



Los odontones y su relación con la evolución de las escamas y dientes de los vertebrados

Miriam Carranza

Cátedra de Morfología Animal. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sársfield 299. Córdoba. Argentina. Email: carranmi@arnet.com

Resumen

Los estudios más recientes que explican el origen evolutivo del esqueleto dérmico de los vertebrados, se basan en criterios como el patrón estructural (anatómico e histológico) y embriológico de los odontones. A partir de estas unidades estructurales, se habrían originado los elementos de dicho esqueleto, las escamas, los dientes, como así también, los complejos de odontones, que incluyen diversos tejidos y órganos derivados. Dado que existe un amplio campo de investigaciones al respecto, en este trabajo se realizó una breve revisión de los conceptos más actuales sobre el origen evolutivo de estos elementos, especialmente escamas y dientes, con el propósito de dar a conocer los avances en el tema, ya que por sus alcances y aplicaciones, interesan a diversas áreas del conocimiento, especialmente las relacionadas con la salud y la educación. Palabras Claves: Evolución- Odontones- Escamas- Dientes-

Abstract

The current studies that explain the evolutionary links of dermal skeleton of vertebrates, are based on structural and development pattern of odontodes, which would originated elements of skeleton, scales, teeth as well as, odontodes complexes that include diverse tissue and organs derived. In this review was summarized the new concepts on the evolutionary history of these elements, especially scales and teeth, since it covers an extremely vast field of investigations. The purpose is to give to know the advances on subjects since the possible reaches and application in diverse fields of the knowledge, especially those related with health and education areas, are interesting. Key Words: Evolution- Odontodes- Scales- Teeth

Introducción

Los biólogos consideran la evolución orgánica, como la piedra angular de todo conocimiento biológico, puesto que cada forma de vida, tal como la conocemos hoy, es el producto de un proceso evolutivo. En este sentido, analizar las semejanzas entre los órganos y estructuras de los diversos tipos de organismos, nos permite comprender cuál ha sido la tendencia en los cambios producidos, para llegar a las formas actuales. Dicha información adquiere valor, a la hora de elaborar conceptos integradores sobre el desarrollo, la morfología, la función, los mecanismos de adaptación y el comportamiento de los animales.

Algunos de los criterios empleados para reconocer la vía que ha seguido la evolución, se basan en la similitud de las relaciones estructurales y posicionales entre las partes y en las semejanzas de sus mecanismos del desarrollo. Estos, permiten establecer homologías con mayor precisión, ya que las estructuras homólo-

gas, además de compartir un origen evolutivo común, tienen un conjunto común de genes, cuya expresión habrá o no variado en diversa magnitud, en el curso de miles o millones de años (Hickman et al. 1998, Villée et al., 1987).

Dentro de los vertebrados, existen dos líneas evolutivas muy antiguas, que probablemente tuvieron un origen ancestral común (Young 1977). Sus representantes, son los vertebrados con mandíbulas (formas vivientes y extintas), llamados gnatostomados y los vertebrados sin mandíbulas o agnatos. A partir del esqueleto dérmico de los vertebrados más primitivos, se habrían derivado una serie de órganos como, los dientes, los dentículos branquiales, huesos dérmicos, varios tipos de escamas, rayos, espinas de aletas y los odontones (Reif, 1982; Meunier, 1983).

Los estudios más recientes, que explican el origen evolutivo de este esqueleto dérmico, se basan en criterios como el patrón estructural (anatómico e histológico) y embriológico de

los odontones. En los grupos de vertebrados que existen actualmente, muchas estructuras emparentadas con los odontones, están ampliamente distribuidas, aunque pueden encontrarse parcialmente reducidas, modificadas o ausentes, tendencia que se hace más evidente en los organismos terrestres. Sin embargo, la secuencia evolutiva que han seguido los órganos y tejidos del esqueleto dérmico, aún es discutida y está en revisión (Huyseune & Sire, 1998; Smith & Coates, 1998).

Dado que existe un amplio campo de investigaciones al respecto, en este trabajo se efectuó una revisión, con el propósito de comunicar los avances sobre el tema, ya que por sus posibles alcances e implicancias, interesa a los profesionales de diversas disciplinas, especialmente, las relacionadas con el área de la salud y la educación. Para ello, se han sintetizado los principales conceptos, sobre la estructura y desarrollo de los odontones y su relación con el origen evolutivo de algunos elementos del esqueleto dérmico de los vertebrados, particularmente, escamas y dientes.

¿Qué son los odontones?

La presencia de odontones en los vertebrados, se remonta a muchos millones de años. En la evolución de los gnatostomados, los odontones situados en la cavidad bucal se habrían transformado en dientes, mientras que los que se distribuían sobre la superficie corporal y en la cabeza, formaron parte del esqueleto cranial y postcranial. En los peces cartilagosos (Chondrichthyes), los odontones no sufrieron modificaciones, originando las escamas placoides, en cambio, en los peces óseos (Osteichthyes) se produjeron marcadas variaciones morfológicas e histológicas (Janvier, 1996; Huyseune & Sire, 1998).

