado yema). En un primer momento el saco vitelino no está separado del intestino, pero cuando se producen los plegamientos y la delimitación de la forma corporal la unión entre ambos queda reducida a un delgado pedículo vitelino. En muchos organismos vivíparos como los mamíferos euterios la función nutricia está muy reducida (aunque existen evidencias de que durante la neurulación algunos nutrientes ingresan por esta estructura) y por lo tanto su tamaño es mucho menor. Sin embargo, el saco vitelino cumple algunas funciones fundamentales en las primeras etapas del desarrollo como la formación de los primeros **islotes hemangiogénos** de los que derivan vasos y células sanguíneas; esta función persiste hasta la sexta semana del desarrollo en que el hígado pasa a ser el principal formador de células sanguíneas. Además, en la tercera semana del desarrollo recibe a las **células primordiales germinativas** que provienen del epiblasto y que al poco tiempo migrarán hacia las gónadas, en donde se diferenciarán a precursores de las gametas.

El saco vitelino está constituido por hipoblasto y mesénquima, este último es parte de la hoja visceral del mesodermo extraembrionario. Este anexo reduce su tamaño durante el periodo embrionario y termina siendo un pequeño cordón, **el divertículo de Meckel**, unido al intestino delgado y que puede persistir tras el nacimiento.

Alantoides

Está muy desarrollado en reptiles, aves y muchos mamíferos, en los que alcanza un tamaño mayor al del amnios y recoge la mayor parte de la orina fetal. En ellos es un saco revestido por hipoblasto y por la hoja visceral de mesodermo extraembrionario. En otros mamíferos, entre ellos el ser humano, el alantoides es un cordón fibroso y macizo que nace caudalmente al saco vitelino y se introduce en el cordón umbilical. Luego la porción proximal del alantoides se relaciona con la vejiga urinaria en formación y forma el **uraco**. Pese a su escaso desarrollo, el alantoides es fundamental porque es el sitio en que se originan los vasos placentarios.

Corion

Es el más externo de los anexos embrionarios, está constituido por el trofoblasto y la hoja parietal del mesodermo extraembrionario. Como su mesodermo no tiene capacidad para originar vasos, se fusiona con el alantoides y forman la parte embrionaria/fetal de la placenta (que por lo tanto se clasifica como placenta corioalantoidea). En un momento temprano del desarrollo, del corion surgen evaginaciones (**vellosidades coriónicas**). Estas al principio son solamente epiteliales (vellosidades primarias), luego adquieren un eje mesenquimático (vellosidades secundarias) que, tras la fusión del corion con el alantoides, se vasculariza (vellosidades terciarias). Las vellosidades, que en un primer momento estaban en toda la superficie coriónica, desaparecen en la mayor parte de la superficie coriónica (**corion liso**) y quedan limitadas a la zona en que se formará la placenta (**corion vellos o frondoso**). Las funciones del corion se describirán con la placenta.

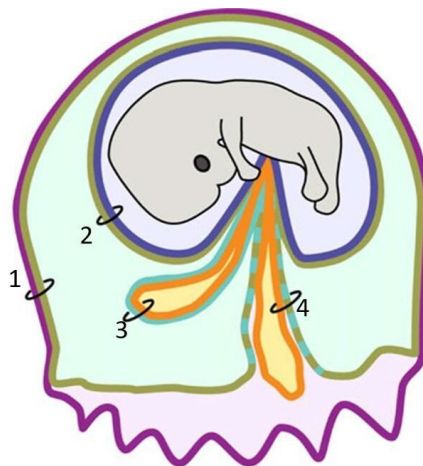


Figura 24 Esquema de los anexos embrionarios. 1: Corion, 2: Amnios, 3: Saco vitelino, 4: Alantoides. El corion es liso, excepto en la parte inferior del dibujo donde es vellosa para formar la placenta. Extraído de Chuva de Sousa Lopes et al., 2022. [CC BY-NC 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

Placenta

La placenta de los mamíferos euterios es un órgano temporario (porque es eliminada tras el nacimiento) y mixto (por estar formada por componentes maternos y embrionarios/fetales) que durante la ontogenia prenatal cumple funciones de intercambio (tanto de gases como de nutrientes), endocrinas e inmunológicas y que conecta a la madre y al embrión/feto (**figura 25**).

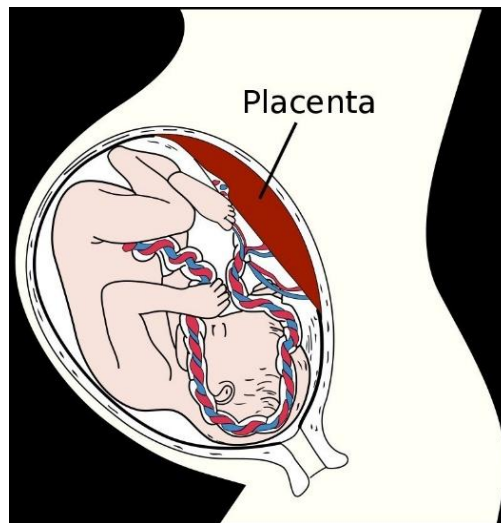


Figura 25. Esquema de ubicación del feto y la placenta en el útero gestante. Tomado de <https://es.wikipedia.org/wiki/Placenta#/media/Archivo:Placenta.svg>.

La placenta es el órgano más variable entre distintos mamíferos; en el caso de la placenta humana es más invasiva que la de las restantes especies. El componente embrionario/fetal es el corion, en realidad la membrana y el materno es la porción de decidua (recordemos que es el endometrio, la mucosa uterina, modificado) denominada decidua basal. La formación de la placenta comienza en la segunda semana de la gestación, cuando, tras el contacto y adhesión inicial, el saco embrionario comienza a invadir el endometrio mediante la acción del trofoblasto y los vasos sanguíneos maternos pierden su pared y el trofoblasto toma nutrientes desde la sangre y las glándulas uterinas maternas. Al final de la cuarta semana se establece la circulación placentaria en conexión con la circulación embrionaria y al cuarto mes la placenta tiene las características definitivas que caracterizarán al órgano durante el resto de la gestación (**figura 26**).

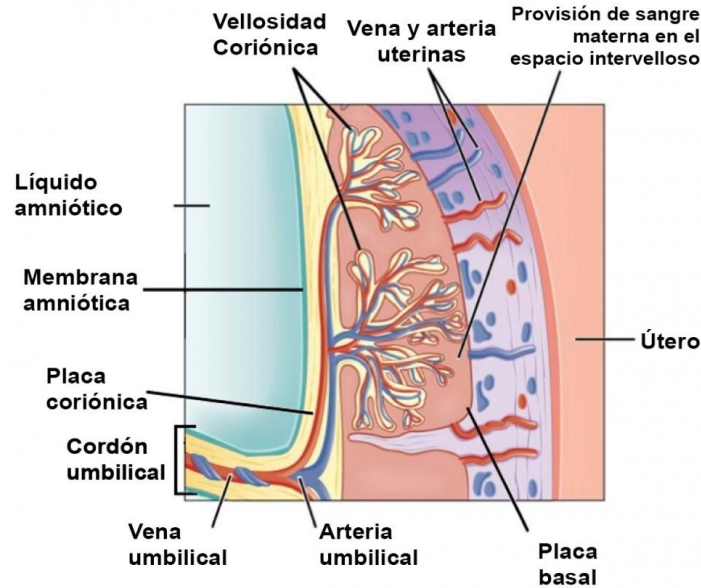


Figura 26. Esquema de las relaciones entre los componentes maternos y fetales de la placenta humana madura. Adaptado: de *Adequate Placental Sampling for the Diagnosis and Characterization of Placental Infection by Zika Virus*. Venceslau et al. www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2020.00112/full.

La barrera placentaria (que separa las sangres materna y embrionaria/fetal es muy delgada en el ser humano, lo que permite el pasaje de algunas sustancias como los anticuerpos (pero también de tóxicos) que no la pueden atravesar en otras especies. Si bien algunos autores relacionan esta gran invasividad con el gran desarrollo y crecimiento del cerebro humano, en otros mamíferos con cerebros proporcionalmente grandes como los cetáceos, la placenta es poco invasiva.

El término placenta deriva del latín (significa torta y deriva de *plakae*) y a su vez del griego. El nombre se tomó por la forma que tiene el órgano en algunas especies como el ser humano en que su contorno es redondeado y su altura baja (**figura 27**).



Figura 27. Fotografía de una placenta humana proveniente de una gestación a término vista desde la cara fetal. La pinza toma el cordón umbilical. Tomado de <https://es.wikipedia.org/wiki/Placenta#/media/Archivo:Placenta.svg>.

La placenta tiene una **cara fetal** o **placa coriónica** y una **cara materna** o **placa basal (figura 26)**, entre ellas se ubican las vellosidades coriónicas y las cavidades sanguíneas maternas entre las que se llevan a cabo los intercambios de sustancias. Especialmente pasan de la madre al feto: nutrientes, anticuerpos y oxígeno, y del feto a la madre: desechos metabólicos y CO₂. El agua, los electrolitos y las hormonas se transportan en ambas direcciones.

La placenta produce diversos tipos de hormonas, el ST es el que secreta la mayor diversidad de este tipo de mensajeros. Previamente mencionamos a la gonadotropina coriónica humana, que alcanza su máxima producción a la octava semana para luego declinar gradualmente; pero, además existe un lactógeno placentario, similar a la prolactina hipofisiaria, que incrementa el desarrollo y el metabolismo de las glándulas mamarias para favorecer la lactancia, y una hormona del crecimiento placentaria que es producida por el ST y regula el metabolismo materno. Al final del primer trimestre la producción de estrógenos y progesterona placentarios hace que no sea necesario la presencia de los ovarios para continuar con la gestación. La progesterona la sintetiza la placenta totalmente, pero para la producción de estrógenos se requieren algunos pasos en el hígado y en la glándula adrenal del feto. También se sintetizan los factores de crecimiento similares a insulina (IGFs por su nombre en inglés), de los cuales IGF-2 es uno de los principales reguladores del crecimiento prenatal.

El útero gestante se convierte en un sitio inmunoprivilegiado, tanto por procesos que ocurren en la madre como en la placenta. Estos cambios impiden la eliminación del embrión (por un mecanismo similar al rechazo de un injerto o un trasplante) que contiene antígenos paternos, a los que la madre debiera reconocer como extraños y atacarlos. Los procesos inmunes que permiten esta tolerancia son muy complejos y comienzan antes de la fecundación, su estudio escapa a los objetivos de este texto.

Por último, la placenta ha sido el eje de mitos y costumbres muy diversos, que pueden ser de gran interés para los antropólogos; para quienes estén interesados en el tema una introducción a él se encuentra en el libro *Acordonados* de Barbeito y Diessler citado en la bibliografía.

Cordón umbilical

El cordón umbilical conecta la placenta y el embrión/feto. Llega a medir 60 centímetros al final de la gestación, está cubierto por amnios y en su interior contiene un tejido conectivo mucoso (gelatina de Warthon) en el que están incluidos, al final de la gestación, las dos arterias umbilicales y la vena umbilical izquierda. En etapas tempranas del desarrollo pueden encontrarse en este cordón el pedículo vitelino y el alantoides.

Periodo fetal

Durante este periodo son muy evidentes los procesos de diferenciación celular en los tejidos (histogénesis), que permitirán que los órganos adquieran su funcionalidad, y el notorio crecimiento;

al iniciarse el periodo la longitud del embrión es de unos 5 cm y al terminarlo, en el momento del nacimiento a las 38 semanas es de alrededor de 36 cm (**figura 29**). Este crecimiento es alométrico, la cabeza crece proporcionalmente menos; al inicio del periodo fetal la cabeza representa cerca de la mitad de la longitud, al quinto mes un tercio y al nacimiento un cuarto (**figura 30**). El cambio en el peso también es notable, comienza el periodo con alrededor de 10g y al nacimiento el peso es de cerca de 3200 g, en promedio.

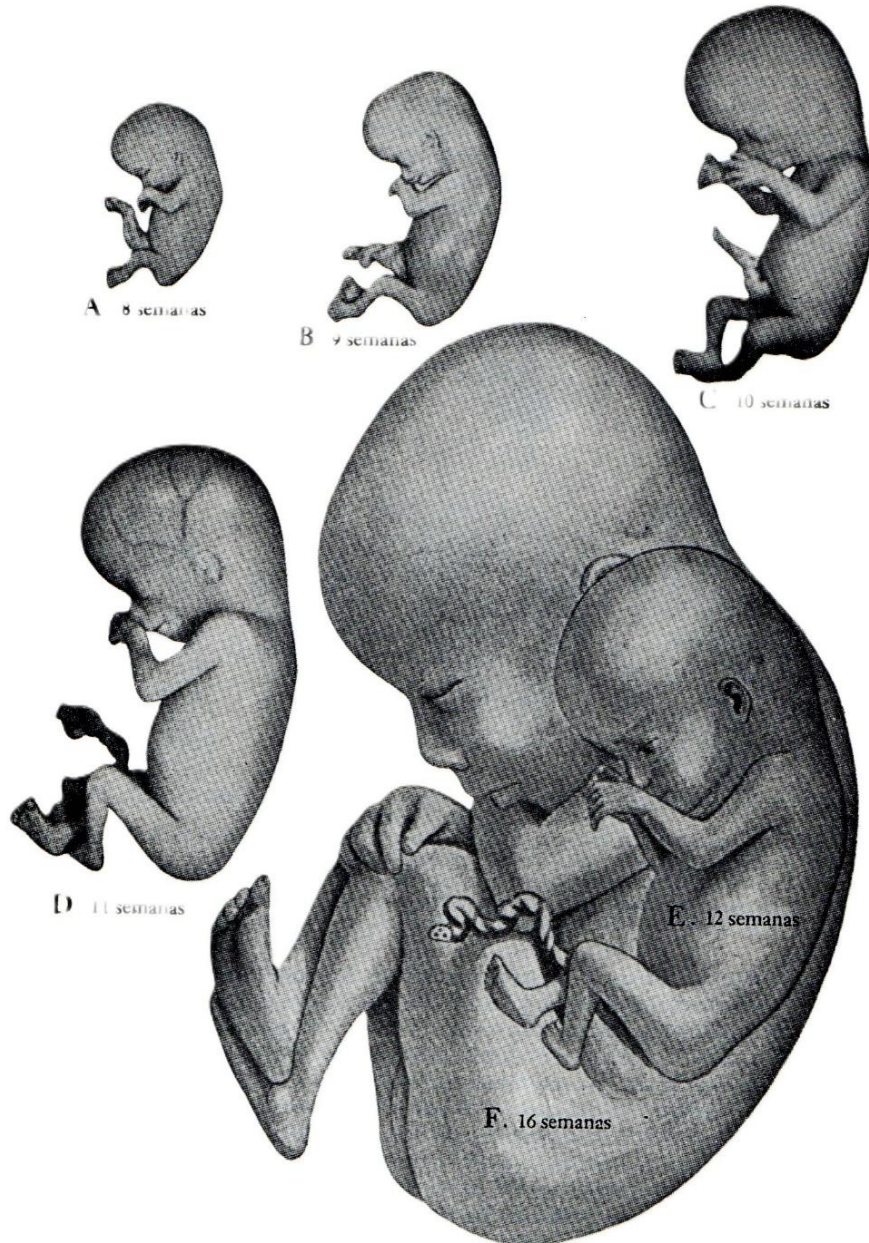


Figura 29. Imágenes de fetos, al inicio del periodo fetal final de la semana 8 (arriba izquierda); semana 9 (arriba centro); semana 10 (arriba derecha); semana 11 (abajo izquierda); semana 12 (abajo derecha) y semana 16 (abajo centro). Los tamaños mantienen la proporcionalidad.. Tomado de *Embriología humana* de Patten. 1963.

Externamente es notorio el cambio en la posición de los ojos que pasan de lateral a rostral, durante el tercer mes; simultáneamente también se reubican las orejas y la cara toma un aspecto más humano. A las 11-12 semanas desaparece la hernia fisiológica y se pueden observar los genitales externos diferenciados según el sexo fenotípico. A las 12 semanas aparecen **centros de osificación primarios** en cráneo y huesos largos. Al tercer mes las extremidades alcanzan su tamaño relativo, aunque las pelvianas siguen siendo proporcionalmente cortas. Durante el cuarto y quinto mes hay un gran aumento de la longitud corporal.

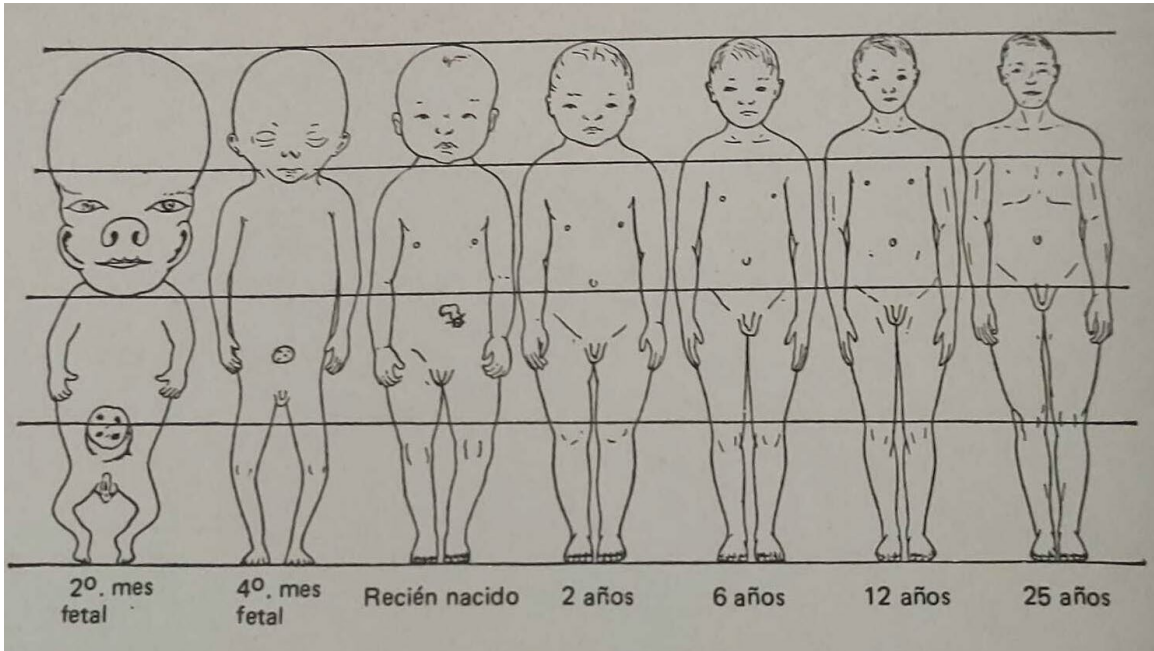


Figura 30. Crecimiento alométrico en la ontogenia humana. Modificado de Scammon 1953.

A las 16 semanas se pueden reconocer los rasgos que diferencian a un individuo de otro. Al quinto mes aparece el primer manto piloso, **el lanugo**, inicialmente se observan cejas y cabello. Al sexto mes, aún no se ha formado el tejido adiposo subcutáneo y la piel está arrugada y rojiza (por la visualización de los músculos desde el exterior). En los dos últimos meses de gestación, cuando se desarrolla este tejido, el feto toma forma redondeada y aumenta notablemente de peso. El último mes de la gestación existe un derivado de la epidermis, mezcla de restos celulares y secreción de las glándulas sebáceas, **el vérnix caseoso**, que cubre el cuerpo e impide el efecto abrasivo del líquido amniótico sobre la epidermis ya diferenciada.

Los movimientos fetales detectables por la madre comienzan en el tercer mes y en el quinto son reconocibles exteriormente. Durante el periodo fetal comienzan a ocurrir procesos que continuarán durante toda la vida, por ejemplo, a las 10 semanas se inicia la deglución, alrededor de la semana

15 se visualizan movimientos respiratorios; aunque el feto respire mediante la placenta estos movimientos son indispensables para que los músculos estén preparados para la respiración al momento de salir del útero. Los movimientos de succión aparecen más tarde, a las 24 semanas.

A partir de los 6-6,5 meses se alcanza un grado de madurez pulmonar (en los alveolos pulmonares se sintetiza un conjunto de sustancias, denominadas **surfactante**, que impiden su colapso durante la respiración) y nerviosa que permite la supervivencia, aunque se requieran cuidados extremos para que el recién nacido prematuro no muera. En este momento también pueden reconocerse algunos sonidos; la sensibilidad a la luz es más tardía, 28 semanas, aunque el reconocimiento de la forma y el color es posnatal.

Circulación fetal

La circulación fetal difiere de la posnatal, lo que resulta obvio ya que existe una gran diferencia: los intercambios gaseosos se producen en la placenta y no en los pulmones. Más allá de las numerosas diferencias entre la circulación pre y posnatal, nos limitaremos a destacar los aspectos principales.

La sangre oxigenada llega al feto por vía de las **venas umbilicales** que alcanzan al embrión por el cordón umbilical, la vena izquierda involuciona, pero la derecha persiste, irriga al hígado y origina la vena cava inferior que llega a la aurícula derecha del corazón fetal. Durante el periodo fetal ambos atrios están comunicadas por el **agujero o foramen oval** y buena parte de la sangre oxigenada pasa a la aurícula izquierda, la restante va por la arteria pulmonar al pulmón, cuya circulación está muy restringida por su falta de funcionalidad; además, parte de esa sangre pasa a la arteria aorta por el **conducto arterioso** que comunica ambos vasos. La sangre entonces comienza a circular por todo el organismo en las arterias formadas como ramificación de la aorta; hasta llegar a las **arterias umbilicales** que ingresan en el cordón y se dirigen a la placenta transportando la sangre carboxigenada. Inmediatamente después del parto se produce la contracción de los vasos umbilicales. Cuando el recién nacido comienza a respirar y llorar, sus pulmones se expanden y el sistema vascular pulmonar se dilata, los cambios de presión que esto genera determina un cierre funcional del agujero oval y del conducto arterioso, que días después se cerraran anatómicamente por proliferación de los tejidos del corazón y las arterias. Las diferencias entre la circulación fetal y la embrionaria se presentan en la **figura 31**.

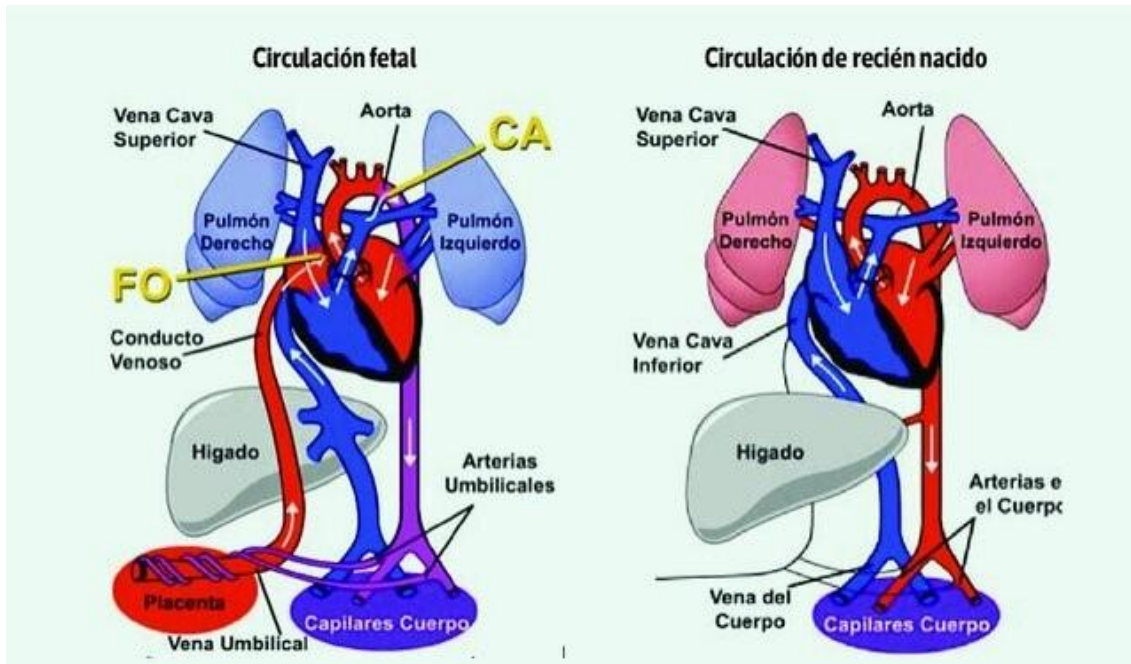


Figura 31. Esquema comparativo de la circulación sanguínea fetal y posnatal en el ser humano. FO: foramen oval. CA: conducto arterioso. Tomado de Moreno y Linares, 2023.

Parto

El parto, la expulsión del feto del útero, ocurre alrededor de las 38 semanas posfecundación. Comienza con una **fase de dilatación** caracterizada por que aparecen contracciones uterinas regulares e intensas y se dilata el cuello uterino, que hasta ese momento estuvo cerrado. Para que estos procesos ocurran es importante la acción de la **prostaglandina F2 α** (PG F2 α) producida principalmente por la decidua. La fase de dilatación dura alrededor de 12 horas, aunque puede ser muy variable. Luego continúa la **fase de expulsión** que en general se extiende durante los 30 a 60 minutos que transcurren desde la dilatación uterina completa hasta el nacimiento. Durante la expulsión el recién nacido se separa del cordón umbilical y por lo tanto la placenta queda en el interior de la madre. Durante los 15-a 30 minutos que siguen al nacimiento, el útero se contrae lo que es fundamental para evitar hemorragias en el órgano, esto termina separando a la placenta que es eliminada en esta **fase de alumbramiento**. Las contracciones uterinas son inducidas durante la fase de dilatación y expulsión principalmente por la PG F2 α . La acción de la otra hormona que estimula las contracciones uterinas, la **oxitocina** liberada en la neurohipófisis es menos importante en este momento, pero es fundamental para el alumbramiento.

Los mecanismos endocrinos que desencadenan el parto son complejos, pero se conoce que es fundamental que en la placenta disminuya la producción de progesterona y se incremente la síntesis,

en colaboración con la glándula adrenal fetal, de estrógenos. Estas hormonas generan los cambios a nivel de la musculatura uterina que permiten que se estimule su contracción.

Mellizos y gemelos

En la mayoría de los partos humanos nace un único individuo, sin embargo, existen casos en que pueden nacer dos o más. Cuando nacen dos individuos estos pueden ser **dicigóticos (mellizos)** o **monocigóticos (gemelos)**.

En el caso de los mellizos dicigóticos, dos cigotas formadas cada una por la unión de un ovocito y un espermatozoide diferentes, desarrollan juntos en el útero materno. Ocasionalmente puede haber fusiones en su placenta.

Los gemelos monocigóticos se forman por la partición del desarrollo de una cigota. Si esta división ocurre muy temprano en el desarrollo; los gemelos compartirán amnios y placenta; si es un poco posterior solo compartirán amnios y en casos, poco frecuentes, en que es más avanzada no compartirán ningún anexo. Ocasionalmente, los gemelos pueden tener componentes corporales compartidos en ese caso se denominan **siameses**.

Referencias

- Abas, R., Masrudin, S. S., Harun, A. M., & Omar, N. S. (2022). Gastrulation and Body Axes Formation: A Molecular Concept and Its Clinical Correlates. *The Malaysian journal of medical sciences: MJMS*, 29(6), 6.
- Albertini D. F. (2022). Fertilization revisited: more than one way to launch human development. *Journal of assisted reproduction and genetics*, 39(1), 1–2. <https://doi.org/10.1007/s10815-022-02419-x>
- Basuino, L., y Silveira, C. F., Jr (2016). Human follicular fluid and effects on reproduction. *JBRA assisted reproduction*, 20(1), 38–40. <https://doi.org/10.5935/1518-0557.20160009>
- Bhakta, H. H., Refai, F. H., y Avella, M. A. (2019). The molecular mechanisms mediating mammalian fertilization. *Development* (Cambridge, England), 146(15), dev176966. <https://doi.org/10.1242/dev.176966>.
- Barbeito, C. G., y Andrés Laube, P. F. (2005). Los factores de crecimiento. *Analecta veterinaria*, 25.
- Barbeito, C. G. y Diessler, M. E. (2017). *Acordonados: Notas sobre cordones, ombligos y placentas*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.

- Boss, A. L., Chamley, L. W., y James, J. L. (2018). Placental formation in early pregnancy: how is the centre of the placenta made? *Human reproduction update*, 24(6), 750–760. <https://doi.org/10.1093/humupd/dmy030>.
- Chuva de Sousa Lopes, S. M., Roelen, B. A. J., Lawson, K. A., y Zwijsen, A. (2022). The development of the amnion in mice and other amniotes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 377(1865), 20210258. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0258>.
- Corliss, C. E. (1979) *Embriología humana de Patten: fundamentación del desarrollo clínico*. Editorial El Ateneo.
- Eynard, A. R., Valentich, M. A. y Rovasio, R. A. (2016). *Histología y embriología humanas. Bases celulares y moleculares con orientación clínico-patológica*. Quinta edición. Editorial Panamericana..
- Farkas, K., y Ferretti, E. (2023). Derivation of Human Extraembryonic Mesoderm-like Cells from Primitive Endoderm. *International journal of molecular sciences*, 24: 11366. <https://doi.org/10.3390/ijms241411366>.
- Flint, M., McAlister, D., Agarwal, A., y Du Plessis, S. (2015). Male accessory sex glands: structure and function. *Mammalian Endocrinology and Male Reproductive Biology*. CRC Press, 2, 245-257.
- Gómez Dumn, C. L. (1975). *Atlas de Embriología Humana*. Editorial Celsius.
- Hamilton, W. J., Boyd, J. D., & Mossman, H. W. (1975). *Embriología humana*. Editorial Intermédica.
- Ilicic, M., Zakar, T., y Paul, J. W. (2020). The Regulation of Uterine Function During Parturition: an Update and Recent Advances. *Reproductive sciences* (Thousand Oaks, Calif.), 27(1), 3–28.
- Lagman, J., y Sadler, T. W. (2005). *Embriología Médica con orientación clínica*. Editorial médica Panamericana.
- López-Sánchez, C., García-López, V., Mijares, J., Domínguez, J. A., Sánchez-Margallo, F. M., Álvarez-Miguel, I. S. y García-López, V. (2013). Gastrulación: Proceso clave en la formación de un nuevo organismo. *Asibur. Revista de la Asociación para el Estudio de la Biología Reproductiva*, 18(1), 29-41.
- Moreno, M. y Linares, M (2023). El pulmón antes de nacer. *Neumología Pediátrica*, 18 (2), 32 – 36.
- Patten, B. *Embriología Humana*. El Ateneo- 1973.
- Pladevall-Morera, D., y Zylicz, J. J. (2022). Chromatin as a sensor of metabolic changes during early development. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 10, 1014498.
- Paul, S. E., Andrés Laube, P. F. y Raffin, D (2022). Sistema reproductor del macho. En Barbeito, C. G., & Diessler, M. E. *Introducción a la Histología Veterinaria*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata Libros de Cátedra.
- Rossant, J. y Tam, P. P. (2022). Early human embryonic development: Blastocyst formation to gastrulation. *Developmental cell*, 57(2), 152-165.
- Rossant, J. (2024). Why study human embryo development?. *Developmental Biology*. 509:43-50.
- Rostovskaya, M., Andrews, S., Reik, W., & Rugg-Gunn, P. J. (2022). Amniogenesis occurs in two independent waves in primates. *Cell stem cell*, 29(5), 744–759.e6. <https://doi.org/10.1016/j.stem.2022.03.014>.

- Sferruzzi-Perri A. N. (2018). Regulating needs: Exploring the role of insulin-like growth factor-2 signalling in materno-fetal resource allocation. *Placenta*, 64 Suppl 1, S16–S22. <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2018.01.005>
- Sullivan R. y Mieuisset R. (2016). The human epididymis: its function in sperm maturation, *Human Reproduction Update*, 22, 574–587, <https://doi.org/10.1093/humupd/dmw015>
- Sullivan, R., Légaré, C., Lamontagne-Proulx, J., Breton, S., y Soulet, D. (2019). Revisiting structure/functions of the human epididymis. *Andrology*, 7(5), 748-757.
- Tyser, R. C. y Srinivas, S. (2022). Recent advances in understanding cell types during human gastrulation. *Seminars in cell & developmental biology* . 131, pp. 35-43).
- Venceslau, E. M., Guida, J. P. S., Nobrega, G. M., Samogim, A. P., Parise, P. L., Japecanga, R. R., de Toledo-Teixeira, D. A., Forato, J., Antolini-Tavares, A., Souza, A., Altemani, A., Consonni, S. R., Passini, R., Jr, Amaral, E., Proenca-Modena, J. L., Costa, M. L., y Zika-Unicamp Network (2020). Adequate Placental Sampling for the Diagnosis and Characterization of Placental Infection by Zika Virus. *Frontiers in microbiology*, 11, 112. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00112>
- Verze, P., Cai, T., y Lorenzetti, S. (2016). The role of the prostate in male fertility, health and disease. *Nature reviews. Urology*, 13:379–386. <https://doi.org/10.1038/nrurol.2016.89>.
- Zuccolilli, G. O. (2020). *Embriología sistemática*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. Libros de Cátedra.

CAPÍTULO 7

Las formas de evaluar el crecimiento humano

Bárbara Navazo, María E. Luna y María F. Cesani

Abordajes del estudio de crecimiento

La valoración del crecimiento se basa en el análisis de los cambios que se producen a lo largo del tiempo en el tamaño, la forma y la composición corporal. Si bien el crecimiento humano puede ser estudiado tanto desde la medicina como desde la antropología biológica, una de las principales diferencias que existe entre dichos campos disciplinares radica en el enfoque con el que se aborda este proceso. Mientras que los médicos comúnmente hacen un seguimiento individual y longitudinal de las personas —es decir observan los cambios a lo largo del tiempo— los antropólogos se interesan en el crecimiento a nivel poblacional y en general efectúan estudios de corte transversal —basados en observar a los individuos una sola vez midiendo, por ejemplo, la estatura total de niños de diferentes edades al mismo tiempo—. Esto permite estimar diferencias inter e intrapoblacionales, como cuando se quiere conocer si existen diferencias en la talla entre poblaciones o a qué edad se expresa el dimorfismo sexual en una misma población.

Otra cuestión que suele distinguir a los estudios antropológicos de los médicos es su enfoque integral, ya que no solo interesan los datos que reflejan el crecimiento físico, sino también aquellos que lo condicionan, tales como los factores ambientales, económicos, sociales, culturales y nutricionales. Éstos últimos cobran especial relevancia debido a que la nutrición es considerada un factor clave en la evolución de *Homo sapiens* y en la variabilidad fenotípica, inter e intrapoblacional. Es por eso que la evaluación del estado nutricional constituye una valiosa aproximación del crecimiento físico individual y poblacional.

El **estado nutricional** se define como la condición que resulta del equilibrio entre la ingesta de nutrientes y el gasto de energía producido por el organismo. Cuando ocurre un desbalance entre la ganancia y la pérdida calórica se habla de **malnutrición**, término que incluye tanto a la malnutrición por déficit (desnutrición) como por exceso (sobrepeso y obesidad). Ambos tipos de malnutrición tienen consecuencias negativas sobre la salud, el crecimiento y el desarrollo. Esto se debe a que el acceso a una alimentación variada y equilibrada es fundamental para la incorporación de nutrientes esenciales para crecer adecuadamente. Por el contrario, ante situaciones de estrés nutricional y

dependiendo de la intensidad, la duración y el período ontogénico en el que sucedan, la velocidad de crecimiento puede verse alterada, afectando diferencialmente el crecimiento de tejidos y órganos.

Habitualmente la evaluación del crecimiento y el estado nutricional se efectúa mediante la aplicación de la **antropometría**, que es una técnica sistematizada para medir y realizar observaciones en el cuerpo humano utilizando una metodología adecuada, rigurosa y científica. Su bajo costo, simplicidad, validez y aceptación social justifican su empleo en los estudios de crecimiento y vigilancia nutricional. Esta técnica requiere de un riguroso entrenamiento, ya que una de sus premisas básicas es la calidad del dato obtenido que se optimiza cuando se minimiza el error de la medición. Esto se logra utilizando instrumental preciso y homologado -que debe ser calibrado periódica y sistemáticamente- y ejecutando una técnica de medición estandarizada, ya que la existencia errores de medición, aunque sean pequeños, pueden conducir a interpretaciones equivocadas.

En la Tabla 1 se presentan algunas de las virtudes y limitaciones de la antropometría.

Tabla 1. Características de la antropometría

<i>Virtudes</i>	<i>Limitaciones</i>
Económica	El tiempo insumido en el relevamiento suele ser largo
No invasiva	Errores que surgen cuando la persona que realizar las mediciones antropométricas no está entrenada
El instrumental puede trasladarse al lugar donde se realiza el relevamiento	Descalibración del instrumental
Replicable	Empleo incorrecto del instrumental

Definición y clasificación de variables

En los trabajos de campo con perspectiva antropológica el crecimiento humano se evalúa mediante antropometría, en base a la medición de distintas **variables**. Algunas de éstas se consideran

específicas en tanto reflejan el crecimiento de un tejido o componente corporal específico. Por ejemplo, la talla o estatura total es una variable específica ya que da cuenta del crecimiento lineal y acumulativo de los huesos largos. Otras variables, en cambio, son **inespecíficas** puesto que su valor evidencia el crecimiento de más de un tejido o componente —como el peso corporal, cuyo valor incluye el peso del agua y de los tejidos óseo, muscular y adiposo—.

Si bien las variables clásicas que se emplean en los estudios de crecimiento y estado nutricional son el peso corporal y la talla, otras dimensiones corporales aportan información de gran valor. En tal sentido, mediante el empleo de la antropometría puede relevarse otras variables como perímetros, diámetros y pliegues de adiposidad subcutánea. A continuación, se describen algunas de las variables empleadas para la valoración del crecimiento y estado nutricional, la técnica para su medición y el instrumental necesario:

Peso corporal

En el caso de los lactantes y niños/as pequeños que aún no se mantienen de pie se utiliza una balanza pediátrica (precisión de 50 gr). El niño/a debe colocarse sobre la balanza de manera tal que su peso se distribuya homogéneamente sobre la misma (Figura 1). El registro de esta variable se efectúa cuando el niño/a está quieto y la balanza está estable. En lo posible esta variable debe registrarse con el niño sin ropa.



Figura 1. Balanza pediátrica digital. Tomado de Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Balanza_pedi%C3%A1trica.jpg

Para niños/as mayores y adultos que pueden estar parados se usa una balanza de pie, que puede ser mecánica o digital (precisión de 100 gr) (Figura 2). El individuo se ubica en el centro de la base de la balanza con su peso distribuido uniformemente, con ropa liviana y descalzo. Luego, al valor obtenido se le resta un valor promedio de la ropa que vestía (Figura 3).



Figura 2. Balanza digital. Tomado de Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Balanza_para_pesar_de_pie.jpg



Figura 3. Relevamiento del peso corporal en balanza mecánica, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Talla, estatura total o longitud corporal

Dependiendo de la edad del individuo, la posición en la que se toma la medición y el instrumental utilizado difieren, por lo que existen dos formas para medir la talla —también conocida como estatura total o longitud corporal—.

Hasta los dos años de edad se la denomina longitud corporal en decúbito supino o recumbente. Se mide con un pediómetro o infantómetro, que cuenta con una base graduada y cabezales perpendiculares a la base, uno fijo donde se apoya la cabeza del niño/a y otro móvil que hará tope con los pies. El niño/a debe estar acostado boca arriba, con las piernas juntas y extendidas, sobre una superficie plana graduada, la cabeza orientada en el plano de Frankfurt —plano horizontal que se traza entre los puntos craneométricos porion (que pasa por los meatos auditivos externos) y orbital (ubicado en los bordes inferiores de las órbitas), tocando el cabezal fijo del pediómetro. Los pies deben estar en ángulo recto a la parte móvil, la cual se desplaza hasta que haga tope con los talones, momento en el que se realiza la lectura de la medición sobre la barra graduada (precisión de 1mm).

A partir de los dos años de edad esta variable se la denomina estatura total o talla y se la define como la distancia entre la parte más elevada de la cabeza (vértex) y el suelo. La medición se realiza con el individuo de pie, utilizando un antropómetro vertical. Este instrumental consta de una escala métrica en centímetros compuesta por secciones rectas, con una longitud de 200 cm, una base plana y una pieza móvil que se desplaza y marca con una precisión de 1 mm. El individuo deberá estar descalzo, con los talones y las rodillas juntos, los brazos a los costados del cuerpo, los hombros relajados, la espalda recta y la cabeza orientada en el plano de Frankfurt (Figura 4).



Figura 4. Relevamiento de la estatura total o talla, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Estatura sentado

Esta medida refleja el crecimiento del tronco y por lo tanto comprende la distancia entre el vértex y el plano donde se apoyan los isquiones. Para su relevamiento el individuo debe estar sentado en

un banco firme, que se coloca sobre la base del antropómetro y cuya altura se conoce. La cabeza debe estar orientada en el plano de Frankfurt, los brazos al costado del cuerpo y el tronco recto. Se mide con un antropómetro de 1 mm de precisión. Para obtener el valor de esta variable, a la lectura obtenida en el antropómetro debe restarse el valor correspondiente a la altura del banco (Figura 5).



Figura 5. Relevamiento de la estatura sentado, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Perímetros

Los perímetros son medidas lineales con origen y destino en un mismo punto. El instrumental que se utiliza para medirlos es una cinta métrica inextensible y plana, con una escala en milímetros (precisión de 1 mm) y el cero desplazado unos centímetros respecto del extremo de la misma para facilitar la lectura (Figura 6). La cinta se pasa alrededor de la zona corporal que se desea medir, manteniendo una presión constante que no debe comprimir los tejidos blandos. Los perímetros más frecuentemente evaluados en los estudios de crecimiento son el cefálico y el braquial, aunque también pueden revelarse en la zona abdominal, torácica, muslo y pantorrilla, entre otros.

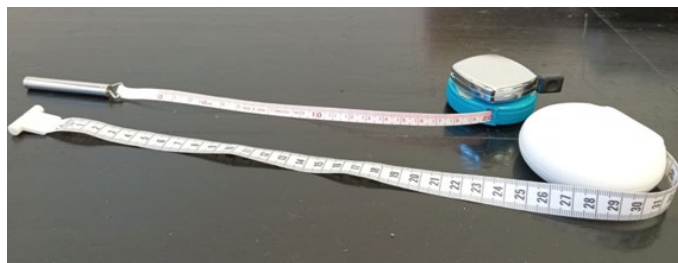


Figura 6. Cintas métricas. Tomado de Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cintas_m%C3%A9tricas.jpg

Perímetro cefálico

El perímetro cefálico es una medida que permite evaluar de manera indirecta el crecimiento del cerebro. La medición es en cm y se realiza pasando por sobre el arco superciliar y la protuberancia occipital, de manera simétrica. En el caso de que la persona esté usando algún objeto como vincha, hebilla u otros, se debe retirar a fin de que no dificulte o distorsione la medición (Figura 7).



Figura 7. Relevamiento del perímetro cefálico, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Perímetro braquial

Esta medida corresponde a la circunferencia del brazo y se efectúa en el punto intermedio entre el acromion y el olécranon. Al igual que el perímetro cefálico se mide en cm (1mm de precisión) (Figura8).



Figura 8. Relevamiento del perímetro braquial, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Pliegues subcutáneos

Entre 40% y 60% del total del tejido adiposo corporal se encuentra en la región hipodérmica del cuerpo. El grosor de los pliegues subcutáneos puede emplearse como predictor del componente graso y para medirlo se utiliza un plicómetro o calibre de presión constante que tiene una precisión de 1 mm (Figura 9). Se trata de instrumento que se usa para abarcar entre sus ramas el espesor del pliegue que se desea medir, es decir, la doble capa de piel y de tejido adyacente subcutáneo, excluyendo al músculo. Los pliegues subcutáneos que se describen a continuación son los que se emplean con mayor frecuencia para evaluar el crecimiento del tejido adiposo.



Figura 9. Plicómetro (calibre de presión constante). Tomado de Wikimedia Commons. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plic%C3%B3metro.jpg>

Pliegue subescapular

Esta variable se registra en el ángulo inferior de la escápula en su parte interna, en dirección oblicua hacia abajo y afuera. El antropometrista debe tomar el pliegue entre su dedo pulgar e índice izquierdos en el punto señalado como se muestra en la figura 10.

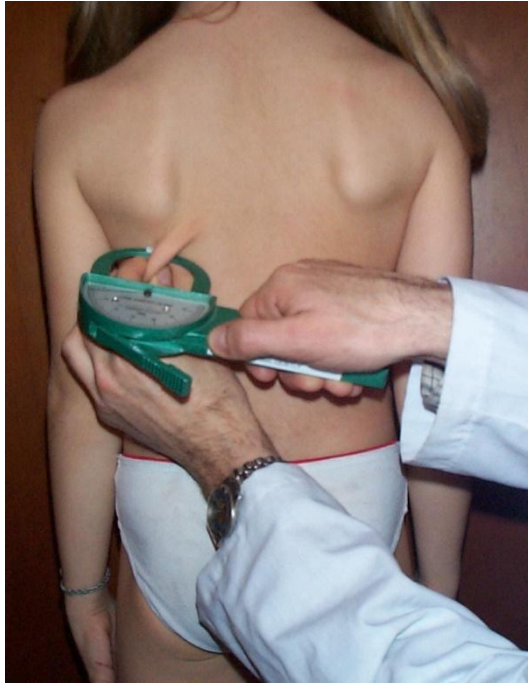


Figura 10. Relevamiento del pliegue subescapular, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM)

Pliegue tricpital

Esta variable se registra en la parte media y posterior del brazo, entre el acromion y la línea radial. Como se observa en la figura 11, el pliegue es vertical y para poder medirlo se sujeta con el dedo pulgar e índice.



Figura 11. Relevamiento del pliegue tricpital, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Índices e indicadores

Una vez que se dispone de los valores de distintas variables, estos pueden combinarse para calcular **índices**. Los índices permiten cuantificar la relación que hay entre dos variables, como puede ser, por ejemplo, el peso corporal y la edad cronológica (índice **peso para la edad**) que refleja el peso de una persona en relación a su edad cronológica. Este índice evidencia el crecimiento global del individuo, por lo que resulta inespecífico, ya que su uso aislado no permite diferenciar tipos de malnutrición. En cuanto al índice **talla para la edad** muestra el crecimiento lineal alcanzado en relación con la edad cronológica; mientras que el **peso para la talla** da cuenta del peso relativo para una talla determinada. Por su parte el **índice de masa corporal (IMC)** es el peso relativo al cuadrado de la talla ($\text{peso}/\text{talla}^2$) y debe ser relacionado con la edad.

Cabe señalar, no obstante, que no en todos los casos la relación entre dos variables da lugar a un índice. Como ejemplo puede mencionarse el área total del brazo que surge de la combinación del perímetro braquial y el pliegue tricípital. A partir del cálculo del área total del brazo y de otras variables relacionadas que desarrollaremos en el capítulo **Composición Corporal**, se puede evaluar el acúmulo adiposo y muscular mesobraquial.

En base a índices pueden construirse **indicadores de estado nutricional** que corresponden a cualquier dato mensurable que sirva para evaluar un aspecto específico del estado nutricional. Entre los indicadores comúnmente empleados en estudios de crecimiento está el **bajo peso para la edad**, que da cuenta de un déficit global de crecimiento; la **baja talla para la edad**, que se relaciona con alteraciones acumulativas de largo plazo en el estado nutricional, ocasionadas por una desnutrición crónica; el **bajo peso para la talla** que es un indicador de emaciación o desnutrición aguda; y el IMC que permite determinar tanto casos de déficit (**bajo IMC para la edad**) como de malnutrición por exceso (**sobrepeso y obesidad**).

A continuación, se listan algunas de las variables antropométricas, índices e indicadores empleados para evaluar el crecimiento y el estado nutricional. Además, se detalla la especificidad/inespecificidad de cada variable, el instrumental empleado para cada caso y la unidad de medición (Tabla 2).

Tabla 2. Clasificación de variables, índices e indicadores antropométricos (Elaboración propia)

<i>Variable</i>	<i>Unidad de medición</i>	<i>Específica / Inespecífica</i>	<i>Obtención del dato/ Instrumental de medición</i>	<i>Índice</i>	<i>Indicador</i>
EDAD	años, meses, días	Específica	documento de identidad, registros institucionales		
PESO	gramos,	Inespecífica	balanza pediátrica o	peso/edad,	bajo peso/edad

CORPORAL	kilogramos		mecánica	peso/talla	(BP/E=Desnutrición global=underweight) bajo peso/talla (BP/T=Desnutrición aguda=wasting)
TALLA, ESTATURA TOTAL, LONGITUD CORPORAL	centímetros	Específica	pediómetro o antropómetro	talla/edad longitud corporal/edad	baja talla/edad (BT/E=Desnutrición crónica=stunting)
ESTATURA SENTADO	centímetros	Específica	antropómetro y banco antropométrico	índice córmico= [(talla/estatura sentado) * 100]	acortamiento de miembros inferiores (AMI)
PERÍMETRO BRAQUIAL	centímetros	Inespecífica	cinta métrica inextensible	perímetro braquial/edad	estima la relación entre tejido graso y muscular en el brazo
PERÍMETRO CEFÁLICO	centímetros	Específica	cinta métrica inextensible	perímetro cefálico/edad	detecta potenciales alteraciones del crecimiento del cerebro
PLIEGUE SUBESCAPULAR	milímetros	Específica	plicómetro (calibre de presión constante)	pliegue subescapular /edad	déficit o exceso de adiposidad
PLIEGUE TRICIPITAL	milímetros	Específica	plicómetro (calibre de presión constante)	pliegue tricpital /edad Índice subescapular/ tricpital (IST)	

Estándares y referencias

Como fuera mencionado anteriormente, para poder realizar la evaluación del crecimiento y la determinación del estado nutricional los valores de las variables obtenidas mediante antropometría deben compararse con estándares o patrones de referencia. Los estándares y referencias son contruidos por organismos nacionales o internaciones, como lo son la Organización Mundial de la Salud (OMS) o el Centro para el Control y Prevención de Enfermedades (CDC) de Estados Unidos, en base a la medición de un número representativo de sujetos pertenecientes a cada grupo de edad y sexo, seleccionados de poblaciones que viven en ambientes saludables de acuerdo a las prescripciones de lo que se considera saludable.

La obtención de la muestra sobre la que se elaboran los estándares o referencias puede efectuarse mediante estudios transversales, longitudinales o semilongitudinales. Los **estándares** se construyen a partir de una muestra rigurosamente seleccionada de la población. En este caso, la metodología empleada para su elaboración debería ser longitudinal o semilongitudinal. Como ejemplo pueden mencionarse los estándares de la OMS, publicados en el 2006, que se basan en datos de niños y niñas menores de cinco años que crecieron en óptimas condiciones de salud y atención, en un medio socioeconómico y ambiental altamente favorables de Brasil, Estados Unidos, Ghana, India, Noruega y Omán. Dichos estándares tienen un carácter prescriptivo, es decir, muestran la manera en que los niños y las niñas de cualquier población deben crecer. Los estándares de la OMS están disponibles en la web de dicho organismo. Desde allí pueden descargarse las tablas y gráficos correspondientes a las distintas variables y los documentos que describen los criterios de selección de la muestra y los métodos utilizados para la elaboración del estándar (<https://www.who.int/tools/child-growth-standards/standards>).

Por su parte, las **referencias** se confeccionan a partir de estudios transversales que incluyen amplios sectores de la población sana de un país, es decir que son muestras representativas de un espectro extenso y abarcativo de la población en general. En tal sentido, tienen un carácter descriptivo, ya que dan cuenta de la forma en que crece la mayoría de los niños y las niñas sanos de un país, entendiendo por sanos, la ausencia de enfermedades específicas y de condiciones manifiestamente adversas al crecimiento. Un ejemplo de referencia es la elaborada a partir de los datos obtenidos en las diferentes ediciones de la Encuesta Nacional de Salud y Nutrición (NHANES I, II y III) llevadas a cabo por la CDC para la población de Estados Unidos.

Comparación de los datos con los estándares o referencias

Los datos antropométricos son variables continuas que se agrupan alrededor de una media, pudiendo seguir una distribución simétrica o normal —como sucede con la talla o el perímetro cefálico—

, o una distribución asimétrica —como en el caso del peso corporal, el perímetro braquial o los pliegues subcutáneos—. Por tal motivo, no se puede hablar de valores “normales”, sino de “límites de variación normal”. Para señalar esos límites se pueden utilizar dos métodos, el de corte percentilar o el cálculo de puntaje Z.