Los odontones son estructuras superficiales duras y aisladas de la piel, constituidas por un cuerpo de dentina o de un tejido similar, el que puede estar o no cubierto por una capa de esmalte o esmaltoide muy mineralizado (Fig 1 A). Estas unidades estructurales, se fijan al resto de los tejidos mediante el cemento y un tejido fibroso, que los une a una placa ósea vascularizada, cuya función es la de anclaje y

además, formar parte del armazón dérmico (Huyseune & Sire, 1998).

Los investigadores que se han interesado por los estudios sobre el origen de los dientes y de los derivados de odontones, han advertido que los patrones y procesos del desarrollo de estos elementos se encuentran estrechamente relacionados entre sí, especialmente dentro de los vertebrados no mamíferos (Huyseune & Sire, 1998 ; Smith & Coates, 1998).

Los dientes, se habrían diferenciado tempranamente en la evolución, puesto que sus tejidos duros se han encontrado en los primeros vertebrados sin mandíbulas de 500 millones de años de antigüedad (Smith & Coates, 1997). Se cree que esto, pudo ocurrir cuando el arco mandibular se transformó en mandíbulas, sin embargo, existen evidencia para pensar que la evolución de los dientes fue anterior a la de los maxilares e independiente de éstos (Smith & Coates, 1998). La ventaja selectiva que habrían tenido los dientes, probablemente fue la de aumentar la eficiencia en la captación y procesamiento del alimento, ser elementos efectivos para la defensa y poder emplearlos para fines reproductivos en los procesos de cortejo y cópula.

Estructura de los odontones en los vertebrados primitivos

Los odontones (escamas placoides de los Chondrichthyes y dentículos dérmicos de los Osteichthyes) pueden tener diferente forma, tamaño y disposición, aunque todos se caracterizan por un origen y estructura histológica similar (Fig.1). Los odontones, y sus derivados están compuestos por varios tejidos mineralizados, que se diferencian principalmente a partir de la dermis (Francillo-Vieillot et al., 1990), aunque para algunos autores, son exclusivamente una unidad morfo-histogenética de la dermis (Smith & Coates, 1997, 1998).

Los odontones que cubren la cabeza y el cuerpo en los peces cartilagosos, son generalmente, pequeños, de forma homogénea y se orientan hacia atrás en todas las especies, probablemente para cumplir una función hidrodinámica y de protección (Reif, 1980; Burdak, 1979). En general, los odontones tienen un diámetro de 20 µm por 150-200 µm de alto y

en la cavidad pulpar, sólo se encuentran las células productoras de dentina, denominadas odontoblastos. Los odontones crecen por adición de nuevas generaciones de odontones que van reemplazando a los ya existentes, una vez que éstos se han exfoliado debido a que las bandas de anclaje son reabsorbidas (Reif, 1982).

Sólo las escamas de *Latimeria* y *Corydoras*, tienen la estructura típica de verdaderos odontones. En los teleosteos más avanzados (Gasteroiteiformes), se asemejan a las escamas placoides de los Condrictios. Sin embargo, estas similitudes se han interpretado más bien, como

una convergencia adaptativa que como homología entre los órganos (Burdak, 1979).

La mayoría de los tejidos superficiales que revisten las escamas, escudos y otros órganos derivados de los odontones, tienen en común ser tejidos mineralizados (ganoína, hialoína), en los que los cristales de hidroxiapatita, se depositan dentro de una matriz orgánica formada por proteínas no colágenas. Estos tejidos duros, siempre recubren la superficie de los elementos dérmicos, y se mantienen en estrecha relación con la epidermis (Hyusseme & Sire, 1998). Estos datos morfológicos, sin embargo, no bastan para considerarlos como tejidos homólogos al esmalte de las escamas ancestrales.