Si bien los **percentiles** serán descritos en detalle en el Capítulo 9, cabe mencionar que son puntos estimativos de una distribución de frecuencias (de individuos ordenados de menor a mayor) que ubican a un porcentaje dado de individuos por debajo o por encima de ellos. Así el valor que divide a la población en un 97% por debajo y un 3% por encima es el percentil 97. Para evaluar el crecimiento de un individuo mediante este método se debe observar su posición en la distribución percentilar del estándar o referencia que se está empleando y establecer si se encuentra entre los “límites de variación normal” (ver Tabla 3)

Por su parte, el **puntaje Z** se define como la distancia existente entre un punto determinado respecto del centro de la distribución en unidades estandarizadas de desvío estándar. En antropometría, dicho puntaje corresponde a la distancia a la que se encuentra el valor de la medición del sujeto evaluado respecto a la mediana o percentil 50 (P50) de la población de referencia, para su edad y sexo. Es por ello que, dependiendo del valor de la variable analizada (que puede ser mayor o menor al de la mediana de la referencia), el puntaje Z podría ser positivo o negativo.

La fórmula para el cálculo del puntaje Z depende del tipo de distribución de la variable en estudio. Cuando muestra una distribución simétrica o normal se emplea la siguiente fórmula:

$$Puntaje = \frac{(valor\ observado) - (valor\ de\ la\ mediana\ para\ la\ edad\ y\ sexo)}{desvío\ estándar\ de\ la\ población\ de\ referencia}$$

En cambio, cuando la variable muestra una distribución asimétrica la fórmula incluye otros parámetros, como el grado de asimetría (L) y la distribución de los datos (S):

$$Puntaje\ Z = \frac{(valor\ observado)/(valor\ de\ la\ mediana\ para\ la\ edad\ y\ sexo)^{L-1}}{L * S}$$

Aclaración: el grado de asimetría (L) del numerador es el exponente del valor de la mediana para la edad y sexo.

Como fue mencionado anteriormente, independientemente del método a emplear (percentilos o puntajes Z) el investigador debe establecer los valores que definen los “límites de variación normal” o

puntos de corte. Si bien dichos valores pueden variar de acuerdo a la referencia o estándar empleados, se corresponden con el área que resume el comportamiento normal de una variable en aproximadamente el 95-97% de la población. En la Tabla 3 se presentan los puntos de corte percentilar y de puntaje Z propuestos por la OMS para evaluar el crecimiento y el estado nutricional.

Tabla 3. Índices, puntos de corte e indicadores para determinar crecimiento y estado nutricional (Elaboración propia en base a los lineamientos propuestos por la Organización Mundial de la Salud para niños, niñas y adolescentes de 5 a 19 años)

<i>Índice</i>	<i>Punto de corte</i>		<i>Indicador</i>
	<i>Percentilar</i>	<i>Puntaje Z</i>	
Peso/edad	< percentil 3	< -2Z	Bajo peso para la edad
Talla/edad	< percentil 3	< -2Z	Baja talla para la edad
IMC/edad	< percentil 3	< -2Z	Bajo IMC
	>percentil 85; ≥ percentil 97	> +1Z; ≥ +2Z	Sobrepeso
	> percentil 97	> +2Z	Obesidad

Aclaración: Para este segmento de población la OMS ha publicado valores de peso para la edad sólo hasta los 10 años.

En la actualidad existen softwares que permiten calcular el valor de puntaje Z y percentilos. Por ejemplo, los programas WHO Anthro (para niños y niñas menores de 5 años) y el WHO Anthroplus (para niños, niñas y adolescentes de 5 a 19 años) desarrollados por la OMS, emplean los datos propuestos por dicho organismo para efectuar los cálculos y son de descarga libre en los siguientes links:

<https://www.who.int/tools/child-growth-standards/software>

<https://www.who.int/tools/growth-reference-data-for-5to19-years/application-tools>

A partir de los datos de peso corporal, talla, sexo, fecha de nacimiento y fecha en la que se realizó la medición de la persona, ambos softwares permiten calcular los valores de peso/edad, talla/edad e IMC/edad.

A continuación, se muestra un ejemplo del procesamiento de datos antropométricos usando el software WHO Anthroplus para una niña de 6 años de edad, nacida el 30 de agosto de 2017 y medida el 12 de octubre de 2023. El peso registrado fue 16,28 kg y la talla 111,0 cm (Tabla 4). Como puede

observarse en las últimas tres columnas de esta tabla, el programa calcula el puntaje Z para los índices peso/edad, talla/edad e IMC/edad.

Tabla 4. Ejemplo analizado utilizando el software Anthroplus v.1.0.4 (Elaboración propia)

Fecha de nacimiento	Fecha de medición	Edad en meses	Sexo	Peso corporal (kg)	Talla (cm)	Puntaje Z de peso/edad	Puntaje Z de talla/edad	Puntaje Z de IMC/edad
30/06/2017	12/10/2023	75,40	femenino	16,28	111,0	-1,72	-1,10	-1,54

Además, el programa permite visualizar la posición del individuo en la población de referencia según su puntaje Z y percentilo (Figuras 12 y 13). Teniendo en cuenta los puntos de corte descritos en la Tabla 3, la talla de la niña evaluada se encuentra entre los “límites de normalidad” esperables para su edad.

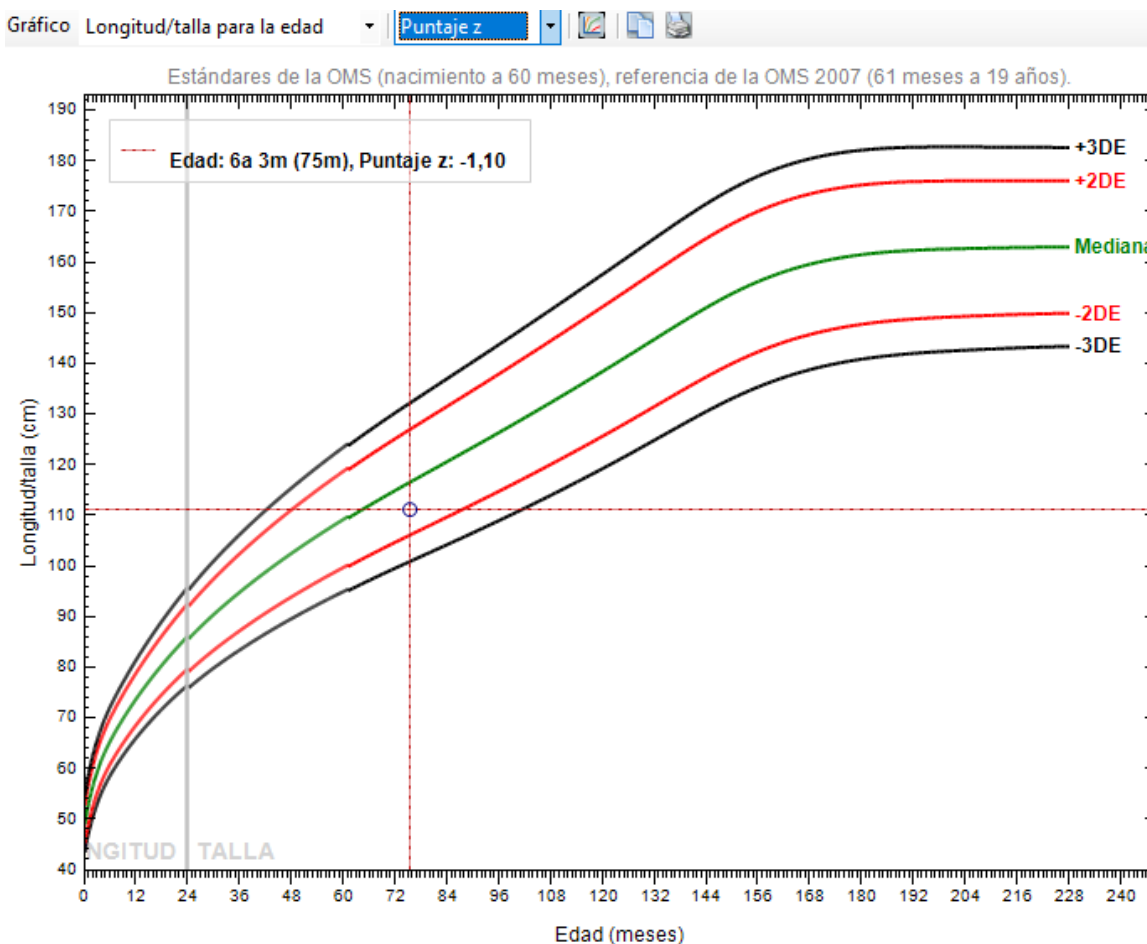


Figura 12. Visualización de la ubicación del índice talla para la edad del caso analizado dentro de la distribución de puntaje Z, Autora: Dra. Bárbara Navazo (LINOA-FCNyM), elaborada empleando el software Anthroplus v.1.0.4.

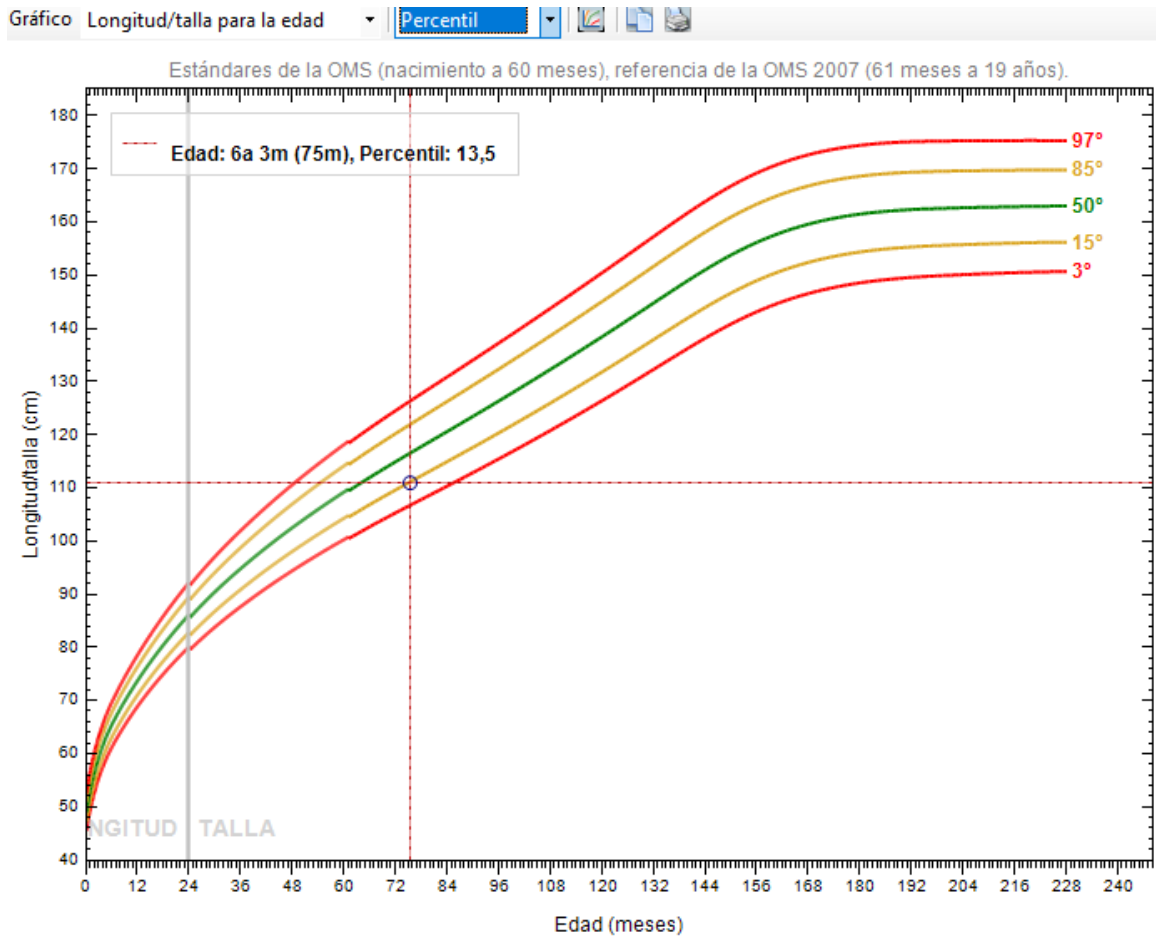


Figura 13. Visualización de la ubicación del índice talla para la edad del caso analizado dentro de la distribución percentilar, Autora: Dra. Bárbara Navazo (LINOA-FCNyM), elaborada empleando el software Anthroplus v.1.0.4.

Referencias

- Abeyá Gilardon, E. O., Calvo, E. B., Durán P. Longo, E. N, y Mazza C. (2009). Evaluación Ministerio de Salud de la Nación, 2009. 144 p.
- De Onis, M., Onyango A. W., Borghi, E., Siyam, A., Nashida, C. H., y Siekmann, J. (2007). Elaboración de un patrón OMS de crecimiento de escolares y adolescentes. *Bull. World Health Organ*; 85:660-667.
- Frisancho, A. R. (2008). Anthropometric standards. An interactive nutritional reference of body size and body composition for children and adults. University of Michigan Press.
- Gonzalez Montero de Espinosa, M., y Marrodan, M. D. (2018). La Antropometría: una herramienta básica en la evaluación nutricional. In J. R. Martínez Alvarez y M. González Montero de Espinosa

(Eds.), *Antropometría: un recurso esencial en la evaluación del estado nutricional* (pp. 9–58). Fundación Alimentación Saludable.

Meier R., y Stratton, R. (2008). Basic concepts in nutrition: Epidemiology of malnutrition. *E SpenEur E J Clin Nutr Metab*; 3:e167–e170. doi:10.1016/j. eclnm.2008.04.002

Comité Nacional de Crecimiento y Desarrollo. (2013). *Guías para la evaluación del crecimiento físico*. Sociedad Argentina de Pediatría.

World Health Organization (WHO). (2024). *The WHO Child Growth Standards*. <https://www.who.int/tools/child-growth-standards/standards>

CAPÍTULO 8

Maduración

*Luis Guimarey, Marcos Plischuk, Selene Petrone
y Rocío García Mancuso*

Introducción

La maduración, tema del presente capítulo, forma parte, juntamente con el crecimiento, de la ontogénesis, proceso continuo que se extiende desde la fecundación hasta la muerte del individuo, no obstante, lo cual, centraremos nuestra atención en el periodo que va desde el nacimiento a la adultez joven.

Si bien el crecimiento y la maduración constituyen un único proceso biológico por el que se modela el fenotipo, es habitual abordarlos en forma separada a los fines de su estudio, dado que presentan características propias que los diferencian. En primer lugar, el crecimiento es un fenómeno primordialmente “anatómico”, que involucra el aumento del número y tamaño de las células (hiperplasia e hipertrofia, respectivamente), en cambio, la maduración es un proceso por el cual el individuo adquiere una “*mayor adaptación funcional*” mediante la diferenciación e integración de sus sistemas orgánicos, es decir, se trata primordialmente de cambios a nivel fisiológico orgánico (si bien presenta algunas implicancias de tipo celular/anatómico como por ejemplo el crecimiento gonadal, la mielinización de los axones, etc).

Otra importante diferencia a tener en cuenta es que, en tanto el crecimiento es fuente de variabilidad en relación al tamaño y forma corporal, la maduración tiene un comienzo y un fin igual para todos los individuos. Se inicia en un hipotético estadio cero de madurez al nacimiento y se completa en el cien por ciento al final del proceso, entendido éste como la capacidad funcional plena o capacidad reproductiva –es decir la adultez– que todos los individuos alcanzan en un tiempo variable dentro de ciertos límites.

Desde un punto de vista teórico, a mayor tamaño corporal corresponde un estadio madurativo más avanzado y viceversa, sin embargo, este concepto tiene algunas limitaciones relacionadas al hecho de que cada niño/a tiene –tal como lo definió el antropólogo Franz Boas (1858-1942), tomando el término del mundo de la música–, un *tempo* madurativo que le es propio y, hasta cierto punto,

hereditario. Este fenómeno permite agrupar a los individuos y, consecuentemente a las poblaciones, en maduradores rápidos, maduradores intermedios o promedio y maduradores lentos.

Esta situación está íntimamente relacionada a los factores que actúan sobre la maduración que se clasifican en (i) *intrínsecos* u orgánicos, correspondientes a la determinación genética por un lado y a los sistemas endócrino y nervioso por otro, y (ii) *extrínsecos* o del ambiente, los que influyen sobre la maduración de la misma manera que lo hacen sobre el crecimiento. Desde el punto de vista genético es importante señalar que los individuos tienden a reproducir las características madurativas familiares. En tanto en términos poblacionales el efecto del genoma se manifiesta en el hecho de que la población femenina (XX) presenta en promedio un ritmo madurativo más rápido que la masculina (XY) –v.g. las mujeres alcanzan la pubertad en promedio un año y medio a dos antes que los varones (Fig. 8.1).

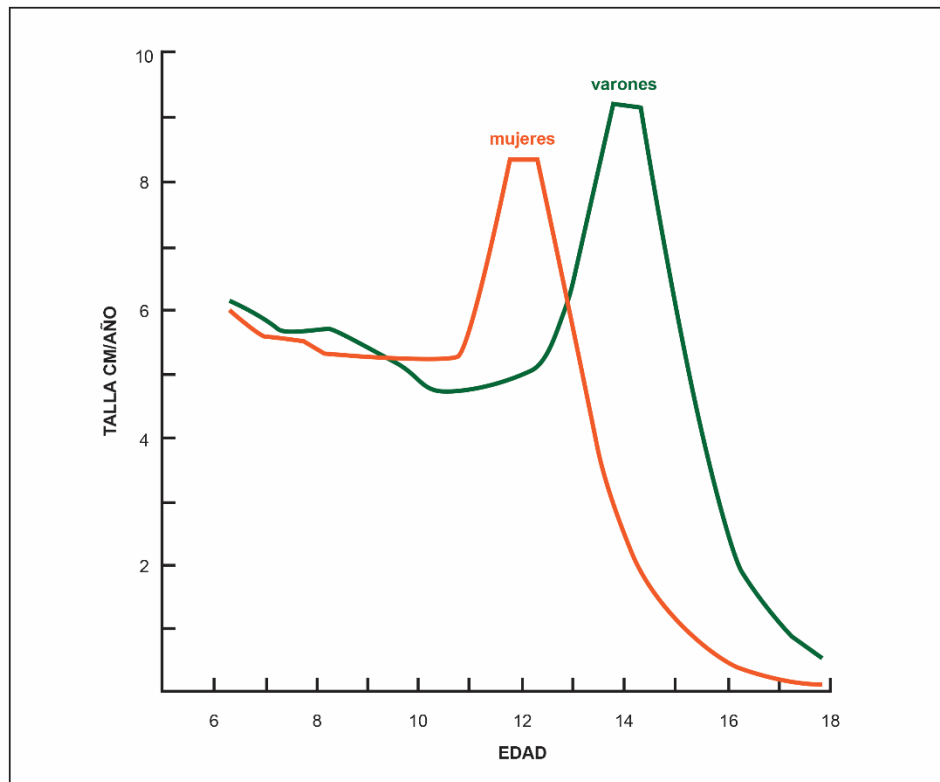


Figura 8.1. Diferencias dimórficas en el pico puberal.

Edad cronológica y edad biológica

Se debe tener en cuenta la diferencia entre ambos conceptos. La edad cronológica remite al paso del tiempo en la vida de un individuo, este tiempo puede ser medido de diferentes maneras en las

distintas culturas. Por ejemplo, el año calendario responde al ciclo de traslación de la tierra en torno al sol adoptado por el calendario gregoriano, es de uso mundial y equivale a 52 semanas. A lo largo de la historia los pueblos definieron el paso del tiempo y su forma de medirlo de acuerdo a sus propias percepciones y creencias, constituyéndose por lo tanto la edad cronológica, en un hecho ajeno al ser biológico.

El concepto de edad biológica en tanto, como su nombre lo indica, está íntimamente relacionado a los fenómenos biológicos que describe y que definimos como *maduración*. Es decir que la edad biológica no existe salvo como la idea que remite a diversos niveles madurativos orgánicos/funcionales, definibles a grandes rasgos como niñez, adultez y vejez. Una particularidad central a tener en cuenta en la comparación entre ambos términos es que, en tanto la edad cronológica es una variable continua, la edad biológica es por definición discreta, si bien se trata de un fenómeno biológico continuo en el tiempo. Esta particularidad es debida a los métodos y técnicas que se emplean para su medición.

Medición de la maduración

Para entender conceptualmente los alcances y limitaciones de los diferentes métodos empleados para medir el nivel madurativo alcanzado por un individuo, debemos volver al concepto de edad biológica en comparación al de edad cronológica o simplemente edad. En tanto esta última, como dijimos, es una función del tiempo transcurrido desde el nacimiento –*edad en días, semanas, meses o años*– cuyo valor es fundamentalmente social o legal, la edad biológica se corresponde con el estado funcional de los órganos comparados con patrones de referencia para una edad. Es por lo tanto un concepto netamente fisiológico. En tal sentido, dice Arnold Lucius Gesell (1880-1961) – psicólogo y pediatra estadounidense– *“No podemos medir la maduración con toda precisión porque no existe la edad absoluta de desarrollo, no es posible medirla en caloría, o gramos, o en ohms, pero podemos expresar grados y niveles de desarrollo en términos de seriación, de madurez”*. En otras palabras, la maduración solo puede ser evaluada cualitativamente por la aparición de funciones nuevas como sentarse, caminar o hablar, o eventos tales como la erupción de un diente, la osificación del esqueleto o la presentación de la menarquía (primera menstruación), sin que ello implique una seriación temporal precisa y regular. Para emplearse, estos indicadores madurativos deben ser:

- Universales (se pueden observar en todos los niños sin patologías)
- Secuenciales (siguen el mismo orden, ej. en la maduración dentaria los incisivos erupcionan antes que los molares)
- Discriminantes (distinguen niños de la misma EC)
- Confiables (presentan un mínimo error intra e interobservador)

- Válidos (reflejan los cambios madurativos)
- Completos (0-100% en un período corto de tiempo)

A su vez, dichos indicadores pueden ser **procesos** (desarrollo sexual secundario, desarrollo dentario y desarrollo esquelético) o **eventos**, los cuales incluyen aspectos de la maduración que ocurren una vez y proveen una señal de que el indicador ha alcanzado un nivel madurativo particular (menarca). En la práctica son utilizados varios indicadores de maduración de los que se derivan diversos métodos que describiremos a continuación, todos los cuales presentan ventajas y limitaciones.

Maduración ósea (edad ósea)

La maduración ósea (MO) –expresada habitualmente como edad ósea (EO)– es uno de los mejores parámetros disponibles para medir el nivel de maduración biológica de un niño. Su principal ventaja es que su evolución acompaña, a grandes rasgos, todo el periodo de crecimiento hasta la adultez, en que el hueso adquiere su conformación definitiva alcanzando la talla final. Presenta, además, una buena correlación con la madurez general del organismo.

Conceptualmente resulta difícil describir la naturaleza de la MO ya que, del punto de vista tanto anatómico o histológico, o aún radiológico, se diferencia del crecimiento óseo a pesar de su estrecha relación con el mismo. Es en sí un proceso complejo y dinámico que, macroscópicamente (por ejemplo, en imágenes radiológicas), se manifiesta como la conformación paulatina de la arquitectura del hueso por efecto de la calcificación y posterior osificación de la matriz cartilaginosa del esqueleto.

Habitualmente se considera que la MO comienza cuando pueden reconocerse rudimentos de calcificación del esqueleto en el feto, y que alcanza su punto final en la adultez joven cuando la forma de los huesos, por un lado, y la fusión de las epífisis con las diáfisis por otro, se ha completado. Todo este proceso se puede describir, a grandes rasgos, en tres etapas:

- *Aparición, o visualización en las radiografías, de los núcleos de osificación:* abarca hasta aproximadamente los 5 años de edad.
- *Cambios morfológicos en los núcleos:* observables en las imágenes de los huesos esponjosos y epífisis, ya casi todas visibles, se extiende hasta alrededor de los 12 años.
- *Fusión de epífisis:* se fusionan con las diáfisis (desaparecen los cartílagos de crecimiento), es la que marca el final del proceso, es variable para cada individuo, pero en promedio, se extiende para la mayoría de los huesos hasta los 16 años en el sexo femenino y los 18 en el masculino.

Si seguimos la evolución, mediante la obtención de radiografías a intervalos regulares, por ejemplo, anualmente, de un núcleo de osificación cualquiera –ej. la epífisis distal del radio (Fig.8.2)– observamos una sucesión de cambios en las imágenes que se corresponden con los

relieves que representan la aparición de las facetas articulares, los puntos de inserción tendinosos y otras estructuras propias de la formación del hueso. Estas imágenes, conocidas como: *indicadores de madurez de Todd*, –por Thomas W Todd (1885-1938) el anatomista y embriólogo que las describió–, tienen la particularidad de aparecer regularmente siguiendo un orden definido, constante e irreversible, característica que las hace útiles en una datación de la progresión de la osificación del hueso hacia su arquitectura adulta definitiva. La aparición de estos indicadores son eventos discretos, o estadios reconocibles, en medio de los cambios que ocurren durante el fenómeno de osificación del esqueleto.

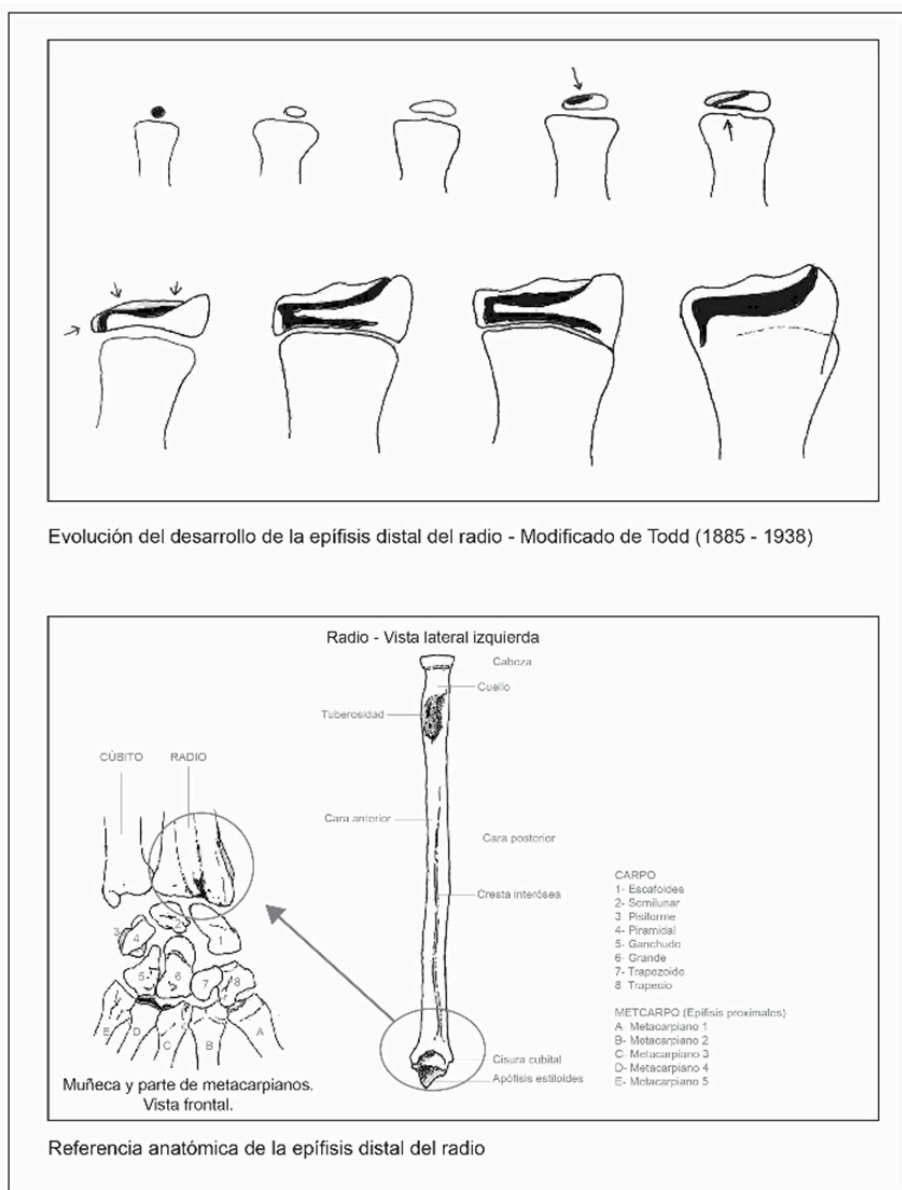


Figura 8.2. Evolución de los núcleos de osificación de la epífisis distal del radio. Autora: Laura Blanco. Modificada de Graulich y Pyle, 1959. Ver ref.

Como ya dijimos, la maduración debe diferenciarse del crecimiento del hueso ya que, en tanto éste último ocurre por la formación de nuevo tejido óseo, particularmente en los cartílagos de crecimiento de las epífisis, la maduración, que se evidencia en todos los huesos, es una metamorfosis de la naturaleza biológica y química del tejido óseo mediante el proceso de osificación. Es importante tener en cuenta este concepto, ya que al sustituir centímetros por meses y años en la medición de un fenómeno metamórfico es fácil apartarse de la esencia del mismo. Por ser la maduración un proceso diferente del crecimiento requiere una medida diferente y gran parte del interés que despierta proviene de que su curso no adopta la misma *velocidad* en los distintos miembros de un grupo de niños elegidos al azar. De tal forma, la unidad de medida *año esquelético* no tiene el mismo valor para dos niños cualesquiera, así como tampoco no siempre tiene el mismo valor para dos huesos de un mismo niño sano. En otras palabras, en tanto cuando nos referimos al crecimiento podemos decir, con obvia certeza, que un niño que mide 120 cm de estatura es el doble de alto que uno que mide solamente 60 cm, cuando de maduración se trata no se puede aseverar que un niño que tiene 10 años de EO es el doble de maduro que uno cuya EO es de 5 años, solo es posible afirmar, en este último caso, que uno es más maduro que el otro.

Métodos para la determinación de la edad ósea

Todos los métodos se basan en imágenes radiológicas mediante las que se ponen en evidencia la presencia o no de los mencionados *indicadores de madurez de Todd*. Estos se manifiestan en todos los huesos del esqueleto, sin embargo, en la mayoría de los métodos se usan sólo radiografías de mano y muñeca, debido a que las modificaciones normales que se efectúan en este sector son tan semejantes a los del resto del esqueleto que pueden aceptarse como un testimonio bastante fidedigno del desarrollo óseo general. Además, para su examen se requiere de una pequeña dosis de radiación por lo que la imagen se obtiene en una zona alejada de las gónadas. Debe tenerse en cuenta que en una radiografía simple de la mano se evidencian distintos tipos morfológicos de huesos: tubulares largos (epífisis de cúbito y radio), tubulares cortos (metacarpianos y falanges) y cortos con gran prevalencia de tejido esponjoso (huesos del carpo)– los que presentan las dos formas de osificación existentes, la intramembranosa (o directa) y la endocondral (o indirecta) (Figura 8.3). Como ya se describió con detalle en el Cap. 2. en la osificación endocondral el depósito de sales de calcio por parte de los osteoblastos constituye el primer indicio del llamado *núcleo de osificación*, (ver en la figura 2 el estadio B). Adicionalmente, por el hecho de que los huesos cortos esponjosos y tubulares responden diferencialmente a los factores que actúan sobre la maduración –los primeros lo hacen más a factores genéticos y endócrinos, y los segundos a factores ambientales– la mano cobra aún más relevancia en la evaluación de la MO.

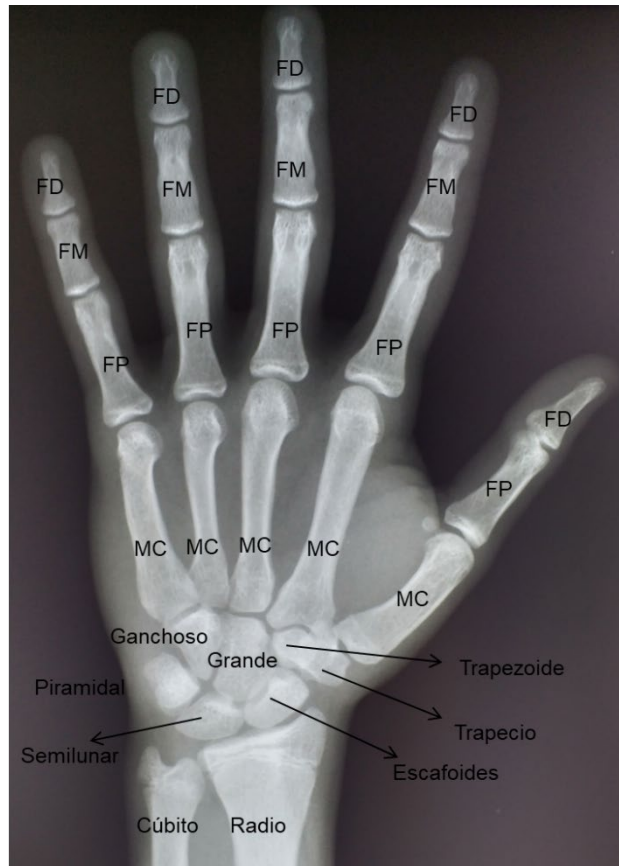


Figura 8.3. Radiografía de la mano izquierda de un individuo femenino de 18 años de edad cronológica. Referencias: MC: Metacarpiano, FP: Falange proximal, FM: Falange media, FD: Falange distal.

Atlas Radiológicos

En la práctica, la manera más común y sencilla de evaluar la EO es mediante el uso de *atlas radiológicos*, siendo el más conocido el propuesto por Greulich y Pyle en los años '50 del siglo pasado. El mismo consiste en dos sets –uno por cada sexo– de láminas de radiografías (Rx) de mano y muñeca, ordenadas por años de edad cronológica (EC), siendo la primera la correspondiente a la Rx de la mano de un recién nacido/a y la última a una mano de un adulto/a. Las imágenes que integran el atlas se seleccionan de Rx de la mano –habitualmente la izquierda– de varones y mujeres sanos y normales considerados población de referencia. Estas Rx se obtienen el día del cumpleaños de cada individuo, en grupos de 50 a 100 por cada EC. Las Rx así obtenidas se “ordenan” dentro de cada EC en una escala de menos a más maduras eligiéndose dentro de cada escala aquella que representa el justo término medio de estadio madurativo de acuerdo a los indicadores de Todd, a ésta, por convención se la considera la representación de la EO correspondiente a aquella EC. Para determinar la EO de un individuo mediante la forma descripta, se toma una Rx de la mano izquierda y se busca en el atlas, por simple comparación, aquella imagen más similar, asignándosele así la pretendida EO. Es un método simple, rápido y muy popular, aunque su mayor desventaja se relaciona con la variabilidad de la madurez de diferentes huesos dentro de la misma radiografía.

Métodos numéricos

En la década de 1960 comienzan a desarrollarse los llamados *métodos numéricos*, la mayoría de los cuales también utilizan solo una Rx de mano y muñeca –excepto algunos que en la franja etaria de menores de dos años incorporan núcleos de osificación de la rodilla y el tarso–. Todos parten del concepto de que, conociéndose el punto inicial del proceso, equivalente al 0% de madurez y el final que, por definición, es el 100% de la misma, es posible adjudicar a cada hueso un porcentaje ponderado de madurez, intermedio, de acuerdo al desarrollo alcanzado leído por la presencia de los indicadores de Todd y siempre diferenciando el sexo del niño. La suma de los puntajes de cada hueso ofrece un puntaje general que es posible transformar en EO mediante tablas de conversión elaboradas *ad hoc* en estudios realizados en diferentes poblaciones. Uno de los métodos numéricos más difundidos es el creado por Tanner y Whitehouse en 1972 (sistema TW1), con posteriores variantes introducidas por los mismos autores (1983, TW2; 2001, TW3). Dentro de este método se pueden ponderar entre 1 y 8 al estadio madurativo de 20 huesos de la mano y la muñeca (sistema TW2), aunque también ofrece variantes evaluando menos elementos (sistema RUS: 13 huesos; sistema Carpal: 7 huesos). El método FELS en tanto, fue creado por Roche y colaboradores en 1988 y se caracteriza por evaluar 20 elementos óseos de muñeca y mano a partir de indicadores de madurez, algunos de los cuales se registran como presencia/ausencia, otros son cualitativos y se clasifican tal como en el método TW y otros rasgos se evalúan morfométricamente.

En resumen, podemos decir que los métodos numéricos son más laboriosos de implementar, pero presentan las ventajas de ser menos subjetivos que los atlas y facilitar cálculos numéricos como los valores límites de normalidad alrededor de los valores de EO promedio.

Maduración dental

La dentición de nuestra especie se caracteriza por tener varios tipos de dientes diferentes, lo que se denomina heterodoncia, y también porque los dientes se reemplazan una vez (difiodoncia). Durante el desarrollo aparece una primera dentición que se conoce como dentición decidua (o dientes de leche) y luego una dentición permanente que reemplaza a la anterior.

La primera indicación visible de un diente puede observarse en una radiografía como una cripta dentro del hueso alveolar en la que luego aparecen una o más cúspides que se unen para formar la superficie de masticación de la pieza dentaria. La corona crece, encierra la cavidad pulpar, y luego se forma la raíz, que crece en longitud hasta el cierre de su ápice. A su vez, a medida que los dientes permanentes se van desarrollando, los dientes deciduos van perdiendo su raíz hasta que se caen, este proceso se denomina exfoliación y es un proceso normal que permite la erupción de los dientes definitivos.

Dividir este proceso continuo en una serie de estadios de maduración discretos permite describir cada etapa en términos de la edad. Esta última puede ser calculada ya sea a partir de la cuantificación de la edad promedio de ingreso a un estadio de maduración (edad promedio en que el 50% de los individuos ha alcanzado o superado determinado estadio), o mediante la edad promedio dentro del estadio, es decir, la media de edad de todos los individuos que presentan sus piezas dentarias en determinado estadio. La principal limitación de esto último se refiere a la superposición de edad entre los distintos estadios.

Estudios desarrollados durante las últimas décadas han permitido registrar la existencia de una variación considerable en el tiempo de formación y maduración dentaria entre individuos y poblaciones. Las causas de este fenómeno no están claras, aunque se ha propuesto que el sexo, el origen étnico y variables ambientales constituyen factores que influyen en este proceso. A este respecto, se ha reportado que el sexo femenino alcanza los estadios de maduración dentaria a edades más tempranas que el sexo masculino diferencia que se acentúa a medida que avanza la formación de la pieza dentaria, particularmente durante la mineralización de la raíz, lo que se corresponde con el hecho de que las niñas maduran, en promedio, más rápido que los varones.

Desarrollo dentario: formación y erupción

El proceso general de desarrollo dentario presenta dos dimensiones relacionadas, la formación o mineralización de coronas y raíces, y la erupción de las piezas dentarias. La formación dentaria incluye la secuencia continua de calcificación de los tejidos dentarios que sigue un patrón típico y, para su estudio, puede dividirse en estadios sucesivos que comienzan en las cúspides y finalizan con el cierre apical de raíz. La erupción dentaria, por otro lado, es un proceso que implica el movimiento de la pieza dentaria en sentido oclusal y su estudio comprende la identificación de la emergencia de las distintas piezas dentarias respecto al borde del tejido gingival o al margen del hueso alveolar.

De esta manera, se pueden identificar cuatro eventos cronológicos clave en el desarrollo y maduración de una pieza dentaria (Figura 8.4):

- *Inicio de la formación de la corona*: edad en la cual comienza la secreción de matriz de esmalte y dentina.
- *Finalización de formación de la corona*: edad en la cual se completa la secreción de esmalte en la base de la corona.
- *Erupción alveolar y gingival*: edad en la cual la pieza dentaria emerge respecto al hueso alveolar o el borde gingival respectivamente.
- *Cierre del ápice de la raíz*: edad en la cual finaliza la secreción de dentina en el ápice de la raíz.

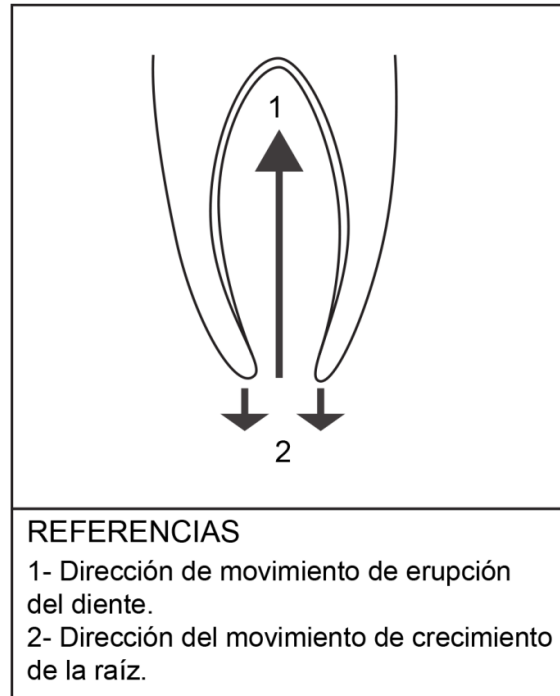


Figura 8.4. Movimientos tisulares durante la erupción dental.

La emergencia o erupción de la dentición, a pesar de estar regulada mayoritariamente por factores genéticos, es un proceso que presenta una gran variabilidad temporal resultante de una interacción compleja entre factores genéticos y ambientales. En cambio, el proceso de mineralización de la dentición presenta una mayor estabilidad, ya que es menos sensible a influencias ambientales. Ambos procesos han sido estudiados a partir de observación directa, radiografías, tomografía computada y métodos histológicos, y estos abordajes han servido de base para la construcción de referencias cronológicas que son ampliamente utilizadas en bioantropología para estimar la edad de individuos adultos y subadultos.

Cronología de la formación dentaria

El proceso de mineralización de la dentición decidua comienza tempranamente en la vida prenatal, momento en el cual sus primeros indicios se observan en los incisivos centrales (i^1-i_1). Para el nacimiento, todos los dientes deciduos han comenzado la mineralización de sus coronas, aunque la cantidad de tejido calcificado en cada caso depende de la duración de la gestación. El proceso de formación de las coronas deciduas se completa en todas las piezas dentarias durante el primer año de vida postnatal, y la finalización de la formación radicular se produce hacia los 4 años de edad con el cierre apical de los segundos molares.

Por otro lado, las primeras evidencias de mineralización de la dentición permanente se han observado hacia las semanas 28-36 de la gestación en la cúspide mesio-bucal de primeros molares

(M¹-M₁), mientras que todos los demás dientes permanentes inician su mineralización en el periodo postnatal. Asimismo, el proceso de formación de la dentición permanente finaliza aproximadamente hacia los 23 años de edad con el cierre apical de los terceros molares, aunque se ha descrito una gran variabilidad en la cronología de este evento.

En la actualidad existe evidencia que permite afirmar que los dientes que comienzan su mineralización más tardíamente en la secuencia de desarrollo, son más variables en la edad en la que alcanzan determinado estadio de maduración que los dientes que comienzan su formación a edades más tempranas. Además, la cronología de cierre del ápice de la raíz es el evento que ha presentado una mayor variación.

Cronología de la erupción dentaria

La erupción dentaria es un proceso continuo que implica el movimiento de un diente desde el interior de los maxilares hasta alcanzar la posición funcional dentro de la cavidad bucal, y es de gran relevancia como indicador de crecimiento y madurez, así como también para estimar la edad de un individuo. Comprende una serie de fenómenos por los cuales los dientes en formación dentro de los maxilares migran hasta ponerse en contacto con el medio bucal e involucra cambios histológicos y formación de nuevas estructuras (Fig. 8.5).

Para su estudio, se ha dividido en 3 etapas: preeruptiva, eruptiva prefuncional y eruptiva funcional

- *La fase preeruptiva* se extiende hasta el inicio de la formación radicular y consiste en el desarrollo de los gérmenes dentarios dentro de los maxilares, que completan la formación de sus coronas e inducen el crecimiento del tejido óseo que forma los alvéolos primitivos. De esta manera, el desarrollo de los dientes y el crecimiento de los maxilares son procesos simultáneos
- *La etapa eruptiva prefuncional* se inicia con la formación radicular y finaliza cuando el elemento dentario entra en contacto con su antagonista en la cavidad bucal. Desde un punto de vista estructural, incluye el desarrollo radicular, la formación del ligamento periodontal, la diferenciación de la encía y la unión dento-gingival.
- *La etapa eruptiva funcional* o también denominada posteruptiva se inicia cuando el diente entra en contacto con su antagonista e incluye distintos tipos de movimientos: de acomodación (para adaptarse al crecimiento de los maxilares), compensación del desgaste oclusal y proximal del diente y desgaste en los puntos de contacto.

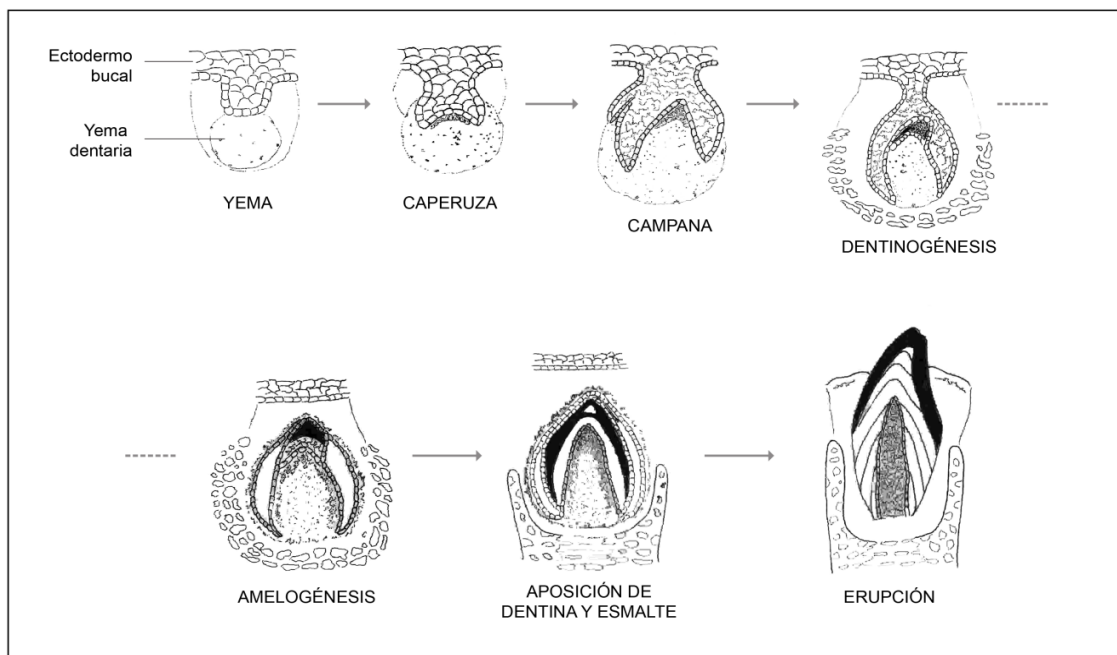


Figura 8.5. Estadios del desarrollo del diente. Autora: Laura Blanco. Modificado de Avery y Chiego, 2007. Ver ref.

La cronología de la erupción de la dentición ha sido ampliamente estudiada en distintas muestras, y particularmente las investigaciones realizadas a partir de radiografías han ofrecido referencias temporales detalladas sobre la evolución de la posición de cada pieza dentaria respecto al borde gingival y alveolar (Tablas 8.1 y 8.2).

Tabla 8.1. Cronología de erupción alveolar, gingival y total (en meses) de la dentición decidua. Datos tomados de AlQahtani et al. (2010).

	Deciduos		
	Erupción alveolar	Erupción gingival	Erupción completa
Maxilar			
i ¹	4,5	10,0	10,5
i ²	7,5	11,5	18,0
c'	10,5	18,0	30,0
m ¹	10,5	16,0	18,0
m ²	18,0	30,0	30,0
Mandíbula			
i ₁	4,5	8,0	10,5
i ₂	7,5	12,0	18,0
c,	10,5	19,0	30,0
m ₁	10,5	16,0	18,0
m ₂	18,0	26,0	30,0

Tabla 8.2. Cronología de erupción alveolar, gingival y total (en años) de la dentición permanente. Datos tomados de AlQahtani et al. (2010).

	Permanentes		
	Erupción alveolar	Erupción gingival	Erupción completa
Maxilar			
I ¹	6,5	7,0	7,5
I ²	7,5	8,0	9,5
C ¹	11,5	11,0	12,5
P ¹	10,5	10,0	11,5
P ²	11,5	11,0	12,5
M ¹	5,5	6,5	6,5
M ²	10,5	12,5	13,5
M ³	16,5	-	20,5
Mandíbula			
I ₁	5,5	6,0	7,5
I ₂	6,5	7,0	7,5
C ₁	9,5	10,0	11,5
P ₁	10,5	10,0	11,5
P ₂	11,5	10,5	12,5
M ₁	5,5	6,5	6,5
M ₂	10,5	12,0	12,5
M ₃	16,5	-	20,5

Gran parte de estos estudios focalizan en la erupción *gingival*, y establecen que la misma comienza en la dentición decidua aproximadamente a los 6 meses de edad y concluye hacia la edad de 3 años, momento en el cual los 20 dientes deciduos han erupcionado en la cavidad oral. Luego cerca de los 6 años comienza la erupción de la dentición permanente, que progresivamente reemplaza a la decidua mediante el proceso de reabsorción radicular y exfoliación de esta última. Este proceso de sustitución dura aproximadamente 6 años y se denomina periodo de dentición mixta ya que en las arcadas dentarias se observan tanto dientes deciduos como permanentes. La primera evidencia de reabsorción radicular se observa en incisivos centrales y primeros molares deciduos cerca de los 4-5 años de edad. Este proceso no es continuo ya que es interrumpido por periodos de reposo y reparación que explican la variación en la movilidad de los dientes deciduos antes de la exfoliación.

Métodos para estimar la edad dental

A partir de la comprensión del proceso de formación dentaria y el estudio de la cronología de formación y erupción de la dentición se han desarrollado distintos métodos para estimar la edad dental durante el periodo pre y postnatal. Los mismos se fundamentan en la necesidad de construir herramientas metodológicas de referencia para la valoración clínica, arqueológica y forense de individuos y poblaciones de diversos orígenes. Entre los métodos más difundidos para evaluar el desarrollo dentario y estimar la edad dental de individuos en crecimiento se encuentran los de Moorrees *et al.* (1963), Demirjian *et al.* (1980) y aquellos denominados atlas gráficos.

Uno de los métodos más utilizados es el de Moorrees, Fanning y Hunt (1963) consiste en 13 estadios de formación definidos en base a imágenes radiográficas tomadas sobre una muestra de niñas y niños sanos, a partir de los cuales se estableció la edad promedio en la que se alcanza cada estadio con sus respectivos rangos de variación, discriminando por sexo.

Otro trabajo muy difundido es el de escalas de maduración de Demirjian *et al.* (1980). Esta propuesta permite establecer la madurez dental a partir de la definición de 8 estadios que caracterizan la formación de los dientes permanentes mandibulares. A cada pieza dentaria analizada se le asigna una puntuación a partir de la cual se calcula una edad madurativa. Aunque este método es utilizado tanto en el estudio de poblaciones actuales como en estudios arqueológicos para su aplicación se recomienda la presencia de todos los dientes permanentes.

Por último, destacan los atlas gráficos desarrollados por Ubelaker (1982) y más recientemente, AlQahtani *et al.* (2010). Estas propuestas consisten en la presentación de una serie de diagramas que sintetizan el grado de calcificación y erupción de todos los dientes deciduos y permanentes en distintos momentos del desarrollo, comenzando en la vida prenatal. Presentan la ventaja de ser fácilmente aplicables y metodológicamente consisten en realizar una comparación de la dentición objeto de estudio con los estadios graficados en el atlas, para asignarle una edad según el grado de formación y erupción de cada uno de los elementos de la dentición analizada. Ciertas críticas han surgido a los métodos gráficos y, de ellas, la principal se refiere a la dificultad práctica para intentar ajustar la dentición de un individuo a las categorías presentadas en el atlas, es decir, de discretizar el proceso continuo de formación y erupción dentaria.

Vale agregar que, si bien los métodos de estimación madurativa a partir de la dentición son simples, rápidos y no invasivos, su gran limitación radica en su poca relación con los desarrollos óseo, sexual y psicomotriz.

Maduración sexual

La pubertad está caracterizada por modificaciones morfológico-funcionales acaecidas durante un corto período, de manera secundaria a la secreción de hormonas sexuales por medio de las

gónadas (ovarios y testículos). Este período tiene como consecuencia el inicio de la etapa reproductiva, posibilita la procreación y aparece entre los 8 y 13 años en niñas y 9 y 14 años en niños. Desde el momento de activación del eje hipotálamo-hipófisis-gonadal, el hipotálamo comienza a liberar GnRH (hormona liberadora de gonadotropina) en intervalos de 1 a 6 horas. La GnRH llega a la adenohipófisis mediante el sistema porta hipofisiario (una arteria de la hipófisis se divide ramificándose en pequeños conductos o capilares, para luego estos últimos volver a unirse en una sola arteria sin cambiar de función). Una vez en la adenohipófisis la GnRH induce la liberación de gonadotropinas: FSH (hormona folículo estimulante) y LH (hormona luteinizante). Estas llegan a las gónadas vía torrente sanguíneo e inducen la producción de hormonas sexuales.

En el sexo masculino la LH actúa en las células de Leydig testiculares generando la producción de testosterona. Esta hormona inhibe, mediante retroalimentación negativa *feed-back* negativo, la producción de FSH y LH, vale decir que cuando se elevan los niveles de testosterona en sangre, disminuye la secreción de FSH y LH. A su vez, la FSH estimula dentro de los túbulos seminíferos a las células de Sertoli para la producción de espermatozoides, a la vez que secreta inhibina limitando la producción de gonadotropinas. La testosterona tiene múltiples efectos en el cuerpo, comenzando por dar inicio a la capacidad reproductora, erección y eyaculación. Otros cambios secundarios son aumento del tamaño testicular, peso, talla, masa muscular y vello, cambios en la voz, cabello y transpiración.

En el sexo femenino en tanto la FSH Y LH se unen a las células de la granulosa y la teca ováricas para estimular la foliculogénesis y la producción de diversos esteroides sexuales (estrógenos, progesterona y andrógenos), péptidos gonadales (inhibina) y factores del crecimiento que mediante retroalimentación inhiben o aumentan la secreción de GnRH y gonadotropinas. Los esteroides sexuales provocan el crecimiento vaginal y uterino, la telarquía (aparición del botón mamario como inicio de proliferación del tejido mamario secretor, la menarquía o primera menstruación (estradiol), y determinan el inicio del cambio cíclico endometrial y ovárico (progesterona). Como vemos las distintas hormonas, además de vincularse al desarrollo sexual también acentúan el dimorfismo sexual, es decir, las diferencias constitucionales entre sexos en órganos y sistemas no reproductivos (distribución de la grasa corporal subcutánea, modificación de las proporciones corporales, distribución y cantidad de vello corporal, entre otros). En la figura 8.6 se observa la relación cronológica entre los distintos eventos de la maduración sexual en ambos sexos.

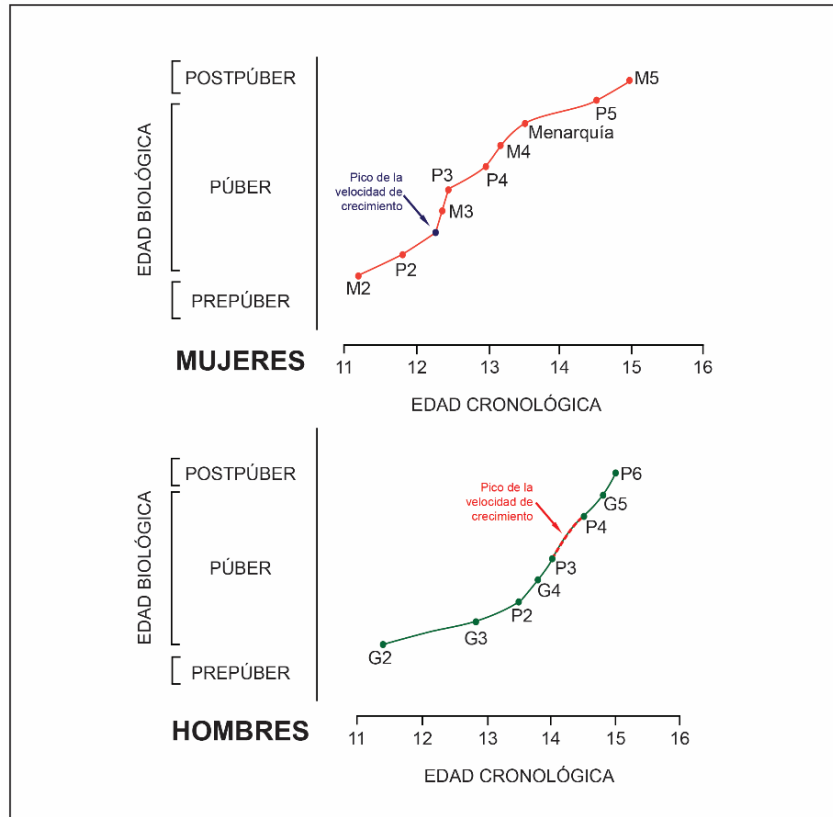


Figura 8.6. Estadios de la maduración sexual. M: estadio maduracional de mamas; P: vello púbico; G: genitales; M2: etapa embrionaria; M3: diámetros areolares de las mamas aumentan de tamaño; M4: segunda elevación de las mamas; M5: etapa adulta; P2: primer vello; P3: vello oscuro, rizado y visiblemente pigmentado; P4: vello similar al tipo adulto pero de menor extensión; P5: etapa adulta; G2: inicio del desarrollo del pene; G3: ampliación en la longitud del pene, crecimiento de testículos y descenso del escroto; G4: similar al adulto, mayor desarrollo del glande; G5: etapa adulta.

Medición de la maduración sexual

Existe un fenómeno madurativo como la menarca (primera menstruación), que se presenta de manera tardía en la pubertad, aunque puede darse entre los 10 a 15 años de edad cronológica. Su presencia es clave para determinar la madurez sexual en niñas ya que permite discriminar niñas más o menos maduras, aunque no posibilita realizar un seguimiento de la misma ya que se trata de un único evento y no de un proceso. Por otra parte, algunos de los procesos madurativos descriptos anteriormente sí permiten una graduación, y la más utilizada es la formulada por Tanner. Los estadios de Tanner son una serie de criterios que consideran algunos rasgos como el aspecto y tamaño de los genitales externos en niños, las mamas en las niñas y la pubarca en ambos sexos (Figs. 5-7). Esta técnica permite clasificar durante el examen físico en una escala que varía el estadio de 1 a 5,

aunque para su evaluación entran en juego factores éticos y culturales, lo que limita actualmente su realización, aunque existe la posibilidad de realizar una autoevaluación en privado.

Sexo Masculino

Tanner 1

Estadio prepuberal infantil.

Pene, escroto y testículos: con rasgos infantiles.

Testículos: Volumen < 4 ml, longitud mayor < 2.5 cm.

Vello púbico: Sin pelo grueso pigmentado.

Tanner 2

Pene: Sin cambios.

Testículos: Volumen > 4 ml, longitud mayor 2.5-3.2 cm.

Escroto: Rugoso y oscuro, aumento de tamaño.

Vello púbico: Pelo grueso pigmentado en la base del pene.

Tanner 3

Pene: Aumento de longitud y grosor.

Testículos: Volumen 6 a 12 ml, longitud mayor 3.6 cm.

Vello púbico: Propagación de pelo grueso, oscuro y rizado sobre el pubis.

Otros cambios: Aumenta la masa muscular. Cambios en la voz. Posible crecimiento de las mamas.

Tanner 4

Pene: Crecimiento en longitud y grosor y desarrollo del glande.

Testículos: Volumen 12 a 15 ml, longitud mayor 4.1 a 4.5 cm.

Escroto: Más desarrollado y pigmentado.

Vello púbico: Características adultas, con disposición de triángulo invertido.

Otros cambios: Vello axilar. Cambio en la tonalidad de la voz. Posible aparición de acné.

Tanner 5

Pene: Con forma y tamaño adultos.

Testículos: Volumen > 15 ml, longitud > 4,5 cm

Vello púbico: Distribución adulta con forma romboidal, ocupando toda el área pubiana, cara interna de los muslos y línea alba.

Otros cambios: Vello facial. Sin ginecomastia

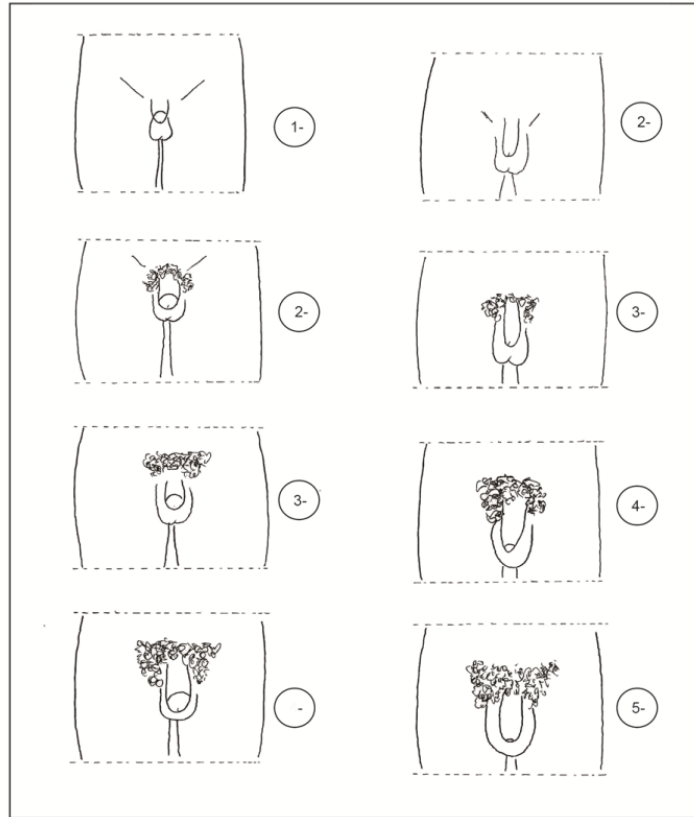


Figura 8.7. Estadios del desarrollo de pene, escroto, testículos y vello púbico. Autora: Laura Blanco. Modificada de <https://centrosequoia.com.mx/aprende-del-crecimiento-infantil/etapas-del-desarrollo-de-tanner/>

Sexo Femenino

Tanner 1

Estadio prepuberal infantil.

Mamas: Sin tejido mamario palpable, sólo el pezón protuyendo. Areola sin pigmentación.

Vello púbico: No hay pelo grueso pigmentado.

Tanner 2

Mamas: Aparece el botón mamario. Se palpa tejido mamario bajo la areola sin sobrepasar ésta. La areola aumenta de diámetro.

Vello púbico: Indicios de pelo grueso, algo pigmentado, disperso, principalmente en los labios exteriores.

Tanner 3

Mamas: Crecimiento de la mama y areola que tienen un solo contorno. El pezón aumenta de tamaño y se pigmenta la areola.

Vello púbico: Propagación de pelo grueso, oscuro y rizado sobre el pubis.

Otros cambios: Vello axilar. Posible aparición de acné.

Tanner 4

Mamas: Aumento del volumen mamario. Crecimiento de la areola y el pezón, formándose una pequeña elevación que sobresale del pecho. Se delimitan 3 contornos (pezón, areola y mama).

Areola más pigmentada.

Vello púbico: Características adultas, pero sin extenderse al muslo ni al perineo.

Tanner 5

Mamas: Contorno mamario adulto, en el cual sólo el pezón protruye y la areola tiene el mismo contorno de la mama.

Vello púbico: Distribución adulta con forma de triángulo invertido, pudiéndose extender a la cara interna de los muslos.

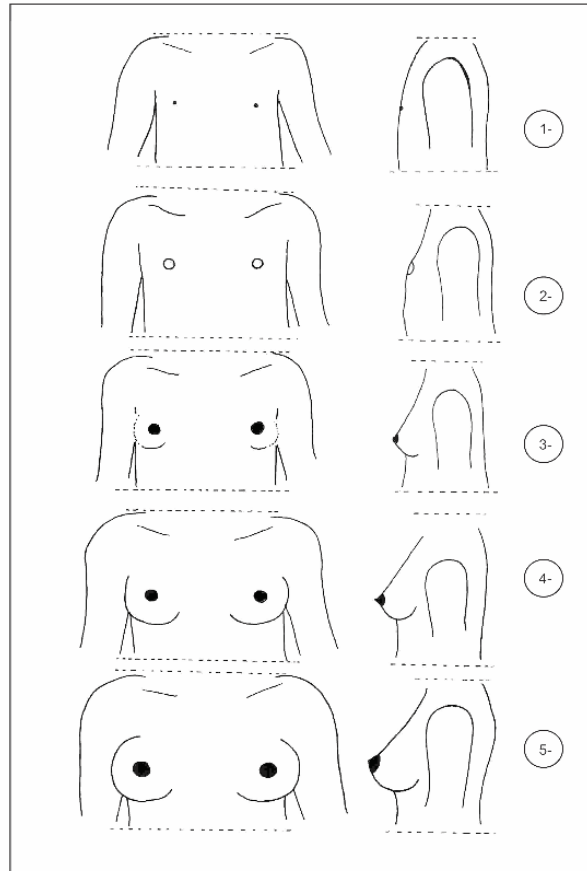


Figura 8.8. Estadios del desarrollo mamario. Autora: Laura Blanco. Modificada de <https://centrosequoia.com.mx/aprende-del-crecimiento-infantil/etapas-del-desarrollo-de-tanner/>

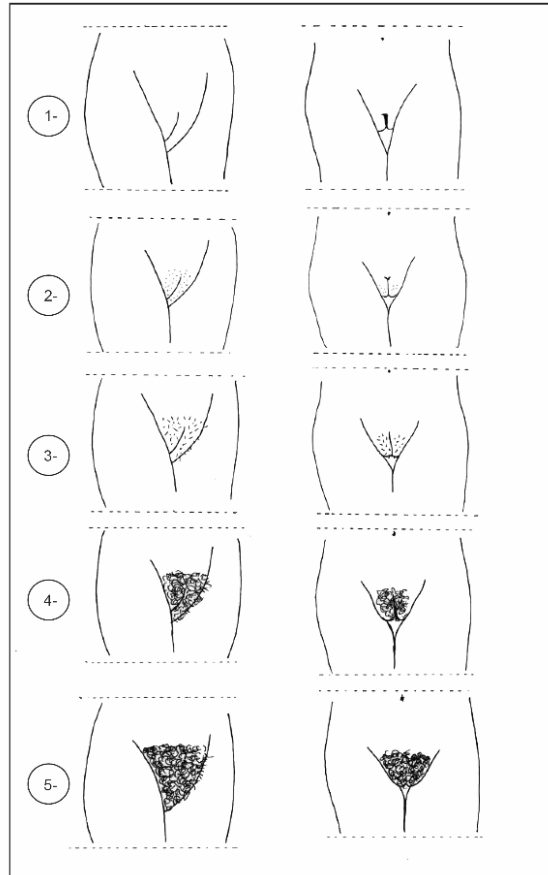


Figura 8.9. Estadios del desarrollo del vello púbico femenino. Autora: Laura Blanco. Modificada de <https://centro-sequoia.com.mx/aprende-del-crecimiento-infantil/etapas-del-desarrollo-de-tanner/>

Desarrollo psicomotor

El desarrollo psicomotor se diferencia de los vistos anteriormente por varios motivos. En primer lugar, no es tan simple definir qué es lo que se está desarrollando, y por ende qué variables relevar al momento de su evaluación que es de por sí mucho más compleja. Con respecto a las teorías explicativas del desarrollo psicomotor, podemos mencionar brevemente cinco formas de entender este proceso, las cuáles surgieron en contextos sociohistóricos particulares.

El paradigma Geselliano: Arnold Gesell (1880-1961), un psicólogo, pediatra y educador estadounidense, propuso en la década de 1920 comprender al desarrollo como un proceso madurativo. Con este concepto se refería a los cambios que experimentaba todo niño al acercarse a la adultez, de manera progresiva, sucesiva y cronológica, otorgándole mayor peso a la influencia genética que al ambiente del niño. La variable que se modificaba era la conducta, por lo tanto, el investigador debía comprobar que cada individuo cumpliera con un grupo de conductas esperadas para su edad cronológica. Este enfoque tuvo un impacto notable en la pediatría, así como en el ámbito educativo, y es

el que subyace a los métodos de *screening* o pesquisas realizadas en la actualidad. La principal crítica a esta visión es la poca importancia que se le otorga al factor ambiental como condicionante del desarrollo, es decir, no se considera suficientemente al entorno y los múltiples estímulos sociales que recibirá el niño. Otro aspecto observable es la absoluta generalización de la secuencia que debe tener el desarrollo psicomotor, sin considerar la variabilidad interindividual en ese sentido.

Watson y el conductismo: En el mismo período, otro psicólogo estadounidense llamado John Watson (1878-1958) daba inicio a la escuela conocida como “*conductismo*”. Watson estaba más interesado en las causas o móviles que promovían determinadas conductas en los niños. En sus experimentos con niños y animales Watson manipulaba el ambiente repitiendo estímulos positivos y negativos para observar sus consecuencias conductuales. Al contrario que Gessell, creía que la conducta de un hombre está determinada por el ambiente, el cual siendo niño está sometido a estímulos positivos que refuerzan ciertos comportamientos y a influencias negativas que desalientan o regulan otras. La conducta aprendida sería entonces la variable de cambio bajo este paradigma, y se tornó muy importante para la sociedad comprender el papel principalmente de los padres y educadores en el desarrollo del niño.

Freud, Lacan y el psicoanálisis: Contemporáneamente, en Europa, se iniciaba la tradición psicoanalítica desarrollada ampliamente por el neurólogo austríaco Sigmund Freud (1856-1939) y continuada por el psiquiatra francés Jacques Lacan (1901-1981). En lo referente al desarrollo psicomotor se comprende a las conductas del niño gobernadas por pulsiones (impulsos psíquicos originados por una excitación interna con el único fin de calmar o eliminar ese estado de tensión). El desarrollo entonces estará signado por las necesidades internas (algunas ni siquiera en el plano consciente), la censura (propia y externa) y la realidad (ambiente), a partir de lo cual la variable de cambio será la forma que tiene el niño de resolver esos conflictos.

Piaget y el constructivismo: Hacia mediados del siglo XX, el psicólogo y biólogo suizo Jean Piaget (1896-1980) propuso una teoría constructivista del aprendizaje infantil denominada *epistemología genética*, en colaboración con un investigador argentino, el físico Rolando García (1919-2012). Según ésta, el niño va conformando un esquema mental a través de las experiencias en su interacción con el ambiente. Esta mirada revolucionó la comprensión de la forma en que se adquieren nuevos conocimientos, los que se articulan con los previos de manera armónica y dinámica comportándose, no como un simple recipiente que se va llenando pasivamente, sino reconfigurando el esquema mental para continuar con su desarrollo.

Desarrollo y cultura: En las últimas décadas ha cobrado importancia la valoración de patrones culturales en el proceso de maduración cognitiva. Estos estudios inter-culturales, aun preliminares, seguramente enriquecerán el conocimiento acerca del tema en el futuro.

Vemos que todas estas aproximaciones no son excluyentes, sino que acercan visiones complementarias que revelan lo complejo e intrincado del proceso. En la actualidad sabemos que el desarrollo psicomotor tiene una programación innata pero que está condicionada por el entorno.

Como corolario de esta síntesis, y a riesgo de ser reduccionista como en cualquier definición, podemos entender al desarrollo psicomotor como “*el curso de los cambios de la conducta sensorio-motriz, del lenguaje, de las formas de resolución de los conflictos emocionales, de la inteligencia y del aprendizaje*” (Lejarraga y Pascucci, 1999).

Procesos internos y ambiente

La multiplicación neuronal (entre el 2° y 4° mes intrauterino), la migración de las neuronas (entre el 3° y 5° mes intrauterino), la proliferación de células gliales (a partir del 6° mes intrauterino) y la organización dendrítica, mielinización y la “poda” axonal, (a partir del 6° mes intrauterino hasta varios años durante la vida postnatal) son fenómenos que, influenciados por el entorno, determinarán los hitos madurativos que le permitirán alcanzar el estado adulto

A su vez, los factores ambientales más importantes en este proceso son los siguientes:

Crianza: las pautas de crianza, (que su vez dependen de la cultura en la que el niño nace) y son uno de los factores más influyentes. Está demostrado que la ausencia de estímulos adecuados a edades tempranas puede llevar a un retraso en las pautas de desarrollo. Nivel socioeconómico: es un factor que influye más en niños mayores de 3 años, si bien es más complicado de evaluar, el nivel de educación de los padres y factores biológicos asociados como malnutrición, bajo peso al nacer, prematurez y malnutrición materna, pueden retrasar el desarrollo normal. Tendencia secular: asociada a una mejora general en las condiciones de vida de la sociedad.

Evaluación del desarrollo psicomotor

La evaluación del incremento de capacidades neuromotoras, cognitivas y psicosociales de un niño es compleja y necesita seguimiento, para lo cual se deben conocer los principales hitos evolutivos de cada edad. No obstante, hay que considerar que estos cambios evolutivos no siguen un orden estricto ni son rígidos u homogéneos, dado que dependen en buena parte del entorno. Estas pautas o hitos del desarrollo son simplificaciones de una serie de pequeñas conductas y habilidades acumulativas, y las edades asociadas a cada uno de ellos son usualmente un punto medio, es decir, la mitad de todos los niños logran ese hito una edad menor y la otra mitad adquiere la destreza a una edad mayor.

0 a 3 meses

Durante este período prevalecen los reflejos y reacciones arcaicas, involuntarios, determinado por el nivel subcortical cerebral. Cuando el bebé no se encuentre durmiendo intentará alimentarse, por lo cual sus reflejos principales serán el de búsqueda y el de succión. Otros reflejos comunes en

esta etapa son el llamado *reflejo tónicocervical asimétrico* o *postura del esgrimista* (extensión de los músculos de la mitad del cuerpo hacia su cara), el reflejo de presión palmar (se cierra la palma apenas roza algún objeto), y los reflejos de presión plantar, liberación de orificios, de Moro, cócleo palpebral y de ojos de muñeca. El niño se comunica mediante el llanto, aunque hacia el final del período logra realizar algunos sonidos (*ajó*). Presenta una visión pobre, sin binocularidad, llegando a ver hasta 20-30 cm de distancia, puede escuchar y se sobresalta con sonidos fuertes. Hacia el fin del trimestre logra el sostén cefálico y rotar su cabeza siguiendo un objeto con la vista. Pierde su postura asimétrica y pierde la sonrisa refleja (sonrisa de ángel) para comenzar con la sonrisa social ante un estímulo como la sonrisa materna.

3 a 6 meses

El bebé usa la boca como forma de conexión y exploración del ambiente, por lo que se lleva constantemente su mano y cualquier objeto allí, chupándose los dedos y objetos. Al comienzo toma los objetos moviendo todo el brazo, luego solo la mano o dedos. En este momento comienza a interesarse más por su entorno, especialmente por los rostros de los demás, emitiendo risas y sonidos como respuesta a su madre. Los reflejos arcaicos van desapareciendo casi por completo, y comienza a tocar su cuerpo, llevar ambas manos a la boca y realizar la presión palmar tomando objetos de manera voluntaria. Boca abajo puede apoyarse en los antebrazos y elevar parte del torso y su cabeza. En cuanto a los sentidos reconoce la voz, olor y contacto de su madre, sonrío y sigue objetos de interés con la vista. Hacia finales del período puede rodar, tocarse las rodillas y pies, y sentarse brevemente apoyando sus manos por delante. Puede cambiar de mano un objeto, distinguir entre conocidos y extraños y repite sonidos de adultos o algunas sílabas.

6 a 9 meses

El niño avanza en su conducta social, anticipando las situaciones familiares y reaccionando de manera distinta ante conocidos y extraños. Reconoce su nombre reaccionando con sonrisas o gestos hacia el final del trimestre. Reconoce el nombre de los familiares más cercanos. Se vuelve más activo, sentándose sin apoyo y utilizando las manos para tomar objetos cercanos y manipularlos. Hacia el 9° mes comenzará a intentar desplazarse cuando está boca abajo, y puede pivotar sobre su abdomen. Comienza a usar el lado cubital de la mano para tomar objetos (pinza inferior), utiliza su dedo índice para investigar y hacia el final del período golpea dos objetos entre sí. Hacia el 7° mes puede encontrar un objeto parcialmente escondido, hacia el 9° mes lo encuentra, aunque esté completamente escondido bajo un paño.

9 a 12 meses

Durante esta etapa el niño entiende ordenes simples como “no” y podrá decir algunas palabras como “mamá” y “papá”, imita gestos (“chau”) y puede entregar o tomar objetos cuando se le ofrece o se le pide. Toma objetos pequeños con la punta de los dedos índice y pulgar (pinza digital). Si tiene

un juguete en cada mano deja uno de ellos si se le ofrece un tercero. Puede gatear y pararse sujetándose de algo para dar pasos laterales sosteniéndose con las manos, siendo capaz de agacharse para tomar un juguete. Puede resolver problemas repitiendo estrategias que le dieron resultado (encontrar un objeto que está oculto bajo un paño, tirar de un mantel para alcanzar un objeto lejano).

12 a 15 meses

El niño adquiere muchas destrezas motoras: gatea, se mantiene de pie tomado de muebles y se sienta solo. Utiliza el índice y el pulgar para tomar objetos (pinza fina) y puede meter y sacar cosas de un recipiente. Logra imitar gestos y sonidos, intenta vestirse y desvestirse solo, puede pronunciar otras palabras y comprende el significado de algunas proposiciones como “tomá” o “dame”.

15 a 18 meses

El niño aprende a caminar por sus propios medios, puede decir tres o más palabras con sentido y señala con el dedo cuando quiere algún objeto. Juega por períodos más prolongados solo, no compartiendo el juego sus pares, aunque estén en el mismo lugar (juego paralelo). Mejora la coordinación, siendo capaz de poner y sacar objetos pequeños en frascos pequeños. Garabatea en forma espontánea, experimentando todo el tiempo con su entorno.

18 meses a 2 años

Durante esta etapa adquiere definitivamente la marcha rápida, se pone de pie solo y patea una pelota sin caerse. Hacia el final del segundo año de vida puede correr, saltar, subir y bajar escaleras solo y caminar hacia atrás. Puede construir una torre de 3 o 4 cubos y llegar a los 6 cubos hacia el final del período., además de poder roscar y desenroscar tapas. Usa la “jerga”, dice entre 8 a 10 palabras, comprende órdenes sencillas, señala dos o tres partes del cuerpo y dos o tres imágenes familiares, para al finalizar la etapa pudiendo asociar dos o tres palabras para formar una frase. Repite lo que escucha, dice “no” y “sí”, responde a preguntas, usa cuchara y vaso, y ayuda a vestirse y desvestirse. Realiza juegos imaginativos y de imitación de acciones domésticas y cerca del final de la etapa juega con otros niños, intenta comer solo, lavar y secarse las manos.

2 a 3 años

En cuanto a la motricidad el niño puede pararse en un pie, saltar, bailar e intenta trepar. Hace trazos sencillos, puede arrojar una pelota y pasar las páginas de un libro de a una por vez. Presta mayor atención a su entorno, aunque preserva un pensamiento egocéntrico, restringido a su experiencia. Posee memoria autobiográfica. En cuanto al lenguaje, combina hasta tres palabras, pregunta por el nombre de las cosas, incorpora lentamente preposiciones, conjunciones, artículos y tiempos verbales. Cumple secuencia de órdenes y sigue normas sencillas en un juego. Diferencia el propio yo del de los demás y se interesa por el estado afectivo de los demás. Juega con amigos y comienza

el juego socio-dramático (jugar al médico, al vendedor), aunque prefieren jugar con niños del mismo sexo. Adquiere hábitos como vestirse, limpiarse y ducharse.

3 a 4 años

Durante este periodo pueden bailar siguiendo el ritmo, saltar hasta 30-40 cm de longitud, andar en triciclo, moldear plastilina, tomar el lápiz correctamente, colorear respetando límites y hacer dibujos sencillos. Reconocen el significado arbitrario de símbolos (números), aprenden entre 5 a 9 palabras por día, y pregunta por el funcionamiento de diversos objetos o fenómenos de su entorno. Comprende ciertas jerarquías (madre-padre-seño / hijo-alumno).

4 a 6 años

Puede girar sobre sí mismo sin perder el equilibrio, andar en bicicleta, picar una pelota, lanzar un objeto con precisión y realizar dibujos más elaborados. Comienza a poder tener perspectivas diferentes a la suya (que otro niño no sepa algo, aunque el sí). Aprende los conceptos de preferencias, posesiones y rasgos físicos (“*me gustan las galletas*”, “*tengo el pelo negro*”). Alcanza un léxico de 8000 palabras. Sienten curiosidad por el cuerpo y la sexualidad y el nacimiento de los bebés. Surgen los deseos de ayudar en las labores de los adultos a la vez que aparecen miedos nocturnos, a monstruos, animales, etc.

6 a 8 años

Durante este período el niño pasa del estadio global y sincrético al de la diferenciación y análisis. Forma su propia imagen corporal a través de la interacción yo-objetos-otros, usa estrategias de memoria, y realiza tareas de reversibilidad, es decir, volver las cosas a un estado inicial conocido para solucionar un problema. Desarrolla las posibilidades de control postural y respiratorio y logra independencia de los segmentos corporales. Organiza y estructura el espacio y el tiempo, integrando experiencias personales, adquiere una independencia brazo-mano y coordinación y precisión óculo-manual fundamental para los aprendizajes de lectoescritura. Adquiere repertorios básicos de lectoescritura y cálculo. Valora la amistad como ayuda y apoyo unidireccional y comprende a la autoridad como mayor poder físico y social. Aprende el funcionamiento social, exigencias y reglas, comprende el reparto equitativo y busca reconocimiento de pares.

8 a 12 años

Logra razonar por analogía, y llega a un autoconcepto basado en capacidades y conductas propias (“soy rápido” “soy buen compañero”). La amistad está basada en la reciprocidad instrumental, y entiende a la autoridad como ligada a otras habilidades (“el médico cuida nuestra salud”). A los 9

años logra que los movimientos sean más armónicos, precisos y seguros. Puede estructurar el espacio y el tiempo y logra precisión en lanzamientos, saltos eficaces y resistencia en esfuerzos de larga duración.

12 años a adultez

Logra un mayor tiempo de relación y temas de conversación con pares, así como una empatía con situaciones de mayor abstracción (problemas por el cambio climático, hambre en el mundo). La amistad pasa a basarse en la reciprocidad y la confianza mutua, reforzando el sentimiento de pertenencia a su grupo. Comienza las primeras relaciones de pareja, iniciando las conductas sexuales. Muestra cambios en la relación con la autoridad (padres, profesores), presentando conductas rebeldes para diferenciarse de ellos.

Técnicas de evaluación

Entre estas podemos encontrar la observación directa, encuestas a los padres y las llamadas pruebas de pesquisa o screening y escalas del desarrollo. Las pruebas de pesquisa tienen como finalidad detectar rápida y sencillamente posibles problemas en el proceso madurativo, debiendo ser consistentes, válidas, socialmente aceptables, rápidas, simples y de bajo costo, incluyendo además de las pruebas para el niño, encuestas para sus padres. Las pruebas son administradas por el observador previamente entrenado en ellas, siendo las más conocidas a nivel mundial las de Denver, CAT/CLAMS y BINS. En nuestro país existe desde el 2004 la Prueba Nacional de Pesquisa (PRUNAPE), con el objetivo de detectar enfermedades que representen un problema de salud importante. Posteriormente se lanzó una versión e formato aplicación para dispositivos móviles para facilitar el desarrollo de la PRUNAPE en estudios de campo.

El equipo para realizar la PRUNAPE está compuesto por un manual técnico, un formulario de aplicación y una caja de materiales (botella de plástico transparente, cubos de madera, lápiz, hojas de papel, rompecabezas de dos piezas, entre otros). En el formulario de aplicación encontramos en el eje vertical 79 pautas correspondientes a la motricidad fina, motricidad gruesa, área personal social y área del lenguaje, mientras que en el eje horizontal las edades de 0 a 6 años. Las pautas se encuentran graficadas mediante barras horizontales que representan los percentilos 25, 50, 75 y 90, expresando el porcentaje de niños normales que a la edad del niño evaluado cumplen la pauta de desarrollo. La modalidad de evaluación comienza con la determinación de la edad digital del menor, a partir de la cual se dibuja una línea vertical sobre la escala del formulario, quedando delimitadas dos tipos de pautas: aquellas cuyo borde derecho (percentil 90) se encuentran completamente a la izquierda de línea (pautas tipo A), y las que son atravesadas por la línea en el área sombreada de la barra (percentiles 75 a 90) (pautas tipo B) (Fig. 8.10).

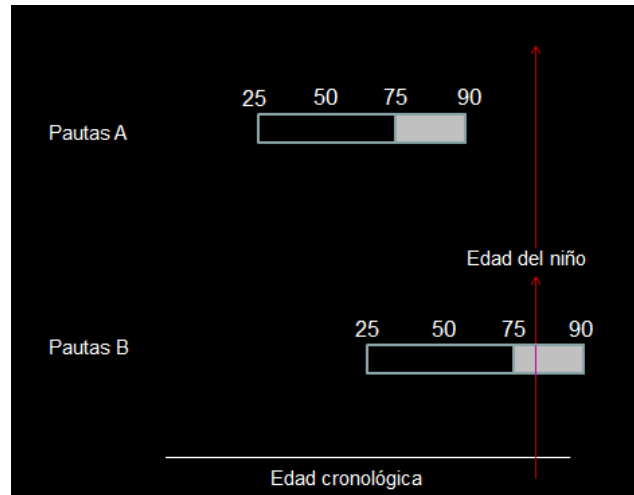


Figura 8.10. Ejemplo de pruebas A y B en la PRUNAPE

Luego se evalúa el cumplimiento de todas las pautas atravesadas por la línea, el incumplimiento de una pauta A es de mayor riesgo que el de una pauta B, ya que las primeras son aprobadas por más del 90% de la población general. Se califica como normal al niño que aprueba todas las pautas A o que fracasa en no más de una pauta B. Si el niño no pasa la prueba de pesquisa se entiende como sospechoso de padecer un trastorno del desarrollo y se le realizan evaluaciones y exámenes más profundos y específicos.

Referencias

- AlQahtani SJ, Hector MP y Liversidge HM. 2010b. Brief communication: The London Atlas of human tooth development and eruption. *Am J Phys Anthropol* 142(3):481-490.
- Avery J. y Chiego D. (2007). *Principios de Histología y Embriología bucal con orientación clínica*. Elsevier.: Madrid.
- De Luca F, y Baron J. (1999). Skeletal maturation. *The Endocrinologist* 9: 286-293.
- Demirjian A y Levesque G-Y. 1980. Sexual differences in dental development and prediction of emergence. *Journal of Dental Research* 59:1110-1122.
- García Mancuso R. 2013. *Análisis bioantropológico de restos esqueléticos de individuos subadultos. Diagnóstico de edad y sexo, validación técnico-metodológica*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/28947>
- Guías para la Evaluación del Crecimiento (2001). 2da. ed. Comité Nacional de Crecimiento y Desarrollo. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Pediatría. Cap. 5.
- Guimarey LM (1989). Crecimiento y Desarrollo Físico. Buenos Aires: Atlante.

- Guimarey LM (2008). Determinación de la Edad Ósea. Un método simple para uso clínico. Buenos Aires: *FUNDASAP*.
- Legarraja H, y Pascucci C. (1999). Desarrollo psicomotor del niño. Consideraciones generales y necesidades actuales en la Argentina. En: O'Donnel A. y Carmuega E. (Coords.) *Hoy y mañana: Salud y calidad de vida de la niñez para la niñez argentina*. Pp. 223-249. CESNI: Buenos Aires, Argentina.
- Moorrees CFA, Fanning EA y Hunt EE. (1963). Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *Journal of Dental Research* 42(6):1490-1502.
- Petrone S. (2021). *Variación morfométrica de la dentición decidua en el período fetal e infantil y evaluación de los tejidos dentarios: Influencia del sexo y la edad en una colección osteológica documentada*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de La Plata. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/130098>
- Roche A, Sun S (2003). Trends of growth and maturation. En: Roche A y Sun S (eds.): *Human Growth. Assessment and Interpretation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tanner, J.M. (1982). The potential of auxological data for monitoring economic and social well-being. *Social Science History*, 6(4), 571-581.
- Ubelaker DH. (1987). Estimating age at death from immature human skeletons: an overview. *J Forensic Sci* 32(5):1254-1263.
- Vericat A. (2014). *Trastornos inaparentes del desarrollo psicomotor en niños de mediano riesgo neonatal egresados de una unidad de cuidados intensivos neonatales*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/44974>

Referencias bibliográficas

- Fig. 8.1, 8.4, 8.6 Autora: Laura Blanco
- Fig. 8.2 Autora: Laura Blanco. Modificada de Greulich WW, Pyle SI. (1959) *Radiographic atlas of skeletal development of the hand and wrist*, 2nd ED. Stanford University Press.
- Fig. 8.5 Autora: Laura Blanco. Modificada de Avery J. y Chiego D. (2007). *Principios de Histología y Embriología bucal con orientación clínica*. Elsevier:: Madrid.
- Fig. 8.6, 8.7 y 8.8 Autora: Laura Blanco. Modificada de <https://centrosequoia.com.mx/aprende-del-crecimiento-infantil/etapas-del-desarrollo-de-tanner/>
- Fig 8.3 y 8.10 Autor: Marcos Plischuk

CAPÍTULO 9

El crecimiento postnatal

Fabián A. Quintero

El crecimiento normal

El término "crecimiento normal" se refiere a un patrón de desarrollo físico que se encuentra dentro de los rangos considerados típicos para la población en general. Al evaluar el crecimiento de un individuo, los médicos y profesionales de la salud comparan sus medidas con las curvas de crecimiento estándar, basada en datos recopilados de estudios que analizan el crecimiento de una amplia muestra de la población. Estos estudios establecen curvas de crecimiento que representan las medidas promedio de talla, peso, perímetro cefálico, entre otros parámetros, para cada grupo de edad y sexo.

Si las medidas del individuo se encuentran dentro de los rangos considerados normales, se considera que tiene un crecimiento normal. Sin embargo, si las medidas se desvían significativamente de los estándares, puede ser indicativo de un crecimiento anormal o de la presencia de alguna condición biológica o ambiental subyacente.

Es importante destacar que el crecimiento normal puede variar entre diferentes poblaciones. La variación en el crecimiento normal entre diferentes poblaciones es el resultado de una combinación de factores genéticos, nutricionales, socioeconómicos, ambientales y adaptativos. Como ejemplo, las poblaciones que viven en altitudes elevadas pueden tener adaptaciones fisiológicas que les permiten enfrentar la disminución del oxígeno atmosférico, lo que puede afectar su crecimiento en estatura. Las diferencias en la disponibilidad y calidad de los alimentos, así como las prácticas alimentarias específicas de cada cultura también pueden ser factores que condicionan el crecimiento. Estos factores interactúan de manera compleja y dan como resultado patrones de crecimiento específicos para cada población por lo cual suele haber discusiones acerca de si utilizar referencias locales o internacionales para evaluar la normalidad del crecimiento.

Las referencias locales tienen ventajas en términos de relevancia cultural, precisión y aplicabilidad a la población específica, y facilita la gestión de la salud local. Sin embargo, tiene desventaja en términos de comparabilidad con otras poblaciones, lo que trae dificultades tanto para la investigación científica como para la aplicación y monitoreo de prácticas y programas regionales e internacionales

Canalización del crecimiento. La tendencia a conservar un camino de crecimiento

Los organismos vivos, durante el desarrollo muestran la tendencia a recomponerse de las lesiones o anomalías ocurridas en etapas anteriores, compensación que puede ser completa o incompleta dependiendo del periodo y del momento de la anomalía. La canalización del crecimiento, también conocida como canalización del desarrollo, es la capacidad inherente que tienen los seres vivos para seguir una trayectoria de crecimiento relativamente estable a lo largo del tiempo, a pesar de las desviaciones provocadas por factores ambientales.

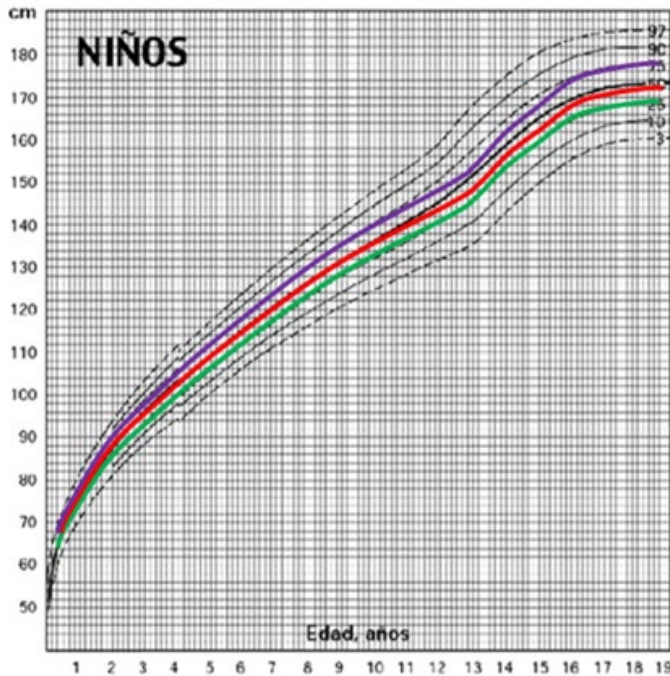
Para entender más profundamente este concepto, vamos a introducirnos en un par de nociones que permiten explicar esta capacidad.

El primer concepto es el de Homeostasis, definido por Walter Cannon en 1926 basándose en propuestas teóricas de Claud Bernard. La homeostasis es una propiedad de los organismos vivos que consiste en su capacidad de mantener las propiedades del medio interno estables, a partir de un conjunto de sistemas de control (mecanismos de autorregulación). Esto implica regular y equilibrar diversos procesos fisiológicos, como la temperatura corporal, equilibrio de líquidos y electrolitos, PH sanguíneo, presión arterial, entre otros, dentro de rangos estrechos. La homeostasis es esencial para el funcionamiento saludable y normal del organismo.

El concepto de homeostasis sirve para definir variables simples en organismos adultos. Sin embargo, un sistema en desarrollo está, por definición, siempre cambiando en el tiempo, moviéndose a lo largo de una trayectoria de tiempo definida, desde una etapa inicial, como un óvulo fertilizado, a través de varias etapas posteriores hasta la edad adulta y finalmente la senescencia. La regulación que ocurre en tales sistemas es una regulación que no regresa a un equilibrio estable inicial, como en la homeostasis. Para esto Waddington en 1940 cuñó el concepto de homeorresis, que explica la capacidad que tienen los sistemas dinámicos que regresan a una trayectoria, a diferencia de los sistemas que regresan a un estado particular. En lugar de mantener un estado estático, los organismos se adaptan y se ajustan continuamente para alcanzar su forma y función óptimas. La homeorresis es la propiedad de los organismos de mantener el curso normal de los procesos ontogenéticos y fisiológicos. Esto permite explicar algunas observaciones realizadas sobre los procesos de crecimiento. Si se hace el seguimiento de la trayectoria de crecimiento en talla de diferentes niños y niñas, se podrá observar que dentro de la distribución percentilar de talla, cada uno va a recorrer un camino en particular. Si las condiciones ambientales y biológicas son adecuadas esos caminos estarán dentro del patrón normal.

Durante la etapa de crecimiento, existen períodos críticos en los cuales el organismo es especialmente sensible a los estímulos tanto internos como externos. Estos estímulos pueden incluir factores genéticos, nutrición, salud, hormonas y otros aspectos ambientales. La canalización del crecimiento

implica que, a pesar de la influencia de estos factores, el organismo sigue una trayectoria de crecimiento dentro de ciertos límites y rangos normales.



La canalización del crecimiento se evidencia en la estatura, donde los individuos tienden a seguir patrones de crecimiento similares a lo largo de su infancia y adolescencia (Figura 2). Sin embargo, es importante destacar que la canalización del crecimiento no implica que todos los individuos crezcan exactamente de la misma manera (Gráfico 2). Existen variaciones individuales dentro de los rangos normales y las influencias genéticas y ambientales pueden resultar en diferencias en la estatura final alcanzada.

Figura 2. En color, posibles trayectorias de crecimiento en estatura para diferentes niños durante su crecimiento
 Autor: Fabián Quintero (LINOA-FCNyM) Elaboración en base a growthcharts / CDC Autor: Fabián Quintero (LINOA-FCNyM).

Recanalización del crecimiento (Catch-up)

Los individuos que experimentan una desaceleración o retraso en su crecimiento durante un período específico pueden tener la capacidad de alcanzar los valores esperados con respecto a su trayectoria de crecimiento normal. El catch-up growth (recuperar un atraso), se refiere a un fenómeno en el cual los individuos que han experimentado una restricción en el crecimiento, ya sea por factores nutricionales, enfermedades, privación emocional o condiciones socioeconómicas desfavorables, tienen la capacidad de recuperar su crecimiento y acelerar su velocidad de crecimiento para alcanzar su potencial genético y su trayectoria de crecimiento normal. La canalización del crecimiento está relacionada con el catch-up en el sentido de que la trayectoria de crecimiento normal y preestablecida puede permitir que los individuos que han experimentado un retraso o restricción en el crecimiento se recuperen y alcancen su estatura esperada (Gráfico 3). La canalización del crecimiento proporciona un marco de referencia para evaluar si un individuo en proceso de catch-up de crecimiento se encuentra dentro de los rangos normales esperados para su grupo de edad y género. Es importante destacar que la capacidad de catch-up growth puede variar dependiendo de diversos factores, como

la gravedad y duración de la restricción en el crecimiento, la edad en la que ocurre, la disponibilidad de nutrición adecuada y otros factores individuales y ambientales (Figura 3).

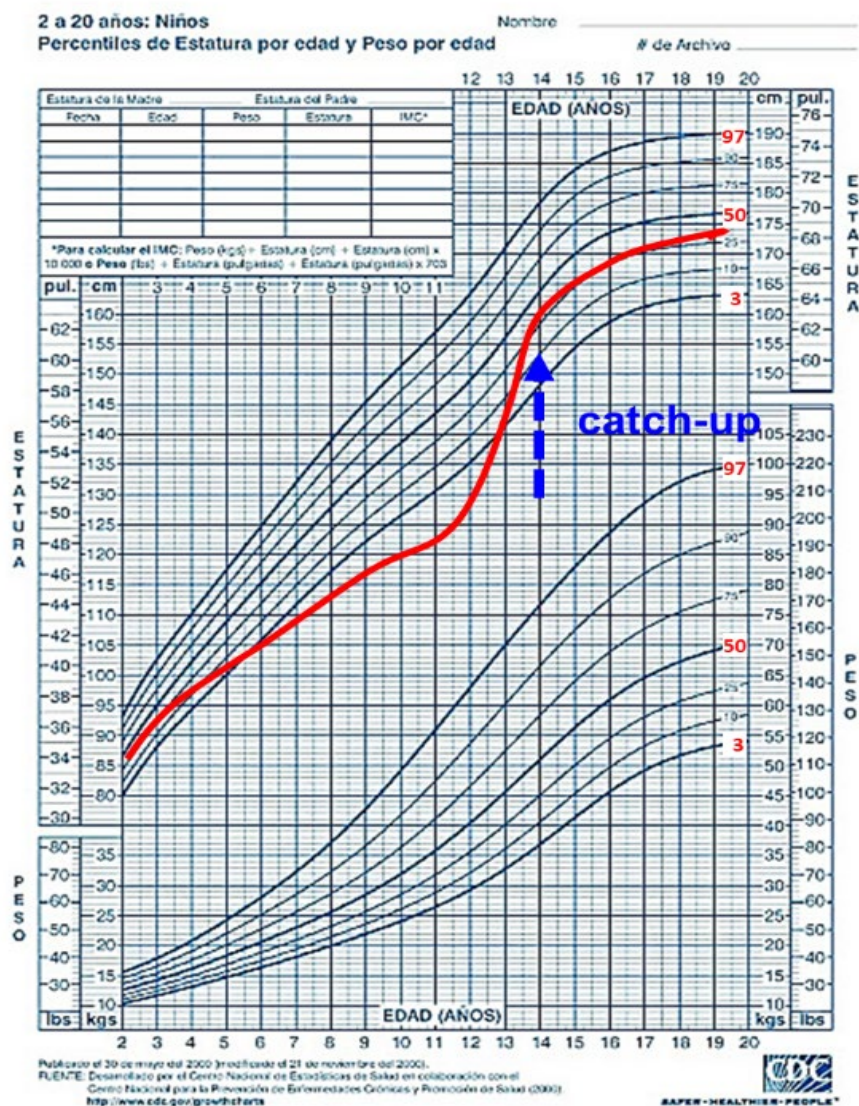


Figura 3. En color rojo, trayectorias de crecimiento en estatura de un niño con retardo de crecimiento y posterior recuperación (catch-up). En azul se muestra el momento de recuperación. Autor: Fabián Quintero (LINOVA-FCNyM) Elaboración en base a growthcharts / CDC

Algunas personas pueden tener una mayor capacidad para lograr el catch-up growth y alcanzar su potencial de crecimiento normal, mientras que otras pueden experimentar dificultades en su recuperación.

En un breve resumen, los conceptos de homeostasis, homeorresis y canalización del crecimiento están interrelacionados y contribuyen a la adaptación y supervivencia de los organismos en su entorno. La homeostasis se refiere al mantenimiento de las condiciones internas estables y óptimas para el funcionamiento saludable de los organismos. Por otro lado, la homeorresis y la canalización

del crecimiento se refieren a la capacidad de los organismos para mantener patrones fisiológicos funcionales y una trayectoria de crecimiento y desarrollo relativamente estable y constante, incluso en presencia de variaciones y perturbaciones ambientales.

Factores de crecimiento intrínsecos y extrínsecos

Los factores de crecimiento se dividen en factores intrínsecos y factores extrínsecos. Estos factores se refieren a influencias que pueden afectar el desarrollo y crecimiento de un organismo. Esta distinción es útil para comprender y analizar las diferentes influencias que afectan el crecimiento y desarrollo de un organismo. Los factores intrínsecos están más directamente relacionados con la biología y genética del organismo, mientras que los factores extrínsecos reflejan la interacción entre el organismo y su entorno.

Factores intrínsecos

Los factores intrínsecos son todos aquellos asociados a las características internas y biológicas del organismo. Incluyen aspectos tales como los genéticos, endocrinos, metabólicos, mecanismos celulares y fisiológicos entre otros procesos biológicos que son inherentes al organismo y que influyen en el crecimiento y desarrollo de forma compleja. Por ejemplo, la predisposición genética de una persona puede influir en su estatura final, pero la producción de hormonas de crecimiento también puede regular el ritmo de crecimiento durante la pubertad y los procesos metabólicos pueden afectar la utilización de nutrientes y energía para el crecimiento.

Los genes heredados de los padres contienen información que determina características físicas y patrones de crecimiento que influyen en aspectos como la estatura, la estructura ósea, la densidad muscular, entre otros. Las variaciones e interacciones entre los genes pueden llevar a diferencias individuales en el crecimiento.

Por otra parte, existe un control hormonal asociado al crecimiento normal. Las hormonas son mensajeros químicos producidos por diversas glándulas del cuerpo que regulan el crecimiento y desarrollo. Por ejemplo, la hormona del crecimiento (GH) secretada por el lóbulo anterior la hipófisis (adenohipofisis), estimula el crecimiento de los tejidos y órganos, así como la división celular. Otras hormonas, como las hormonas tiroideas, las hormonas sexuales (estrógenos y testosterona) y la insulina, también juegan roles importantes en el crecimiento y desarrollo.

Como se mencionó precedentemente, también existen mecanismos celulares y fisiológicos, los cuales están involucrados en los procesos de crecimiento y desarrollo a nivel celular y de tejidos. Estos incluyen la proliferación celular, la diferenciación celular, la síntesis y degradación de proteínas, la formación de tejidos y órganos, la mineralización ósea y muchos otros procesos bioquímicos y metabólicos. Estos mecanismos están regulados por una compleja red de señales y vías de señalización dentro del organismo, entre las cuales se encuentran las hormonas.