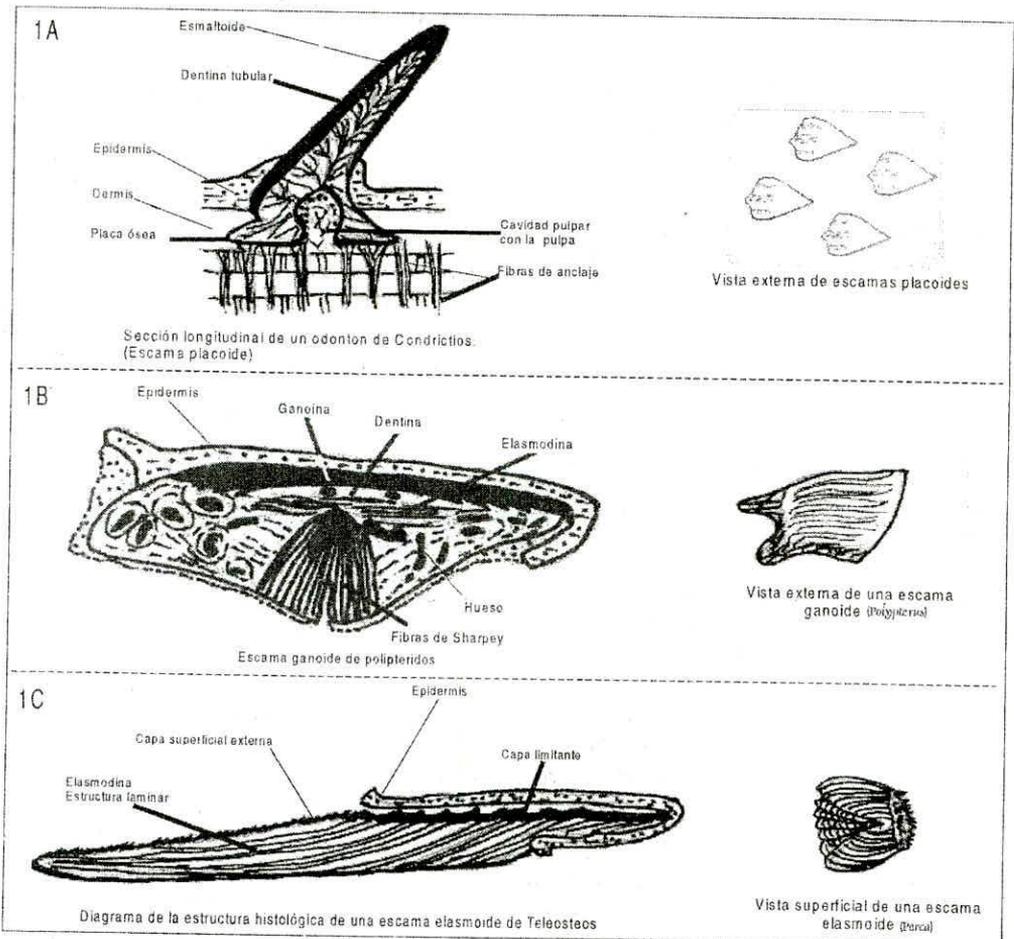


Figura 1. Distintas estructuras de odontones. 1 A : Escamas placoides de tiburón; 1 B : Escamas ganooides de peces óseos primitivos; 1 C : Escama elasmóide de peces óseos.

En el tiburón (Fig.1 A), las escamas están cubiertas por esmaltoide (Reif, 1980), aunque en algunas especies (*Latimeria* y polipteridos)

existe una capa de esmalte. También, la dentina, es una variedad particular, ya que en ciertos organismos (*Corydoras* y *Denticeps*), no hay

túbulos dentinarios. El tejido conectivo de la cavidad pulpar (la pulpa), no tiene capilares sanguíneos y nervios (Sire & Hyusseme, 1996), lo cual representaría una ventaja, puesto que frente a una lesión o pérdida de estos elementos, el animal no sufre un proceso inflamatorio doloroso.

En los peces óseos primitivos (Fig. 1B), las escamas son estructuras modificadas y derivadas de los odontones, que han conservado la mayoría de sus caracteres ancestrales (Orvig, 1967, 1977). Su estructura consiste en una capa de ganoína, que es un tejido hipermineralizado y homólogo al esmalte, ubicada debajo de la epidermis. En profundidad, le sigue una capa de dentina u osteodentina, y más internamente se encuentra la elasmódina (Sire, 1990). Por último, se observa una placa ósea de considerable espesor, firmemente unida a la dermis, por medio de fibras colágenas, denominadas de Sharpey.

Tal como se mencionó, los odontones van siendo reemplazados en forma periódica, para lo cual es necesario que la base ósea y los ligamentos, sean reabsorbidos. En algunas especies, se han identificado los odontoclastos (células del sistema fagocítico mononuclear), como las células responsables de este proceso (Sire & Hyusseme 1996). En la exfoliación de los dientes temporarios o de leche, en los niños, estas células, también actúan reabsorbiendo los tejidos radiculares, de ahí que cuando el elemento se desprende de la boca, se lo observa prácticamente sin raíz (Ferraris y Campos, 2000).

Estos antecedentes, sugieren que en los millo- nes de años transcurridos, han sido selectivamente favorecidas las estructuras y los mecanismos que promueven a las nuevas generaciones de odontones. Probablemente, de acuerdo al momento del ciclo de vida del individuo, los caracteres adaptativos de dichos elementos, sea la condición determinante para el reemplazo.

Características Estructurales de las Escamas Ganoides y Elasmoides

Las escamas ganoides presentes en dos grupos actuales de vertebrados, (polypteridos y lepi-

sostericidos), están formadas por ganoína y dentina. Sin embargo, en el último grupo, la ganoína se deposita directamente sobre la superficie de la placa ósea, por que carecen de dentina (Thomson, 1984). La matriz dentinaria, se origina a partir de acúmulos de tejido fibroso, y a medida que la dentina es formada, se pone en contacto con la epidermis, cuyas células basales producirán finalmente, la ganoína, por ende, este tejido es un derivado de la capa ectodérmica.

La eslamódina, aparece por la superposición de capas de colágeno que son depositadas en láminas. La placa basal ósea se desarrolla, prácticamente cuando comienza el depósito de ganoína. Durante la regeneración de las escamas, las capas de dentina y elasmódina no se forman y la ganoína cubre directamente la superficie ósea regenerada. Este hecho que ha despertado el interés de numerosos investigadores, ha recibido especial atención.

Características de la ganoína A través de estudios experimentales, se ha demostrado que la ganoína es completamente sintetizada por las células basales de la epidermis, por lo que se considera que la ganoína de algunas especies, es esmalte (Sire, 1990, 1995). Sin embargo, a diferencia del tejido adamantino de los dientes, la ganoína es estratificada y no está en contacto con el medio externo, ya que estas escamas no erupcionan como los elementos dentarios u otros tipos de odontones. Se deposita periódicamente y no tiene un crecimiento estacional como el hueso (Richter & Smith, 1995). La ganoína podría ser homologada con el esmalte que cubre los odontones ancestrales, y por lo tanto, con el esmalte de los dientes de los tetrápodos. Investigaciones recientes, señalan (Zylberberg et al., 1997), que las proteínas de la matriz orgánica de la ganoína son del tipo de las amelogeninas, semejantes a las del esmalte de los dientes humanos en desarrollo (Ferraris y Campos, 2000). Esto sugiere, que las amelogeninas son proteínas muy antiguas, probablemente su origen se remonte a los primeros Cordados.

Las diferencias más notables entre la ganoína y el esmalte de los mamíferos, en especial el humano, es que desde el punto de vista histofisiológico, en el hombre, el esmalte es un tejido acelular, ya que sus células secretoras (amelo-

blastos) se pierden en los elementos erupcionados. Razón por la cual, algunos autores consideran más apropiado identificarlo como un producto de secreción extracelular (Barrancos Mooney y Frydman, 1999). Por otra parte, al estar expuesto al medio, es susceptible al ataque de distintos agentes nocivos (ej: ácidos de la placa dental) y como carece de células, no tiene capacidad para repararse frente a una lesión (Ferraris y Campo, 2000).

En este sentido, las escamas ganoides, tendrían la ventaja que al mantener el contacto entre las células basales epidérmicas y la capa de ganoína, están más protegidas y conservan la capacidad de ser reparada frente a un daño o agente nocivo.

Las escamas elasmoides (Fig. 1C) están ampliamente distribuidas entre los peces óseos (Meunier, 1983, Sire, 1990). Su principal componente es la elasmodina, un tejido parcialmente mineralizado en la mayoría de los grupos, cuyo origen no ha podido aún ser precisado. (Giraud et al., 1978). Por sus características estructurales, se discute si la elasmodina, es un tejido derivado del hueso o de la dentina (Sire, 1990).

Características de la elasmodina. Está formada por una gruesa capa de fibrillas de colágeno de gran diámetro, dispuestas paralelamente a la superficie de la escama. Estas capas se organizan en láminas, en las cuales la orientación de las fibrillas cambia de una capa a la siguiente, constituyendo una trama ortogonal o arremolinada. La elasmodina mineraliza muy lentamente o puede permanecer desmineralizada. Es considerado un tejido altamente evolucionado (Sire, 1990, 1995; Gayet y Meunier, 1996), pues está ausente en las formas fósiles y sus características histológicas no son comparables a la de los tejidos conocidos del esqueleto o dentarios. Se la encuentra recubierta por una capa externa fibrosa sobre la cual se deposita otra capa más superficial, denominada capa limitante, que puede estar en contacto con la epidermis (Sire, 1997), la cual correspondería a una neoformación (Schultze, 1996; Meunier, 1983).

Se postula, que las escamas elasmoides y ganoides evolucionaron a partir del mismo tipo de escama ancestral, ya que comparten caracte-

rísticas comunes en el desarrollo. Las relaciones evolutivas de mayor importancia entre estos dos tipos de escamas, serían que las capas de la escama ganoide ancestral (ganoína, dentina y elasmodina), podrían homologarse con las tres capas de la escama elasmoides, capa limitante, capa externa y elasmodina, respectivamente (Hyusseme y Sire, 1998).

La capa limitante de las escamas elasmoides, tiene una matriz orgánica no colágena, está bien mineralizada y se deposita periódicamente, por lo que podría considerarse análoga o quizá homóloga a la ganoína. No obstante, para establecer con mayor exactitud las homologías entre estos tejidos, se requiere no sólo de estudios anatómicos, sino también inmunocitoquímicos, ultraestructurales, embriológicos y moleculares. En este sentido, uno de los modelos experimentales utilizados para determinar las características comunes de la organogénesis de algunos elementos del esqueleto dérmico, ha sido la capacidad de regeneración que tienen las escamas (Sire, 1984).