Existen varios genes conocidos que desempeñan un papel fundamental en la regulación del crecimiento. Por ejemplo, los genes del factor de crecimiento similar a la insulina (IGF1) y de la hormona del crecimiento (GH) están involucrados en el crecimiento óseo y el desarrollo muscular.

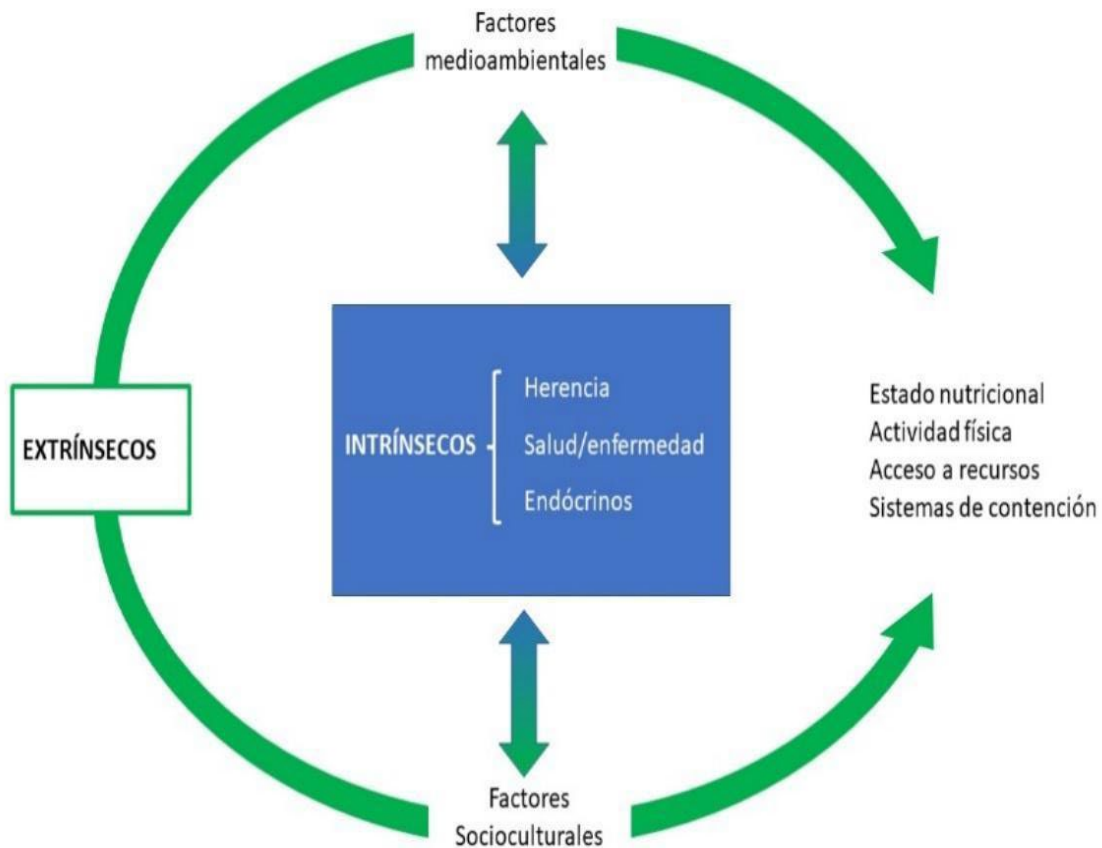
Aunque los genes proporcionan una base genética para el crecimiento y desarrollo, la expresión génica puede ser modificada por la plasticidad genética. Esto significa que la expresión de ciertos genes puede cambiar en respuesta a las condiciones ambientales o los estímulos durante el desarrollo, permitiendo una mayor adaptabilidad.

Factores extrínsecos

Se entiende por factores extrínsecos a todos aquellos que se relacionan con las influencias ambientales externas que rodean al organismo. No se limitan únicamente a las influencias ambientales físicas, como la nutrición y la exposición a sustancias químicas, sino que también abarcan aspectos sociales, culturales y de acceso a recursos. El entorno socioeconómico, la calidad del cuidado y crianza, la nutrición y las condiciones ambientales en general son factores extrínsecos que afectan el crecimiento y desarrollo al proporcionar o limitar los recursos y condiciones necesarios para un crecimiento óptimo. El acceso a recursos básicos, como alimentos nutritivos, atención médica, educación y vivienda segura, puede tener un impacto significativo en el crecimiento y desarrollo de una persona. La falta de acceso a estos recursos puede limitar las oportunidades para un crecimiento óptimo. También resulta de importancia el entorno cultural y social en el que se encuentra una persona ya que pueden influir en su crecimiento y desarrollo. Las prácticas culturales, las normas sociales, las creencias y los valores pueden afectar la alimentación, la actividad física, la crianza y otros factores relacionados con el crecimiento. La actividad física, por ejemplo, influye significativamente en el crecimiento y desarrollo. La falta de oportunidades para participar en actividades físicas adecuadas puede afectar negativamente el desarrollo muscular, la salud ósea y otros aspectos del crecimiento. También los sistemas sociales de contención, como la familia, la comunidad y el apoyo social, pueden influir en el crecimiento y desarrollo de un individuo. Un entorno familiar y social saludable y de apoyo puede proporcionar la estructura y los recursos emocionales necesarios para un crecimiento saludable. Es importante considerar estos factores extrínsecos en el análisis del crecimiento y desarrollo de los individuos, ya que pueden tener un impacto significativo en su bienestar y en su capacidad para alcanzar su potencial de crecimiento máximo.

Es importante destacar que los factores intrínsecos y extrínsecos interactúan entre sí y pueden influenciarse mutuamente para determinar el resultado final del crecimiento y desarrollo de un organismo (Figura 1). La genética establece las bases estructurales para la confección de proteínas, pero la expresión de los genes y el funcionamiento de los mecanismos biológicos pueden ser influenciados por factores extrínsecos, como la nutrición, el estrés y el entorno ambiental.

Figura 1. Factores intrínsecos y extrínsecos que al desarrollo y crecimiento de un organismo



Los determinantes nutricionales del crecimiento

Hemos explicado en capítulos previos que el crecimiento es un aumento de tamaño y masa de los constituyentes del cuerpo. La única forma en que esto se puede lograr es a partir de la disponibilidad de materia y energía proveniente del medio ambiente que denominamos nutrientes.

Existen varios tipos de nutrientes que categorizamos según sus propiedades y funciones. Los macronutrientes (hidratos de carbono, proteínas y lípidos) que necesitamos en grandes cantidades y nos aportan energía, los micronutrientes (vitaminas y minerales) que necesitamos en pequeñas cantidades y no nos aportan energía y el agua, un componente que muchas veces no es incluido dentro de los nutrientes, pero resulta indispensable (Tabla 1).

1- Macronutrientes

Proteínas

Las proteínas son fundamentales para la construcción o reparación de tejidos, el transporte de sustancias y la catalización de reacciones químicas dentro de los organismos vivos y la producción de energía. Existen una cantidad inmensa de proteínas, pero haciendo una generalidad se las puede clasificar de acuerdo con ciertas funciones biológicas.

Las proteínas estructurales forman parte de las estructuras celulares y extracelulares. Proteínas como el colágeno, la queratina y la actina son fundamentales para la estructura y resistencia de los tejidos del cuerpo. El colágeno, por ejemplo, proporciona elasticidad y fortaleza a la piel, los tendones y los huesos. La miosina y la actina son esenciales para la contracción muscular. Estas proteínas interactúan para permitir el movimiento y la función muscular. Hay otras proteínas que se encargan de transportar sustancias de un lugar a otro del organismo. Como ejemplo, las lipoproteínas ayudan en el transporte de lípidos en el organismo, mientras que la hemoglobina se encarga de transportar moléculas de oxígeno y dióxido de carbono en la sangre.

Las funciones de las proteínas son muy diversas y necesarias en los organismos. Un ejemplo de esta complejidad puede verse en las proteínas de las membranas celulares, las cuales son muy variadas y tienen funciones tales como el transporte de sustancias, la recepción de señales hormonales y la adhesión y reconocimiento celulares.

Hidratos de carbono (Carbohidratos)

Los carbohidratos, por otra parte, son una fuente esencial de energía y desempeñan un papel en la estructura celular y en la síntesis de otros compuestos por lo cual tienen un papel importante en la dieta humana. Se encuentran en alimentos vegetales como cereales, granos, frutas, verduras y también en productos lácteos. Cuando se consumen, se descomponen en monosacáridos, siendo la glucosa el más importante ya que es utilizada por las células para obtener energía. La glucosa puede utilizarse de inmediato como combustible o almacenarse en forma de glucógeno en el hígado y los músculos para su uso posterior.

Lípidos

Los lípidos, moléculas insolubles en agua (hidrofóbicas) pero solubles en solventes orgánicos, tienen como característica metabólica la de ser una fuente concentrada de energía ya que rinden el doble de energía que las proteínas y los carbohidratos por unidad de peso. También desempeñan un papel importante en la absorción de vitaminas liposolubles, la protección de órganos vitales y el aislamiento térmico. Se encuentran principalmente en alimentos vegetales y animales como aceites, mantequilla, carne grasa, nueces y semillas. Se componen principalmente de ácidos grasos y pueden ser clasificados en grasas saturadas e insaturadas. Se almacenan en forma de grasa en nuestro cuerpo, se encuentran formando todas las membranas celulares.

2- Micronutrientes

Los micronutrientes son compuestos esenciales que se encuentran en menor proporción que los macronutrientes en los organismos, pero son igualmente importantes para el funcionamiento adecuado del cuerpo. Estos nutrientes son necesarios en cantidades pequeñas, pero desempeñan roles vitales en numerosos procesos metabólicos y fisiológicos. Participan en procesos metabólicos, como la liberación de energía de los alimentos. Actúan como cofactores en reacciones enzimáticas, facilitando las reacciones químicas necesarias para el metabolismo de los nutrientes. También participan en la formación y reparación de tejidos, como la piel, los huesos y los músculos y contribuyen al

mantenimiento de la integridad de las membranas celulares. Son también importantes en el funcionamiento del sistema inmunológico por cuanto ayudan a fortalecer las defensas del organismo contra infecciones y enfermedades, y favorecen una respuesta inmunitaria adecuada.

Asimismo, algunos micronutrientes son sustratos para sintetizar hormonas y otros son componentes necesarios para la actividad de las enzimas. Por ejemplo, la vitamina B6 (piridoxina) actúa como coenzima en una amplia variedad de reacciones enzimáticas relacionadas con el metabolismo de los aminoácidos. Los minerales no funcionan directamente como coenzimas, pero desempeñan un papel esencial en la actividad enzimática y en muchas reacciones metabólicas del organismo ya que actúan como cofactores o componentes estructurales de enzimas. Es importante tener en cuenta que tanto la deficiencia como el exceso de micronutrientes pueden tener consecuencias negativas para la salud. Una deficiencia de micronutrientes puede llevar a enfermedades carenciales, como el escorbuto, debido a la deficiencia de vitamina C, esencial para la síntesis de colágeno. Cuando hay deficiencia de vitamina C, la síntesis de colágeno se ve afectada, lo que puede llevar a una serie de problemas de salud.

Por otro lado, un exceso de ciertos micronutrientes, como por ejemplo el caso de las vitaminas liposolubles como las vitaminas A, D, E y K, puede tener efectos negativos en el organismo. A diferencia de las vitaminas hidrosolubles, que se disuelven en agua y se eliminan fácilmente a través de la orina, las vitaminas liposolubles se almacenan en los tejidos adiposos y en el hígado, lo que puede llevar a una acumulación excesiva en el cuerpo. Un exceso de vitamina A, por ejemplo, puede causar toxicidad. Los síntomas pueden incluir náuseas, mareos, dolor de cabeza, pérdida de apetito, pérdida de cabello, cambios en la piel (sequedad o descamación), debilidad ósea y daño hepático. Por lo tanto, es fundamental mantener una dieta equilibrada y variada que proporcione una adecuada ingesta de vitaminas y minerales.

Las vitaminas se encuentran en alimentos como frutas, verduras, lácteos, carnes y granos, mientras que los minerales se encuentran en productos lácteos, carne, pescado, frutos secos, legumbres y verduras de hoja verde. Al elegir alimentos de diferentes grupos y seguir una dieta equilibrada, se puede asegurar una ingesta adecuada de micronutrientes para mantener una buena salud y funcionamiento del organismo.

Tabla 1. Principales macronutrientes y micronutrientes detallando sus fuentes y funciones principales. Autor: Fabián Quintero (LINOA-FCNyM).

Micronutriente		Fuentes de alimentos	Funciones Principales
Vitamina A		Frutas, verduras, huevo, hígado, leche materna	Antioxidante. Cumple funciones en la visión, crecimiento de los huesos, aparato reproductivo, sistema inmune y piel.
Grupo B: B1 (tiamina), B2 (riboflavina), B3 (niacina), B5 (ácido pantoténico), B6 (pyridoxina), B7 (biotina), B9 (folato), B12 (cianocobalamina).		Carnes, vísceras de animales, frutas, verduras, frutos secos, legumbres, lácteos, leche materna, huevos, pescado, marisco,	Procesos metabólicos del cuerpo, crear glóbulos rojos, reproducción de células.
Vitamina C		Frutas mayormente cítricas , pimientos rojos y verdes y kiwi y verduras	Es necesaria para el crecimiento y desarrollo normales. Necesaria para el crecimiento y reparación de tejidos en todas las partes del cuerpo.
Vitamina D		Grasa de los lácteos y aceite de pescado	Juega un papel importante en los sistemas nervioso, oseo, muscular e inmunitario. Puede obtenerse a través de la piel (exposición al sol), de la dieta y de suplementos
Vitamina E		Frutos secos, verduras de hoja verde, legumbres, aceite vegetal, yema de huevo, cereal	Potente antioxidante, producción de glóbulos rojos
Vitamina K		Leche de vaca, verduras, hortalizas, legumbres	Ayuda a la correcta coagulación,
M i n e r a l e s	Calcio	Lácteos, legumbres, frutos secos, verduras, carne	Mantenimiento de huesos y dientes, función nerviosa
	Cobre	Frutos secos, semillas, verduras, hortalizas, mariscos, hígado	Potente antioxidante
	Cromo	Cereales, frutos secos, carne, legumbres, levadura de cerveza	Ayuda a metabolizar los azúcares
	Flúor	Verduras, hortalizas, agua potable y marina, carne, pescados en lata, marisco	Correcto mantenimiento de huesos y dientes
	Fósforo	Pescado, carne, cereales	Correcta formación y mantenimiento de los huesos
	Hierro	Legumbres, frutos secos, cereales integrales, verduras de hoja verde	Oxigenación celular
	Magnesio	Verduras, hortalizas, semillas, carne, pescado, fruta	Salud dental, ayuda al crecimiento y la formación de tejidos
	Potasio	Fruta, verdura de hoja verde, hortalizas	Crecimiento de los tejidos, síntesis de alimentos,
	Selenio	Carne, pescado, huevo, leche, cereales, moluscos	Potente antioxidante,
	Yodo	Pescado, moluscos, crustáceos, sal marina	Vital para el correcto funcionamiento
	Zinc	Huevo, carne, cereales, marisco, frutos secos	Salud de piel, cabello y uñas

Regulación hormonal del crecimiento

Los reguladores hormonales del crecimiento son moléculas que desempeñan un papel crucial en el crecimiento y desarrollo del organismo. Estas moléculas, denominadas hormonas, son producidas

por diferentes glándulas endocrinas y actúan sobre los tejidos y órganos para regular el crecimiento y la maduración. Algunas de las hormonas más importantes en el control del crecimiento son:

La hormona del crecimiento (GH) es una de las hormonas más importantes en el control del crecimiento. Es producida por la glándula hipófisis (específicamente en la adenohipófisis), se ubica en la base del encéfalo, en una estructura ósea llamada silla turca. La GH estimula la división y multiplicación de las células de todos los tejidos, especialmente en los huesos y los tejidos musculares. Esto promueve el crecimiento longitudinal del organismo, es decir, el aumento de la estatura y el desarrollo de la masa muscular. Además, la GH también desempeña un papel importante en el metabolismo de proteínas, principalmente, pero también, en lípidos e hidratos de carbono. La regulación del metabolismo y la utilización de nutrientes.

La hormona IGF-1 (Insulin-like Growth Factor 1), también conocida como factor de crecimiento similar a la insulina 1, es una hormona proteica producida principalmente en el hígado en respuesta a la estimulación de la GH, pero también, aunque en menor proporción es producida en otros tejidos, como cartílagos de crecimiento y los músculos. La principal función de la IGF-1 es estimular la síntesis de proteínas y la proliferación celular, lo que resulta en el crecimiento de los tejidos y la formación de nuevos tejidos. Es por esto que es importante durante el desarrollo físico, ya que promueve el crecimiento longitudinal de los huesos, estimulando la división y multiplicación de las células en la placa de crecimiento de los huesos largos (cartílago de crecimiento). La IGF-1 no sólo tiene una acción endocrina, también tiene una acción autocrina y paracrina.

Otras hormonas como la insulina, las hormonas tiroideas, las hormonas sexuales y el cortisol también pueden influir en el crecimiento debido a su efecto sobre el metabolismo de los glúcidos y proteínas, el desarrollo del sistema nervioso y la respuesta inflamatoria. Una visión más profunda de la regulación del crecimiento a través de las hormonas se verá en el capítulo de endocrinología del crecimiento.

Hipoprecimiento por deficiencia nutricional.

El retraso en el crecimiento puede ser causado por múltiples factores como las condiciones socioeconómicas, las enfermedades crónicas, los problemas gastrointestinales y genéticos, siendo el acceso limitado a alimentos saludables uno de los más frecuentes. El retraso de crecimiento por deficiencia nutricional se refiere a una condición en la cual el crecimiento y desarrollo físico de niños y niñas se ve afectado debido a una falta de nutrientes esenciales en su dieta. Esta deficiencia puede ser causada por una ingesta insuficiente de alimentos o una mala calidad de la dieta.

Las deficiencias nutricionales más comunes que pueden llevar al retardo del crecimiento incluyen el déficit de proteínas, energía (calorías), vitaminas y minerales clave, como hierro, zinc, vitamina A y vitamina D. Estos nutrientes son esenciales para el desarrollo normal del cuerpo, incluido el crecimiento óseo y muscular, el desarrollo del sistema nervioso y el funcionamiento adecuado de los órganos.

Por otro lado, la desnutrición compone un ciclo nocivo para la salud y el crecimiento. La ingesta inadecuada de proteínas y micronutrientes reduce la capacidad del cuerpo para combatir infecciones, lo que, a su vez, afecta negativamente el estado nutricional al prolongar los períodos de enfermedad perjudicando aún más el crecimiento. Ejemplo de esto son las enteroparasitosis, las mismas agravan el grado de desnutrición y a su vez la desnutrición favorece la infección por parásitos, al disminuir la respuesta inmune.

Cuando mejora la calidad y cantidad de nutrientes, el crecimiento a menudo se reanuda a un ritmo más rápido y más allá del ritmo normal para la edad. Esta fase de crecimiento acelerado constituye el fenómeno de recuperación del crecimiento (Catch-up), que puede ser completo o incompleto dependiendo del momento de recuperación y del tiempo transcurrido con desnutrición. Se desconocen los mecanismos exactos de recuperación del crecimiento, pero lo más probable es que el proceso de recuperación del crecimiento involucre factores tanto neuroendocrino-sistémicos como locales (placa de crecimiento). Para reanudar el crecimiento normal o iniciar un crecimiento de recuperación, un niño desnutrido debe recuperar hasta el 85 % del peso para la talla. Esto puede significar que existe una estrecha relación entre los mecanismos que regulan el peso y los que regulan el crecimiento lineal.

Factores emocionales y crecimiento. La experiencia de Widdowson.

Durante los años 1946 y 1947, después de la Segunda Guerra Mundial, Alemania se encontraba en una situación devastadora y muchos niños eran huérfanos. Se organizaron numerosos orfanatos administrados tanto por organizaciones gubernamentales y no gubernamentales para brindar cuidado y atención a los niños que habían perdido a sus padres. Estos orfanatos brindaban refugio, alimentación, educación y atención médica a los niños. Para el año 1948, cerca de la ciudad industrial en Alemania, se encontraban dos pequeños orfanatos municipales conocidos como "Bienenhaus" y "Vogelnest". Cada uno albergaba a unos cincuenta niños y niñas de entre 4 y 14 años, con una edad promedio de 8 años y 8 meses en ambos hogares. Estos niños carecían de suficiente comida, ya que solo recibían las raciones oficiales que, aunque mejoradas en comparación con años anteriores (1946 y 1947), seguían siendo insuficientes. Los niños presentaban un retraso en su altura y peso, siendo los de Bienenhaus un poco peores que los de Vogelnest. Se encomendó a Widdowson realizar un seguimiento de la talla y el peso de todos los niños, pesándolos y midiendo cada quince días durante un año. Durante los primeros seis meses, ninguno de los hogares recibiría alimentos adicionales. Sin embargo, en los siguientes seis meses, Vogelnest recibiría cantidades ilimitadas de pan adicional, mermelada extra para untar y jugo de naranja concentrado. Se había demostrado en otro orfanato que el pan suplementario promovía un excelente crecimiento. Durante ese mismo período, los niños de Bienenhaus siguieron siendo pesados y medidos como antes, pero no recibieron alimentos adicionales (Figuras 4 y 5).

Los niños eran pesados desnudos después de vaciar sus vejigas, y las mediciones siempre se realizaban a la misma hora del día, al menos cuatro horas después de la última comida. A medida que pasaron los primeros seis meses, se observó que los niños estaban ganando peso a diferentes velocidades en los dos hogares. El grupo de niños y niñas en las diversas edades debería haber ganado un promedio de aproximadamente 1,4 kg en seis meses. En Vogelnest, la ganancia promedio fue casi exactamente de 1,4 kg, mientras que en Bienenhaus fue inferior a 0,5 kg. Durante los siguientes seis meses, la situación se invirtió. A pesar de la comida extra proporcionada en Vogelnest, la tasa de crecimiento promedio fue menor que en los primeros seis meses sin alimentos adicionales. Por otro lado, en Bienenhaus, la curva de peso comenzó a aumentar rápidamente, a pesar de que los niños solo recibían sus raciones regulares (Figura 4). Esto indicaba que había otro factor en juego que contrarrestaba los beneficios del alimento adicional.

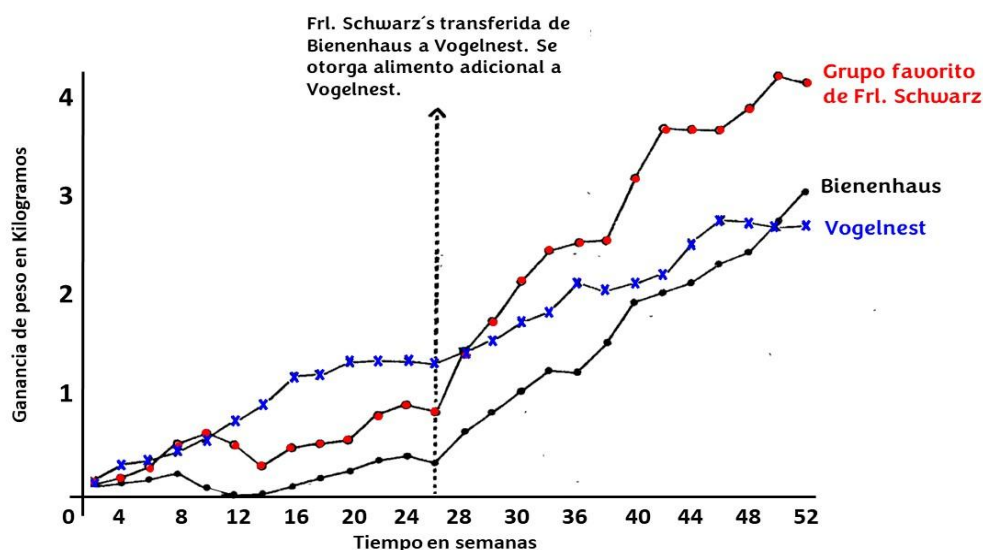


Figura 4. Curvas de crecimiento promedio en peso en los orfanatos municipales conocidos como "Bienenhaus" y "Vogelnest" durante los años 1946 y 1947. Autor: Fabián Quintero (LINOA-FCNyM). Elaboración basada en: Widdowson, E. M. (1951). *Mental contentment and physical growth. The Lancet.*

A principios de 1948, La Señora Schwarz estaba a cargo de Bienenhaus, mientras que la Señora Grun dirigía Vogelnest. Cuando se introdujo la comida adicional en Vogelnest, la Señora Grun dejó el orfanato y fue reemplazada por La Señora Schwarz. Además, la Señora Weiss asumió el cargo de Bienenhaus. La Señora Grun y la Señora Weiss eran personas alegres y afectuosas con los niños, mientras que la Señora Schwarz era más severa e intimidante, gobernando con mano dura. Los niños y el personal vivían con temor a sus reprimendas y críticas injustificadas.

Sin embargo, Fraulein Schwarz tenía sus favoritos, y cuando fue transferida de un hogar a otro, persuadió a las autoridades para que le permitieran llevar a estos ocho niños con ella. Estos niños no podían hacer nada malo y siempre se les aseguraba elogios en lugar de críticas (Su curva de

crecimiento promedio se ha trazado por separado de los demás en las figuras 4 y 5). Durante los primeros seis meses, mientras estaban en Bienenhaus, los niños ganaron más peso que los demás en el mismo hogar, y desde el día que fueron a Vogelnest y recibieron la comida adicional, comenzaron a aumentar de peso rápidamente, por lo que en los siguientes seis meses ganaron más del doble de la cantidad estándar. El crecimiento en talla no parecía estar sujeto a influencias emocionales en la misma medida que el peso (Figura 5) sin embargo, se pueden observar las mismas tendencias.

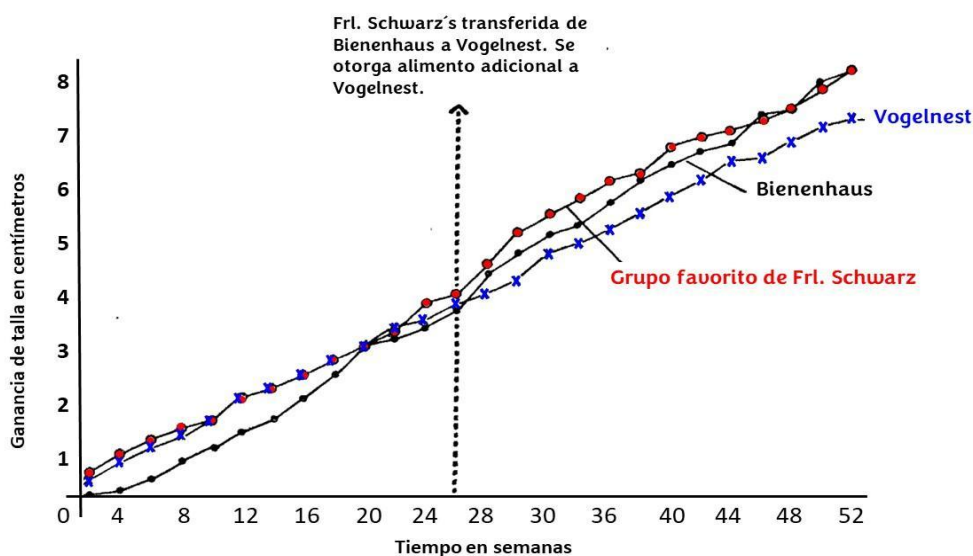


Figura 5. Curvas de crecimiento promedio en estatura en los orfanatos municipales conocidos como "Bienenhaus" y "Vogelnest" durante los años 1946 y 1947. Autor: Fabián Quintero (LINOA-FCNyM). Elaboración basada en: Widdowson, E. M. (1951). *Mental contentment and physical growth*. *The Lancet*.

Se llevaron registros de las cantidades de comida que comían los niños en diversas etapas del seguimiento. Las calorías proporcionadas por las raciones alemanas eran un poco más altas en ambos hogares durante los siguientes seis meses que los primeros, probablemente como resultado de la reforma monetaria, y esto sin duda explica en parte la mayor tasa de crecimiento en Bienenhaus. Pero durante los siguientes seis meses, los niños de Vogelnest sin duda comían más que los de Bienenhaus y sin embargo, no lograron aumentar tanto de peso. Widdowson consideró esta experiencia como un tipo de experimento difícil de "repetir" o "confirmar" y planteó que no había duda de que incluso la investigación nutricional más perfectamente planificada podía ser arruinada por factores psicológicos sobre los cuales el investigador puede no tener control.

Esta experiencia trae como correlato dos observaciones de diferente calibre. La primera es una afirmación que ha sido replicada desde Widdowson a la actualidad, reconociendo que la especie

humana necesita de amor y cuidado para desarrollar una vida plena y sana. Actualmente la neuroendocrinología puede explicar perfectamente esta relación entre la privación emocional y el retardo de crecimiento a partir de la regulación endócrina.

La segunda es más bien una observación acerca de mi perplejidad en cada ocasión que releo la publicación: En un tiempo de postguerra y muy cerca de sus horrores, se distribuyó diferencialmente el alimento a niños y niñas necesitados, en lugar de realizar un reparto equitativo.

Los científicos y las políticas públicas en raras, pero significativas ocasiones, nos pueden golpear en el lugar más doloroso.

Referencias

- Bauman, D. (2000). Regulation of Nutrient Partitioning During Lactation: Homeostasis and Homeorhesis Revisited. *Ruminant Physiology*, 311.
- CDC. (2024). Centers for Disease Control and Prevention. Percentiles de Estatura por edad y Peso por edad en niños de 2 a 20 años. Disponible en: <https://www.cdc.gov/growthcharts/data/spanishpdf97/co06l029.pdf>
- Garagorri JM. (1997). Retraso de crecimiento intrauterino. En: Arias, M. P. (Ed.). (1997). Tratado de endocrinología pediátrica. Ediciones Díaz de Santos.
- Kay's, S. K., & Hindmarsh, P. C. (2006). Catch-up growth: an overview. *Pediatric endocrinology reviews: PER*, 3(4), 365-378.
- Pierson M. (1997). Evaluación del crecimiento. En: Arias, M. P. (Ed.). (1997). Tratado de endocrinología pediátrica. Ediciones Díaz de Santos.
- Widdowson, E. M. (1951). Mental contentment and physical growth. *The Lancet*, 257(6668), 1316-1318.

CAPÍTULO 10

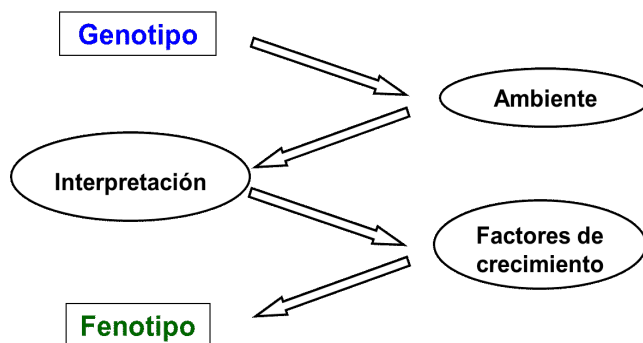
Endocrinología del crecimiento

Fabián A. Quintero y Mariela Garraza

Introducción

La coordinación y regulación de funciones en los seres vivos, así como la capacidad de los organismos para adaptarse a las condiciones ambientales son procesos esenciales para el mantenimiento de la homeostasis.

Dos de los sistemas principales que desempeñan un papel fundamental a la hora de interpretar las fluctuaciones ambientales y generar respuestas adaptativas, son el sistema nervioso y el sistema endocrino.



El sistema nervioso está compuesto por el cerebro, la médula espinal y una red de nervios que se extienden por todo el cuerpo. Es responsable de la rápida transmisión de señales eléctricas, lo que lo hace ideal para la coordinación y regulación de las funciones inmediatas. El sistema nervioso puede responder a estímulos externos e internos y generar respuestas rápidas, como la frecuencia cardíaca y respiratoria. También regula otras funciones autónomas, como la presión arterial, la temperatura corporal y la digestión entre otras.

El sistema endocrino, por otra parte, se sustenta en glándulas endocrinas que liberan hormonas directamente al torrente sanguíneo. Estas hormonas funcionan como mensajeros químicos, ejerciendo su influencia sobre células y órganos específicos distribuidos en todo el cuerpo.

A diferencia del sistema nervioso, el sistema endocrino es más lento en sus respuestas, pero tiene efectos a largo plazo y es crucial para la regulación de procesos como el crecimiento, el metabolismo y la reproducción.

Mecanismos hormonales

Se designa como hormona a cualquier sustancia que transporte una señal y que pueda producir un cambio a nivel celular. Existen al menos cuatro mecanismos mediante los cuales pueden actuar las hormonas.

- 1- Autocrino: las células liberan hormonas que actúan sobre receptores de la misma célula que las secretó. En otras palabras, la célula se "autoestimula" mediante las hormonas que produce.
- 2- Paracrino: Es la comunicación que se establece entre células que se encuentran relativamente cercanas, las células liberan hormonas que afectan a las células vecinas. Es por lo tanto una comunicación local, ya que la señal no viaja a través del torrente sanguíneo a ubicaciones distantes en el cuerpo. Los mecanismos autocrino y paracrino generalmente se encuentran íntimamente relacionados entre sí.
- 3- Endocrino: Las células de las glándulas de secreción interna como el tiroides vierten las hormonas al torrente sanguíneo. La hormona circula por todo el organismo e interactúa con las células diana situadas a distancia que poseen receptores específicos en su membrana celular o en el interior del citoplasma. Este es el tipo más común de señalización hormonal y permite una comunicación a larga distancia en el organismo.
- 4- Neuroendocrino. Este tipo de señalización combina tanto componentes nerviosos como endocrinos para llevar a cabo la comunicación en el cuerpo. En el sistema neuroendocrino, las neuronas liberan sustancias químicas, llamadas neurotransmisores, que actúan como mensajeros para transmitir señales a células específicas, ya sea en el sistema nervioso o en el sistema endocrino. El ejemplo clásico de este tipo de comunicación son las hormonas liberadas por las neuronas del hipotálamo que pasan a la sangre y actúan sobre otros órganos.

Comunicación neuroendocrina

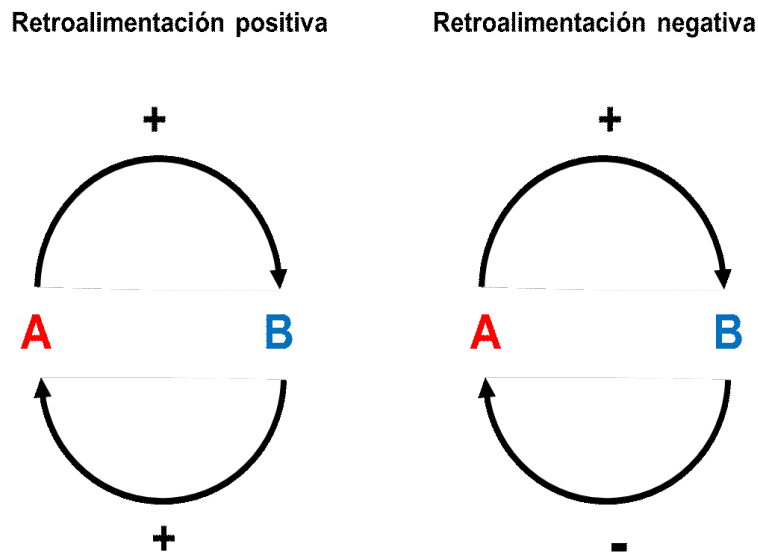
El eje hipotálamo-hipófisis funciona mediante mecanismos de retroalimentación. Cuando los niveles de una hormona objetivo alcanzan en el cuerpo un umbral adecuado, el hipotálamo y la adenohipófisis disminuyen la liberación de hormonas estimulantes, lo que ayuda a mantener un equilibrio en las concentraciones hormonales en el organismo.

La retroalimentación hormonal se divide en dos tipos principales: retroalimentación positiva y retroalimentación negativa.

En la retroalimentación positiva, el aumento de la concentración de una sustancia estimula aún más su producción. Este mecanismo tiende a amplificar los cambios y no a mantener un equilibrio homeostático. La retroalimentación positiva puede generar respuestas intensas y rápidas, ya que

cada aumento en la concentración activa un ciclo de refuerzo continuo, impulsando la magnitud de la respuesta fisiológica.

En la retroalimentación negativa, el aumento de la concentración de una sustancia inhibe su propia producción. Este mecanismo intrínseco de autorregulación cumple una función esencial en la biología, ya que está diseñado para mantener la homeostasis y el equilibrio en el organismo. Cuando la concentración de la sustancia alcanza cierto umbral, se activan mecanismos que limitan su síntesis o liberación, evitando así un exceso que podría resultar perjudicial para el funcionamiento normal del sistema biológico.



Ambos tipos de retroalimentación son esenciales para el funcionamiento adecuado del sistema endocrino y otros sistemas fisiológicos en el cuerpo. La retroalimentación negativa tiende a mantener la estabilidad, mientras que la retroalimentación positiva puede desempeñar un papel crucial en eventos específicos y procesos fisiológicos, como el parto.

Eje hipotalámico-hipofisario

El sistema nervioso y el endocrino están estrechamente interrelacionados y trabajan en conjunto para regular diversas funciones en lo que se conoce como comunicación neuroendocrina. La interacción entre estos dos sistemas se realiza mediante la regulación de las glándulas endocrinas por parte del sistema nervioso.

El eje hipotálamo-hipofisario es una parte central de esta comunicación y juega un papel crucial en la regulación hormonal del cuerpo humano. Consiste en la interacción entre dos estructuras del

cerebro: el hipotálamo y la hipófisis, las cuales trabajan en conjunto para controlar y regular la liberación de diversas hormonas en el cuerpo. La interacción entre el hipotálamo y la hipófisis implica una comunicación precisa que asegura la regulación fina de las funciones hormonales en el cuerpo.

Las principales componentes del eje hipotálamo-hipofisiario son las siguientes:

Tálamo: El tálamo, situado en lo más profundo del encéfalo, actúa como una estación de relevo para procesar señales sensoriales antes de enviarlas a la corteza cerebral. Además de su función en la atención a estímulos relevantes y el control motor, el tálamo está vinculado al hipotálamo y, por ende, en la regulación de la hipófisis. Las señales sensoriales y la atención a estímulos relevantes que son procesadas por el tálamo pueden tener efectos sobre las respuestas del hipotálamo y, en última instancia, sobre la función de la hipófisis y el sistema endocrino en general.

Hipotálamo: Es una pequeña estructura en forma de almendra, ubicada en la base del cerebro entre el tálamo y la glándula hipófisis, recibe información del sistema nervioso central y de las hormonas circulantes. Detecta y responde a cambios en el entorno interno y externo del cuerpo. En función de esta información, el hipotálamo libera distintas hormonas y péptidos que controlan la secreción hormonal en la adenohipofisis. Es esencial en el eje hipotálamo-hipofisis y juega un papel fundamental en la regulación de este sistema.

Infundíbulo: El infundíbulo conecta el hipotálamo y la parte posterior de la hipófisis (neurohipofisis), sirve como un conducto para el transporte de las hormonas producidas en el hipotálamo hacia la neurohipofisis, donde se almacenan y liberan en la circulación sanguínea.

Hipofisis: Es una glándula endocrina situada en la base del cerebro, justo debajo del hipotálamo. La hipófisis está dividida en dos partes principales: la neurohipofisis y la adenohipofisis.

Neurohipofisis: También denominada hipófisis posterior, es una extensión del hipotálamo, de origen nervioso, almacena y libera las hormonas oxitocina y la hormona antidiurética, que son producidas en el hipotálamo. Estas hormonas son transportadas a lo largo de las fibras nerviosas hasta la neurohipofisis, donde se almacenan y se liberan según sea necesario.

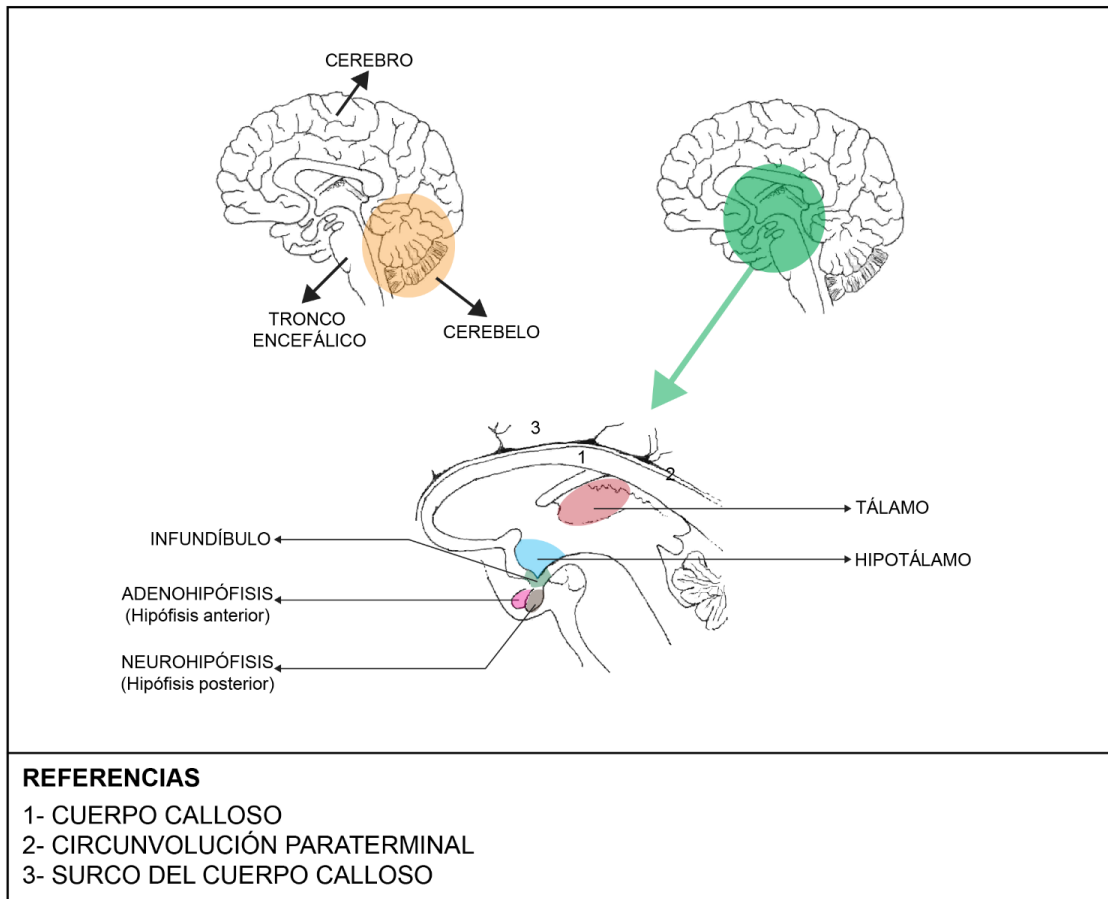


Figura 1. Representación esquemática del hipotálamo y su relación con la hipófisis a través del infundíbulo. Autor: Laura Blanco (FCNyM).

Adenohipófisis: La adenohipófisis, también conocida como hipófisis anterior, es responsable de la síntesis y liberación de diversas hormonas trópicas y reguladoras que afectan directamente a otras glándulas endocrinas en el cuerpo. Entre las hormonas liberadas se encuentran la hormona adrenocorticotrófica (ACTH, controla las glándulas suprarrenales), la hormona estimulante de la tiroides (TSH, controla la tiroides) y las hormonas gonadotrópicas, "LH" (hormona luteinizante) y "FSH" (hormona estimulante del folículo), que juegan un papel crucial en la regulación del sistema reproductivo al estimular la producción de hormonas sexuales (estrógenos y progesterona en mujeres, y testosterona en hombres). Además de su función en la regulación hormonal, la adenohipófisis contribuye al control de actividades fisiológicas adicionales, como el crecimiento y la lactancia.

Sistema porta hipofisario

Existe un sistema de vasos sanguíneos que conecta directamente el hipotálamo con la adenohipófisis. El sistema porta hipofisario es un sistema vascular especializado que conecta el hipotálamo

y la adenohipófisis. Está compuesto por dos plexos capilares: el plexo capilar primario y el plexo capilar secundario.

El plexo capilar primario se encuentra en el hipotálamo, que es una región del cerebro ubicada justo encima de la hipófisis. En este plexo capilar, las neuronas del hipotálamo secretan hormonas liberadoras e inhibidoras en respuesta a diversas señales y estímulos. Estas hormonas son transportadas a través de los capilares primarios, que se reúnen en la vena porta, que luego se vuelve a capilarizar en el plexo capilar secundario.

El plexo capilar secundario se encuentra en la hipófisis, específicamente en la denominada eminencia media, una región de conexión entre el hipotálamo y la hipófisis. Aquí, las hormonas liberadoras o inhibidoras provenientes del hipotálamo actúan sobre las células endocrinas de la hipófisis estimulando o inhibiendo la liberación de hormonas que regulan otras glándulas endocrinas en el cuerpo, controlando así diversas funciones fisiológicas.

Mecanismos generales de acción

Como hemos mencionado, el hipotálamo identifica modificaciones en el entorno interno y en respuesta a estas señales, sintetiza y libera hormonas específicas llamadas hormonas liberadoras, como la hormona liberadora de tirotrópina (TRH) y la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH). Estas hormonas liberadoras viajan a través del sistema sanguíneo desde el hipotálamo hasta el lóbulo anterior de la hipófisis (adenohipófisis).

El lóbulo anterior es responsable de la síntesis y liberación de varias hormonas estimulantes, como la hormona adrenocorticotropina (ACTH), la hormona estimulante de la tiroides (TSH), la hormona del crecimiento (GH) y las gonadotropinas (LH y FSH).

Al llegar al lóbulo anterior, las hormonas liberadoras del hipotálamo estimulan o inhiben la producción y liberación de hormonas específicas por parte de la hipófisis. Por ejemplo, TRH estimula la liberación de TSH, que a su vez estimula la tiroides para producir hormonas tiroideas. La hormona GnRH estimula la liberación de FSH y LH, que tienen un papel crucial en la función gonadal y la reproducción. Este proceso garantiza una respuesta hormonal adaptada a las necesidades del cuerpo en un momento dado.

Una vez que las hormonas producidas por la hipófisis alcanzan ciertos niveles en el torrente sanguíneo, desencadenan retroalimentación negativa. Esto significa que estas hormonas inhiben la liberación de las hormonas liberadoras del hipotálamo, cerrando así el ciclo de retroalimentación y manteniendo un equilibrio hormonal.

Además del lóbulo anterior, la hipófisis tiene un lóbulo posterior (neurohipófisis) que almacena y libera hormonas sintetizadas por el hipotálamo. La oxitocina y la vasopresina (antideurética) son dos ejemplos de estas hormonas, y su liberación es controlada por impulsos nerviosos desde el hipotálamo.

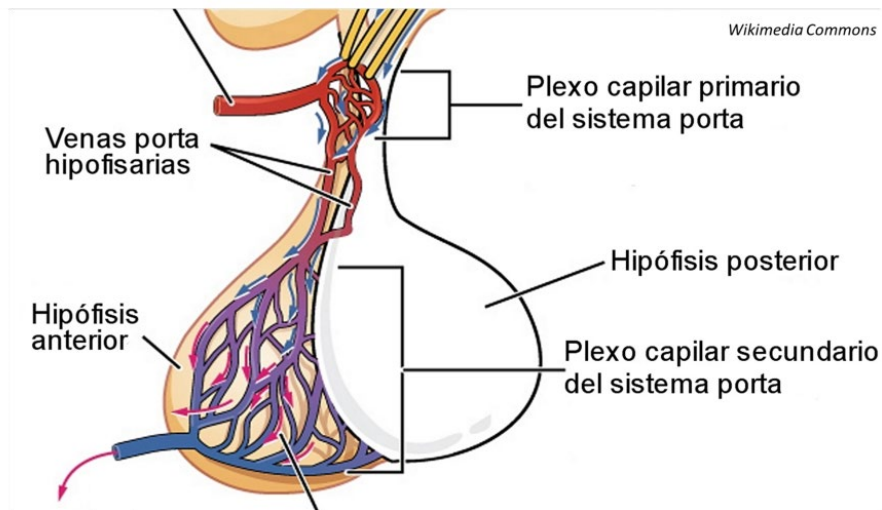


Figura 2. Representación esquemática de la irrigación de la hipófisis. Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported license.

A continuación, se presenta un resumen de las hormonas producidas y liberadas por el hipotálamo

- Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH): Estimula la adenohipofisis para la producción y liberación de gonadotrofinas (FSH y LH). Estas últimas actúan sobre las gónadas en función de los niveles de andrógenos o estrógenos y factores psicológicos.
- Hormona liberadora de tirotropina (TRH): Actúa sobre la adenohipofisis, induce la liberación de la hormona estimulante de la tiroides (TSH) y prolactina, regulada por los niveles de hormona tiroidea en el plasma.
- Hormona liberadora de hormona adrenocorticotropa (CRH): Induce la secreción de la hormona adrenocorticotropa (ACTH) de la adenohipofisis. La adrenocortina (ACTH) actúa sobre la corteza de la glándula suprarrenal para la síntesis de glucocorticoides (cortisol) y mineralocorticoides (aldosterona). El cortisol aumenta en situaciones de estrés físico o emocional. La aldosterona, por su parte, actúa a nivel de los túbulos renales distales para estimular la reabsorción de sodio (Na⁺).
- Hormona liberadora de la hormona del crecimiento (GRH): Aumenta la producción y liberación de la hormona del crecimiento (GH) o somatotropina por parte de la adenohipofisis, regulando el crecimiento y la diferenciación celular.

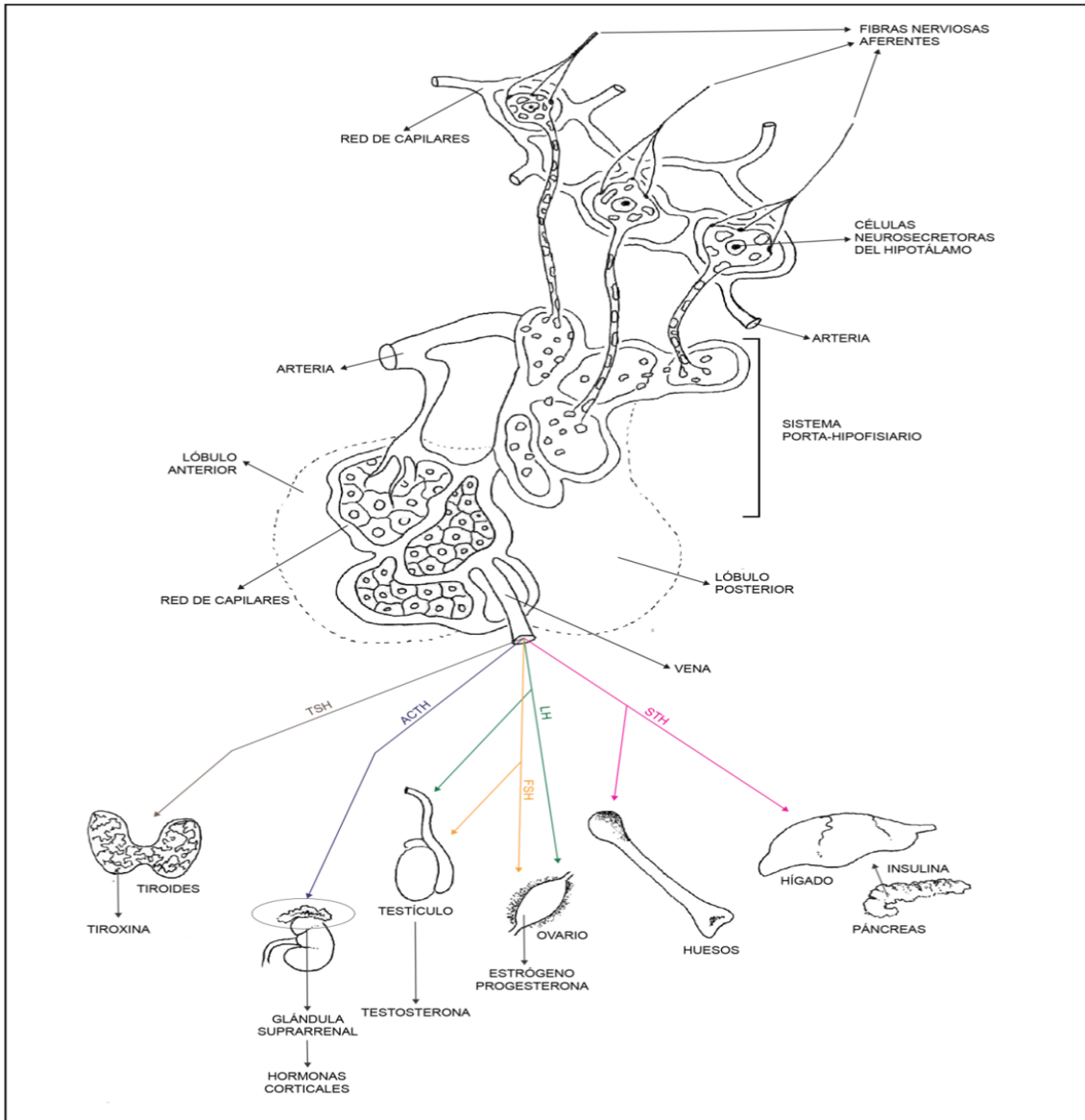


Figura 3. Autor: Laura Blanco (FCNyM).