La ontogenia reconstruye la filogenia: Desarrollo de los Odontones

Los odontones, habrían originado los dientes y las escamas. En este sentido, si comparamos el desarrollo de las escamas con el de los gérmenes dentarios humanos, encontraremos varios aspectos en común, algunas de ellos pueden observarse en las Figura 2 y 3.

Se ha sugerido, que las células del mesénquima presentes en la dermis de todo el cuerpo del animal, bajo condiciones apropiadas, tienen la capacidad de formar hueso dérmico, odontones u órganos derivados de ellos (Smith et al., 1994). Las escamas se originarían de las células de las crestas neurales que colonizan la dermis, una vez que ésta se ha formado (Smith y Coates, 1998).

En la odontogénesis del ser humano, sucede algo similar, puesto que las células de las crestas neurales invaden el mesénquima de la región craneo-facial, para formar los procesos faciales y gran parte de los tejidos de los elementos dentarios (Ferraris y Campos, 2000).

El desarrollo de los odontones, se inicia a partir de la capa de células basales de la epidermis

ubicada a lo largo del tegumento (Fig.2), la cual recibe el nombre de epitelio dental interno.

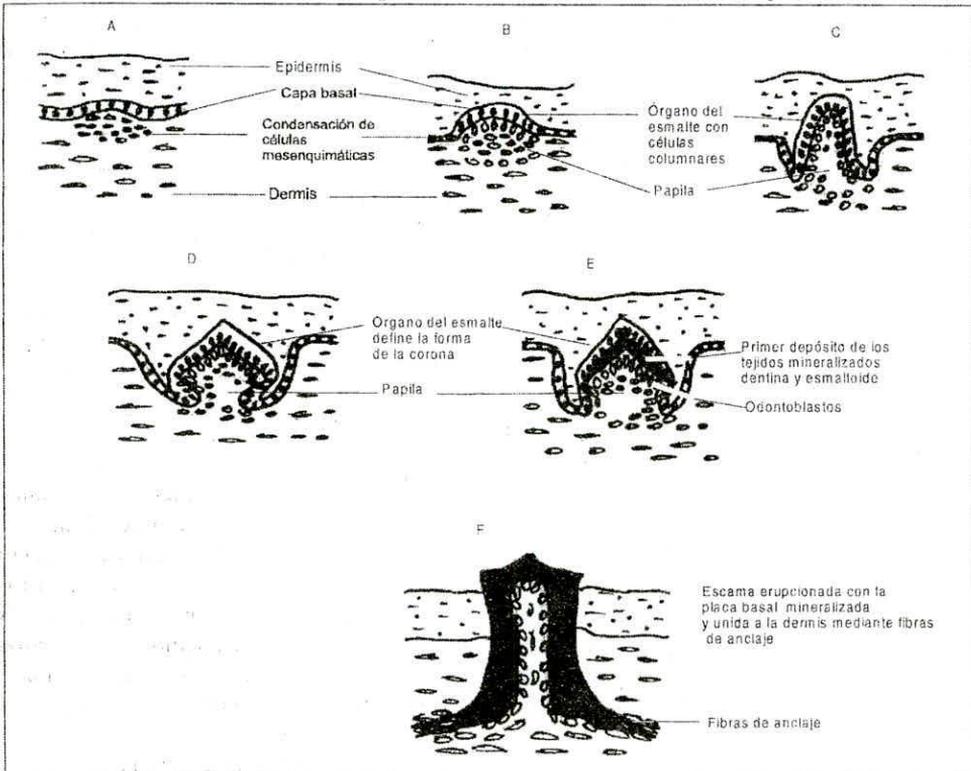


Figura 2. Secuencia del desarrollo de una escamaplacóide. Etapas: A Iniciación. B y C Morfogénética. C Citodiferenciación. D Mineralización.

Por debajo de éste, las células mesenquimáticas de la dermis, forman acúmulos celulares que originarán las papilas dérmicas. Las células basales de la epidermis interactuarán con las células mesenquimáticas de la dermis para inducirles a agruparse en sitios específicos. Cada acúmulo se proyecta ligeramente dentro del epitelio dental interno, y de este modo, forma la papila dental. La matriz orgánica de los tejidos duros, esmaltoide y dentina, es secretada por las células del epitelio dental y las células mesenquimáticas de la papila dental, respectivamente. Una vez producidas las matrices orgánicas de ambos tejidos, se mineralizan por el depósito de cristales de hidroxapatita. Según las especies, los odontones que formarán futuros dientes o escamas, podrán fijarse directamente a la dermis por medio de una placa basal de hueso acelular o indirectamente a través de un ligamento (Reif, 1982).

Es evidente, que los procesos que caracterizan la organogénesis de las escamas, guardan una

gran correspondencia con los descritos en la odontogénesis humana (Ferraris y Campo, 2000). Incluso, los estadios establecidos en el desarrollo, por ejemplo de las escamas elasmoides, son semejantes a los de los dientes humanos. Las etapas que se han caracterizado en las escamas elasmoides son: a-iniciación, b-morfogénesis, c-citodiferenciación y d-mineralización. (Sire y Hysseme, 1996, Sire et al.,1997; Meunier, 1983). En el estadio de iniciación, la capa basal epidérmica adquiere características ultraestructurales que la hacen competente para disparar la primera señal al mesénquima subyacente e iniciar así, el desarrollo de la escama (Sire et al.,1997). Un proceso similar tiene lugar en la formación de los dientes humanos y el criterio morfológico que lo caracteriza es la aparición de un engrosamiento del epitelio que reviste la cavidad bucal. La interacción epitelio-mesénquima parece ser un hecho común y fundamental para comenzar

el desarrollo de las escamas y dientes, en los vertebrados.

Estadio morfogenético: Las células mesenquimáticas se condensan bajo la epidermis en un lugar preciso, proliferan y forman papilas dérmicas bien definidas, las que se invaginan a lo largo de la superficie epidérmica. El mesénquima sería el responsable de establecer el patrón de la escama.

Estadio de citodiferenciación: Las células basales de la epidermis se diferencian sólo en las zonas donde se han desarrollado las papilas dérmicas y en las áreas que cubren la región posterior de la escama. Probablemente, a través de moléculas señales, las células basales de la epidermis, controlarían el desarrollo de la escama en ese sector. En un comienzo, las células mesenquimáticas se diferencian para producir la matriz fibrosa de los márgenes de la escama (capa más externa), lo que permite que aumente su superficie. Otro grupo, ubicado más internamente, se transforma en elasmoblastos que secretan la elasmodina. Posteriormente, sobre la superficie de la capa externa subyacente a la epidermis, se deposita la capa limitante.

Estadio de mineralización: En la capa externa, los cristales de hidroxiapatita se depositan dentro de un material electrodenso, orientados a lo largo de las fibrillas de colágeno; aquí la mineralización ocurre rápidamente (Francillon-Vieillot et al., 1990; Zyberberg et al., 1997). En cambio, este proceso es considerablemente más lento en la matriz de elasmodina, y queda limitado a la capa de colágeno superficial, incluso en algunas especies no mineraliza (Yamada y Watabe, 1979).

La calcificación de la elasmodina, se inicia con la presencia de pequeñas vesículas de mineral, denominadas corpúsculos de Mandl (Meunier, 1984; Scönbörner et al., 1981). La fusión de estos núcleos de calcificación forman un frente de mineralización, que va avanzado desde la capa externa hacia el interior. La mineralización consiste en el depósito de cristales en forma de cuerpos o núcleos esféricos, denominados calcosferitos, dentro de los cuales los cristales adquieren una disposición radial (Sire et al., 1997). Este mecanismo de mineralización, guarda una estrecha semejanza con el conocido para la dentina, en la especie humana (Ferraris y Campos, 2000). Por último, la capa limitante que carece de colágeno, mineraliza a medida que se deposita.

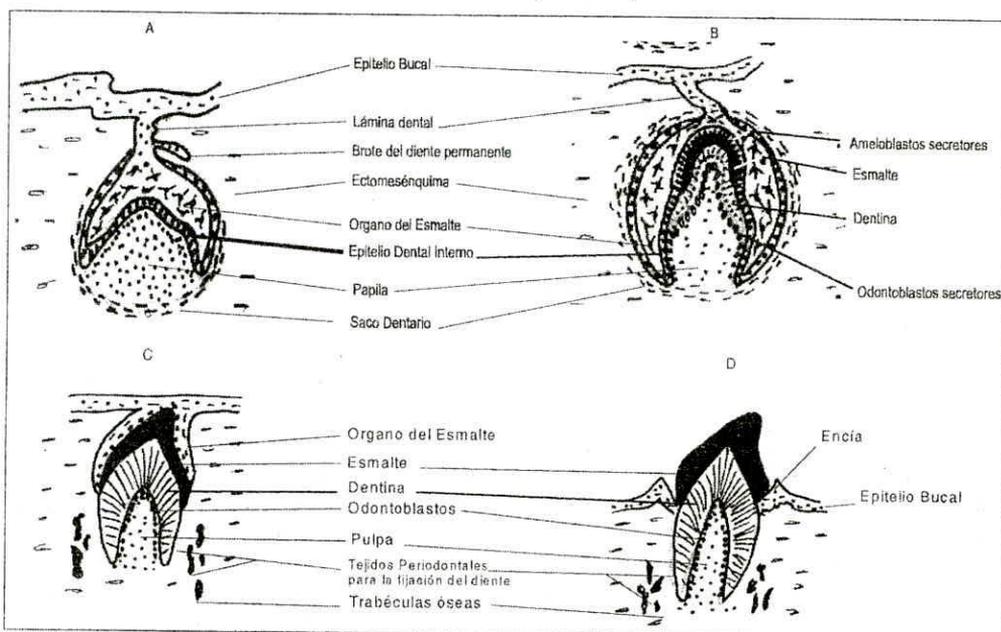


Figura 3. Diagrama de algunas etapas del desarrollo del germen dentario humano. Etapas: A. Casquete (morfogénesis y citodiferenciación). B. Campana Aposicional. Depósito de la matriz orgánica de los tejidos duros y mineralización. C. Diente preeruptivo. D. Diente erupcionado.