- Hormona inhibidora de la liberación de somatotropina (Somatostatina): Inhibe la liberación de la hormona del crecimiento.
- Factor inhibidor de la liberación de prolactina (PIF): Inhibe la liberación de prolactina, regulada por diversas sustancias como la dopamina, el ácido gamma aminobutírico (GABA), y la somatostatina.

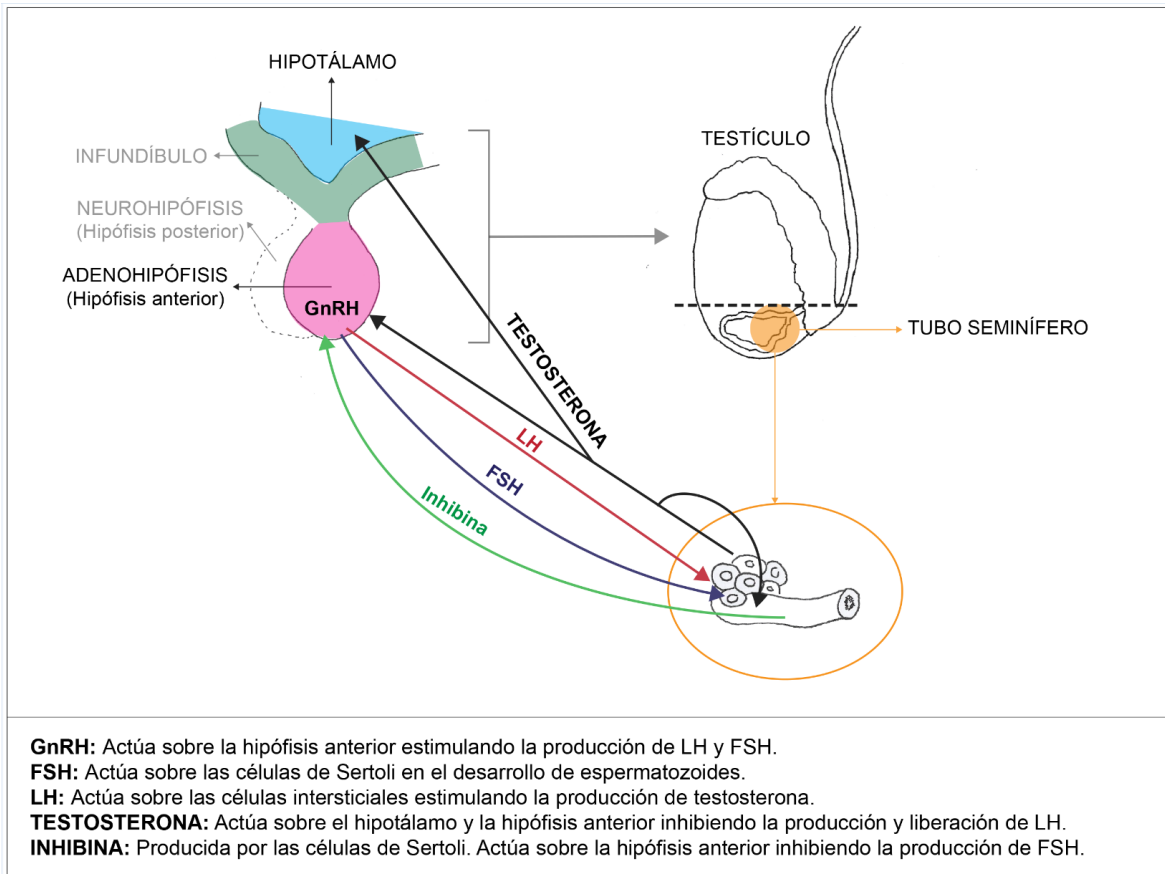


Figura 4. Autor: Laura Blanco (FCNyM).

Hormonas liberadas por la Neurohipófisis:

- Vasopresina (antideurética): Es sintetizada en el núcleo supraóptico del hipotálamo y transportada por los axones largos del tracto hipotálamo-hipofisario hacia la neurohipófisis, regula la osmolaridad sanguínea y la retención de agua en el riñón.
- Oxitocina: Sintetizada en el núcleo paraventricular del hipotálamo y transportada hacia la neurohipofisis, influye en la contracción uterina durante el parto y en la producción de leche durante la lactancia.

Hormona de Crecimiento

La hormona de crecimiento (GH; del inglés "Growth Hormone"), también conocida como somatotropina, es un polipéptido crucial para el crecimiento y desarrollo en los seres humanos y otros organismos. Consta de una cadena de 191 aminoácidos y es sintetizada principalmente por las células somatotropas que se encuentran en las alas laterales de la adenohipófisis.

La producción y liberación de la hormona de crecimiento están reguladas por una compleja interacción de factores, siendo el principal el factor liberador de la hormona del crecimiento (GRH) y el factor inhibidor de la hormona del crecimiento (GHIH), también conocido como somatostatina. Estos factores son secretados por el hipotálamo y actúan sobre las células somatotropas para estimular o inhibir la liberación de la GH, respectivamente.

La GH desempeña un papel fundamental en el crecimiento longitudinal, ya que estimula la síntesis de proteínas y el crecimiento de los tejidos en general y la proliferación celular en el cartílago de crecimiento en particular.

Durante el periodo prenatal, el crecimiento parece no ser influenciado notoriamente por la GH. Se ha encontrado en diversos estudios que, aunque los receptores de la hormona de crecimiento ya se encuentran en el feto, el número de receptores celulares para GH y la concentración de proteína transportadora de la GH se incrementan significativamente en la vida postnatal. Durante este período resulta de mayor importancia para el crecimiento de todos los tejidos los factores de crecimiento similares a la insulina (IGF; del inglés "Insulin-like Growth Factors") por mecanismos autocrinos y paracrinos. Los IGF más importantes son el IGF-I e IGF-II, para los cuales se ha demostrado en numerosos estudios experimentales su desempeño en el crecimiento fetal. Los IGF se producen tanto a nivel local (nivel celular y de tejidos) como a nivel sistémico por parte de la placenta. Los IGF que se producen en la placenta son reguladores importantes de la asignación de recursos necesarios para el crecimiento fetal. Actúan regulando el crecimiento de la placenta, el transporte de nutrientes y de esta forma promueve el crecimiento fetal.

A lo largo de la etapa postnatal, la importancia de la GH aumenta progresivamente con el tiempo. Sin embargo, la acción de la GH no es directa sobre el crecimiento de tejidos.

Después de ser liberada en el torrente sanguíneo, la GH se une a receptores específicos en la superficie de las células, estimulando la producción de IGF-I local. A su vez, el IGF-I actúa sobre los tejidos diana, promoviendo el crecimiento y la síntesis de proteínas. El eje GH-IGF-I tiene efectos tanto en el crecimiento longitudinal (aumento de la estatura) como en el crecimiento de otros tejidos.

Este eje GH-IGF-I es fundamental para el desarrollo y crecimiento normal en la infancia y la adolescencia, pero también juega un papel importante en la regulación metabólica y la homeostasis en la edad adulta.

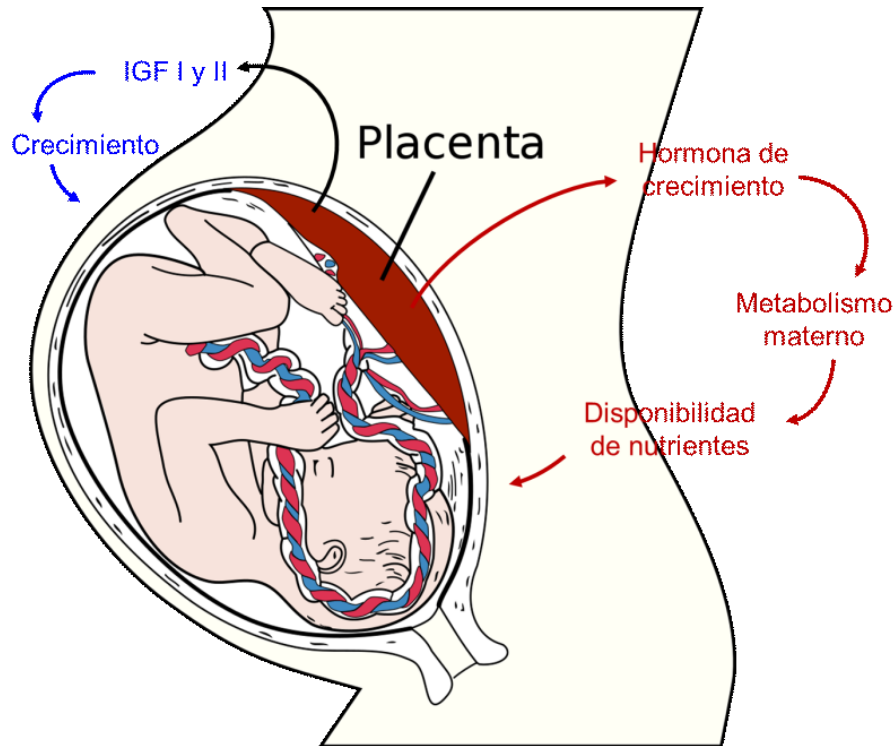


Figura 5. Factores de crecimiento IGF I y II y Hormona de crecimiento durante el desarrollo intrauterino. Modificación basada en Archivo:Gray38.png con licencia con placa de Anatomía de Gray. Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported license.

Durante el crecimiento postnatal, los IGF cumplen un rol fundamental como mediadores de la acción de la GH. La interacción entre hormona del crecimiento e IGF-1 en la regulación del crecimiento en estatura se ha estudiado durante muchos años. Según esta hipótesis, la hormona del crecimiento induce el crecimiento óseo al estimular la producción en el hígado de IGF-1 que, a su vez, estimula el crecimiento óseo longitudinal en la placa de crecimiento de los huesos largos, ubicada entre la epífisis y metáfisis de los huesos largos. A su vez, esta dinámica está regulada por la somatostatina que se produce y se libera principalmente en el hipotálamo cuando la concentración de GH es muy alta y por la hormona liberadora de la GH cuando la concentración es baja.

Esta evidencia, junto con la detección de la expresión de IGF-1 e IGF-2 no solo en el hígado sino también en otros tejidos, apoyó una hipótesis según la cual la GH modula el crecimiento óseo longitudinal a través de IGF-1.

Regulación de la secreción de GH

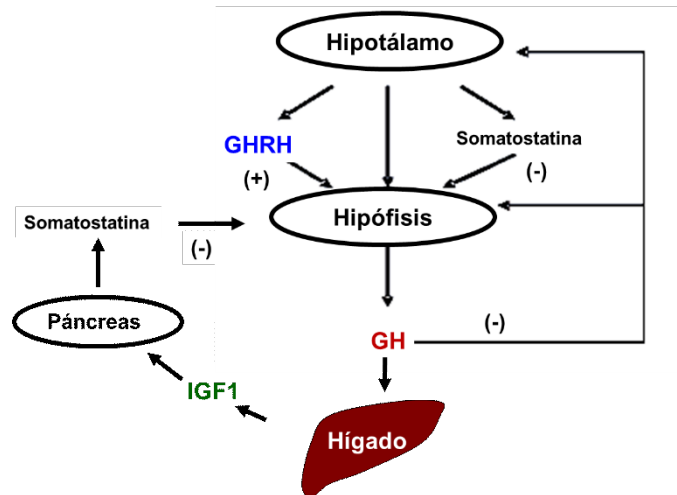


Figura 5. Sistema de regulación de Hormona de crecimiento, IGF-I e IGF-II. Autor: Fabián Quintero (LINOA. FCNyM).

Otros estudios confirman un efecto directo de la hormona del crecimiento sobre el crecimiento óseo longitudinal, proponiendo que la hormona del crecimiento actúa induciendo la expresión y la acción de IGF-1 localmente en la placa de crecimiento. Es decir que hay evidencia de que la GH actúa sobre el crecimiento de los huesos largos mediante dos vías. Una vía endocrina, mediada por la IGF1 que se produce en el hígado y ejerce su actividad en el hueso y otra autocrina-paracrina, ya que la presencia de hormona de crecimiento en el cartílago hace que las células del tejido produzcan IGF1 auto estimulando su crecimiento.

Actividad endocrina y autocrino-paracrina de los IGF1 y su relación con la hormona de crecimiento.

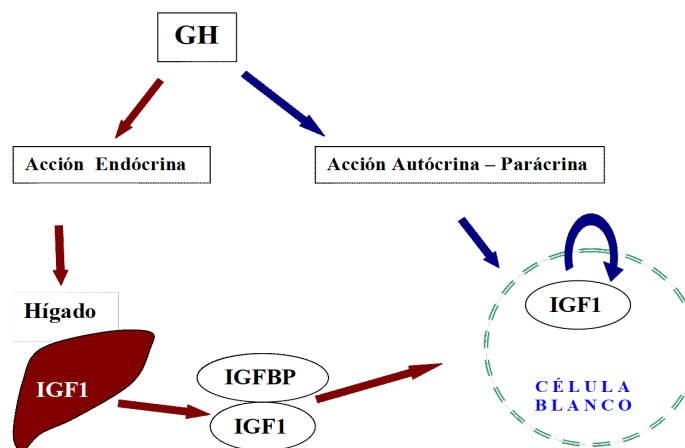


Figura 6. Autor: Fabián Quintero (LINOA. FCNyM).

Durante la adolescencia, la secreción de la hormona del crecimiento aumenta bajo la influencia de los esteroides sexuales, provocando un crecimiento longitudinal acelerado que posteriormente disminuye gradualmente a lo largo de la vida por efecto madurativo. Simultáneamente, los niveles circulantes de IGF-I en suero, principalmente secretados por el hígado bajo la estimulación de GH, aumentan durante la adolescencia y disminuyen gradualmente en la edad adulta, manteniéndose relativamente constantes durante el día sin fluctuaciones diurnas.

La hormona del crecimiento se secreta de manera pulsátil a lo largo de toda la vida. Sin embargo hay diferencias en la actividad pulsátil de la hormona del crecimiento (GH) durante el sueño profundo entre adolescentes y adultos. Durante la etapa de sueño profundo, también conocida como sueño de ondas lentas o etapa 3 y 4 del sueño REM, se produce una liberación significativa de GH (Figura 7).

En los adolescentes, la secreción de GH durante el sueño profundo es particularmente importante para el crecimiento y el desarrollo. Durante la pubertad, los adolescentes experimentan un aumento significativo en la liberación de GH que a su vez activa las IGF, lo que contribuye al estirón de crecimiento característico de esta etapa. La actividad pulsátil de la GH en los adolescentes suele ser más intensa y más frecuente que en los adultos.

En los adultos, la secreción de GH durante el sueño profundo sigue siendo relevante para funciones como la regeneración celular y la reparación de tejidos. Sin embargo, la cantidad de GH liberada durante estas pulsaciones es generalmente menor que en los adolescentes.

Secreción pulsátil de Hormona de crecimiento (HC)

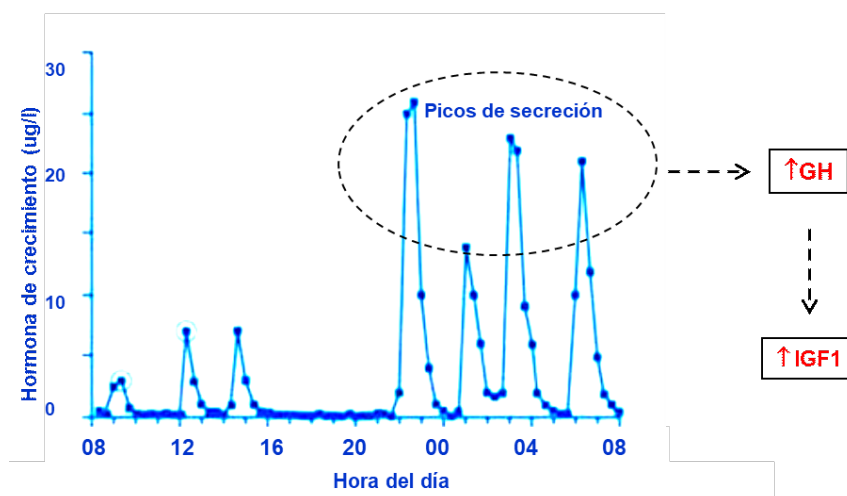


Figura 7. Autor: Fabián Quintero (LINOA. FCNyM).

La hormona del crecimiento no solo afecta el crecimiento lineal, sino que también desempeña un papel fundamental en el metabolismo. Aumenta la síntesis proteica en diversas células del organismo y favorece la movilización de ácidos grasos del tejido adiposo, promoviendo el uso de estos como

fuentes de energía. Además, la GH reduce la cantidad de glucosa utilizada en el organismo, contribuyendo así a la regulación metabólica.

Al tener tantas interacciones, la regulación de la secreción de la hormona del crecimiento (GH) es un proceso complejo que involucra múltiples factores y mediadores. La grelina secretada en el estómago, por ejemplo, actúa sinérgicamente con la hormona liberadora de la hormona del crecimiento (GRH), estimulando la secreción de GH, especialmente en estados de ayuno. Diversos neurotransmisores, factores nutricionales y mediadores endocrinos también influyen en la secreción de GH. Por ejemplo, los aminoácidos circulantes estimulan la GH, mientras que la glucosa tiene un efecto supresor. El IGF-I circulante, que desempeña un papel crucial en la acción de la GH, ejerce efectos inhibidores a través de un bucle endocrino de retroalimentación negativa. Además, hormonas como la tiroidea y los esteroides sexuales tienen influencias positivas, mientras que los glucocorticoides la inhiben.

Cartílago de crecimiento

También llamado cartílago metafisario, fisis, placa de crecimiento o placa epifisaria, es una zona de los huesos largos que se encuentra ubicada en la metáfisis de niños y adolescentes, que es la zona que está situada entre la región central (o diáfisis) y los extremos (o epífisis). Esta placa de cartílago permite el crecimiento en longitud del hueso durante las edades de desarrollo. Su espesor y función es máxima en la infancia, pero cuando se llega a la pubertad empieza a decrecer y desaparece por completo alrededor de los 25 años (Figura 8).

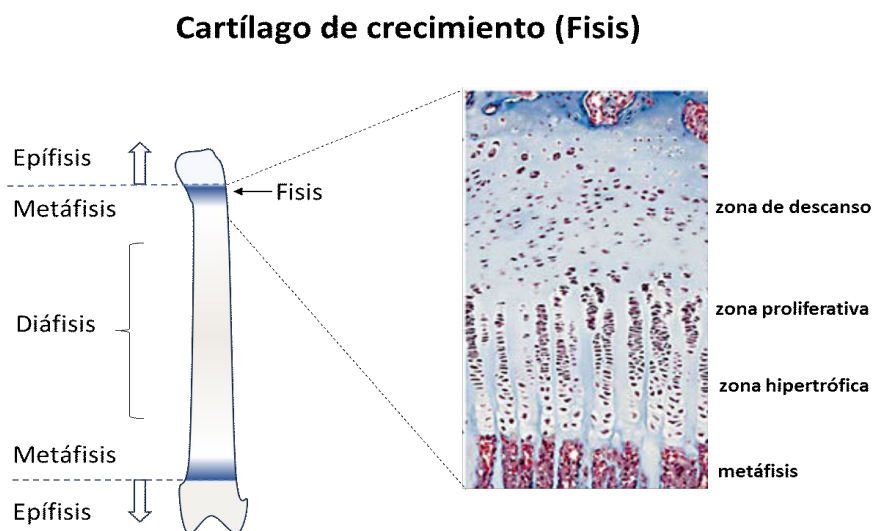


Figura 8. Fisis, también llamado cartílago de crecimiento, cartílago metafisario, placa de crecimiento o placa epifisaria. Corte histológico mostrando las diferentes regiones. Autor: Fabián Quintero (LINOA, FCNyM).

Morfología del cartílago de crecimiento

El cartílago de crecimiento se puede dividir en una serie de zonas anatómo-histológicas que distinguen etapas morfológicas durante el proceso de diferenciación de los condrocitos.

En la zona de descanso (también llamada zona de reserva), hay una gran cantidad de matriz extracelular respecto del volumen celular y las células están en un estado relativamente quiescente, ya que no está en división celular.

En la región proliferativa los condrocitos adoptan una forma aplanada, comienzan a dividirse y se organizan en columnas. La proliferación de los condrocitos está regulada por un sistema complejo de hormonas sistémicas y locales como los IGF-I, GH, factor de crecimiento de fibroblastos y vitamina D entre otros. Este proceso compone un sistema de retroalimentación que controla la transición de las células en la placa de crecimiento hacia su destino final como células hipertróficas.

La hipertrofia de los condrocitos desempeña un papel crucial en el crecimiento longitudinal del esqueleto ya que es responsable de al menos la mitad del crecimiento en longitud de los huesos largos.

En la zona hipertrófica, cesa la división celular y los condrocitos inician su diferenciación terminal. Este proceso se vincula con un notable incremento en el volumen celular, así como con la síntesis y secreción de colágeno.

Es así como el proceso madurativo de los condrocitos está marcado por cambios físicos y bioquímicos que ocurren en un patrón espacial y temporal, determinado por la progresión de los condrocitos a través de las etapas de reposo, proliferación e hipertrofia de la diferenciación, culminando en la calcificación de la matriz y la muerte celular programada.

Regulación del crecimiento óseo en longitud

El crecimiento de los huesos en la placa de crecimiento está controlado por una red compleja de señales endocrinas. Estas señales actúan localmente en los condrocitos de la placa de crecimiento y también de manera indirecta al modular otras señales endocrinas. El sistema GH-IGF-I es el principal mecanismo de regulación corroborado, ya que las mutaciones en genes relacionados con el sistema son causa de baja estatura.

Durante el período de pubertad se da el mayor crecimiento de los huesos largos, siendo principalmente el impacto de las hormonas sexuales las que estimulan el crecimiento durante la pubertad. Durante este período, los esteroides sexuales (estrógenos y andrógenos), especialmente el estradiol, desencadenan el estirón puberal. Resulta interesante destacar que aquellos con insensibilidad a los andrógenos experimentan un crecimiento casi normal, mientras que la deficiencia de aromatasa (responsable de la conversión de andrógenos a estradiol) resulta en un estirón limitado o nulo. Se ha comprobado que dosis bajas de estradiol aceleran el crecimiento en niños y niñas prepuberales, y la administración de inhibidores de aromatasa regula el crecimiento en casos de pubertad precoz.

La correlación temporal del estirón puberal muestra una mayor conexión con el aumento de los niveles de estradiol que con los niveles de andrógenos, por lo que el estradiol tiene un papel fundamental en este proceso. La estimulación del eje GH-IGF-I por el estradiol es responsable de gran parte de esta aceleración del crecimiento.

Actividad endocrina y autocrino-paracrina de los IGF1 y su relación con la hormona de crecimiento.

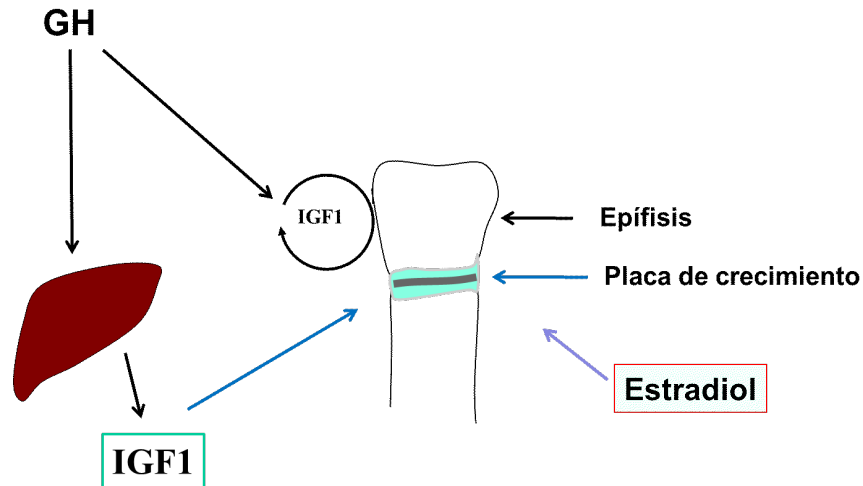


Figura 9. Autor: Fabián Quintero (LINOA. FCNyM).

Por otro lado, el estradiol es el principal factor responsable de la fusión del cartílago de crecimiento. Las observaciones clínicas en pacientes con resistencia a la acción de los andrógenos y de los estrógenos, o con deficiencia de aromatasa, indican que el estradiol es el factor hormonal determinante en la maduración del cartílago de crecimiento, tanto en el varón como en la mujer.

En los casos de la exposición prematura al estradiol, como en la pubertad precoz, se observa una maduración esquelética acelerada que resulta en fusión epifisaria prematura y una disminución en la altura final. Por el contrario, la falta de estradiol, como en el hipogonadismo, provoca una fusión retardada y una estatura más alta. Esto permite explicar el dimorfismo sexual que se da en la edad de inicio del brote puberal con una aparición más tardía en el varón que en la mujer. Para que se complete la maduración del cartílago de crecimiento, se debe alcanzar un nivel umbral determinado de estradiol y este proceso ocurre de manera directa en las mujeres (por vía endocrina sistémica), pero de forma indirecta en los varones, donde el estradiol se genera más lenta y localmente por aromatización de la testosterona. La testosterona, por otra parte, contribuye al estirón puberal del crecimiento, posiblemente debido a la aromatización en los condrocitos de la placa de crecimiento

donde se convierte en estradiol. Se ha comprobado que la administración local de testosterona aumenta el ancho de la placa de crecimiento en ratas, y tanto la testosterona como la dihidrotestosterona estimulan la proliferación de condrocitos. Estos efectos locales pueden implicar la expresión local de IGF-I, una proteína relacionada con el crecimiento.

Finalmente, es importante señalar que tanto los andrógenos como los estrógenos tienen un impacto en la vascularización durante un período corto. Este aumento en la vascularización puede ser el responsable de la aposición de hueso nuevo y la invasión acelerada del cartílago de crecimiento desde la metáfisis, lo que resulta en su adelgazamiento y cierre. Este proceso contribuye al desarrollo óseo durante el estirón puberal y al cese del crecimiento en longitud.

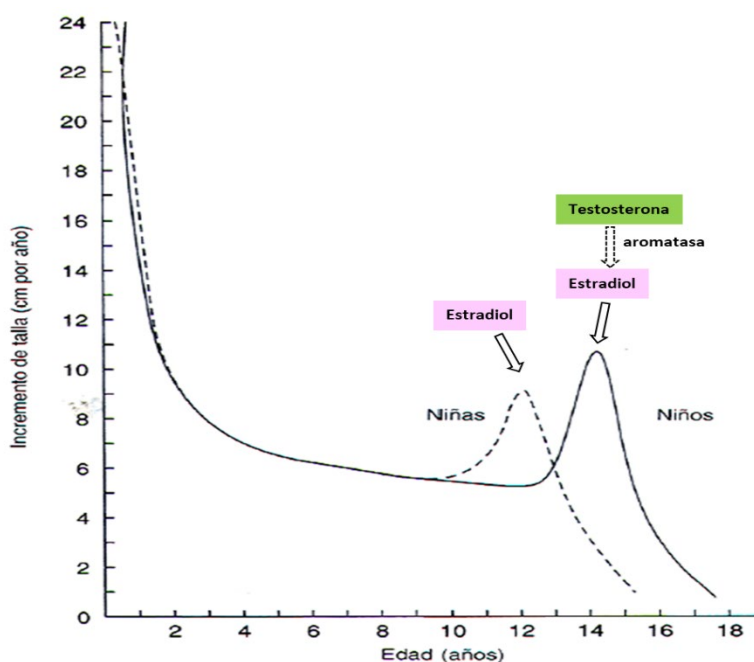


Figura 10. Curvas de velocidad de crecimiento en talla. Los esteroides sexuales (estrógenos y andrógenos) desencadenan el estirón puberal. Autor: Fabián Quintero (LINOA, FCNyM).

Referencias

- Aizpún, J. I. L., de Arriba Muñoz, A., Ortego, A. B., Lozano, M. F., & Callau, M. V. (2023) Tratamiento de la talla baja durante la pubertad. *Rev Esp Endocrinol Pediatr*, 14(2),74-94
- Beas F. (2009) Regulación del crecimiento prenatal. En: Pombo Arias M et al. (eds.). Tratado de endocrinología pediátrica (191-199). McGraw-Hill/Interamericana.
- Huttunen, H., Varimo, T., Huopio, H., Voutilainen, R., Tenhola, S., Miettinen, P. J., ... & Hero, M. (2022). Serum testosterone and oestradiol predict the growth response during puberty promoting treatment. *Clinical Endocrinology*, 96(2), 220-226.

Ojeda, S.R. (2009). Pubertad normal. En: Pombo Arias M et al. (eds.). Tratado de endocrinología pediátrica, (691-699). McGraw-Hill/Interamericana

Potau, N.(2009) Regulación del crecimiento postnatal. En: Pombo Arias M et al. (eds.). Tratado de endocrinología pediátrica, (215-224). McGraw-Hill/Interamericana

CAPÍTULO 11

Estudio de la composición corporal

*Fabián A. Quintero, Bárbara Navazo, Mariela Garraza
y María F. Cesani*

El término composición corporal refiere a la distribución, proporción y relación cuantitativa de diferentes componentes en el cuerpo humano (Figura 1). Es un concepto que abarca la cantidad y calidad de estos componentes, así como su variación a lo largo de la vida y en respuesta a diversos factores como la edad, el sexo, la genética, la alimentación y el estilo de vida.

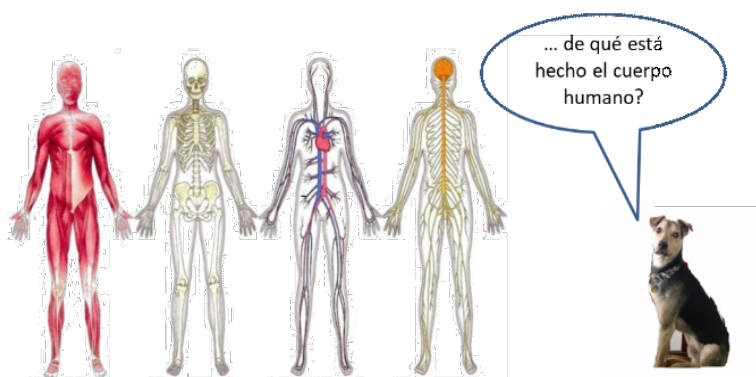


Figura 1. Definición de composición corporal, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

El estudio de la composición corporal implica la aplicación de diversas técnicas, dependiendo del nivel de análisis que se requiera. Estos pueden ser a nivel atómico, molecular o de tejidos, pero los más utilizados son aquellos que exploran componentes como la masa muscular, la densidad ósea y la distribución de la grasa a lo largo de las distintas etapas de la vida. Esto no solo nos brinda información sobre la salud física, sino también sobre el desarrollo, la calidad y la adaptación a ambientes diversos. De esta manera, los estudios de composición corporal constituyen un extenso cuerpo de conocimiento con muchas y variadas aplicaciones.

Una de las utilidades de los estudios de la composición corporal radica en su especificidad para brindar información importante sobre el estado nutricional de las personas. Permite identificar deficiencias nutricionales, excesos o desequilibrios que pueden predisponer a enfermedades o afectar el rendimiento físico. Asimismo, el estudio de la composición corporal proporciona una visión más

profunda de la variabilidad humana a lo largo de la ontogenia, abarcando tanto el crecimiento y desarrollo como el envejecimiento.

Perspectivas del análisis del estado nutricional

La antropometría, una rama de la antropología que se centra en la medición de características físicas humanas, proporciona un conjunto de métodos simples y económicos para evaluar el estado nutricional. Estas técnicas incluyen la medición del peso, la talla, el grosor de pliegues cutáneos y los perímetros de diferentes áreas corporales.

En el capítulo de este libro referente a las formas de evaluar el crecimiento humano, se muestra cómo, ante un ambiente nutricionalmente hostil, la nutrición puede ser inadecuada tanto por exceso como por defecto, lo que implica un desequilibrio entre consumo y gasto energético. A esto lo llamamos genéricamente como malnutrición, la cual puede expresarse en un crecimiento afectado. Hemos visto que una forma adecuada de indagación sobre esta problemática es la de una evaluación desde una perspectiva antropométrica, a partir de indicadores como el peso para la edad, la talla para la edad, el peso para la talla y el índice de masa corporal. Si bien estos indicadores nos permiten hacer evaluaciones sobre el estado nutricional general y el crecimiento de un individuo o población, nada nos dicen sobre otros aspectos de la nutrición, como por ejemplo la alteración de componentes corporales como los diferentes tejidos y los minerales, entre otros. Es así que el análisis de la composición corporal resulta relevante para la antropología puesto que brinda información valiosa sobre la variabilidad biológica intra e interindividual.

La variabilidad en la composición corporal se refiere a las diferencias individuales y poblacionales en la distribución y proporción de los tejidos corporales, como la masa muscular, la grasa, la densidad ósea y otros componentes. Estas variaciones pueden estar influenciadas por una serie de factores, incluyendo la genética, el sexo, la edad, la dieta, el nivel de actividad física y los factores socioeconómicos. Por ejemplo, algunas personas pueden tener una proporción mayor de masa muscular debido a la actividad física regular y nutrición adecuada, otras pueden tener una proporción más alta de grasa debido a hábitos alimentarios, sedentarismo o condiciones específicas de salud, mientras que otras pueden tener déficit de tejido muscular debido a una nutrición deficiente.

Evolución histórica del estudio de la composición corporal

Los primeros conceptos sobre la composición corporal se remontan a la antigua Grecia, hace aproximadamente 2400 años. Hipócrates, reconocido como el padre de la medicina, postuló la teoría de los cuatro humores, según la cual el cuerpo humano estaba compuesto por cuatro elementos

principales: sangre, linfa, bilis negra y bilis amarilla. Esta teoría, influenciada por las creencias filosóficas de la época, afirmaba que la salud y el bienestar dependían del equilibrio adecuado entre estos humores.

Siglos más tarde, Galeno, otro médico y filósofo griego, amplió esta teoría al relacionar los cuatro humores con los elementos fundamentales del cosmos: fuego, tierra, agua y aire. Según esta perspectiva, cada humor estaba asociado con uno de estos elementos, creando un sistema de equilibrio que determinaba la salud física y mental. En esta concepción, la bilis amarilla se vinculaba con el fuego, la bilis negra con la tierra, la flema con el agua y la sangre con el aire. Se creía que cualquier desequilibrio en la proporción de estos humores podría conducir a enfermedades o trastornos, tanto físicos como mentales. Por lo tanto, mantener el equilibrio adecuado entre los cuatro elementos era esencial para preservar la salud y prevenir enfermedades. Esta teoría humoral prevaleció como el punto de vista dominante sobre el funcionamiento del cuerpo humano en la medicina europea hasta el advenimiento de la medicina moderna en el siglo XIX. A medida que avanzaba la ciencia y se desarrollaba una comprensión más profunda de la anatomía y la fisiología humanas, la teoría de los humores fue gradualmente reemplazada por enfoques más científicos y basados en evidencia. Sin embargo, el interés por indagar los diversos aspectos de la composición corporal desde una perspectiva científica moderna es relativamente tardío.

Uno de los pioneros en el estudio de la composición corporal es Justus von Liebig (1803- 1873), un químico alemán considerado uno de los precursores en el estudio de la química orgánica, que descubrió que el cuerpo contenía muchas de las sustancias presentes en los alimentos y que los fluidos corporales contienen más sodio y menos potasio que los tejidos. Por su parte, por esa misma época, específicamente en 1857 Albert von Bezold, un fisiólogo alemán, descubrió que el crecimiento de los animales iba acompañado de una disminución del contenido de agua y un aumento del contenido de cenizas.

Durante la segunda mitad del siglo XIX, en el contexto de un mercado de la carne vacuna en expansión, varios autores realizaron estudios para determinar los cambios de las proporciones entre grasa y carne en animales criados para el mercado. Se describió en tal sentido que la proporción de agua corporal variaba inversamente con el contenido de grasa. De aquí que los estudios posteriores utilicen el concepto de masa magra separada de la masa grasa cuando se realizan los estudios de composición corporal.

A partir de estos hallazgos comenzaron los estudios para analizar la composición corporal en humanos como los de Bischoff, quien en 1863 analizó el contenido de agua en varios cadáveres humanos adultos. Desde finales del siglo XIX, autores de diversas disciplinas como la química, bioquímica y medicina, emprendieron investigaciones para comprender de qué estaba hecho el cuerpo humano. Recién en la década de 1920 Matiegka propuso aplicar la antropometría al estudio de la composición corporal y planteó la primera ecuación para predecir la grasa corporal en base a mediciones del espesor de los pliegues subcutáneos. Posteriormente, se desarrollaron otros modelos matemáticos para cuantificar los componentes corporales y diversas técnicas de imagen, como la

resonancia magnética y la tomografía axial computarizada, que aumentaron la validez, la fiabilidad y la precisión de los estudios de composición corporal. En las últimas décadas las investigaciones se orientaron a cuestiones como la validación de los modelos clásicos para poblaciones específicas y conocer los determinantes genéticos de la composición corporal (Tabla 1).

Tabla 1. Historia del estudio de la composición corporal según Carnero et al., 2015

1850 – 1950	1960 - 1997	Siglo XXI en adelante
Disección de cadáveres y métodos bioquímicos para el estudio in vivo	Modelos matemáticos para cuantificar componentes corporales. Desarrollo de distintas técnicas de imagen	Validación de modelos clásicos para estudiar la composición corporal en poblaciones específicas y conocer determinantes genéticos asociados

Actualmente existe consenso en que la composición corporal incluye muchos niveles de análisis, como el atómico, el biomolecular, el celular y el tisular (Figura 2).

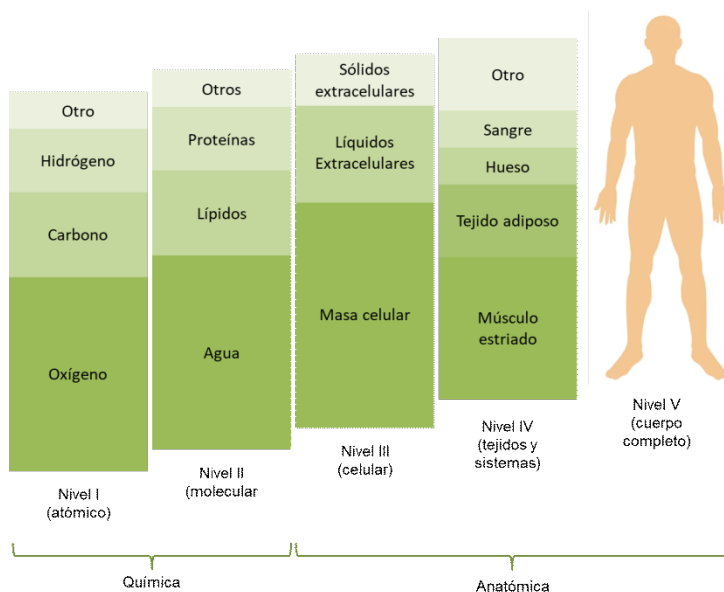


Figura 2. Los cinco niveles de la composición corporal. Tomado de Wang (1997), modificado por Dra. María E. Luna (LINOA-FCNyM).

Nivel atómico de análisis

La composición corporal comienza a ser entendida desde su nivel más fundamental: el atómico. En este nivel, se destacan los elementos químicos que conforman el organismo humano. De los 98 elementos naturales conocidos, solo una parte está presente en el cuerpo humano, siendo algunos de ellos más prominentes que otros. Una docena de ellos en proporciones más destacadas y otra

docena en muy baja proporción, por lo que a estos últimos se los denomina oligoelementos. Los elementos más comunes, como Carbono, Oxígeno, Hidrógeno y Nitrógeno, están presentes en todos los tejidos y líquidos del cuerpo, siendo fundamentales para la estructura y función de moléculas como las proteínas. Los oligoelementos, a pesar de encontrarse en muy baja cantidad, resultan indispensables para la vida, ya que son necesarios para el desarrollo normal del metabolismo. Sin ellos no podrían darse la mayor parte de las funciones celulares.

Nivel molecular de análisis

Avanzando en complejidad, el análisis molecular revela la organización de los átomos en moléculas que desempeñan funciones vitales en el organismo. Estas moléculas incluyen los lípidos, proteínas, glúcidos (hidratos de carbono) y ácidos nucleicos. Cada una de estas moléculas, aunque compuestas por una variedad limitada de átomos, posee propiedades y funciones biológicas únicas, esenciales para la vida y el metabolismo celular.

Todas estas moléculas son diferentes no solo por sus propiedades físicas, como por ejemplo si son solubles o no en agua, sino también por sus propiedades biológicas. Los lípidos, por ejemplo, son básicos en la constitución de las membranas celulares; también hay hormonas lipídicas y son fundamentales en el metabolismo por ser una importante fuente de energía. Las proteínas, por otro lado, conforman gran parte de las estructuras biológicas y son fundamentales para el metabolismo celular, ya que son componentes de las enzimas.

A pesar de tener funciones tan diferentes, todas estas moléculas están constituidas por unas pocas variedades de átomos. Los lípidos y los glúcidos, por ejemplo, están constituidos básicamente por carbono, hidrógeno y oxígeno, aunque los glúcidos poseen más oxígeno que los lípidos. Las proteínas, además de estos átomos, contienen en su estructura una parte importante de átomos de nitrógeno, ya que están conformadas por aminoácidos.

Nivel celular y tisular de análisis

En los organismos vivos, las moléculas no permanecen dispersas. La base fundamental de la constitución de los seres vivos reside en las células, las cuales son la fuente de todas las actividades biológicas. Este es el primer nivel de complejidad en los organismos vivos. Las células no solo se dividen y se autogeneran, sino que también contribuyen a la construcción de su entorno, lo que da lugar a la formación de sólidos y líquidos extracelulares.

El nivel tisular representa una fase intermedia en la complejidad de la composición corporal. Aquí, las células se organizan en tejidos especializados que constituyen la base estructural de órganos y sistemas. Los cuatro tipos principales de tejidos incluyen el epitelial, conectivo, muscular y nervioso, cada uno con funciones específicas que contribuyen al funcionamiento global del organismo.

Tipos de Tejidos:

Tejido Epitelial: Recubre tanto las superficies externas como internas del cuerpo.

Tejido Conectivo: Su función principal es unir y sostener otros tejidos del cuerpo. Tejido Muscular: Altamente especializado para lograr un funcionamiento mecánico adecuado a partir de la energía química, gracias a las proteínas contráctiles.

Tejido Nervioso: Encargado de percibir diversos estímulos, como los mecánicos, químicos y térmicos, y de traducirlos en señales eléctricas para su transmisión.

A pesar de esta clasificación básica, cada tipo de tejido se subdivide aún más, con la presencia de múltiples tipos de células especializadas dentro de cada subtipo.

Nivel global o integral de análisis

El nivel global o integral de análisis de la composición corporal considera el cuerpo humano en su totalidad, teniendo en cuenta factores como la talla, el índice de masa corporal, y la superficie y la densidad corporal.

Los métodos integrales utilizados para evaluar la composición corporal se basan en dividir el cuerpo humano en compartimentos. El modelo tradicional es el bicompartimental, que considera la masa grasa y un tejido residual, denominado masa libre de grasa. Sin embargo, la composición de este último compartimento es compleja, lo que ha llevado al desarrollo de modelos multicompartimentales. Estos modelos pueden ser de tres, cuatro o cinco componentes, siendo más detallados y considerando factores como la masa mineral, el agua corporal total y la masa residual, entre otros. Es importante tener en cuenta que, a medida que se incluyen más componentes en un modelo, aumenta la probabilidad de error al calcular cada componente.

Si bien se han desarrollado múltiples técnicas para evaluar la composición corporal a nivel integral, estas son relativamente modernas. Hasta el inicio del siglo XX, el análisis de la composición corporal era llevado a cabo a través de la disección de cadáveres, de excelente fiabilidad, pero su aplicación se limitaba a casos excepcionales. Actualmente es considerada el único método directo de evaluación de la composición corporal.

El resto de los métodos, que son denominados como indirectos, surgieron a mediados del siglo XX. No realizan la manipulación de los tejidos que son analizados, ya que se realiza un análisis de la composición corporal in vivo. Los más conocidos son el pesaje hidrostático, la tomografía computada, la resonancia magnética, y la dilución de solutos isotópicos. A pesar de tener alta fiabilidad, los métodos indirectos son poco accesibles, limitados, difíciles de implementar en el campo y con alto coste financiero.

Pesaje hidrostático

El modelo de pesaje hidrostático, que es un método para determinar la composición corporal en términos de masa grasa y masa magra, mide la densidad corporal total de una persona utilizando el principio de desplazamiento de Arquímedes. Con el pesaje hidrostático se puede determinar el porcentaje de grasa corporal de una persona porque la densidad de la masa grasa y la masa libre de grasa son constantes. El tejido magro, como el hueso y el músculo, es más denso que el agua y el tejido graso es menos denso que el agua. Básicamente,

el músculo se hunde y la grasa flota. Por lo tanto, una persona con más grasa corporal pesará menos bajo el agua y será más flotante y alguien con más músculo será más pesado bajo el agua.

Para realizar pesajes bajo el agua, una persona se pesa primero en tierra firme. A continuación, la persona se introduce en un gran tanque de agua. Mientras está sentado en una balanza especial, desciende bajo el agua y se le pide que expulse todo el aire de sus pulmones y permanezca inmóvil mientras se mide el peso bajo el agua (Figura 3). Este procedimiento se repite tres veces y se promedia. Luego, se usa un cálculo especial para determinar el peso magro, el de la grasa y el porcentaje de grasa corporal de una persona. Este método de análisis de la composición corporal se considera muy preciso y se utiliza para juzgar la precisión de otros métodos.

Principio de Arquímedes: “Un cuerpo total o parcialmente sumergido en un fluido en reposo experimenta un empuje vertical hacia arriba igual al peso del fluido desalojado”.

El cilindro de la figura tiene una altura Δh y h_2 y una superficie base A , e que está completamente sumergido en un líquido de densidad ρF y una aceleración debida a la gravedad g . La presión P_1 que ejerce el fluido en la superficie superior del cilindro dará lugar a una fuerza $F_1 = P_1 A = \rho F g h_1 A$, mientras que la presión P_2 en la superficie inferior producirá una fuerza $F_2 = P_2 A = \rho F g h_2 A > F_1$, de ahí la fuerza resultante debido a la presión del líquido, también llamado empuje de Arquímedes, se dirigirá hacia arriba y tendrá una intensidad que es exactamente igual al peso del fluido desplazado por el cilindro.

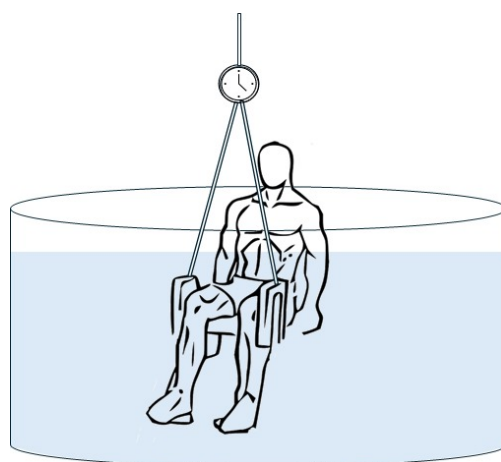
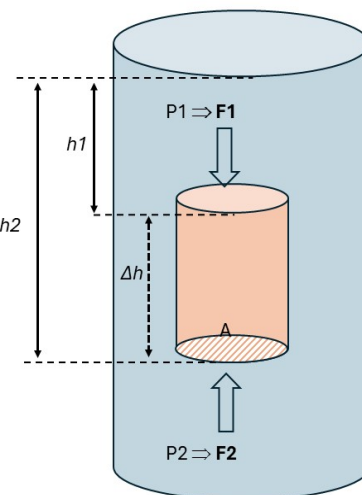


Figura 3. Pesaje hidrostático. Tomado de Everkinetic, Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported license, modificado por Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Tomografía computarizada

Las técnicas de imagen como la tomografía computarizada y la resonancia magnética se consideran métodos muy precisos para la cuantificación de la composición corporal a nivel de tejido. La aplicabilidad de la tomografía computarizada es limitada, ya que se basa en rayos X y la dosis de radiación para el análisis de la composición de todo el cuerpo es sustancial (Figura 4). La resonancia magnética, en contraste con la tomografía computarizada, no usa radiación y se basa en la interacción entre átomos y moléculas en el campo magnético producido por el dispositivo de resonancia magnética. Una desventaja de la resonancia magnética es que esta técnica lleva mucho tiempo y es costosa; por lo tanto, su disponibilidad se limita a instalaciones de investigación especializadas.



Figura 4. Imagen de una tomografía computarizada en plano sagital. Tomado de Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sagital_aaa.JPG

Técnica de dilución de isótopos

Es un método para medir el agua corporal total y el fluido extracelular. El principio básico de esta técnica es que la adición de cantidades conocidas de marcador que se administra por vía oral o intravenosa se distribuye equitativamente en el agua y no se altera durante la prueba. Los trazadores más utilizados son el deuterio, que es un isótopo estable de hidrógeno y el agua marcada con oxígeno 18. La precisión de la técnica para cualquiera de los trazadores es muy buena, ya que en líneas generales tiene un error aproximado del 1%.

Técnicas doblemente indirectas

Algunos autores clasifican como métodos doblemente indirectos a la antropometría, la bioimpedancia y la interactancia. Se denominan como técnicas “doblemente indirectas” porque todas implican métodos analíticos en los cuales hay que realizar cálculos a partir de las mediciones.

Los métodos antropométricos se basan principalmente en la medición de los pliegues de grasa subcutánea (ver Capítulo 6 Formas de evaluar el crecimiento). El análisis de bioimpedancia eléctrica, se basa en la resistencia de los componentes del cuerpo al paso de una corriente eléctrica, considerando que la impedancia es baja en los tejidos magros, que se componen principalmente de fluidos y electrolitos intracelulares, mientras que es alta en el tejido graso, y es proporcional al agua corporal total. Por otra parte, la interactancia de infrarrojos, es un método de análisis de la composición corporal que parte de la cantidad de luz que absorben los diferentes tejidos del cuerpo de una longitud de onda cercana al infrarrojo. Esta técnica comenzó a desarrollarse en el Departamento de Agricultura de Estados Unidos, para investigación en la industria alimentaria midiendo el componente orgánico de los alimentos y usando distintas longitudes de onda, más adelante en 1984 el mismo departamento comenzó a probar la técnica específicamente en humanos.

Nosotros profundizaremos un poco en los métodos antropométricos, los cuales tienen ciertas virtudes que los hacen compatibles con estudios poblacionales, de gran interés para la antropología. Entre las principales virtudes se encuentran su fácil relevamiento, es un método no invasivo, es económico en su implementación, puede ser implementado en el campo y en un gran número de individuos.

Métodos antropométricos para el análisis de composición corporal

Ya hemos mencionado que la antropometría consiste en la evaluación de las diferentes dimensiones corporales y en la composición global del cuerpo, siendo utilizada para diagnosticar el estado nutricional de poblaciones. Algunas de estas técnicas, basadas en mediciones de pliegues cutáneos y perímetros, permiten construir índices que dan cuenta de la composición corporal.

Los pliegues cutáneos se miden en milímetros utilizando calibres de presión constante, mientras que los perímetros se miden en centímetros con cinta métrica de precisión e inextensible. La técnica para realizar estas mediciones ya ha sido presentada en otro capítulo y ahora nos enfocaremos en su interpretación.

Es importante considerar que la mayoría de la grasa corporal se encuentra en el tejido subcutáneo, el cual no se distribuye de manera uniforme en el cuerpo. Por lo tanto, las mediciones de pliegues cutáneos deben realizarse en diversas partes del cuerpo, dependiendo de la evaluación que se esté llevando a cabo. El análisis de varios pliegues cutáneos nos permite determinar las áreas

con mayor acumulación de grasa subcutánea. Cuando esta acumulación se encuentra en los miembros inferiores y superiores, así como en las nalgas, se considera un patrón de acumulación periférico. Por otro lado, la acumulación diferencial de grasa en la espalda, tronco y abdomen se clasifica como un patrón centralizado, el cual se ha asociado con un mayor riesgo de desarrollar enfermedades metabólicas.

Para evaluar el patrón de distribución de grasa, se puede utilizar el índice subescapular/ tricipital (IST), el cual se calcula dividiendo el valor del pliegue subescapular entre el valor del pliegue tricipital. Un valor de IST mayor que 1 indica una tendencia a la centralización, mientras que un índice igual o menor que 1 sugiere una distribución periférica.

Otro aspecto relevante en el análisis de la composición corporal es la relación entre grasa y músculo, la cual puede evaluarse mediante pliegues y perímetros de los miembros superiores e inferiores. Al medir el perímetro del brazo, se obtiene una medida que incluye la cobertura dérmica, los músculos y el hueso. Por otro lado, al medir el pliegue tricipital cutáneo, se está midiendo la capa superior de la circunferencia del brazo. Restando el pliegue cutáneo tricipital al área del brazo, se obtiene el área que ocupan el músculo y el hueso, mientras que restando esta última área al área total del brazo se obtiene el área adiposa.

Si imaginamos un corte transversal de un miembro, en términos generales vamos a ver que está compuesto por una cobertura dérmica, por debajo hay músculos y en el centro hay hueso. Cuando medimos el perímetro del brazo tenemos una especie de circunferencia conteniendo los tres elementos que mencionamos (Figura 5). Así se puede calcular el área total del brazo, elevando el perímetro al cuadrado y dividiéndolo por 4 pi. Recordemos que el área es una superficie, es decir, tiene dos dimensiones.

Fórmulas para el cálculo del área Total, área Muscular y Grasa del brazo propuestas por Frisancho

Total (AT): $[(\text{Perímetro del Brazo})^2 / (4 * \pi)]$;

Área Muscular (AM): $[(\text{Perímetro del Brazo} - (\text{Pliegue Tricipital} * \pi))^2 / (4 * \pi)]$;

Área Grasa (AG): (AT-AM)

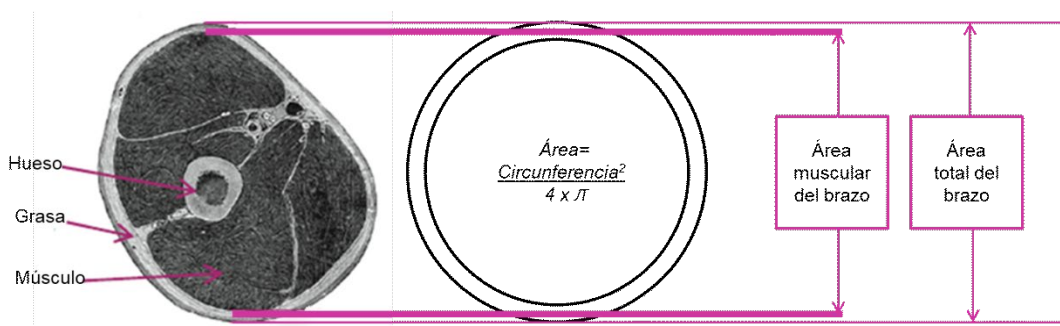


Figura 5. Sección transversal del brazo y representación del modelo de cilindros concéntricos de Gurney y Jelliffe (1973). Tomado de López Ejeda (2017), modificado por Dra. María E. Luna (LINOA-FCNyM).

Es importante tener en cuenta que al medir el área muscular se incluye tejido óseo, y que tanto el pliegue, el músculo y el hueso pueden variar según la altura del miembro en donde se realice la medición. Por lo tanto, es fundamental estar bien entrenado en la toma de estas medidas y realizarlas siempre en el mismo lugar.

Cabe aclarar que estos índices reflejan en forma aceptable, las medidas de masa muscular y masa adiposa que hay en los miembros. Aquí está la diferencia que mencionamos anteriormente respecto de la evaluación de la adiposidad con el índice de masa corporal. Con estos indicadores podemos tener una idea más clara de lo que está ocurriendo en términos nutricionales. En la figura 6 se muestra que, dependiendo de la carga muscular y de la nutrición, las relaciones entre grasa y músculo pueden ser muy diferentes. Un deportista con mucha carga muscular podría pasar como una persona con sobrepeso si no se tuviera en cuenta el área muscular y adiposa.

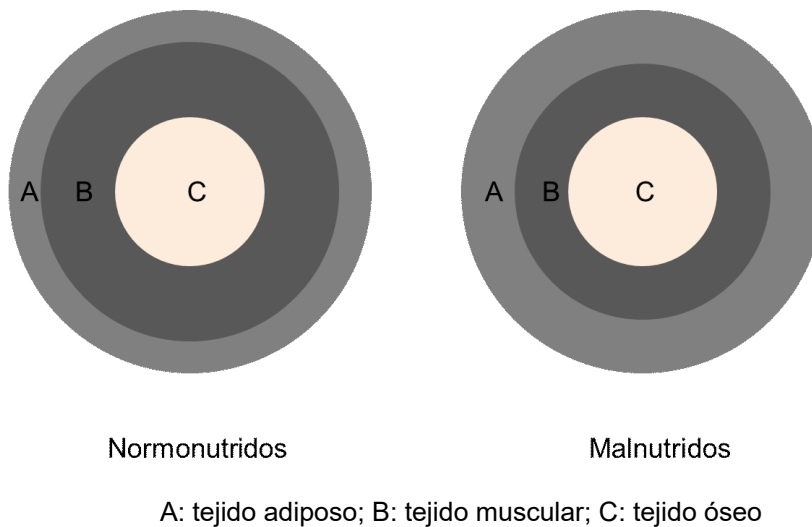


Figura 6. Variación de los componentes adiposo y muscular en la porción media del brazo, Autora: Dra. María E. Luna (LINOA-FCNyM).

Una persona con muy bajo peso, por otro lado, tendrá tanto el área adiposa como muscular reducidas, y una persona con exceso de peso por una dieta con exceso de grasas y azúcares y una baja actividad física puede desarrollar exceso de materia grasa y a la vez tener reducida el área muscular. Para saber en qué situación específica se encuentran las personas se han desarrollado referencias que permiten evaluar tanto el área muscular como el área adiposa. Es así como, dependiendo en qué percentil se encuentre la persona respecto de estos indicadores, podrá encontrarse dentro del rango de normalidad o tener exceso o déficit de tejido muscular o adiposo (Figura 7).

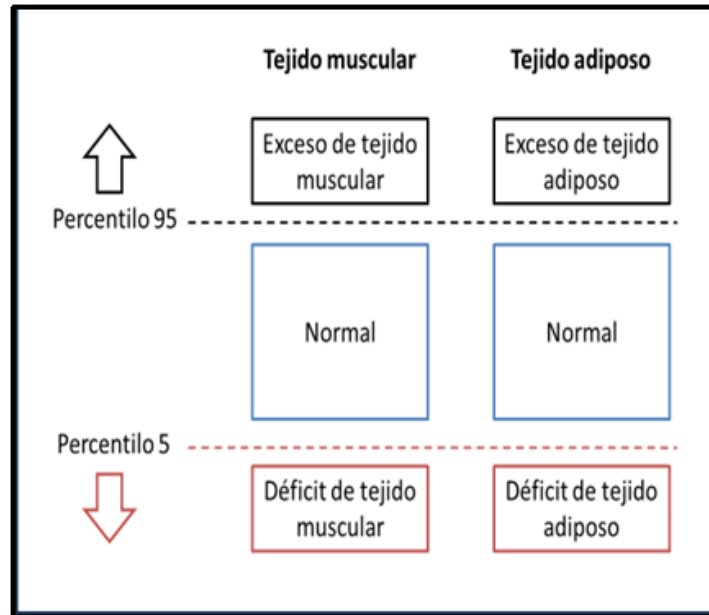


Figura 7. Puntos de corte para normalidad de área muscular y área adiposa del brazo, Autor: Dr. Fabián A. Quintero (LINOA-FCNyM).

Ecuaciones antropométricas para estimar composición corporal

Las ecuaciones antropométricas son fórmulas matemáticas utilizadas para estimar diferentes medidas corporales, como el porcentaje de grasa corporal, a partir de variables antropométricas más fácilmente medibles, como la circunferencia de la cintura, el peso, la estatura, entre otros. Estas ecuaciones se desarrollan a través de estudios estadísticos que relacionan las mediciones corporales con datos obtenidos mediante técnicas más precisas.

Las ecuaciones antropométricas son útiles porque ofrecen una forma práctica y menos costosa de estimar la composición corporal en comparación con técnicas de medición precisas, pero de alto costo económico. Sin embargo, es importante validar estas ecuaciones en diferentes poblaciones para garantizar su precisión y aplicabilidad.

A principios de los años 1980 se desarrollaron propuestas basadas en el modelo de cuatro pliegues para calcular el porcentaje graso. Una de ellas es el cálculo del porcentaje graso de Faulkner donde los cuatro pliegues que se utilizan son el Tricipital, Subescapular, Suprailíaco y Abdominal. Es un procedimiento relativamente sencillo, ya que se realiza la sumatoria de estos cuatro pliegues y el valor se ajusta a partir de dos constantes.

La ecuación de Faulkner viene dada por:

$$\text{PORCENTAJE GRASO} = 0,153 * \Sigma (4 \text{ pliegues}) + 5,783$$

Donde: $\Sigma (4 \text{ pliegues}) = \text{Tricipital (mm)} + \text{Subescapular (mm)} + \text{Suprailíaco (mm)} + \text{Abdominal (mm)}$

A esta información se la puede complementar con el cálculo de la masa muscular. Hay una fórmula para valorar el tejido muscular derivada de la disección de cadáveres, fué diseñada por el Dr. Martin en el año 1964. La fórmula es una de las pocas ecuaciones validadas con un método directo de estudio de cadáveres. En el año 1989, Martin y colaboradores modificaron la ecuación para que permita realizar la predicción de masa muscular. Para el cálculo se utilizan los valores de la talla, los perímetros del brazo, antebrazo y pierna, y los pliegues cutáneos correspondientes a cada perímetro.

$$MM = T * (0,0553 Gd^2 + 0,0987 Ga^2 + 0,0331 Gb^2) - 2554$$

Donde:

MM: masa muscular (gr).

T: Talla (cm)

Ga: Perímetro del antebrazo - pliegue cutáneo (cm).

Gb: Perímetro de la pierna - pliegue cutáneo (cm).

Gd: Perímetro del muslo - pliegue cutáneo (cm).

En la ecuación se puede ver que a cada valor de un perímetro se le resta el valor de su pliegue cutáneo correspondiente, se lo eleva al cuadrado y se multiplica por una constante. A la suma de esos resultados se los multiplica por la talla y se le resta otra constante.

Existen muchas otras ecuaciones para hacer este cálculo, algunas están ajustadas por sexo y por edad. Como siempre, la fórmula a utilizar va a depender de cuál sea el objetivo y la población de estudio. Muchos de esos modelos son utilizados en el deporte, ya que suele ser necesario conocer los componentes grasos y muscular con bastante precisión. Esto brinda información que es utilizada para mejorar los entrenamientos y adecuar los protocolos de nutrición.

Una cuestión de importancia al utilizar cualquier modelo de evaluación de composición corporal es tener en cuenta las fuentes de variabilidad de naturaleza biológica. Es decir, los componentes y su distribución pueden variar por razones nutricionales, de actividad física y de enfermedad, todas estas son de naturaleza ambiental, pero hay predisposiciones biológicas de base que son la edad y el sexo.

Variabilidad de la composición corporal

En lo que respecta a la edad, la composición corporal varía a lo largo de toda la ontogenia, con algunos periodos de estabilidad. Durante la vida intrauterina, una vez que los tejidos se han diferenciado, se inicia una fase de crecimiento donde se acumula tejido adiposo, sobre todo en el último trimestre de gestación. Durante el periodo postnatal, la grasa corporal es mayor en las edades más

tempranas y disminuye paulatinamente hasta el periodo pre-puberal, donde en mujeres tiene un nuevo incremento temporal.

En términos generales a lo largo de la pubertad hay un aumento de la densidad mineral ósea y de la masa magra que tiene un incremento notorio, así como una disminución del contenido de tejido adiposo.

Ya durante la adultez, la masa grasa tiende a aumentar, con notorias diferencias sexuales, ya que las mujeres presentan mayores porcentajes de tejido graso que los hombres, quienes presentan el mayor incremento de masa muscular durante las primeras décadas de vida (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje aproximado de masa grasa a diferentes edades

EDAD (años)	HOMBRES	MUJERES
17 – 29	15 %	25 %
30 – 39	17,5 %	27,5 %
40 – 49	20 %	30 %
50 y más	20 %	30 %

El pico de masa muscular y de masa ósea se alcanza en la juventud, hacia los 25 a 30 años, y se mantiene relativamente estable hasta los 50 años con una pérdida de un 10%. Sin embargo, a partir de esta edad hay una pérdida progresiva de músculo que se hace especialmente intensa a partir de los 70 años de vida. Esto se debe principalmente a la pérdida de masa muscular esquelética y a la progresiva disminución del número y el tamaño de las fibras musculares. Este proceso se conoce con el nombre de «sarcopenia» y contribuye de manera evidente a la pérdida de fuerza y actividad funcional en los ancianos.

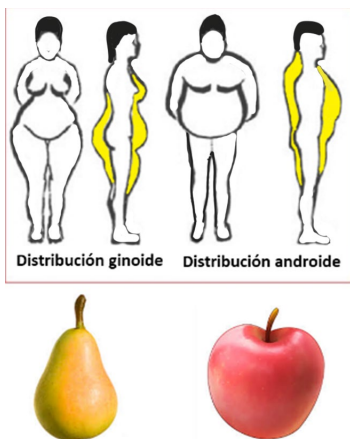
Superada la edad de 70 años, todos los tejidos comienzan a disminuir, por lo cual, a partir de esta edad, la pérdida de peso es considerada como un riesgo de enfermedad y muerte. La actividad física y la dieta adecuadas son fundamentales para disminuir la pérdida de masa muscular, disminuir el riesgo y sostener las capacidades funcionales durante el envejecimiento.

En lo que respecta a las diferencias sexuales, varios estudios han demostrado que el dimorfismo sexual se manifiesta desde temprana edad, viéndose en las niñas un menor peso corporal, una menor masa magra y mayor adiposidad que en los niños.

Durante la infancia y la niñez el dimorfismo sexual en tamaño corporal total (masa magra y adiposidad) es reducido, pero se incrementa notoriamente desde el comienzo de la pubertad. Recordemos que las niñas entran a la pubertad más temprano que los niños llegando a tener menor estatura final. Debido al efecto de las hormonas sexuales, durante la pubertad comienzan a ser evidentes las

diferencias en la composición corporal. Las mujeres tienden a tener una distribución de grasa llamada ginoide, que se caracteriza por una menor concentración en la zona abdominal y una mayor en caderas, glúteos y muslos.

Figura 8. Tipos de distribución adiposa



Esta distribución, también conocida como periférica, se considera menos riesgosa para enfermedades cardiovasculares. Por otro lado, los hombres tienden a tener una distribución androide, con mayor grasa en la zona abdominal y en la espalda, y menos en otras partes del cuerpo. Esta distribución, llamada centralizada, es más riesgosa para enfermedades cardíacas, ya que la grasa se acumula cerca de órganos importantes como el corazón, el hígado y los riñones. Estas distribuciones se comparan a menudo con la forma de una pera para la ginoide y la forma de una manzana para la distribución androide (Figura 8).

Existe además un aspecto de importancia que mencionamos brevemente y que es que la composición corporal varía por efecto ambiental. Actualmente se reconoce que el ambiente juega un rol preponderante en el metabolismo y la composición corporal. Un ejemplo claro de esto se observa en la hipótesis de Barker, la cual indica que un ambiente intrauterino adverso provoca cambios adaptativos metabólicos con consecuencias a largo plazo. Desde esta teoría se considera que las desviaciones de los patrones normales de desarrollo de la composición corporal en niños con retardo prenatal de crecimiento pueden generar una reprogramación metabólica que implica problemas de salud en edad adulta, como la acumulación centralizada de grasa, dislipemias y diabetes tipo 2. También se conoce que el riesgo asociado al retardo prenatal de crecimiento puede reducirse significativamente con intervenciones que mejoren la calidad de la dieta y la actividad física.

Por otro lado, una vez en la vida posnatal, la malnutrición derivada del consumo inadecuado de macronutrientes, como un excesivo aporte de grasas, azúcares y harinas refinadas, constituye otro de los factores que inciden en la composición corporal, provocando un aumento del tejido graso y una disminución del tejido muscular. A esto se suman otros factores como el sedentarismo, vinculado a los nuevos tipos de trabajo que se fueron desarrollando durante el siglo XX y que en nuestro siglo se han globalizado. El sedentarismo se ha asociado a sobrepeso, obesidad, dislipemias y enfermedades cardiovasculares.

El estrés prolongado es también un factor de riesgo para el desarrollo de enfermedades metabólicas y sobrepeso, ya que la acumulación de tejido graso se encuentra asociado a la actividad de hormonas como la grelina y el cortisol. Esta última hormona también es llamada hormona del estrés y tiene la capacidad, entre otras cosas, de modificar el metabolismo de los lípidos.

Existe entonces una gran cantidad de evidencia que indica que la composición corporal y calidad de vida se encuentran asociadas. La actividad física reduce el riesgo a desarrollar enfermedades crónicas y envejecimiento prematuro, ya que permite reducir la grasa corporal y el sobrepeso, incrementar la masa muscular, disminuir el riesgo de enfermedades metabólicas como la dislipemia y la diabetes, mejorar las funcionalidades motrices y atenuar el estrés.

El análisis de la composición corporal es una estrategia de importancia en antropología, medicina y deporte. En el ámbito de la antropología, permite relacionar factores ambientales, como la nutrición y la actividad física, como fuente de variabilidad.

Continuamente se desarrollan métodos *in vivo* para su uso en la investigación de la composición del cuerpo humano. Muchos de estos avances tecnológicos deberían proporcionar una evaluación precisa en adultos y niños. En las últimas décadas, ha quedado claro que muchas enfermedades que se manifiestan en la edad adulta pueden tener su origen en la infancia. Por lo tanto, es de esperar que se centre un área de investigación adicional sobre el desarrollo de métodos en los niños, especialmente en aplicaciones en estudios longitudinales. Además, como se discute en otros capítulos, la población adulta está envejeciendo debido a que un porcentaje cada vez mayor de personas mayores está superando la esperanza de vida promedio de las generaciones pasadas. Con el avance de la edad, surgen cambios en la composición corporal que pueden afectar la calidad de vida, lo que abre un nuevo panorama en las áreas de investigación asociadas al envejecimiento.

Finalmente es necesario aclarar que, al enfoque de características biológicas con técnicas específicas, no implica un reduccionismo mecanicista. Se reconoce que todas las funciones corporales están reguladas por estructuras, mecanismos y transporte de sustancias, lo que refleja la complejidad del cuerpo humano. El análisis de la composición corporal puede considerarse como una instantánea de esa complejidad. Aunque se trate como una instantánea, proporciona una visión de la escena, el contexto y las relaciones para su análisis. El cuerpo humano, en última instancia, es la manifestación visible de una organización compleja que constantemente se reestructura.

Por lo tanto, el enfoque de la antropología biológica es un estudio de la complejidad. Creemos y nos desarrollamos en un ambiente BIO-PSICO-SOCIO-CULTURAL que inevitablemente deja huellas en nuestros cuerpos.

Bibliografía

- Alvero Cruz, J. R., Diego Acosta, Á. M., Fernández Pástor, V. J., & García Romero, J. (2005). Métodos de evaluación de la composición corporal: tendencias actuales (III). *Arch. med. deporte*, 121-127.
- Cabañas, M. D., & Esparza, F. (2009). *Compendio de cineantropometría*. CTO Editorial, 2.

- Frisancho A. R. (2008). Anthropometric standards: an interactive nutritional reference of body size and body composition for children and adults. The University of Michigan Press. ISBN 13: 978-0-472-11591-4, ISBN 10: 0-472-11591-X
- Martínez E., Devesa M., Bacallao J., & Amador M. (1993). Índice subescapular/tricipital: valores percentilares en niños y adolescentes cubanos. Arch Latinoam Nutr 43:199-203
- Moreira, O. C., Alonso-Aubin, D. A., de Oliveira, C. E. P., Candia-Luján, R., & De Paz, J. A. (2015). Métodos de evaluación de la composición corporal: una revisión actualizada de descripción, aplicación, ventajas y desventajas. Arch Med del Deport, 32(6), 387-94.
- Taboada-Iglesias, Y., Gutiérrez-Sánchez, Á., & Vernetta, M. (2015). Índices de proporcionalidad y composición corporal de la élite de Gimnasia Acrobática. International Journal of Morphology, 33(3), 996-1001.
- Wang Z. M. (1997). Human body composition models and methodology: Theory and experiment [PhD]. Wageningen Agricultural University.

CAPÍTULO 12

Las relaciones entre la Ontogenia y la Filogenia

Claudio G. Barbeito, Julieta Carril

Introducción

En la actualidad, es innegable que muchos aspectos de la historia evolutiva de los seres vivos se evidencian en sus trayectorias del desarrollo. De la misma manera, para comprender las peculiaridades de la ontogenia de las distintas especies, es necesario analizarlas dentro de un marco evolutivo. Sin embargo, las relaciones entre la ontogenia y la filogenia y su importancia fueron conceptualizadas de manera muy diferente a lo largo de la historia del pensamiento científico.

En el presente capítulo realizamos, inicialmente, una breve reseña histórica de estas ideas, para luego analizar en profundidad el modelo reciente de la Biología Evolutiva del Desarrollo (*Evolutionary Developmental Biology* o Evo-Devo) y, por último, plantear las proyecciones futuras de la disciplina que surgen a partir de los trabajos más recientes.

Historia de la relación entre la ontogenia y la filogenia

La ontogenia y la filogenia antes de Darwin

Con la obra “Filosofía Zoológica” publicada en 1809, Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829, Figura 1A) se consolida como pionero de una de las primeras teorías evolutivas, aunque en ese momento el término evolución en biología se refería al preformacionismo (Ver capítulo 5 de introducción al estudio del desarrollo) y no a la transformación de las especies. Lamarck postuló un mecanismo con intencionalidad y direccionalidad basado en el ‘uso-herencia’, que implicaba la **herencia de caracteres adquiridos**, sin contemplar demasiados aspectos del desarrollo. Las ideas de Lamarck no

fueron muy aceptadas en la comunidad científica de su época, en buena medida porque eran contrarias a las propuestas de uno de los más importantes estudiosos coetáneos, George Cuvier (1769-1832, Figura 1B)⁸.

Cuvier desarrolló un **modelo fijista-creacionista** basado en la tradición bíblica (específicamente en la descripción realizada en el Génesis del Antiguo Testamento) y en la no transformación posterior de las especies creadas por Dios. Este naturalista francés, fundador de la anatomía comparada, analizaba las diferencias entre los organismos actuales y fósiles, pero consideraba que esas variaciones no eran producto de cambios a lo largo del tiempo, sino de creaciones y extinciones independientes.

Otro naturalista francés contemporáneo a Cuvier, Etienne Geoffroy Saint Hilaire (1772-1844), no admitía la posibilidad de la transformación de los organismos a lo largo del tiempo, a partir de lo que él definió como **unidad de tipo**: la similitud en las partes anatómicas de distintos organismos.

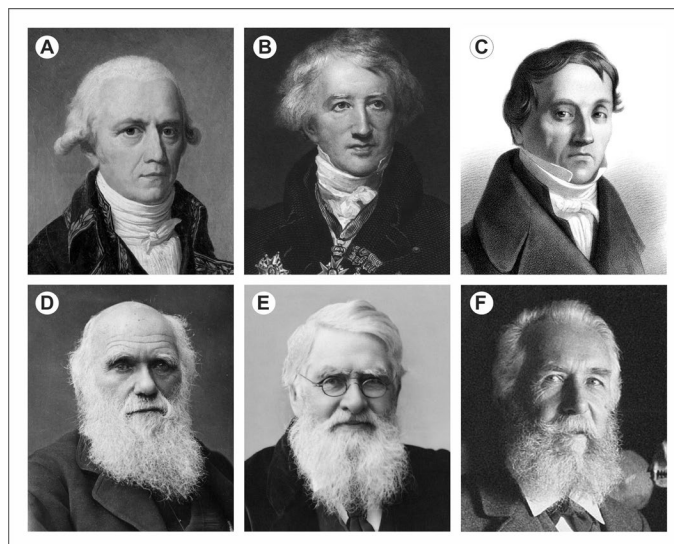


Figura 1. Jean-Baptiste Lamarck (A), George Cuvier (B), Karl Ernst von Baer (C), Charles R. Darwin (D), Alfred R. Wallace (E), Ernst Haeckel (F). Imágenes modificadas de Wikipedia (2024).

Pocos años después, Richard Owen (1804-1892), el paleontólogo inglés más reconocido de su época, introdujo el concepto de **homología** para referirse a la similitud de las partes anatómicas que se encuentran en distintos organismos, aunque estas posean las características específicas que les pudieran permitir adaptarse a cada especie. Por ejemplo, las alas de un ave, las aletas de una ballena y los miembros anteriores de un caballo son homólogos ya que están formados por los mismos huesos (Figura 2); y al mismo tiempo les permiten especializarse en el vuelo, el nado y la carrera, conquistar distintos nichos y adoptar distintos estilos de vida primarios como el aéreo, el acuático y el terrestre, respectivamente. Sin embargo, Owen (quien también era fijista), nunca consideró a la

⁸ Según Salgado & Arcucci (2016), Cuvier fue el 'verdugo oficial del evolucionismo predarwiniano' (pág. 54).

homología desde una perspectiva evolucionista como ocurre en la visión post-darwiniana y actual, es decir, la homología por ancestralidad compartida.

Por entonces comienza el desarrollo de la embriología comparada, en especial en Alemania. Johann Friedrich Meckel (1781-1833) y Lorenz Oken (1809-1881) establecieron que existía una relación entre el desarrollo embrionario y el tipo de organización que iba a tener un organismo en la etapa posnatal. Fue sin dudas Karl Ernst von Baer (1792-1876, Figura 1C), un científico de origen ruso que desarrolló sus actividades principalmente en Alemania, quien realizó el primer aporte significativo a la relación entre los organismos y su ontogenia. von Baer fue un opositor del preformacionismo y un gran defensor de la epigénesis, es decir, el proceso direccionado (teleológico) del aumento de la complejidad morfológica durante el desarrollo (que en esa época se consideraba como resultado de la fuerza de una entidad externa a la materia). También aceptó la mayor parte de las ideas de Cuvier, aunque admitió la posibilidad de una transformación de los organismos a lo largo del tiempo siempre dentro de un mismo plan estructural básico. Las ideas de von Baer sobre el tema se resumen en sus cuatro leyes: (1) durante el desarrollo embrionario las características generales de un grupo aparecen previo a las características específicas, (2) las características más especializadas se desarrollan a partir de las características más generales, (3) el embrión de una especie 'superior' se aleja de los estadios adultos de las especies 'inferiores', y (4) el embrión de una especie 'superior' se asemeja a sus embriones y no al adulto de otras especies. El uso del término superior es típico de los modelos predarwinianos, en los que se mantenía la idea de la escala de la naturaleza con el ser humano en el escalón más elevado, al contrario de la propuesta de Darwin que presenta la historia de la vida como un modelo arborescente.

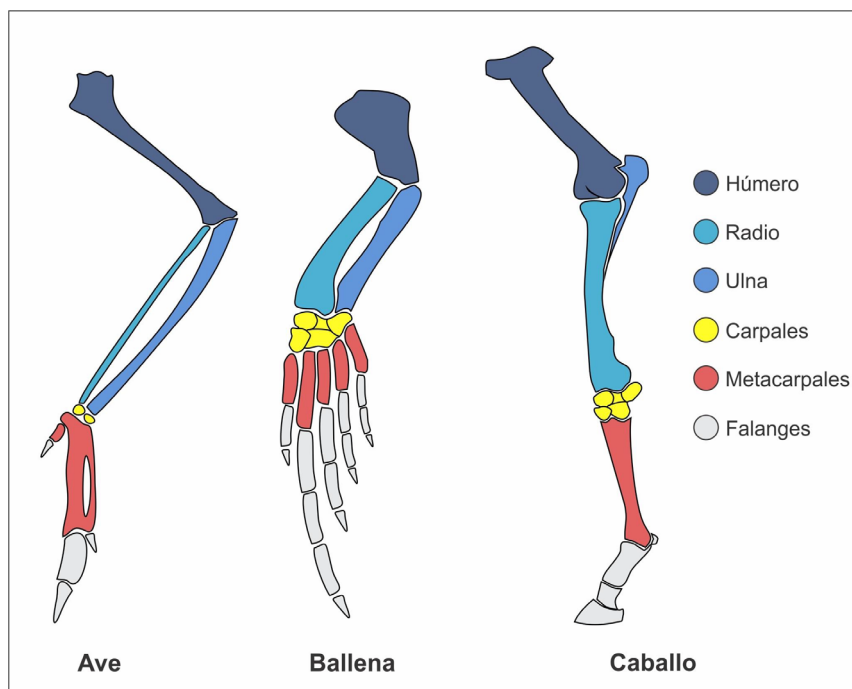


Figura 2. Huesos homólogos del miembro anterior de vertebrados.

El surgimiento del darwinismo

Cuando regresó de su viaje alrededor del mundo en el barco explorador inglés M.S. Beagle, el naturalista inglés Charles Robert Darwin (1809-1882, Figura 1D) cuestionaba el creacionismo-fijismo debido a que le parecía incompatible con la naturaleza que había observado a lo largo de los distintos continentes. Posteriormente, encontró una teoría para explicar la transformación de las especies: la selección natural. Independientemente, el entonces joven naturalista Alfred Russel Wallace (1823-1913, Figura 1E), llegaba a conclusiones similares. Tras casi 20 años en los que Darwin reunió pruebas, en 1858 se presentó un esbozo de la teoría evolutiva firmado por ambos autores. Al año siguiente, en 1859, Darwin publicó su gran obra conocida como “El origen de las especies”. En este libro y en su obra posterior “El origen del hombre y la selección en relación con el sexo”, Darwin tomó algunos conocimientos de la embriología comparada y en especial de las leyes de von Baer. Paradójicamente, el embriólogo admirado por Darwin fue un crítico feroz de la selección natural darwiniana. La **teoría de la selección natural de Darwin-Wallace** es una de las más importantes y revolucionarias de la historia de la ciencia y, por lo tanto, de las más conocidas, resumiremos aquí sus principales postulados:

- En toda especie nacen más organismos de los que llegan a sobrevivir.
- En los organismos aparecen variaciones al azar, algunas de las cuales pueden heredarse.
- Algunas variaciones son favorables para la supervivencia y tienden a hacerse más frecuentes de una generación a la otra.
- Al cabo de un tiempo la acumulación de cambios y el aislamiento lleva a que los organismos se diferencien unos de otros.

La visión de Darwin excluyó la intencionalidad y la direccionalidad, diferenciándose por ese motivo su teoría de la mayoría de las ideas transformistas previas como la de Lamarck. Un aspecto muy importante del modelo darwiniano fue el gradualismo. Para Darwin los cambios eran lentos, idea muy cuestionada por algunos de sus principales defensores por la imposibilidad de explicar la evolución del desarrollo de algunas estructuras complejas, como por ejemplo el ojo.

Según Darwin el origen común se comprobaba con la ley de unidad de tipo donde los elementos estructurales que constituyen a los organismos son los mismos para todos. Al origen común se le suma al concepto de homología. Darwin no podía haber explicado la comunidad de la estructura embrionaria si no fuera a partir de la comunidad de origen; por ejemplo, el hecho de que los arcos branquiales aparezcan en los embriones de todos los vertebrados, aunque luego den origen a órganos muy distintos en los diferentes grupos, no puede tener otra explicación que el origen de todos los vertebrados a partir de un ancestro común.

El impacto del darwinismo y el surgimiento de la ley biogenética

Algunos de los darwinistas más importantes de la época como Thomas Huxley (1825-1895), disintieron con Darwin en la gradualidad de los cambios. El propio Huxley adelantó una idea que aún

hoy nos parece moderna: “Es mucho más importante que la aparición de nuevas partes, la diferencia en el desarrollo de partes preexistentes”. Por entonces la teoría de la evolución se expandió por el mundo. En Latinoamérica, el argentino Florentino Ameghino (1854-1911) fue el primer gran divulgador con su libro “Filogenia” (1884) en el que se evidencia la influencia de los embriólogos alemanes.

Otro naturalista alemán defensor de la teoría evolutiva, Ernst Haeckel (1834-1919, Figura 1F), planteó una modificación de las ideas de von Baer resumidas en la **ley biogenética** de 1874. La impronta en el mundo científico de Haeckel se puede evidenciar con los términos cuya introducción en la ciencia se le atribuyen: ecología, filo, heterocronía, ontogenia, filogenia, monofilético y polifilético. La ley biogenética de Haeckel ha sido simplificada en extremo bajo la errónea idea de que “la ontogenia recapitula la filogenia”; es decir que durante su desarrollo un organismo pasa por los estadios adultos de sus antecesores. Sin embargo, la ley biogenética como fue planteada por Haeckel, era mucho más compleja y se basaba en dos principios fundamentales: (1) la repetición y la condensación de estadios adultos ancestrales en los estadios embrionarios o juveniles de los descendientes como producto de una aceleración universal del desarrollo, y (2) la adición de estadios al final de la ontogenia ancestral. Por ejemplo, el desarrollo de un mamífero era similar (pero más rápido) que el de un reptil, pero al final en el mamífero aparecían estadios que no existían en el reptil. La existencia de un cambio temporal en la aparición y desarrollo de un órgano respecto a otro en los distintos organismos fue denominado **heterocronía** por Haeckel. Para él, el cambio ocurría en una única dirección porque existía una aceleración universal del desarrollo como mecanismo de la recapitulación (Figura 3). Si no existiera esta aceleración de las ontogenias, al ir agregando etapas a lo largo de la evolución, estas se harían cada vez más largas.



Figura 3. Divergencia entre embriones de distintos vertebrados, luego de presentar características similares inicialmente. De izquierda a derecha: pez, salamandra, tortuga, pollo, cerdo, bovino, conejo y humano. Copia de Romanes (1892) de los dibujos embriológicos de Haeckel. Imagen modificada de Wikipedia (2024).

Es interesante que Haeckel introdujera sus hipótesis en el marco de una historia de la vida evolutiva arborescente tal como había planteado Darwin, y no en un modelo fijista derivado de la escala de la naturaleza aristotélica y la gran cadena de ser, como había hecho von Baer. Aunque las ideas de Haeckel se expandieron en la sociedad en general, en el ámbito científico fue muy criticado. Posiblemente su irascibilidad y sus dibujos fraudulentos, retocados intencionalmente, no contribuyeron para que sus ideas tuvieran un amplio consenso en la comunidad científica y durante décadas se consideró que sus ideas eran un retroceso con respecto a las de von Baer. Se necesitaría un siglo para que Stephen Jay Gould (1941-2002) en su obra “Ontogenia y Filogenia: la ley fundamental biogenética” de 1977 presentara una relectura en la que destaca la originalidad y la complejidad de las ideas de Haeckel.

En 1883 el biólogo alemán August Weismann (1834-1914) hizo un aporte fundamental al darwinismo al hipotetizar sobre la **herencia de caracteres adquiridos**. Para este autor los cambios solo se transmiten a la descendencia si afectan al plasma germinativo que es el material que pasa de generación en generación (el concepto de gen no había surgido aún). La teoría propuesta por Weismann fue denominada **Neodarwinismo**.

Si bien podemos señalar algunos aportes realizados en el fin del siglo XIX, como el del científico ruso Illia Metchnikoff (1845-1916) que en 1891 planteó que “la evolución consiste en modificación de embriones no de adultos”, los cuestionamientos a Haeckel y el surgimiento de la embriología experimental llevaron a que en el inicio del siglo XX las investigaciones sobre la ontogenia y la filogenia transcurrieran por caminos separados (ver Capítulo 5). Aun así, uno de los fundadores de la embriología experimental, Wilhelm Roux (1850-1924), en 1894 escribió que “muchas de las conclusiones que se extraen del desarrollo individual deberían arrojar luz sobre la filogenia”.

La teoría sintética o noneodarwinismo

El siglo XX se inició con el surgimiento del concepto de **gen** y el descubrimiento de las **mutaciones**. Se pensó por entonces que algunas mutaciones podrían generar grandes cambios en los organismos que culminarían con la aparición de fenotipos distintos, algunos con mayores posibilidades de sobrevivir. Este **modelo saltacionista**, con grandes cuestionamientos al gradualismo darwiniano, dominó las ideas evolutivas en las primeras décadas del siglo. Pero entre 1930 y 1950 surgió la **teoría sintética o noneodarwiniana** (muchas veces se utiliza el término noneodarwinismo como sinónimo de teoría sintética, sin embargo ya se había utilizado esa deno-

minación para la propuesta de Weissman) que incorporó al modelo darwiniano la genética mendeliana y de poblaciones. Esta nueva síntesis tomó un carácter casi dogmático y prácticamente no incorporó los estudios sobre el desarrollo⁹.

Existen muchas discusiones al respecto sobre por qué la embriología no fue parte de la síntesis, pero es evidente que los textos más representativos de este modelo apenas mencionan a la ontogenia. La embriología en ese momento se basaba en estudios experimentales sobre un solo tipo de organismos y probablemente requería de su propia síntesis para llegar a conclusiones generales. Además, el concepto predominante en la época en que había una relación directa de un gen-una enzima, transformaba al embrión en un mero actor pasivo, un transportador de mutaciones. En el marco de esta premisa la macroevolución era entendida como una sumatoria de microevoluciones, los grandes cambios surgían por la sumatoria de pequeños cambios. Para este modelo, la población es la unidad de la evolución, la selección natural el mecanismo y las mutaciones puntuales las principales fuentes de variación. La teoría sintética considera a la evolución como al cambio diferencial en las frecuencias genotípicas de una población en el tiempo y entre generaciones debido al éxito reproductivo diferencial de sus fenotipos.

También hubo científicos que se escapaban al paradigma dominante con sus visiones holísticas como D'arcy Thompson (1960-1948), Joseph Needham (1900-1995) y Conrad Waddington (1905-1975) que solo fueron comprendidos plenamente y revalorizados décadas después; y Gavin de Beer (1899-1972), que en sus libros intentó relacionar, dentro del modelo neoneodarwinista, la ontogenia y la filogenia. La teoría sintética fue contemporánea del gran crecimiento inicial de la biología molecular, pero recién en la década de los 70's es cuando empiezan a analizarse con profundidad los mecanismos de regulación de la expresión génica, y la idea de un gen-una enzima se reconoce como una simplificación excesiva. Por entonces, comenzó a introducirse el concepto de **gen regulador** que implica que no solamente un gen puede codificar una enzima, sino que existen genes que codifican para moléculas que regulan la expresión de otros genes.

Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine en "Evolución" (1977), el que quizás fue el libro de texto más representativo de la teoría sintética y que era el manual obligado de cualquier curso de evolución, no abordan términos como embrión o embriología y solo existe una mención muy breve a la potencial importancia de los genes reguladores. Sin embargo, las décadas de los 60's y 70's, no solo fueron el escenario de grandes cambios sociales y culturales, sino también de modificaciones de algunos conceptos científicos arraigados. Por entonces la teoría de la evolución se modificó a partir del surgimiento de nuevos modelos, algunos de ellos son: la sociobiología, la teoría neutralista, la teoría simbiótica y los equilibrios puntuados.

⁹ Para Arthur (2004) la síntesis fue un triunfo y, a la vez, una maldición (pág. 34). Fue un triunfo porque logró demostrar cómo evolucionaron las poblaciones para adaptarse a sus entornos; y fue una maldición porque muchos partidarios intentaron asignar a este modelo la totalidad de la evolución.

Los cuestionamientos a la teoría sintética

La **sociobiología** surgió principalmente de las ideas del entomólogo Edward Wilson (1929-2021) e incluyó la hipótesis de Richard Dawkins (1941-) de “El gen egoísta” (1976), según la cual los organismos somos máquinas de perpetuar genes. El desarrollo no es un eje fundamental de este modelo. Tampoco lo es en la **teoría neutralista** de Moto Kimura (1924-1974) que tuvo un aporte fundamental a las ideas actuales sobre la evolución, al proponer que una parte importante de la selección de algunos alelos con respecto a otros tiene que ver con el azar y no con ventajas adaptativas, rompiendo con la propuesta ultra-adaptacionista de la teoría sintética. Por su relación con la ontogenia son más importantes otros dos modelos surgidos por entonces: la **teoría endosimbiótica** (luego simbiótica) de Lynn Margulis (1938-2011) y los **equilibrios puntuados** de Stephen J. Gould y Niles Eldredge (1942-).

Margulis propuso, originalmente, que las mitocondrias y los cloroplastos provenían de células procariotas fagocitadas por otras células de mayor tamaño, en cuyo interior no fueron degradadas sino incorporadas estableciendo una simbiosis íntima. Inicialmente su propuesta sobre el origen de la célula eucariota fue muy cuestionada, pero actualmente ningún científico duda de la validez de las ideas de Margulis. Posteriormente dobló la apuesta y habló de simbiosis entre organismos unicelulares para lograr la pluricelularidad. Obviamente que ella no negó la selección natural, pero introdujo un mecanismo distinto para interpretar algunos de los cambios más importantes en la historia de la vida (como el origen de la célula eucariota, de la pluricelularidad y de la sexualidad). La teoría simbiótica permite explicar esos hitos fundamentales de la evolución como transiciones mucho más rápidas. El impacto de las ideas de Margulis no solamente alcanzó a la biología evolutiva. Basta pensar en la importancia del ADN mitocondrial, un resto de esos procariotas que se adaptaron hace más de 1000 millones de años a vivir dentro de otras células en medicina y antropología forense. Pese a esto, Margulis no solo no fue reconocida en su momento, sino que tampoco fue, por ejemplo, galardonada con el Premio Nobel; probablemente no solo influyó para eso lo revolucionario de sus ideas sino también su género.

El modelo de los equilibrios puntuados o intermitentes considera que la macroevolución no puede explicarse a partir de la incorporación de pequeños cambios, sino que durante la historia de un linaje se alternan largos periodos de modificaciones menores en que solo ocurre microevolución, y otros cortos (desde la visión de los tiempos geológicos) que son aquellos en que se generan las grandes novedades evolutivas, es decir, la macroevolución. Gould y Eldredge llegaron a estas conclusiones desde su trabajo como paleontólogos, reflexionando sobre sus observaciones. Sin embargo, Gould comprendió que para explicar profundamente sus ideas había que analizar las relaciones entre la evolución y el desarrollo. Un estudio minucioso sobre la historia de estas ideas y una reflexión sobre las implicancias en el pensamiento de la época culminan con la publicación en 1977 de su gran obra “Ontogenia y Filogenia”. Como ya se comentó, este

libro es una relectura de Haeckel, donde Gould redefinió la heterocronía. Gould aplica el concepto de neotenia (retención en el adulto de las características juveniles de los ancestros) a la ontogenia humana, especialmente al cráneo mucho más similar al de un chimpancé (la especie filogenéticamente más cercana al ser humano) juvenil que al de un adulto. Gould también realizó otras contribuciones importantes para replantear la teoría evolutiva; junto a Elisabeth Vrba (1942-) definió el concepto clave de **exaptación**, que es la adquisición de una nueva función en una estructura que previamente estaba involucrada en otros procesos adaptativos. El ejemplo más utilizado para mostrarlo es el de las plumas de las aves, estructuras que inicialmente podrían haber intervenido en mecanismos termorreguladores o como ornamentos en el cortejo, y que posteriormente sirvieron además para el vuelo. El mismo Gould escribió en 1979 junto al genetista molecular estadounidense Richard Lewontin (1928-2021) un artículo (1979) que planteó una crítica al reduccionismo y el adaptacionismo extremo y destaca la importancia de las **restricciones** en la evolución: muchas estructuras se formaron porque eran las de construcción más sencilla y muchas otras no se formarán nunca porque no son posibles. La importancia de las restricciones en el desarrollo fue tomada y profundizada por otro paleontólogo inconformista, el catalán Pere Alberch (1954-1988), quien también entendía que el estudio de la morfogénesis era fundamental para comprender la evolución. Alberch poseía pocos conocimientos de biología molecular, pero comprendió que en la regulación génica estaba el camino para entender los cambios evolutivos. Alberch (1989) planteó el concepto de **restricción** (*constraint*) a partir de las malformaciones que pueden ocurrir y las que no pueden ocurrir; las restricciones no solo dirigen el desarrollo normal, sino que también impiden que ocurran ciertas formas de alteraciones (por ejemplo, una glándula mamaria extra-numeraria solo podría aparecer en la región ventral de los mamíferos en lo que se conoce como línea mamaria, nunca en el dorso, en la cabeza o en una extremidad). Hay alteraciones que están restringidas porque no existe un mecanismo de desarrollo normal que pueda alterarse.

Mientras tanto la teoría sintética era cuestionada desde diferentes visiones. La embriología, excluida por lo general de este modelo, culminó su propia síntesis e integración y dio origen a la **Biología del Desarrollo**. Esta nueva ciencia que incorporó al estudio del desarrollo los avances de la biología molecular y de la bioinformática, comenzaba a generar las bases para poder explicar con profundidad como el desarrollo podía ser fundamental para explicar la evolución. Surgió entonces la **Biología Evolutiva del Desarrollo** conocida habitualmente como **Evo-Devo**.

La Evo-Devo como eje en la relación ontogenia-filogenia durante el siglo XXI

El surgimiento de la Evo-Devo

La Evo-Devo proporcionó un nuevo marco teórico sintético para diversas disciplinas, centrado en la idea central de que los cambios evolutivos ocurren especialmente por modificaciones en los mecanismos del desarrollo. No se enfoca únicamente en la supervivencia del más apto, sino en cómo se forma el posible más apto. Esto implica que debe considerarse que tras el cambio genético (producto, por ejemplo, de una mutación) debe ocurrir una **reprogramación del desarrollo** para que este cambio pueda impactar sobre la filogenia. Uno de los más importantes referentes contemporáneos de esta disciplina es Wallace Arthur, quien propuso (2000) que la principal diferencia entre la teoría sintética clásica y la Evo-Devo, es la incorporación de la reprogramación para la generación de una nueva ontogenia (Figura 4).

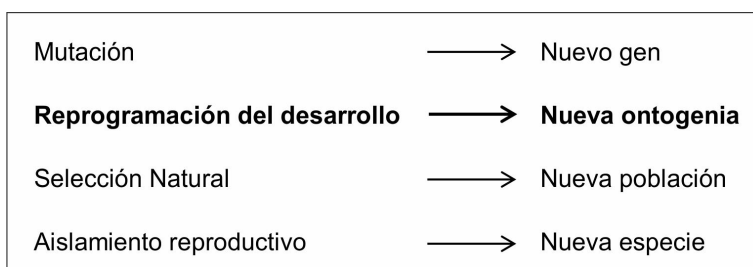


Figura 4. Las cuatro etapas del proceso evolutivo desde el punto de vista de la Evo-Devo, desde la aparición de la variación hasta la especiación. Modificado de Arthur (2000).

Hay muchas propuestas sobre el momento en que nació la Evo-Devo. Muchos autores consideran que fue con el descubrimiento de los **genes homeóticos**. Pero ¿por qué los genes homeóticos? Pasaron muchos años entre el descubrimiento de la estructura de la molécula de ADN (en 1953) y las primeras descripciones de la regulación génica en eucariotas. Entrada la década de los 80's ya se sabía que los genes tienen porciones que no se transcriben (es decir, no forman ARN). Esas porciones incluyen al promotor al cual deben unirse proteínas llamadas factores de transcripción basales, y porciones reguladoras que al unirse a factores de transcripción específicos incrementan o regulan los niveles de síntesis de ARN. Algunos factores de transcripción específicos de tejido son los responsables de que se activen diversos genes necesarios para que comience a formarse un órgano o un segmento corporal; a los genes que codifican para estos factores se los denomina **genes maestros**. Un grupo de estos genes se caracterizan por

tener una secuencia conservada de 180 pares de bases conocida como “homeobox”. Estos genes, denominados **homeóticos**, fueron descubiertos en 1983 en el organismo modelo *Drosophila melanogaster* (mosca de la fruta), simultáneamente por Thomas Kaufman y Walter Ghering quienes buscaban la base genética de un proceso que se conocía desde fines del siglo XIX, y que también había sido descubierto en *D. melanogaster*: la homeosis. La **homeosis** consiste en la aparición de mutaciones denominadas homeóticas que son aquellas en las que se altera la posición de estructuras normales, es decir, se afecta la segmentación corporal. Un ejemplo clásico de mutación homeótica es *Antennapedia* en la que las antenas son reemplazadas por un par de patas de aspecto normal (Figura 5).



Figura 5. Mutación homeótica *Antennapedia*. Tomada de Wikipedia 2024.

Es evidente que los genes homeóticos son genes que contribuyen a la construcción del organismo. Pocos años después de su descubrimiento en *D. melanogaster*, los genes homeóticos fueron encontrados en mamíferos, en los que también se relacionaron con la segmentación corporal. Algunas de sus mutaciones, por ejemplo, generan cambios en el tipo de vértebras que se localizan en cada segmento corporal.

No es solamente el descubrimiento de los genes homeóticos y de otros mecanismos de regulación de la expresión génica lo que permitió el desarrollo de la Evo-Devo como teoría integradora. También surgieron desarrollos tecnológicos para establecer la secuencia del ADN en estudios filogenéticos y programas de computación que permiten el procesamiento de gran cantidad de resultados. A partir de estas tecnologías se generó lo que Sean Carroll denominó “paleontología sin fósiles” donde se reconstruyen filogenias y se generan organismos hipotéticos, como el **ancestro Urbilateria**. Este sería el origen común de todos los animales bilaterales tanto deuterostomados como protostomados (Figura 6). Este ancestro tendría muchas familias génicas, como los genes homeóticos, que se conservan en animales tan diferentes y distantes filogenéticamente como los insectos y los mamíferos.

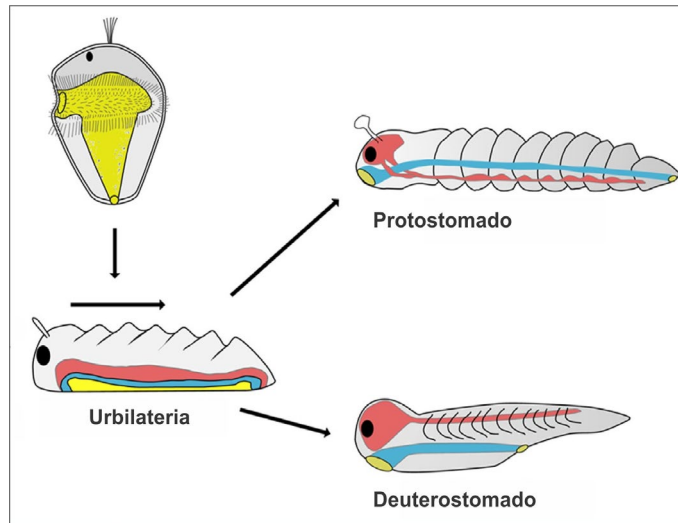


Figura 6. Ancestro Urbilateria. Modificado de De Robertis & Tejeda-Muñoz (2022).