En síntesis, las células que son formadoras de escamas, además de necesitar de una dermis diferenciada para iniciar el desarrollo, pueden dar origen a poblaciones celulares con diferentes potencialidades (odontogénicas u osteogénicas), dependiendo de las interacciones que se establezcan entre epitelio y mesénquima. (Sire 1990, Sire et al., 1997). Así por ejemplo, las células ectomesenquimáticas ubicadas en la proximidad del límite epidermis-dermis, estarían capacitadas para formar los tejidos odontogénicos de los odontones, escamas ganoides y elasmoides, análogo al lo que ocurre en los dientes. Mientras que, las condensaciones celulares localizadas a cierta distancia de la epidermis o en la porción profunda de la dermis, de una manera análoga a la formación del hueso dérmico, tendrían capacidades osteogénicas.

Estos antecedentes abren nuevas perspectivas para reflexionar sobre el tema y obtener algunas conclusiones:

1. Los odontones, escamas y dientes presentan numerosas características estructurales comunes.
2. Desde el punto de vista morfológico, existen sorprendentes similitudes en los patrones y procesos del desarrollo de estos órganos. También, los mecanismos que operan durante la morfogénesis, diferenciación y mineralización de los tejidos duros, parecen estar orientados en un mismo sentido.
3. Si bien, para ser consideradas estructuras homólogas, se necesita un mayor número de evidencias, a los fines didácticos, son

ejemplos útiles para ilustrar el concepto de convergencia adaptativa.

4. Además, estos hechos muestran que la tendencia evolutiva ha sido conservar firmemente los mecanismos que controlan el desarrollo de estas estructuras, en los últimos 450 millones de años.

En este sentido, los estudios evolutivos proveen una valiosa información, puesto que ensamblan y comparan diversos aspectos (anatómicos, histológicos, embriológicos), ofreciendo una visión integradora sobre un determinado fenómeno. A su vez, contribuyen a interpretar ciertos procesos biológicos que acontecen en otras especies, particularmente en el ser humano, y que no pueden ser fácilmente abordados con métodos experimentales de laboratorio.

Vale la pena destacar, que en esta última década han alcanzado gran auge los estudios orientados a investigar los procesos de biomineralización en diferentes especies animales (Smith, 1998), especialmente por las potenciales aplicaciones, tanto en el campo de la medicina (materiales para implantes), como en el de la ingeniería de materiales (producción de semiconductores, biosensores, componentes para computadoras). El proceso de regeneración de las escamas, parece ser un modelo experimental interesante, no sólo para avalar la evolución de los odontones y sus derivados, sino por sus posibles alcances en la obtención de biomateriales, con fines restaurativos y terapéuticos (restauración del esmalte, osteointegración y osteoinducción), en diversas áreas de la salud, entre ellas la Odontológica.

Bibliografía

- Barrancos Mooney R. y Frydman J. 1999. Histología Dentaria. Operatoria Dental. pp:219-238. 3ª Ed. Editorial Médica-Panamericana. Buenos Aires.
- Burdak V.D. 1979. Morphologie fonctionnelle du tégument écaillé des poissons. La Pensée Scientifique, Kiev. Cybium, 10, pp:1-145.
- Ferraris M.E. y Campos Muñoz A. 2000. Histología y Embriología Bucodental. Dientes Primarios, pp: 345-355. Embriología Dentaria (Odontogénesis), pp:63-84. 2ª ed. Ed. Médica-Panamericana. España.
- Francillon-Vieillot H., Buffrénil V., Castanet J., Géraudie G., Meunier F. Sire J., Zylberberg L et al. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. Ed. Carter J. Van Nostrand Reinhold. Vol I, pp: 471-530.
- Gayet M. & Meunier F. 1996. Nouveaux Polyptérides du gisement coniacien-santonien d'In Beccem (Niger). C.R. Acad Sci Paris. 322, pp:701-707.
- Giraud M., Castanet J., Meunier F., Bouligand Y. 1978. The fibrous structure of coelacanth scales: a twisted "plywood". Tissue Cell. 10, pp:671-689.
- Hickman C.Jr., Roberts L. y Hickman F. 1998. Zoología. Principios Integrales. Evolución orgánica, pp: 929-959. 9ª edición. Ed. Interamericana Mc-Graw Hill. España.

- Huysseune A. & Sire Y.J. 1998. Evolution of patterns and processes in teeth and tooth related tissues in non-mammalian vertebrates. En: *Odontogenesis and craniofacial development* European Journal of Oral Sciences. 106, pp 437-481.
- Janvier P. 1996. Early vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, vol 33. pp:1-393. Oxford University Press.
- Meunier F.J. 1983. Les tissus osseux des Ostéichthyens. Structure, genèse, croissance et évolution. Archives et Documents de L'Institut Ethnologique Muséum National d'Histoire Naturelle. pp:1-200.
- Meunier F.J. 1984. Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid sacles in osteichthyans. *Am. Zool.* 24, pp:953-964.
- Ørving T. 1977. A survey of odontodes (dermal teeth) from developmental, structural, functional, and phyletic points of view. *Problems in vertebrate evolution*. Ed. Andrews S., Miles R., Walker A. pp:53-75.
- Ørving T. 1967. Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates. *Structural and chemical organization of teeth*. Ed. Miles AEW vol 1. London: Academic Press. pp:45-110.
- Reif W.E. 1980. Development of dentition and dermal skeleton in embryonic *Scyliorhinus canicula* J. Morphol. 166, pp:275-288.
- Reif W.E. 1982. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. The odontode regulation theory. *Evol Biol.* 15, pp:287-368.
- Richter M. & Smith M. 1995. A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates. *Zool. J. Linn. Soc.* 272, pp:173-212.
- Schönborner A., Meunier F., Castanet J. 1981. The fine structure of calcified Mandl's corpuscles in Teleost. *Tissue Cell.* 13, pp:589-597.
- Schultze H.P. 1996. The scales of Mesozoic actinopterygians. *Mesozoic Fishes. Systematics and paleoecology*. pp:83-93. Ed Verlag Dr Friedrich Pfeil. München, Germany.
- Sire Y.J. 1990. From ganoid to elasmoid scales in the actinopterygians fishes. *Neth J Zool.* 40, pp:75-92.
- Sire Y.J. 1995. Ganoine formation in the scales of primitive actinopterygians fishes, lepisosteids and polypterids. *Connect. Tissues Res.* 33, pp:213-222.
- Sire Y.J. & Géraudie J. 1984. Fine structure of regenerating scales and their associated cells in the Cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Gill). *Cell Tissue Res.* 237, pp:537-547.
- Sire Y.J. & Huysseune A. 1996. Structure and development of the odontodes in an armoured catfish. *Corydoras aeneus* (Siluriformes, Callichthyidae). *Acta Zool.* 77, pp:51-72.
- Sire Y.J., Allizard F., Babiar O., Bourguignon J, Quilhac A. 1997. Scale development in zebrafish (*Danio rerio*). *J. Anat.* 190, pp:545-561.
- Smith B.L. 1998. Studying shells: A growth industry. *Chemistry and Industry* 16:649-653
- Smith M. & Coates M. 1997. Evolutionary origins of teeth and jaws: developmental models and phylogenetic patterns. In: *Teeth development, function and evolution*. Ed. Teaford M., Ferguson M, Smith M. Cambridge University Press.
- Smith M. & Coates M. 1998. Evolutionary origins of the vertebrate dentition: phylogenetic patterns and developmental evolution. In: *Odontogenesis and craniofacial development*. European Journal of Oral Sciences. 106, pp 482-500.
- Smith M., Hickman A., Amanze D., Lumsden A., Thorogood P. 1994. Trunk neural crest origin of caudal fin mesenchyme in the zebrafish *Brachydanio rerio*. *Proc. Roy Soc Lond B.* 256, pp:137-145.
- Thomson K. and McCune A. 1984. Development of the scales in *Lepisosteus* as a model for scale formation in fossil fishes. *Zool. J. Linn Soc.* 82pp:73-86.
- Villée C.A., Walker W.Jr. y Barnes R. 1987. *Zoología. El concepto de evolución*, pp: 443-465. 6ª edición. Ed. Interamericana. México.
- Yamada J. & Watabe N. 1979. Studies on fish scales formation and resorption. I. Fine structure and calcification of the scales in *Fundulus heteroclitus* (Atheriniformes: Cyprinodontidae). *J. Morphol.* 159, pp:49-66.
- Young J.Z. 1977. La vida de los vertebrados. La aparición de las mandíbulas. La organización de la cabeza, pp:123-124. Ed. Ediciones Omega. Barcelona.
- Zylberberg L., Géraudie J., Meunier F., Sire J. (1992). Biomineralization in the integumental skeleton of the living lower vertebrates. *Bone.* 4. Bone metabolism and mineralization. pp: 171-224. Ed. Hall B.K. Boca Raton CRC Press.

Nota: Este trabajo formó parte de la disertación de la Dra. M. Carranza, Profesora invitada en el marco del programa del curso de verano sobre: Biología de los Maxilares. Su proyección Clínica. Organizado por el Centro Mediterráneo y la Facultad de Medicina y Odontología de Granada. España. Almuñécar 1999.