También es importante en la consolidación de la Evo-Devo el establecimiento del concepto de **filotipo**. Este concepto planteado especialmente por Jonathan Slack propone la existencia de un estadio del desarrollo en que los miembros de un mismo *phylum* son similares entre si y que en cordados es el estadio de neurula tardía (faríngrula que corresponde al estado I de la Figura 3). A partir de este concepto surge el modelo de reloj de arena que propone una gran diversidad al inicio del desarrollo (relacionado por ejemplo con la viviparidad u oviparidad) un momento de grandes similitudes, cuando se alcanza el filotipo, y una nueva divergencia al ir avanzando el desarrollo (Figura 7).

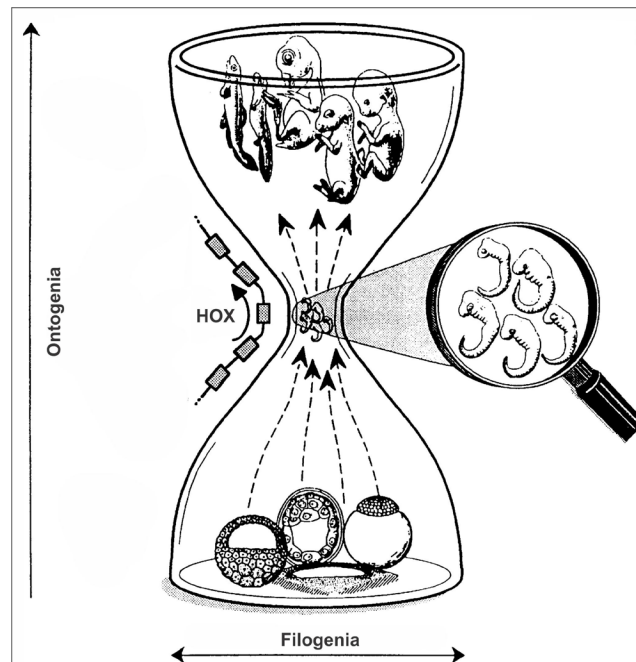


Figura 7. Modelo de reloj de arena. Modificado de Duboule (1994).

La Evo-Devo adquirió una base conceptual a fines del siglo XX y principios del siglo XXI. Justamente pueden encontrarse muchos de sus postulados fundamentales en un trabajo publicado por Arthur (2000) en el que este plantea que la teoría sintética considera:

- como unidad de evolución exclusivamente a la población, de esta manera una mutación solo impacta evolutivamente cuando la mayoría de los individuos de la población tienen el alelo mutado;
- como mecanismo exclusivo a la destrucción que se manifiesta por la muerte, o al menos la imposibilidad de dejar descendencia, de los organismos menos aptos;
- al cambio como un proceso continuo y gradual sin momentos de estasis y sin que ocurran grandes saltos evolutivos;
- y a la adaptación en respuesta al ambiente como el proceso que permitía explicar todos los cambios evolutivos.

En cambio, la Evo-Devo considera que:

- la unidad de evolución es tanto el individuo que reprograma su desarrollo como la población;
- si bien la selección natural es un mecanismo evolutivo que elimina a los menos aptos, también interviene como mecanismo evolutivo la creación de nuevas formas como consecuencia de esta reprogramación del desarrollo;
- el surgimiento de grandes novedades evolutivas ocurre en periodos relativamente cortos de cambio, mientras que la estabilización de fenotipos como consecuencia de las restricciones lleva a periodos de estasis.

Con la Evo-Devo y la incorporación de la reprogramación del desarrollo se puede explicar cómo un cambio genético puede producir una gran innovación evolutiva sin efectos catastróficos que llevarían a la muerte del organismo. Esto constituye una forma de interpretar la macroevolución de manera independiente de la microevolución.

La reprogramación del desarrollo

Arthur plantea que la reprogramación del desarrollo y el consecuente origen de nuevos fenotipos requieren de cambios en la trayectoria ontogénica que pueden ser de cuatro tipos:

(1) la **heterocronía**, que involucra a los cambios en el *tiempo* (tasa, inicio y finalización) de eventos y/o procesos del desarrollo que subyacen a la formación de los caracteres morfológicos, e incluyen: *aceleración* y *desaceleración* (en reemplazo de la neotenia de Gould), que implican un aumento o disminución de la velocidad del desarrollo somático; *hipermorfosis* e *hipomorfosis* (en reemplazo de progénesis de Gould), que implican el crecimiento prolongado o reducido en el tiempo de una estructura (por ejemplo, la continuación posnatal del desarrollo cerebral humano durante la niñez sería un ejemplo de hipermorfosis); y *pre-desplazamiento* y *post-desplazamiento*, que implican el

comienzo temprano o tardío del crecimiento de una estructura (Figura 8) (un ejemplo es el post-desplazamiento en la aparición de los primordios de las plumas en la trayectoria del desarrollo de aves altriciales que nacen prácticamente sin plumones en comparación con aves precociales que nacen cubiertas por plumones que, en consecuencia, eclosionan sin y con plumas respectivamente). Estos procesos pueden producir rasgos pedomórficos (truncados), peramórficos (extendidos) o isomórficos (iguales) al comparar dos trayectorias ontogenéticas.

(2) la **heterometría**, que implica una modificación en la *cantidad* de desarrollo de una parte de un organismo con respecto a la de otro organismo. Un ejemplo es la reducción del tamaño de los ojos durante el desarrollo de algunos peces que viven en la oscuridad.

(3) la **heterotopía**, cuando cambia el *lugar* de desarrollo de una parte de un organismo con respecto a la de otro organismo, es decir, cuando una estructura se desarrolla en una posición inusual a la del plan corporal. Un ejemplo son las osificaciones cutáneas como la de las tortugas o los escudos de los armadillos. En estos casos, el tejido óseo que se desarrolla es normal y similar al que se encuentra en otras localizaciones en especies relacionadas, pero aquí se localiza en la dermis cutánea que carece de esta variedad de tejido en la mayoría de los reptiles y los mamíferos.

(4) la **heterotipia**, como único proceso generador de *novedades morfológicas* (es decir, un nuevo elemento estructural en un plan corporal que no tiene homología en el antecesor ni en el mismo organismo). Algunos ejemplos son la aparición de las plumas en los dinosaurios y la aparición de la placenta en los mamíferos euterios.

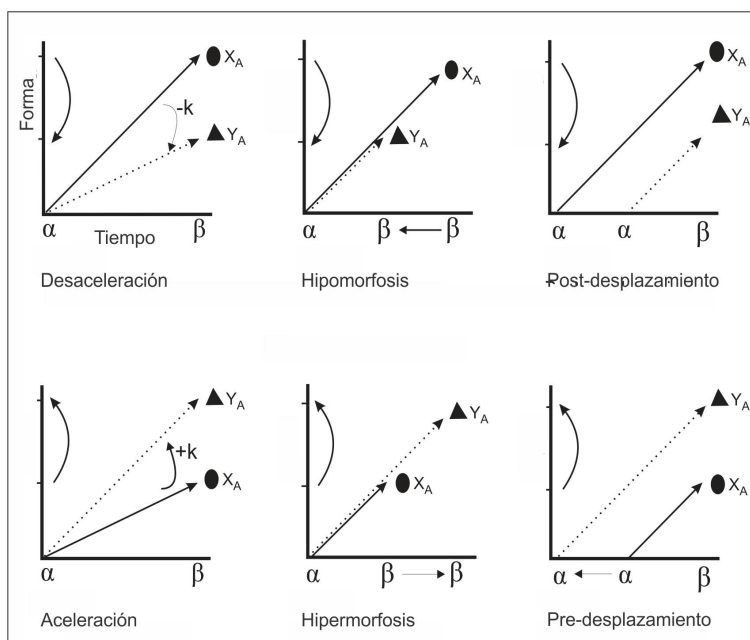


Figura 8. Los seis tipos de heterocronías de crecimiento que resultan de los cambios en la tasa (k), inicio (α) y finalización (β) de las trayectorias de desarrollo del descendiente (Y_A) respecto del ancestro (X_A) propuestos por Reilly et al. (1997). Modificado de Fabrezi (2012).

La modularidad

En la generación de los cambios en la trayectoria ontogénica es fundamental comprender el concepto de **modularidad** (Raff 1996). Los **módulos de desarrollo** son unidades semiautónomas capaces de generar un hecho embriológico. Según uno de los principales teóricos de la Evo-Devo, Rudolf Raff (1941-2019), los criterios para definir un módulo son:

- independencia y relación (variable) con otros módulos;
- localización física específica dentro del sistema;
- transformación temporal en el desarrollo;
- transformación evolutiva que permita identificar el elemento homólogo en una ontogenia similar;
- autonomía, organización discreta;
- variación del grado de conectividad con otros módulos;
- y pertenencia a una unidad jerárquica inferior dentro de una jerarquía superior.

Los módulos pueden ser identificados en distintos niveles, desde una red de señalización molecular hasta un órgano. A su vez, un módulo puede contener otros módulos. Por ejemplo, el miembro anterior es un módulo distinto del miembro posterior; pero a su vez dentro de cada uno de estos módulos, el autopodio tiene también características modulares. Si bien los módulos son semiautónomos, es muy importante la interacción entre ellos; por ejemplo, el módulo órbita y el módulo ojo realizan importantes inducciones recíprocas durante su ontogenia.

La existencia de módulos permite que ocurran procesos muy importantes como la **disociación** y la **duplicación** y la **divergencia**.

La disociación permite que los módulos se desarrollen independientemente. La independencia modular entre los miembros anteriores y posteriores se evidencia en el crecimiento alométrico de ambos entre aves y mamíferos. Sin embargo, dentro de una misma clase puede darse una nueva reprogramación del desarrollo, de esa manera tenemos por ejemplo un incremento del tamaño en los murciélagos de miembros anteriores y en el kiwi de miembros posteriores, que no se corresponde con el patrón habitual dentro del grupo. También la disociación explica la exaptación en la que los módulos adquieren nuevas funciones; por ejemplo, en los insectos cada par de alas es un módulo y en los coleópteros las alas anteriores originaron los élitros, estructuras con la protección como función más importante.

Los módulos también pueden duplicarse durante el desarrollo y estos nuevos módulos pueden seguir una trayectoria diferente que la de los iniciales. Un ejemplo muy interesante de duplicación y divergencia a nivel genético ocurrió durante la evolución de los homínidos. El gen SRGAP-2 codifica para una proteína que estimula a que las neuronas adquieran un fenotipo diferenciado durante el desarrollo prenatal y que en consecuencia dejen de proliferar y de formar nuevas dendritas. Hace unos 2,4 millones de años (momento de la existencia de los *Australopithecus*) este gen se duplicó

dos veces (Figura 9) y una de estas duplicaciones generó un gen que codifica para una forma trunca-
cada de la proteína, que carece de la función original, pero que inhibe la actividad de la proteína
original. De esta manera, se frena la inhibición de la proliferación y se continúa durante más tiempo
formando nuevas neuronas y a su vez, estas expanden su árbol dendrítico. Esta duplicación repre-
senta una de las bases moleculares de la hiper morfosis del cerebro humano.

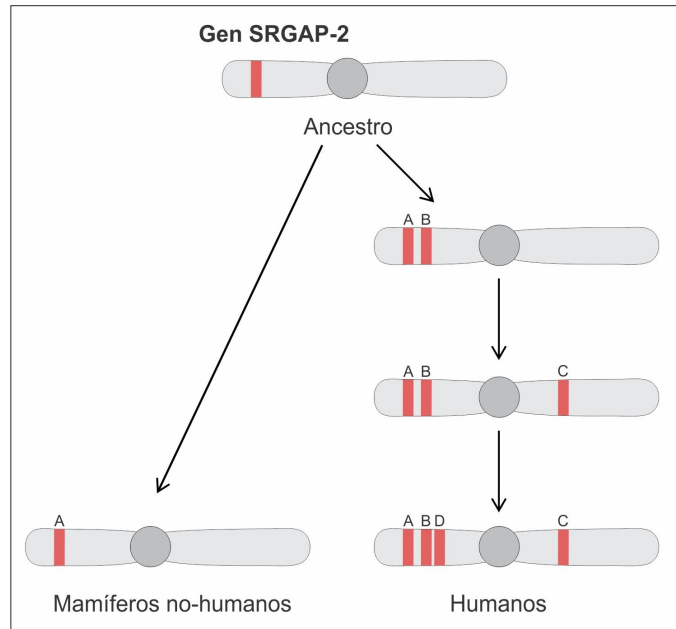


Figura 9. Duplicación del gen SRGAP-2 durante la evolución de los homínidos.

Las bases moleculares de la reprogramación del desarrollo

Como se mencionó previamente, el surgimiento de la Evo-Devo se asocia con el descubrimiento de los genes homeóticos, pero también con el incremento del conocimiento general sobre los meca-
nismos de regulación de la expresión génica.

Uno de los principales aspectos que deben considerarse para interpretar la reprogramación del desarrollo a nivel molecular es la duplicación génica. Michel Morange planteó en 2001 que: “La dife-
rencia más importante entre el genoma de una mosca y el humano no es que el humano tenga nuevos genes, sino que donde la mosca tiene solamente un gen, nuestra especie tiene familias multigénicas”. Los genes homeóticos son un claro ejemplo de este proceso ya que no están duplica-
dos en los animales no vertebrados (incluyendo cordados como el anfibio). Estos genes que tienen sus homólogos entre los distintos *phyla* (**ortólogos**), además poseen homólogos en el mismo indivi-
duo en los vertebrados (**parálogos**) (Figura 10). Los cambios en la expresión de los genes homeó-
ticos permiten explicar algunas novedades evolutivas importantes como la pérdida de los miembros

torácicos en las serpientes y la diferenciación en cabeza, tórax y abdomen de los segmentos corporales en los insectos.

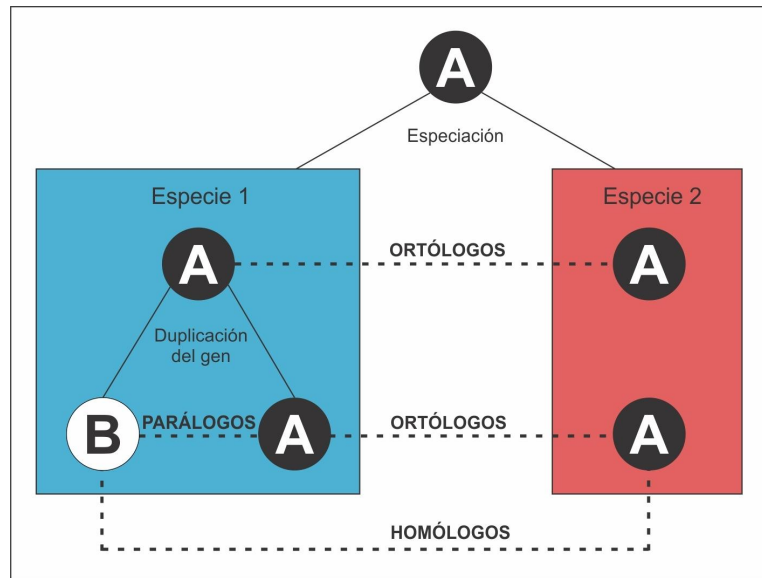


Figura 10. Genes homólogos: ortólogos y parálogos.

Otro aspecto importante para comprender las bases moleculares de la reprogramación del desarrollo es la **parsimonia molecular**. Este concepto implica que, pese a las grandes diferencias entre los distintos linajes de animales, todos utilizan en su desarrollo los mismos tipos de moléculas. Factores de transcripción como los genes homeóticos o Pax6 y moléculas de señalización como Sonic hedgehog, Wnt o TGFbeta (ver Capítulo 5) tienen sus homólogos en los distintos *phyla*. A nivel molecular tampoco es frecuente la formación de familias génicas nuevas, sino la duplicación y la adquisición de nuevos roles para las familias génicas existentes. Relacionado con este concepto está el de **homología profunda**. La incorporación de la biología molecular al estudio del desarrollo condujo a una reconsideración de la homología. Los ejemplos clásicos de homoplasia como el ojo de los vertebrados y de los insectos, o las alas de las aves y los insectos, pasan a ser representantes de homología si se los considera a nivel molecular. El factor de transcripción Pax 6 en vertebrados y su homólogo *eye-less* en insectos son los genes maestros para la formación del ojo en ambos grupos. Algo similar pasa con Shh como factor inductor del desarrollo de los miembros en los vertebrados (incluidas las alas de las aves) y su homólogo en los artrópodos. Un caso especial de homología profunda es el que ocurre en el establecimiento del eje corporal. Los genes que se expresan dorsalmente en artrópodos lo hacen ventralmente en vertebrados y viceversa.

El morfoespacio como herramienta teórica para explorar la ontogenia y la filogenia

La evo-devo retoma algunos conceptos que habían sido usados previamente, pero que dentro de este modelo evolutivo son revisados y toman una enorme importancia, uno de ellos es el de morfoespacio, originalmente propuesto por el paleontólogo David M. Raup (1933-2015).

Mediante los **morfoespacios** es posible explorar la forma biológica: la que existe realmente en la naturaleza, la que podría existir y la imposible. Los morfoespacios se grafican como espacios geométricos de dos o más dimensiones representadas por diversos parámetros de modelos de forma (como puede ser el largo de un hueso) y la frecuencia de aparición de esas formas. Así, diferentes organismos (o sus partes) tienen diferentes ubicaciones dentro de un morfoespacio como consecuencia de las diferentes combinaciones de coordenadas del modelo a lo largo de los ejes de dimensiones.

Pero, ¿por qué existen en la naturaleza sólo algunas de las formas biológicas posibles? y ¿por qué hay espacios vacíos de formas inexistentes en los morfoespacios? La respuesta a estas preguntas puede ser explicada por el concepto de **restricción** ya mencionado, es decir, por la existencia de límites en el espectro de posibles formas biológicas. Las restricciones pueden clasificarse en extrínsecas cuando están impuestas por las leyes de la física y la geometría (restricciones geométrica y funcional); o pueden ser intrínsecas cuando están impuestas por la biología de un organismo específico (restricciones filogenéticas y del desarrollo). En particular, las restricciones filogenéticas establecen el límite del conjunto de formas posibles para la codificación genética presente en una determinada especie, mientras que las restricciones del desarrollo establecen el límite del conjunto de formas posibles desde el punto de vista del desarrollo para esa especie.

Específicamente, si se disponen de datos ontogenéticos pueden crearse **morfoespacios de desarrollo** y obtenerse un espectro hipotético de posibilidades de desarrollo de los organismos. De la misma manera, si se disponen de datos filogenéticos pueden crearse **filomorfoespacios** y trazar la historia de la diversificación morfológica de un grupo de organismos e inferir la magnitud y dirección del cambio de forma a lo largo de cualquier rama de la filogenia.

Canalización

El concepto de **canalización** también ha sido retomado por la Evo-Devo y se utiliza para denominar el proceso en que diversos genotipos generan un fenotipo en común. Esto permite que el fenotipo mejor adaptado se exprese, aunque existan variaciones génicas en los individuos. La canalización permite la supervivencia del fenotipo más apto pero manteniendo la variación genética, lo que puede ser fundamental cuando existen cambios ambientales donde algunos de esos genotipos

podrían expresarse diferente frente a nuevas presiones evolutivas y generar diversidad fenotípica. A este último proceso se lo denomina **descanalización**.

Evolvabilidad

Un concepto fundamental en la Evo-Devo es la **evolvabilidad** que podría definirse como la capacidad para evolucionar. Esta idea propuesta a fines del siglo XX se refiere a la capacidad de las especies para generar variaciones heredables y que se manifiesten en los organismos cuando lleguen adultos. La evolvabilidad se ha relacionado de manera opuesta con el concepto de restricción. Cuantas más restricciones haya para que se generen nuevos fenotipos durante el desarrollo, menor será la posibilidad de evolucionar de ese grupo.

Más allá de la Evo-Devo

Se ha discutido mucho si era necesario reformular la teoría evolutiva y si realmente la Evo-Devo fue un cambio de paradigma; más allá de estas discusiones, la teoría evolutiva debe incorporar conocimientos que provengan de distintas áreas y es necesario que esos nuevos conceptos se incorporen a ella. A continuación, plantearemos algunos aspectos que se están incorporando a la teoría evolutiva en la actualidad.

Epigenética

En la década de 1940 Waddington introdujo el concepto de **epigenética** para definir la interacción causal entre los genes y sus productos, de los cuales emerge el fenotipo final. A fines del siglo XX el concepto se ha resignificado para denominar a los cambios en la cromatina que no incluyen modificaciones en la secuencia de bases del ADN. Se demostró la existencia de metilación de bases del ADN (específicamente de citosinas) y de acetilación y metilación de las histonas que se unen a este para formar la cromatina. Estos cambios modifican la expresión de los genes. Se encontró que estas modificaciones persisten cuando las células se dividen mediante mitosis, a este hecho se lo denominó **herencia epigenética**. Sin embargo, pasaron algunos años para que se corroborara que la herencia epigenética puede ser transgeneracional.

En el año 2002, el grupo dirigido por el Dr. Héctor Pucciarelli, quien fue Investigador Superior del CONICET y Docente de la Universidad Nacional de la Plata, publicó un estudio en que se reprodujo

experimentalmente en ratas un hecho que se había observado en las hambrunas humanas: existe una disminución del peso de las crías nacidas de madres que han sido malnutridas. Pocos años después, diversos trabajos analizaron otros factores como el efecto de disruptores endocrinos (sustancias que alteran la regulación endocrina) y demostraron a nivel molecular que esta herencia transgeneracional de los cambios adquiridos como respuesta al medio tiene un origen epigenético. La herencia de caracteres adquiridos postulada por Lamarck es, entonces, posible. Actualmente se demostró otro mecanismo molecular que permite la herencia epigenética: la transmisión de pequeñas moléculas de ARN reguladoras de la expresión génica. En cuanto a estos cambios no genéticos de la cromatina son más frecuentes que los genéticos (en que cambia la secuencia de bases). Si bien la mayoría de las marcas epigenéticas se pierde durante la gametogénesis, muchas de ellas persisten. La herencia de las epimutaciones permitiría una respuesta adaptativa más rápida que la herencia genética tradicional. Su influencia se vería tanto en cambios microevolutivos como macroevolutivos. En este último caso serían importantes cuando se modifica la expresión de genes reguladores en el desarrollo, lo que es totalmente compatible con la Evo-Devo.

Con tan solo alrededor de 20 años de desarrollo de conocimientos, resta mucho para saber la importancia real de los cambios epigenéticos en la evolución; sin embargo, actualmente no puede negarse que los mecanismos selectivos actúan tanto sobre modificaciones genéticas como epigenéticas.

Simbiosis y evolución

Actualmente se considera que las simbiosis con la microbiota durante el desarrollo generan plasticidad en la ontogenia y como consecuencia actúan como agentes evolutivos. En este marco surge el concepto de la **evolución de holobiontes** (el organismo y sus simbiosis) antes que de organismos puros. Más allá de casos particulares, como los animales que poseen órganos luminosos que funcionan por sus simbiosis, muchos aspectos del desarrollo final del sistema inmune y del sistema nervioso dependen en buena medida de la microbiota. Por lo tanto, existe una reprogramación del desarrollo generada por los microorganismos con quienes convivimos. Muchos de estos microorganismos son exclusivos de una especie, y eso podría contribuir al aislamiento reproductivo y a la especiación. Este es uno de los aspectos considerados por un modelo que incluye y amplifica a la evo-devo: la Eco-Evo-Devo.

La herencia de genes de los simbiosis agrega un proceso diferente a la base genética de la reprogramación del desarrollo, pero también existe un proceso relacionado de gran importancia que es la incorporación de genes retrovirales a los genomas. Los retrovirus al salir de una célula pueden llevarse genes de ella pero también pueden incorporar sus propios genes en la célula que infectan. Hace algunos años se demostró que la aparición de la placenta de los mamíferos y su posterior

evolución se debe a la incorporación de estos genes retrovirales que le otorgan a sus células características como la invasividad y la resistencia al sistema inmune. Estos genes retrovirales se expresan, dentro de las células normales del organismo, solamente en el trofoblasto placentario; sin embargo, pueden expresarse en las células de las neoplasias malignas.

Conclusiones

Las últimas décadas han generado grandes cambios en la teoría evolutiva, lo que ha llevado a que se discutiera si era necesaria una nueva síntesis. La incorporación de la reprogramación del desarrollo como un factor clave para la macroevolución fue el gran aporte que realizó la Evo-Devo y que contribuyó a replantear la evolución durante las últimas épocas; este modelo parece ser lo suficientemente robusto para poder incorporar los nuevos conocimientos sobre epigenética, sobre evolución de holobiontes, e inclusive, sobre incorporación de genes de manera horizontal (como los genes de retrovirus) y de otros aspectos no tratados en este capítulo como la importancia de la hibridación en la formación de nuevas especies, o los mecanismos evolutivos en organismos unicelulares.

Es necesario que la teoría evolutiva esté en constante revisión ante la incorporación continua de nuevos conocimientos en todas las áreas de la biología.

Referencias

- Alberch, P. (1989). The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios*, 22, 21-57.
- Alberch, P. (1991). From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetica*, 84, 5-11.
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F. y Wake, D. B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, 296-317.
- Ameghino, F. (1915). *Filogenia: principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas*. Buenos Aires: La Cultura Argentina. [Versión original 1884].
- Arthur, W. (2000). The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution & Development*, 2, 49-57.
- Arthur, W. (2004). *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Arthur, W. (2021). *Understanding Evo-Devo*. Cambridge University Press.
- Barbeito, C. G. y Andrés Laube, P. F. (2005). Los factores de crecimiento. *Analecta veterinaria*, 25, 8-27.

- Breuker, C. J., Debat, V. y Klingenberg, C. P. (2006). Functional Evo-Devo. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 488-492.
- Carril, J. y Tambussi, C. P. (2015). Development of the superaltricial monk parakeet (Aves, Psittaciformes): embryo staging, growth, and heterochronies. *The Anatomical Record*, 298, 1836–1847.
- Chipman, A. D. (2021). Developmental exaptation. En Nuño de la Rosa, L. y Müller, G. B. (Ed.), *Evolutionary Developmental Biology: a reference guide* (pp. 29-38). Springer Cham.
- Darwin, C. (2006). *El origen de las especies*. EDAF. [Versión original 1859].
- Darwin, C. (2006). *El origen del hombre*. EDAF. [Versión original 1871].
- Dawkins, R. (2017). *El gen egoísta extendido*. Salvat. [Versión original 1976].
- De Robertis, E. M., y Tejeda-Muñoz, N. (2022). Evo-Devo of Urbilateria and its larval forms. *Developmental Biology*, 487, 10-20.
- Dobzhansky, T., Ayala, F. J., Stebbins, G. L. y Valentine J. W. (1980). *Evolución*. Omega. [Versión original 1977].
- Duboule, D. (1994). Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Development, Supplement*, 135-142.
- Fabrezi, M. (2012). Heterocronía y variación morfológica en anuros. *Cuadernos de Herpetología*, 26, 29-47.
- Gilbert, S. F. (2016). Developmental plasticity and developmental symbiosis: the return of Eco-Devo. *Current Topics in Developmental Biology*, 116, 415-433.
- Gilbert, S. F. (2023). Holobiont development: embryology and ecological succession. *Human Development*, 67, 257-272.
- Gilbert, S. F. y Barresi, M. J. F. (2016). *Developmental biology*. 11.a edición. Sinauer Associates.
- Gilbert, S. F., Bosch, T. C. y Ledón-Rettig, C. (2015). Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nature Reviews Genetics*, 16, 611-622.
- Gilbert, S. G. (2003). The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *International Journal of Developmental Biology*, 47, 467-477.
- Gonzalez, P. N. y Barbeito-Andrés, J. (2021). Canalization: a central but controversial concept in Evo-Devo. En Nuño de la Rosa, L. y Müller, G. B. (Ed.), *Evolutionary Developmental Biology: a reference guide* (pp. 1061-1072). Springer Cham.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogenia y filogenia. La ley fundamental biogenética*. Barcelona: Crítica.
- Gould, S. J. (1980). *El pulgar del panda*. Crítica.
- Gould, S. J. (1995). *Dientes de gallina, dedos de caballo*. Barcelona: Crítica.
- Gould, S. J. (2003). *Acabo de llegar: el final de un principio en historia natural*. Crítica.
- Gould, S. J. (2004). *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets.
- Gould, S. J. y Eldredge, N. (1993). Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, 366, 223-227.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, 581-598.

- Gould, S. J. y Vrba, E. S. (1982). Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- Huxley, J. (1946). *La evolución: síntesis moderna*. Losada.
- Jablonka, E., Lamb, M. J. y Cosovschi, A. (2013). *Evolución en cuatro dimensiones: genética, epigenética, comportamientos y variación simbólica en la historia de la vida*. Capital intelectual.
- Kaminker, P. (2007). Epigenética: ciencia de la adaptación biológica heredable. *Archivos argentinos de pediatría*, 105, 529-531.
- Krmpotic, C. M., Nishida, F., Galliari, F. C., Pombo, M. T., Acuña, F., Barbeito, C. G., y Carlini, A. A. (2021). The dorsal integument of the southern long-nosed Armadillo *Dasypus hybridus* (Cingulata, Xenarthra), and a possible neural crest origin of the osteoderms. Discussing evolutive consequences for amniota. *Journal of Mammalian Evolution*, 28, 635-64.5
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., et al. (2014). *Does evolutionary theory need a rethink?* *Nature*, 514, 161-164.
- Lamarck, J. (1910). *Filosofía Zoológica*. Valencia: Sampere y Compañía. [Versión original 1809].
- Love, A. C. (2006). Evolutionary morphology and Evo-Devo: hierarchy and novelty. *Theory in biosciences*, 124, 317-333.
- Margulis, L. y Sagan, D. (2003). *Captando genomas: una teoría sobre el origen de las especies*. Barcelona: Kairós.
- Margulis, L. y Sagan, D. (2013). *Microcosmos: cuatro mil millones de años de evolución desde nuestros ancestros microbianos*. Tusquets.
- Mayr, E. (1991). *One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Harvard University Press.
- McGhee, G. (2007). *The geometry of evolution. Adaptive landscapes and theoretical morphospaces*. Cambridge University Press.
- Minelli, A. (2015). Grand challenges in evolutionary developmental biology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 85.
- Moss, E. G. (2007). Heterochronic genes and the nature of developmental time. *Current Biology*, 17, 425-434.
- Müller, G. B. (2008). Evo-devo as a discipline. En Minelli, A. y Fusco, G. (Ed.), *Evolving pathways: key themes in evolutionary developmental biology* (pp. 3-29). Cambridge University Press.
- Nilsson, E. E., Maamar, M. B. y Skinner, M. K. (2020). Environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance and the Weismann barrier: the dawn of neo-Lamarckian theory. *Journal of Developmental Biology*, 8, 28.
- Parsons, T. E., Schmidt, E. J., Boughner, J. C., Jamniczky, H. A., Marcucio, R. S., & Hallgrímsson, B. (2011). Epigenetic integration of the developing brain and face. *Developmental Dynamics*, 240, 2233-2244.

- Pucciarelli, H. M., Orden, A. B., Cesani, M. F., Oyhenart, E. E., Muñe, M. C., & Zucchi, M. (2002). Relative food intake of rats submitted to a moderate transgenerational undernutrition. *Growth, development, and aging: GDA*, 65, 83–93.
- Raff, R. A. (1996). *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. University of Chicago Press.
- Reilly, S. M., Wiley, E. O. y Meinhardt, D. J. (1997). An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60, 119-143.
- Richardson, M. K. y Keuck, G. (2002). Haeckel's ABC of evolution and development. *Biological Reviews*, 77, 495-528.
- Sagan, L. (1967). On the origin of mitosing cells. *Journal of theoretical biology*, 14, 225-274. [Luego la autora dejó el apellido de su ex esposo y comienza a publicar como Margulis, L].
- Salgado, L. y Arcucci, A. (2016). *Teorías de la evolución: notas desde el sur*. Editorial de la Universidad Nacional de Río Negro.
- Sidlauskas, B. (2008). Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. *Evolution*, 62, 3135-3156.
- Siegal, M. L. y Bergman, A. (2002). Waddington's canalization revisited: developmental stability and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences PNAS*, 99, 10528-10532.
- Skinner, M. K. y Nilsson, E. E. (2021). Role of environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance in evolutionary biology: unified evolution theory. *Environmental epigenetics*, 7, dvab012.
- Slack, J. M., Holland, P. W., y Graham, C. F. (1993). The zootype and the phylotypic stage, 361, 490–492.
- Slack, J. M. W. y Dale, L. (2021). *Essential developmental biology*. John Wiley & Sons.
- Smith, J. M. y Szathmary, E. (2001). *Ocho hitos de la evolución. Del origen de la vida a la aparición del lenguaje*. Barcelona: Tusquets.
- Waddington, C. H. (1957). *The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology*. London: Allen and Unwin.
- Waddington, C. H. (1975). *The evolution of an evolutionist*. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press.
- Wolpert, L. (2009). *Principios del desarrollo*. Médica Panamericana.

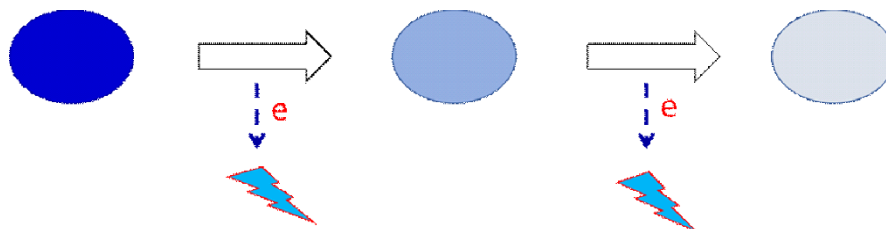
CAPÍTULO 13

Envejecimiento

Fabián A. Quintero

Arquitectura labyrinthi

A veces nos preguntamos por qué todo lo que conocemos cambia y no hay nada que permanezca inmutable. Por qué las montañas se elevan, el agua construye paisajes y el polvo se deposita formando suelos. También nos preguntamos por qué los organismos vivos cambiamos permanentemente, nacemos, crecemos y envejecemos. Por qué todo lo que conocemos, tarde o temprano, sufre transformaciones y finalmente se deteriora. Y quizás la pregunta más incontestable es: ¿por qué el tiempo transcurre?



Sin poder dar una respuesta directa a esta pregunta, intentaré acercarme lo más posible.

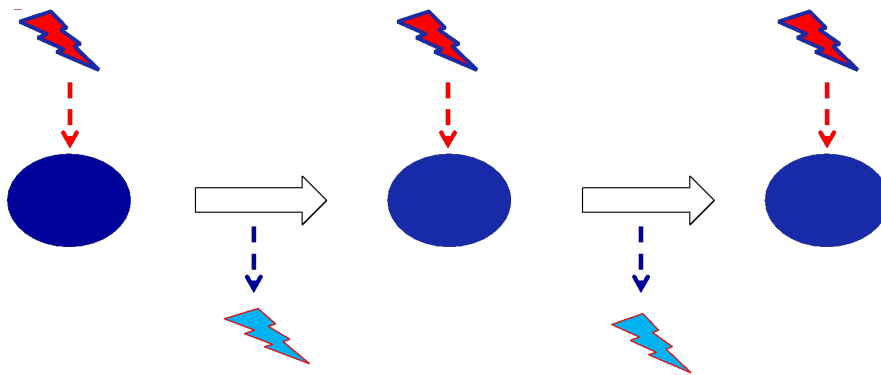
En todas las transformaciones que ocurren en el universo, la materia y la energía permanecen constantes. Sin embargo, en esas transformaciones hay pequeñas cantidades de energía libre que se transforman y no pueden ser reutilizadas para hacer trabajo. Esto hace que los sistemas termodinámicos donde ocurren las reacciones no puedan retornar a su estado original, por lo cual son irreversibles. A esta energía que se pierde se le denomina entropía. En este sentido, la entropía describe la irreversibilidad de los sistemas termodinámicos.

La irreversibilidad del sistema implica una asimetría temporal: las cosas ocurren en una dirección y, por lo tanto, el tiempo es una propiedad de la entropía.

Un sistema, en el transcurso del tiempo, tiende a perder su organización, se va haciendo cada vez más desordenado, hasta que ya no tiene diferencias internas. Es por esto que los sistemas, a medida que pasa el tiempo, se deterioran.

Pero si todo el universo va hacia el desorden, ¿cómo pueden existir organismos vivos, altamente organizados y que en su evolución aumentan su complejidad?

El hecho de que los organismos vivos sean sistemas abiertos les permite contrarrestar la tendencia hacia el aumento de la entropía en su interior. Aunque el universo en su conjunto tienda hacia un estado de mayor desorden, los organismos vivos pueden mantener y aumentar su complejidad interna a expensas de la energía y los recursos que adquieren del entorno. Esto implica que los organismos vivos pueden lograr una organización interna y una estructura compleja a pesar de la tendencia general hacia el aumento de la entropía.



¿Por qué hablar de estos temas?

Porque quería comenzar desde lo fundamental. Este capítulo trata sobre el tiempo y el deterioro. Pero primero, veamos cómo se define el envejecimiento.

Según Strehler, el envejecimiento ha sido definido como un proceso progresivo, intrínseco y universal que conduce finalmente a la muerte y, en ese sentido, generalmente se asocia con connotaciones negativas como fragilidad, discapacidad, deterioro y enfermedad. Sin embargo, debe tenerse en claro que, a pesar de ser entendido como un proceso que conlleva un deterioro continuo, desde hace varias décadas se sabe que el envejecimiento puede ser atenuado por factores ambientales controlados como una adecuada nutrición y actividad física. Por esta razón, autores como Munro sostienen que se debe establecer una diferencia definitoria entre envejecimiento y enfermedad, para no confundir lo que se considera como procesos diferentes.

Pero, ¿en qué se diferencian el envejecimiento y la enfermedad?

El envejecimiento humano y el de los seres vivos, con algunas variaciones puntuales en algunos casos, se caracterizan por los siguientes determinantes:

El envejecimiento es universal.

El envejecimiento es progresivo.

El envejecimiento es específico.

El envejecimiento es supresor.

El envejecimiento es incurable.

El envejecimiento es irreversible.

Todas estas características hacen que esta etapa del ciclo vital en humanos esté acompañada de las siguientes consecuencias:

Un incremento de la mortalidad a medida que avanza la edad.

Cambios bioquímicos en la composición de los tejidos del organismo.

Progresiva reducción de la capacidad funcional de los órganos.

Disminución de la capacidad de adaptación de las respuestas.

Incremento de la susceptibilidad y vulnerabilidad a las enfermedades.

Debido a todas estas características, el envejecimiento y la enfermedad tienden a confundirse. El envejecimiento humano generalmente se asocia a pluripatología, entendida como la concomitancia de varios síndromes o enfermedades en una misma persona. De esta manera, es frecuente que el proceso de envejecer se vea afectado, y en algunos casos acelerado, por las patologías o enfermedades asociadas.

Hay que tener en cuenta que las enfermedades, a diferencia del envejecimiento, no son universales, ya que no afectan a todas las personas. Algunas enfermedades pueden afectar a grupos diferentes y muchas de ellas nunca afectan a personas o grupos específicos. Las enfermedades pueden estar causadas tanto por factores genéticos como por la acción de factores ambientales. El proceso y los efectos de enfermar son variables, pero generalmente, tras un período variable de alteración orgánica, se resuelven.

La esperanza de vida al nacer puede variar significativamente entre países y regiones del mundo debido a diversos factores, como la calidad de los servicios de salud, las condiciones socioeconómicas, el acceso a una nutrición adecuada, la calidad del agua potable, la educación, el acceso a servicios básicos y las políticas de salud implementadas. En general, los países desarrollados tienden a tener una esperanza de vida más alta que los países en desarrollo. La mejora en la esperanza de vida a lo largo del tiempo es uno de los mayores logros de la humanidad y refleja los avances en la medicina, la sanidad pública y las condiciones de vida. La disminución de la mortalidad infantil, la prevención y el tratamiento de enfermedades, la mejora de la nutrición y la higiene, así como los avances en la atención médica, han contribuido al aumento de la esperanza de vida.

Sin embargo, es importante destacar que la esperanza de vida al nacer es un promedio y no refleja necesariamente la experiencia individual de vida. Además, factores como el género, el nivel socioeconómico, el estilo de vida y los factores genéticos pueden influir en la esperanza de vida de una persona en particular. Es interesante observar la variación en la esperanza de vida a lo largo de la historia y entre diferentes poblaciones. En el pasado, la esperanza de vida era notablemente más baja en comparación con la actualidad. Las comunidades Mi'kmaq y Huron en Canadá presentaban una esperanza de vida más alta que otras poblaciones occidentales antes del establecimiento de las

colonias francesas. Sin embargo, en general, hasta finales del siglo XX, la esperanza de vida en las poblaciones occidentales no superaba los 40 años en el mejor de los casos.

Para comprender este cambio, es útil analizar las curvas de supervivencia, que muestran la probabilidad de supervivencia a diferentes edades en una población. Existen diferentes tipos de curvas de supervivencia que reflejan las estrategias de subsistencia y reproducción de diferentes especies. En los seres humanos, se ha observado un cambio en las curvas de supervivencia a lo largo del tiempo y en diferentes estrategias de subsistencia. En el Tipo I, que es característico de especies con baja tasa de mortalidad hasta una cierta edad y luego un aumento rápido, se encuentra la mayoría de los grandes mamíferos, incluyendo a los humanos con estrategias "K". En el Tipo II, la tasa de mortalidad varía poco con la edad, como en la mayoría de las aves. En el Tipo III, se encuentran las especies "r-estrategas" que experimentan una alta mortalidad en las primeras etapas de vida, pero luego tienen una mayor probabilidad de supervivencia.

Las curvas de supervivencia en poblaciones humanas han cambiado a lo largo del tiempo y reflejan mejoras en las condiciones ambientales, el cuidado y el desarrollo de una vida activa. La reducción de la mortalidad a edades tempranas ha permitido que una mayor parte de la población alcance edades avanzadas. La curva máxima ideal representa una población en la que todos sus miembros logran el máximo estado de bienestar y, por lo tanto, la mayor vida biológicamente posible. Es importante destacar que las mujeres tienden a vivir más que los hombres en todas las edades y en diferentes poblaciones. Esta diferencia no se debe solo a la protección contra enfermedades, ya que las mujeres tienen tasas de mortalidad más bajas que los hombres en casi todas las principales causas de muerte.

La biología moderna sostiene que un programa genético específico impulsa todos los procesos biológicos desde el inicio de la vida hasta la maduración reproductiva. Sin embargo, después de alcanzar la maduración reproductiva, existen dos hipótesis divergentes sobre el proceso de envejecimiento. Algunos consideran que es una continuación del programa genético, mientras que otros creen que es el resultado de la acumulación de pérdidas aleatorias e irreparables en la fidelidad molecular. Abordaremos este aspecto biológico del envejecimiento a partir de las teorías actualmente aceptadas en la literatura científica. Independientemente de la preferencia por una u otra teoría, existe consenso en que el envejecimiento se caracteriza por la disminución progresiva de la capacidad funcional en todos los tejidos y órganos del cuerpo, lo que lleva a una pérdida de habilidad para adaptarse a estímulos ambientales y a las condiciones impuestas por el entorno. Esta disminución de la capacidad funcional presenta una notoria variabilidad. Comienza de forma muy leve en la tercera década de vida, pero progresa con notables diferencias entre las personas. Algunas personas tendrán lo que se denomina como "envejecimiento satisfactorio", en el cual la alteración de estructuras corporales y la pérdida de capacidades funcionales es más lenta y se mantienen libres de problemas y enfermedades incapacitantes o que aumenten el riesgo de

muerte. Otros mostrarán un deterioro rápido de la funcionalidad y serán propensos a enfermedades inhabilitantes y muerte temprana.

Una de las características físicas asociadas a este proceso de deterioro funcional es la pérdida de masa ósea que ocurre a partir de la cuarta década de vida. Al principio es muy pequeña, pero se incrementa con el paso del tiempo. Incluso en aquellos individuos con actividad física sostenida, esta pérdida comienza a ser notoria a partir de los 50 a 60 años. En las mujeres posmenopáusicas, este descenso es aún mayor, con riesgo de desarrollar osteoporosis. La dieta adecuada y la actividad física son los pilares fundamentales para retrasar este deterioro de la masa ósea. Si observamos con atención, algo similar ocurre tanto con la masa muscular como con la capacidad de ventilación pulmonar. La masa muscular tiene un crecimiento sostenido hasta la tercera década de edad. A partir de allí, la tendencia es perder masa muscular, lo cual puede ir acompañado de pérdida de fuerza muscular y, por lo tanto, de capacidad para desarrollar actividades motoras. Por otro lado, la capacidad máxima de flujo alcanzada durante la espiración, que permite tener una idea de la capacidad de movilizar aire por los pulmones, también se reduce a partir de los 35 años. En definitiva, la funcionalidad máxima se logra en la tercera década de vida, después de lo cual, tras un periodo de estabilidad de unos pocos años, comienza un deterioro en la masa ósea, la masa muscular, la capacidad de ventilación pulmonar y en general se evidencia una disminución progresiva de la capacidad funcional. Todas estas modificaciones biológicas también se expresan en cambios en la distribución de la grasa corporal. La grasa corporal tiende a aumentar a partir de los 30 años y hasta los 70, cuando comienza a disminuir. Recordemos que desde los 50 años también venía disminuyendo de forma notoria la masa ósea y la masa muscular, por lo que a partir de los 70 estamos en una pérdida neta de todos los tejidos. A partir de esta edad, la disminución de peso corporal comienza a ser una señal de riesgo de enfermedad y muerte. Todos estos cambios en los diferentes tejidos hacen que la composición corporal varíe notablemente con la edad.

Hay otros tejidos y órganos que muestran cambios con el envejecimiento. A partir de los 35-40 años, comienza una reducción del peso del cerebro de aproximadamente un 2% por cada década. Esto viene acompañado de una reducción gradual en la síntesis de neurotransmisores. También se incrementan los ventrículos, que son las cavidades internas que contienen líquido cefalorraquídeo, y los surcos corticales externos, debido a la reducción de la masa total del cerebro. Esto hace que muchas áreas del cerebro pierdan paulatinamente su funcionalidad. La reducción de volumen es especialmente notable en el lóbulo frontal, lo que implica una afectación de las funciones ejecutivas.

Otro de los órganos afectados es el corazón, que experimenta una reducción en el número de células contráctiles de hasta un 35% a los 90 años, con la consecuente hipertrofia compensatoria de las células restantes para mantener la función. Las células especializadas en la conducción eléctrica, que regulan la contracción muscular cardíaca al funcionar como "células marcapasos", también disminuyen notablemente en número, pudiendo perderse hasta un 90% a los 90 años.

Además, existen otras modificaciones biológicas producto del envejecimiento, como la reducción de la visión, el olfato y la audición, la fibrosis de los cartílagos con pérdida de elasticidad, la desmineralización y pérdida de masa ósea, y la disminución del número de células musculares estriadas. Los aspectos del deterioro en el envejecimiento son múltiples, por lo cual es muy difícil evaluarlos desde una única perspectiva. La preocupación por esta pluralidad ha llevado a que varios estudios y revisiones sistemáticas demuestren que los adultos mayores que presentan un rendimiento deficiente en pruebas de capacidad física también tienen un mayor riesgo de enfermedad y muerte. Esta condición única y global de vulnerabilidad, definida como fragilidad, es un factor de interés en la investigación sobre el envejecimiento, ya que es un indicador de mayor riesgo de morbilidad y mortalidad.

En definitiva, el envejecimiento biológico, en su forma más genérica, es interpretado como una alteración gradual y progresiva de la función física que comienza en la edad adulta y culmina con la muerte en prácticamente todas las especies animales. Si bien el envejecimiento puede considerarse como un proceso degenerativo intrínseco, muestra una enorme variabilidad, principalmente por razones ambientales. La muerte puede ser el resultado de eventos ambientales extrínsecos que tienen poco que ver con el proceso degenerativo intrínseco que la mayoría de las personas considera como envejecimiento. Es por esto que durante el siglo XX la esperanza de vida aumentó en la mayoría de los países en aproximadamente 30 años. No es verosímil pensar que la biología intrínseca de los humanos haya cambiado mucho durante esas cuatro o cinco generaciones. Por lo tanto, se ha interpretado que el cambio en la longevidad fue provocado por una combinación de mejores medidas de salud pública, mejor nutrición y mayor conocimiento y tecnología médica.

Tenemos claro hasta ahora que lo dicho describe las consecuencias del proceso de envejecimiento. Sin embargo, describir no es lo mismo que comprender por qué ocurre este proceso. ¿Por qué envejecemos?

El estudio científico del envejecimiento tiene apenas tres cuartos de siglo. Pero en los últimos setenta y cinco años, nuestro campo ha acumulado una gran cantidad de datos sobre el envejecimiento. Hemos llegado a conocer mucho sobre el envejecimiento celular y molecular, los cambios en la memoria con la edad, así como las variaciones entre las sociedades en los comportamientos de salud relacionados con la edad. Al mismo tiempo, no sabemos tanto como nos gustaría sobre por qué o cómo ocurren estos fenómenos de envejecimiento y sus consecuencias, o sobre por qué y cómo hay tanta variación en el envejecimiento.

Nunca ha habido escasez de teorías para explicar el envejecimiento. Hace casi dos décadas, el genetista ruso Zhores Medvedev (1990) hizo un intento de reunir y clasificar las teorías existentes sobre el envejecimiento y descubrió que más de 300 de ellas se extendieron a través de la literatura desde la primera teoría evolutiva de Weismann en 1882, hasta teorías más moleculares como el error catastrófico, en la que una retroalimentación positiva de errores en la síntesis de proteínas conduce al deterioro del organismo.

Por supuesto, no abordaremos todas las teorías. Veremos las más importantes en la actualidad.

Comenzaremos por una de las teorías que actualmente es muy conocida en el ámbito académico y no académico:

Teoría de la senescencia replicativa

En 1965, el Dr. Hayflick postuló que la cantidad de veces que las células humanas podían dividirse era limitada. Este descubrimiento de un límite en la cantidad de divisiones en los cultivos celulares produjo muchas ideas sobre una posible forma de "temporizador genético" del envejecimiento. Actualmente, se postula que el límite de división se relaciona con la longitud de los telómeros. Se requieren "telómeros" funcionales para proteger los extremos cromosómicos, proporcionar estabilidad cromosómica y asegurar una segregación fiel del material genético en células hijas tras la división celular.

Las primeras observaciones que conectaban directamente los telómeros con el envejecimiento se hicieron en 1986 cuando Cooke y Smith (48) notaron que la longitud promedio de las repeticiones de telómeros que tapaban los cromosomas sexuales en las células de los espermatozoides era mucho más larga que en las células adultas. Varios estudios en los siguientes años confirmaron una reducción en la longitud promedio de los telómeros debido a las divisiones celulares en fibroblastos y otras células somáticas, pero no en las células de la línea germinal. Muchas observaciones respaldaron la conclusión de que las células somáticas aparentemente no pueden mantener la longitud de los telómeros, por lo cual en algún momento cesa su duplicación. Sin embargo, esta hipótesis ha sido puesta en duda después que se encontró que los ratones con telómeros naturalmente largos de todas formas envejecen y finalmente mueren.

Teoría de los radicales libres

Otra de las teorías es la de los radicales libres dependientes de las reacciones de oxidación metabólicas. Los radicales libres se pueden definir como moléculas o fragmentos moleculares con un electrón no apareado que les otorga la propiedad de una elevada reactividad química. Esta teoría se basa en la naturaleza química de las reacciones de radicales libres que causan daño celular por la modificación de proteínas, ácidos nucleicos y ácidos grasos en las membranas celulares y en el ADN. La teoría postula que el envejecimiento es causado por el daño acumulativo producido por reacciones de radicales libre que se forman en los procesos metabólicos. Existen factores ambientales como la contaminación, el cigarrillo y la mala alimentación que incrementan la concentración de radicales libres.

Los datos que respaldan esta teoría indican que la esperanza de vida promedio al nacer puede aumentar en 5 o más años mediante dietas nutritivas bajas en calorías, suplementadas con uno o más inhibidores de la reacción de radicales libres.

Teoría del soma eliminable o soma desechable

La "teoría del soma desechable" postula que un organismo divide su energía entre el mantenimiento y la reproducción para adecuar su ritmo de desarrollo y reproducción al nicho evolutivo en el que se ha desarrollado. Esta división del trabajo implica que los organismos de corta vida dirigen más recursos a la reproducción con éxito durante su vida útil, mientras que los organismos de larga vida dirigen más energía al mantenimiento biológico para garantizar la función durante su vida útil. Uno de los axiomas fundamentales de esta teoría es que los organismos multicelulares complejos están constituidos por células germinales inmortales resguardadas para la reproducción y por células somáticas mortales. Esto implica que el soma, constituido por células mortales, es útil porque garantiza la reproducción y con ella la transmisión de la información genética presente en la línea germinal.

Teoría del antagonismo pleiotrópico

La pleiotropía antagónica, aplicada al envejecimiento, plantea la hipótesis de que los animales poseen genes que mejoran el estado físico en la vida temprana y reproductiva, pero disminuyen en la edad adulta. El planteamiento básico es que estos genes que mejoran las condiciones de la vida temprana y reproductiva son favorecidos por la selección natural debido a que la selección es más fuerte en ese período de vida. Dicho de otra forma, si la selección natural implica que un organismo alcance la adultez, se reproduzca y sus descendientes tengan éxito y se reproduzcan, el tiempo posterior a la reproducción y crianza no aporta ventajas adaptativas y, por lo tanto, no es objeto de la selección natural. Entonces, como la selección natural ya no actúa o lo hace de manera deficiente en la vida reproductiva tardía y en la vida post-reproductiva, estos genes pueden asociarse con un fenotipo negativo y perjudicial.

Según los autores Austad y Hoffman, siempre que se han investigado seriamente los efectos antagónicos de la pleiotropía, se han encontrado. El descubrimiento de que la pleiotropía antagónica es común implica que una serie de mecanismos moleculares del envejecimiento pueden ser ampliamente compartidos entre los organismos y que estos mecanismos de envejecimiento podrían aliviarse potencialmente mediante intervenciones dirigidas.

Teoría neuroendocrina

Esta teoría plantea que el principal responsable del envejecimiento sería el deterioro de los mecanismos superiores de regulación neuroendocrina. El sistema neuroendocrino se encarga de coordinar la relación entre los estímulos internos y el medio externo, manteniendo la homeostasis. Una alteración progresiva del sistema neuroendocrino conduce finalmente a la pérdida de adaptación y a la muerte. Es conocido que los cambios hormonales y en las señales nerviosas pueden influir en los procesos de envejecimiento y la función de diversos órganos y sistemas del cuerpo. Una de las primeras versiones de la teoría neuroendocrina del envejecimiento fue propuesta por Vladimir Dilman en 1971, quien sugirió que el proceso clave en el desarrollo y el envejecimiento es una elevación gradual del umbral de sensibilidad del hipotálamo a la supresión de la retroalimentación. Estudios más recientes enfatizan el papel de la exposición de por vida al estrés, que puede debilitar la capacidad de adaptación y conducir a las llamadas enfermedades de adaptación. Según estos estudios, el envejecimiento debe considerarse como el resultado de la disminución de la capacidad para resistir el estrés (Weinert & Timiras, 2003).

Teoría inmunológica

La teoría inmunológica se enfoca en cómo el sistema inmunológico del organismo puede verse afectado con la edad y cómo esto influye en el envejecimiento. La teoría postula que con la edad se produce una diversificación inmunogenética progresivamente creciente de las poblaciones de células en división de los vertebrados. Esta diversificación gradual conduce por un lado a la disminución de la capacidad de lucha contra infecciones y por otro, a una pérdida de patrones de reconocimiento entre las células del cuerpo, cuya pérdida se manifiesta por reacciones de tipo autoinmune. Por lo tanto, el envejecimiento se considera un tipo de fenómeno autoinmune generalizada, leve, prolongado y con aumento de vulnerabilidad contra infecciones y enfermedades.

Esta teoría se asocia a la teoría de las mutaciones somáticas, ya que en la diversificación inmunogenética puede verse más convenientemente como resultado de una mutación somática espontánea.

Restricción calórica

La hipótesis de la restricción calórica plantea que el estrés oxidativo es una de las principales razones del deterioro del envejecimiento. El primer estudio científico ampliamente reconocido sobre las dietas restringidas y su capacidad para prolongar la vida fue publicado en 1935, por

McCay y colaboradores, quienes encontraron que alimentar a las ratas con una dieta que contenía un 20 % de celulosa no digerible prolongaba drásticamente la esperanza de vida media y máxima. La restricción calórica ha demostrado en algunos estudios prolongar la vida y mejorar la salud en ciertos organismos, aunque los mecanismos precisos aún no están completamente comprendidos. La asociación entre la integridad mitocondrial y el envejecimiento se sustenta en la observación de que diferentes tejidos muestran una acumulación de mutaciones en el ADN mitocondrial (ADNmt) dependiente de la edad.

Regulación genética

En estudios genéticos experimentales con *Caenorhabditis elegans* y *Drosophila melanogaster* se encontró que el envejecimiento está regulado por genes específicos, pudiéndose analizar las vías involucradas, vinculando la fisiología, la transducción de señales y la regulación génica.

El organismo en desarrollo parece contener un sistema regulador que monitorea la actividad mitocondrial en etapas tempranas de la vida y, en respuesta, establece tasas de respiración, comportamiento y envejecimiento que persisten durante la edad adulta. Estos estudios genéticos sugieren la existencia de señales lanzadas desde la línea germinal al resto del animal, que determinarían la vida media de éste.

Existe también la teoría que plantea que el envejecimiento está programado en el material genético. Para testearla se han realizado estudios en gemelos y familias longevas en comparación con grupos de control. A partir de los diversos estudios realizados la heredabilidad de la longevidad se ha establecido en aproximadamente un 25% para los gemelos monozigóticos y un 11% en los mellizos. Esto indica que la longevidad tiene un componente genético menos importante que el componente ambiental.

Restricción de codones

La teoría del envejecimiento por restricción de codones, también conocida como la "hipótesis del codón lento" o "codón-sinónimo", sugiere que el envejecimiento puede estar relacionado con la frecuencia de uso de ciertos codones en la secuencia de ADN que codifica las proteínas. Los codones son secuencias de tres nucleótidos en el ARN mensajero (ARNm) que especifican un aminoácido particular durante la síntesis de proteínas. Se ha observado que diferentes organismos utilizan diferentes codones para codificar el mismo aminoácido a tasas diferentes. Los codones que se usan con menos frecuencia se denominan "codones lentos" o "codones sinónimos raros".

Según esta teoría, a medida que un organismo envejece, la síntesis de proteínas puede volverse menos eficiente debido a la acumulación de errores en la traducción del ARNm, especialmente para los codones lentos. Esto podría llevar a una disminución en la producción adecuada de proteínas esenciales para el funcionamiento del organismo, lo que resultaría en un deterioro gradual de las funciones biológicas y el envejecimiento.

Error catastrófico

Leslie Orgel en el año 1963, propuso una teoría diferente y atribuyó el envejecimiento a un aumento exponencial de errores en las proteínas. Según esta teoría, los errores en la traducción de proteínas reguladoras de las enzimas traductoras de proteínas conducirían a un circuito de retroalimentación de síntesis de proteínas cada vez más inexacta, que terminaría en la muerte del organismo. Más recientemente Milholland y colaboradores propusieron una nueva teoría catastrófica del envejecimiento, esta vez con mutaciones somáticas como principal agente del ciclo de retroalimentación donde las mutaciones somáticas en los genes implicados en la replicación y reparación del ADN conducirían a un ciclo de retroalimentación de carga de mutación que aumentaría exponencialmente.

Epigenética del envejecimiento

Recientemente se ha asociado el envejecimiento con el sistema de mantenimiento epigenético, el cual asegura que las marcas epigenéticas, como las modificaciones químicas del ADN o las histonas (proteínas asociadas al ADN), se transmitan de manera precisa a las células hijas durante la división celular. Estas marcas epigenéticas cambian con el tiempo y constituyen un reloj epigenético que proporciona información sobre el envejecimiento celular y el envejecimiento del organismo en general (Horvath y Raj, 2018). Se aduce que la medida de envejecimiento por el reloj epigenético es distinta de la senescencia celular. Se propone que la senescencia es una vía por la cual las células salen prematuramente del curso natural del envejecimiento celular y que el sistema de mantenimiento epigenético es un mecanismo intrínseco que existe desde el nacimiento de la célula y continúa. Esto implica que, si las células no se desvían hacia la senescencia por las presiones externas descritas anteriormente, aún continuarían envejeciendo (Lowe et al, 2016). También se propone que el mantenimiento de la longitud de los telómeros por la telomerasa no impide el envejecimiento celular. Estos postulados son consistentes con el hecho de que los ratones con telómeros naturalmente largos todavía envejecen y finalmente mueren, a pesar de que la longitud de sus telómeros es mucho

más larga que el límite crítico, y envejecen prematuramente cuando sus telómeros se acortan a la fuerza debido a la senescencia replicativa.

El sistema de mantenimiento epigenético permite mantener la estabilidad y la integridad del genoma y garantizar el desarrollo embrionario, la regulación del ciclo celular y la respuesta a estímulos ambientales. El envejecimiento celular es una propiedad intrínseca de las células que, si bien es independiente, puede verse afectada en su velocidad por diversos factores (Lowe et al, 2016).

Teorías biofísicas ecológicas

Recientemente Brown et al., (2022), mediante el uso de bases de datos electrónicas para derivar reglas fundamentales de la vida han propuesto un marco conceptual que explica cómo las estructuras y funciones de moléculas, células y organismos individuales dan lugar a patrones y procesos emergentes en ecología, evolución y biodiversidad. Este marco conceptual se basa en las siguientes afirmaciones:

- 1) La energía es el recurso limitante para los organismos y la moneda de cambio para la aptitud biológica.
- 2) La mayoría de los organismos son casi igualmente aptos, ya que transfieren una cantidad similar de energía y biomasa a su descendencia sobreviviente en cada generación.
- 3) La diversidad de historias de vida se debe en gran medida a la variación en las tasas metabólicas y los tiempos biológicos, que se escalan en función de la masa corporal y la temperatura.
- 4) El tiempo de generación es crucial para la vida y se relaciona con la adaptación de los tiempos biológicos de las generaciones a los ciclos ambientales geocronológicos debido a la selección natural de rasgos de la historia de vida.

Esta teoría propone un cambio de enfoque desde la tasa de respiración hacia la tasa de producción y el tiempo de generación en las investigaciones sobre escala biológica y ecología metabólica.

Esta síntesis se sustenta en la base energética de la aptitud y las implicaciones del insight de Boltzmann, quien aludió en el año 1886 que la biomasa producida por las plantas fotosintéticas es el recurso limitante final para los seres vivos. La lucha por esta producción primaria neta en los procesos de interacciones ecológicas y coevolución ha dado forma a los rasgos de historia de vida de los organismos. Como resultado particular la compensación entre la tasa de producción de cohortes y el tiempo de generación permite que todos los organismos tengan igual aptitud, aunque varíen en órdenes de magnitud en masa corporal, tasas de crecimiento y mortalidad, y número y tamaños relativos de crías. Se trata de una teoría metabólica completa de la ecología y la evolución que aún está en desarrollo.

Perspectivas evolutivas del envejecimiento

El envejecimiento es un proceso que se sitúa en las últimas etapas de la vida. Sin embargo, no se puede considerar como independiente de las etapas anteriores. Existe una relación notable entre los tiempos relativos de las diferentes etapas previas y el envejecimiento. Cuando se comparan en diferentes especies el tiempo de gestación, la vida media y la longevidad máxima, se hace evidente que a mayores tiempos de vida media y longevidad se corresponden con tiempos de gestación mayores.

Si profundizamos y comparamos las diferentes etapas del crecimiento y desarrollo, también se puede observar que, para una mayor esperanza de vida, se corresponden etapas más prolongadas. Esto implica que el proceso de envejecimiento no puede separarse del proceso de crecimiento y desarrollo, ya que son parte de un mismo proceso, evidentemente con un único sistema de regulación. Aquí es importante hacer una aclaración: no todos los organismos experimentan el mismo tipo de envejecimiento. El envejecimiento es una etapa del ciclo vital que depende de las estrategias adoptadas por los diferentes grupos en el nivel evolutivo. Para ser más claros, introduciremos un concepto asociado al envejecimiento llamado "senescencia". La senescencia es una parte del proceso evolutivo de un sistema en el que comienza un deterioro que conduce a la incapacidad de mantener la estructura, la integridad o el orden interno de dicho sistema. Este proceso de deterioro y muerte presenta diferencias en los diferentes grupos animales. Podemos agruparlos en tres tipos de senescencia.

Los animales que muestran una senescencia rápida experimentan un envejecimiento veloz después de un único período reproductivo, lo que conduce rápidamente a la muerte. Este tipo es excepcional y está mediado por hormonas como el cortisol. Un ejemplo de esto es el salmón, que después de migrar y desovar, sufre una marcada elevación en los niveles plasmáticos de glucosa, ácidos grasos, colesterol y secreción suprarrenal, y finalmente muere.

En la senescencia gradual, el envejecimiento es lento y abarca una gran parte del ciclo vital. Los animales que muestran este tipo tienen un período postreproductivo que puede ser más o menos prolongado. Este es el caso del género humano.

Otros organismos muestran un tipo de senescencia lenta, en la cual durante el ciclo vital no se observan signos notorios de envejecimiento. Los organismos continúan creciendo y siendo fértiles hasta su muerte.

En las gráficas que se presentan se muestran las comparaciones demográficas de chimpancés salvajes con poblaciones humanas cazadoras-recolectoras. El Gráfico 1 muestra las curvas de supervivencia para varias poblaciones humanas y para chimpancés. En el Gráfico 2 se representa la mortalidad específica por edad para población masculina y femenina de un grupo de cazadores-recolectores y para chimpancés. Como se puede observar, los humanos en las sociedades de cazadores-recolectores viven considerablemente más que los simios. Los humanos tienen la vida más larga de cualquier primate. Incluso en condiciones de alta mortalidad, la esperanza de vida humana

al nacer es el doble que la de los chimpancés salvajes. La mortalidad en adultos es relativamente baja, y la supervivencia femenina en las sociedades tempranas más allá de la menopausia es un rasgo claramente humano.

Cuando analizamos el ciclo de vida humano desde una perspectiva evolutiva, hemos observado que los humanos presentan un período de gestación más prolongado, una inhibición notoria de la pilosidad, un retardo en la erupción y recambio dental, un retardo en la maduración sexual, una prolongación del período de crecimiento con la adición de dos nuevas etapas en el desarrollo (niñez y adolescencia), un estró continuo que implica la ausencia de periodos estacionales de celo y la capacidad de criar camadas sucesivas de descendientes, condiciones fundamentales para poder sostener una crianza prolongada. También hemos visto hoy que el período de envejecimiento, con una senescencia gradual y una prolongada vida postreproductiva, posibilita el cuidado de niños con consecuentes ventajas evolutivas. Es importante destacar que estos cambios biológicos, este nuevo nicho ecológico alcanzado por la especie humana, no serían posibles sin la cultura, y la cultura no sería posible sin estos cambios.

En resumen, existen numerosas teorías que intentan explicar el envejecimiento desde diferentes enfoques, incluyendo teorías basadas en la evolución, teorías moleculares, teorías celulares y teorías sistémicas. Algunas de las teorías más destacadas incluyen el acortamiento de los telómeros, el daño causado por los radicales libres, la acción del sistema neuroendocrino, los cambios en el sistema inmunológico y la restricción calórica. Además, las perspectivas evolutivas del envejecimiento consideran la relación entre el envejecimiento y el crecimiento y desarrollo, así como las diferencias en los patrones de senescencia entre diferentes especies.

Para concluir, podemos afirmar que los sistemas biológicos inmortales no pueden existir a menos que haya un recambio molecular constante que asegure la presencia temporal de las moléculas desde el inicio de un linaje biológico para mantener su funcionalidad a lo largo del tiempo. La única propiedad biológica que perdura en una escala evolutiva es el mensaje codificado en las moléculas que contienen información, aunque incluso estos datos están sujetos a mutaciones o cambios.

No podemos afirmar con certeza que exista un límite insuperable para la vida máxima en el futuro. Sin embargo, todas las evidencias disponibles indican que en los humanos que vivimos en la actualidad, ese límite biológico intrínseco no puede ser superado.

Finalmente, quiero aclarar un aspecto y expresar mi punto de vista personal: desde mi perspectiva, el envejecimiento no es la etapa final del ciclo vital de los organismos. Comienza con procesos muy tempranos, como la diferenciación celular en busca de adquirir complejidad y funciones para enfrentar al medio ambiente. Durante la vida temprana, se desencadena una cascada de eventos irreversibles que se multiplican y potencian entre sí, una red metaestable de información que permite que el sistema biológico se mantenga alejado del equilibrio termodinámico, pero solo de forma temporal. El aumento de la complejidad biológica y el alejamiento del equilibrio termodinámico son procesos que ocurren durante el desarrollo temprano de un organismo. Sin embargo, los organismos tienen limitaciones en su capacidad para seguir incrementando su complejidad debido a restricciones

genéticas, costos energéticos, selección natural y limitaciones estructurales. No es posible para el individuo sostener un aumento constante de su complejidad. Estas limitaciones son inherentes a la naturaleza biológica y juegan un papel importante en el desarrollo y la evolución de los organismos. Llegado al máximo de complejidad, los procesos biológicos tienden a deteriorarse y el organismo se acerca gradualmente al equilibrio termodinámico. La acumulación de daño molecular, la disfunción celular y otros procesos asociados al envejecimiento, conducen a una pérdida de la homeostasis y a un funcionamiento menos eficiente del organismo. Ahí radica la esencia del envejecimiento, en esa red de procesos irreversibles asociados a un organismo complejo que crece, se desarrolla y madura. Quizás esto nos permita ver la muerte de otra manera.

Referencias

- Crews, D. E. (2003). *Human Senescence: Evolutionary and Biocultural Perspectives*; Cambridge University Press.
- Chmielewski, P. (2017). Rethinking modern theories of ageing and their classification: the proximate mechanisms and the ultimate explanations. *Anthropological Review*, 80(3), 259-272.
- Balistreri, C. R. (2018). "Anti-Inflamm-Ageing and/or Anti-Age-Related Disease Emerging Treatments: A Historical Alchemy or Revolutionary Effective Procedures?", *Mediators of Inflammation*, vol. 2018, Article ID 3705389, 13 pages. <https://doi.org/10.1155/2018/3705389>
- Kaczmarek, M., & Szwed, A. (1997). A review of anthropological approaches to ageing. *Anthropological Review*, 60, 35-46.

CAPÍTULO 14

Ecología del crecimiento humano

Virginia A. Cobos y Bárbara Navazo

En este capítulo se analizan diferentes aspectos del contexto ecológico en el que se desenvuelven las poblaciones humanas y su relevancia en los procesos de crecimiento y desarrollo. En primer lugar, se abordan conceptos básicos de la demografía necesarios para comprender otros fenómenos fundamentales dependientes de la densidad poblacional: la transición demográfica, epidemiológica y nutricional. En segundo lugar, se analiza la relación intrínseca que existe entre estos procesos en el marco de la modernización y globalización en la producción de los alimentos, los medios masivos de comunicación y la circulación de personas. A continuación, se plantea la necesidad de estudiar la adaptación ontogenética humana desde una perspectiva bio-socio-cultural integral. Para ello se introduce el concepto de tendencia secular en el patrón de crecimiento y su vinculación con el contexto ambiental de la población. Finalmente, se analizan todos estos fenómenos en forma conjunta para el caso particular de Argentina, proporcionando una visión holística de cómo estos procesos están moldeando la salud y el bienestar de las poblaciones en la actualidad.

De esta forma, se destaca la importancia de abordar desde una perspectiva interdisciplinaria la compleja interacción entre los factores sociales, económicos y ambientales que moldean el tamaño, la composición y el desarrollo de las poblaciones humanas a lo largo del tiempo. Al brindar conceptos fundamentales de la demografía, epidemiología y nutrición, se establece una base sólida para comprender cómo los individuos se adaptan en respuesta a los cambios de su contexto ambiental.

Transición demográfica, epidemiológica y nutricional

Conceptos básicos de demografía

La demografía es una ciencia social que estudia el tamaño, composición, y distribución de las poblaciones de un determinado territorio y tiempo, así como sus cambios de tamaño y composición, los factores que pueden modificar estas características, y las consecuencias de estas modificacio-

nes. En este sentido, esta disciplina puede definirse como el estudio científico del tamaño, composición (o estructura según edad y sexo), procedencia, estado civil, entre otros, y distribución de las poblaciones humanas y sus cambios a través del tiempo.

El estudio de la dinámica demográfica y los factores que influyen sobre la misma constituye un tema central en las investigaciones sociales, epidemiológicas, bioantropológicas, arqueológicas y ecológicas. Entendemos por tamaño poblacional al número de individuos que conforman una población, y por dinámica demográfica a los cambios —aumentos o disminuciones— ocurridos en el tamaño poblacional a través del tiempo. En este punto, es importante realizar la distinción entre tamaño poblacional y densidad demográfica, la cual puede definirse como el número de individuos residentes por unidad de área del territorio. Cabe destacar que los cambios en el tamaño de las poblaciones resultan de una compleja interacción entre los individuos y las múltiples dimensiones del ambiente tanto social como natural —por ejemplo, la dieta y el clima—, a través de modificaciones en las tasas de natalidad, mortalidad y/o migración, y tienen un rol importante en la evolución biológica y en los procesos ecológicos y de cambio cultural.

Numerosos estudios han vinculado los cambios demográficos a través del tiempo con diferentes factores de carácter ambiental y cultural. Entre ellos, comúnmente se invocan los cambios climáticos, la diversificación de la dieta, las innovaciones tecnológicas y diversas coyunturas socio-políticas ocurridas a lo largo del tiempo en las sociedades, así como las interacciones entre ellos, que, en última instancia, determinan o impactan en la capacidad de carga del ambiente. Este concepto hace referencia a la cantidad máxima de individuos de una especie que un ecosistema puede sostener a largo plazo en estado de equilibrio, por lo que cobra especial relevancia en los estudios demográficos.

Tasas demográficas, esperanza de vida y pirámides poblacionales

Una **tasa demográfica** puede definirse como la proporción entre el número de eventos de una clase específica para un período dado de tiempo y el número total de actores susceptibles de experimentar esa clase de evento en el período considerado. Generalmente se expresan en porcentajes —cada mil habitantes (‰)— para un período anual. La **tasa bruta de natalidad** es una medida transversal —es decir, de un período dado— que hace referencia al número de nacimientos ocurridos en una población en un año por cada 1000 habitantes. Se calcula de la siguiente forma:

$$\frac{\text{Número de nacimientos}}{\text{Número total de habitantes}} * 1000$$

La **tasa bruta de mortalidad** señala el número de defunciones ocurridas en una población en un año por cada 1000 habitantes:

$$\frac{\text{Número de defunciones}}{\text{Número total de habitantes}} * 1000$$

Finalmente, la **tasa bruta de migración** indica el número total de inmigrantes y emigrantes hacia/desde una población dada en un año por cada 1000 habitantes:

$$\frac{\text{Número de inmigrantes} - \text{Número de emigrantes}}{\text{Número total de habitantes}} * 1000$$

Asimismo, esta última tasa puede desdoblarse en sus dos componentes: la tasa de inmigración y la de emigración.

Los procesos de migración —inmigración y emigración— influyen fuertemente las dinámicas de las poblaciones. Es por ello que es necesario realizar la distinción entre poblaciones abiertas y cerradas en función de la presencia o ausencia de migración, respectivamente, entre poblaciones locales. Es decir, en una población cerrada el intercambio entre miembros de diferentes poblaciones a lo largo del tiempo será nulo o insignificante, y la misma crecerá sólo a través del nacimiento de nuevos individuos y sólo perderá miembros a través de la muerte. A su vez, la tasa de crecimiento estará determinada por la tasa de natalidad y el número inicial de individuos. Por el contrario, las poblaciones abiertas presentan una tasa de crecimiento en el tiempo que depende tanto de las tasas de natalidad y mortalidad como de la de migración. De este modo, el crecimiento de una población abierta ocurrirá cuando al producirse un desbalance positivo entre las tasas de natalidad y de inmigración con respecto a las de mortalidad y de emigración. En el caso contrario, se producirá la reducción de la población.

Existen diferentes fuentes para la obtención de información demográfica de las poblaciones actuales. Ellas son los censos nacionales, los registros y las encuestas. A diferencia de los censos, que se llevan a cabo en casi todos los países cada diez años, los datos procedentes de los registros se recolectan continuamente. En este sentido, la información compilada en un censo puede considerarse como el reflejo de una población en un momento dado, en relación a su tamaño, composición, y su distribución espacial. Por el contrario, un registro constituye una compilación continua de los principales eventos de población —por ejemplo, nacimientos, muertes, matrimonios, divorcios y movimientos de personas (migraciones)— realizada por el gobierno de una nación. Otra fuente de información demográfica la constituyen las encuestas. A diferencia de los censos y registros, que intentan incluir a la totalidad de la población de una nación, las encuestas se administran sólo a una fracción de la población. No obstante, en ellas también se compilan datos sobre muchos elementos específicos adicionales de interés para los demógrafos que no están incluidos en los registros y en los censos.

El concepto de **esperanza de vida** hace referencia a la cantidad media de años que vive un individuo perteneciente a una determinada población en un momento histórico específico, caracterizado por patrones particulares de mortalidad. Ciertos aspectos socio-políticos —tales como los desarrollos de la medicina, la existencia de guerras— afectan directamente la esperanza de vida de una población en un determinado período. Dentro de este concepto suele discriminarse la **esperanza de vida al nacer**, que hace referencia al promedio de años que le deparan a un recién nacido en un año en particular, si los patrones de mortalidad de esa población se mantienen constantes a lo largo de toda la vida de ese individuo. Las **pirámides poblacionales** son representaciones gráficas de la estructura de una población por sexo y edad a través del tiempo. Resultan de gran utilidad para los estudios demográficos y para el desarrollo de políticas públicas, dado que permiten visualizar tendencias y realizar proyecciones sobre el devenir de una población en particular —por ejemplo, campañas anticonceptivas, vacunatorias, de promoción a la fertilidad—. En términos generales, pueden adquirir una forma triangular —característica de los países más pobres en términos económicos, en los que existen elevadas tasas de natalidad y de mortalidad elevada—, rectangulares o estacionarias —característica de los países en desarrollo, en los que se ha comenzado a disminuir la tasa de mortalidad pero la tasa de natalidad sigue siendo elevada—, y en forma de pirámide invertida —característica de los países con elevados recursos monetarios, donde la tasa de mortalidad y de natalidad suelen ser relativamente bajas y la población se encuentra “envejecida”— (ver ejemplos en <https://www.populationpyramid.net>). Los patrones de las pirámides de una población suelen a su vez reflejar coyunturas históricas de una población tales como hambrunas y guerras, y si el componente más afectado está asociado a una determinada edad o sexo.

La teoría de la transición demográfica

La **teoría de la transición demográfica** fue introducida por Frank Notestein en 1953. El autor explica los cambios demográficos ocurridos en una población como resultado de su desarrollo socio-económico. En este sentido, las sociedades agrícolas tradicionales requerían elevadas tasas de natalidad para compensar las altas tasas de mortalidad. Con el advenimiento de la modernización y mayores niveles de educación, y los cambios socio-económicos asociados, se produciría una disminución en las tasas de mortalidad —particularmente de la mortalidad de infantes menores de un año— y de natalidad, dado que los hijos comenzaron a ser más costosos y menos redituables en términos económicos, en la medida en la que ya no eran más necesarios para las labores asociadas a un modo de vida rural. Es decir, se denomina **transición demográfica** al proceso de pasaje de una población con elevadas tasas de natalidad y mortalidad a una con bajas tasas de natalidad y mortalidad (Figura 9.1).

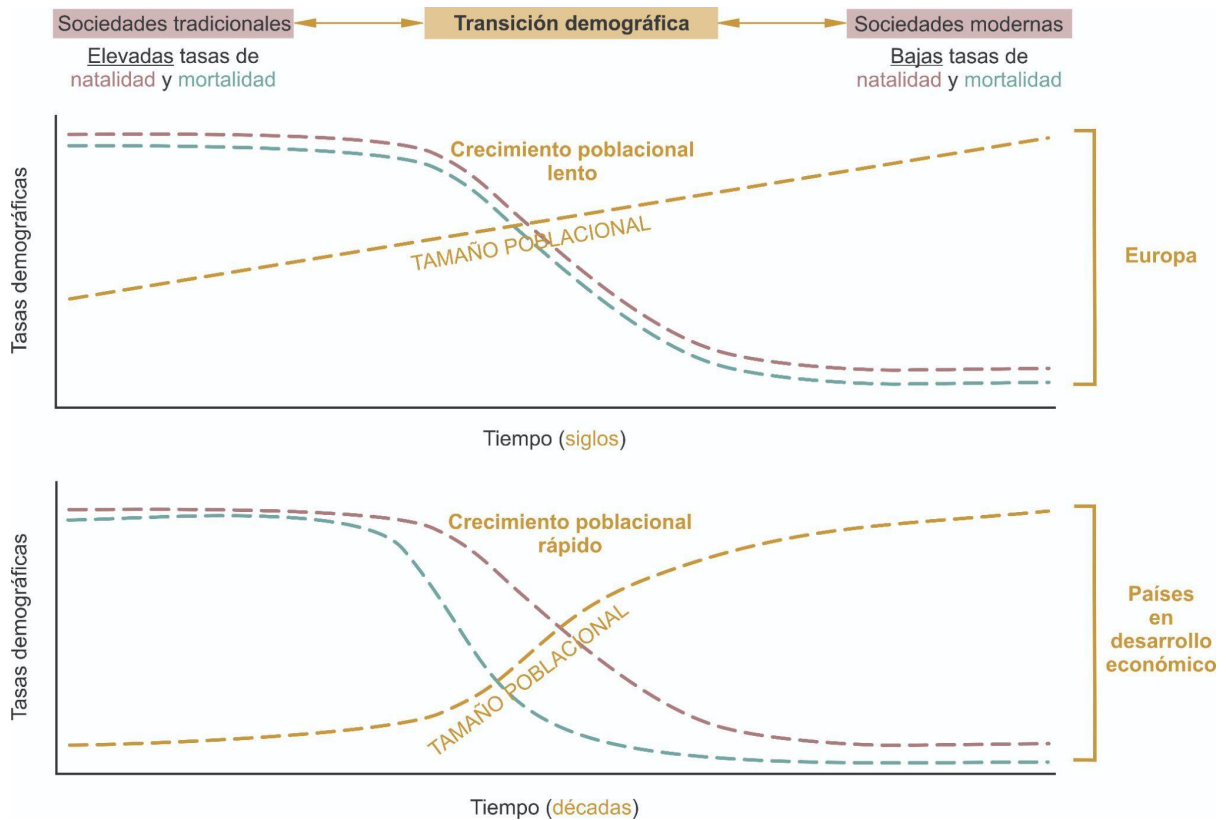


Figura 1. Teoría de la transición demográfica, Autora: Dra. Virginia A. Cobos (FCNyM).

En el período durante el cual transcurre la transición demográfica entre ambos modelos de sociedad, la tasa de mortalidad desciende antes que la de natalidad, por lo que durante el período de transición, la tasa de crecimiento poblacional es elevada. Al finalizar el período de transición en las sociedades tradicionales o rurales, se esperaría encontrar pirámides poblacionales en forma triangular, a diferencia de las urbanizadas que adquieren una forma rectangular. Mientras que en los países europeos el proceso de transición transcurrió a lo largo de varios siglos desde la Revolución Industrial y el crecimiento demográfico ha ocurrido en forma lenta y paulatina, en los países que en la actualidad se encuentran aún en desarrollo económico la transición demográfica ocurrió en forma más rápida (en términos de unas pocas décadas), produciéndose un desacople en las velocidades de cambio entre las tasas de mortalidad y de natalidad, por lo que la población experimentó un crecimiento explosivo (Figura 1).

La transición demográfica en un contexto general: transición epidemiológica y nutricional

Se ha vinculado el proceso de transición demográfica y de globalización a dos procesos a su vez asociados entre sí: la **transición epidemiológica** y la **transición nutricional**. En la década de 1970, Abdel Omran planteó que el primero de ellos refiere a los cambios en los patrones de morbi-mortalidad de las poblaciones, que progresivamente pasan de presentar perfiles con preeminencia de causas agudas —fundamentalmente infecciosas— a situaciones en las que prevalecen *enfermedades crónicas no transmisibles*. Este modelo, que posteriormente fue actualizado por otros autores, señala que en la medida en la que se incrementa el desarrollo económico (asociadas a cambios en el modo de vida y en los hábitos alimentarios de los individuos) se produce una transición desde la mayor prevalencia de enfermedad infecto-contagiosas, una elevada mortalidad materno-infantil y perinatal y enfermedades nutricionales por déficit, hacia patologías degenerativas tales como la diabetes tipo 2 y enfermedades cardiovasculares provocadas por el tabaquismo, el sedentarismo, el sobrepeso y la obesidad.

Por otro lado, Barry Popkin en la década de 1990 propuso la **teoría de la transición nutricional**. La misma a refiere a los cambios que ocurren en la dieta y en la composición corporal de los individuos al aumentar los ingresos de una familia, comunidad o población, es decir el pasaje de una dieta rural poco variada, “tradicional”, a una dieta moderna, opulenta y diversificada, “occidental”. En términos generales, se ha producido una confluencia mundial hacia una dieta empobrecida en cereales, fibras, grasas poli-insaturadas y micronutrientes, pero enriquecida en grasas saturadas y trans así como en azúcares y carbohidratos refinados característicos de los alimentos ultraprocesados. Si bien en un primer momento este proceso se produjo principalmente en las poblaciones con un elevado nivel socioeconómico, en las últimas décadas no puede ser considerado exclusivo de estos sectores sociales; por el contrario, está apareciendo en las poblaciones de medianos y bajos ingresos económicos, tanto en áreas urbanas como rurales. Asimismo, se evidencia el surgimiento de nuevas formas de desnutrición oculta, caracterizada por deficiencias en micronutrientes, posiblemente resultado de una ingesta alimentaria poco variada.

De este modo, puede apreciarse que tanto la transición demográfica como la epidemiológica y la nutricional son procesos multifactoriales que se encuentran intrínsecamente asociados siendo la resultante del proceso de modernización que acompaña a la globalización de la producción, el mercado y la distribución de alimentos, junto con al mayor alcance de los medios masivos de difusión (Figura 2). Es decir, se produjo un cambio en la estructura de la pirámide poblacional, pasándose de una población predominantemente joven con mucha actividad física, afectada por enfermedades transmisibles, a una población sedentaria con trabajos vinculados a bajos esfuerzos físicos y con un incremento en el porcentaje de adultos mayores —gracias a los desarrollos de la medicina moderna

y al uso de los métodos anticonceptivos— afectada principalmente por las enfermedades no transmisibles asociadas a la nutrición, al mismo tiempo es que grandes segmentos de la población siguen padeciendo desnutrición.



Figura 2. Relación entre los procesos de transición demográfica, epidemiológica y nutricional. Tomado y modificado de Popkin (2002), Autora: Dra. Virginia A. Cobos (FCNyM).

En los últimos años ha comenzado una nueva tendencia vinculada con la toma de conciencia y cambios en el comportamiento, asociados a un nuevo patrón dietético, fomentando una dieta más saludable y diversificada, así como políticas públicas para promover el tiempo de ocio en espacios al aire libre y la realización de actividad física, con el objetivo de prevenir o retrasar enfermedades degenerativas y prolongar salud. Estos cambios aspiran a lograr una nueva transición a escala mundial en la estructura de la dieta y la composición corporal de las personas.

Tendencia secular

Concepto y clasificación de la tendencia secular

Como ya se comentó previamente en otros capítulos, el crecimiento humano es un proceso que puede estar condicionado por una multiplicidad de factores, entre los que se incluyen los ambientales, los culturales, los económicos y los nutricionales. Por esta razón el estudio de dicho proceso debe hacerse desde una perspectiva integral, que incluya cuestiones bio-socio-culturales que permita entender el cuerpo humano como un lugar de expresión de posibles condiciones de desigualdad e inequidad.

Un concepto que está relacionado con este planteo y que constituye uno de los principales temas abordados en el campo de la antropología biológica es el de **plasticidad**. Dicho término puede entenderse como la capacidad que tienen los organismos para cambiar su fenotipo o comportamiento en respuesta a modificaciones del ambiente, particularmente cuando éstas son estresantes. Decir que las condiciones ambientales en las que vive una población son estresantes implica la existencia

de algún factor, como puede ser la temperatura o la altitud, que interfiere en el mantenimiento del equilibrio interno del cuerpo de los individuos —**homeostasis**—. Ante esa disrupción, el organismo pone en juego distintas respuestas fisiológicas orientadas a restablecer el equilibrio dentro de los parámetros biológicos compatibles con la vida.

Respecto de la plasticidad, cabe mencionar que *Homo sapiens* está entre las especies más plásticas y por lo tanto más variables. La **tendencia secular** alude a la plasticidad fenotípica en el patrón de crecimiento que se da a lo largo del tiempo. Este proceso presenta las siguientes características: I) no es universal, ya que los cambios que ocurren no necesariamente se registran en todas las poblaciones; II) no es direccional, debido a que las modificaciones pueden ser tanto positivas (por ejemplo, aumento de la talla), como negativas (por ejemplo, disminución del perímetro cefálico), o puede registrarse ausencia de cambios a través del tiempo (cuando los valores promedio de una variable se mantiene a lo largo de 2 o más cohortes); y III) no se da homogéneamente, es decir que mientras que en una población algunas variables pueden presentar tendencia positiva otra pueden presentar una disminución o no registrar variaciones —por ejemplo, al comparar dos muestras de mujeres residentes en una misma ciudad y que corresponden a dos cohortes distintas, puede encontrarse adelantamiento de la edad de la menarca e incremento del área grasa del brazo (tendencia positiva), junto con disminución del área muscular del brazo (tendencia negativa), sin que el valor medio de la estatura total haya variado a lo largo del periodo temporal analizado (tendencia neutra)—.

Determinar la existencia de cambios seculares en una población reviste de importancia, ya que éstos evidencian modificaciones en las condiciones ambientales en las que viven los integrantes de dicha población y de qué manera han respondido a las variaciones ocurridas.

Durante el siglo XX se planteó que factores como el acceso a una nutrición adecuada, la atención médica, la educación, la migración de áreas rurales a grandes centros urbanos y la reducción del trabajo infantil podían tener un efecto significativo en la aparición de cambios seculares. Además de considerar la diversidad de factores que podrían propiciar variaciones en el crecimiento humano, cabe mencionar que las tendencias registradas durante la transición económica de los últimos 150 años en diferentes parámetros antropométricos no siempre han mostrado dinámicas similares. Esto se debe a que, como se mencionó antes, los cambios seculares se caracterizan por no ser homogéneos. Un ejemplo local, en el que se evidencia esta característica de la tendencia secular, es el estudio realizado por Guimarey y colaboradores donde compararon dos cohortes de escolares de 4 a 12 años residentes en La Plata (provincia de Buenos Aires), medidos en 1970 y en 2005, respectivamente. El análisis comparativo de los datos antropométricos mostró que luego de 35 años el peso corporal aumentó, mientras que la estatura total no registró diferencias. En relación a ello, se planteó que, durante el período estudiado, las condiciones de vida de la población residente en La Plata se deterioraron mostrando cambios en el estilo de vida, como un mayor consumo de alimentos ricos en energía y hábitos sedentarios.

Relación entre tendencia secular y transición nutricional, demográfica y epidemiológica

Como se dejó entrever previamente, entre los factores que permiten explicar en gran parte las variaciones en la tendencia secular de distintas variables antropométricas figuran los cambios en los patrones de consumo alimentario. En relación con ello, en las últimas décadas ha aumentado el interés por comprender los efectos de la abundancia energética que acompaña a la modernización de la nutrición sobre la salud humana. En la actualidad, la mayor parte de la población mundial vive en áreas urbanas y consume alimentos comprados. Es por ello que, durante las últimas décadas el foco de interés se ha puesto en qué alimentos son adquiridos, cuáles son las vías de acceso para obtenerlos y de qué manera son consumidos. En el caso de Latinoamérica, la rapidez con la que se viene dando la urbanización de varios de los países, ha propiciado cambios en los patrones de consumo alimentario, dando lugar a dietas con alto contenido energético, pero de bajo valor nutricional.

Particularmente, en Argentina, el análisis de las modificaciones del patrón alimentario entre 1996 y 2013 evidenció la disminución del consumo de carne vacuna, de pollo y cerdo, y el aumento de productos cárnicos semielaborados. A su vez, durante este período el pan fresco y la harina fueron paulatinamente reemplazados por la ingesta de alimentos procesados, tales como fideos, galletas, empanadas y pizza. En un estudio reciente, se identificaron tres perfiles de transición nutricional en nuestro país. El primero corresponde a un “rezago sionutricional”, asimilable a la “hambruna en retroceso” descrita por Popkin. En este perfil coexisten en la población infantil la alta prevalencia de desnutrición crónica y la baja prevalencia de obesidad. En términos sociodemográficos, este patrón se caracteriza por una elevada proporción poblacional sin seguro médico procedente de hogares pobres, por tasas de mortalidad infantil relativamente altas y una baja proporción de la población con educación superior. Las provincias que se asocian a este perfil son Chaco, Corrientes, Formosa, Jujuy, Misiones, Río Negro, Salta, Santiago del Estero, San Juan y Tucumán. El segundo perfil, denominado “doble carga de la malnutrición”, podría ubicarse entre las etapas de “hambruna en retroceso” y de “enfermedades degenerativas” del modelo de Popkin. Dicho patrón, está caracterizado por una elevada proporción de hogares urbanos con elevadas prevalencias de obesidad tanto en niños como en adultos, junto a una moderada prevalencia de desnutrición crónica infantil. Estas condiciones se registran en las provincias de Buenos Aires, Catamarca, Chubut, La Rioja, Neuquén, Santa Cruz, Santa Fe y Tierra del Fuego. Por último, el tercer perfil corresponde a la “mejora sionutricional incipiente” y puede asociarse a la etapa de “cambio comportamental” de Popkin. Este patrón reúne características tales como la coexistencia de una baja prevalencia de desnutrición crónica infantil y la obesidad en adultos, junto con una reducida proporción de hogares pobres. Entre las localidades en las que puede encontrarse figuran la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, y las provincias de Córdoba, Entre Ríos, La Pampa, Mendoza y San Luis.

Referencias

- Aguirre, P. (2011). Reflexiones sobre las nuevas formas del hambre en el siglo XXI: la obesidad de la escasez. *Boletín Científico Sapiens Research*, 1(2), 60-64.
- Buckberry, J. y Crane-Kramer, G. (2022). The dark satanic mills: evaluating patterns of health in England during the industrial revolution. *International Journal of Paleopathology*, 39, 93-108.
- Cobos, V. A. (2022). *Modelado de la dinámica demográfica de las poblaciones humanas del norte de Neuquén (Patagonia, Argentina) durante el Holoceno* (Tesis doctoral). Recuperada de SEDICI.
- Dudley, L. P. y Bouvier, L. F. (2010). *Population and society. An introduction to demography*. Cambridge University Press.
- Guimarey, L. M., Castro, L. E., Torres, M. F., Cesani Rossi, M. F., Luis, M. A., Quintero, F. A. y Oyhenart, E. E. (2014). Secular changes in body size and body composition in schoolchildren from La Plata City (Argentina). *Anthropologischer Anzeiger*, 71, 287-301.
- Godina, E. Z. (2009). The secular trend: history and prospects. *Human Physiology*, 35(6), 770-776.
- Gotelli, N. (2001). *A Primer of Ecology*. Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Hermanussen, M., Godina, E., Rühli, F. J., Blaha, P., Boldsen, J. L., Van Buuren, S., Macintyre, M., Aßmann, C., Ghosh, A., de Stefano, G.F., Sonkin, V.D., Tresguerres, J.A., Meigen, C., Geiger, C. y Lieberman, L. S. (2010). Growth variation, final height and secular trend. Proceedings of the 17th Aschauer Soiree, 7th November 2009. *HOMO-Journal of Comparative Human Biology*, 61(4), 277-284.
- Lasker, G. W., Harrison, G. A., Jablonski, N., Little, M., Strier, K. y Weiss, K. M. (1995). *Human variability and plasticity*. Cambridge University Press.
- Martínez Coll, J. C. (2001). *Demografía*. Recuperado de: <http://www.eumed.net/cursecon/2/dem.htm>
- Mittelbach, G. G. y McGill, B. J. (2019). *Community ecology*. Oxford University Press.
- Navazo, B. (2019). *Crecimiento, estado nutricional y composición corporal como expresión de la calidad de vida. Un estudio transversal, prospectivo y retrospectivo, de la población infanto-juvenil de Puerto Madryn (Chubut, Argentina)* (Tesis doctoral). Recuperada de SEDICI.
- Notestein, F. W. (1953). Economic problems of population change. En: *Proceedings of the eighth international conference of agricultural economists* (pp. 13-31). London: Oxford University Press
- Odling-Smee, F. J. (2015). Niche construction in human evolution and demography. En: P. Kreager, B. Winney, S. Ulijaszek y C. Capelli (Eds.), *Population in the human sciences: concepts, models, evidence* (pp. 147-171). New York: OUP.
- Omran, A. R. (2005). The epidemiologic transition: a theory of the epidemiology of population change. 1971. *Milbank Memorial Fund Quarterly*, 83(4), 731-57.
- Popkin, B. (1993). Nutritional patterns and transitions. *Population and Development Review*, 19(1), 130-57.

Popkin, B. (2002). An overview on the nutrition transition and its health implications: the Bellagio meeting. *Public Health Nutrition*, 5(1A), 93-103.

Tumas, N., Rodríguez Junyent, C., Aballay, L. R., Scruzzi, G. F. y Pou, S. A. (2019). Nutrition transition profiles and obesity burden in Argentina. *Public Health Nutrition*, 22(12), 2237-2247.

Los Autores

Coordinadores

Quintero, Fabian Anibal

Licenciado en Antropología y Doctor en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Actualmente ocupa el cargo de Profesor Titular en la cátedra de Antropología Biológica I en la misma facultad. Además, es investigador en el Laboratorio de Investigaciones en Ontogenia y Adaptación (LINOA) de la FCNyM, UNLP. Su área de investigación se centra en la ontogenia y la adaptación humana en relación con las condiciones de vida.

Barbeito, Claudio

Médico Veterinario Dr en Ciencias Veterinarias UNLP. Profesor Titular de Histología y Embriología, y de Patología General, FCV UNLP. Profesor Libre Antropología Biológica I FCNyM UNLP. Profesor Invitado en la Universidad Nacional de Luján, Universidad Peruana Cayetano Heredia y Universidad de La República Uruguay. Director del Laboratorio de Histología y Embriología Descriptiva, Experimental y Comparada FCV UNLP. Línea de Investigación: Morfología y Biología del Desarrollo en Vertebrados.

Plischuk, Marcos

Licenciado en Antropología, Doctor en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en las cátedras de Antropología Biológica I (FCNyM, UNLP) y de Citología, Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Médicas-FCM, UNLP). Investigador adjunto de CONICET, con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigaciones en Ciencias Forenses (LICIF-FCM-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en el área de patologías óseas, antropología forense y bioarqueología.

Autores

Carril Julieta

Licenciada en Ciencias Biológicas, Doctora en Ciencias Naturales. Investigadora Adjunta CONICET. Laboratorio de Histología y Embriología Descriptiva, Experimental y Comparada (LHYEDEC), Facultad de Ciencias Veterinarias (FCV), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Su área de investigación comprende la evolución morfológica en aves: ontogenia, anatomía y función.

Cesani, Maria Florencia

Licenciada en Antropología, Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en la cátedra Antropología Biológica IV (FCNyM, UNLP). Investigadora Independiente del CONICET, con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigaciones en Ontogenia y Adaptación (FCNyM-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en el estudio del crecimiento y estado nutricional infantil y adolescente y sus condicionantes ambientales y socioeconómicos.

Cobos, Virginia Agustina

Licenciada en Antropología, Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en la Cátedra de Antropología Biológica IV (FCNyM, UNLP). Becaria Posdoctoral del CONICET, con lugar de trabajo en la División Antropología del Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Su área de investigación se centra en la paleodemografía de poblaciones cazadoras-recolectoras de Patagonia en relación con cambios ecológicos.

Desántolo, Bárbara

Licenciada en Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Dra. en Ciencias Médicas (Facultad de Ciencias Médicas, UNLP). Directora del Laboratorio de Investigaciones en Ciencias Forenses (LICIF) (FCM – UNLP). Docente en las cátedras de Citología, Histología y Embriología (Medicina), y Socioantropología (Licenciatura en Nutrición), ambas de la FCM, UNLP. Investigadora de la UNLP. Su área de investigación se enmarca en los estudios histomorfométricos e histomorfológicos a través de la evaluación de los patrones de maduración y remodelación ósea, aplicados a la estimación etaria y para la diferenciación entre restos óseos humanos y no humanos.

García Mancuso, Rocío

Licenciada en Antropología, Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en la cátedra de Citología, Histología

y Embriología (Facultad de Ciencias Médicas-FCM, UNLP). Investigador adjunto de CONICET, con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigaciones en Ciencias Forenses (LICIF-FCM-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en el área de restos humanos infantiles, antropología forense y bioarqueología.

Garraza, Mariela

Licenciada en Biología (Orientación Zoología), Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en la cátedra de Antropología Biológica IV (FCNyM, UNLP). Investigadora adjunta de CONICET, con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigaciones en Ontogenia y Adaptación (FCNyM-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en el área de crecimiento, estado nutricional y enteroparasitosis infantil.

Guimarey, Luis M.

Médico por la Facultad de Ciencias Médicas (FCM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Doctor en Medicina por la FCM/Universidad Estadual de Campinas (UNICAMP), San Pablo, Brasil. Prof. Adjunto (jubilado) de Pediatría (FCM) y de Antropología Biológica I (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP). Investigador Principal (jubilado) de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. Profesor Consulto UNLP.

Laube, Pedro Fernando Andrés

Médico Veterinario y estudiante del doctorado en Ciencias Veterinarias. Facultad de Ciencias Veterinarias (FCV), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente de las Cátedras de Histología y Embriología (FCM) y de Citología, Histología y Embriología (Facultad de Ciencias Médicas). Docente investigador de la UNLP. Su área de investigación es la histología comparada.

Luna, María Eugenia

Licenciada en Antropología, Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en la Cátedra de Antropología Biológica III y IV (FCNyM, UNLP) y Biología Humana (Fac. de Psicología, UNLP). Investigadora de la UNLP, con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigaciones en Ontogenia y Adaptación (LINOA, FCNyM-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en los procesos de crecimiento y estado nutricional de poblaciones humanas y su relación con los factores socio-ambientales.

Navazo, Bárbara

Licenciada en Antropología, Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente en la Cátedra de Antropología Biológica IV (FCNyM, UNLP). Becaria Posdoctoral del CONICET, con lugar de trabajo en el Laboratorio de Investigaciones en Ontogenia y Adaptación (FCNyM-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en el área de crecimiento, estado nutricional y composición corporal de poblaciones humanas actuales, residentes en distintas provincias argentinas.

Petrone, Selene

Licenciada en Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Doctora en Ciencias Médicas, Facultad de Ciencias Médicas (FCM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Docente Escuela de Gobierno en Salud “Floreal Ferrara”, Ministerio de Salud de la provincia de Buenos Aires. Dirección Provincial de Fortalecimiento del Sistema de Salud (DPFSS), Ministerio de Salud de la Provincia de Buenos Aires. Su área de investigación está enmarcada en el estudio de métodos de estimación de edad y determinación del sexo a partir de la dentición decidua de individuos fetales e infantiles con aplicación arqueológica y forense.

Woudwyk, Mariana Andrea

Médica Veterinaria, Doctora en Ciencias Veterinarias. Docente de la Cátedra de Histología y Embriología, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata, en el Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján, y en la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Ciencias Empresariales y Sociales. Su línea de investigación actual comprende el sistema reproductor y placenta de mamíferos marinos.

Quintero, Fabián Anibal

Ontogenia humana : perspectivas evolutivas y patrones de crecimiento / Fabián Anibal Quintero ; Claudio Barbeito ; Marcos Plischuk ; Coordinación general de Fabián Anibal Quintero ; Claudio Barbeito ; Marcos Plischuk. - 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; La Plata : EDULP, 2025.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-950-34-2645-6

1. Biología. 2. Evolución Humana. I. Quintero, Fabián Anibal, coord. II. Barbeito, Claudio, coord. III. Plischuk, Marcos, coord. IV. Título.
CDD 612.6

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina
+54 221 644 7150
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Eduulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2025
ISBN 978-950-34-2645-6
© 2025 - Eduulp

n
naturales


edulp
EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA