

Andrea Papini

■ Origini, forma  
e (dis)funzioni  
dell'apparato  
masticatorio in  
*Homo sapiens*

Una prospettiva  
darwiniana

STUDIE SAGGI

ISSN 2704-6478 (PRINT) - ISSN 2704-5919 (ONLINE)

– 253 –



Andrea Papini

Origini, forma e (dis)funzioni  
dell'apparato masticatorio in *Homo sapiens*

Una prospettiva darwiniana

FIRENZE UNIVERSITY PRESS

2023



Origini, forma e (dis)funzioni dell'apparato masticatorio in *Homo sapiens* : una prospettiva darwiniana / Andrea Papini. – Firenze : Firenze University Press, 2023.  
(Studi e saggi ; 253)

<https://books.fupress.com/isbn/9791221502602>

ISSN 2704-6478 (print)  
ISSN 2704-5919 (online)  
ISBN 979-12-215-0259-6 (Print)  
ISBN 979-12-215-0260-2 (PDF)  
ISBN 979-12-215-0261-9 (XML)  
DOI 10.36253/979-12-215-0260-2

Graphic design: Alberto Pizarro Fernández, Lettera Meccanica SRLs  
Front cover: Disegno della faccia di un Gorilla (*Gorilla gorilla*) © Marco Boggioni

#### *Peer Review Policy*

Peer-review is the cornerstone of the scientific evaluation of a book. All FUP's publications undergo a peer-review process by external experts under the responsibility of the Editorial Board and the Scientific Boards of each series (DOI 10.36253/fup\_best\_practice.3).


#### *Referee List*

In order to strengthen the network of researchers supporting FUP's evaluation process, and to recognise the valuable contribution of referees, a Referee List is published and constantly updated on FUP's website (DOI 10.36253/fup\_referee\_list).

#### *Firenze University Press Editorial Board*

M. Garzaniti (Editor-in-Chief), M.E. Alberti, F. Vittorio Arrigoni, E. Castellani, F. Ciampi, D. D'Andrea, A. Dolfi, R. Ferrise, A. Lambertini, R. Lanfredini, D. Lippi, G. Mari, A. Mariani, P.M. Mariano, S. Marinai, R. Minuti, P. Nanni, A. Orlandi, I. Palchetti, A. Perulli, G. Pratesi, S. Scaramuzzi, I. Stolzi.

*FUP Best Practice in Scholarly Publishing* (DOI 10.36253/fup\_best\_practice)

 The online digital edition is published in Open Access on [www.fupress.com](http://www.fupress.com).

Content license: except where otherwise noted, the present work is released under Creative Commons Attribution 4.0 International license (CC BY 4.0: <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/legalcode>). This license allows you to share any part of the work by any means and format, modify it for any purpose, including commercial, as long as appropriate credit is given to the author, any changes made to the work are indicated and a URL link is provided to the license.

Metadata license: all the metadata are released under the Public Domain Dedication license (CC0 1.0 Universal: <https://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/legalcode>).

© 2023 Author(s)

Published by Firenze University Press  
Firenze University Press  
Università degli Studi di Firenze  
via Cittadella, 7, 50144 Firenze, Italy  
[www.fupress.com](http://www.fupress.com)

*This book is printed on acid-free paper  
Printed in Italy*

Come l'uomo potrà riuscire a scorgersi  
quale l'ha formato la natura,  
attraverso tutti i cambiamenti  
che il succedersi delle età e delle cose  
ha dovuto produrre nella sua costituzione originaria,  
e separare ciò che le circostanze e i suoi progressi  
hanno aggiunto o modificato del suo stato primitivo?

Jean-Jacques Rousseau  
*L'origine della disuguaglianza*, 1755



# Sommario

Ringraziamenti	9
Prefazione <i>di Nicola Perrini</i>	11
Prefazione <i>di Fabio Di Vincenzo</i>	13
Introduzione	17
La collezione del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze	20
Capitolo 1	
A cosa servono i denti	21
Capitolo 2	
Caratteristiche del sistema stomatognatico nei mammiferi	29
2.1 Forma e numero dei denti	31
2.2 Forma e numero dei muscoli	38
2.3 Forma e numero delle ossa mascellari	51
2.3.4 Si struttura l'arcata zigomatica	68
2.4 Formazione dell'articolazione temporo-mandibolare (ATM)	104
2.5 Formazione dell'orecchio medio	110
2.6 Formazione del parodonto	114
2.7 Modificazione dei tessuti dentali	124
2.7.2 Dentina	126
2.8 Modificazione delle vertebre cervicali	131
Capitolo 3	
Usura dello smalto	147
3.1 Usura abrasiva	156
3.2 Fondamenti strutturali dell'usura dello smalto	183
3.3 Ciclo masticatorio	195

Capitolo 4	
Il sistema stomatognatico nell'evoluzione umana: bipedismo ed encefalizzazione	239
4.1 Bipedismo	240
4.2 Encefalizzazione	262
4.3 Determinanti dell'occlusione	288
4.4 Riduzione del processo postglenoideo	291
4.5 Presenza del canale del Civinini (canale di Huguier)	303
4.6 Si inclina il piano glenoideo della fossa mandibolare	321
4.7 Si Struttura il legamento temporo-mandibolare	336
4.8 Modificazione dei volumi dentali e scomparsa del C/P3 <i>honing complex</i>	352
4.9 Riduzione della lunghezza mandibolare	383
4.10 Espansione del mascellare superiore	384
4.11 Modificazione del piano occlusale	384
4.12 Formazione dell' <i>overbite</i>	388
Capitolo 5	
Funzione masticatoria	391
5.1 Criteri generali di una occlusione omeostatica	394
5.2 Biomeccanica delle inserzioni muscolari	418
5.3 Movimenti mandibolari	422
5.4 Arco gotico e schema di Posselt	432
5.5 Lateralità retrusiva	441
Conclusioni	461
Postfazione	463
Bibliografia	465
Indice dei nomi	499



## Ringraziamenti

Pensare di scrivere questa parte del libro è stato forse il compito più arduo di tutto il lavoro, perché è difficile stabilire una gerarchia certa che esprima la gratitudine attestante i singoli contributi a una crescita personale: a volte anche il solo sguardo di una persona estranea può innescare in noi una consapevolezza che mille parole di un docente non potranno mai dare.

Tutti conserviamo nel nostro intimo piccoli o grandi frammenti di tante persone che abbiamo incontrato nella nostra vita: amori, amici, maestri, colleghi, financo sconosciuti; e quello che siamo oggi, con i nostri almeno per noi importanti successi e i nostri ancora più importanti insuccessi, lo dobbiamo ai numerosi incontri grazie ai quali abbiamo scambiato vita. Ringraziare qualcuno in un libro porta automaticamente a mettere in secondo piano altri e per questo ritengo che sia ingiusto stilare una graduatoria per la gratitudine.

Spero che chi mi conosce sappia quanto a lei/lui devo per quello che sono.

Grazie a tutti.



# Prefazione

di Nicola Perrini

Nel bagaglio culturale di ogni odontoiatra la gnatologia dovrebbe essere una componente imprescindibile perché, anche se sovente viene considerata complicata astratta e iperspecialistica, in realtà ogni dentista si trova tutti i giorni e in quasi ogni intervento della sua attività professionale a doverne affrontare i principi.

La gnatologia non riguarda solamente la terapia delle disfunzioni dell'ATM, ma stabilisce i rapporti statici e dinamici che si realizzano tra i singoli denti o tra le intere arcate; questa branca dovrebbe costituire un sapere odontoiatrico consolidato che delinea le caratteristiche funzionali dell'apparato masticatorio, indipendentemente dall'enorme variabilità genotipica e fenotipica e dagli adattamenti che il sistema masticatorio deve mettere continuamente in atto.

Il modello anatomico e funzionale dell'apparato stomatognatico umano, se pur condiviso nei suoi fondamenti con la classe dei mammiferi e con l'ordine dei primati, caratterizza la nostra specie, e da un punto di vista evolutivo è sorprendentemente recente: per poter capire appieno la fisiologia delle sue varie componenti dobbiamo aver chiaro come tale apparato si sia adattato alla sua attuale morfologia e funzionalità.

Lo studio dello sviluppo evolutivo ha nel distretto stomatognatico un'opportunità che gli altri distretti anatomici non hanno, perché i denti sono le parti del corpo che più facilmente si fossilizzano e si conservano offrendo così una possibilità di comparazione anatomica unica; per questo in ambito scientifico vi è stato il forte interesse da parte dei paleoantropologi sia per la forma dei denti che per la funzione masticatoria, ed è da questo interesse comune che può generarsi un proficuo dialogo tra il mondo odontoiatrico e quello paleoantropologico.

Questo lavoro vuol suggerire una diversa prospettiva che inquadri l'odontoiatria non solo in modo clinico e operativo, ma allargando lo sguardo al percorso evolutivo della nostra specie per trovare delle risposte che solo una visione interdisciplinare è in grado di dare: la scienza può offrire una visione unitaria solo se è in grado di legare insieme discipline vicine (François Jacob). L'estrema specializzazione degli attuali livelli di indagine scientifica tende a non considerare le molteplici connessioni tra diverse aree del sapere solo apparentemente separate; vengono alla mente le parole che Otto

Veit scrisse già nel 1937 nel suo saggio *L'età della tecnica*: «Si è perduto progressivamente il contatto con campi attigui del sapere e la sempre più intensa specializzazione esige un livello di cultura sempre più basso».

È proprio delle 'zone di confine' tra le diverse discipline del sapere che si intersecano interessi comuni, con molteplici e spesso inaspettate possibilità di ricerca; l'approccio multidisciplinare può essere faticoso sia per i diversi linguaggi usati che per i differenti strumenti di indagine impiegati, ma rappresenta una possibilità formidabile che può consentire il superamento di una cultura a compartimenti stagni fra le varie branche del sapere, attivando così una sinergia di conoscenze indispensabile per l'avanzamento scientifico.

# Prefazione

di Fabio Di Vincenzo

Und der Haifisch, der hat Zähne  
Und die trägt er im Gesicht.  
La ballata di Mackie Messer, da *L'opera  
da tre soldi* di Bertolt Brecht

The skull is the creation of God,  
while the jaw is the work of the devil.  
Yoel Rak, Università di Tel Aviv

Avere buoni denti, si sa, è importante. Nella mia professione di paleoantropologo – e quindi di studioso di evoluzione umana – avere a disposizione dei buoni denti (per lo più fossili) da studiare è poi assolutamente fondamentale. Tra tutti gli organi e i tessuti che compongono il corpo, i denti sono quelli che hanno la maggiore probabilità di conservarsi e di fossilizzare, questo perché sono composti dai materiali più duri e resistenti che un organismo, in particolare un vertebrato, possa produrre, cioè lo smalto che ne ricopre la corona, la dentina che ne costituisce buona parte del corpo interno e il cemento che ne rafforza le radici. Si tratta in tutti e tre i casi di composti di idrossiapatite, la stessa sostanza che forma la parte minerale delle ossa, ma chimicamente organizzati in modo da conferire ancora maggior durezza e resistenza rispetto a queste ultime. Così succede che molte volte i denti siano l'unica cosa che rimane di un organismo dopo che tutto il resto si è ormai decomposto. Persino di animali colossali come i dinosauri ciò che si ritrova in prevalenza nel registro fossile sono i denti e addirittura di alcune specie fossili i denti rappresentano l'unica cosa che si è conservata e che conosciamo. Tra gli studiosi c'è un modo di dire attribuito al grande paleontologo George Gaylord Simpson, e cioè che l'evoluzione dei vertebrati, per come è rappresentata nei fossili, appare come una storia di denti che si accoppiano con altri denti per produrre degli altri denti loro discendenti. Può sembrare quindi una condizione in cui disperare di poter arrivare a capo di qualcosa; in realtà per gli studiosi di evoluzione tutto ciò rappresenta una grande fortuna, infatti i denti non solo sono le parti più resistenti di un vertebrato (uomini compresi) ma in assoluto anche quelle più informative rispetto a una miriade di aspetti legati alle abitudini di vita e all'esistenza di organismi e specie ormai estinte. Questo perché i denti, e le ossa mascellari all'interno delle quali sono inclusi, sono principalmente legati a una funzione organica essenziale per la sopravvivenza, che è quella alimentare e masticatoria: sono quindi soggetti a diverse forme di adattamento sia biologico che ambientale ma risentono per la loro forma e struttura anche della lunga storia evolutiva – la filogenesi – che ha differenziato ciascuna delle innumerevoli specie di vertebrati vissute sulla terra, nonché dei fattori di sviluppo on-



togenetico che ogni singolo individuo ha dovuto affrontare per completare il proprio accrescimento dalla nascita fino alla vita adulta e alla morte.

Nel contesto specifico dell'evoluzione umana, possiamo soltanto tentare di compilare un elenco, necessariamente incompleto, delle molteplici informazioni che i denti fossili rinvenuti isolati o inseriti nelle ossa mascellari possono fornire agli studiosi. Ad esempio, i denti e l'apparato masticatorio rappresentano una fonte di dati di grande importanza riguardo agli adattamenti alimentari, consentendo di ricostruire la dieta abituale di antenati ominidi vissuti anche milioni di anni fa. Ciò grazie all'analisi di specifiche varianti degli elementi chimici, noti come isotopi, che costituiscono lo smalto e la dentina. Tali analisi permettono anche di ottenere informazioni sulle strategie di sopravvivenza, sulle interazioni con l'habitat circostante e sugli spostamenti compiuti dagli individui nel corso della loro vita. Infatti i denti conservano tracce chimiche (note come 'firma' isotopica) dei vari luoghi in cui i nostri progenitori hanno vissuto e soggiornato. Lo studio della morfologia e delle caratteristiche anatomiche dei denti rende possibile identificare e classificare popolazioni e specie diverse, permettendo di ricostruire le relazioni evolutive e filogenetiche che le legano tra loro. Il conteggio delle strie di accrescimento visibili in una sezione sottile di un dente mediante un microscopio consente di determinare l'età del proprietario del dente al momento della morte e anche di valutare quanto velocemente avveniva il passaggio dalle fasi giovanili all'età adulta nella sua specie. Ciò permette di confrontare i tassi di sviluppo ontogenetico e di crescita corporea tra diverse specie di ominidi, e persino di conoscere l'età dello svezzamento in ominidi estinti, ad esempio in un australopiteco rispetto a un essere umano moderno o a uno scimpanzé. Queste informazioni sono importanti da conoscere perché quanto più a lungo un nostro antenato impiegava a completare il proprio accrescimento tanto più il suo cervello aveva tempo e modo di sviluppare quella complessità di strutture e comportamenti che lo avvicina alla nostra mente. E ancora, il grado di usura dei denti e le patologie visibili permettono di avere informazioni sullo stile di vita e sullo stato di salute delle popolazioni antiche. È addirittura possibile effettuare inferenze sulla struttura sociale e sul livello di conflittualità nelle comunità di specie fossili basandosi sulle proporzioni dei canini nei maschi e nelle femmine, nonché conoscere quando sono avvenute modifiche comportamentali significative, come l'adozione sistematica della cottura degli alimenti, valutando la riduzione delle dimensioni complessive dei denti e delle ossa mandibolari e facciali. Le camere pulpari contenute all'interno dei denti rappresentano inoltre una preziosa fonte di DNA antico incontaminato, che può essere analizzato mediante le moderne tecniche di sequenziamento per ricostruire il profilo genetico completo di specie umane estinte, come ad esempio i Neanderthal. Ciò permette di ottenere informazioni dettagliate, non accessibili tramite i fossili, riguardo al colore della loro pelle, dei capelli, degli occhi e alla possibilità di scambi genetici avvenuti con i membri della nostra specie prima della loro estinzione. Infine (ma dimenticherò di certo qualcosa), i denti possono anche essere utilizzati per datare gli altri resti fossili loro associati (e loro stessi), grazie ai livelli di fluoruro e alla racemizzazione degli amminoacidi in essi contenuti.

Si può quindi facilmente comprendere quanto lo studio dell'apparato masticatorio e delle sue relazioni con gli altri apparati morfo-funzionali, non solo del cranio ma dell'intero corpo, risulti fondamentale per la comprensione di ogni singolo passaggio che nel corso di una lunga storia evolutiva ha portato alla definizione della nostra attuale biologia e dei nostri comportamenti e capacità. Eppure qui si ingenera un curioso paradosso in quanto lo studio sempre più approfondito di ciascuno degli aspetti sopraelencati, anche grazie all'impiego di metodologie via via più sofisticate, produce (forse inevitabilmente) una estrema specializzazione dei saperi che rischia di far per-

dere quella visione complessiva o di 'sistema' che sola può dare conto delle interazioni tra le diverse componenti organiche che sono alla base dei processi biologici, e quindi della stessa evoluzione. Il compianto Stephen Jay Gould sulla scorta della visione morfo-dinamica di Adolf Seilacher applicata allo studio delle forme biologiche (*Konstruktions-Morphologie*), ci ha infatti chiaramente mostrato come per comprendere la realtà vivente che ci circonda e di cui siamo parte è necessario considerare in modo integrato gli aspetti funzionali (ad esempio quelli relativi all'occlusione dentale), legati all'adattamento, alla selezione naturale e a – livello individuale – alle abitudini, assieme a quelli strutturali e morfologici, che derivano dalle modalità e dalle possibilità dello sviluppo ontogenetico, e a quelli storici, che invece riflettono l'eredità filogenetica delle specie, differenziatasi attraverso milioni di anni in percorsi evolutivi spesso contingenti e imprevedibili. Anticipatori di tale approccio integrato e morfo-dinamico applicato allo studio delle strutture masticatorie furono Melvin Moss, che sviluppò nel 1962 l'ipotesi della matrice funzionale per spiegare come le diverse componenti cranio-dentali, nel corso del loro accrescimento, interagiscano strettamente tra loro 'scambiandosi' informazioni su come raggiungere un equilibrio funzionale principalmente per via epigenetica; e Donald H. Enlow, che riprese e sviluppò tale concetto applicandolo a ogni fase dello sviluppo e del rimodellamento osseo della faccia e del cranio. In ambito evolutivo e paleoantropologico fondamentali furono, già nei primi anni del secolo scorso, i contributi di Sergio Sergi, uno dei massimi esponenti della scuola antropologica romana, volti a definire in forma quantitativa lo studio morfo-dinamico di come ossa, denti e le altre strutture craniche si integrino fra loro; ma si potrebbero citare anche i lavori pionieristici di Antoine Delattre e soprattutto di André Leroi-Gourhan, che fu una figura poliedrica di antropologo, archeologo ed etnologo che estese tale visione integrata della morfologia anche allo studio dei manufatti e della cultura umana. Più di recente sono stati Yoel Rak, Paul O'Higgins e Daniel E. Lieberman a mantenere vivo l'interesse per una visione integrata, morfo-dinamica e morfo-funzionale dell'evoluzione umana, applicando le loro ricerche allo studio dei materiali fossili. Questo approccio contrasta con la tendenza in altri campi delle scienze antropologiche a una visione riduzionistica e deterministica anche con riferimento allo studio dell'apparato masticatorio. La prospettiva adottata invece da questi ultimi autori considera ogni struttura biologica come parte di un sistema interconnesso, in cui le relazioni positive o negative con altre strutture, sia prossime che distanti, influenzano effettivamente le possibilità di sviluppo ontogenetico ed evolutivo.

Il lavoro di Andrea Papini si inserisce pienamente in questa tradizione di studi darwiniani, in senso ampio e completo. Personalmente ho avuto l'occasione di avvalermi in più di una occasione per il mio lavoro delle intuizioni del dottor Papini e dell'amico e collega dottor Marco Boggioni, applicate soprattutto allo studio della morfologia cranio-dentale dei Neanderthal e degli ominidi più antichi nostri antenati: considero quindi un privilegio la possibilità di presentare al pubblico degli studiosi, degli studenti e degli appassionati questo libro che il dottor Papini ha completato avvalendosi per le sue ricerche principalmente della ricca collezione di reperti osteologici di cui sono curatore presso la sezione di Antropologia ed Etnologia del Museo di Storia Naturale dell'Università di Firenze.



## Introduzione

Nulla muore mai in una vita.  
Tutto sopravvive.  
Noi, insieme, viviamo e sopravviviamo.  
Pier Paolo Pasolini

La consapevolezza che molte delle componenti del nostro attuale corpo trovano la loro origine in un passato così remoto da esser difficile pensarlo può dare una sensazione vertiginosa, simile a quella che possiamo avere considerando le profondità dello spazio cosmico; è però questa prospettiva che riconduce tutti noi al vero '*Posto dell'uomo nella natura*', e a quella cognizione, necessaria e oggi improcrastinabile, che ci faccia assumere le nostre responsabilità nei confronti della conservazione della biodiversità e dell'ambiente del nostro piccolo e meraviglioso pianeta.

«Conoscere la nostra storia nel tempo profondo, di quando non eravamo ancora umani, è importante soprattutto oggi che siamo i padroni (incontrastati) del pianeta; è importante che questa storia vada divulgata non tenendola solo all'interno di una comunità scientifica che su scala mondiale conta appena qualche migliaio di persone» (Manzi 2017).

Nell'uomo l'apparato stomatognatico svolge diverse e raffinatissime funzioni come la respirazione, la suzione, la comunicazione non verbale e infine, come ultima arrivata, la fonazione; a queste funzioni non tutte strettamente indispensabili per la sopravvivenza, se ne aggiunge una (cronologicamente la prima) di fondamentale importanza, senza la quale l'animale è condannato a morire di fame: l'alimentazione. Formata dall'unione di due processi distinti, masticazione e deglutizione, l'alimentazione è imprescindibile per la vita perché fornisce cibo al sistema digestivo, permettendo di assimilare i nutrienti necessari per l'energia, il mantenimento, la crescita e la riproduzione (Reilly, McBrayer, White 2001).

Il complesso intersecarsi delle diverse funzioni del nostro apparato stomatognatico, oltre al suo naturale cambiamento morfologico nell'arco della vita e all'estrema variabilità fenotipica legata ai drastici cambiamenti alimentari dell'ultimo secolo, ha prodotto diversi approcci al suo studio funzionale e questo ha determinato nel mondo odontoiatrico una interpretazione non unanimemente condivisa e spesso confusa. Un odontoiatra che desideri approfondire le sue conoscenze in ambito gnatologico, una volta esaurito l'aspetto anatomico, si ritrova spiazzato davanti a una inspiegabile

Andrea Papini, papini.a@gmail.com, 0000-0003-2728-2768

Referee List (DOI 10.36253/fup\_referee\_list)

FUP Best Practice in Scholarly Publishing (DOI 10.36253/fup\_best\_practice)

Andrea Papini, *Origini, forma e (dis)funzioni dell'apparato masticatorio in Homo sapiens. Una prospettiva darwiniana*. © 2023 Author(s), CC BY 4.0, published by Firenze University Press, ISBN 979-12-215-0260-2, DOI 10.36253/979-12-215-0260-2

variabilità di analisi funzionali e di approcci terapeutici; quindi o si allontana da questa branca dell'odontoiatria liquidandola come troppo complessa, oppure aderisce in maniera fideistica a una delle diverse scuole: entrambe le soluzioni non sono una buona scelta, perché da un lato non avere una corretta visione funzionale dell'occlusione mette a rischio il successo di tutti i nostri lavori eseguiti nella bocca di nostri pazienti, mentre dall'altro l'adesione acritica a una scuola contrasta con l'approccio scientifico che dovrebbe sempre guidare le nostre scelte terapeutiche.

Anche il lavoro odontoiatrico più semplice, si tratti pur soltanto di una banale otturazione, deve essere eseguito in osservanza delle specifiche determinanti dell'occlusione, in modo che non insorgano disturbi durante il rapporto occlusale. Il dentista che operi in osservanza di queste norme è da considerare uno gnatologo e non è possibile esercitare correttamente l'odontoiatria senza essere gnatologi (Böttger 1982).

Esistono numerosi concetti, tecniche e filosofie riguardanti l'occlusione (Rangarajan, 2015) e a rendere ancora più difficoltosa l'identificazione di principi comuni ha contribuito la necessità di masticare (e deglutire) in tutte le condizioni nelle quali la bocca si possa trovare: è necessaria un'estrema capacità di adattamento che permetta di superare ogni ostacolo che potrebbe bloccare lo svolgimento dell'alimentazione.

Il nostro apparato masticatorio si strutturò con l'avvento dei mammiferi circa 250 milioni di anni fa ed è solo una delle peculiarità che si sono evolute in questa classe di vertebrati; da allora, pur condividendo una base funzionale trasversale, tra le molteplici specie mammaliane si sono succeduti incessantemente innumerevoli mutamenti dello schema anatomico e funzionale del sistema stomatognatico. Tra queste variazioni sul tema vi sono anche quelle peculiari, all'interno dell'ordine dei primati, di un curioso tipo di ominide nudo, che siede in un equilibrio sempre più precario su di un piccolo ramoscello periferico del grande corallo della vita.

Quindi **come** dovrebbe funzionare il nostro sistema stomatognatico durante la masticazione?

E **perché** alcune caratteristiche anatomo-funzionali identificano la masticazione della nostra specie e per questo sono da considerarsi essenziali per una funzione fisiologicamente corretta?

**Il perché e il come:** nella moderna professione odontoiatrica l'essenziale aiuto della tecnologia digitale assume talvolta i connotati di una vera e propria invasione: è sempre più presente il rischio che i progressi tecnologici invece di supportare il processo diagnostico tendano a sostituirlo con programmi (e schemi mentali) preconfezionati e standardizzati che inducono scelte nelle quali lo scopo primario è quello di adottare il protocollo più rapido e meno problematico. Questa indotta passività intellettuale ci esime dal porci la prima delle due domande fondamentali nel fare terapia: *perché e come*.

Cronologicamente il *come* è generalmente la prima domanda che ci poniamo davanti a un problema imprevisto: *come* risolverlo e uscire dalla difficile situazione? Il *come* è necessario per trovare una soluzione, ma non chiarisce le cause che hanno generato il problema, anche se, senza il *come*, il *perché* tende a rimanere una pura speculazione astratta. Il *come* però porta a sviluppare solo l'aspetto tecnico risolutivo, ovvero sia quell'insieme di procedure finalizzate a operare con il minor spreco possibile, e per le quali esiste un competente, uno specialista che esegue un protocollo standardizzato da rispettare; ma non prende in considerazione il nesso tra gli eventi causali e la loro genesi.

La seconda domanda, che sottostà solo cronologicamente alla prima, è il *perché*: il *perché* è necessario per capire le cause del problema, per scegliere il percorso più adatto alla sua risoluzione nonché per mettere in campo le azioni per riuscire successivamente a prevenirlo; senza il *perché*, il *come* si esprime coll'ottusa rigidità dei protocolli



operativi, che non contemplan altro fuori dal più o meno ristretto insieme di variabili prese in considerazione.

Parafasando Nietzsche, se possediamo un *perché* possiamo affrontare qualsiasi *come*. Senza il *perché* il *come* cessa di essere un mero mezzo attuativo diventando un fine autoreferenziale, che giustifica sé stesso con sé stesso e che solleva l'esecutore da ogni responsabilità: altri hanno già pensato per lui la soluzione 'migliore'.

Il *come* si esprime con la terapia, il *perché* consente la diagnosi; il *come* senza il *perché* è un m[is]ero esercizio di stile, il *come* senza un *perché* genera mostri.

Questo lavoro intende dare delle risposte (ovviamente parziali) sul perché il nostro apparato stomatognatico sia fatto così, e in base a questo sul come dovrebbe funzionare. Il filo conduttore di questo libro è sostenuto continuamente da riferimenti a pubblicazioni su riviste scientifiche in modo da evitare speculazioni personali o *ipse dixit* basati esclusivamente sull'autorità vera o presunta di qualche eminente collega. Ma, come avverte Walter Benjamin, «Le citazioni sono come briganti ai bordi della strada, che balzano fuori armati e strappano l'assenso all'ozioso viandante»: il lettore dovrà perciò approfondire eventuali suoi interessi grazie alla bibliografia inerente alle ricerche che hanno trattato i molteplici argomenti affrontati nell'esposizione.

A proposito della sterminata produzione fornita oggi dalla letteratura scientifica, in questo libro si è scelto di utilizzare le ricerche con un criterio fondato sulle loro premesse intellettuali, sul loro metodo di realizzazione, sul rigore dei ragionamenti e sulla robustezza dei dati, piuttosto che sul numero delle citazioni ricevute da un articolo o sulla quantità di pubblicazioni dell'autore; questi ultimi indicatori bibliometrici si basano su conteggi che da soli non possono misurare la qualità di un prodotto scientifico, né indicarne la sua importanza ovvero la capacità di influenzare le ricerche condotte da altri studiosi. Valutazione e misurazione non sono riducibili l'una all'altra, e la qualità, per sua natura multidimensionale, non è definibile a priori: non si misura ma si valuta (Fasanella, Colarusso 2017). Determinare la qualità di un lavoro scientifico affidandosi esclusivamente ai moderni strumenti di analisi quantitativa di dati rischia di darci delle risposte distorte, legate alla selezione e alla specificità dei parametri utilizzati.

L'aberrazione concettuale di considerare la qualità di un lavoro esclusivamente riguardo all'*impact factor* della rivista di pubblicazione, o a quanto esso sia citato in letteratura, o a quanto l'autore abbia già pubblicato in passato, si rende evidente pensando che, secondo questo approccio, a un pressoché sconosciuto giovane fisico tedesco impiegato di seconda classe dell'ufficio brevetti di Berna sarebbe stato impossibile nel 1905 rivoluzionare il mondo della fisica, e non solo, con i lavori sulla relatività speciale, sul moto browniano, sui quanti di luce e sulle dimensioni delle molecole, lavori che fra l'altro gli valsero anche il premio Nobel.

In campo scientifico la ricerca procede soprattutto con l'apporto continuo di nuove idee che devono essere verificate, testate e corrette dalla comunità degli scienziati, e non certo valutate solo attraverso una contabilità citazionale; senza un primitivo impulso di originalità intellettuale, il potente faro dalla ricerca rischiamo di puntarcelo in faccia rimanendone accecati.

«La scienza evolve perché molto spesso un aspetto ancora sconosciuto delle cose si rivela all'improvviso, non tanto per la comparsa di nuove apparecchiature, quanto per un nuovo modo di guardare e considerare gli oggetti da un punto di vista differente. Tale sguardo è guidato necessariamente da una certa idea della cosiddetta realtà e implica sempre una particolare rappresentazione dell'ignoto, di quella zona cioè al di là di ciò che gli argomenti logici o sperimentali (o computazionali) autorizzano a credere», afferma François Jacob, premio Nobel per la medicina 1965.

Se vogliamo osservare e apprezzare il quadro nella sua interezza sia nell'arte che in medicina dobbiamo essere in grado, pur rimanendone consapevoli, di affrancarci dai dettagli che devono comunque essere poi ricomposti, come in un *puzzle*, in una visione d'insieme. Se come diceva Leonardo da Vinci «...i dettagli fanno la perfezione...», questa per essere apprezzata necessita di uno sguardo più ampio che ricomponga i singoli particolari donando loro un senso che, frammentati, non riuscirebbero ad avere.

Su qualunque argomento nessun articolo e nessun libro potranno mai essere esauritivi: il fine di uno scritto dovrebbe essere quello di permettere a chi legge di mettere in luce i limiti del proprio sapere, diventando così un necessario trampolino per fare un balzo verso nuove conoscenze. Leggere un articolo o aprire un libro è aprire sé stessi a nuovi orizzonti; nella speranza di indurre nel lettore spunti per la sua curiosità in modo che possa poi arricchire la sua conoscenza... buona lettura!

La collezione del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze

La collezione di reperti scheletrici umani conservata presso il Museo di Antropologia dell'Università di Firenze è la più grande esistente in Italia e sicuramente una delle più significative a livello mondiale.

Si è costituita a partire dalla nascita del Museo, fondato nel 1869 da Paolo Mantegazza che volle raccogliere collezioni osteologiche e paleoantropologiche per lo studio dell'evoluzione e della variabilità della specie umana. La sua attività fu tanto intensa da radunare una notevole raccolta di reperti comprendente resti umani dell'età neolitica, eneolitica, del Bronzo e del Ferro, importanti testimonianze della paleoantropologia italiana, che annovera anche numerosi resti etruschi; e una collezione osteologica moderna di oltre 7.000 esemplari, provenienti da missioni scientifiche effettuate nella seconda metà del 1800 e nella prima metà del 1900 in Italia e in diversi Paesi europei ed extraeuropei, rara testimonianza della variabilità delle popolazioni contemporanee.

La collezione, documentata da una catalogazione cronologica manoscritta, è stata recentemente digitalizzata ed è oggetto di continua attenzione da parte di studiosi italiani e stranieri, per ricerche di auxologia, ecologia umana, biogeografia, preistoria, patologia e paleopatologia (Moggi Cecchi, Stanyon 2014).

## A cosa servono i denti

In questi tempi di alta specializzazione  
sono ben pochi coloro  
che hanno una comprensione così profonda  
di due diversi campi della conoscenza  
da non rendersi ridicoli in almeno uno dei due.  
Richard P. Feynman

Scriveva Teodosij Dobžanskij: «In biologia niente ha senso se non alla luce dell'evoluzione». Alla luce di questo approccio il pensiero che l'evoluzione non sia rilevante per la medicina in generale e per l'odontoiatria nello specifico, è miope e sbagliato; il nostro corpo non è stato progettato a priori ma si è evoluto attraverso la selezione naturale, una casuale variazione genetica con un successo riproduttivo differenziale (Lieberman 2014).

Conoscere la nostra storia evolutiva ci aiuta a capire perché il nostro corpo abbia questo aspetto e funzioni in questo modo, ed è indispensabile per prevenire e curare malattie e problemi favoriti da eventuali *mismatches* evolutivi, ovvero condizioni nella quali si ha un disadattamento di tratti consolidati che velocemente diventano svantaggiosi spesso a causa di rapidi cambiamenti ambientali.

L'evoluzione consiste nel lento e continuo processo di adattamento all'ambiente che si svolge in tempi lunghissimi, nel corso del quale ogni specie vivente seleziona le caratteristiche più adatte alla sua sopravvivenza. Durante questo processo ogni specie acquisisce o perde caratteri e capacità in relazione al tipo di habitat nel quale si trova a vivere, con possibili cambiamenti anche macroscopici tra l'organismo di partenza e quello attuale (Mancuso, Viola 2013).

La nostra anatomia e le nostre funzioni affondano le loro radici nella nostra storia evolutiva e per capire a fondo come e perché siamo fatti così e così funzioniamo dobbiamo conoscere da dove proveniamo. Raramente siamo portati a considerare il percorso evolutivo che ci ha portato a essere così come ci conosciamo: noi siamo il prodotto di una continua mutazione di forme in adattamento costante alle diverse pressioni ambientali, che dal tempo profondo fino a oggi hanno plasmato la morfologia di tutti gli esseri viventi. Se iniziamo a osservare l'anatomia come il prodotto del lavoro evolutivo nel tempo, le strutture si illuminano del loro profondo significato funzionale. Per adattamento si intende una o più caratteristiche (acquisite evolutivamente) che rendono un organismo perfettamente equipaggiato per sopravvivere e riprodursi nel proprio ambiente (Nazzi, Vianello 2018).

Considerando i progressi dell'odontoiatria moderna, ci dimentichiamo che la nostra bocca è il risultato di un rimodellamento che ha segnato le nostre caratteristiche distintive; è importante che i dentisti si rendano conto che la morfologia, la struttura e la fisiologia dei nostri denti sono il risultato di milioni di anni di evoluzione, partita da una semplice forma conica e arrivata a un complesso schema di cuspidi e creste (Bergqvist 2003). Coi loro volumi, le loro innumerevoli forme e perfino con la loro istologia, i denti disvelano come l'evoluzione abbia agito attraverso adattamenti legati alla loro funzione precipua ed essenziale: la masticazione.

L'evoluzione è un lento processo che agisce senza schemi precostituiti, ma per modificazioni graduali in risposta alla pressione selettiva dell'ambiente (Jacob 1977).

La selezione naturale opera non come un ingegnere ma come un bricoleur, il quale non sa esattamente che cosa produrrà, ma che recupera tutto quello che trova in giro, un bricoleur che utilizza tutto ciò che ha sotto mano per farne qualche oggetto utile, che, senza progetti a lungo termine, dà ai suoi materiali funzioni non previste per la produzione di un nuovo oggetto. Da una vecchia ruota di bicicletta costruisce una carrucola, da una seggiola rotta ottiene la scatola per la radio; allo stesso modo, l'evoluzione costruisce un'ala da una zampa, o un pezzo d'orecchio con un frammento di mascella (Jacob 1977, 1163).

La masticazione ha continuamente rimodellato i denti, i muscoli e le ossa della faccia di ogni singola specie di mammiferi a seconda delle diverse esigenze alimentari; il sistema stomatognatico di questa classe di vertebrati è stato ed è uno dei distretti corporei nel quale durante la partita dell'evoluzione si sono maggiormente espressi i suoi innumerevoli schemi tattici.

Nella nostra vita quotidiana i denti concorrono a svolgere molteplici ruoli, ma se provate a domandare a qualcuno "a cosa servono i denti?", la risposta che invariabilmente vi verrà data è: "...a masticare!"; ma la sostanziale correttezza della risposta però non tiene conto del fatto che nel corso della filogenesi, quando le prime strutture che possiamo definire 'dentali' fecero loro comparsa, la loro funzione non era quella della masticazione.

La quasi totalità di pesci, anfibi e rettili presentano denti di forma semplice, spesso conica, che non occludono (Fig. 1) e che raramente si dispongono su di un piano per la macinazione o per la frantumazione: molti vertebrati hanno utilizzato e utilizzano i denti solo per l'ingestione, e la vera destrutturazione degli alimenti è chimica.



Figura 1. Cranio di Mosasaurus. Disegno di Marco Boggioni.

A quando risale la comparsa dei denti nel regno animale, con la loro caratteristica struttura così differenziata dagli altri tessuti?

La bocca sembra evidenziarsi come la prima struttura anatomica strutturarsi nel progenitore arcaico: il *Saccorhytus coronarius* è il probabile antenato di tutti i vertebrati: rettili, anfibi, pesci, compresi gli esseri umani; era un microrganismo dalla forma rotondeggiante, con una bocca enorme e versatile, che visse circa 540 milioni di anni fa (Han et al. 2017).

Sebbene alcuni invertebrati, come ad esempio le lumache, abbiano elementi di macinazione nella regione orale, questi non sono strutture omologhe ai denti dei cordati (Pérez-Pérez 2010). Classicamente i denti sono considerati come elementi originatisi nei pesci da scaglie placoidi dello scheletro dermico esterno; queste placche erano poste al di fuori della bocca, e formavano una superficie protettiva esoscheletrica che circondava l'entrata del canale alimentare. Solo successivamente queste furono incluse nella bocca iniziando il cambiamento da armatura ad armi, tramite un processo di sviluppo cooptativo e di trasferimento eterotopico, ovvero con una modifica di strutture aventi una funzione diversa e situate in altre posizioni anatomiche: il fenomeno della *exaptation* (Gould 1982). *L'exaptation* è un processo nel quale, durante l'evoluzione, delle strutture già presenti e che svolgono una certa funzione vengono modificate trasferite e utilizzate per una funzione diversa; questo concetto, basilare per capire gli adattamenti evolutivi di molte strutture anatomiche, fu introdotto da due eminenti paleontologi, Stephen Jay Gould ed Elizabeth S. Vrba:

Sugeriamo che i caratteri evolutisi per altri usi (o per nessuna funzione del tutto) e in seguito «cooptati» per la loro funzione attuale, siano chiamati *exaptations*. Essi sono utili per il loro ruolo attuale, ma non si sono formati evolutivamente per quello; devono la loro sopravvivenza a caratteristiche presenti per altre ragioni e sono quindi utili in virtù della loro forma (Gould 1982).

Allo stato attuale delle conoscenze, le prime forme dentali comparvero in vertebrati arcaici senza mandibola, gli agnati, con uno sviluppato apparato sensoriale che permetteva loro di predare piccoli animali dal corpo molle (Liem et al. 2001); con i conodonti (recentemente inclusi nei vertebrati) l'origine evolutiva dei denti sembra proiettarsi nel tempo profondo: attorno ai 500 milioni di anni fa. Gli appartenenti a questo estinto clade di vertebrati senza mandibola sono considerati i primi vertebrati con un apparato di alimentazione orofaringeo mineralizzato (con elementi di 0,2-2 mm di lunghezza) che svolgeva una funzione dentale (Jones et al. 2012).

Lo smalto ialino dei conodonti era formato da cristalli di idrossiapatite di calcio piatti e oblungi, eccezionalmente grandi, perpendicolari alla superficie dell'elemento, senza alcuna traccia di prismi, a differenza dello smalto prismatico altamente organizzato dei mammiferi (Kemp 2002).

Per milioni di anni la forma dentale è rimasta quella di un cono appuntito che serviva per intercettare la preda e impedire che questa potesse sfuggire, convogliandola all'interno del canale alimentare. Nella maggior parte dei vertebrati infatti i denti sono delle semplici strutture conoidi tutte uguali (omodonzia) con la funzione primaria di evitare che la preda catturata possa scappare, dei pugnali per inattivarla e spezzarla grossolanamente in modo da poterla poi ingerire; durante tutto il periodo evolutivo di pesci, anfibi e rettili i denti furono utilizzati solo per effettuare l'ingestione del cibo: la destrutturazione degli alimenti era solo chimica e avveniva esclusivamente all'interno del canale digerente (Liem et al. 2001).

La forma base del dente arcaico è conica, dotata di una sola cuspidè detta *protocono* superiormente e *protoconide* inferiormente: la funzione di questa forma appuntita era quella di un pugnale atto a trafiggere la preda rendendola inoffensiva per poterla così ingerire. Quindi, sebbene tendiamo a pensare ai denti come strumenti masticanti, è 'solo' da circa 250 milioni di anni che con la comparsa dei mammiferi gli elemen-

ti dentali hanno iniziato a masticare: i primi mammiferi aggiunsero la masticazione all'ingestione. La masticazione è quel processo durante il quale il cibo viene scomposto meccanicamente e mescolato con la saliva per creare un impasto di piccole particelle (bolo) che può essere ingerito facilmente (Lund, Kolta 2006) e i cui elementi nutritivi possono essere velocemente assimilati. Anche se la destrutturazione chimica degli alimenti è comune a tutti gli animali, la caratteristica maggiormente distintiva dei mammiferi è lo sminuzzamento meccanico che avviene in bocca prima dell'attività di scomposizione chimica intestinale; questa importante innovazione evolutiva caratterizza la maggior parte dei membri della classe dei mammiferi (Armfield et al. 2013).

L'evoluzione del sistema masticatorio dei mammiferi è la storia di come la biomeccanica si sia messa a servizio della funzione metabolica: ogni componente del sistema orale deputato all'assunzione del cibo si trasformò per facilitare l'assorbimento dei nutrienti, in modo da assolvere più efficacemente all'intenso lavoro che la masticazione imponeva. Il successo evolutivo dei mammiferi è radicato nel loro elevato tasso metabolico, sostenibile grazie a un'efficiente trasformazione alimentare facilitata da una precisa occlusione dentale e dall'acquisizione di una masticazione ritmica. Lo sviluppo di un efficiente sistema masticatorio infatti permise ai primi mammiferi di iniziare il processo di digestione tagliando e schiacciando il cibo in piccole parti, invece di inghiottire pezzi più grossi come i rettili, ai quali viene richiesto un lungo e laborioso trattamento del bolo totalmente chimico (Bhullar et al. 2019).

In quasi tutti i vertebrati la funzione primaria dei denti è convogliare il cibo nel tubo digerente e solo i mammiferi hanno l'estrema necessità di ridurlo a pezzetti (Lumsden, Osborn 1977); ma anche se la masticazione è un tratto distintivo dei mammiferi, questa apparve prima della loro comparsa: infatti adattamenti simili per analoghe specifiche funzioni possono comparire anche in animali filogeneticamente distanti, ma solo in alcuni casi queste soluzioni diventano un carattere distintivo. Circa 300 milioni di anni fa dei dinosauri ornitopodi avevano sviluppato un sistema per macinare il loro cibo (Norman 1984); questi erano dei rettili erbivori di medie e grandi dimensioni in grado di combinare muscoli adduttori relativamente semplici con batterie dentali complesse e con rotazioni mandibolari capaci di produrre modalità alternative di macinazione trasversale degli alimenti; potevano così tritare le fibre vegetali in un modo analogo a quello utilizzato dai mammiferi attuali (Kaifu 2003). Tra i rettili viventi la lucertola *Uromastyx* ha un ciclo masticatorio complesso simile a quello dei mammiferi: ciò suggerisce che il ciclo di masticazione dei mammiferi si sia sviluppato 'aggiungendo' movimenti trasversali alla dinamica mandibolare dei rettili (Throckmorton 1980).

Nel mondo animale soluzioni adattative simili per funzioni specifiche si possono verificare, come dicevamo, in linee evolutive filogeneticamente distanti, ma non sempre assumono il ruolo di carattere distintivo: nei mammiferi la masticazione si affermò in modo così definitivo che tutta l'anatomia del distretto orofacciale si adattò a questa nuova funzione. Oltre a caratteristiche extra-stomatognatiche come la differenziazione della muscolatura della colonna vertebrale e la fisiologia della temperatura endotermica con le sue altissime velocità metaboliche (Kemp 2005) molti dei parametri anatomici e funzionali che vengono presi in esame per definire e distinguere la classe dei mammiferi da quella dei rettili appartengono al distretto orofacciale: ad esempio la struttura del canale auricolare, l'articolazione della mandibola, la forma e la struttura dei denti, la dentizione differenziata con denti postcanini occludenti, la riorganizzazione radicale della muscolatura della mandibola per il loro funzionamento: in ognuno di questi distretti le modificazioni sono profondamente legate all'origine dei mammiferi (Rowe 1988).

Un'altra caratteristica peculiare fin nei mammiferi primitivi è la masticazione monolaterale e alternata: durante questa funzione per frantumare il cibo viene utilizzato un solo lato della dentatura alla volta (Crompton 1986).

Come la forma di uno strumento musicale è correlata al suono che può emettere, le forme dentali sono in relazione al tipo di dieta dell'animale: forma e funzione sono due facce di una stessa medaglia (Liem et al. 2001) anche per quanto riguarda la professione odontoiatrica; infatti la ricostruzione di uno o più elementi dentali che si concentri su uno solo di questi aspetti renderà il lavoro vano e superficiale.

Prima della masticazione a una forma dentale arcaica non specializzata corrispondevano dei movimenti mandibolari semplici, con una struttura articolare elementare che agiva con un movimento di apertura e chiusura e con la forza massimale del morso applicata contemporaneamente sui due lati (Dean 1990): uno schiacciamento del cibo contemporaneo su entrambi i lati della bocca. Nei vertebrati non mammiferi l'articolazione mandibolo-cranica agisce come un semplice giunto a cerniera, con l'osso quadrato sulla parte inferiore del cranio proiettato verso il basso e inserito sull'osso articolare concavo, posto sul dorso della mandibola; con i mammiferi invece si consolida una forma dentale complessa e differenziata alla quale corrispondono movimenti muscolo-articolari altrettanto compositi e un'articolazione cranio-mandibolare evoluta che porta a un'inversione dei rapporti articolari tra mandibola e cranio: la parte concava si sposta cranialmente diventando la fossa mandibolare mentre la porzione concava viene ad essere costituita dal processo condilare.

I mammiferi sono una classe biologica di grande e diversificato successo: dal pipistrello calabrone più leggero di una piccola moneta, alla balena blu pesante come un Boeing 747, scavano, nuotano, strisciano, saltano, corrono, salgono, planano e volano, spaziando dall'artico all'antartico, dagli abissi oceanici alle vette delle alte montagne e dal deserto più arido fino alla fitta foresta pluviale. Alcuni sono erbivori, altri mangiano funghi, altri sono carnivori, con prede che vanno dal microscopico plancton agli animali più grandi del pianeta; alcuni si concentrano solo su alcuni cibi, mentre altri mangiano quasi tutto ciò che riescono a farsi arrivare alla bocca.

La chiave di questa straordinaria diversità sono non solo i denti, ma soprattutto l'endotermia, ovvero la capacità di riscaldare il corpo dall'interno (Ungar 2017). Infatti la nascita e lo sviluppo dei mammiferi sono il prodotto di una continua interconnessione tra metabolismo e masticazione: nulla è più fondamentale per la loro vita della capacità di mantenere la stabilità termica del corpo indipendentemente dalle variazioni dell'ambiente. I mammiferi possono vivere nei climi più freddi o in luoghi con temperature fluttuanti, oppure essere attivi durante la notte fredda e buia: l'endotermia ha permesso condizioni più controllate per le reazioni chimiche del corpo, ciò che ha consentito una elevata attività motoria, maggiori velocità di spostamento per territori più grandi e maggiori distanze di migrazione, maggior resistenza per il foraggiamento, una più efficace prevenzione dai predatori e migliori cure parentali, periodi più lunghi di crescita e lo sviluppo di tessuti affamati di energia, come il cervello. Senza endotermia, i mammiferi non potrebbero essere mammiferi (Kemp 2006).

Nei mammiferi, a causa della grande quantità di energia richiesta per mantenere costante la temperatura corporea, si venne a creare la necessità di una maggiore efficienza catabolica del canale alimentare rispetto ai rettili, e questa fu realizzata anche tramite un efficiente sistema masticatorio (Lumsden 1977); ogni struttura e funzione associata con l'endotermia si è evoluta con un piccolo incremento alla volta, in un collegamento lento con tutte le altre che si evolvevano in modo simile; fu grazie anche alla possibilità di masticare che si aprì ai mammiferi un intero nuovo mondo: ad esempio

la capacità di essere attivi durante le ore notturne o di conquistare territori più freddi fino ad allora preclusi (Ungar 2017).

L'aumento dell'efficienza catabolica, fornito da forme dentali e funzioni masticatorie diverse, è stato necessario per l'aumentata richiesta di energia dovuta all'endotermia (Ungar 2010); con la frantumazione del cibo ottenuta con la masticazione si incrementò l'efficienza nell'assimilazione energetica dal cibo, a supporto dell'elevato tasso metabolico dei mammiferi (Inoue 2015). Più piccole sono le particelle di cibo introdotte nel canale alimentare, tanto più rapidamente i nutrienti possono essere suddivisi e assorbiti; tale plasticità comportamentale avrebbe consentito ai mammiferi di poter invadere nuove nicchie biologiche permettendo un'integrazione alimentare durante i cambiamenti climatici e/o stagionali oppure durante periodi di aumento della concorrenza intra- o inter-specifica (Fish, Mendel 1982).

Per la vita dei mammiferi quindi nulla è più fondamentale dell'endotermia, ma questa però non è economica, infatti un mammifero a riposo in genere consuma energia 5/10 volte in più rispetto a quella di animali ectotermi (la cui temperatura corporea dipende dall'ambiente esterno) di dimensioni simili. Questo consumo energetico aumenta di 10/15 volte se vengono svolte attività pesanti: per questo i mammiferi devono estrarre quante più calorie possibili dagli alimenti che mangiano. I denti sono la soluzione che i mammiferi hanno adottato per macinare il cibo e sono una parte inseparabile dalla loro identità, insieme alla masticazione, che riduce le porzioni alimentari da dimensioni medie di centimetri a diametri inferiori al millimetro, con un fattore di riduzione di oltre 10 volte (Fritz et al. 2009). I tassi di reazione degli enzimi sono proporzionali alle superfici delle particelle alimentari solide sulle quali agiscono: con una corretta funzione masticatoria le superfici del cibo possono espandersi attorno a un fattore di 100 volte (Lucas 2015) permettendo di assimilare dagli alimenti più energia e più velocemente.

La masticazione del cibo ha trasformato il modo di alimentarsi creando numerosi vantaggi:

1. ha aumentato l'efficienza della degradazione chimica di alimenti altrimenti difficili da trattare esclusivamente nell'intestino, riducendone il tempo di assimilazione;
2. ha aumentato la superficie del cibo ingerito a disposizione degli enzimi digestivi incrementandone l'estrazione del contenuto energetico;
3. ha consentito la più facile riduzione dell'alimento in particelle ingoiabili;
4. ha permesso la valutazione qualitativa del materiale ingerito prima dell'ingestione. Quest'ultimo aspetto è molto importante perché le decisioni su cosa ingerire vengono prese nel cavo orale prima di introdurlo irreversibilmente nel canale alimentare: un alimento ingerito che possa creare problemi digestivi o di assimilazione renderebbe poi difficile gestire l'elevata frequenza del ritmo di assunzione del cibo necessaria per l'endotermia.

Lo sviluppo della masticazione nella loro alimentazione è stato uno spartiacque funzionale che ha rivoluzionato tutta la struttura maxillo-facciale: con l'evolversi di questo sconvolgimento morfo-funzionale, ogni componente dell'apparato masticatorio ha dovuto far fronte a una serie di complessi problemi biomeccanici, la risoluzione dei quali ha portato a profonde modificazioni e trasformazioni delle strutture anatomiche preesistenti.

La profonda differenza tra le diverse modalità di alimentazione e di trattamento del cibo prima dell'ingestione è oggetto oggi di numerosi studi, lavori e articoli scientifici, ma fu notata già da Aristotele, che più di 2000 anni fa nel suo *De partibus animalium* scriveva:



Delle due porzioni separate che costituiscono la testa cioè la parte superiore e la mascella inferiore, quest'ultima nell'uomo e nei quadrupedi vivipari si muove non solo verso l'alto e verso il basso, ma anche da un lato all'altro, mentre in pesci e uccelli, l'unico movimento è in alto e in basso. La ragione è che questo ultimo movimento è quello richiesto per mordere e dividere il cibo, mentre i movimenti laterali servono a ridurre le sostanze a una polpa. A tali animali, quindi come i denti di macinazione, questo moto successivo è di servizio. Ma a quegli animali che non hanno macinature, sarebbe abbastanza inutile. E sono quindi invariabilmente senza di essa (Irish 2016, 26).



## Caratteristiche del sistema stomatognatico nei mammiferi

*Prima digestio fit in ore.*  
Scuola medica salernitana  
[per i mammiferi N.d.A.]

L'anatomia, scienza biologica che studia la forma e la struttura degli esseri viventi, viene spesso affrontata con un approccio quasi creazionista, come se fossimo sempre stati così come siamo, senza prendere in considerazione la successione delle innumerevoli forme che ci hanno preceduto, e senza tener presente come i cambiamenti anatomici stratificatisi progressivamente fin dal tempo remoto siano stati la risposta a precise esigenze funzionali necessarie in quella fase evolutiva.

Nel mondo odontoiatrico la funzione viene spesso osservata con uno sguardo miope nei confronti del passato, come distorta da una visione antropocentrica e distaccata dalle profonde connessioni che ci legano alle forme di vita che ci hanno evolutivamente preceduto.

Le ragioni anatomiche di una forma sono modellate nel succedersi delle generazioni da due fattori: la funzione svolta dalla singola struttura e l'azione della selezione naturale sul gruppo al quale l'organismo appartiene; gli adattamenti sono il prodotto evolutivo dei molteplici vincoli bio-ingegneristici ai quali è sottoposto un organo, una struttura o anche un comportamento, in relazione alle modalità di svolgimento di una qualche funzione utile alla sopravvivenza dell'organismo nell'ambiente in cui esso abitualmente vive (Di Vincenzo 2011).

L'odontoiatria rispetto alle altre branche mediche si trova in una posizione privilegiata per poter identificare il percorso filogenetico delle strutture anatomiche che la riguardano: i tessuti che costituiscono denti e ossa infatti sono frequentemente i soli in grado di conservarsi nel tempo, consentendo una comparazione anatomico-evolutiva unica nel corpo umano.

Anche se nel considerare lo sviluppo del sistema stomatognatico ci concentreremo essenzialmente sullo splancnocranio, dobbiamo tener presente che la sua evoluzione non può essere disgiunta da quella del neurocranio.

Nel corso della storia evolutiva del nostro apparato stomatognatico, è come se si fossero verificati alcuni 'eventi' salienti nei quali sembrano coagularsi le trasformazioni che hanno gettato le basi della forma e delle funzioni attuali. Volendo individuare i fattori principali che hanno segnato l'evoluzione della nostra forma cranica, tre sono

le influenze predominanti, tre i motori morfogenetici che hanno influito e plasmato la struttura sia del neurocranio che dello splanocranio: masticazione, bipedismo ed encefalizzazione (Du Brul 1977); durante tutta la storia evolutiva che ha portato all'uomo questi tre elementi, quasi per una sorta di proprietà associativa, si sono reciprocamente influenzati. Possiamo idealmente identificare cronologicamente questi importanti mutamenti, queste tre transizioni cruciali:

1. 250 milioni di anni fa circa, quando con la comparsa dei mammiferi si strutturano gli elementi anatomici preposti alla masticazione.
2. 5/6 milioni di anni fa circa, quando con lo sviluppo del bipedismo, prima facoltativo e poi obbligatorio, si creano nell'apparato stomatognatico gli adattamenti al nuovo e difficile equilibrio muscolo-articolare imposto dal bipedismo obbligato in postura eretta. Si iniziarono così a definire i rapporti anatomo-funzionali necessari a mantenere il fragile equilibrio bipede.
3. 200.000 anni fa circa, quando con lo sviluppo dell'estrema encefalizzazione globale, caratteristica in *Homo sapiens*, si ebbero una serie di adattamenti che rimodellarono lo splanocranio in relazione ai suoi nuovi rapporti con il neurocranio.

In questo capitolo tratteremo di come un nuovo modo di elaborare il cibo prima di ingerirlo abbia modificato l'anatomia dell'apparato stomatognatico mammaliano; nella transizione evolutiva da rettili a mammiferi i cambiamenti strutturali legati alla masticazione sovvertirono tutte le varie componenti dell'apparato masticatorio, modificandole oppure creandone di nuove.

Con l'avvento della masticazione si realizzò un radicale sovvertimento strutturale dell'apparato stomatognatico: modifica della guaina di Hertwig, formazione del processo del Tomes, formazione di martello e incudine, eterodonzia, formazione del palato osseo, formazione delle guance e delle labbra; tutti questi elementi appaiono così diversi tra loro da sembrare poco correlati, ma in realtà queste strutture si formarono nei mammiferi in risposta alle esigenze biomeccaniche di un nuovo modo di trattare il cibo prima di ingerirlo.

L'apparato masticatorio dei mammiferi si differenziò per il sistema intraorale di elaborazione del cibo da quello degli altri amnioti (gruppo di vertebrati che comprende le classi dei mammiferi, dei rettili e degli uccelli, tutti terrestri o adattati secondariamente alla vita acquatica: in questo gruppo è presente a livello embrionale l'amnio, un annesso a forma di sacco che contiene l'embrione prima e il feto poi, sospesi in un liquido, detto amniotico, che li protegge da scosse urti esterni e pressioni). Nei mammiferi si svilupparono una serie di caratteristiche morfologiche e funzionali, fra le quali: i movimenti trasversali della mandibola durante il colpo di forza masticatorio; una precisa occlusione; la sospensione dei denti nell'alveolo da parte di un legamento parodontale; una dentatura difiodonte (riduzione a solo due generazioni dentali); un palato duro; la presenza di un singolo osso (il dentario) nel mascellare inferiore, che si articola con il cranio attraverso l'articolazione temporo-mandibolare. L'evoluzione di queste caratteristiche ha permesso di migliorare l'efficienza del trattamento del cibo nella cavità orale (Ross et al. 2007). Queste modifiche si realizzarono come un adattamento delle singole parti in risposta a una nuova serie di problemi biomeccanici introdotti dalla masticazione, e ogni nuovo adattamento si inseriva in un contesto propedeutico per il funzionamento dell'insieme, influenzandolo e venendone influenzato. Le modifiche sviluppate dal cavo orale per adattarsi alla nuova funzione riguardarono:

1. Forma e numero dei denti;
2. Forma e numero dei muscoli;
3. Forma e numero delle ossa mascellari;

4. Formazione dell'articolazione temporo-mandibolare;
5. Formazione dell'orecchio medio;
6. Formazione del parodonto;
7. Modificazione dei tessuti dentali.
8. Modificazione delle vertebre cervicali.

Passeremo adesso in rassegna i paragrafi sopra citati, cercando di evidenziare come la masticazione abbia strutturato gli adattamenti di ogni componente anatomica sopra elencata.

## 2.1 Forma e numero dei denti

Come già detto, con la masticazione i denti cessarono di essere solo semplici armi atte a bloccare e uccidere la preda, e diventarono raffinati strumenti per attuare e regolare i movimenti masticatori necessari per la preparazione del cibo prima dell'introduzione nel canale digerente. Le maggiori caratterizzazioni che gli elementi dentali hanno sviluppato macroscopicamente nei mammiferi sono:

1. difiodontismo;
2. eterodonzia;
3. molare tribosfenico;
4. radici dentali.

### 2.1.1 Difiodontismo

La maggior parte dei vertebrati non mammiferi sono *polifiodonti* (Bemis et al. 2005), ovvero possono sostituire più volte la loro dentatura, mentre il difiodontismo è quella caratteristica per la quale nel corso della vita di un individuo vengono prodotte solamente due dentature, la prima decidua e la seconda permanente. Il difiodontismo è tipico dei mammiferi ed è una caratteristica usata per definire questa classe di vertebrati; man mano che si scorre temporalmente sulla linea evolutiva il numero delle sostituzioni dentali tende a diminuire, dai pesci agli anfibi ai rettili e infine ai mammiferi: ad esempio gli squali possono sostituire i loro denti 200 volte (Fig. 2) mentre i coccodrilli lo fanno 45-50 volte (Reif 1984).

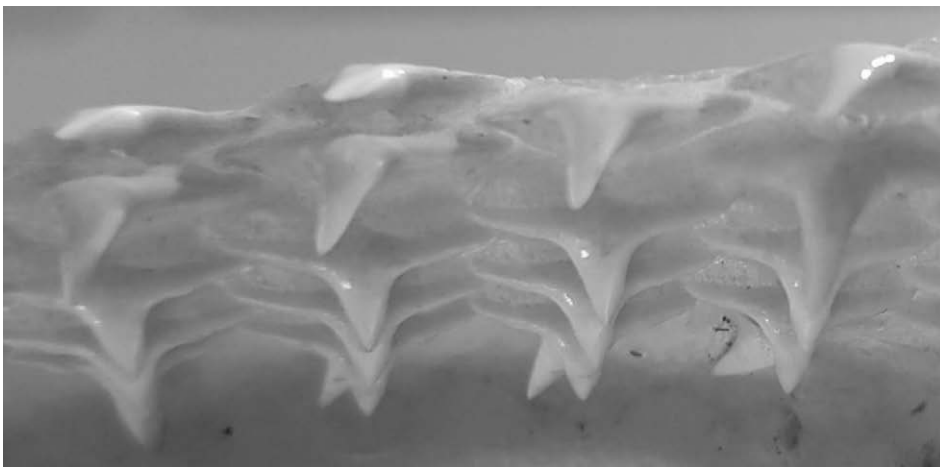


Figura 2. Dentatura di squalo.

Nei mammiferi, i vertebrati filogeneticamente più recenti, si osserva una riduzione delle generazioni dentali: nella maggior parte dei mammiferi la dentizione è infatti *difiodonte*, con solo due generazioni di denti (Rasch et al. 2016).

La necessità di una occlusione precisa è alla base di un'ottima efficienza masticatoria ed è per questo che la riduzione del numero di permutte dentali è determinante (Berkovitz, Shellis 2018): la spiegazione del numero delle permutte dentali ridotto a non più di due risiede proprio nella necessità di un'occlusione affidabile, in modo che con la masticazione l'elemento dentale assuma la funzione di un vero utensile di precisione. I denti per mantenere la loro massima efficienza devono essere capaci di resistere a enormi sollecitazioni e di adattarsi continuamente al mutare delle esigenze biomeccaniche. Questo nuovo assetto funzionale rese imprescindibile una stabilità degli elementi dentali che precedentemente non si era resa necessaria; la precisione del contatto occlusale e il micrometrico scorrimento reciproco tra i denti durante i cicli masticatori, divennero un elemento essenziale e indispensabile per poter sminuzzare efficacemente il cibo. La precisione dei contatti occlusali, statici e dinamici, rese necessario un numero minore di sostituzioni dentali; perciò, per l'esigenza irrinunciabile di mantenere di un'occlusione affidabile, la classe dei mammiferi ne utilizza solo una (Crompton, Jenkins 1968).

### 2.1.2 Eterodonzia

L'eterodonzia è la presenza all'interno delle arcate dentali di elementi di forma diversa, ed è stata cruciale sia per l'evoluzione di un apparato masticatorio efficiente, sia per espandere la versatilità della dieta, sia per rafforzare l'integrità strutturale del dente.

Il dente e la sua funzione si sono evoluti in risposta ai cambiamenti ambientali (Bergqvist 2003) e l'abbinamento tra forma dei denti e funzione masticatoria è una chiave fondamentale per l'acquisizione e la trasformazione del cibo prima dell'ingestione. La nostra attuale morfologia dentale è il risultato dell'evoluzione iniziata milioni di anni fa: dalla forma di un semplice cono a un progressivo e più diversificato complesso di cuspidi fosse e creste. L'eterodonzia però, pur essendo una delle caratteristiche che individuano la classe dei mammiferi, non è una loro esclusiva: anche se variazioni di forma e dimensione sono abbastanza rare tra i vertebrati non mammiferi, queste iniziarono a svilupparsi precedentemente anche in altre classi di vertebrati.

La cosa più straordinaria dei denti dei mammiferi è la ripetuta presenza di alcune forme anche in specie non correlate: la natura propone sempre le stesse soluzioni alle sfide fondamentali per l'acquisizione e per l'elaborazione del cibo (Ungar 2017).

I rettili *terapsidi*, vissuti attorno ai 280 milioni di anni fa, presentavano già un dente diverso dagli altri, di maggiori dimensioni e simile a un canino, e tra i *cinodonti* (varietà di *sinapsidi* che si svilupparono attorno ai 250 milioni di anni fa), l'eterodonzia divenne diffusa: questi rettili possedevano denti con file di cuspidi, creste e sfaccettature che ne indicavano l'uso come cesoie per tagliare cibi duri (Gow 1980).

Con l'eterodonzia i denti iniziarono la loro specializzazione funzionale (Bergqvist 2003) e già i primi mammiferi primitivi presentavano una dentatura *eterodonte* con elementi di forma differenziata a seconda del tipo di dieta; tra i mammiferi viventi solo poche specie, come ad esempio i delfini, posseggono dentizioni *omodonti*. Un segno distintivo dell'evoluzione dei mammiferi è una complessità progressiva nella morfologia dei denti postcanini: da una forma tendenzialmente conoide, uguale per tutti i denti presenti nel cavo orale, con i mammiferi la presenza di elementi morfologicamente differenziati divenne la norma: esaminandone numero, posizione e altezza, i denti postcanini multicuspidati sono ben configurati per sopportare elevate forze di morso, a condizione che vengano in contatto contemporaneamente più cuspidi per suddivi-

dere il carico (il contatto occlusale su di una singola cuspidè concentra le forze e ne diminuisce la resistenza). Per questo motivo uno dei criteri che, nell'uomo, caratterizzano un'occlusione fisiologica è proprio, in massima intercuspidação, la distribuzione omogenea dei contatti su tutte le cuspidi di supporto dei denti posteriori.

La posizione dei punti di carico (contatto) e l'altezza delle cuspidi, oltre che il loro numero o l'area, sono i fattori principali di controllo. L'integrità strutturale dei denti complessi viene mantenuta quando i punti di contatto sulle singole cuspidi rimangono sufficientemente distanti dalle loro pareti laterali e quando le cuspidi non diventano eccessivamente alte rispetto alla larghezza dei denti (Constantino et al. 2016).

La formula di base tra i mammiferi placentati consta in ogni quadrante:

- di 3 incisivi per afferrare, strappare, raschiare, rodere;
- di 1 canino per immobilizzare o uccidere la preda;
- di 4 premolari per bucare e frantumare;
- di 3 molari per macinare, tritare, sminuzzare: per un totale di per un totale di 11 denti per quadrante (Fig. 3).

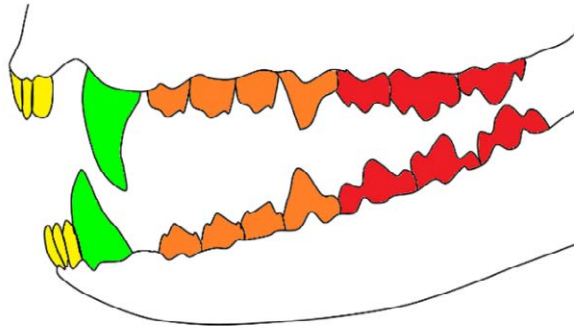


Figura 3. Tipica formula dentale di base dei mammiferi.

Questa era già la formula anche del primate primordiale considerato il più antico tra i nostri antenati, il *Purgatorius*, grande più o meno come un piccolo ratto, che viveva attorno ai 65 milioni di anni fa (Manzi 2013).

Nella dentatura eterodonte incisivi e canini sono collocati anteriormente nella cavità orale per essere utilizzati nella prensione degli alimenti, mentre i denti posteriori, siti di masticazione del cibo ingerito, posseggono una forma della corona che serve a concentrare lo stress durante la triturazione, in modo da creare il maggior numero di fratture nell'alimento e sminuzzarlo il più efficacemente possibile (Popowics, Herring 2006). Partendo da questa formula base molti gruppi di mammiferi, come i roditori, l'hanno ridotta, mentre altri l'hanno aumentata, come l'armadillo con 50 denti, o gli odontoceti che ne possono avere 60 per arcata (Berkovitz, Shellis 2018). Tra i primati, che generalmente hanno 36 denti, solo le catarrine a differenza delle altre scimmie ne presentano da adulte 32: nella loro dentatura sono presenti 2 premolari, e i molari erompono aggiungendosi uno alla volta senza sostituire nessun elemento preesistente: scandiscono i tempi di crescita individuale caratteristici di ciascuna specie e con essi le tappe principali dell'infanzia, dell'adolescenza e della giovinezza.

In *Homo sapiens* cambiano i tempi di eruzione: attorno ai 6 anni il primo molare segna il passaggio alla seconda infanzia; verso i dodici anni di età erompe il secondo molare segnando l'ingresso nella pubertà e attorno ai 18 anni, alla fine di questo periodo, compare il terzo molare a completamento dell'accrescimento scheletrico. Nelle

scimmie antropomorfe la sequenza non è diversa, ma è nella nostra specie che l'eruzione dei molari, che come un metronomo segna la crescita dell'individuo, rallenta la sua velocità: in *Homo sapiens* infanzia e giovinezza sono espanse in maniera formidabile rispetto agli altri primati e ai mammiferi in genere (Manzi 2013).

### 2.1.3 Molare tribosfenico

Il termine 'tribosfenico' fu coniato nel 1930 da George Gaylord Simpson, uno dei più importanti paleontologi statunitensi, combinando il termine greco *tribein* (sfregare) con *sphen* (cuneo), cercando di unire in un'unica parola il concetto della doppia funzione, di taglio e frantumazione, di questi denti (Ungar 2014).

Il molare tribosfenico è un utensile di straordinaria efficacia con cuspidi che forano e fanno da pestello, creste che tagliano come lame, fosse che fanno da mortaio, solchi che permettono lo scarico delle parti trattate del bolo: una delle principali funzioni dello strumento-dente per dividere il cibo duro è la sua capacità di penetrare attraverso il cibo stesso: per dirla con le parole di Alfred Tennyson, in una «natura, rossa di zanne e d'artigli» i denti sono strumenti complessi atti a realizzare fratture (Lucas 2004), svolgendo al contempo un'azione di guida per i corretti movimenti masticatori (Ungar 2015). Questa propagazione forzata delle fratture attraverso il cibo svolta dall'utensile dente durante la masticazione si realizza attraverso superfici puntiformi, le cuspidi, oppure attraverso superfici simili a lame, le creste (Lucas 1979); date le limitate opzioni morfologiche disponibili in termini di forma e geometria, cuspidi e creste sono gli analoghi biologici e hanno la stessa topografia delle forme ideali di punte e lame. La somiglianza tra le forme reali dei denti e le forme funzionali ideali mostra che i denti posseggono la forma migliore per la loro funzione: la loro morfologia nonché la loro struttura rispondono al meglio alle esigenze geometriche e funzionali.

Mescolando queste semplici forme coi movimenti verticali e orizzontali della funzione e con la varietà di consistenza dei cibi ai quali i mammiferi si sono adattati nel corso dell'evoluzione, si è determinato l'enorme sviluppo delle forme dentali nei mammiferi. Lo stress richiesto per iniziare una frattura varierà come l'area di contatto tra la cuspidale e il cibo: l'aumento della acutezza della cuspidale riduce la forza e l'energia necessarie affinché il dente attraversi un cibo duro. Minore sarà il raggio di curvatura della punta cuspidale e più piccola sarà l'area di contatto, maggiore sarà lo stress prodotto nel cibo e minori dunque saranno la forza e l'energia necessarie per penetrare negli alimenti (Lucas 1982; Evans, Sanson 2003). Questo processo di assottigliamento delle cuspidi che rende più efficiente la loro capacità di penetrazione non può però oltrepassare un certo limite, oltre il quale si determinerebbe una eccessiva fragilità strutturale.

Il molare tribosfenico è la chiave per comprendere l'origine e la diversità dei denti dei mammiferi odierni: è un tipo molto specifico di dente che segna l'ingresso dei mammiferi in una nuova zona adattativa; dal molare tribosfenico arcaico si sono poi evolute le innumerevoli forme molari di questa classe di vertebrati e senza di esso l'evoluzione e la diversità mammaliane avrebbero preso un cammino molto diverso (Butler 1972). Lo sviluppo del molare tribosfenico è stato un evento fondamentale che ha influenzato l'ascesa dei mammiferi moderni: un nuovo complesso multifunzionale combinava il taglio e la triturazione in un singolo colpo di masticazione e forniva la morfologia di base per la successiva evoluzione della miriade di morfologie dentali da loro prodotte (Davis 2011).

Edward Cope, paleontologo e anatomista statunitense del diciannovesimo secolo, trovò la chiave per capire la transizione delle forme dentali da semplici conici a strutture complesse, decifrando così l'evoluzione e la diversità dei molari dei mammiferi; anche



se prove paleontologiche, studi sull'ontogenesi dei denti (HersHKovitz 1971), e inoltre una imperfetta corrispondenza nella nomenclatura delle cuspidi (Bels 2019) hanno mostrato limiti e incongruenze del modello descritto da Cope, non si è però esaurita la sua efficacia didattica. Comunque, provando a immaginare il succedersi evolutivo delle varie forme dentali, va tenuto presente che il mutare delle fogge dentali partite dalla semplice forma conica non deve essere pensato come un succedersi lineare e concatenato di morfologie via via più complesse, ma come un'esplosione di forme aventi traiettorie distinte, a volte parallele a volte divergenti, e sempre capaci di originarne delle nuove; insomma la forma a cespuglio così cara al Maestro Charles Darwin.

Dal modello più arcaico fino alla forma del molare tribosfenico dei mammiferi, potremmo immaginare che ai lati del dente arcaico conoide, il *protocono*, si evolsero, mesialmente e distalmente, altre due cuspidi, il *paracono* e il *metacono*. Questa terminologia per classificare le cuspidi, prettamente antropologica, prevede per le cuspidi omologhe inferiori lo stesso nome di quelle superiori, aggiungendovi però il suffisso *ide* (es. *protocono*: superiore; *protoconide*: inferiore). Il molare trituberculare era un'impresa di ingegneria abbagliante alla quale l'evoluzione successivamente disallineò dal cono originale le nuove cuspidi, verso l'esterno per i superiori e verso l'interno per gli inferiori, formando due strutture triangolari contrapposte: *trigono*, superiore e *trigonoide*, inferiore (Ungar 2017).

I molari acquisirono successivamente anche un basso bacino detto *talone/-ide* (elemento aggiuntivo costituito esclusivamente da tessuti duri), che si affiancò al trigono/*-ide*, struttura dentale primigenia che conteneva la camera pulpare. Inferiormente si ebbe la perdita del paraconide mentre nel talonide si aggiunsero tre cuspidi: l'*entoconide* sul lato linguale, l'*ipoconide* sul lato vestibolare, l'*ipoconulide* tra le ultime due (Fig. 4).

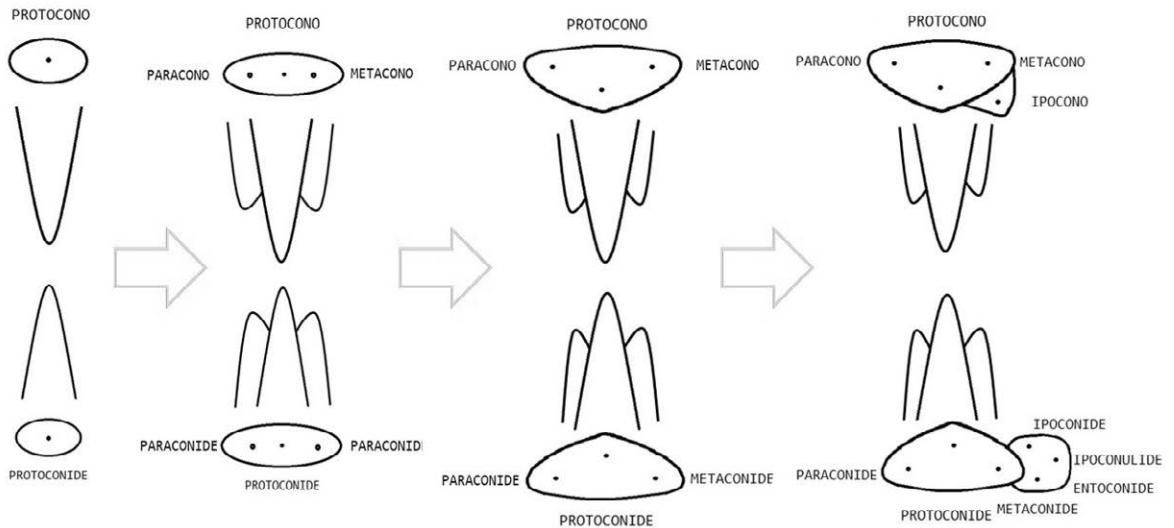


Figura 4. Modello di Cope - Osborn. Evoluzione dal dente arcaico monoconico al molare tribosfenico.

La conoscenza del trigono/*-ide* e del talonide in un molare e la loro visualizzazione non è solo un mero esercizio di stile, ma è utile ad esempio nella preparazione protesica della corona di un molare, evitandoci di esporre troppo la camera pulpare: lo spessore dei tessuti duri che circondano la camera pulpare è minimo nell'angolo mesio-vestibolare della corona e una preparazione che non tenga conto di questo può danneggiare in maniera irreversibile la polpa dentale. Localizzare il trigono è utile anche nell'apertura

della camera pulpare in endodonzia, perché questa si localizza nella parte del molare filogeneticamente più arcaica, che contiene il delicato tessuto pulpare (Fig. 5).

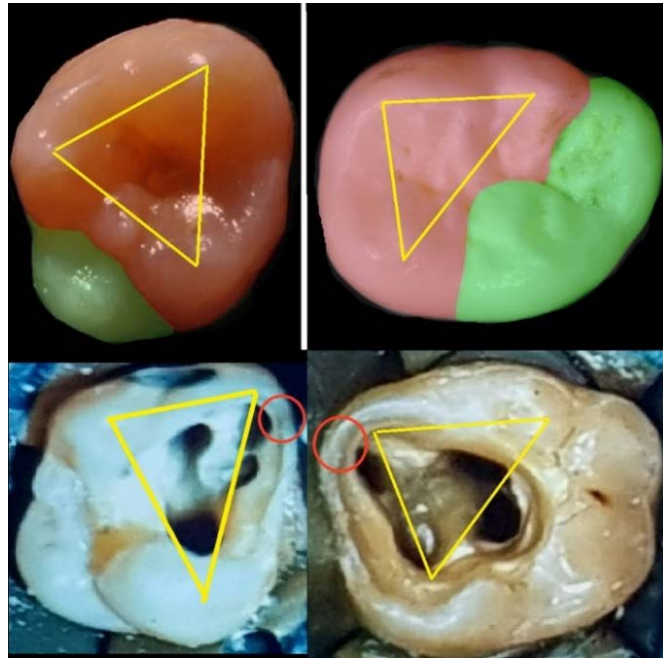


Figura 5. A sinistra: molari superiori; a destra: molari inferiori. In evidenza il trigono/-ide (rosso) e il talonide (verde). Si noti come l'imbocco del canale mesio-vestibolare sia particolarmente vicino alla superficie dentale. Le foto in basso per gentile concessione di Nicola Perrini.

Ogni cuspidè si collegò alle altre con una cresta affilata in modo da formare una V, che nei molari superiori puntava palatalmente e in quelli inferiori vestibolarmente; le creste tra le cuspidi formavano delle lame continue e frastagliate che agivano come taglierine. I triangoli contrapposti si adattavano tra di loro in modo che le lame opposte, sfiorandosi, rendevano i molari delle formidabili macchine da taglio (Fig. 6).

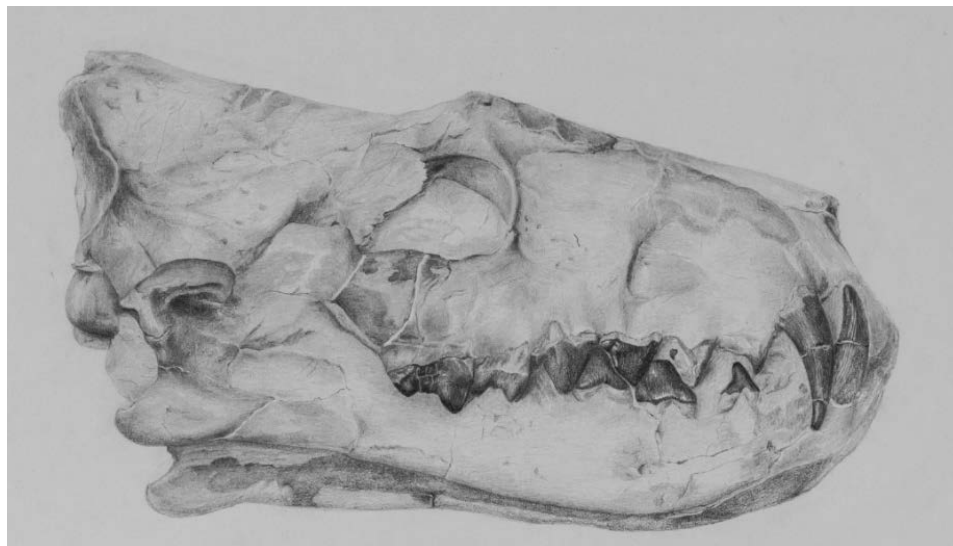


Figura 6.  
Creodonte  
(*Hyenodon  
horridus*). Il cranio  
mostra la divisione  
e l'affilamento dei  
denti carnassiali tra  
molari e premolari.  
Disegno di Marco  
Boggioni.

L'azione di pestello e mortaio, tramite la giustapposizione alla fossa centrale del molare inferiore della cuspidale mesio-palatale (protocono) di supporto/lavoro del molare superiore, richiede uno sfalsamento sul piano sagittale degli elementi dentali antagonisti: in quasi tutti i mammiferi le cuspidi molari inferiori occludono anteriormente alle cuspidi del molare antagonista, con un rapporto di traslazione anteriore che, nell'uomo, Edward Angle ha definito 'di prima classe' (Angle 1981); questa caratteristica relazione tra denti masticatori antagonisti, rilevabile già nei primi mammiferi del Triassico superiore, è presente da oltre 200 milioni di anni a riprova dell'efficienza della sua funzione (Osborn 1982).

Con un cammino evolutivo sviluppatosi nel tempo, dai denti conici dei rettili si è arrivati al molare ancestrale dei mammiferi e successivamente da questa forma di base si è differenziata la miriade di forme dentali dei mammiferi odierni: allineando le creste e togliendo il bacino ecco i molari laminari dei carnivori; modificando gli strati dentinali e smaltei si formano i molari degli erbivori; allineando una quarta cuspidale ai triangoli, alzando il bacino e stondando le cuspidi ecco i nostri molari (Ungar 2017), comuni a molti onnivori.

La forma dentale, specchio della sua funzione, si adatta al variare di questa: la superficie oclusale assume caratteristiche tali che ogni singola componente morfologica svolge un ruolo nella ottimizzazione del trattamento meccanico del cibo; la particolare morfologia del molare tribosfenico ha permesso di ampliare la gamma di alimenti della dieta, grazie appunto alla sua ricchezza di diversità morfologica.

Troppi dentisti pongono non sufficiente attenzione ai contatti fra denti e alimenti e troppo spesso viene sovrapposto il concetto di 'occlusione' con quello di 'funzione dentale'. La necessità che le arcate dentarie ottengano un'efficiente disgregazione del cibo senza danneggiarsi nel processo masticatorio sembra sia stata fraintesa o ritenuta irrilevante (Irish, Scott 2015). I dentisti si confrontano quotidianamente con la forma dentale modificando, riparando e conservando queste strutture: ogni intervento odontoiatrico effettuato, con l'eccezione forse dell'endodonzia, è in grado di influenzare il modo in cui la mandibola si rapporta con il cranio, influenzando – come vedremo – anche il rapporto tra cranio e colonna vertebrale.

#### 2.1.4 Radici dentali

Per sopportare e dissipare le forze create dalla masticazione nei mammiferi si consolidano come elementi caratterizzanti (anche se non in modo esclusivo) le radici dentali; la dentatura *tecodonte* formata da radici dentali alloggiate in cavità delle ossa mascellari, diventa la regola in questa classe di vertebrati anche se una simile soluzione di attacco tra radice e osso alveolare si trova anche nei coccodrilli e in alcuni pesci (es. barracuda). I denti di molti pesci, anfibi e rettili sono collegati all'osso alveolare tramite una unione rigida analoga ad una anchilosi, mentre i mammiferi sono caratterizzati da 'gonfosi', un attacco nel quale la radice dentale alloggia in una apposita cavità dell'osso alveolare, unita a esso attraverso le fibre del legamento parodontale (McIntosh et al. 2002). La funzione delle radici è quella di trasmettere gli sforzi della masticazione dal cemento dentale all'osso alveolare e lo sviluppo della loro superficie è correlata con la forza del morso, come ad esempio la sviluppatissima radice del canino dei mammiferi carnivori e di alcuni primati (Berkovitz, Shellis 2018).

La maggior parte dei tessuti parodontali, compreso l'osso alveolare, si sviluppano insieme alla formazione delle radici dentali e originano dal follicolo dentale (Cho, Garant 2000); embriologicamente tutti i tessuti coinvolti nella dissipazione del carico masticatorio, dentina radicolare, cemento, legamento parodontale e osso alveola-

re, si sviluppano contemporaneamente e in maniera coordinata come una sola unità anatomo-funzionale: le gonfosi mammaliane si sviluppano assieme all'osso alveolare già nello stadio di campana, e il tessuto osseo è continuamente rimodellato in risposta sia alla crescita dentale, sia all'eruzione dentale, sia alla crescita dei mascellari (Berkovitz, Shellis 2018).

Le pressioni selettive sull'apparato masticatorio sono in prevalenza di natura meccanica e la morfologia della corona dentale varia in associazione con la diversa consistenza degli alimenti; nonostante questa attenzione all'adattamento della corona dentale, lo studio della funzione e dell'evoluzione della radice è stato in gran parte trascurato. La maggior parte dei denti nei pesci, negli anfibi e nei rettili sono monocuspidati, mentre i denti posteriori dei mammiferi mostrano una gran varietà di forme coronali e radicolari, con una correlazione tra il numero di cuspidi e il numero di radici (Ota et al. 2009). La superficie della radice dentale è indicativa della resistenza allo stress ed è correlata alle differenze di carico: le specie che consumano alimenti più duri e resistenti presentano denti con radici più grandi rispetto a specie simili che mangiano cibi meccanicamente meno esigenti. Anche la larghezza delle radici è in relazione alle differenze di carico sui singoli elementi: denti che vengono caricati con più forza o più frequentemente esibiscono radici di maggior diametro rispetto ai denti che sopportano carichi inferiori o meno frequenti. La selezione naturale favorisce radici di maggiori dimensioni in denti soggetti a carichi più frequenti e intensi (Spencer 2003).

Il supporto radicolare è in diretta proporzione con il modello cuspidale: ad esempio le radici palatine dei molari superiori sono le più voluminose per il sostegno delle grosse cuspidi palatali di supporto e i molari inferiori posseggono due radici che supportano il trigonide e il talonide (Berkovitz, Shellis 2018): oppure le cuspidi soprannumerarie in un dente sono spesso associate a radici soprannumerarie (Butler 1956), suggerendo così la dipendenza del modello di radice dalla struttura delle cuspidi (Seo et al. 2017; Spencer 2003).

## 2.2 Forma e numero dei muscoli

I mammiferi differiscono dagli altri vertebrati anche per la possibilità di masticare e per poter effettuare movimenti mandibolari orizzontali, fondamentali per questa funzione. C'è qualcosa di speciale nel modo in cui i mammiferi masticano ed è arduo comprendere forma e funzione dei nostri denti senza aver prima apprezzato questa peculiare caratteristica: la possibilità di fare eseguire alla mandibola movimenti orizzontali laterali e antero-posteriori, ovvero sia i movimenti di lateralità e di protrusiva.

Verosimilmente in una popolazione arcaica di mammiferi si realizzò un aumento del potenziale di libertà nei modelli della dinamica mandibolare, ovvero nella capacità di eseguire movimenti mandibolari sul piano orizzontale, creando così nuove tipologie di movimento (Fish, Mendel 1982). Per questa nuova funzione si rese necessario l'adattamento, tramite un cambiamento di forma e disposizione, dei muscoli adduttori della mandibola; inoltre si strutturarono le labbra e le guance in modo da permettere la masticazione monolaterale e alternata.

### 2.2.1 Cambiamento di forma e disposizione degli adduttori della mandibola

La modifica del sistema dei muscoli adduttori della mandibola è un evento chiave nella storia dei vertebrati, fondamentale per la morfologia funzionale e la stabilità biomeccanica della mandibola (Irish, Scott 2005).

Già nei vertebrati terrestri la massa muscolare dei mascellari aumentò considerevolmente e di conseguenza si ebbe un adeguato aumento dei volumi delle loro strutture di supporto (Iordansky 2010). L'evoluzione dei mammiferi è stata poi accompagnata da un ulteriore rimodellamento e da una modifica degli adduttori mandibolari, che ha permesso appunto di evolvere verso un sistema masticatorio più efficiente (Lautenschlager 2017).

Gli amnioti primitivi (gruppo di vertebrati che comprende le classi di mammiferi, rettili e uccelli) possedevano un singolo muscolo adduttore per lato, la cui contrazione contemporanea con una semplice rotazione a cerniera sollevava la mandibola (Liem 2012); questa disposizione strutturale della muscolatura, efficace per chiudere e aprire la bocca, non permetteva però i movimenti di lateralità e di protrusiva che consentono un controllo più preciso della dinamica mandibolare essenziale per la masticazione (Ungar 2017). La transizione da rettili a mammiferi è stata fondamentale per il cambiamento della forma, delle inserzioni e dei vettori di contrazione dei muscoli adduttori della mandibola: queste modifiche hanno permesso il movimento della mandibola nelle direzioni antero-posteriore e medio-laterale (Lautenschlager et al. 2016).

Nei primi rappresentanti dei rettili parte della massa dell'adduttore era presumibilmente inserita sulla superficie ventrale della mandibola al di sotto della sua articolazione con il cranio, porzione probabilmente omologa a quella della muscolatura pterigoidea delle forme più avanzate (Crompton 1963); si è avuta poi una evoluzione di quella struttura primitiva in una sorta di fionda formata da due muscoli, uno interno e uno esterno (Fig. 7), che si inserivano sulla mandibola (Rubidge, Sidor 2001).

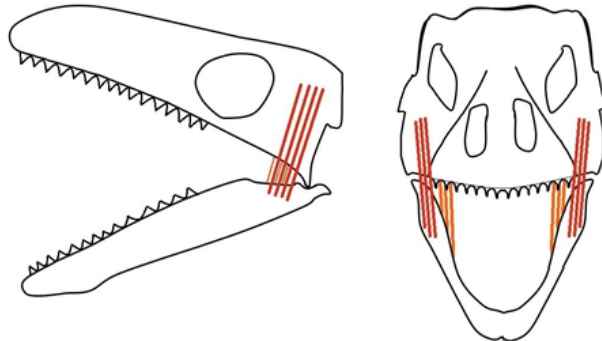


Figura 7. Schema dei muscoli adduttori mandibolari nei rettili arcaici: una fionda muscolare formata da fasci muscolari adduttori esterni e interni; modello di base che rimarrà anche nella muscolatura dei mammiferi in generale, e pure nell'uomo.

Per passare da una semplice apertura a cerniera ad una apertura con una significativa componente orizzontale i muscoli di chiusura della mandibola dovevano essere riorganizzati; i singoli muscoli adduttori assunsero dunque una geometria più complessa, diventando in grado di esprimere vettori di movimento diversi (ad esempio il muscolo adduttore esterno alla mandibola si separò in due muscoli distinti, il temporale e il massetere) (Ungar 2017). La trasformazione della muscolatura degli adduttori mandibolari da quella ancestrale rettiliana a quella dei mammiferi precedette la piena formazione dell'articolazione temporo-mandibolare (ATM) e dell'orecchio medio dei mammiferi. Ciò suggerisce che la modifica del sistema degli adduttori della mandibola ha svolto un ruolo fondamentale nella morfologia funzionale e stabilità biomeccanica dell'ATM (Lautenschlager 2017). Questa diversa vettorialità espressa dai muscoli ad-

duttori della mandibola determinò oltre a un aumento della forza del morso anche una maggiore efficienza nel fine controllo dei movimenti mandibolari, in modo da consentire ai denti di trovarsi nella posizione ottimale per triturare il cibo (Liem et al. 2001; Rubidge, Sidor 2001).

La graduale trasformazione della muscolatura, dalla ancestrale rettiliana alla mammaliana, ha preceduto l'emergere dei mammiferi, sviluppandosi nella transizione evolutiva e completandosi nei mammiferi arcaici con la strutturazione dei muscoli adduttori mandibolari (masseteri, temporali e pterigoidei interni). La muscolatura divenne più complessa e, con diverse componenti e diversi orientamenti, in grado di miscelare un'ampia gamma di movimenti; questa ricca vettorialità dei movimenti mandibolari, distribuita tridimensionalmente su più piani, rese i mammiferi in grado di adattare la masticazione alle nuove esigenze energetiche imposte dall'endotermia.

Questi muscoli, che sono separati e suddivisi in parti controllate indipendentemente, permettono alla mandibola maggior libertà di movimento (Ungar 2017). I tre potenti adduttori mandibolari sono:

- *muscolo temporale*: posto superiormente alla mandibola la eleva e con i suoi fasci posteriori la trae posteriormente;
- *muscolo massetere*: è posto esternamente alla mandibola e se ne distinguono due capi, uno superficiale che la eleva e la trae anteriormente e l'altro profondo (a volte chiamato zigomatico-mandibolare) che la eleva e la trae posteriormente;
- *muscolo pterigoideo interno*: posto internamente alla mandibola, con una azione speculare al massetere superficiale unita a una forte componente mediale aggiuntiva, tende a ruotare il corpo dell'emimandibola in senso vestibolare (Popowics, Herring 2006).

Nonostante la molteplicità delle diverse specie, nei mammiferi gli schemi anatomico-funzionali della muscolatura masticatoria sono variazioni adattative a partire da una struttura arcaica comune; comunque all'interno di questa classe di vertebrati i muscoli masticatori variano molto di dimensioni: infatti nei carnivori specializzati domina il muscolo temporale e lo pterigoideo esterno è assente (Weijs 1994), mentre negli erbivori o negli onnivori si enfatizzano il massetere e lo pterigoideo interno (Fig. 8) (Herring 2007).

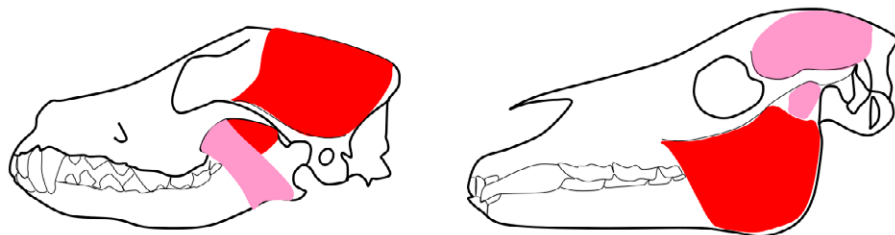


Figura 8. Anche se nei mammiferi la struttura di base dei muscoli adduttori della mandibola rimane pressoché costante, l'importanza dei singoli muscoli varia a seconda delle specie e del loro peculiare modo di alimentarsi: nei carnivori (a sinistra) il muscolo temporale si presenta maggiormente sviluppato e potente rispetto al massetere, mentre negli erbivori (a destra), questa predominanza funzionale (indicata in figura dal colore rosso) si inverte.

La possibilità di eseguire movimenti mandibolari sul piano orizzontale è essenziale per i cicli masticatori ed è una caratteristica della masticazione mammaliana: in alcune specie, come ad esempio nell'uomo, i muscoli pterigoidei esterni con la loro contra-

zione sono determinanti per questi movimenti. Particolare è il muscolo pterigoideo esterno (PEs) che pur non essendo un muscolo adduttore è nell'uomo un muscolo indispensabile per la funzione masticatoria perché con la sua azione sposta la mandibola sostanzialmente sul piano orizzontale: la sua contrazione monolaterale trae la mandibola controlateralmente e se si contrae in modo bilaterale sposta la mandibola in avanti. Tra la diversa muscolatura masticatoria lo studio evolutivo degli pterigoidei esterni è soggetto al più alto grado di interpretazione, il che riflette le incertezze relative ai singoli attacchi e alla scarsità dei correlati osteologici; è un muscolo ridotto e poco importante nei carnivori, ad esempio è estremamente piccolo nei canidi (Ström et al. 1988) e nei felidi: anche nella più grande tigre consiste di pochi fascicoli muscolari pesanti meno di un grammo; le sue piccole dimensioni suggeriscono la sua scarsa importanza nel *pattern* masticatorio essenzialmente verticale dei carnivori (Hartstone-Rose, Perry, e Morrow 2012). Nell'opossum, considerato come un esempio vivente dei mammiferi arcaici, il muscolo pterigoideo esterno è molto più piccolo di quello interno (Lautenschlager 2017).

Ma anche se nei carnivori lo pterigoideo esterno è piccolo e poco rilevante, la traslazione mediolaterale è comunque necessaria per il contrapporsi dei denti carnassiali; questo movimento è innescato dalle fibre del muscolo temporale sviluppatissimo e molto posteriorizzato in questi mammiferi (Fig. 9).

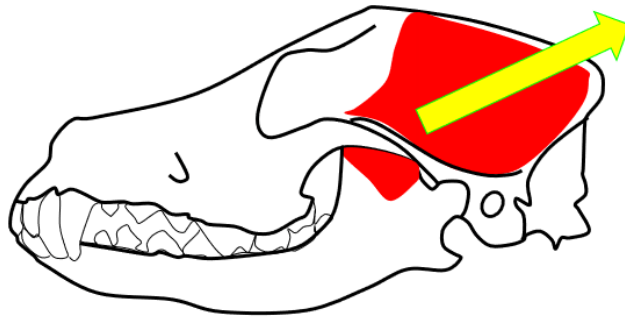


Figura 9. Vettore del muscolo temporale orientato posteriormente.

A proposito dei mammiferi carnivori va specificato che questo ordine non è definito dalla presenza di canini ben sviluppati, ma dai suoi denti carnassiali, formati dal quarto premolare superiore modificato e dal primo molare inferiore (Fig. 10).

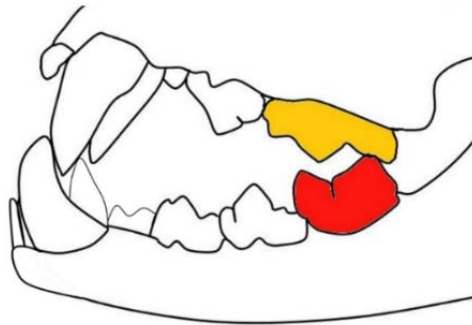


Figura 10. Denti carnassiali di mammifero carnivoro. Arancione: quarto premolare superiore modificato; rosso: primo molare inferiore.



Nei primati i PEs sono grandi circa il doppio rispetto ai mammiferi primitivi e il loro sviluppo è correlato alla maggiore capacità di movimenti traslatori laterali e anteriori della mandibola e dei condili (Weijs 1994; Hartstone-Rose, Perry, e Morrow 2012). Negli esseri umani invece il muscolo pterigoideo esterno si presenta enorme (Herring 2007) (Fig. 11) e concorre in maniera preponderante a determinare l'ampiezza orizzontale del ciclo masticatorio.

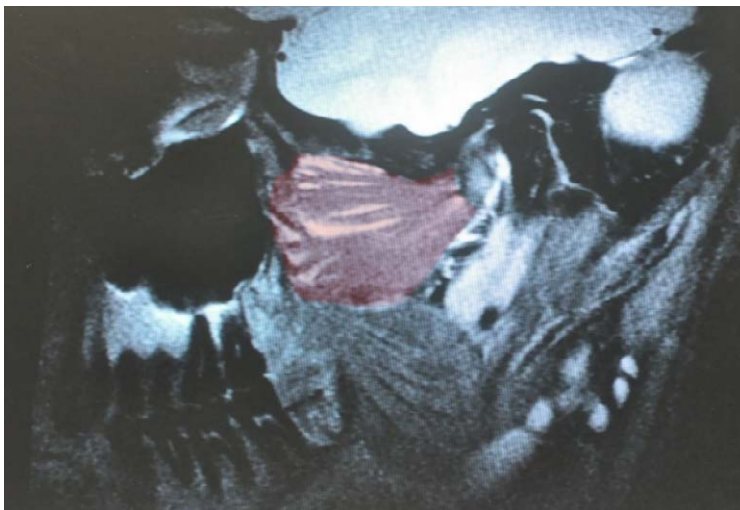


Figura 11. Risonanza magnetica di uomo, sezione sagittale: in evidenza in rosso il muscolo pterigoideo esterno.

Nei mammiferi ognuno dei tre principali muscoli adduttori ha una diversa linea di azione, con componenti vettoriali diverse: anteriori, posteriori, laterali e mediali, in modo che la mandibola sia posta completamente all'interno di una fionda muscolare capace di produrre movimenti finemente controllati, necessari per l'occlusione e per la masticazione (Crompton 1989).

### 2.2.2 Si strutturano labbra e guance

La regione oro-faringea è centrale per tutti i comportamenti orali dei mammiferi, e per apprezzare in pieno la portata delle modifiche di tale regione in questa classe di vertebrati è necessario comprendere le innovazioni che la funzione masticatoria ha comportato: l'evoluzione di labbra guance e faringe nei mammiferi è stata contraddistinta dallo sviluppo di un nuovo apparato neuromuscolare, costituito da un'ampia serie di muscoli striati che contribuiscono appunto alla struttura di labbra, guance e faringe (Diogo, Powell 2019) (Fig.12).

I muscoli facciali e quelli faringei sono tipici dei mammiferi, e in questa classe di vertebrati tale muscolatura ha una corrispondenza filogenetica con quella ioidea primordiale di altri tetrapodi, come ad esempio il muscolo costrittore del collo dei rettili (Smith 1992; Diogo et al. 2009). I muscoli facciali dei mammiferi, innervati dal settimo nervo cranico, sono catalogati come muscoli mimici, essendo coinvolti nella generazione di espressioni facciali durante le interazioni sociali – oltre che nell'alimentazione, nella motilità dei baffi, nell'udito, nella vocalizzazione e nel linguaggio umano (Burrows 2008). Tuttavia anche se la loro azione è determinante nella motilità emotiva e nell'espressività della faccia, vi sono delle considerazioni che dovrebbero far ri-



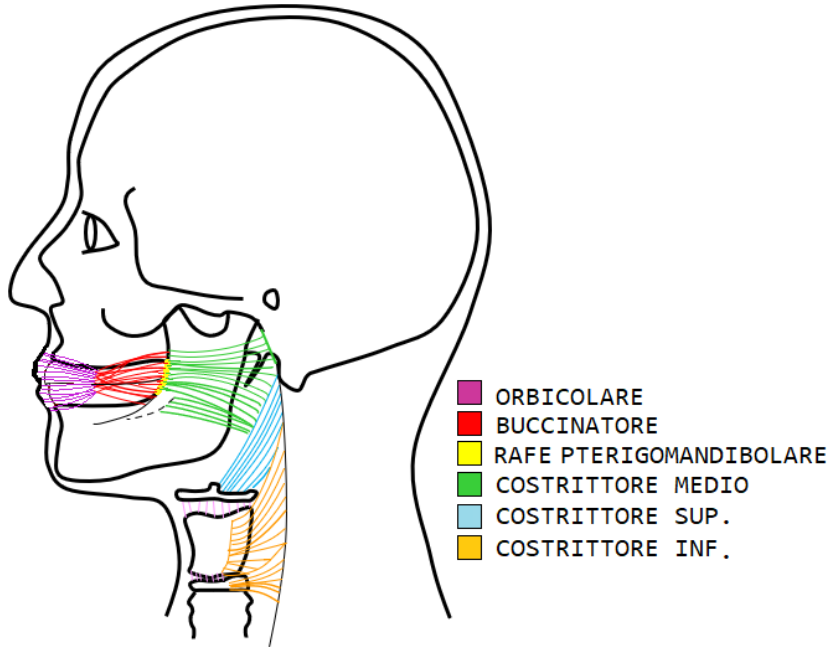


Figura 12. Schema, nell'uomo, delle connessioni tra muscolatura labiale, geniena e faringea.

flettere sull'origine funzionale dei muscoli facciali e sul loro ruolo come muscolatura masticatoria: il primo dato è che questi muscoli compaiono nella regione oro-faringea contemporaneamente all'instaurarsi della masticazione; il secondo dato è che i muscoli facciali sono presenti già nei mammiferi arcaici con una struttura di base che rimane sostanzialmente invariata in tutta questa classe di vertebrati, uomo compreso: infatti la muscolatura facciale dei mammiferi odierni non presenta differenze notevoli per quanto riguarda attacchi, configurazione e aspetto generale della sua architettura.

È interessante notare che la distribuzione topografica del nervo trigemino e quella del nervo faciale sono sostanzialmente sovrapposte (come se l'innervazione trigeminale e quella facciale, coprendo sostanzialmente i soliti territori, potessero anche collaborare a funzioni comuni – masticazione, fonazione, suzione, mimica), e che vi sono rami periferici di comunicazione trigemino-facciali ovvero fibre trigeminali che accompagnano i rami del nervo faciale (Baumel 1974) (Fig. 13).

Il volto umano è quello più adattabile alla comunicazione emotiva; benché gli esseri umani moderni (assieme ai gorilla) presentino il maggior numero di muscoli 'mimici', in coerenza con l'importante ruolo svolto dall'espressione facciale negli antropoidi in generale e negli esseri umani moderni in particolare, non sembrano esserci evidenti specializzazioni che contraddistinguano questa peculiare capacità della nostra muscolatura facciale (Burrows 2008).

Possiamo considerare la masticazione come una 'sinapomorfia' mammaliana, ovvero l'adozione di un carattere evolutivamente nuovo derivato da un antenato comune, condiviso poi praticamente da tutte le specie della classe. Analogamente potremmo considerare una sinapomorfia anche la muscolatura facciale, che acquisterebbe così una valenza sostanzialmente masticatoria, in quanto evoluta per questo e indispensabile per il trattamento del bolo alimentare. Solo in seguito i muscoli facciali avrebbero acquisito anche la nuova funzione di trasmettere l'espressività emozionale a supporto

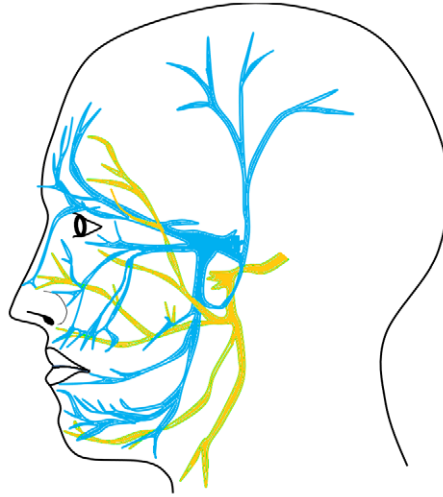


Figura 13. Aree di distribuzione del nervo trigemino (celeste) e facciale (giallo). I due territori si sovrappongono e il facciale innerva, oltre alla muscolatura 'mimica', anche il ventre posteriore del digastrico (muscolo di apertura della bocca), lo stiloioideo (deglutizione) e lo stapedio (stabilizzazione della staffa).

delle interazioni sociali. Tali muscoli sono infatti di fondamentale importanza anche nell'alimentazione; la presenza di guance e labbra rappresenta un significativo allontanamento dagli altri tetrapodi (superclasse di vertebrati, provvisti di quattro arti, che comprende anfibi, rettili, uccelli e mammiferi), poiché esse forniscono pareti muscolari flessibili e un sigillo anteriore alla cavità buccale: ciò è in netto contrasto con gli anfibi e i rettili, le cui bocche rimangono senza contenimento quando le arcate dentarie sono distanziate (Schwenk 2000).

Quasi tutti i tetrapodi non mammiferi erano e sono mancanti di labbra guance e altri tessuti molli utili a sigillare la cavità orale, anche se si deve notare che questa caratteristica tipica dei mammiferi si può sporadicamente ritrovare anche in altre classi: ad esempio i dinosauri ornitischii presentavano, lateralmente alle arcate, fasci muscolari che, pur se non omologhi al buccinatore dei mammiferi, ne avevano analogo funzione (Galton 1973).

Labbra e guance, che caratterizzano appunto tutti i mammiferi, sono usate dai neonati per succhiare il latte dai capezzoli della madre e successivamente per coadiuvare la muscolatura della lingua nel controllo del bolo alimentare (Liem et al. 2001). Le muscolature di labbra e guance, assieme a dentatura, palato, lingua, faringe e muscoli della masticazione, possono essere incluse fra le strutture adatte dai mammiferi per l'ingestione. Per la presa del cibo la maggior parte dei vertebrati si affida alla dentatura e/o alla lingua, mentre nei mammiferi la presa differisce perché hanno labbra altamente mobili che circondano la bocca (Wall, Smith 2001).

Negli anfibi, nei rettili e negli uccelli la muscolatura derivata dall'arco ioideo si allarga e circonda parzialmente il collo come un foglio sottile, tendendo ad aderire anche al derma cutaneo; nei mammiferi invece questa muscolatura espandendosi superiormente si differenzia nei muscoli facciali (Fig. 14), in particolar modo intorno agli occhi alle labbra e alle orecchie, dove servono per accentuare l'espressione facciale (Kardong 1995). I rettili viventi non hanno muscoli di espressione facciale e presentano solamente (rispetto ai mammiferi) una muscolatura innervata dal facciale, costituita da:

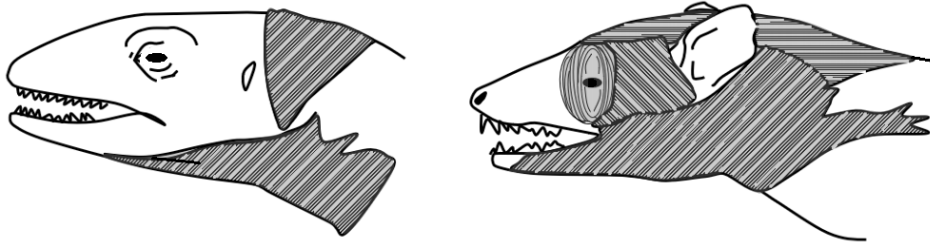


Figura 14. Muscoli innervati dal VII nervo cranico. A sinistra: varano (*Varanus merrem*). A destra: opossum (*Didelphis marsupialis*).

1. muscolo costrittore del collo: questo è un sottile strato muscolare esterno a tutti gli altri muscoli ioidei, che avvolge le regioni ioidea e faringea ed è il principale muscolo di deglutizione di rettili e uccelli;
2. muscolo intermandibolare posteriore, che è essenzialmente un'estensione anteriore del precedente;
3. muscolo depressore della mandibola, con funzione di apertura della bocca.

A differenza dei muscoli faringei, i muscoli mimici non hanno omologhi nei rettili: ad esempio, anche se il ventre posteriore del digastrico nei mammiferi è innervato dal settimo nervo cranico ed è un muscolo che apre la bocca, è improbabile che ci sia una corrispondenza filogenetica con il muscolo di apertura dei rettili (Smith 1992). I muscoli facciali (Fig. 15) caratterizzano i mammiferi e sono importantissimi per la masticazione: i loro movimenti coordinati, oltre a riportare il bolo tra le arcate dentarie, aiutano la lingua a spostare il cibo da un lato all'altro (*side switching*) (Hiemae, Crompton 1985).

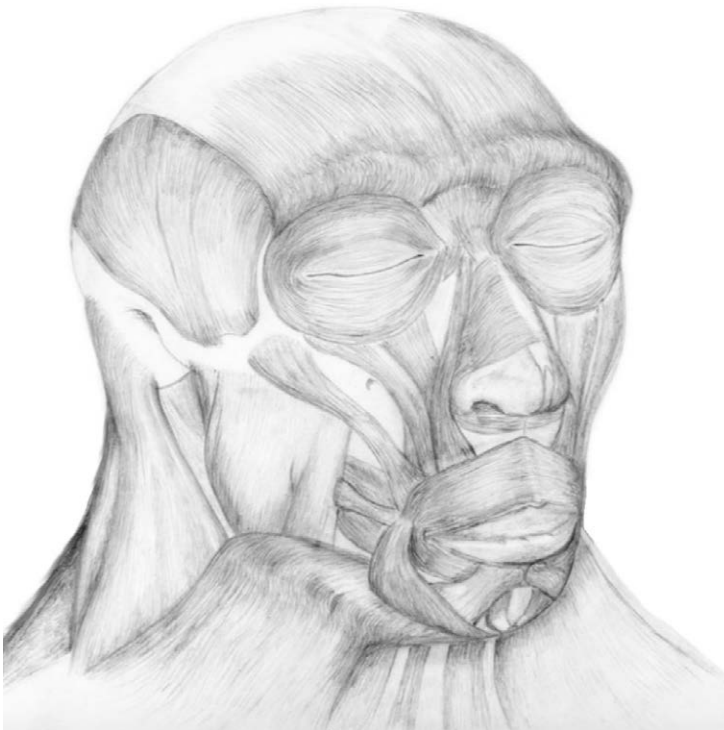


Figura 15. Muscolatura superficiale della testa e del collo. Disegno di Marco Boggioni.

Nel processo di alimentazione dei tetrapodi la lingua svolge un ruolo preminente ed è un importante fattore che ha determinato il successo adattativo dei vertebrati al loro ambiente: la maggior parte dei vertebrati durante l'alimentazione usa esclusivamente la bocca – a eccezione dei primati e di alcune specie di procioni o degli scoiattoli, che usano anche le mani (Iwasaki 2002).

Le origini filogenetiche della lingua risalgono ai pesci preistorici, nei quali appare per la prima volta come un organo rudimentale; per la sua morfologia può essere considerata come un'appendice della parte ioidea dello scheletro branchiale e può essere vista come una variazione dell'anatomia del pavimento della bocca. La forma più semplice della lingua dei vertebrati, in alcuni uccelli e serpenti, è costituita da un'estensione del processo ioideo; la lingua cartilaginea così configurata può essere mossa semplicemente spostando l'osso ioide (Gilbert 2007). Nei pesci, a differenza dei vertebrati terrestri, lo sviluppo della lingua consiste solo in una leggera elevazione della mucosa sul pavimento della bocca, senza la presenza di muscoli volontari; cosicché nella biomeccanica dell'alimentazione di questi animali la lingua è solo uno stantuffo muscolare che spinge il cibo verso lo stomaco. Una vera lingua, che ha muscoli volontari ed è mobile, si trova già negli animali anfibi, mentre nella maggior parte dei serpenti la lingua non gioca un ruolo importante per l'alimentazione.

Nei mammiferi invece la lingua acquisisce conformazione e funzionalità molto più complesse, diventando uno degli organi muscolari più elaborati dei vertebrati: è costituita da un insieme di fasci muscolari reciprocamente perpendicolari e senza supporto scheletrico interno (Hiemae, Palmer 2003). Questo grande organo muscolare riempie gran parte della cavità orale della maggior parte dei mammiferi, a eccezione di alcuni odontoceti, dei roditori e dell'ornitorinco.

Nell'uomo, durante lo sviluppo ontogenetico, la dimensione della lingua riflette la sua funzione fisiologica; alla nascita e durante la maturazione precoce la lingua è sproporzionatamente grande rispetto alle strutture circostanti: in un neonato la lingua riempie l'intera cavità orale, in presumibile correlazione col preponderante ruolo che svolge durante l'allattamento. Poi le proporzioni mutano: con lo sviluppo del bambino la dimensione della cavità orale aumenta più velocemente rispetto alle dimensioni linguali.

La lingua dei mammiferi rientra in una classe di organi noti come idrostatii muscolari, organi per i quali la contrazione muscolare genera e fornisce il supporto per il movimento. L'architettura muscolare della lingua costituisce la base strutturale per la deformazione idrostatica, che avviene mantenendo sempre invariato il volume dell'organo (Gilbert 2007).

La lingua gioca un ruolo indispensabile durante la masticazione, prima spostando il cibo posteriormente dagli incisivi ai post-canini in modo da collocarlo sulla superficie occlusale; poi, mentre procede l'elaborazione del bolo, la lingua continua a mantenerlo sul tavolo occlusale riposizionandolo ininterrottamente e interagendo con le guance tramite la contrazione del buccinatore, fino a ottenere un sufficiente grado di triturazione del cibo (Hiemae, Palmer 2003).

Considerando la muscolatura delle labbra e delle guance dei mammiferi, questa è formata principalmente da due muscoli: l'orbicolare che avvolge l'orifizio orale e il buccinatore che si trova più in profondità rispetto ad altri muscoli facciali: esso con la sua parte posteriore si posiziona medialmente rispetto al muscolo massetere (Tomo 2002). Orbicolare e buccinatore sono considerati dei muscoli mimici, anche se funzionalmente dovrebbero essere inseriti nella muscolatura masticatoria perché essenziali per la masticazione. I due muscoli formano una banda continua che avvolge esternamente le arcate dentarie e ne delinea il perimetro esterno; se la lingua viene considerata, con la sua spinta centrifuga, un organo muscolare conformatore delle arcate dentarie, il lavo-

ro di orbicolare e buccinatore, antagonista alla pressione linguale, contribuisce al modellamento del perimetro delle arcate (Fig. 16) e all'orientamento dei denti in arcata.

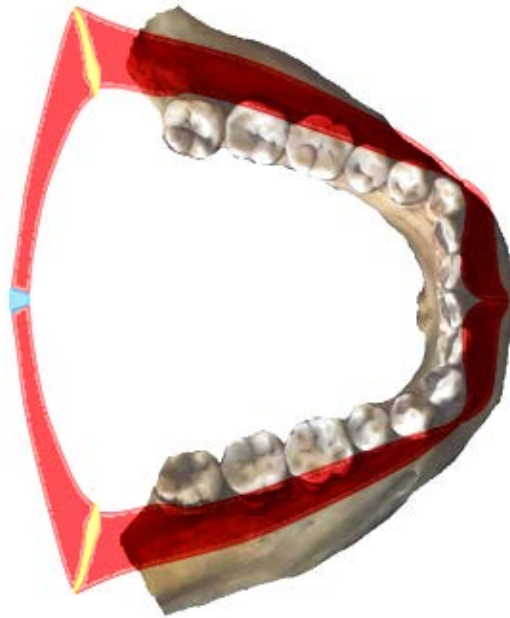


Figura 16. In rosso: anello muscolare orizzontale – formato da orbicolare, buccinatore e costrittore superiore della faringe – che delimita le arcate dentarie, e che si connette posteriormente alle prime sei vertebre cervicali; in giallo: rafe pterigo-mandibolare; in blu rafe faringeo.

Nell'uomo il buccinatore è l'unico tra i muscoli mimici ad avere una inserzione ossea (Diogo 2009) e, anche se si inserisce superiormente sul cranio e inferiormente sulla mandibola, la sua azione non eleva la mandibola stessa, poiché le sue fibre presentano una direzione prevalentemente orizzontale. L'anatomia del muscolo suggerirebbe una sua azione di retrazione dell'angolo della bocca, ma in realtà molti altri muscoli facciali, come lo zigomatico maggiore, sono più adatti per questa azione; il buccinatore piuttosto funziona ispessendo l'intera guancia e agendo come una pressa muscolare idrostatica che spinge il bolo sulle superfici occlusali, coadiuvato in ciò da una combinazione di spinte ritmiche della lingua che riescono a mantenere il bolo tra le arcate, in modo da essere trattato dai cicli masticatori successivi (Mioche 2002).

Il buccinatore è un muscolo piatto e sottile composto da tre fasci che si continuano anteriormente nella costituzione dell'orbicolare della bocca: il fascio superiore ha un'ampia origine ossea che inizia alla base del processo alveolare al di sopra dei molari e si estende distalmente sopra il processo alveolare, fino alla sutura tra l'osso mascellare e quello palatino; da qui si estende in basso verso la superficie inferiore del processo piramidale dell'osso palatino e continua su un corto legamento fino all'apice dell'uncino pterigoideo. Le fibre del fascio medio originano dal rafe pterigo-mandibolare, legamento che si estende dall'apice dell'uncino pterigoideo inferiormente fino all'estremità posteriore della linea obliqua interna della mandibola; sulla parte posteriore di questo legamento si inserisce il muscolo costrittore superiore della faringe. Il fascio inferiore infine ha anch'esso un'ampia origine ossea, che inizia alla base scheletrica del processo alveolare dei molari e si estende indietro e in alto lungo la linea obliqua interna; la sua origine ossea si ferma alla fine della linea obliqua interna, dove inizia il fascio medio.

I fasci superiori e inferiori sono continui da lato a lato, senza decussazioni (incroci) (Fig. 17).

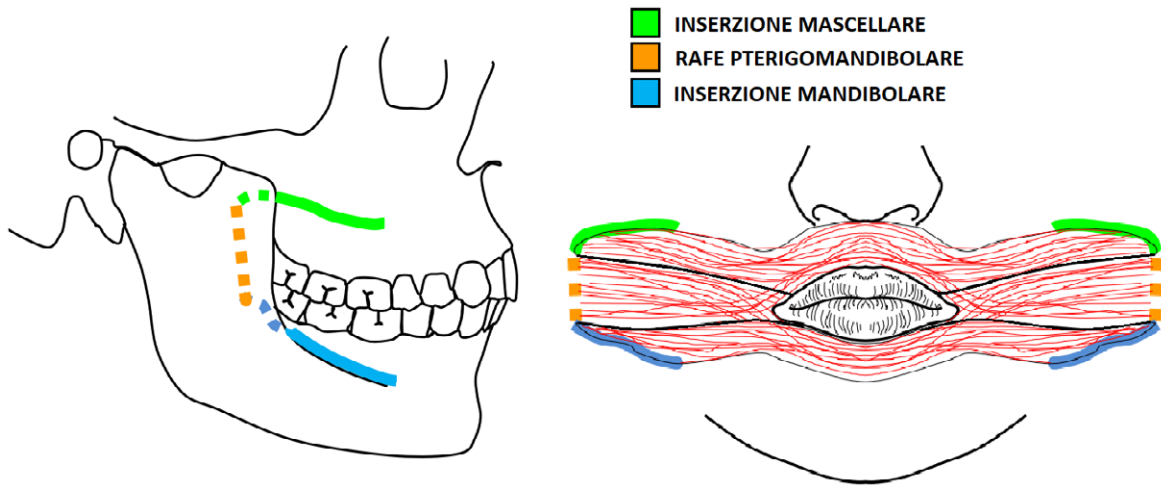


Figura 17. Inserzioni sulle ossa mascellari dei buccinatori: sul piano orizzontale il tono di questi fasci muscolari (in rosso) e la loro contrazione influenzano la posizione della mandibola a riposo.

Anteriormente il muscolo buccinatore invia molte delle sue fibre al muscolo orbicolare, andando a costituire la muscolatura delle labbra; queste fibre si intersecano all'angolo della bocca. Nei primati il muscolo orbicolare gioca un ruolo nella produzione delle espressioni facciali e nelle vocalizzazioni, oltre che nell'assunzione di nutrienti; inoltre in alcuni primati non umani è usato come strumento prensile e manipolativo (Rogers 2009).

Durante la masticazione il muscolo buccinatore presenta un'importante attività contrattile che si svolge proprio all'inizio del colpo di chiusura e che anticipa leggermente la forte contrazione del muscolo massetere; anche se l'attivazione è simile sui due lati, la contrazione del buccinatore differisce tra il lato di lavoro e quello di bilanciamento, con un'ampiezza e una durata maggiori dal lato di lavoro rispetto a quello di bilanciamento. Durante la deglutizione l'attività del buccinatore si suddivide in due fasi, una fase orale e una faringea (Blanton 1970); nell'uomo l'accorciamento e l'ispessimento del buccinatore esercitano sull'osso alveolare e sui denti delle forze compressive che aumentano con la masticazione e ancor di più con la deglutizione (Dutra 2010). Il buccinatore attraverso il rafe pterigo-mandibolare intesse stretti rapporti anatomici e funzionali con il costrittore superiore della faringe, che è un condotto muscolo-membranoso formato principalmente dai muscoli costrittori; questi hanno origini e innervazioni diverse rispetto al buccinatore, ma sono tutti caratteristici dei mammiferi.

Posteriormente alla cavità nasale, orale e laringea i muscoli costrittori faringei formano un canale semicircolare verticale, che durante la deglutizione si contrae formando un'onda peristaltica per trasportare il bolo nell'esofago; posteriormente il tubo faringeo prende inserzione sul rachide cervicale tramite l'interposizione del rafe faringeo, una spessa banda tendinea mediana lungo la quale si incontrano i muscoli costrittori (Bui 2020). Il rafe faringeo che sostiene la faringe decorre longitudinalmente e si inserisce in alto sul tubercolo faringeo dell'osso occipitale posto anteriormente al forame magno, unendosi poi alla parte anteriore del rachide e decorrendo verso il basso fino alla sesta vertebra cervicale; variazioni della tensione del rafe sono in grado di trasmettere trazioni alle vertebre cervicali. Durante la deglutizione l'orbicolare, il buccinatore e i costrittori superiore e medio della faringe subiscono variazioni di tono e di lunghezza:

la testa si sposta in avanti creando una tensione del legamento longitudinale anteriore delle vertebre e modificando le curve della colonna vertebrale (Lentini 2003).

Nell'uomo esiste una catena muscolare orizzontale (cfr. Fig. 16), costituita anteriormente dalla muscolatura periorale che fascia le arcate dentali del mascellare superiore e della mandibola (e che su queste ossa trova inserzione); la banda muscolare si continua posteriormente attraverso il rafe pterigo-mandibolare con il muscolo costrittore superiore della faringe, connesso a sua volta attraverso il rafe faringeo alle vertebre cervicali e alla muscolatura sub-occipitale e del collo. Il costrittore superiore della faringe prende connessioni anche con la lingua e con l'osso mandibolare. Le connessioni muscolari e legamentose presenti tra la regione cervicale e le strutture orali formano un unico complesso funzionale, il sistema cranio-cervico-mandibolare (Cuccia, Caradonna, e Caradonna 2011), le cui componenti sono interconnesse filogeneticamente, embriologicamente, anatomicamente e funzionalmente.

Anche da un punto di vista disfunzionale esiste una comorbilità tra l'apparato stomatognatico e la sindrome dolorosa del rachide cervicale: vi è un'associazione significativa fra il trattamento dei disturbi dell'ATM e la riduzione del dolore del rachide cervicale, nonché il miglioramento della sua mobilità (Walczyńska-Dragon et al. 2014; Ghodrati et al. 2020). Sarebbe auspicabile considerare questo apparato muscolo-scheletrico non solo per le sue le connessioni anatomiche ma anche per i rapporti funzionali e disfunzionali delle sue componenti, così diverse ma così intimamente unite (Fig. 18).

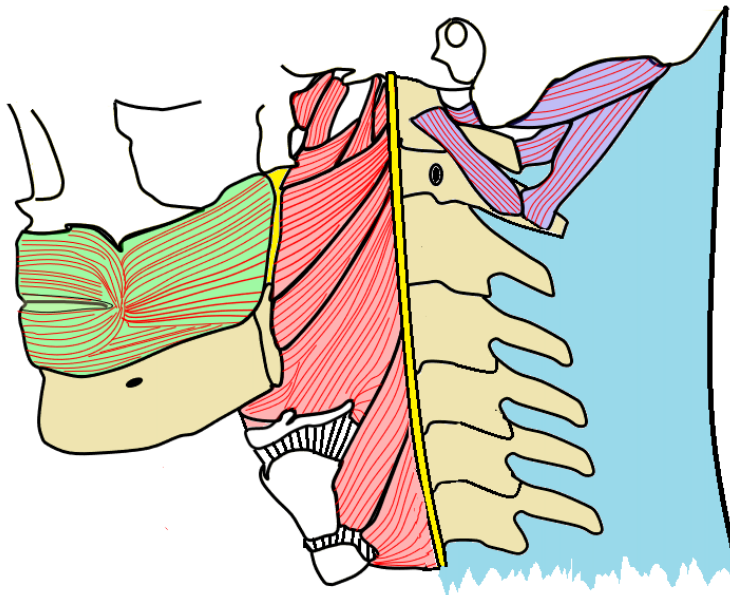


Figura 18. Catena muscolare orizzontale che unisce anatomicamente e funzionalmente l'apparato masticatorio al rachide cervicale in generale e a C1 e C2 in particolare. Verde: buccinatore e orbicolare; rosso: costrittore della faringe; viola: muscoli sub-occipitali; celeste: muscolatura del collo; giallo: rafe pterigo-mandibolare e rafe faringeo.

Una situazione disfunzionale, come ad esempio una masticazione monolaterale fissa, determina un coinvolgimento asimmetrico delle strutture muscolo-articolari con un adattamento – dannoso – non solo del sistema masticatorio, ma anche delle strutture muscolo-scheletriche posteriori come quelle della faringe, del rachide e dell'area



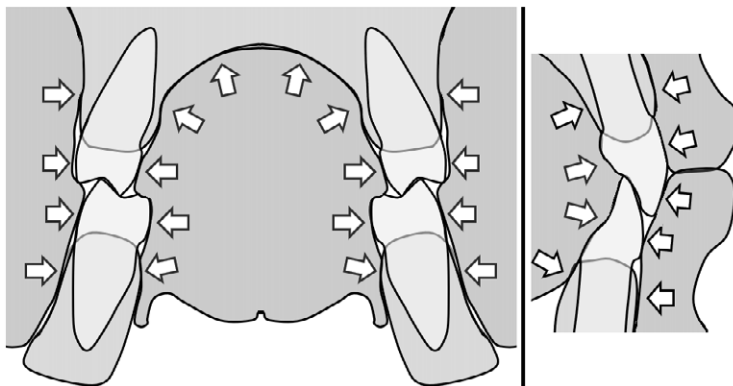


Figura 19. Forze contrapposte esercitate dalla muscolatura della lingua e dalla muscolatura periorale.

sub-occipitale e cervicale; ogni adattamento delle strutture biomeccaniche comporta un coinvolgimento degli organi che esse comprendono, sostengono, avvolgono (visceri, vasi, nervi), con effetti negativi sulla funzionalità e sulla salute: qualsiasi disordine posturale (e oclusale) non è mai solo un problema biomeccanico (Lazzeri 2006).

Tornando alle sollecitazioni che la muscolatura periorale esercita sulle ossa mascellari e sulle arcate dentarie, la contrazione ripetitiva dell'orbicolare e del buccinatore influisce sul posizionamento latero-laterale e antero-posteriore delle arcate dentarie, delimitando un corridoio (la cosiddetta zona neutra) all'interno del quale si controbilanciano le forze centrifughe della lingua e quelle centripete dei muscoli periorali (van Waas 2011); dopo l'eruzione dei denti la forza della muscolatura delle guance delle labbra e della lingua gioca un ruolo importante nel loro posizionamento labio-linguale e bucco-linguale (Fränkel 1971). Fu Eric Wilfred Fish a introdurre nel 1931 il concetto di zona neutra: egli affermò che i denti naturali occupano una 'zona di equilibrio', e ogni dente assume una posizione che è la risultante delle varie forze che agiscono su di esso (Jain 2015 B).

Quando ciascun dente erompe in arcata viene guidato in una specifica zona di neutralità che ne determina la posizione orizzontale; i denti dei mammiferi sono capaci di cambiare, entro certi limiti, la loro posizione, adattandosi ai cambiamenti dell'ambiente biomeccanico della bocca: se le forze centrifughe esercitate dalla lingua sono maggiori delle forze centripete esercitate dalle fasce muscolari dei buccinatori e dell'orbicolare, i denti si muoveranno orizzontalmente fino a quando le forze opposte si saranno controbilanciate (Jain 2015 A) (Fig. 19).

Il tono muscolare e le contrazioni ripetute della banda muscolare formata dal buccinatore e dall'orbicolare delimitano le dimensioni delle arcate: l'iperattività della muscolatura periorale esercita una importante pressione centripeta sulle ossa alveolari, influenzando il loro perimetro con una alterazione dei rapporti oclusali (Rathee, Jain 2020). La muscolatura periorale in antagonismo con la spinta esercitata dalla postura e dai movimenti della lingua determina una precisa relazione dimensionale orizzontale tra le arcate formandone il limite perimetrale (Oxilia et al. 2018); queste forze esercitano una pressione sul palato e sulle ossa mascellari, influenzando la loro morfologia come anche l'inclinazione dei denti (Fig. 20).

Se le forze muscolari (e oclusali) esercitate non sono in equilibrio, a prescindere da qualsiasi schema oclusale, i denti non possono essere stabili nella loro posizione



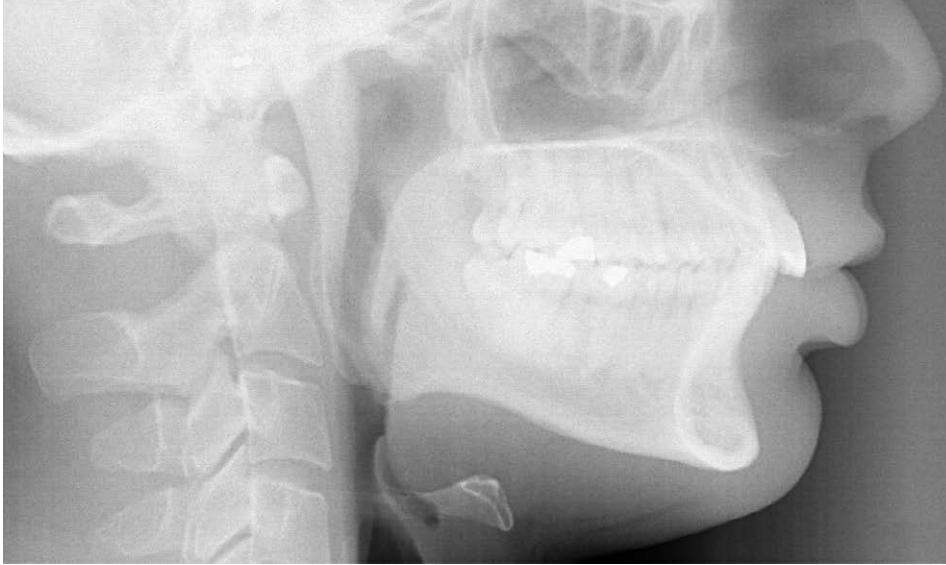


Figura 20. Teleradiografia in proiezione latero-laterale. Si noti il profilo dei tessuti molli labiali, tipico di una potente muscolatura periorale.

all'interno delle arcate. Una muscolatura periorale costrittiva può impedire alle arcate dento-alveolari di espandersi fino al normale allineamento con la base scheletrica; l'accrescimento scheletrico mandibolare tende a spingere la punta del mento in avanti, mentre le arcate dentali sono limitate dai fasci muscolari che impediscono loro di crescere commisuratamente alla loro base scheletrica.

### 2.3 Forma e numero delle ossa mascellari

Spesso si pensa allo scheletro osseo come a una struttura sostanzialmente statica e poco vitale, mentre invece è costituito da un tessuto dinamico, capace di accrescersi, di ripararsi e di mutare la propria forma, composizione e configurazione nel corso della crescita, in modo da adattarsi alle modificazioni delle forze che insistono su di esso (Liem et al. 2001). Lo scheletro non è una massa inerte che serve a sorreggere, proteggere e trasportare i tessuti molli: l'osso vivente è al contrario – come dicevamo – un tessuto altamente dinamico, incessantemente attivo con cellule e molecole di vario tipo che lo nutrono e lo rielaborano (Chinsamy 1995). La struttura dell'osso, al contempo leggera e resistente, determina le sue caratteristiche meccaniche e gli consente di massimizzare la resistenza alle sollecitazioni organizzandosi con il minor peso possibile. Il tessuto osseo è in grado di reagire agli stimoli meccanici ai quali è sottoposto, in un equilibrio tra processi di deposizione e processi di riassorbimento che lo organizzano strutturalmente: le sollecitazioni meccaniche tendono a indurne un rinnovamento e un rimodellamento, al fine di assolvere al meglio alle sue funzioni meccaniche.

#### 2.3.1 Reazione del tessuto osseo alle sollecitazioni meccaniche

Nei mammiferi la masticazione impone un adattamento delle ossa craniali, che si trovano a sopportare gli stress imposti dalla nuova funzione, strutturandosi in modo da sostenere al meglio le sue esigenze biomeccaniche. Le sollecitazioni meccaniche inducono una defor-

mazione ossea che innesca una reattività, dipendente sia dal tipo di osso e dal tipo di sollecitazione sia dall'età dell'individuo. Inoltre la deformazione è in rapporto alla forza esercitata e all'area sulla quale viene applicata; ne consegue che, a parità di forza, maggiore è l'area interessata, minore sarà lo stress e quindi la deformazione. Le ossa hanno una forte componente genetica che regola la loro crescita e il loro sviluppo (Parfitt 1997), ma un insieme di complesse e obbligate interazioni tra le cellule ossee e il loro ambiente meccanico può influenzare la morfologia dell'osso, specialmente quando lo scheletro è ancora in fase di crescita.

Gli osteociti sono immersi nella matrice ossea durante la crescita e ognuna di queste cellule sviluppa dozzine di lunghi processi che si irradiano in ogni direzione fuori dal corpo cellulare, creando connessioni con gli altri osteociti e formando un complesso conosciuto come *connected cellular network* (CCN); complesso che, come un sistema nervoso, attraversa l'osso connettendo le cellule dell'interno sia le une con le altre, sia con le cellule del periostio in superficie (Cowin 2007). Il CCN individua le deformazioni dell'osso con diverse modalità e una ipotesi è che, quando vi è una deformazione, il fluido cellulare all'interno dei canalicoli subisca un'alterazione pressoria che ne determina uno scorrimento (Biewener 1991). Le cellule ossee seppur immerse e distanziate nella componente mineralizzata si contattano e si ancorano reciprocamente; queste connessioni consentono a forze di compressione, di stiramento e idrostatiche di attivare sistemi intracellulari di meccano-trasduzione che trasformano le stimolazioni meccaniche in segnali biochimici. Questo processo controlla molteplici aspetti del comportamento di tali cellule, come la crescita, la differenziazione e le modificazioni intracellulari. L'architettura di un tessuto nel suo insieme dipende in quota parte dal suo ambiente biomeccanico e la differenziazione delle cellule staminali in elementi di un certo tessuto è possibile solo rispettando le specifiche caratteristiche biomeccaniche che tipizzano il tessuto stesso: nello specifico si potrà indurre nuovo osso solo in un ambiente biomeccanicamente adatto (Dupont et al. 2011).

Uno stress può influenzare il rimodellamento osseo solo quando è di natura dinamica (Rubin, Lanyon 1987) e l'osso percepisce le sollecitazioni secondo diversi parametri: entità e frequenza dello stress e sua tipologia (trazione o compressione). Una ripetitività intermittente, d'intensità moderata e di breve durata determina una risposta di crescita maggiore che non uno scarico singolo di una forza più intensa: per stimolare la formazione di nuovo osso il carico deve essere ciclico (Duncan, Turner 1995). Il picco di deformazione sulla superficie periostale si ha durante una vigorosa attività fisica (come la corsa, il volo o la masticazione di cibi consistenti): nei vertebrati la crescita ossea viene stimolata quando le sollecitazioni meccaniche determinano livelli di deformazione tra lo 0,2 e lo 0,3 % delle dimensioni dell'osso (Clinton, Lanyon 1984; Biewener 1991).

Conseguentemente a quanto detto l'esercizio fisico influisce sullo stato di mineralizzazione ossea: per esempio le braccia di tennisti professionisti presentano un'asimmetria della corticale ossea tra il braccio che tiene la racchetta e l'altro (braccio destro e sinistro sono geneticamente identici, ma quello che sostiene la racchetta è sollecitato molto più dell'altro). Gli atleti che iniziano a giocare a tennis tra gli 8 e i 14 anni hanno nel braccio dominante circa il 50% in più di spessore corticale rispetto all'altro braccio, mentre gli atleti che iniziano più tardi, tra i 15 e i 30 anni, hanno un incremento minore, di circa la metà, dell'altro gruppo (Krahl et al. 1994; Trinkaus, Churchill, e Ruff 1994; Ruff, Walker, e Trinkaus 1994; Jones et al. 1977; Currey 2002); la densità minerale presente nelle ossa delle braccia dominanti della popolazione atletica risultava maggiore rispetto a quella nelle ossa omologhe della popolazione non atletica (Liddleston et al. 1980).

Se la stimolazione legata all'attività muscolare ha un'azione di irrobustimento della struttura ossea, diminuendo i livelli abituali di stimolazioni si può innescare il processo opposto, caratterizzato da un riassorbimento osseo: nei mammiferi che per lungo tempo hanno perduto l'uso di muscoli e tendini (o che hanno perduto i nervi che tali mu-

scoli innervavano) si può arrivare alla perdita del 50% dell'osso interessato (Uthoff, Jaworski 1978; Uthoff, Sékaly, e Jaworski 1985; Jaworsky et al. 1980). Gli astronauti nello spazio, ambiente privo delle sollecitazioni meccaniche legate alla gravità, perdono massa ossea, come anche chi si trovi costretto all'immobilità per lungo tempo (Tilton et al. 1980; Jee et al. 1983; Robling et al. 2006); nel cranio la perdita della funzione dentale diminuisce il peso della mandibola del 50% (Carlsson, Pearson 1967; Israel 1973).

Gli effetti delle sollecitazioni meccaniche cambiano con l'età in relazione alla senescenza osteoblastica: negli adulti l'apposizione di osso in risposta alle stimolazioni tende a realizzarsi in modo decisamente minore o addirittura assente rispetto ai soggetti in crescita, e probabilmente le cause di questo fenomeno legato all'età sono da ricercarsi nel fatto che le cellule mesenchimali diminuiscono la loro capacità di differenziarsi in osteoblasti (Nishida et al. 1999), e che gli osteoblasti e gli osteociti diventano meno sensibili agli stimoli meccanici (Turner et al. 1995; Stanford et al. 2000; Donahue et al. 2001).

Di conseguenza durante la vita dell'uomo, come degli altri mammiferi, si ha la tendenza a raggiungere picchi di aumento di massa ossea in prossimità della fine del periodo di crescita, come risultato della combinazione di diversi fattori ambientali e genetici. Una volta terminata la crescita, forma e taglia ossea non possono cambiare di molto, ovverosia non possono mutare radicalmente l'architettura del tessuto nel suo insieme (Albanese 2006).

Anche la struttura e la forma dell'osso influenzano la natura delle deformazioni conseguenti alle forze applicate: la struttura è la caratteristica materiale dell'osso stesso ed è essenzialmente in funzione dell'istologia e del grado di mineralizzazione; la forma è la seconda proprietà che determina tridimensionalmente la quantità e il tipo di deformazione che si genera in un osso sottoposto a stress.

Poiché – come già sopra ricordato – la deformazione è in rapporto direttamente proporzionale alla forza esercitata e inversamente proporzionale all'area sulla quale viene applicata, ne consegue che maggiore è l'area sollecitata, minore sarà lo stress, e quindi la deformazione: un osso, messo in trazione o in compressione lungo il proprio asse, incrementa la sua sezione ortogonale alla forza, aumentando così l'area sulla quale le forze sono applicate e riducendo le deformazioni generate.

Il rimodellamento di un osso è il cambiamento morfologico dovuto alla crescita differenziata delle sue diverse parti, che si adattano al variare delle richieste funzionali provenienti anche dai tessuti molli: la crescita ossea viene regolata dalle stimolazioni meccaniche che le loro inserzioni producono sull'osso (Fig. 21).

Sotto l'influenza dei tessuti molli, le ossa mascellari ottimizzano il loro rapporto reciproco, la propria forma esterna e struttura interna in modo da coniugare resistenza leggerezza ed elasticità, utili per dissipare le forze masticatorie; ad esempio il fatto che il perimetro delle ossa alveolari inferiori sia minore di quello dell'arcata superiore consente il loro ottimale adattamento alla dinamica della masticazione (Fig. 22).

Nei mammiferi da un punto di vista morfologico la forma mandibolare è strettamente legata al comportamento alimentare, contrariamente al mascellare superiore la cui forma da un punto di vista funzionale non è esclusivamente dominata dal suo ruolo nell'alimentazione; i muscoli della masticazione originano sulla mandibola ma non sui mascellari superiori, inserendosi infatti sull'arcata zigomatica, nella regione pterigoidea e nella fossa temporale (Popowics, Herring 2006).

Anche per la struttura cranica dei mammiferi le nuove dinamiche muscolari portarono alla modificazione e allo sviluppo di specifiche aree di inserzione muscolare e di forme peculiari per numerose componenti ossee. L'azione dei muscoli masticatori e l'aspetto strutturale delle ossa del cranio, mirato alla dissipazione delle forze sviluppate, sono inestricabilmente intrecciati: in senso filogenetico i muscoli della masticazione sono co-adattati alla morfologia dentale con schemi motori specifici per le singole

Figura 21. Rilievi della corticale ossea nell'area di inserzione del muscolo pterigoideo interno: si noti il doppio forame di ingresso del nervo alveolare inferiore. Cranio 3781 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 22. Le frecce rosse indicano i processi alveolari, che accolgono le radici dentali e le strutture ossee a essi collegate, orientati in modo da dissipare efficacemente le potenti forze del morso e della masticazione. TC con beam (tomografia computerizzata a fascio conico) di reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

specie, e in senso ontogenetico influenzano la crescita del cranio (Herring 2007). La struttura craniale si sviluppa, macroscopicamente, come una serie di elementi interconnessi che dissipano reciprocamente e in modo efficace le sollecitazioni delle forze masticatorie; i punti di unione delle singole cellule sono i punti nei quali lo stress si concentra maggiormente. Ogni cella ossea si comporta nei tre piani dello spazio come una balestra che deformandosi ammortizza le tensioni, scaricandole nei gangli e distribuendole in tutto il volume osseo (Montemurro et al. 2019) (Fig. 23).

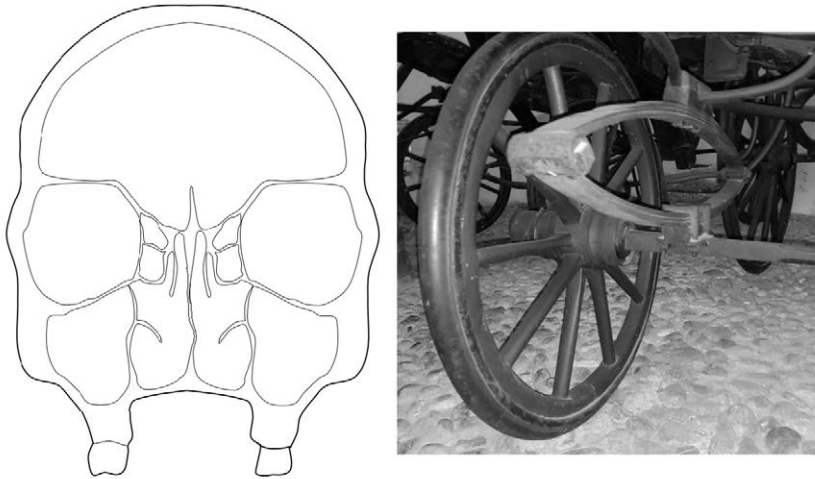


Figura 23. La pneumatizzazione delle ossa craniche consente loro di rispondere elasticamente alle intense sollecitazioni della muscolatura masticatoria, in modo che le pareti di ogni singola cavità ossea rispondano deformandosi in modo elastico: i punti ossei che connettono le diverse celle agiscono come i cardini di una balestra (come nella figura a destra) sui quali si scaricano e si dissipano le forze del morso e della masticazione.

Anche a livello microscopico ogni singola cella trabecolare delimitata dalle pareti ossee si comporta come una elastica sfera cava, capace con la sua deformazione di dissipare le forze trasmesse sulla superficie esterna (Fig. 24).

Poiché l'osso risponde in maniera dinamica alle sollecitazioni cui è sottoposto, la struttura di un reperto osseo ci può aiutare a capire il tipo di attività svolta dall'individuo quando era ancora in vita; l'osso risponde alle variazioni di carico meccanico alle quali è sottoposto, aggiungendo o togliendo materiale dove necessario per rendere la propria architettura il più possibile efficiente, resistente e leggera (Marchi 2016).

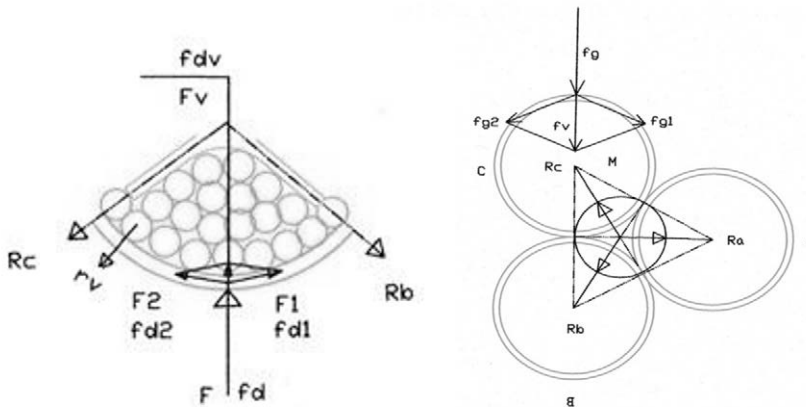


Figura 24. Lo stress della masticazione sollecita a pressoflessione le diverse camerature ossee, deformandole elasticamente con dilatazioni e compressioni che si scaricano nelle zone di transizione. Disegno dell'ingegner Vittoriano Mangini.

Fin dal 1700 nacque la consapevolezza che l'osso fosse un tessuto capace di adattarsi dinamicamente alle forze alle quali è sottoposto: Charles Bell (1774-1842), che descrisse il decorso del nervo facciale e la paralisi facciale detta «paralisi di Bell», affermava: «la minuta rete che costituisce la struttura interna dell'osso deve essere in relazione con le forze che agiscono su di esso». Jeffries Wyman (1814-1874) scrisse che le trabecole delle ossa che sostengono il corpo sono disposte o nella direzione del peso o in modo tale da sostenere le trabecole che si trovano in questa direzione, e pure che la direzione di queste trabecole in alcune ossa è tipicamente in relazione con la posizione eretta assunta naturalmente dall'uomo.

Il paleontologo Hermann von Meyer (1801-1869) nel 1850 studiò il femore umano nel suo collegamento al bacino: la testa del femore che supporta il peso del corpo e lo trasferisce fuori dal baricentro, ha molte trabecole curve che si incrociano tra loro in strati perfettamente allineati per sopportare le forze di trazione e compressione. Karl Cullman (1821-1881), ingegnere svizzero, dopo aver studiato il lavoro di von Meyer creò i modelli matematici della struttura del femore: notò che la struttura trabecolare era identica alle linee di tensione e compressione prodotte dal carico, a riprova che le trabecole si formano esattamente dove il sostegno è richiesto. Il lavoro di Cullman fu poi utilizzato dall'ingegner Gustave Eiffel per la progettazione dell'omonima torre, utilizzando una intelaiatura di borchie e travi a somiglianza delle trabecole della testa del femore, e con i quattro piloni di appoggio a sostenerne eccentricamente tutta la struttura.

Julius Wolff (1836-1902: direttore del reparto di chirurgia ortopedica del Policlinico dell'Università di Berlino, co-fondatore della società di chirurgia di Berlino, medico dell'esercito prussiano e Croce di Ferro 1864, 1866, 1870, 1871) sviluppò l'ipotesi dell'adattamento strutturale dell'osso alle stimolazioni statiche e dinamiche, con la sua tesi di dottorato sulla struttura ossea interna e le sue modificazioni in relazione ai carichi.

Le sue leggi, postulate alla fine dell'Ottocento, sono:

- 1<sup>a</sup> Legge di Wolff: *ogni variazione funzionale corrisponde a una variazione architetturale del tessuto.*
- 2<sup>a</sup> Legge di Wolff: *la distribuzione e l'orientamento delle trabecole ossee dell'osso spongioso si alterano dinamicamente al variare del carico esterno.*
- 3<sup>a</sup> Legge di Wolff: *l'aumento delle forze porta alla formazione di nuovo tessuto osseo, mentre la diminuzione e/o la mancanza di stimoli porta alla formazione di tessuto osteoide.*

Queste leggi furono integrate dai principi di Wilhelm Roux:

- Principio dell'adattamento funzionale: *ogni aumento di forza pressoria stimola la formazione di nuovo osso, la diminuzione causa un esaurimento della produzione di osso.*
- Principio del progetto di massimo minimo: *le strutture ottengono la massima resistenza con l'uso di minimo materiale.*

Questi enunciati, formulati alla fine dell'Ottocento, conservano a tutt'oggi la loro fondamentale correttezza; numerosi esperimenti sull'osso trabecolare mostrano come la struttura dell'osso si allinei secondo gli orientamenti compressivi descritti da Wolff (Woo et al. 1981; Cowin 1986), anche se non tutto il tessuto osseo si comporta allo stesso modo in relazione alle stimolazioni biomeccaniche esercitate dalle inserzioni muscolari.

Anzitutto si deve tener conto che i tassi di crescita e di rimodellamento osseo variano notevolmente nei diversi siti scheletrici; inoltre l'osso corticale è sensibile alla deformazione soprattutto prima della maturità sessuale, sia in termini di nuova crescita ossea che di percentuale di *turnover* (Pearson, Lieberman 2004). Nei luoghi, poi, dove

la forma o la protezione sono di primaria importanza l'architettura del tessuto osseo sarà raggiunta mediante la crescita sotto controllo genetico diretto; mentre nei luoghi in cui è importante la resistenza al carico ripetitivo (come le ossa mascellari) solo la forma generale sarà raggiunta come risultato della crescita programmata geneticamente: le caratteristiche rimanenti saranno il risultato di un adattamento funzionale. Questo meccanismo garantisce che in determinate zone l'architettura ossea venga modellata e rimodellata fino a che le stimolazioni prevalenti – se corrette – corrispondano a quelle geneticamente stabilite per quella struttura (Lanyon 1987).

Ogni regione di ciascun elemento osseo è 'geneticamente programmata' per accettare come normale una determinata quantità di stress ciclico e la deviazione da questo ambiente di tensione ottimale stimola variazioni nel suo equilibrio omeostatico, con conseguente aumento o riduzione della sua massa (Rubin, Lanyon 1987). La frequenza della sollecitazione è importante perché le cellule ossee sottoposte a carico si saturano rapidamente di cataboliti e il pieno potenziale osteogenico viene poi raggiunto solo dopo un'esposizione breve a questo stimolo; carichi moderati e intermittenti determinano una risposta di crescita maggiore – come già rilevato – rispetto a una singola stimolazione con una forza più intensa. Come abbiamo visto, nei vertebrati il picco di deformazione sulla superficie periostale che si ha durante una vigorosa attività fisica – come la corsa, il volo o la masticazione di cibi consistenti – è tra lo 0,2 e lo 0,3%: questa soglia suggerisce che la crescita ossea avvenga attorno a questi livelli di deformazione (Rubin 1984; Bienwener 1991).

Il tessuto osseo è sempre in equilibrio tra processi di deposizione e di riassorbimento che avvengono anche in funzione dell'intensità e della direzione delle sollecitazioni meccaniche che si scaricano su di esso: a tal proposito abbiamo già potuto citare (Uthoff, Jaworski 1978; Uthoff, Sékaly, e Jaworski 1985; Jaworski 1980) autori che attestano che in certe condizioni (mammiferi che hanno perduto per un lungo periodo l'uso di muscoli e tendini, o che abbiano perduto i nervi a tali muscoli connessi) si possa avere una perdita fino al 50% dell'osso interessato.

Il cranio si distingue dalle altre parti dello scheletro per la sua costruzione composta, un insieme di elementi ossei morfologicamente molto diversi, che come un complesso puzzle sono uniti da particolari elementi di connessione – le suture – che dissipano la trasmissione degli stress al suo interno: le suture presentano livelli di sollecitazione molto più alti rispetto alle ossa adiacenti e durante la masticazione le contrazioni muscolari asimmetriche locali determinano torsioni tra le diverse ossa della scatola cranica. Tutte le suture hanno mostrato una tensione durante la chiusura dei mascellari e per questo i crani dovrebbero essere analizzati come complessi di parti indipendenti, piuttosto che come strutture solide (Herring, Teng 2000): ogni osso cranico funziona in un ambiente di deformazione unico, con le suture che servono per redistribuire il carico (Herring et al. 1996) (Fig. 25).

Questo quadro generale di adattabilità morfofunzionale ovviamente riguarda anche le ossa del distretto maxillo-facciale. Le ossa maxillo-facciali e quelle timpaniche crescono dopo la nascita, primariamente in risposta a stimoli biomeccanici. In risposta alle nuove esigenze funzionali poste dalla masticazione e sotto la loro pressione, l'architettura ossea del cranio si adattò e si modificò in modo da essere di supporto ai muscoli della nuova funzione masticatoria e da poter efficacemente dissipare le forze da questa prodotte: si formarono nuove superfici in modo da creare nuove aree di inserzione muscolare.

Sebbene già i pesci primitivi dotati di mandibola possedessero crani ben ossificati, la predominante tendenza evolutiva ha portato verso un aumento della flessibilità e della mobilità indipendente tra le varie componenti craniche; fra i vertebrati viventi un

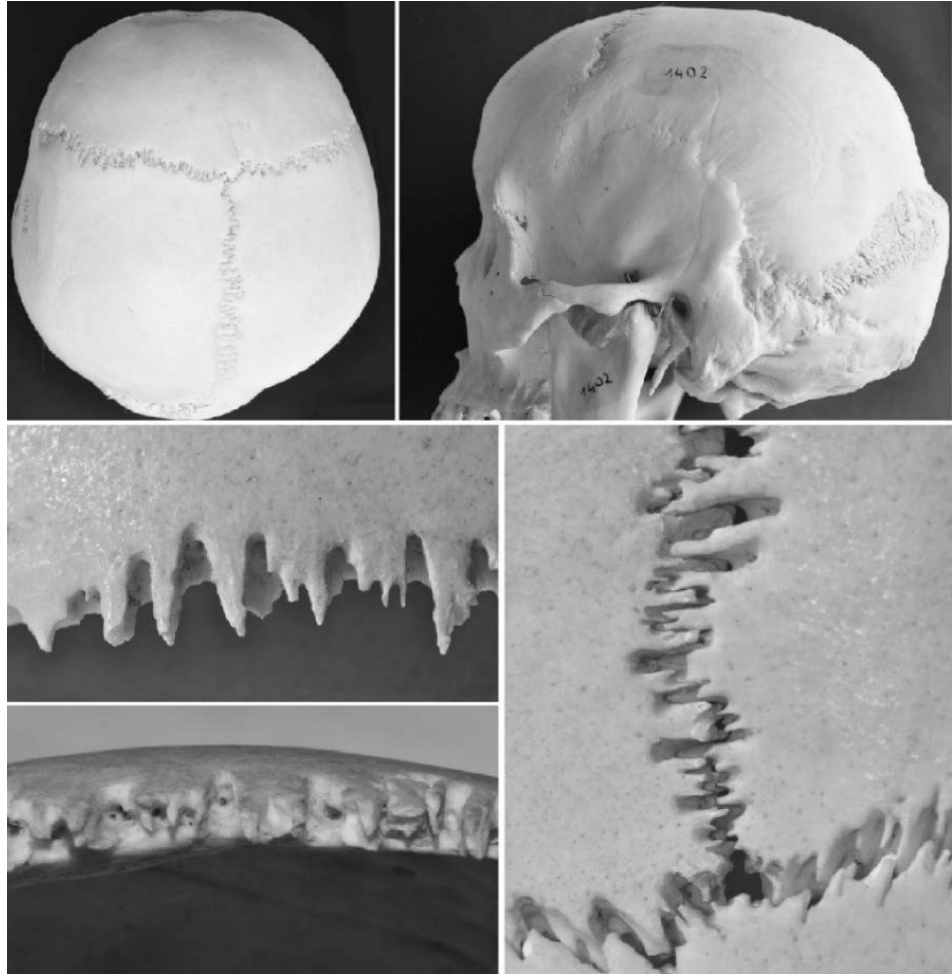


Figura 25. Le ossa craniche formano un insieme di singole unità interconnesse attraverso giunzioni in grado di dissipare sollecitazioni sul cranio. Reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

certo grado di mobilità tra le diverse parti del cranio è la regola e crani rigidi si trovano solo in nicchie specializzate che sottopongono la testa a forti sollecitazioni. L'intramobilità cranica era presente nei primi terapsidi e si ridusse nei cinodonti, progenitori dei mammiferi arcaici; mentre tutti i mammiferi non arcaici presentano teschi più solidi e strettamente suturati pur essendo comunque elastici, frazionati e adattati a resistere alle intense sollecitazioni della masticazione. Non esiste un 'modello generale' di deformazione del cranio sottoposto a sforzo, perché le diverse regioni craniali sono distorte in modo differenziato dai carichi muscolari diversi. I crani dovrebbero essere analizzati – dicevamo – come complessi di parti indipendenti e non tanto come strutture solide (Herring, Teng 2000), e la differenza tra i crani 'rigidi' dei mammiferi e quelli 'flessibili' degli altri vertebrati sembra più quantitativa che qualitativa (Herring et al. 2001).

Il cranio dei vertebrati è quindi una struttura ossea complessa e composta, che deve proteggere il sistema nervoso centrale (SNC) e gli organi di vista udito e olfatto dalle forze esterne e da quelle interne, generate dall'attività di alimentazione; il cranio dei mammiferi suggerisce che i muscoli masticatori funzionano anche da muscoli posturali, resistendo attivamente ai movimenti interni del cranio e al contempo contribuendo a isolare la scatola cranica e le sue articolazioni dalle forze generate (Wilken et al. 2019). Il cranio si distingue dalle altre parti dello scheletro per la sua costruzione fra-



zionata, con le suture che modificano la trasmissione degli stress; durante la chiusura dei mascellari le suture presentano livelli di stress molto più alti rispetto alle componenti ossee adiacenti, e l'azione muscolare asimmetrica della masticazione monolaterale tipica dei mammiferi determina effetti torcenti della scatola cranica stimolando maggiormente lo stress osseo.

Le ossa maxillo-facciali in generale, e i mascellari in particolare, posseggono una struttura e un orientamento specifici in modo da poter dissipare al meglio gli sforzi imposti dalla masticazione; queste ossa nel corso della vita di un individuo presentano un'elevata plasticità adattativa, mostrano cioè la capacità di un organismo di rispondere durante la sua ontogenesi alle condizioni ambientali (Gotthard, Nylin 1995).

Lo 'eustress' (stress con effetto positivo) indotto dalla masticazione produce influenze a breve e a lungo termine, intervenendo nello sviluppo postnatale dei tessuti orali a seconda della variazione dei modelli di masticazione (Ravosa 2008). L'alimentazione svolge fin dalla più tenera età un ruolo importante per la crescita dei mascellari: alla nascita l'allattamento al seno è un potente propulsore funzionale per stimolare la crescita, in particolare della mandibola: quando poi erompono gli incisivi decidui inizia la funzione 'presa/morso', e con la comparsa di molari decidui viene stabilita la relazione di intercuspidação con lo sviluppo della masticazione. Anche nella dentizione decidua la masticazione crea una indispensabile stimolazione dei processi di crescita e, se gli stimoli sono insufficienti, i mascellari non si svilupperanno correttamente, con conseguente riduzione dello spazio a disposizione per la corretta eruzione dei denti permanenti e inevitabili adattamenti della loro posizione in arcata (Fig. 26).



Figura 26. Affollamento dentale, morso coperto, laterodeviazione mandibolare sinistra, morso incrociato destro: alterazioni occlusali conseguenti ad alterazioni di sviluppo delle basi ossee mascellari.

Le terapie ortodontiche possono essere avviate precocemente e dovranno essere mirate non solo a un recupero morfologico ma anche e soprattutto a un recupero funzionale, ristabilendo a fine trattamento una fisiologica masticazione monolaterale alternata, che potrà esplicare la sua azione efficacemente grazie anche a un limitato consumo di alimenti morbidi e poco consistenti (Limme 2002).

La plasticità fenotipica di sviluppo, ovvero la capacità di reagire alle influenze esterne, è una caratteristica che consente all'osso di adattarsi all'ambiente meccanico nel quale si trova (Moss 1962); le ossa mascellari non differiscono in questo e la loro crescita è anche conseguenza di un adattamento agli stimoli funzionali, in special modo a quelli provenienti dalla masticazione (Carlson 1985; 1999; Aung et al. 2021). Le stimolazioni biomeccaniche a cui le ossa mascellari sono sottoposte derivano essenzialmente dalle forze sviluppate dall'azione della muscolatura masticatoria, della lingua e dei muscoli cosiddetti mimici; variazioni nello schema oclusale si ripercuotono sulle stimolazioni che l'osso riceve sia attraverso il parodonto sia attraverso le inserzioni muscolari (Choi et al. 2012) (Fig. 27).



Figura 27. Modificazioni adattative dell'osso alveolare che sostiene il gruppo incisivo e i canini superiori in relazione alle intense sollecitazioni determinate da un marcato morso profondo: si notino le protuberanze ossee della corticale vestibolare a sostegno delle radici dentali.

Non solo nell'uomo ma in tutta la classe dei mammiferi l'alimentazione è l'attività basilare che ha rimodellato la dentatura, la struttura ossea facciale e la sua muscolatura (Mallegni 2001) con una diretta dipendenza fra attività masticatoria e dieta (Kiliaridis, Engström, e Thilander 1988; He 2004; Beecher, Corruccini 1981; He 2004b; Corruccini 1984). Ogni variazione dei rapporti oclusali determina variazioni strutturali macroscopiche e microscopiche dell'osso alveolare dei mascellari (Lorenzon 2010), regolando molti aspetti della crescita ossea, come struttura dimensioni e morfologia (Bresin, Johansson, e Kiliaridis 1994; Kiliaridis et al. 1996).

Le forze muscolari che si sviluppano durante la masticazione sono regolate da un insieme di recettori muscolo-articolari e parodontali; questi ultimi presentano diverse sensibilità a seconda delle loro tipologie: i denti posteriori sono meno sensibili a carichi di bassa intensità rispetto agli anteriori, ma comunque ogni dente agisce come un sensore che durante ciascun ciclo masticatorio fornisce istante per istante informazioni sulle proprietà meccaniche del cibo, modulando le forze muscolari (Johnsen, Trulsson 2005).

Soltanto alcune componenti ossee, sottoposte a livelli di deformazione che superino una *range* di 'distorsione ambientale' ottimale, sono in grado di reagire plasticamente, con un adattamento e il conseguente aumento o diminuzione della massa ossea (Rubin, Lanyon 1987). In altre componenti dello scheletro invece è come se l'osso fosse

‘geneticamente programmato’ per accettare come ‘normali’ le sollecitazioni intermittenti rimanendo sostanzialmente stabile.

Lo scheletro è costituito da una serie di elementi caratterizzati da diverse funzioni: nelle zone dove sarà necessaria la resistenza al carico ripetitivo la forma sarà raggiunta essenzialmente come risultato della crescita dell’osso sotto controllo genetico; nelle porzioni ossee dove maggiormente importanti sono le caratteristiche morfologiche finali, la forma sarà il risultato anche di un adattamento alle esigenze funzionali individuali. Considerando l’osso mandibolare, è costituito da diverse componenti che sottostanno a un rimodellamento legato alla funzione (come i processi alveolari, condilari, coronoidi e angolari); ad esempio, in un embrione di topo, il condilo mandibolare non riesce a formarsi in assenza del muscolo pterigoideo esterno (Herring, Lakars 1982). Un’altra parte dell’osso mandibolare invece non è soggetta a riassorbimento anche in caso di grave atrofia: in caso di edentulia il riassorbimento avviene a carico del processo alveolare, mentre la porzione basale rimane relativamente intatta (Klemetti 1996; Cawood, Howell 1988) ‘a protezione’ del decorso del nervo alveolare inferiore e per mantenere le aree di inserzione della muscolatura linguale e sovraioidea.

### 2.3.2 Si struttura l’ATM e la catena ossiculare dell’orecchio medio

L’ATM e l’orecchio medio sono due distretti anatomici che non solo sono contigui, ma intessono anche stretti rapporti evolutivi, embriologici, anatomici e funzionali. L’evoluzione dell’orecchio medio e dell’ATM sono stati passi chiave nell’evoluzione dei mammiferi; lo studio del loro rapporto costituisce anche un grande esempio di come l’anatomia comparata classica, la paleontologia e la biologia dello sviluppo si siano incontrate per ricostruire come sia stata possibile questa straordinaria trasformazione dell’articolazione temporo-mandibolare negli ossicini dell’orecchio (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013).

L’ATM caratterizza la classe dei mammiferi e li separa dagli altri vertebrati (Rashed 2015), possedendo una struttura e delle funzioni uniche: è costituita da un gruppo di componenti anatomiche che formano una cerniera scorrevole, responsabile del movimento della mandibola durante la masticazione (Porto et al. 2010).

Nei mammiferi con lo sviluppo di una nuova ATM due porzioni dell’osso mandibolare rettiliano – l’osso quadrato e quello articolare – vengono reclutate tramite un fenomeno di *exaptation* (Gould, Vrba 1982) per assolvere a un’altra funzione, e trasferite nel distretto contiguo a contribuire alla formazione dell’orecchio medio (Maier, Ruf 2016).

L’avvento di una doppia articolazione è direttamente collegato a un cambiamento nella forma del dente e nella modalità di masticazione: la necessità di ridurre in piccolissime particelle il cibo introdotto nel canale alimentare rese necessaria una profonda modifica dell’articolazione tra cranio e mandibola. L’articolazione cranio-mandibolare dei vertebrati non mammiferi tra l’osso quadrato e quello articolare fu sostituita da una nuova articolazione e queste due ossa si spostarono superiormente e all’indietro andando a formare le due nuove ossa nell’orecchio medio dei mammiferi, il martello e l’incudine (Benton 2000; Anthwal, Joshi, e Tucker 2013).

Nei rettili l’articolazione tra la mandibola e il cranio è data dal rapporto tra l’osso articolare della mandibola e l’osso quadrato del cranio (Fig. 28).

Entrambe queste ossa hanno un ruolo nell’udito rettiliano, interagendo con la staffa: tutti i rettili e gli uccelli hanno nell’orecchio medio un solo ossicino detto staffa o columella.

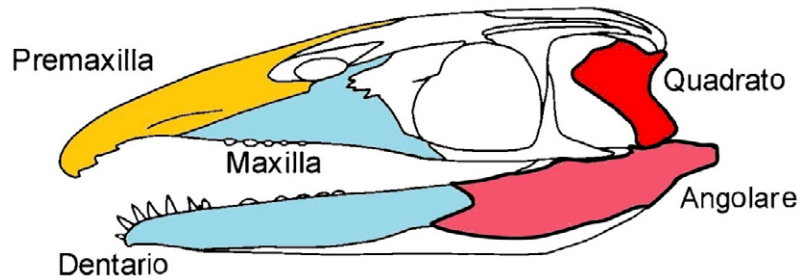
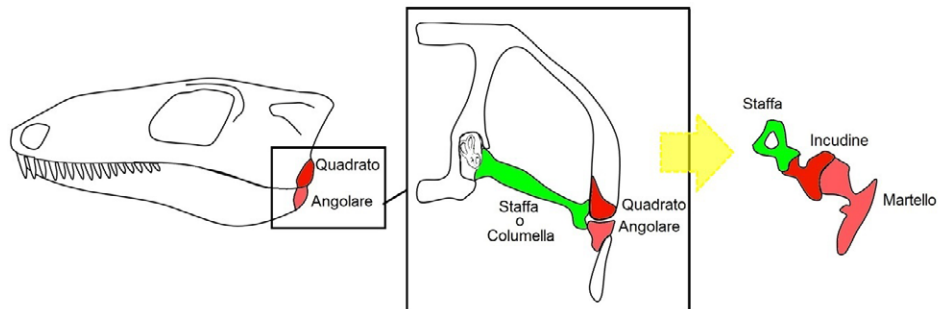


Figura 28. Articolazione rettiliana tra il cranio e il mascellare inferiore: la rappresentazione è semplificata comprendendo l'osso articolare nella schematizzazione dell'osso angolare.

Il martello e l'incudine, le due nuove ossa dell'orecchio dei mammiferi, sono omologhe all'osso quadrato e all'osso articolare, e l'inglobamento dell'articolazione mandibolare rettiliana nell'orecchio medio dei mammiferi è stato possibile solo con l'evoluzione di un nuovo modo di articolare dei mascellari; questo rimaneggiamento comportò anche lo sviluppo di due compartimenti articolari separati (Maier, Ruf 2016). Staffa incudine e martello dell'orecchio medio sono una delle caratteristiche principali dei mammiferi e sono strettamente connessi con l'evoluzione di una nuova articolazione mandibolare: le due strutture si sono evolute insieme caratterizzando il cranio mammaliano (Fig. 29).

Figura 29.  
Articolazione rettiliana tra cranio, mascellare inferiore e staffa, e la sua trasformazione evolutiva nella catena ossiculare dell'orecchio medio dei mammiferi.



Nella formazione embriologica dell'orecchio medio dei mammiferi il passo fondamentale è stata la rottura della cartilagine di Meckel che permise la formazione di martello e incudine, rimuovendo la connessione tra mandibola e orecchio medio e separando funzionalmente gli apparati deputati all'alimentazione da quelli dell'udito (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013; Anthwal et al. 2017).

La formazione di una doppia articolazione ha avuto il vantaggio di fornire resistenza contro le forze prodotte da nuove forme dentali, che avrebbero introdotto movimenti di torsione della mandibola, potenzialmente lesivi (Kermack 1972; Hylander, Crompton 1986; Kemp 2005). La separazione dell'articolazione mandibolo-cranica dall'orecchio medio ha permesso ai mammiferi di amplificare, rispetto ai rettili, non solo la gamma dei movimenti mandibolari ma anche lo spettro di frequenze percepibili (Heffner, Heffner 2018).

Nei tupaidi (un tempo inseriti tra i primati), nei lemuroidei, nei tarsioidei e nelle scimmie antropomorfe l'anello timpanico sul quale è tesa la membrana del timpano deriva evolutivamente dall'osso angolare della mandibola rettiliana. Nelle forme più

arcaiche è rappresentato da un anello incompleto, che poi si forma e si approfondisce per formare il meato acustico esterno.

Il percorso evolutivo e lo sviluppo embriologico delle porzioni anatomiche che separano l'ATM dall'orecchio medio rendono più chiara la presenza delle connessioni che esistono tra questi due distretti nei primati antropomorfi e nell'uomo. Proprio a questa contiguità è da imputare l'esistenza di patologie di confine che possono coinvolgere entrambe le strutture (Isberg et al. 1986; Myers 1988; Loughner et al. 1989; Ren, Isberg 1995; Williamson 1990; Riga et al. 2010) (Fig. 30).



Figura 30. Meato acustico e condilo mandibolare: all'interno del meato acustico si nota il martello con il manubrio e il processo laterale. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Clinicamente gran parte dei disturbi di questa zona sono da ricondurre a un arretramento del condilo nella fossa che produce una inevitabile compressione dei volumi retrodiscali, poco adatti anatomicamente e istologicamente a sopportare forze compressive. Questa situazione è frequentemente causata da una diminuzione della dimensione verticale dell'occlusione, prodotta o dalla perdita dei denti posteriori o da 'seconde classi' accentuate o da uno 'sbarramento funzionale' anteriore determinato ad esempio da un morso profondo. Sulla presenza di un *overbite* disfunzionale, ovvero di una eccessiva sovrapposizione degli incisivi superiori rispetto agli inferiori che determini un'alterazione delle guide funzionali, sarebbe opportuno oggi intraprendere una riflessione: la sempre maggior diffusione di ricostruzioni dei settori anteriori, tramite la realizzazione di faccette estetiche, andrebbe eseguita inserendo sempre e preventivamente una valutazione dei corretti movimenti mandibolari sul piano orizzontale, e su come questi possano essere modificati dalle ricostruzioni estetiche.

### 2.3.3 Si forma il palato osseo

Il palato è una struttura che nei vertebrati tende a separare, in modo variabile, le fosse nasali dal cavo orale: si suddivide in un palato primario – che è costituito dalla premaxilla – posto davanti agli incisivi e originato dal processo fronto-nasale, e in un palato secondario che si estende dal forame incisivo fino all'ugola e che in tutti i vertebrati si presenta come escrescenze bilaterali che originano dai due processi mascellari e palatini.

Nei pesci ossei l'osso palatino è solo una lamina posta sul margine più interno dell'osso mascellare e in gran parte dei rettili e degli uccelli ha origine da due pieghe laterali longitudinali che non si fondono tra loro, determinando così una palatoschisi fisiologica e una volta che è suscettibile a diversi gradi di sviluppo: poco formata nei sauri e nei serpenti, si estende nelle tartarughe, e nella maggior parte degli anfibii costituisce solamente una sbarra posta tra il vomere e la mascella, arrivando poi al massimo sviluppo nei coccodrilli nei quali si estende fino alla faringe (Ferguson 1988). Risulta degno di nota che, fra i vari ordini di rettili, proprio nei coccodrilli il palato secondario raggiunga tale massimo sviluppo, e che proprio loro siano tra i pochissimi vertebrati non mammiferi a possedere radici dentali, strutture che sono una inequivocabile risposta strutturale a intensissime forze del morso. Infatti la presenza della volta palatina e delle radici dei denti – strutture anatomiche che caratterizzano i mammiferi e che in questa classe si sono sviluppate per assorbire al meglio le forze masticatorie – è apparentemente incongrua dato che i coccodrilli non masticano; questi rettili però attuano tecniche predatorie particolarmente violente, durante le quali si sviluppano forze molto intense che richiedono una loro efficace dissipazione all'interno delle strutture craniche e dentali; nei coccodrilli la chiave di lettura di queste due strutture anatomiche è proprio la necessità di resistere alle fortissime sollecitazioni del potente morso.

Il palato secondario contribuisce in modo significativo ad aumentare la rigidità e la resistenza nei confronti degli stress generati dalla masticazione (Thomason, Russell 1986): appare per la prima volta negli antenati dei mammiferi circa 250 milioni di anni fa, rafforzando il cranio e permettendo di dissipare le maggiori forze torcenti dei potenti muscoli adduttori (Wall, Smith 2001; Liem et al. 2001; Thomason, Russell 1986), dividendo inoltre la bocca dalla cavità nasale; questa separazione contribuì anche al miglioramento del passaggio dell'aria, del sistema olfattivo, della suzione del latte per i neonati, e della formazione strutturale della dentizione (Maier, Van der Heever, e Durand 1996; Hildebrand, Goslow, e Hildebrand 1995). Inoltre il palato secondario permetteva all'aria di entrare nei polmoni senza passare necessariamente dal cavo orale, in modo da poter masticare e respirare contemporaneamente; ciò consentiva durante la masticazione di separare il passaggio dell'aria da quello del cibo, prevenendo il soffocamento e rendendo più facile il formarsi dell'iniziale depressione faringea della deglutizione (Ungar 2017). Nei mammiferi il palato primario, o premaxilla, si continua in una volta costituita da due lamine orizzontali, le ossa mascellari e palatine, che si fondono l'una con l'altra fino a delimitare posteriormente le coane. Il palato molle, non sostenuto da tessuto osseo, si diparte posteriormente dal palato duro, mantenendo ulteriormente separata la cavità orale da quella nasale e rendendo più semplice il passaggio dell'aria durante la masticazione.

Le ossa che formano il palato contribuiscono a costituire il massiccio facciale ed è evidente la loro omologia, ovvero la corrispondenza filogenetica, in categorie tassonomiche di animali diverse: nella maggior parte degli amnioti la premaxilla è sem-

pre l'osso più prossimale, il mascellare si trova in una posizione intermedia e l'osso palatino è il più distale, e tali ossa sono unite da suture che immobilizzano il blocco mascellare superiore (Richman, Buchtová, e Boughner 2006) (Fig. 31).

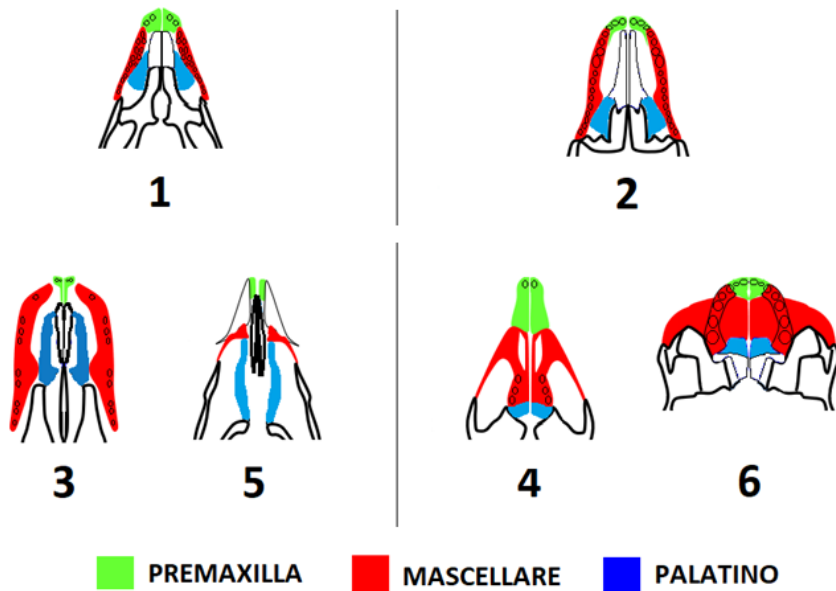


Figura 31. Moduli ossei che compongono il palato nei vertebrati amnioti. 1: Sauroside arcaico progenitore della linea evolutiva dei rettili; 2: Sinapside arcaico progenitore della linea evolutiva dei mammiferi; 3: Pitone; 4: Topo; 5: Gallo; 6: Uomo. La suddivisione delle componenti ossee del blocco mascellare superiore presenta un elevato grado di omologia: si noti come la premaxilla sia anche nell'uomo una componente ossea distinta, che affonda la sua origine e i meccanismi del suo sviluppo nei vertebrati pre-mammiferi.

Nei vertebrati l'evoluzione filogenetica dei mascellari conserva, seppur modificandosi, costanti moduli di sviluppo, e anche nell'uomo moderno non vi sono stati rilevanti cambiamenti evolutivi nell'integrazione di queste strutture nel massiccio facciale. La regione centrale della faccia – come tipicamente definita dagli antropologi – è costituita quasi interamente dalle ossa del mascellare superiore, e ciò si riflette nella composizione del palato, che consiste di tre distinti elementi ossei: la premaxilla anteriormente, le ossa mascellari in posizione centrale e posteriormente le ossa palatine.

Negli ominidi la variazione della premaxilla è stata a lungo identificata come una caratteristica distintiva dell'anatomia medio-facciale, con la premaxilla formata sempre da un modulo osseo indipendente. Nelle australopithecine la modularità del palato sembra essere stata un elemento chiave nella variazione fenotipica, favorendo i diversi adattamenti dietetici imposti dalla pressione ambientale: lo sviluppo indipendente dei moduli palatali può appunto aver facilitato tali adattamenti dietetici, contribuendo così alla 'radiazione precoce' degli ominidi; in particolare, la modularità del palato può aver influito nella retrazione del blocco facciale superiore rispetto al resto del cranio (Villmoare et al. 2014).

L'intero scheletro facciale deriva da cellule della cresta neurale (Jugessur, Farlie e Kilpatrick 2009) e anche in *Homo sapiens* durante lo sviluppo embrionico i mascellari originano da elementi distinti. Attorno alla quarta settimana di vita intrauterina, tra il rigonfiamento craniale che darà origine alla testa e la bozza cardiaca, compaiono i quattro archi branchiali; il primo arco è formato da due rigonfiamenti laterali, e suc-

cessivamente i due rigonfiamenti si sdoppiano in due tubercoli, uno superiore e uno inferiore. Dal tubercolo superiore originano i processi laterali del mascellare mentre dal tubercolo inferiore originano i processi mandibolari, che crescono rapidamente verso la linea mediana dove si incontreranno formando l'arco mandibolare. Il mascellare superiore si forma quindi dall'unione di tre distinte componenti: il tubercolo mascellare destro, il tubercolo mascellare sinistro e un processo fronto-nasale che si riuniranno a livello dei canini (Fig. 32).

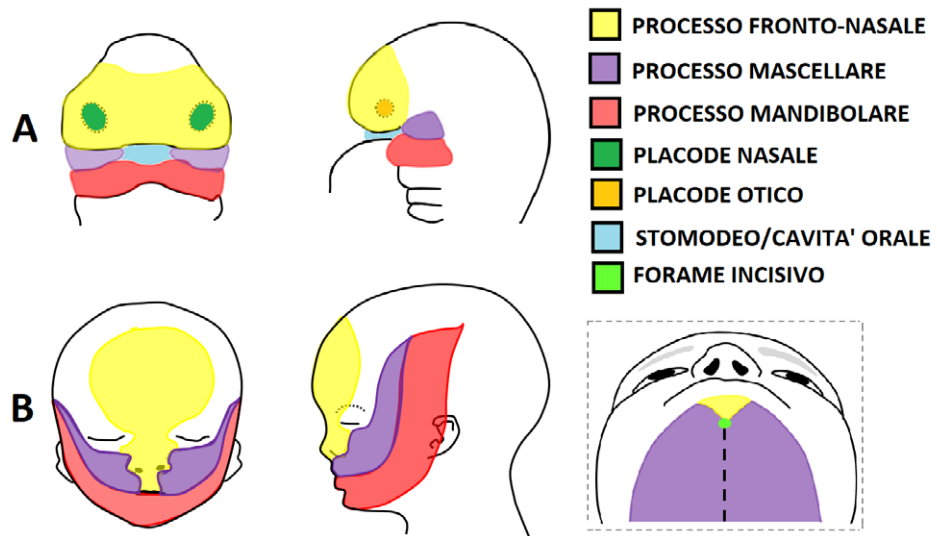


Figura 32. Origine embrionale dei mascellari; prospettive frontale e laterale della testa fetale. A: 4<sup>a</sup> settimana; B: 14<sup>a</sup> settimana.

Evolutivamente le dimensioni dei denti anteriori possono essere considerate come un fattore importante che ha influenzato la dimensione della premaxilla, attraverso adattamenti atti a selezionare un modulo pre-mascellare più piccolo per contenere una dentatura anteriore ridotta. Va notato non solo che i mascellari superiori sono formati da diverse componenti ossee con un'origine embrionale distinta, ma anche che la mandibola è formata da due parti uguali e separate sia filogeneticamente che ontogeneticamente, parti che si sviluppano singolarmente e si incontrano a livello sinfisario (Fig. 33, 34). Le suddette componenti ossee dei mascellari sono dotate di una propria innervazione e di una propria vascolarizzazione: ognuna di esse è in grado di modulare indipendentemente il proprio sviluppo in relazione alle forze generate dalla masticazione.

L'omeostasi ossea è coordinata da diversi fattori sia locali che sistemici, tra i quali funge da importante regolatore la stimolazione meccanica; il tessuto osseo non è solo un trasmettitore meccanico, ma anche un recettore del sistema neurale sotto carico meccanico (Qiao et al. 2019).

Lo scheletro è ben innervato, ma solo recentemente le funzioni di questa complessa rete ossea sono cominciate a divenire note: il sistema nervoso periferico è coinvolto attivamente nell'osteogenesi e nel rimodellamento osseo, svolgendo localmente, mediante numerosi neurotrasmettitori, un'azione indispensabile per il metabolismo osseo. Questa influenza si manifesta attraverso la regolazione dei processi anabolici e catabolici dell'osso sia nella fase di sviluppo embrionale, sia nel rimodellamento durante la



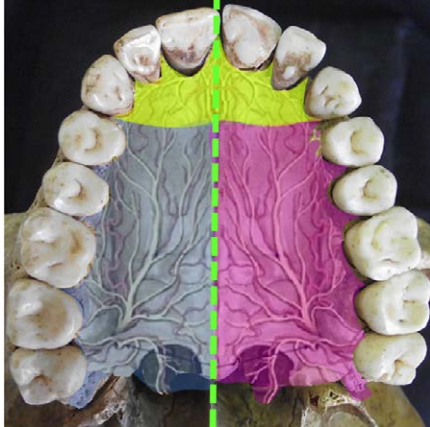


Figura 33. La premaxilla è innervata dal nervo nasopalatino (giallo), che innerva la parte anteriore del palato duro e il parodonto linguale dei denti anteriori; mentre il restante palato è innervato dal nervo palatino maggiore (viola, grigio), che innerva anche il parodonto linguale dei premolari e dei molari.

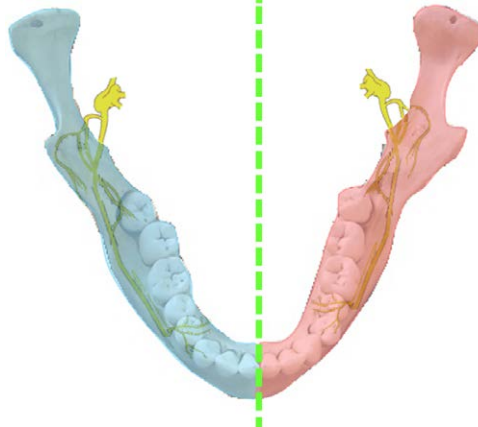


Figura 34. Le due emimandibole – separate nella maggior parte dei mammiferi – si sviluppano a livello embrionale da due distinti processi, che nell'uomo si fondono a livello della sinfisi.

vita adulta (Grassel 2014; Heffner, Genetos, e Christiansen 2017). Come in altre parti del corpo anche nell'osso l'innervazione sensoriale serve per rilevare e rispondere a diversi stimoli tra i quali il carico meccanico, regolando le funzioni autonome proprie del tessuto, incluso il rimodellamento omeostatico.

Le fibre nervose si trovano più frequentemente nell'osso metabolicamente attivo: infatti l'innervazione è maggiore nel periostio e nel midollo, mentre nell'osso mineralizzato sono presenti relativamente poche fibre; le fibre aumentano perifericamente alle superfici di attivo rimodellamento, e fibre nervose sia sensoriali che autonome sono state evidenziate attorno ai vasi periostali, nei canali di Volkmann, nel midollo osseo, nella giunzione osteocondrale della cartilagine di accrescimento e nell'attacco della membrana sinoviale. Sulla superficie dell'osso i nervi periostali sono più numerosi all'epifisi che nella regione centrale (García-Castellano, Díaz-Herrera, e Morcuende 2000).

Nei processi di crescita dello scheletro l'innervazione dei corpi ossei in via di sviluppo si verifica in parallelo con una sua crescente mineralizzazione (Sisask et al. 2013), e durante lo sviluppo embrionale l'innervazione dell'osso si verifica pressoché contemporaneamente all'ossificazione endocondrale; il sistema nervoso simpatico stimola il riassorbimento osseo e dunque influisce negativamente sulla formazione di nuovo osso, mentre l'attività del sistema nervoso parasimpatico inibisce il riassorbimento, il che si traduce in un accumulo di massa ossea. Dopo la nascita la densità delle fibre nervose nell'osso continua ad aumentare, in coincidenza con il rimodellamento dello sviluppo; l'invecchiamento riduce la presenza delle fibre nervose e la loro organizzazione (Tomlinson et al. 2020).

Durante l'osteogenesi la forma dell'osso è determinata da più fattori che interagiscono tra loro e tra questi, nel caso delle ossa mascellari, vi sono le forze esercitate dai muscoli masticatori (Richman, Buchtová, e Boughner 2006). L'attività metabolica delle ossa mascellari è molto legata alle stimolazioni biomeccaniche della masticazione e, come abbiamo veduto, risulta mediata dall'innervazione; tale concomitanza di fattori

spiegherebbe nei mascellari la differenziazione topografica della crescita descritta da Pedro Planas nelle sue leggi di sviluppo (Planas 1994) (Fig. 35): ad esempio una masticazione monolaterale non alternata determinerà un'asimmetria della stimolazione di crescita tra il lato destro e il lato sinistro a causa di un sviluppo differenziato delle diverse componenti che costituiscono la struttura ossea dell'apparato stomatognatico.

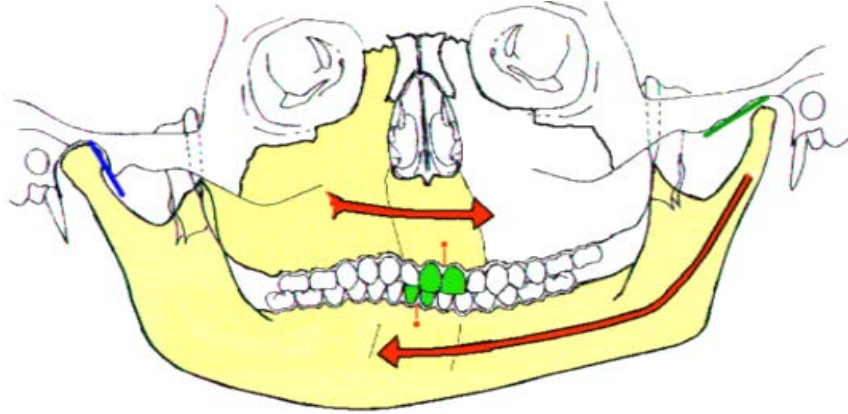


Figura 35. Sviluppo asimmetrico delle ossa mascellari legato a una masticazione monolaterale. Disegno tratto da *“Evoluzione del rapporto dinamico funzionale tra occlusione e ATM”*, S. Dettori, A. Confaloni, 2001.

La natura funzionale o adattativa di una struttura o di un sistema si manifesta con la sua plasticità fenotipica, fonte significativa di variazione morfologica nelle popolazioni; tra i mammiferi la plasticità rispetto al carico differenziale degli elementi masticatori, in particolare del corpo mandibolare e dell'articolazione temporo-mandibolare, è ben documentata.

Durante la vita di un individuo le dimensioni esterne delle ossa mascellari, lo spessore dell'osso corticale, la densità trabecolare e la composizione della cartilagine degli elementi mandibolari non dentali sono influenzati in modo significativo dalla variazione dei picchi di forza masticatori e/o dai carichi ciclici, e i moduli ossei mostrano modelli di plasticità simili a quelli osservati nei tessuti e nelle strutture postcraniche.

Anche la morfologia del palato osseo (che, interposto tra le file dei denti mascellari, separa la cavità orale da quella nasale) è in funzione della resistenza nei confronti delle forze del morso e della masticazione post-canina: pertanto la sua morfologia riflette le esigenze funzionali di resistenza alle forze meccaniche (Menegaz et al. 2009) (Fig. 36).

#### 2.3.4 Si struttura l'arcata zigomatica

La suddivisione dei cambiamenti delle varie componenti del distretto maxillo-facciale può essere utile da un punto di vista descrittivo, ma bisogna sempre tener presente che le modificazioni strutturali di tale distretto non avvennero indipendentemente le une dalle altre, ma si influenzarono reciprocamente. Il mutamento di un carattere influenza poi il cambiamento di tutti gli altri ai quali è funzionalmente collegato, che a loro volta condizionano il primo: l'evoluzione dei diversi caratteri di un distretto anatomico avviene comunque 'coralmente' sotto l'impulso incrociato dei reciproci condizionamenti. Già precedentemente all'avvento dei mammiferi in alcune linee evolutive rettilomorfe si creò nel cranio una fenestratura temporale legata alla modificazione dei muscoli adduttori (Liem et al. 2001). I rettili più antichi, gli anapsidi, avevano un cranio compatto

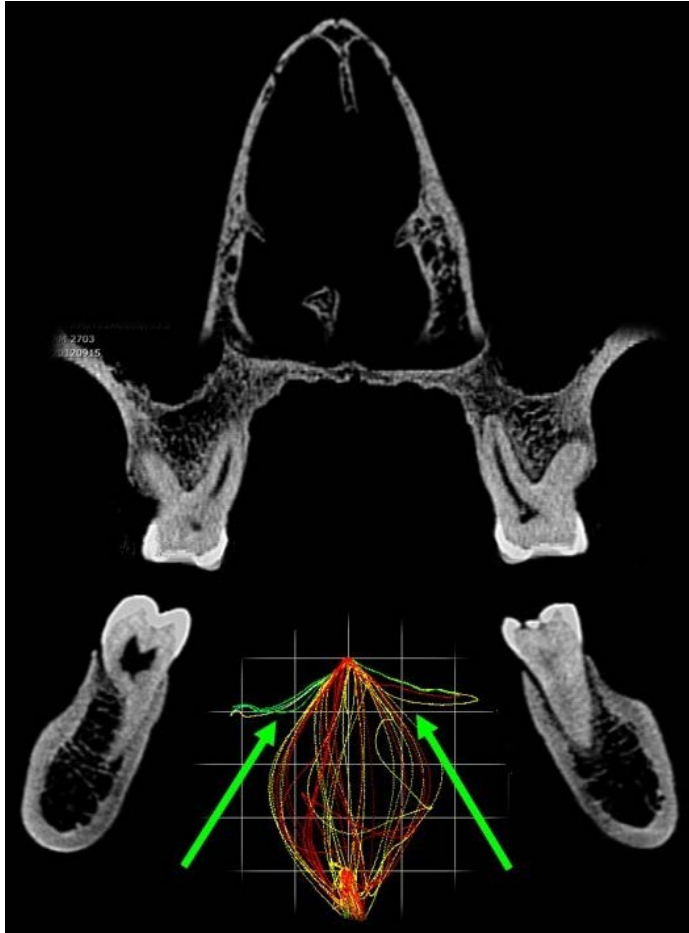


Figura 36. TC cone beam, sezione coronale a livello di M1: il palato osseo irrobustisce il mascellare superiore, rendendolo più capace di sopportare e dissipare gli stress masticatori. Al centro e in basso nella figura i due tracciati di lateralità che guidano la fase di entrata e di uscita dei cicli masticatori. Le frecce verdi indicano i vettori di entrata dei cicli che corrispondono alle inclinazioni dei processi alveolari della mandibola e del mascellare superiore.

e privo di fenestrazioni; successivamente nel cranio di alcune linee evolutive rettiliane comparvero finestre temporali piuttosto ampie (una nei sinapsidi e due nei diapsidi) (Fig. 37), funzionali all'inserimento di muscoli adduttori della mandibola più grandi e più forti, in grado di consentire anche una maggiore apertura della bocca.

Con la masticazione mammaliana la formazione di una muscolatura differenziata per i nuovi movimenti rese necessaria anche una diversa forma delle sue basi di ancoraggio, le ossa.

Nei mammiferi l'adduttore mandibolare più grande e potente si differenziò nel temporale e nel massetere, che a sua volta si separò in un capo superficiale e in uno profondo (Liem et al. 2001; Ungar 2017); con l'aumentare e il differenziarsi delle masse muscolari degli adduttori esterni, la barra ossea che delimitava la finestra temporale si ampliò notevolmente, strutturandosi compiutamente come arcata zigomatica (Liem et al. 2001; Berkovitz 2018). Nei mammiferi il *design* dell'arco zigomatico aumenta l'efficienza e la forza di chiusura della mandibola, aumenta lo spazio per l'inserzione del massetere e lo spazio per il passaggio del muscolo temporale sotto il suo arco, consentendo un'espansione della dimensione dei muscoli e il conseguente aumento della loro forza (Pough 2005).

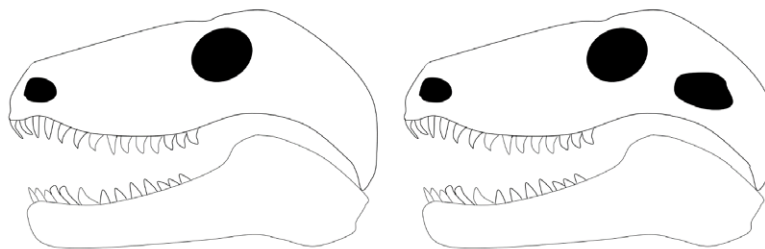


Figura 37. Rispetto ai rettili anapsidi (figura a sinistra), i sinapsidi (figura a destra) si caratterizzarono dalla presenza di una fenestrazione cranica aggiuntiva che permetteva agli adduttori della mandibola una maggior efficienza funzionale.

Il diverso sviluppo dei muscoli temporali e masseteri esistente tra carnivori, erbivori e roditori influenza la forma e l'estensione delle loro arcate zigomatiche; ad esempio nei carnivori sia il muscolo temporale che il processo coronoide sono molto sviluppati e di conseguenza questo ordine di mammiferi presenta un'ampia arcata zigomatica per permettere il passaggio di queste due strutture (Fig. 38).

Questo ponte osseo è legato all'azione e quindi al volume dei due maggiori muscoli adduttori: permette il passaggio del muscolo temporale consentendo la sua inserzione sul processo coronoide della mandibola e fornisce supporto per l'inserzione del muscolo massetere (Fig. 39).

Nel cranio delle australopithecine gli zigomi erano spiccatamente lunghi, ed emergevano molto rispetto al piano della faccia allungandosi lateralmente; arcate zigomatiche ampie e protruse consentivano al muscolo massetere di applicare durante la masticazione intense forze verticali e trasversali; il *Paranthropus boisei*, grazie alla particolare conformazione anatomica che permetteva ampie aree di inserzione e leve muscolari biomeccanicamente vantaggiose, poteva masticare con una forza due volte e mezzo superiore a quella umana (Lieberman 2001) (Fig. 40).

Anche all'interno del genere *Homo* questa struttura presenta una variabilità legata a un diverso sviluppo craniale e muscolare: ad esempio nell'*Homo neanderthalensis* le arcate zigomatiche si presentavano più ampie rispetto a *Homo sapiens*.

### 2.3.5 Si struttura la mandibola con i suoi processi

La comparsa della mandibola è stato un punto di svolta nell'evoluzione dei vertebrati, perché permise di catturare ed elaborare prede grandi e mobili (Cerny et al. 2010). Nel loro percorso evolutivo i vertebrati divennero in grado di cercare e persino cacciare il loro cibo, diventando predatori: il primo organo che si sviluppò con questa funzione fu la mandibola (Le Douarin 2004). La comparsa della mandibola fu un evento fondamentale che 'liberò' gli agnati (vertebrati acquatici privi dei mascellari) da uno stile di vita da filtratori o saprofagi, consentendo loro di alimentarsi in modi molto diversi e con molti tipi di cibo, offrendo così molte opportunità di diversificazione evolutiva.

Nell'adattamento evolutivo a questi diversi stili di vita anche gli elementi scheletrici associati all'alimentazione, come le ossa mascellari, cambiarono forma e dimensioni (Anthwal, Peters, e Tucker 2015). Nei vertebrati pre-mammiferi vi sono diverse ossa che compongono il mascellare inferiore (Fig. 41), mentre la mandibola nei mammiferi è costituita dalle due porzioni simmetriche destra e sinistra, che si uniscono nella zona della sinfisi.

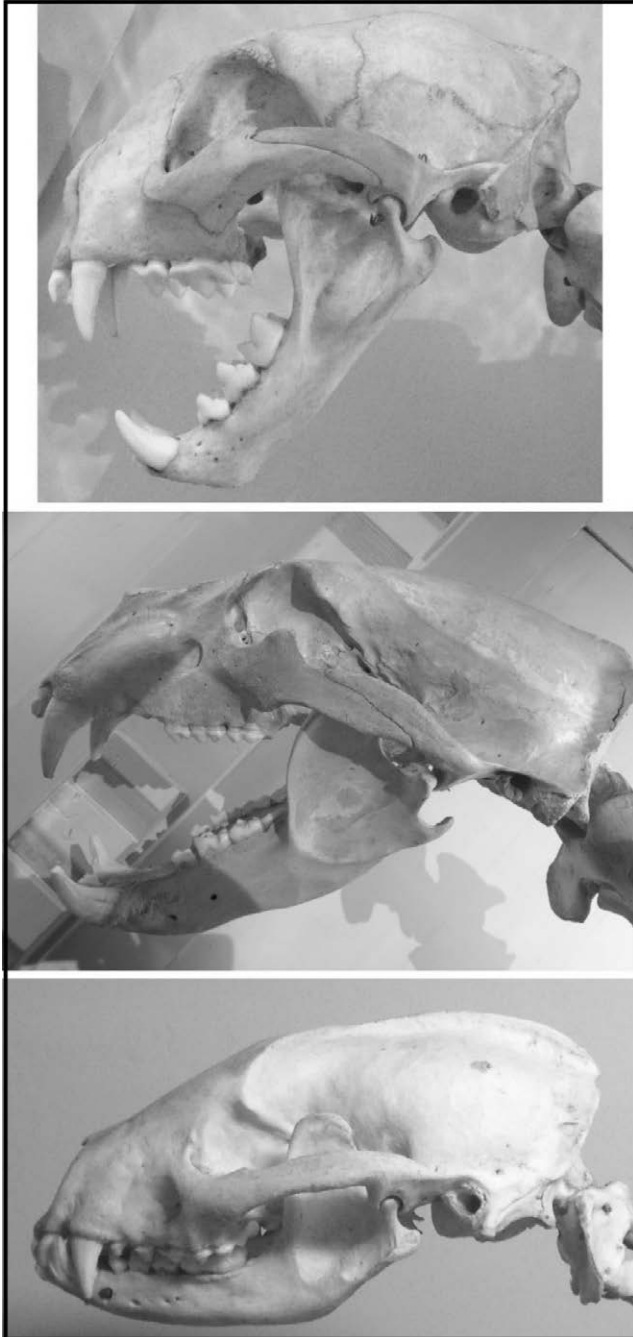


Figura 38. Arcate zigomatiche molto sviluppate in mammiferi carnivori; dall'alto verso il basso: puma (*Puma concolor*); orso polare (*Ursus maritimus*); tasso (*Meles meles*). Si noti come in questo ordine sia molto estesa la superficie di inserzione del muscolo temporale e sia altrettanto sviluppato il processo coronoide della mandibola. Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 39. Gorilla (*Gorilla gorilla*). Si notino gli estesi archi zigomatici per il passaggio dei potenti muscoli temporali e per l'inserzione degli altrettanto forti muscoli masseteri. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



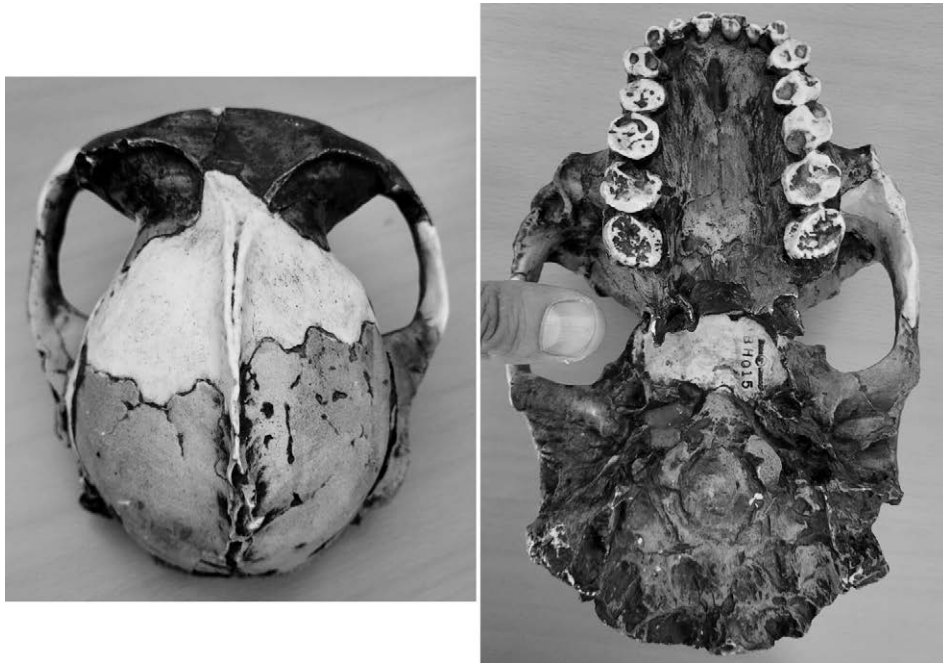


Figura 40. Cranio di *Paranthropus boisei*. Si notino le larghe arcate zigomatiche che permettono il passaggio dei possenti muscoli temporali; la potenza di questa muscolatura determina anche una caratteristica cresta ossea sagittale mediana. In questa specie si ebbe una molarizzazione dei denti che aumentarono di volume per rispondere a un' aumentata esigenza masticatoria: la superficie di un molare era grande all'incirca come l'unghia di un nostro pollice.

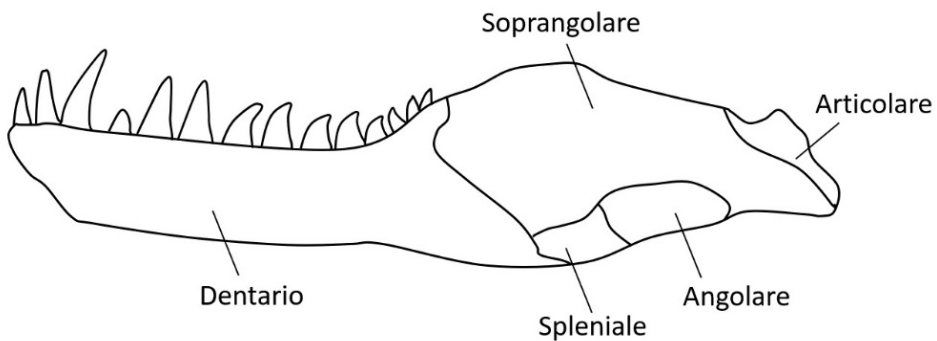


Figura 41. Diverse componenti ossee della mandibola rettiliana.

La mandibola pre-mammifera è spesso suddivisa in due emimandibole che non si uniscono sulla linea mediana (Fig. 42) e possono essere collegate da un legamento elastico che permette alla porzione destra di allontanarsi da quella sinistra aumentando così l'ampiezza dell'apertura della bocca. Le due emimandibole inferiori si possono pure muovere, in avanti e all'indietro, indipendentemente l'una dall'altra, il che aiuta durante l'ingestione della preda.

Il profilo della mandibola dei rettili è allungato e spesso privo di caratterizzazioni marcate, ad eccezione a volte di una piccola sporgenza coronoide dell'osso soprangolare; l'assenza di processi ossei fa somigliare il corpo mandibolare rettiliano all'aspetto dell'osso basale della mandibola dei mammiferi (Fig. 43).

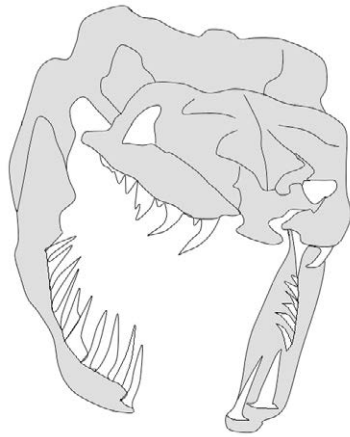


Figura 42. Cranio di serpente con le due emimandibole separate.

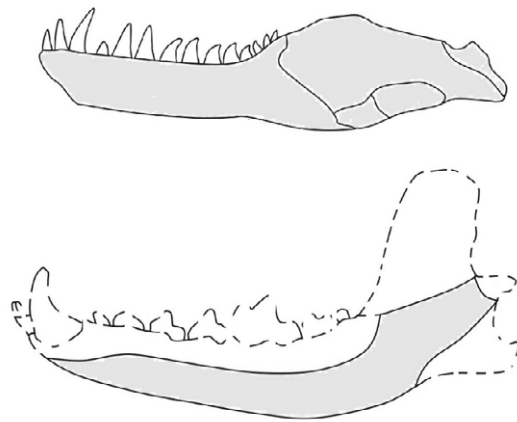


Figura 43. Mandibola di rettile (sopra) e mandibola di mammifero (sotto).

I mammiferi si adattarono a una serie di diverse nicchie ecologiche e a un'ampia varietà di diete, da quelle puramente carnivore a quelle esclusivamente erbivore; a differenza di altri gnatostomi, la mandibola dei mammiferi riflette le specializzazioni alimentari e comprende un singolo osso (il dentario) che subì un aumento di complessità e modularità. Nei mammiferi tutti i distretti della mandibola, ad eccezione del corpo basale, si sono adattati in risposta agli stimoli meccanici della masticazione; infatti la mandibola presenta sempre, anche se con proporzioni variabili, quattro processi: il processo alveolare, per il supporto delle radici dentali; il processo angolare, area di inserzione dei potenti muscoli adduttori massetere e pterigoideo esterno; il processo condilare, componente mandibolare della nuova articolazione; il processo coronoideo, area di inserzione dell'altro importante muscolo elevatore, il muscolo temporale (Fig. 44).

La mandibola, grazie anche ai gradi di libertà concessi dall'ATM, è l'osso del corpo umano dotato di maggiore mobilità e indipendenza; la sua complessità funzionale la sottopone continuamente a un'intensa azione muscolare che controlla istante per istante le sue varie funzioni. La masticazione sottopone la mandibola a molteplici sforzi e il tessuto osseo ha dovuto strutturarsi, nel suo rapporto corticale/midollare, in maniera differenziata nei suoi diversi settori: i processi ossei che fanno da supporto alle inserzioni muscolari e il ramo mandibolare che li sostiene sono molto corticalizzati, e posseggono percentualmente minor quantità di spongiosa; mentre il corpo mandibolare, pur presentando anch'esso una spessa corticale, ha una importante area interna



in cui la trabecolatura più diradata permette un'eccezionale sintesi biomeccanica tra resistenza elasticità e leggerezza (Fig. 45).

Per la sua particolare conformazione la mandibola è fra le ossa del corpo umano più resistenti al disfacimento *post mortem*, e quindi più facilmente soggetta a un eventuale processo di fossilizzazione (Villmoare et al. 2015). La mandibola è trasversalmente spessa nella regione molare, in modo da contrastare la maggiore torsione attorno all'asse lungo del corpo mandibolare sul lato di lavoro, torsione determinata dall'elevata intensità della forza muscolare masticatoria durante la masticazione monolaterale (Hylander 1979).

Componenti anatomiche come il nervo alveolare inferiore, che longitudinalmente attraversa il corpo della mandibola, o le radici dentali in essa inserite, sono fasciate e sostenute da una sottile lamina di tessuto osseo (Fig. 46), collegata alla corticale me-

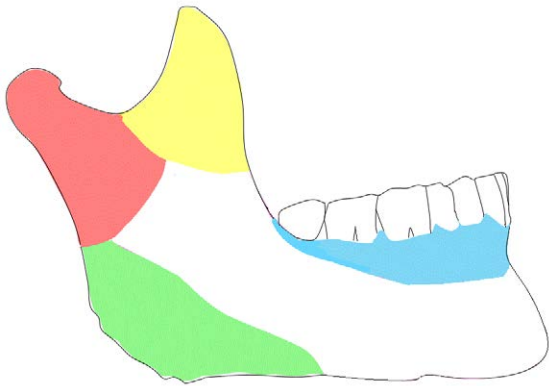


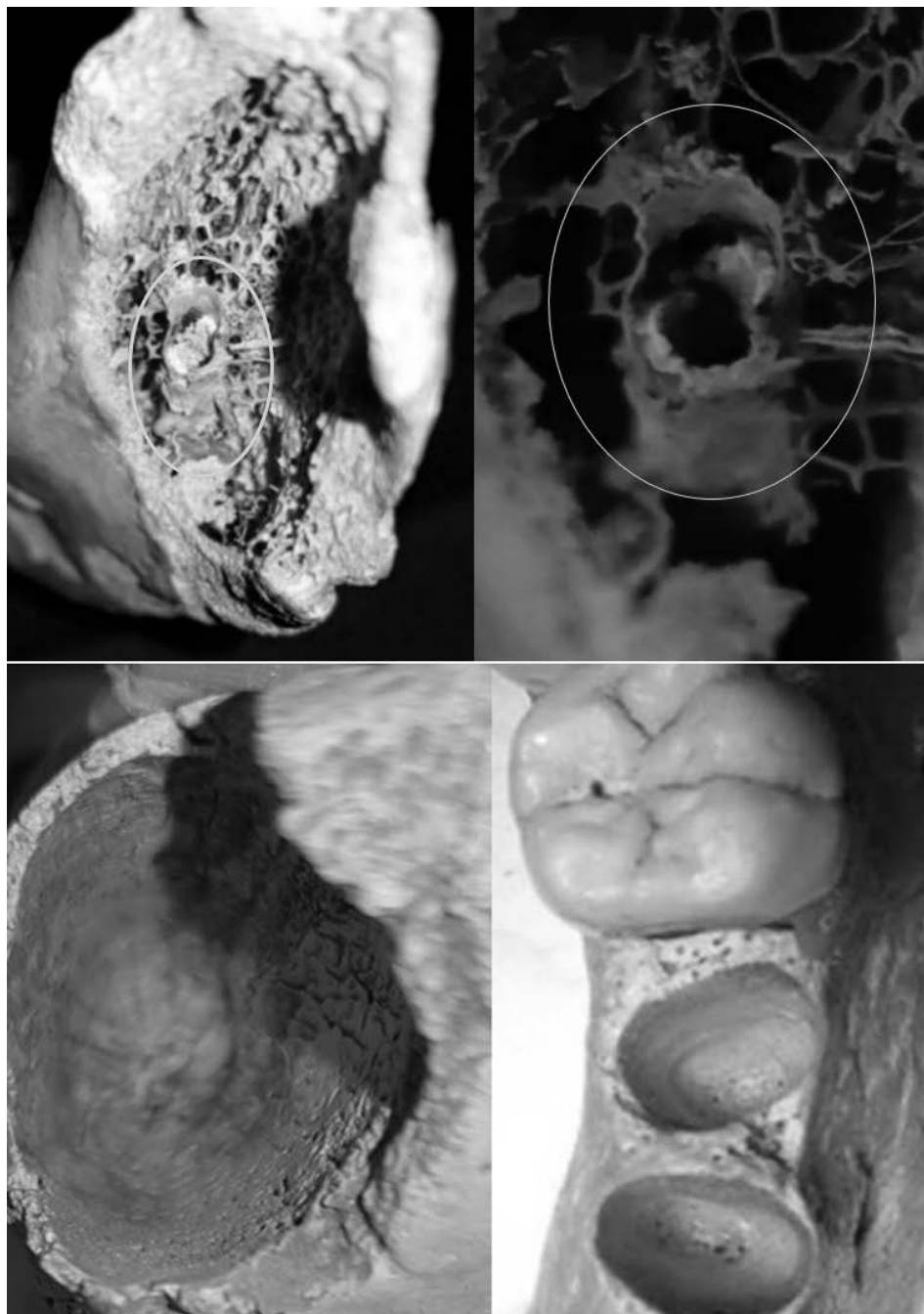
Figura 44. I processi mandibolari sono aree specializzate sviluppatesi nei mammiferi per adempiere alla masticazione: per le inserzioni dei muscoli masticatori (giallo: processo coronioide per il muscolo temporale; verde: processo angolare per i muscoli massetere e pterigoideo interno); per l'articolazione con il cranio (rosso: processo condilare); per sostenere le radici dentali (celeste: processo alveolare).



Figura 45. Corpo mandibolare visto dall'alto in assenza della cresta ossea del processo alveolare. Si noti lo spessore dell'osso corticale rispetto a una spongiosa con una trabecolatura molto rarefatta.

diante trabecole; queste agiscono come veri e propri tiranti che mantengono tali strutture come sospese all'interno del corpo mandibolare (Fig. 47).

Figura 46.  
 Nelle prime due immagini in alto canale del nervo alveolare inferiore: visione posteriore attraverso frattura della branca montante e suo ingrandimento; si noti come il canale del nervo (evidenziato dal cerchio) sia delimitato da un sottile tubo osseo sospeso nel corpo della mandibola da una intelaiatura di trabecole. Cranio 3112; Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Nelle due immagini in basso la lamina di osso compatto che forma gli alveoli dentali. A sinistra: alveolo canino superiore di orso delle caverne (*Ursus spelaeus*); a destra alveoli mandibolari di uomo (*Homo sapiens*).



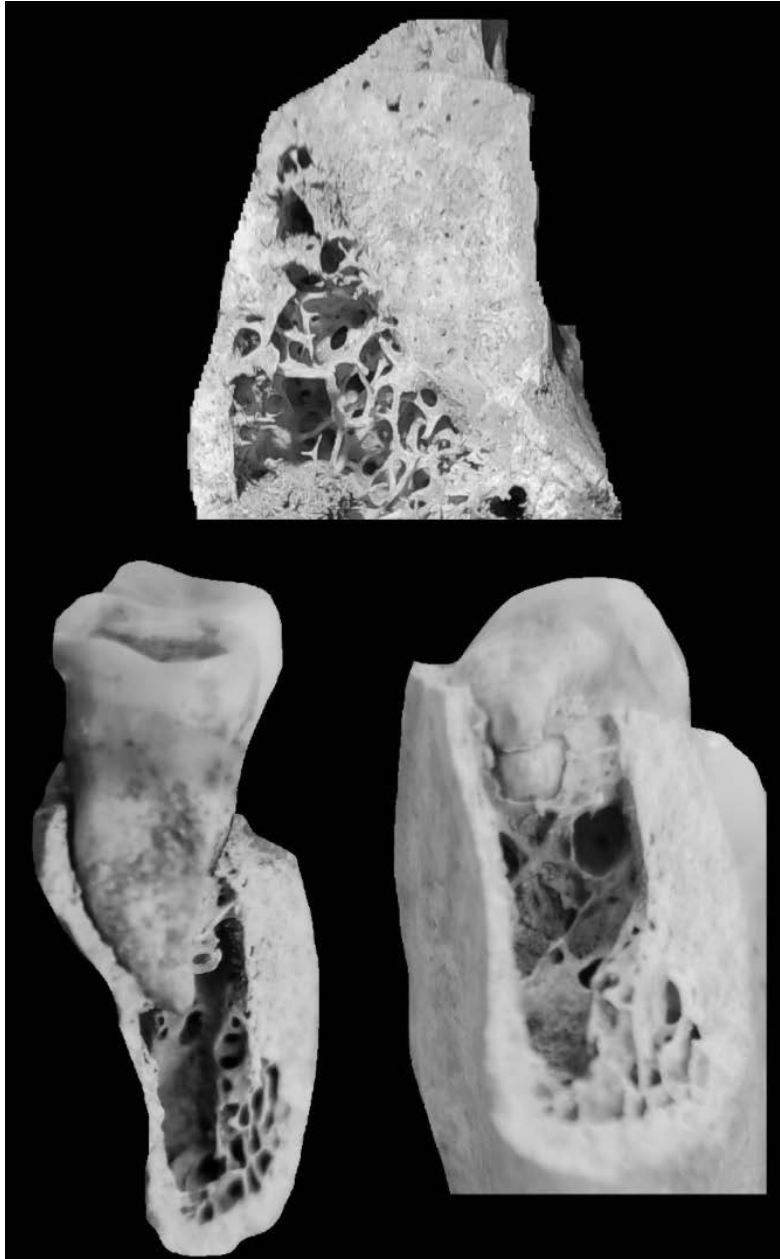


Figura 47. Mandibola umana fratturata *post mortem*: attraverso la frattura si evidenzia la struttura ossea interna. In alto: prospettiva laterale di un alveolo fratturato; sulla parte destra del reperto si noti la parete alveolare, e a sinistra il complesso di trabecole che sorregge la lamina dura. In basso a destra: prospettiva dal basso delle radici di un molare inferiore; le trabecole sostengono la lamina dura che avvolge le radici molari. In basso a sinistra: prospettiva laterale della radice molare senza la fascia ossea dell'alveolo; la radice appare come sospesa in uno spazio apparentemente vuoto tra le due corticali. La lamina dura può essere vista come una sottile culla che fascia le radici, formata da osso compatto non haversiano e sospesa alle corticali attraverso una intelaiatura trabecolare; questa organizzazione, di fatto assimilabile a una tensostruttura, ne determina sia l'elasticità che la resistenza, consentendo di dissipare efficacemente le intense forze masticatorie. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Questa disposizione crea in sostanza una tensostruttura nella quale la stabilità è fornita dal sommarsi di precompressioni e trazioni dei suoi singoli componenti: quando una forza viene applicata su di un singolo elemento, questa si ripercuote in modo diretto e indiretto su tutte le altre componenti, determinando una deformazione reversibile di tutto l'insieme attraverso il riorientamento temporaneo delle singole parti.

I vantaggi delle tensostrutture sono:

- la *resistenza* dell'insieme, che supera di molto la somma delle resistenze dei singoli componenti;
- la *leggerezza* dell'insieme, che a parità di capacità resistenza meccanica presenta un peso ridotto della metà rispetto a una struttura a compressione;
- la *flessibilità* dell'insieme, che permette una grande capacità di reversibile adattamento dinamico, con le deformazioni locali che vengono modulate da tutta la struttura;
- l'*interconnessione* meccanica e funzionale di tutti gli elementi costitutivi, che consente una continua e costante comunicazione.

La natura ha sfruttato questo principio costruttivo fondamentale in molti modi e in tutte le scale dimensionali, creando strutture multimodulari e gerarchiche sempre più complesse che hanno portato alla nascita e all'evoluzione di cellule e organismi viventi (Ingber, Wang, e Stamenović 2014).

La morfogenesi, mediante la quale le cellule si autoassemblano in tessuti e organi complessi con forme e funzioni specializzate, è mediata dall'azione di molti geni e segnali chimici; tuttavia l'ambiente meccanico svolge un ruolo centrale sia nella formazione dei tessuti embrionali, sia nelle fasi di sviluppo, sia durante il controllo omeostatico della vita adulta (Mammoto, Mammoto, e Ingber 2013). Sebbene nell'ultimo secolo gli studi nel campo della biologia e della medicina siano stati dominati dalla genetica e dalla biochimica, l'emergere della 'meccanobiologia' ha messo in evidenza che nel controllo dello sviluppo di cellule e tessuti le forze fisiche giocano un ruolo altrettanto importante di quello delle sostanze chimiche e dei geni (Ingber, Wang, e Stamenović 2014).

L'osso che avvolge le radici dentali è caratterizzato da un gran numero di vasi sanguigni, che attraversano i cosiddetti *Canali perforanti di Volkmann*; questi canali danno alla struttura un caratteristico aspetto perforato dal quale deriva anche il nome di *Lamina cribrosa o cribriforme* (cfr. lat. *cribrum* = setaccio) (Mjor 1979) (Fig. 48, 49). Questa intensa vascolarizzazione è necessaria per sostenere l'intenso metabolismo parodontale.

Qualunque pressione che si scarica sui denti durante la masticazione viene trasmessa direttamente all'osso trabecolare, che continua a rimodellarsi e cambiare per tutta la vita in risposta alle stimolazioni masticatorie, al movimento dei denti e alla loro perdita (Moon et al. 2004).

La corticale esterna e la spongiosa interna sono tenute assieme dalle forze coercitive intrinseche della materia; le forze esterne che sollecitano a pressoflessione la travatura ossea producono compressioni e dilatazioni interne, fortemente contenute dalla resistenza creata dalla disposizione trabecolare (Montemurro et al. 2019). Il diversificato rapporto tra osso corticale e osso spongioso rende la mandibola una efficacissima tensostruttura, formata da elementi rigidi ed elementi elastici, in grado di resistere e dissipare gli intensi sforzi masticatori. Come già osservato, la resistenza del suo insieme aumenta in modo da superare di molto la somma delle resistenze delle singole componenti, con un peso notevolmente ridotto e una flessibilità che permette a una deformazione locale di venire dissipata globalmente.

Anche l'area sinfisaria della mandibola nei mammiferi si caratterizza diversamente: si può presentare costituita da una fibrocartilagine che unisce in maniera non rigida le due emimandibole (Fig. 50); oppure, in diversi taxa di mammiferi inclusi i prima-

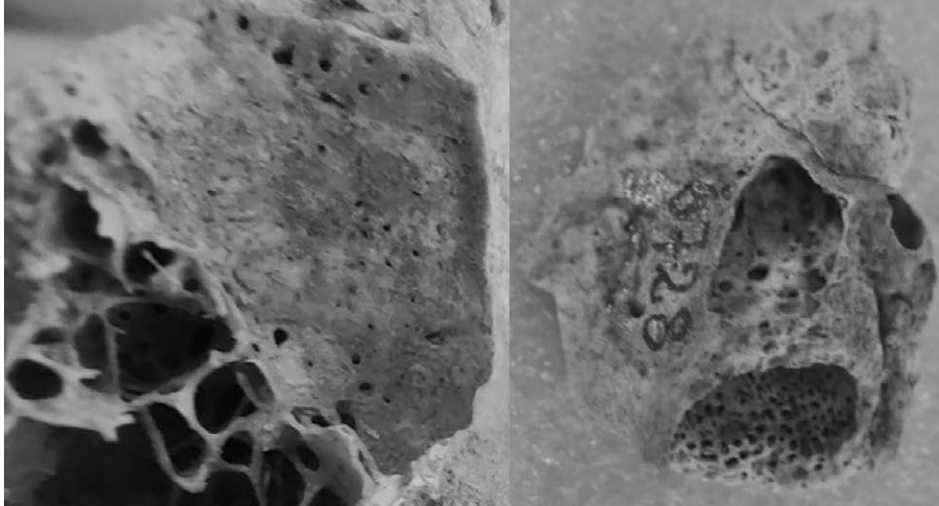


Figura 48. A sinistra: frammento di un alveolo dentale con la lamina ossea alveolare perforata da numerosi canali vascolari; si noti l'impalcatura di trabecole che sostengono l'alveolo sospendendolo all'interno dell'osso alveolare. A destra: frammento di osso alveolare nel quale si vede, attraverso lo spazio lasciato vuoto dalla radice dentale, la parete interna dell'alveolo; si noti, attraverso l'interruzione della superficie esterna dell'osso mascellare, la parete esterna della lamina ossea che avvolge l'alveolo, anch'essa ovviamente perforata dai canali di Volkmann e inserita in un osso sostanzialmente 'vuoto': questa culla ossea è come sospesa e imbrigliata dalla rete trabecolare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

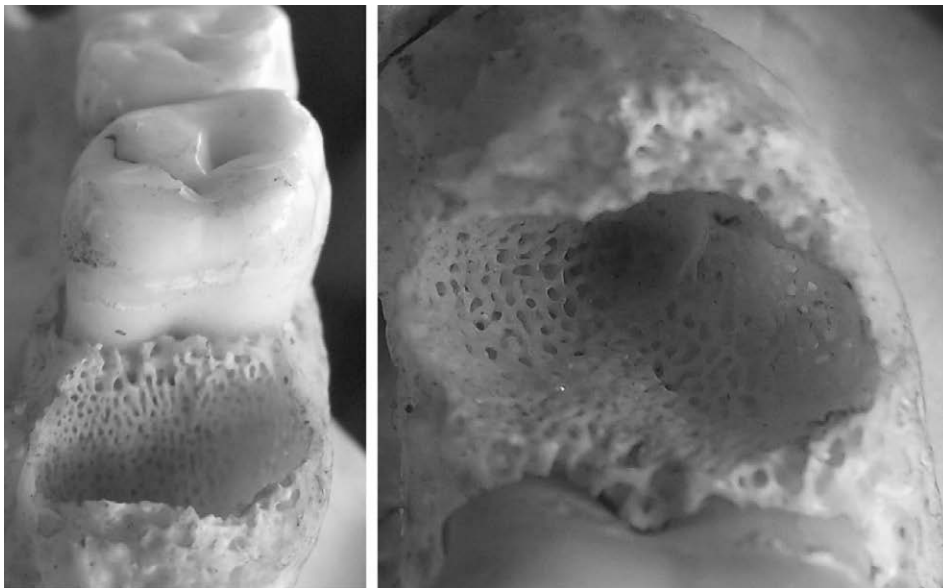


Figura 49. La corticale alveolare è perforata da una fitta rete di canali vascolari per il nutrimento del legamento parodontale, a testimonianza dell'intensa attività di questa struttura; questo aspetto reticolare le conferisce inoltre una maggiore elasticità e resistenza alle sollecitazioni. Cranio 120. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

ti antropoidi, questa zona è formata da un tessuto osseo così denso da risultare meno vascolarizzato di altre zone della spongiosa mandibolare.

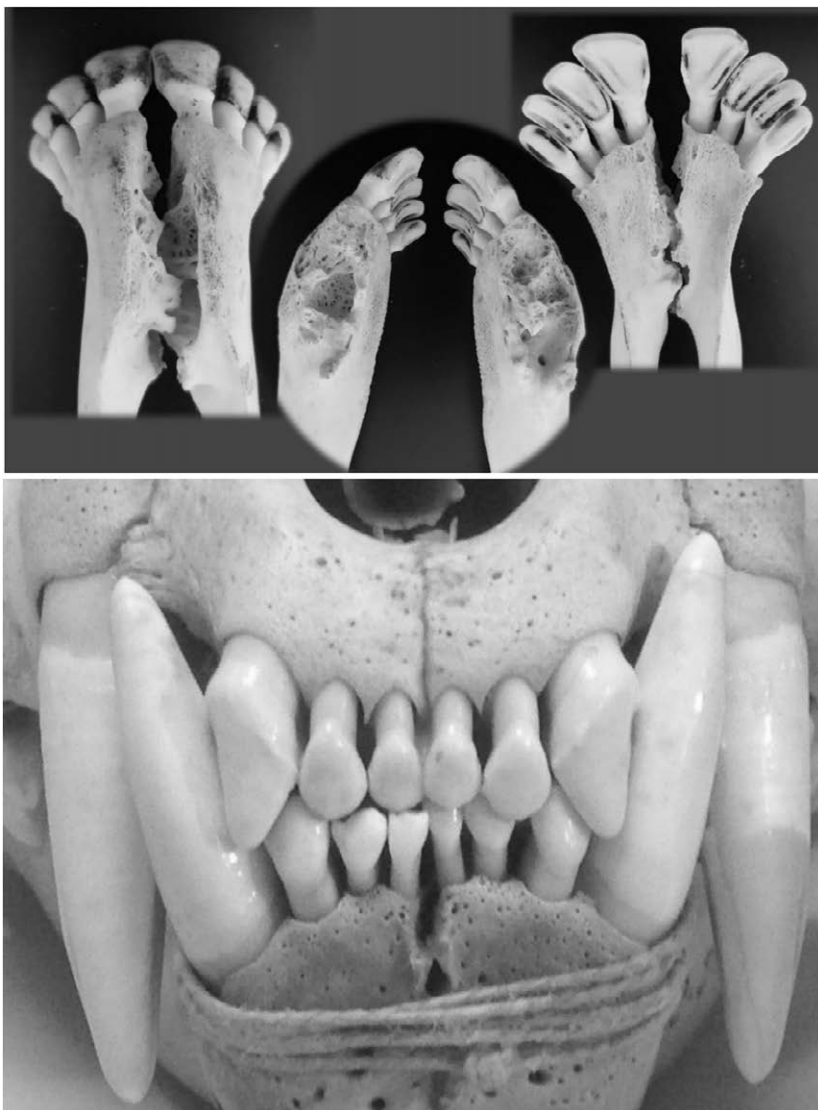


Figura 50. Sinfisi mandibolari costituite, in vita, da tessuto fibrocartilagineo. In alto: capriolo (*Capreolus capreolus*); in basso: leone (*Panthera leo*). Si notino: l'irregolarità della superficie sinfisaria data dalle inserzioni legamentose; e lo spago, che si può vedere presente nel reperto in basso, necessario per mantenere unite le emimandibole altrimenti separabili.

La sinfisi, costituita da un rigido tessuto fibroso, permette una reciproca mobilità tra le due parti essendo primariamente un'articolazione mobile che consente a ciascun corpo emimandibolare di ruotare attorno al proprio asse lungo (Lieberman 2000). Nella maggior parte dei mammiferi la mobilità della sinfisi mandibolare, in rapporto alla dinamica delle ATM, consente un'ampia gamma di movimenti grazie a un insieme di legamenti trasversali e incrociati che trasferiscono efficacemente le forze verticali orientate del lato di lavoro a quello di bilanciamento, attraverso una rotazione dei rami mandibolari attorno ai loro assi longitudinali. Rotazione e derotazione sono indotte dal colpo di forza masticatorio, e in alcuni mammiferi questo meccanismo rappresenta il mezzo principale per la traslazione mediale dell'arcata inferiore rispetto alla superiore (Crompton 1989).

Le sinfisi fuse si sono evolute in modo indipendente in numerosi taxa di mammiferi per la necessità di reclutare i muscoli di chiusura di entrambi i lati masticatori (Popowics, Herring 2006; Wall, Smith 2001) e sono più rigide e più forti delle sinfisi fibrocartilaginee (Hylander 1979). Tra i mammiferi la fusione sinfisaria si correla significativamente con l'orientamento occlusale, perché le specie con piani occlusali più orientati trasversalmente tendono ad avere sinfisi fuse (Fig. 51).



Figura 51. Emimandibola di gatto (*Felis catus*). L'area della sinfisi presenta una superficie irregolare data dall'inserzione delle fibre connettivali che uniscono le due emimandibole.

La fusione sinfisaria è quindi molto probabilmente un adattamento per aumentare l'efficienza del trasferimento di forze occlusali orientate trasversalmente (Lieberman 2000). Tra i primati, le scimmie vere e proprie – a differenza delle proscimmie – posseggono la sinfisi mandibolare fusa, in modo da resistere efficacemente alle diverse forze che agiscono sulle due metà della mandibola durante la masticazione monolaterale: è un modo per trasferire la forza muscolare del lato bilanciante a quello masticante, in maniera da utilizzare una forza muscolare aggiuntiva e distinta, rendendo così la masticazione monolaterale più efficiente della masticazione bilaterale (Dean 1990).

Lo stress massimo della sinfisi mandibolare si verifica durante l'ultima parte della fase di potenza. In tale momento la forza sui denti del lato di lavoro è opposta alla forza dei muscoli del lato bilanciante, e di conseguenza la sinfisi mandibolare sperimenta una forza di taglio con le due metà della mandibola flesse in direzioni opposte (Hylander 1984). La concentrazione delle forze masticatorie a livello sinfisario è all'origine della sua elevata densità ossea (Fig. 52): un osso trabecolare molto compatto tende ad avere una minor quota di vascolarizzazione, ciò che rende la sinfisi un'area più delicata per l'osteointegrazione degli impianti dentali.

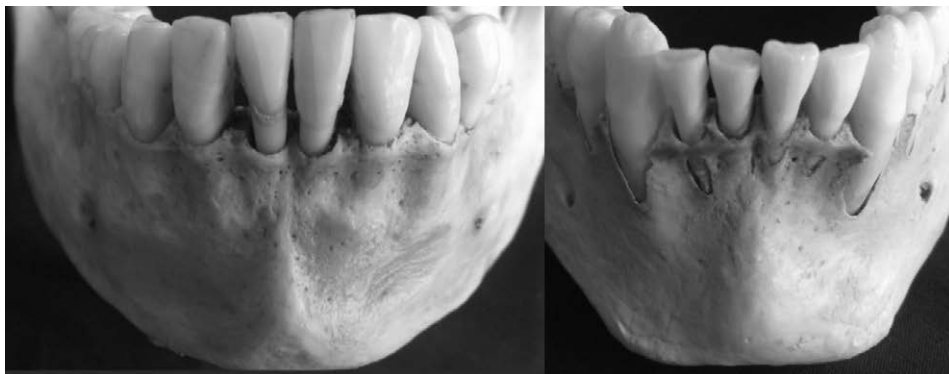


Figura 52. Aree sinfisarie di mandibole umane (*Homo sapiens*): cranio 327 (sinistra); cranio 5586 (destra). Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Rispetto ai vertebrati filogeneticamente più antichi, nella mandibola dei mammiferi le sollecitazioni muscolari dettate dalla masticazione accentuarono la formazione e il rimodellamento di porzioni ossee sulle quali si inserivano i potenti fasci dei muscoli masticatori. La mandibola dei mammiferi è formata da un insieme di settori che rispondono a diverse esigenze funzionali: una base ossea molto stabile (osso basale) sulla quale si inseriscono diversi processi ossei; il processo alveolare, che contiene e sostiene le radici dentali; il processo condilare, che costituisce la parte articolare della mandibola; il processo coronoide, sul quale si inserisce il muscolo temporale; e il processo angolare, sul quale si inseriscono i muscoli massetere e pterigoideo interno. Un mosaico di varie componenti distinte anatomicamente, morfologicamente e talvolta anche embriologicamente (condilo), caratterizzate dall'azione che i diversi muscoli esercitano su di loro (Fig. 53). Ognuna di queste porzioni, a eccezione dell'osso basale, è sottoposta ontogeneticamente a una quota di rimodellamento funzionale (Popowics, Herring 2006).



Figura 53. Le diverse componenti anatomiche della mandibola (trattate specificamente nei seguenti sottoparagrafi). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

#### 2.3.5.1 Osso basale



La porzione della mandibola che mantiene pressoché invariato il suo volume durante la vita di un individuo è quella che costituisce l'osso basale (Fig. 55), che, oltre a fungere da piattaforma ai vari processi della mandibola che sostengono le inserzioni muscolari, protegge il decorso del nervo alveolare inferiore, dalla sua entrata nella spina dello Spyx al forame mentoniero (Fig. 54, 55).



Figura 54. Osso basale della mandibola. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 55. Osso basale anteriore della mandibola reso evidente dal pressoché totale riassorbimento del processo alveolare: si noti come i forami mentonieri si posizionino sulla superficie superiore della mandibola; ciò può creare problemi nella realizzazione di una protesi mobile totale a causa di compressioni dolorose nell'area dell'emergenza del nervo. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

La stabilità dell'osso basale della mandibola protegge il decorso del nervo alveolare inferiore, e fornisce, con il suo margine inferiore, il sostegno indispensabile a mantenere la pervietà delle vie aeree grazie alle inserzioni della muscolatura che sostiene lingua, osso ioide e faringe: rispettivamente i muscoli miloioideo, digastrico e costrittore superiore faringeo (Fig. 56).



Figura 56. Relazione tra l'osso basale della mandibola (verde) e la muscolatura linguale, ioidea e laringea (rosso).

Anche in una mandibola edentula che presenti un forte riassorbimento del processo alveolare non si determinano modificazioni significative dell'osso basale, sia in senso antero-posteriore sia in senso latero-laterale (Fig. 57).

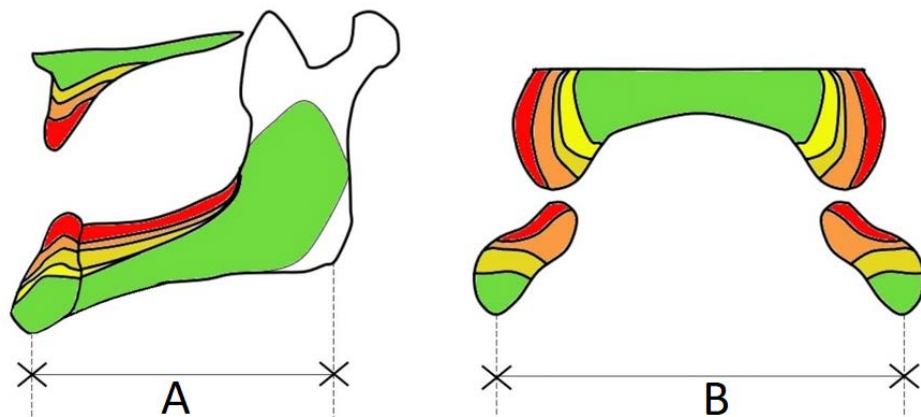


Figura 57. Anche in caso di forte atrofia dell'osso alveolare, l'osso basale mantiene sia la sua dimensione antero-posteriore (A), sia quella latero-laterale (B), entrambe indispensabili per evitare il collasso delle vie aeree superiori.

L'impressione di un riassorbimento centrifugo dell'osso alveolare inferiore è accentuata dalla osservazione clinica della cresta edentula, che, in conseguenza dell'inclinazione antero-posteriore del processo alveolare, abbassandosi si anteriorizza rispetto al superiore (Fig. 58).

Nei casi di grave riassorbimento dell'osso alveolare superiore, la retrazione si arresta alla spina nasale anteriore e alla corticale che delimita i seni mascellari, in modo da preservare la struttura delle vie aeree superiori (Fig. 59).

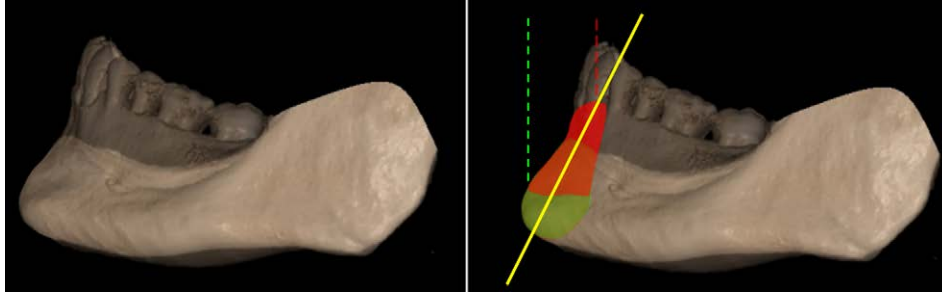


Figura 58. Sovrapposizione del profilo anteriore di una mandibola con arcata completa (grigio scuro) con una mandibola edentula (grigio chiaro): l'apparente riassorbimento centrifugo (linee tratteggiate rossa e verde) è dato dall'inclinazione posteriore del processo alveolare in zona sinfisaria (linea gialla). In rosso osso alveolare a supporto delle radici dentali; in verde osso alveolare in fase di riassorbimento. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

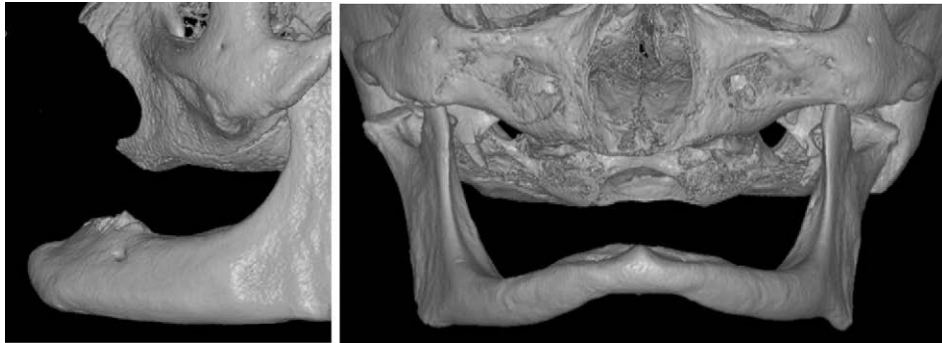


Figura 59. Grave riassorbimento dei mascellari: nel mascellare superiore la retrazione si arresta alla corticale della spina nasale anteriore, del pavimento anteriore delle fosse nasali, e del seno mascellare. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Nella mandibola il riassorbimento dell'osso alveolare è limitato dalle inserzioni muscolari, e la linea di demarcazione tra osso alveolare e osso basale può essere identificata dal decorso della linea miloioidea interna, area di inserzione del muscolo miloioideo, e dalla traiettoria che la unisce idealmente alle apofisi genii, inserzione dei muscoli genioioideo e genioglossa (Fig. 60, 61). Il riassorbimento si arresta quando potrebbero essere messe a rischio componenti ossee determinanti per la sopravvivenza: ricordiamo che nei luoghi in cui sono di primaria importanza la forma o la protezione, l'architettura del tessuto osseo rimane sotto il controllo genetico diretto, rimanendo stabile anche sotto gli stimoli funzionali (Lanyon 1987).

Anche se poco soggetto a fenomeni di riassorbimento, l'osso basale rimane comunque un tessuto attivo, in grado di adattarsi a stimoli locali (Fig. 62).

La stabilità dell'osso basale dei mascellari si deve alla funzione di supporto nei confronti di importanti strutture adiacenti; l'osso basale della mandibola, come già osservato, è area di inserzione per la struttura muscolare che costituisce l'impalcatura delle vie aeree (Fig. 63).

Figura 60. Il riassorbimento dell'osso alveolare, che si arresta alla linea miloioidea, inserzione dell'omonimo muscolo fondamentale per l'appoggio e la stabilità linguale. Si noti come il forame mentoniero, in seguito al forte riassorbimento dell'osso alveolare, si trovi in posizione crestale. Reper-  
to 1425 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

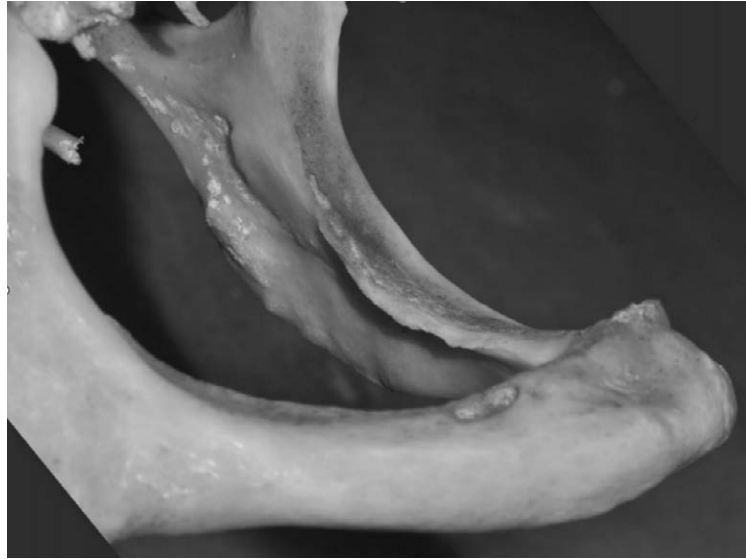


Figura 61. Linea miloioidea e apofisi genii. Sopra: mandibola 4781; sotto: mandibola 3781. Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 62. Sulla faccia interna del corpo mandibolare si evidenzia una cavità ellittica da attribuire alla lacuna di Stafne, un adattamento osseo locale dovuto all'inclusione di un lobo aberrante di una ghiandola salivare; nel particolare ingrandito (immagine in basso) si noti il decorso del canale mandibolare che in corrispondenza della lacuna, presenta la sua parte inferiore riassorbita. Cranio 4229 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 63. Aree di inserzione muscolare sulla parte interna e inferiore del corpo mandibolare. Rosso: area di inserzione del ventre anteriore del muscolo digastrico; verde: area di inserzione dei muscoli genioioideo e genioglosso; celeste: area di inserzione del muscolo miloioideo; arancione: area di inserzione del costrittore superiore della faringe. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



A questo proposito va specificato che il mento sporgente è un attributo che definisce il moderno *Homo sapiens* a differenza di tutti gli altri primati, comprese le specie più arcaiche di *Homo* e i Neanderthal (Daegling 1993). Le inserzioni della suddetta muscolatura sono necessarie per sostenere e mantenere pervie le vie aeree superiori, e questo è verosimilmente il motivo per il quale *Homo sapiens* è l'unico della sua specie che presenti nella parte anteriore della mandibola la protuberanza mentoniera: tutti gli altri *Homo* presentavano un profilo mandibolare sfuggente (Fig. 64).



Figura 64. Profili mascellari anteriori. In ordine dall'alto: *Australopithecus afarensis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*. La linea rossa verticale interseca lo gnàthion (detto anche 'punto mentoniero'), il punto craniometrico corrispondente alla massima prominenza verso il basso, sul piano sagittale mediano, del margine inferiore della mandibola. In *Homo sapiens* il profilo anteriore dei mascellari è caratterizzato da un arretramento sul piano sagittale del massiccio facciale e dal contemporaneo sviluppo della sporgenza del mento. Disegno di Marco Boggioni e dell'autore.

Il mento umano è spesso citato come esempio di tratto non adattativo, e nell'uomo moderno la sua acquisizione non è correlata alle esigenze funzionali poste durante la masticazione alla mandibola, che si è sviluppata in risposta ad altre esigenze biomeccaniche (Ichim, Swain, e Kieser 2006) (Fig. 65, 66).

Nel corso dei vari processi evolutivi a livello craniale si sono sommate una serie di modificazioni dei rapporti tra le varie componenti: se consideriamo il processo di encefalizzazione in *Homo sapiens*, caratterizzato da uno sviluppo globulare del neurocranio, si ebbe, associata alla spinta verso l'alto della volta cranica, una diminuzione del suo diametro antero-posteriore con un arretramento dei mascellari (Fig. 67). L'osso basale della mandibola però non seguì l'arretramento delle altre strutture mascellari, evitando così uno spostamento posteriore della lingua, della muscolatura sovraioidea e delle strutture faringee che avrebbe compromesso la pervietà delle vie aeree (Fig. 68, 69). La protuberanza mentoniera quindi può essere pensata come una componente ossea mandibolare di stabilità antero-posteriore, da distinguersi funzionalmente dalle altre zone dei mascellari coinvolte in una serie di adattamenti morfologici legati alla singolare encefalizzazione globulare in *H. sapiens*.

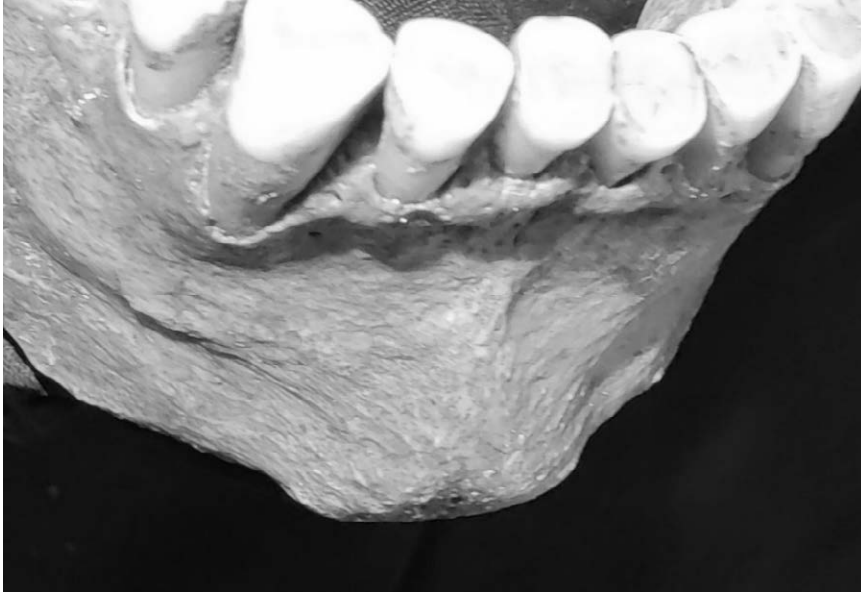


Figura 65. Protuberanza mentoniera. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

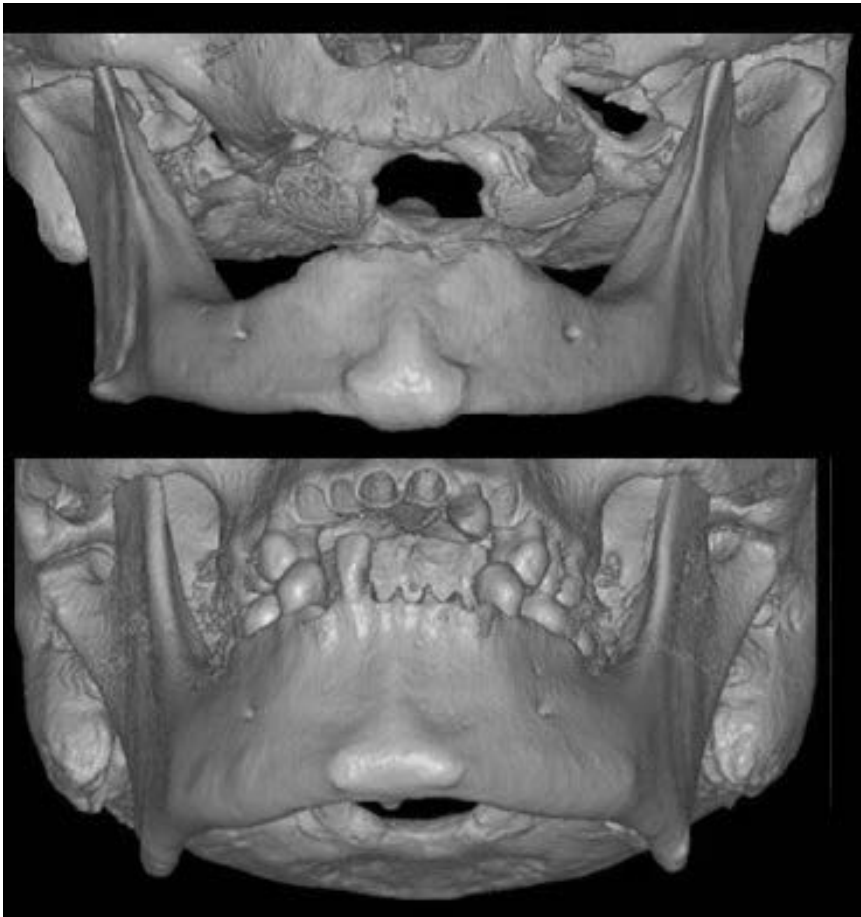


Figura 66. Protuberanza mentoniera. TC *cone beam* di reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Figura 67. Comparazione del profilo cranico in *H. sapiens* (nero) con il profilo in *Homo arcaico* (rosso): arretramento della base mascellare superiore, dei processi alveolari superiore e inferiore, ma non dell'osso basale della mandibola, con conseguente formazione del mento. Disegno di Marco Boggioni.

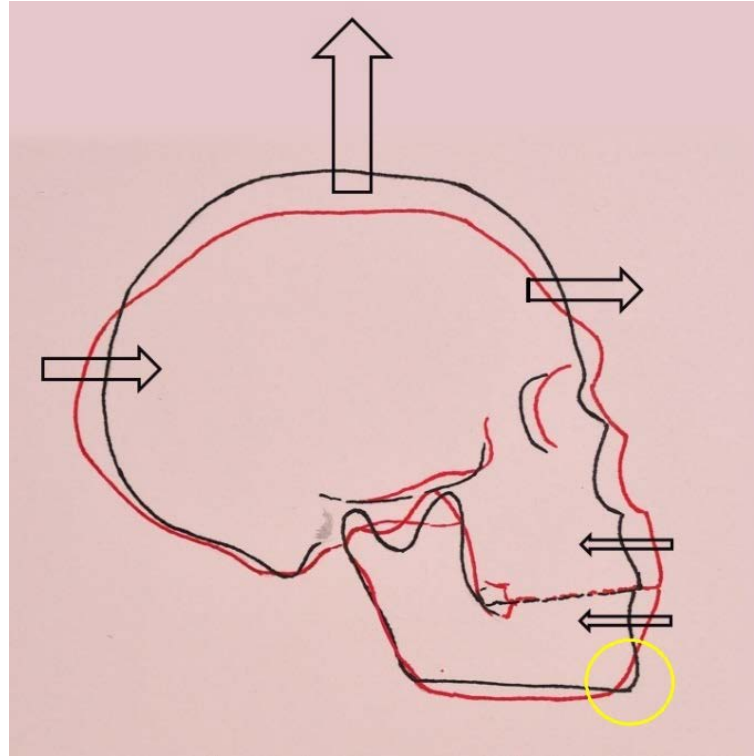


Figura 68. Osso basale della mandibola. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.







Figura 69. Si notino le tre strutture che, a causa dell'arretramento medio-facciale in *Homo sapiens*, dovettero trovare un nuovo equilibrio: il margine anteriore della mandibola che forma la protuberanza del mento, i denti che hanno seguito l'arretramento dei mascellari, e l'apofisi geni area di inserzione di parte della muscolatura linguale. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze

L'arretramento sul piano sagittale che si è avuto in *H. sapiens* dell'osso alveolare rispetto a quello basale, oltre alla conseguente formazione del mento, ha portato a un cambiamento del rapporto tra l'asse maggiore degli incisivi e la porzione basale del corpo mandibolare (Fig. 70).

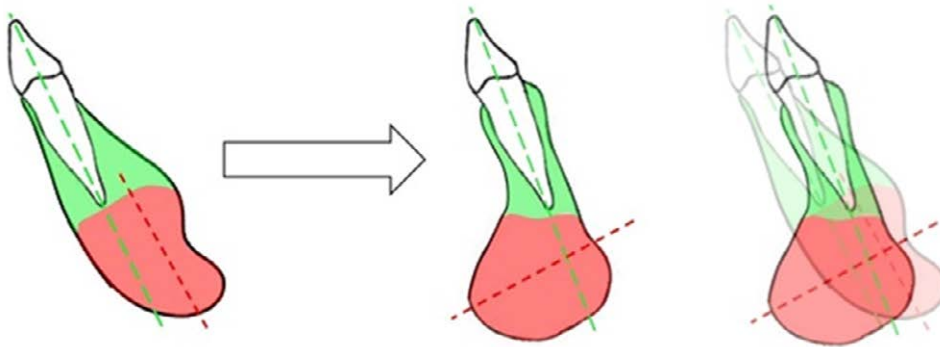


Figura 70. A sinistra: sezione sagittale della sinfisi in *Homo arcaico*; al centro: medesima sezione in *Homo sapiens*; a destra: le sezioni sovrapposte. Linee tratteggiate verdi: asse dentale; linee tratteggiate rosse: asse dell'osso basale.

Nella zona anteriore della mandibola edentula con accentuato riassorbimento dell'osso alveolare, prima di eseguire una riabilitazione implantare, si deve effettuare una attenta valutazione della morfologia ossea: nell'inserimento di un impianto bisogna fare attenzione all'inclinazione della fresa, orientando il suo asse in relazione all'anatomia dell'osso basale (Fig. 71).

Come già detto sull'osso basale della mandibola prendono origine e si sviluppano i diversi processi ossei legati alle radici dentali, all'articolazione mandibolare e all'inserzione dei muscoli masticatori:

- il processo alveolare, supporto delle radici dentali;

- il processo condilare, che forma la porzione articolare;
- il processo coronoide, sito di inserzione del muscolo temporale;
- il processo angolare, sito di inserzione dei muscoli massetere e pterigoideo interno.

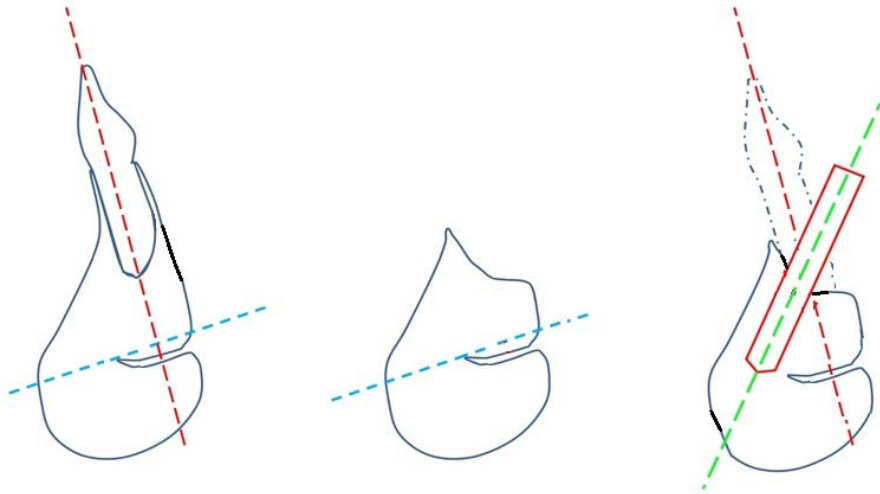


Figura 71. Cambio di direzione in zona sinfisaria dell'asse della fresa chirurgica implantare (profilata di rosso), rispetto all'asse dentale. Si noti, a livello della superficie interna della sinfisi, la rientranza del profilo data dall'ingresso di una diramazione dell'arteria linguale: il punto nel quale questa arteria entra nel corpo mandibolare è da valutare con estrema attenzione durante la chirurgia di questa zona.

#### 2.3.5.2 Processo alveolare

L'osso alveolare (Fig. 72) è sia filogeneticamente che ontogeneticamente in stretto rapporto con le sollecitazioni meccaniche relative alla masticazione; viene considerato quasi sempre come base di supporto per le radici dentali ma in realtà questa funzione di sostegno è reciproca: basti pensare all'estremo riassorbimento che si verifica nell'osso alveolare dopo la perdita dell'elemento dentale.

Il processo alveolare è comune sia alla mandibola, sia alle tre componenti ossee del mascellare superiore (la premaxilla e le ossa mascellari) (Fig. 73); la sua altezza è correlata alla lunghezza delle radici (Atchley 1993). L'elevata vascolarizzazione dell'osso che avvolge le radici dentali è necessaria a sostenere l'intenso metabolismo parodontale e la continua reattività funzionale di questa componente ossea.

La connessione dento-alveolare è tipica anche se non esclusiva, dei mammiferi: tutti gli altri tipi di connessione tra la radice dentale e l'osso sono filogeneticamente più antichi e si limitano a una unione più o meno rigida e senza nessuna capacità adattativa; il parodonto è un tessuto straordinario, un capolavoro della natura che si è finemente evoluto per facilitare la masticazione (Diekwisch 2016). Le trabecole dell'osso alveolare subiscono continui rimodellamenti per ottimizzare le risposte ai carichi meccanici della masticazione, al fine di dissipare le forze e prevenire i danni (Bodic 2005); questo rimodellamento continuo è di vitale importanza per adattarsi all'inevitabile mutare dell'occlusione che si verifica nel corso della vita di un individuo, sia esso fisiologico come per l'usura dello smalto, oppure patologico come per danni coronali o perdite di elementi dentali.



Figura 72. Processo alveolare della mandibola. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 73. Premaxilla (giallo) e osso mascellare (verde). Cranio 2857 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

La parodontite causa l'indebolimento e il riassorbimento di questo supporto strutturale ed è la principale causa di perdita dei denti (Watson et al. 2018), spesso seguita dalla diffusione di un processo irreversibile di riassorbimento osseo della cresta alveolare (Hansson, Halldin 2012) (Fig. 74).

Da un punto di vista evolutivo, embriologico, anatomico, biomeccanico, nei mammiferi la presenza dell'osso alveolare è in stretta relazione alla radice che vi si inserisce (Fig. 75).

I denti diventano fortemente infissi in cavità ossee, in una condizione detta 'tecodonte', dal greco *theca* = teca e *odontos* = dente (Liem et al. 2001), che si realizza tramite una 'gonfosi', un tipo di articolazione formata da una superficie conica (la radice) che si inserisce in una cavità ossea che ne costituisce una sorta di stampo. La gonfosi si sviluppa dal follicolo dentale con la formazione contemporanea di cemento, legamento parodontale e osso alveolare; l'osso alveolare inizia a formarsi precocemente durante lo stadio embriologico di campana, e continua a rimodellarsi in risposta alla crescita dentale (Cho, Garant 2000).

L'osso alveolare in unione alle radici dentali e al legamento parodontale costituisce un insieme che si è sviluppato come una risposta funzionale che permette ai denti di sopportare le intense forze imposte dalla masticazione.

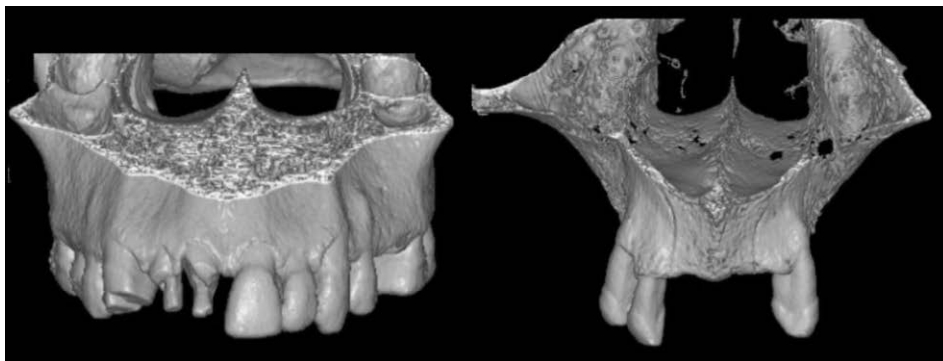


Figura 74. Diverso volume dell'osso alveolare in relazione alla presenza o assenza degli elementi dentali. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 75. Assi delle radici dentali, che corrispondono agli assi delle basi ossee. TC *cone beam*. Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

### 2.3.5.3 Processo condilare

Nei mammiferi si determinò un drastico sovvertimento dell'articolazione mandibolo-cranica rispetto a quella rettiliana: la parte concava dell'articolazione si trasferisce sulla superficie cranica mentre il 'perno' articolare passa sulla porzione inferiore, strutturandosi nel condilo mandibolare (Fig. 76). (La descrizione di questo processo continuerà poco più avanti nel paragrafo dedicato all'ATM.).



Figura 76. Processo condilare della mandibola. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

### 2.3.5.4 Processo coronoide

In tutti i primati, e più in generale in tutti i mammiferi, il ramo della mandibola termina superiormente in due processi: il processo condilare, che costituisce la componente mandibolare dell'ATM, e il processo coronoide, su cui si inserisce il tendine comune del muscolo temporale. Tra questi due processi si trova l'incisura sigmoidea a forma di U (Terhune, Robinson, e Ritzman 2014) (Fig. 77).



Figura 77. Processo coronoide. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Il processo coronoide dei mammiferi si evolve dalla antecedente piccola eminenza coronoide rettiliana, e su questa nuova area di inserzione si connette il muscolo temporale (Liem et al. 2001). La forma del processo coronoide varia tra le specie a seconda della forma e della potenza del muscolo temporale (Popowics, Herring 2006): i mammiferi carnivori tendono ad avere questo processo molto più sviluppato rispetto agli erbivori, mentre nell'uomo presenta una forma decisamente variabile in relazione ai movimenti con i quali le arcate dentali si rapportano funzionalmente tra di loro. All'interno degli ominidi, alcuni autori suggeriscono che questa variazione morfologica può riflettere modelli di sviluppo filogenetici (Rak, Ginzburg, e Geffen 2007).

Nei mammiferi il processo coronoideo (come il palato secondario) è una novità evolutiva, ed è una delle unità morfologiche che offre molte informazioni sugli adattamenti che si sono verificati durante l'evoluzione; nei reperti fossili di rettili pre-mammiferi l'emergere del processo coronoideo precede quello dell'ATM. I mammiferi carnivori, onnivori e insettivori esistenti hanno un grande processo coronoideo, simile a quello presente nel mammifero ancestrale, mentre gli erbivori hanno un processo coronoideo ridotto; è una caratteristica importante dello scheletro mandibolare dei mammiferi ed è evolutivamente associato a un trasferimento dell'inserzione del muscolo precursore del temporale; tale spostamento consentì lo sviluppo di una maggiore forza del morso e svolse un ruolo importante nell'evoluzione dei muscoli adduttori della mandibola.

La formazione del muscolo temporale e la sua inserzione sul processo sono necessari per lo sviluppo e il mantenimento del coronoide: l'effetto estrinseco del muscolo influenza direttamente la sua dimensione mentre questo si forma attraverso la regolazione genetica di crescita (Anthwal 2015).

#### 2.3.5.5 Processo angolare

Il processo angolare della mandibola (Fig. 78) è legato all'azione del muscolo massetere (Moss 1968) e dello pterigoideo interno; la sua notevole variabilità di forma e dimensioni, nei mammiferi, mostra la sua stretta relazione con gli adattamenti legati all'alimentazione.



Figura 78. Processo angolare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Gli erbivori, con masseteri e pterigoidei mediali ben sviluppati, tendono ad avere un marcato processo angolare, mentre generalmente si presenta ridotto nei piccoli marsupiali insettivori (Sánchez-Villagra, Smith 1997).

Nell'uomo il processo angolare della mandibola si modifica con l'età in modo da fornire il necessario supporto all'inserzione di questi muscoli, adattandosi sul lato esterno ai cambiamenti dell'azione muscolare del massetere (Moss 1968) e, sul lato interno, all'influenza biomeccanica dello pterigoideo interno; la trazione esercitata da queste inserzioni muscolari tende a creare delle asperità sulla superficie ossea (Fig. 79, 80).



Figura 79. Processo angolare della mandibola: 'impronte' delle inserzioni del muscolo pterigoideo interno. Si noti sul lato mediale del processo coronoideo i rilievi della corticale modellati dall'inserzione del muscolo temporale. Cranio 4234 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 80. Processo angolare della mandibola: 'impronte' delle inserzioni del muscolo massetere. Cranio 3781 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Figura 81. Processi angolari particolarmente sviluppati in un individuo vissuto in epoca pre-industrializzata: tale particolare sviluppo è la risposta adattativa di questa regione della mandibola a forti trazioni delle inserzioni muscolari; assieme all'usura dentale questa morfologia ossea si inserisce in un quadro armonico di intensa attività dell'apparato masticatorio. Cranio 2507 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

In individui che presentano una profonda incisura antegoniale, una depressione del bordo inferiore della mandibola situata davanti all'angolo mandibolare, si è rilevata una maggiore attività muscolare del massetere e dello pterigoideo interno, mentre invece nessuna correlazione statisticamente significativa è stata osservata tra la morfologia cranio-facciale verticale e la profondità dell'incisura antegoniale (Tomer, Kishnani 2011).

Quindi le componenti ossee dei processi angolare e coronoide sono molto sensibili alle stimolazioni biomeccaniche dei muscoli che su di essi si inseriscono: pterigoideo interno e massetere sul processo angolare, temporale sul processo coronoide (Atchley 1993) (Fig. 81, 82, 83).







Figura 82. Processo angolare della mandibola. In alto: cranio 5049; al centro: cranio 6694; in basso: cranio 311. Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

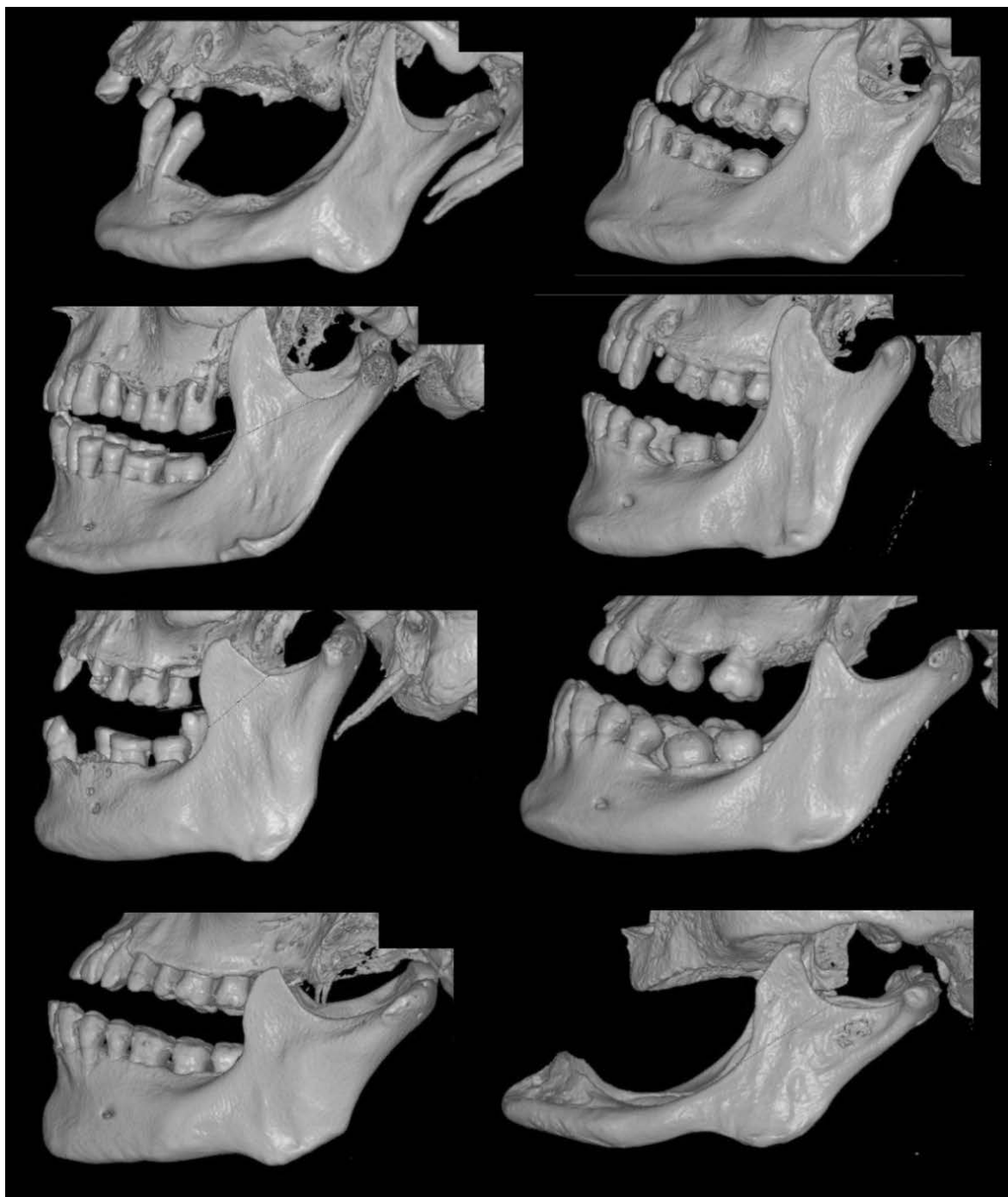


Figura 83. Variabilità morfologica dei diversi processi mandibolari. TC cone beam in sezione sagittale di reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Per quanto concerne l'angolo mandibolare vi è una interessante caratteristica anatomica di questa regione che risulta peculiare di una specie di uomo, l'*Homo neanderthalensis*. L'uomo di Neanderthal era il nostro parente più stretto, fratello genetico e cugino generazionale; è stata l'ultima specie di uomo scomparsa, che ha lasciato scarse tracce biomolecolari dentro di noi e di cui ci sono rimaste solo alcune ossa. Era ancora presente fino a poco tempo fa (circa 40.000 anni), e, nonostante l'aura di rudezza della quale l'abbiamo sempre circondato considerandolo l'uomo preistorico per eccellenza, *Homo neanderthalensis* ha sempre suscitato simpatia e anche un po' di affetto nell'immaginario collettivo.

Hanno sempre suscitato molto interesse le sue caratteristiche particolari, corrispondenti alle nostre ma allo stesso tempo diverse, che riguardano tutto lo scheletro e soprattutto il distretto cranio-cervicale: i caratteri anatomici della testa tipici solo del Neanderthal hanno sempre fatto molto discutere la comunità scientifica. La mandibola dell'uomo di Neanderthal ha una caratteristica morfologia che la contraddistingue da quella presente in *Homo sapiens*: ad esempio la branca montante del ramo mandibolare possiede rispetto a *H. sapiens* una larghezza maggiore in rapporto alla sua altezza (Fig. 84).

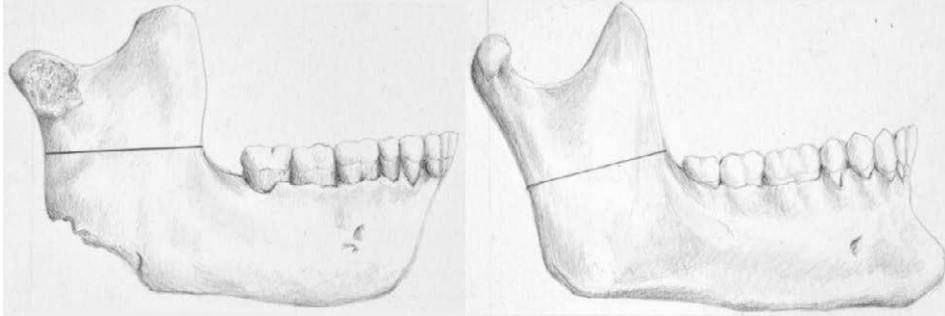


Figura 84. La branca montante della mandibola neanderthaliana (a sinistra) risulta più larga in confronto a quella presente in *H. sapiens*. Disegno di Marco Boggioni.

La larghezza della branca montante è stata misurata dal punto di massima concavità anteriore al punto di massima concavità posteriore, mentre l'altezza della branca montante è stata misurata dal punto più concavo dell'incisura antegoniale al punto più concavo dell'incisura sigmoidea (Papini et al. 2012) (Fig. 85).



Figura 85. Larghezza e altezza del ramo mandibolare. Nella mandibola neanderthaliana il rapporto tra queste misure della branca montante è diverso rispetto a quello presente in *H. sapiens*. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

In uno studio condotto dall'autore e dal Dottor Marco Boggioni si è evidenziato una maggior larghezza della branca montante della mandibola neanderthaliana rispetto a *Homo sapiens*: infatti il rapporto tra altezza e larghezza nelle mandibole neanderthaliane di Amud, Guattari III, Regardour 1, Tabun C1 ed Ehringsdorf è di 1,4262, mentre nelle mandibole appartenenti alla collezione di reperti scheletrici umani della Sezione di Antropologia e Etnologia del Museo di Storia Naturale di Firenze il rapporto è 1,5837. Questa conformazione del ramo mandibolare neanderthaliano tende a cambiare i rapporti con le strutture retromandibolari, riducendo il loro spazio in maniera proporzionale al grado di apertura della bocca (Fig. 86).

Sempre dallo stesso studio anatomico emerge che l'angolo goniaco neanderthaliano risulta minore rispetto a quello presente in *H. sapiens*: la media dell'angolo goniaco delle mandibole neanderthaliane di Amud, Guattari III, Regourdour 1, Tabun C1 è di 107,48 gradi, mentre quella delle mandibole studiate nella cranioteca del Museo Antropologico dell'Università di Firenze è di 123,78 gradi. Questa caratteristica neanderthaliana influenza la geometria del movimento di massima apertura, tendendo ad aumentare la posteriorizzazione dell'angolo della mandibola (Fig. 87).

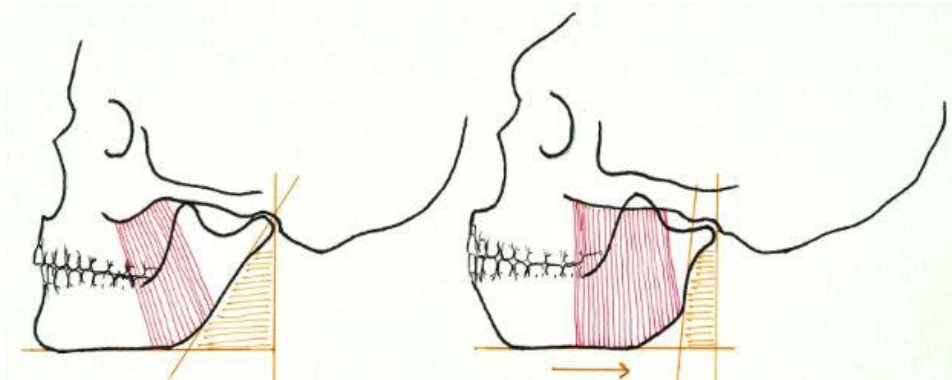


Figura 86. Nei Neanderthal il ramo della mandibola, più largo rispetto a *H sapiens*, tende a ridurre lo spazio retromandibolare delimitato posteriormente dal rachide cervicale; l'angolo smussato della mandibola neanderthaliana, durante la massima apertura, aiuta a ridurre la posteriorizzazione dell'angolo della mandibola e ridurre la compressione delle vie aeree e dei grossi fasci vascolari del collo. Disegno di Marco Boggioni.

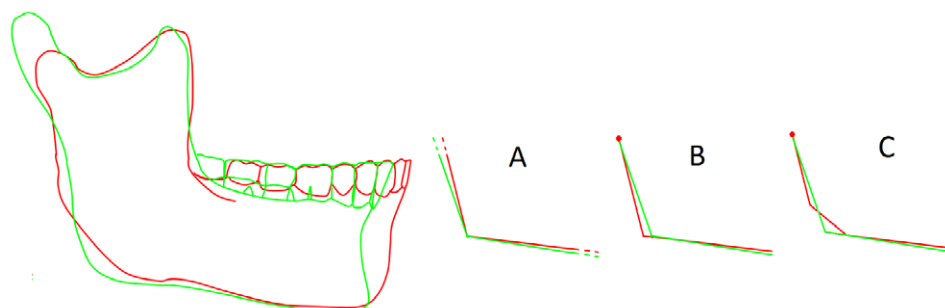


Figura 87. Nella figura di sinistra profili mandibolari sovrapposti: rosso, mandibola neanderthaliana; verde, mandibola in *Homo sapiens*. Sulla destra, stilizzati, i rispettivi angoli goniaci: A, la loro sovrapposizione facendo coincidere gli angoli; B, sovrapponendo un'ipotetica articolazione; C, si evidenzia lo smussamento dell'angolo che riduce il suo ingombro posteriore. Disegno di Marco Boggioni e dell'autore.

Nel movimento di massima apertura il minore angolo goniaco in *Homo neanderthalensis* indurrebbe una maggiore posteriorizzazione, rispetto a *H. sapiens*, dell'angolo mandibolare e di tutta la muscolatura che vi si inserisce (compreso il pavimento della lingua), con una tendenza alla compressione delle vie aeree e dei fasci vascolari del collo; invece la particolare forma smussata dell'angolo mandibolare neanderthaliano geometricamente riduce il suddetto arretramento, consentendo – a parità di apertura della bocca – il mantenimento della pervietà delle vie aeree (Fig. 88).

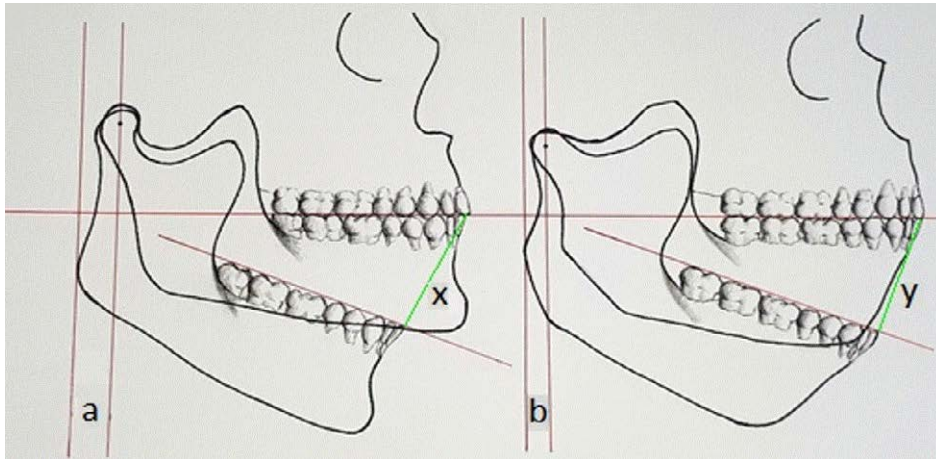


Figura 88. A parità di apertura della bocca, nel Neanderthal l'angolo smussato della mandibola riduce l'arretramento della porzione mandibolare postero-inferiore:  $x = y$ ;  $a > b$ . Disegno di Marco Boggioni.

Va sottolineato che la struttura muscolo-articolare neanderthaliana era più tozza, massiccia e potente rispetto a quella in *H. sapiens*, e questa caratteristica si manifestava anche a livello cervicale, con muscoli più potenti e corpi vertebrali più bassi e larghi (Gómez-Olivencia et al. 2007; Gómez-Olivencia et al. 2013); questo suggerisce una minore agilità ed estensione dei movimenti flesso-estensori della testa (Gómez-Olivencia et al. 2013). Con un collo così massiccio si possono ragionevolmente ipotizzare dei movimenti di flesso-estensione molto ridotti: tale condizione funzionale potrebbe risultare un ulteriore carattere autapomorfo (una novità evolutiva, un carattere proprio ed esclusivo) neanderthaliano.

Gli autori suggeriscono che la minor capacità di estendere la testa poteva essere svantaggiosa nel movimento di massima apertura della bocca, perché ne riduceva quella quota di movimento data dall'estensione craniale (Fig. 89).

L'ipotesi che meglio spiega questa tozza struttura a livello cranio-cervicale è quella di un adattamento volto a diminuire la dispersione di calore in modo da poter affrontare meglio i climi rigidi nei quali visse questa specie di Homo; la struttura massiccia del collo neanderthaliano potrebbe quindi essere spiegata come un fenomeno di *exaptation* di una robusta struttura già presente nelle specie precedenti, che si è consolidata e ulteriormente rafforzata nei Neanderthal sotto la pressione ambientale del freddo clima europeo del Pleistocene medio.

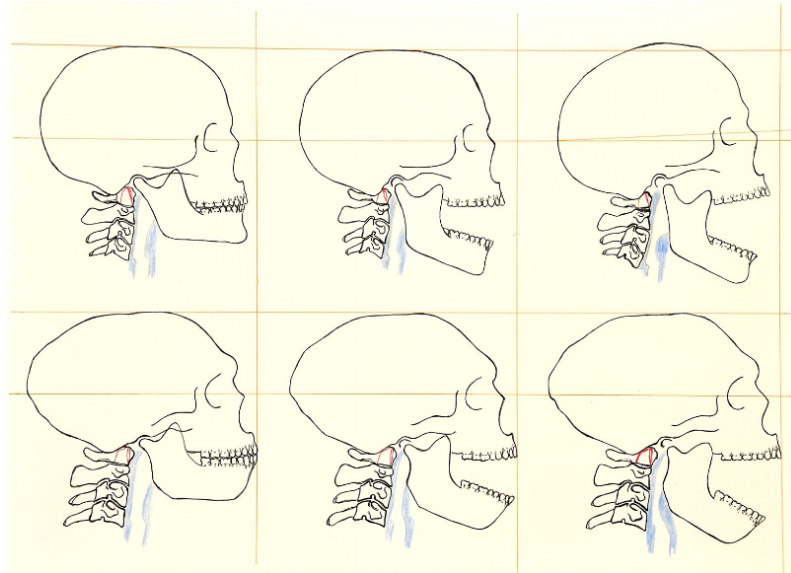


Figura 89. In alto, da sinistra verso destra, il movimento di massima apertura in *Homo sapiens*; in basso, da sinistra verso destra, l'ipotizzato movimento di massima apertura in *Homo neanderthalensis*: si noti la mancata estensione craniale nel Neanderthal. La potente struttura muscolo-articolare del collo neanderthaliano riduceva i movimenti flesso-estensori della testa, penalizzando il movimento di massima apertura della bocca che si sviluppava probabilmente con una ridottissima estensione del cranio, compendosi esclusivamente con il movimento mandibolare; anche per questo motivo l'angolo mandibolare smussato era prezioso per la pervietà delle vie aeree e dei tronchi vascolari del collo. Disegno di Marco Boggioni.

#### 2.4 Formazione dell'articolazione temporo-mandibolare (ATM)

L'articolazione temporo-mandibolare (ATM) dei mammiferi è così unica e importante da essere un attributo che ne definisce la classe, separandoli e distinguendoli dagli altri vertebrati (Irish, Scott 2015); all'interno di questa classe l'ATM mostra notevoli variazioni morfologiche e funzionali nelle diverse specie, riflettendo non solo la grande radiazione adattativa dei mammiferi nei meccanismi di alimentazione, ma anche una libertà da vincoli, come ad esempio il peso corporeo (Herring 2003).

L'ATM è il fulcro dei movimenti della mandibola, guidati da ben diciotto gruppi muscolari che generano movimenti spesso asimmetrici, ma accuratamente controllati, in modo che posizioni e movimenti mandibolari siano precisi a livelli sub-millimetrici, specialmente in prossimità del contatto occlusale. L'insieme delle componenti muscolari genera forze in grado di muovere entrambe le articolazioni temporo-mandibolari, esprimendo movimenti con sei gradi di libertà (Koolstra, van Eijden 1996); e ogni muscolo è in grado di influenzare ogni singolo grado. La distribuzione fra le diverse componenti muscolari delle forze necessarie per eseguire qualsiasi movimento non è stabilita a priori; il sistema masticatorio è cinematicamente e meccanicamente ridondante (Pileicikiene, Surna 2004), e questo permette al sistema una enorme capacità di adattamento, in modo da poter eseguire un movimento reclutando componenti muscolari diverse.

Le ATM sono delle articolazioni estremamente versatili da un punto di vista funzionale, ma al contempo sono poco definite anatomicamente, e il motivo di que-

sta loro morfologia può essere espresso con una frase tratta da *Il ritratto di Dorian Gray* di Oscar Wilde: «Definire è limitare». Infatti nell'uomo la grande libertà di movimento del sistema masticatorio si riflette nell'indeterminatezza morfologica delle ATM, nelle quali il condilo mandibolare si articola in modo anatomicamente poco congruo con la superficie articolare dell'osso temporale (Koolstra, van Eijden 1999). La scarsa reciprocità anatomica tra la superficie articolare del condilo e quella della fossa mandibolare (Tanaka et al. 2008), escludendo la superficie articolare antero-superiore, favorì un'ampia libertà di movimento per la mandibola; questo rese l'uomo una delle specie più flessibili per lo sfruttamento di fonti alimentari diversificate, caratteristiche di una dieta onnivora (Pileicikiene, Surna 2004; Fiorenza et al. 2020), oltre a consentire tutti i movimenti richiesti dalle molteplici funzioni dell'apparato stomatognatico.

Nei mammiferi l'articolazione tra cranio e mandibola dovette adattarsi a gestire movimenti diversi da quelli di una semplice rotazione, perché la masticazione richiese una struttura articolare per un verso abbastanza flessibile da sviluppare sia i movimenti orizzontali che quelli verticali e per l'altro sufficientemente stabile da sopportare e dissipare le forze necessarie per la frattura del cibo. Quasi tutti i mammiferi sono in grado di masticare e spesso hanno una eccellente occlusione tra i denti superiori e inferiori, che consente la triturazione del cibo; questa si ottiene grazie alla capacità della mandibola di muoversi lateralmente (Tucker 2017). Lo sviluppo della masticazione permise alla mandibola la conquista dell'orizzontalità, attraverso la capacità dei condili di traslare nella fossa mandibolare in varie direzioni sul piano orizzontale, sia latero-medialmente che antero-posteriormente. Nell'ATM umana l'eminenza articolare dovrebbe possedere fisiologicamente la stessa inclinazione sui due lati, attraverso un modello simmetrico di crescita e senza alcuna differenza statisticamente significativa tra lo sviluppo dei lati destro e sinistro (Katsavrias, Dibbets 2002).

Prima dei mammiferi l'articolazione cranio-mandibolare rettiliana consentiva solo un semplice movimento rotatorio; sulla parte inferiore del cranio l'osso quadrato si proiettava verso il basso, inserendosi sull'osso articolare concavo e a forma di nicchia, posto sul dorso della mandibola (Modesto et al. 2001; Luo, Kielan-Jaworowska, e Cifelli 2004; Kemp 2005). La capacità da parte dei muscoli adduttori di chiudere velocemente la mandibola è ovviamente maggiore che nell'aprirla, in modo da poter catturare la preda evitandone la fuga.

Nei mammiferi il primo passo nel processo di formazione di un orecchio e di una mandibola distinti è stato lo sviluppo di due articolazioni separate: la formazione di una doppia articolazione ebbe il vantaggio di fornire maggior resistenza contro le forze prodotte dalla masticazione, che andavano introducendo un movimento di torsione alla mandibola (Kermack 1972; Hylander 1986; Kemp 2005). Il condilo mandibolare acquistò la possibilità di traslare nella fossa: la traslazione condilare mediolaterale è caratteristica di tutti i mammiferi, anche in quelle specie che hanno scarsa o nessuna traslazione antero-posteriore (Hylander 2006). Con i mammiferi si consolidò una forma dentale complessa e differenziata alla quale corrisposero movimenti muscolo-articolari altrettanto compositi; la maggior parte dei mammiferi ha una partizione intra-articolare creata dal disco fibrocartilagineo, che divide ciascuna cavità articolare in un compartimento superiore e uno inferiore; il disco è funzionale per consentire movimenti complessi e, attaccandosi ai poli mediale e laterale del condilo, ne segue i movimenti traslatori. La parte traslatoria del movimento coinvolge principalmente il compartimento superiore, mentre la parte rotatoria si verifica all'interno dell'articolazione inferiore tra il condilo e il disco (Popowics, Herring 2006); l'avvento di una doppia articolazione è



stato quindi direttamente collegato al cambiamento della modalità di alimentazione e a un cambiamento nella forma del dente (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013).

Sebbene le componenti dell'ATM siano costanti tra i mammiferi, c'è grande diversità nella morfologia dell'articolazione, così come nella dimensione delle superfici articolari o nel loro orientamento (Popowics, Herring 2006); l'ATM mostra notevoli variazioni morfologiche e funzionali tra le diverse specie (Dean 1990): ad esempio i roditori durante la masticazione presentano carichi articolari minimi, mentre i carnivori sostengono carichi superiori a quelli dei primati (Herring 2001). Questa grande variabilità riflette non solo il notevole adattamento dei mammiferi ai meccanismi di alimentazione, ma anche il loro diverso comportamento biomeccanico (Naples 1999); in questa spiccata capacità di adattamento vi sono varianti evolutive estreme, come la perdita della cavità sinoviale in alcune balene, la perdita del disco in alcuni marsupiali e in alcuni edentati come formichieri e bradipi, oppure variazioni dell'orientamento della cavità articolare: sagittale in molti roditori, o trasversale in molti carnivori, nei quali il condilo viene avvolto dalla fossa mandibolare come un cardine nella cerniera di una porta. La struttura dell'ATM tipica dei carnivori ha un movimento limitato quasi alla sola rotazione, in modo da poter garantire la massima stabilità condilare e prevenire una lussazione dell'articolazione a causa dell'imprevedibilità delle forze applicate quando questi animali sottomettono una preda combattente (Fig. 90).



Figura 90. Cranio di cane (*Canis lupus familiaris*). Museo di Zoologia dell'Università di Firenze. Si noti come tutta la superficie laterale del cranio sia occupata dalla fossa temporale ove origina un muscolo temporale particolarmente esteso e che trova inserzione su un robustissimo processo coronoide; l'elevata potenza del morso è attestata anche dal marcato sviluppo del processo angolare della mandibola, sulla cui superficie esterna trova inserzione il capo superficiale del massetere: la conformazione di questo processo osseo, assieme ad una poderosa arcata zigomatica (l'altra area di inserzione di questo muscolo), è indice di un fortissimo massetere. Un morso sostenuto da una muscolatura così potente necessita di una peculiare conformazione dell'ATM, capace di resistere a intense forze dislocanti.



L'ATM dei mammiferi erbivori od onnivori è un'articolazione complessa che combina le caratteristiche sia di un ginglino (con una geometria a cerniera) che di un'articolazione artrodiale (con superfici piane e scorrevoli); questa tipologia articolare è in contrasto con l'ATM dei mammiferi carnivori, che presenta le caratteristiche di un ginglino e nella quale il condilo di forma cilindrica ha la sola possibilità di un movimento rotatorio a cerniera (movimento di apertura-chiusura) (Vallittu et al. 2021).

Un modo per prevenire la dislocazione mandibolare è di avere una ATM ben serrata che non può traslare antero-posteriormente a causa della sua configurazione ossea e legamentosa (Hylander 2006) (Fig. 91).

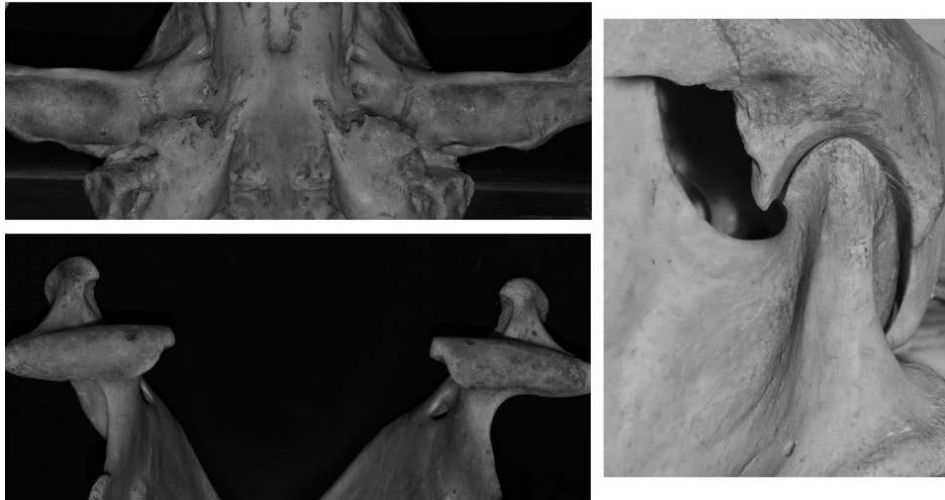


Figura 91. Condili e ATM di leone (*Panthera leo*). Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Nel tasso, addirittura, il condilo è così avvolto dalla fossa mandibolare che nel cranio secco la mandibola non si può sganciare, se non facendo scorrere lateralmente le due emimandibole in modo da allontanarle tra di loro grazie alla sinfisi non ossificata (Fig. 92).

Negli erbivori si ha spesso una inversione della consueta convessità delle superfici articolari cranio-mandibolari: la superficie condilare diventa l'elemento concavo (Fig. 93), presente in molti ungulati come pecore e bovini (Angelo et al. 2016).

#### 2.4.1 Traslazione medio-laterale

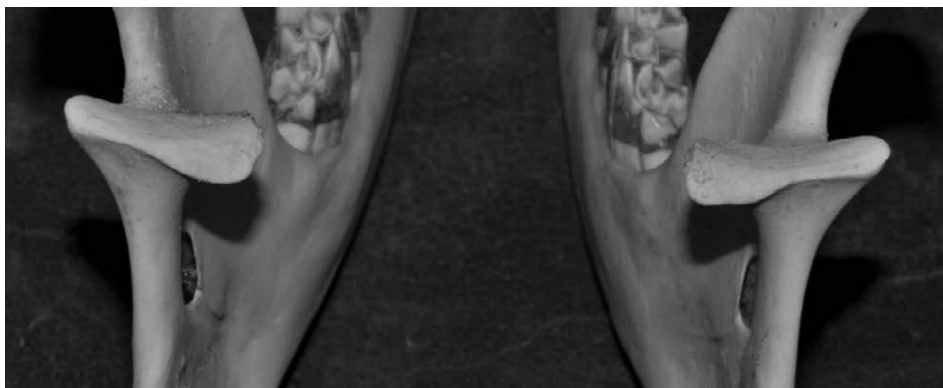
I vertebrati pre-mammiferi applicavano la massima forza del morso contemporaneamente sui due lati, mentre i mammiferi furono e sono gli unici a sviluppare la capacità di masticare con la forza massima concentrata su un lato solo dei mascellari (anche se si possono osservare delle eccezioni: ad esempio nei primati che si alimentano con cibi morbidi si possono verificare movimenti di masticazione contemporanea bilaterale).

Due parametri condizionano la geometria dei cicli masticatori: le caratteristiche meccaniche del cibo (consistenza e durezza) e l'anatomia dell'apparato stomatognatico; sebbene i cicli tipici della masticazione monolaterale disegnino delle orbite che a seconda del tipo di alimentazione possono avere forme diverse, il movimento a goccia (si veda Fig. 98) non è specifico di una qualche specie, vale a dire 'specie-specifico', perché si trova in gran parte delle specie dei mammiferi (Hiiemae 1978; Fish 1982).

Figura 92. Mandibola e articolazione temporo-mandibolare di tasso (*Meles meles*). Si noti, oltre alla estrema reciprocità di forma tra condilo e fossa mandibolare, anche lo sviluppatissimo processo coronoide. Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 93. Condili di cobo o antilope d'acqua (*Kobus ellipsiprymnus*). Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Il movimento condilare medio-laterale avviene anche in quelle specie – come i mammiferi primitivi o i carnivori – che hanno scarsa o nessuna traslazione antero-posteriore, impedita da processi ossei molto vincolanti: è il solo movimento che la loro mandibola può effettuare sul piano orizzontale grazie all'azione delle fibre posteriori del muscolo temporale, essenziale perché la loro masticazione possa aver luogo. Spesso nei carnivori come i felidi il muscolo pterigoideo esterno è assente oppure di ridottissime dimensioni (Hartstone-Rose, Perry, e Morrow 2012; Herring 2007) e il movimento traslatorio dei condili è essenzialmente prodotto dalla contrazione delle fibre muscolari del temporale, che in questo ordine di mammiferi è particolarmente sviluppato e potente.

Come già notato, nei carnivori non si verifica la traslazione antero-posteriore del condilo perché le loro ATM sono progettate per garantire la massima stabilità condilare; questo per prevenire una possibile lussazione della mandibola causata dall'imprevedibile intensità delle forze in campo quando gli animali carnivori devono sottomettere la loro preda. Il loro modo di prevenire la lussazione della mandibola consiste nell'avere una ATM ben serrata, che non possa scivolare antero-posteriormente grazie alla sua configurazione ossea e legamentosa: questo comportamento dell'articolazione caratterizzava già i primi membri di questo ordine (Hylander 2006).

A differenza dell'uomo molti mammiferi non sono in grado di portare le arcate antagoniste a contatto senza la traslazione medio-laterale, semplicemente perché l'arcata dentaria superiore è molto più larga medio-lateralmente di quella inferiore (Hylander 2006). È a causa del minor raggio dell'arcata dentale inferiore rispetto a quella superiore che si rende indispensabile uno spostamento latero-mediale della mandibola, in modo da poter effettuare la masticazione su un singolo lato alla volta. Lo scopo della traslazione condilare medio-laterale è di migliorare la funzione masticatoria, ovvero di facilitare durante la masticazione i movimenti trasversali dei denti trituranti della mandibola rispetto agli antagonisti. I movimenti di lateralità della mandibola sono necessari per fare interagire i denti inferiori assieme con quelli superiori, per una efficace frantumazione del cibo con l'arco mandibolare che si iscrive sempre in quello mascellare (Fig. 94).

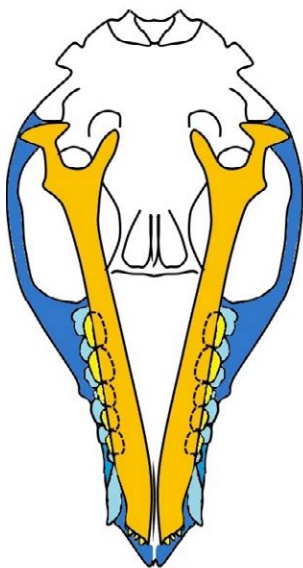


Figura 94. Cranio di mammifero, prospettiva basale. Si noti l'arcata mandibolare più stretta di quella mascellare, in modo che i denti inferiori, spostandosi lateralmente durante la masticazione, si interfaccino con quelli superiori.

Da questo punto di vista potremmo considerare il movimento di traslazione laterale della mandibola, che nei primi mammiferi permetteva di portare i molari inferiori del lato di lavoro a interfacciarsi con quelli superiori, come la prima forma arcaica di movimento di lateralità della mandibola: una traslazione laterale del condilo che è presente anche nell'uomo ed è descritto come 'movimento di Bennett immediato', e che può essere visto come il residuo del primigenio movimento di lateralità dei mammiferi arcaici.

Nell'uomo i movimenti di lateralità sono sotto l'azione continua del muscolo pterigoideo esterno, che con la sua porzione inferiore si inserisce direttamente sulla fossetta condiloidea, svolgendo una funzione rimodellante sul condilo durante i primi anni di vita (De Toffol 2004).

La frequenza di alternanza del lato di masticazione è di solito regolare nella maggior parte dei mammiferi, incluso l'uomo; in alcune specie la ciclicità di alternanza diminuisce significativamente, come in molti ungulati e nei conigli, che masticano dalla stessa parte per periodi prolungati e a volte per giorni. Solo pochi animali, come i cammelli e alcuni roditori, masticano con perfetta alternanza sui loro lati destro e sinistro (Weijs 1994).

La maggior parte dei mammiferi, oltre a masticare con un solo lato per volta (Popowics, Herring 2006), per ottenere il massimo dell'efficienza triturante presenta le cuspidi dei molari inferiori sfalsate anteriormente rispetto alle cuspidi omologhe dei molari antagonisti: agendo come un pestello nel mortaio, la cuspidi di supporto del molare superiore si rapporta con la fossa centrale del molare antagonista in modo da creare naturalmente una precisa giustapposizione tra i vari elementi delle arcate dentali, definita nell'uomo 'rapporto di prima classe di Angle' (Osborn 1982).

#### 2.4.2 Traslazione antero-posteriore

Con i mammiferi compare il ciclo masticatorio tridimensionale, che sul piano orizzontale è caratterizzato da una componente latero-laterale e da una antero-posteriore (Fig. 95); quest'ultimo tipo di movimento si ha nei roditori, negli erbivori e negli onnivori mentre, come già visto, non si verifica nei carnivori in modo da garantire loro la massima stabilità condilare durante il momento predatorio. Negli erbivori, nei quali al contrario che nei carnivori o negli onnivori predomina la traslazione tipica della masticazione macinante, le superfici dell'ATM sono piatte.

La forma dell'ATM riflette le forze masticatorie e la gamma dei movimenti mandibolari, allo stesso modo in cui la dentatura riflette fortemente il profilo dietetico; la morfologia dell'ATM e la forma dentale variano con modalità prevedibili l'una rispetto all'altra, ed entrambe sono in relazione con la dieta. Rapporti significativi sono stati identificati tra molari, cranio, mandibola e fossa glenoidea: questi complessi di forme diverse riflettono le diverse strategie di alimentazione (Terhune, Cook, e Otárola-Castillo 2015).

Il movimento di lateralità della mandibola è dato principalmente dalla contrazione del muscolo pterigoideo esterno (PEs) controlaterale, e per quanto riguarda la mobilità dell'ATM umana va specificato il ruolo determinante del PEs: questo muscolo presenta un orientamento a ventaglio delle sue fibre ed è in grado di generare una gamma finemente graduata di vettori di forza sul condilo e sul disco articolare, così da controllare con precisione i movimenti della mandibola, come richiesto dalla masticazione e dalle altre funzioni (Murray et al. 2001).

#### 2.5 Formazione dell'orecchio medio

La formazione dell'orecchio medio è un argomento che non può essere scisso dalla formazione dell'ATM in quanto le due strutture sono unite dal punto di vista evolutivo, embriologico, anatomico, fisiologico e patologico.



Figura 95. Traccati assiografici della masticazione: i cicli masticatori sono disegnati nei tre piani dello spazio dal movimento del punto interincisivo. Si noti come sui piani frontale e orizzontale il 'gomitolo' formato dai cicli masticatori sia simmetrico sui due lati, a indicare una fisiologica masticazione monolaterale alternata.

Circa 200 milioni di anni fa apparvero i primi mammiferi (Jenkins 1971), piccoli animali coperti di pelo in grado di mantenere una temperatura corporea più alta rispetto alle specie a loro contemporanee, dotati di ghiandole sudoripare alcune delle quali, nelle femmine, si specializzarono nella produzione di latte per nutrire i piccoli. Ma la caratteristica che più distingue i mammiferi dai rettili e da tutti gli altri vertebrati è la presenza di due piccole ossa al centro dell'orecchio: l'evoluzione degli ossicini uditivi dell'orecchio medio dalle ossa mascellari dei rettili, e il loro cambiamento di posizione e di funzione, sono un ottimo esempio di *exaptation* (Hogervorst, Bouma, e De Vos 2009). Come a volte succede nei percorsi evolutivi un elemento strutturale preesistente diventa una caratteristica fondamentale per una nuova funzione tramite un processo di 'riutilizzo', mediante il quale la natura impiega nei discendenti quello che ha a disposizione negli antenati; anche se può accadere che l'evoluzione rimaneggiando il materiale a disposizione possa creare prodotti tutt'altro che perfetti (Pievani 2019).

Rettili e sinapsidi pre-mammiferi posseggono una mandibola formata da più ossa, ma solo un singolo osso (l'omologo della staffa) nell'orecchio medio; diversamente tutti i mammiferi possiedono nella mandibola un singolo osso (l'arcaico osso dentario) e più ossa nell'orecchio medio, vale a dire martello, incudine e staffa (Urban et al. 2017). I dati fossili, l'anatomia comparata e la biologia dello sviluppo dimostrano che il martello e l'incudine, le due nuove ossa nell'orecchio medio dei mammiferi, sono omologhe alle due ossa che nella mandibola rettiliana formano l'articolazione tra i mascellari: l'osso quadrato (che si evolve per formare l'incudine) e l'osso articolare (che si trasforma nel martello). L'incorporazione di due porzioni ossee della mandibola rettiliana nell'orecchio medio dei mammiferi (Fig. 96) è stata possibile solo con l'evoluzione di un nuovo modo di articolare dei mascellari (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013; Maier, Ruf 2016).

Prima dei mammiferi l'orecchio medio possedeva un solo ossicino (detto 'colu-mella') che, date le sue grandi dimensioni, permetteva principalmente alle vibrazioni a bassa frequenza di essere trasmesse comunque attraverso l'articolazione mandibolo-cranica; ma questo tipo di articolazione era (ed è nei rettili attuali) decisamente troppo massiccia e quindi poco sensibile per trasmettere le vibrazioni ad alta frequenza veicolate dall'aria (Liem et al. 2001).

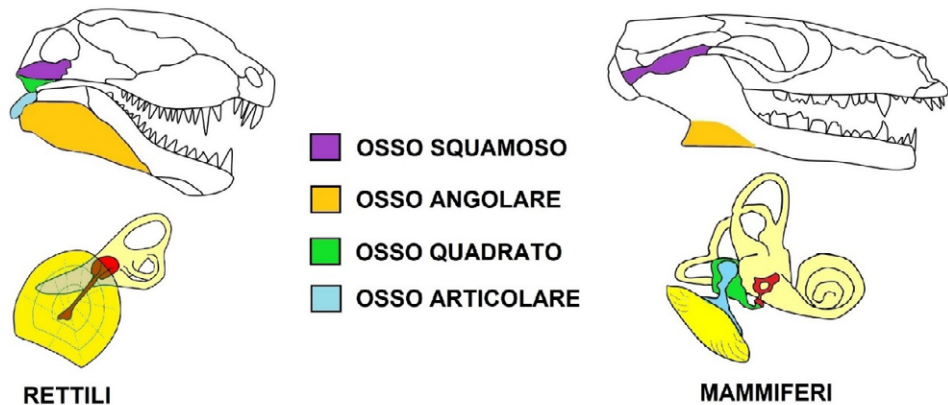


Figura 96. Incorporazione delle ossa dell'articolazione cranio-mandibolare rettiliana (osso quadrato e osso articolare rettiliani) nell'orecchio medio dei mammiferi.

Martello, incudine e staffa dell'orecchio medio sono una delle caratteristiche principali dei mammiferi, e sono strettamente connessi con l'evoluzione di una nuova ATM; questa si evolse insieme alla catena ossiculare interrompendo la connessione tra la mandibola e la columella, separando così di fatto l'apparato deputato all'alimentazione da quello dell'udito. Nei mammiferi le ossa quadrato e articolare dei rettili si spostarono superiormente e all'indietro andando a formare il martello e l'incudine; questa modifica, oltre a una riduzione delle dimensioni di queste ossa, portò a una migliore percezione delle frequenze sonore più alte (Benton 2000).

Le connessioni tra ATM e catena ossiculare però non si limitano al solo aspetto filogenetico, ma si estendono anche a livello embriologico, oltre che anatomico e funzionale; è interessante notare che l'innervazione del muscolo tensore del timpano, che è associato al muscolo tensore del velo palatino (Aristeguieta, Ballesteros Acuña, e Sandoval Ortiz 2010), sia data da un ramo del nervo mandibolare, e che la contrazione di questo muscolo determina un aumento della tensione della membrana timpanica, limitandone l'ampiezza di vibrazione e diminuendo così la trasmissione del suono all'orecchio interno: un adattamento evolutivo per proteggere le strutture dell'orecchio interno da forti rumori, che aiuta anche la coordinazione dell'espressione verbale.

La mandibola dei vertebrati non mammiferi origina embriologicamente da diverse ossa che circondano la cartilagine del Meckel (CdM) che attraversa il corpo laterale della mandibola, e nella sua parte più prossimale si suddivide a formare i due elementi scheletrici (l'osso quadrato e quello articolare) che formeranno l'articolazione caratteristica dei vertebrati non mammiferi (Woronowicz, Schneider 2019).

Il primo passo fondamentale nella formazione embriologica dell'orecchio medio dei mammiferi fu la scissione in due porzioni della CdM che permise la separazione funzionale degli apparati deputati all'alimentazione e all'udito, rimuovendo così (quasi del tutto) la connessione tra queste due strutture (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013); la separazione tra apparato masticatorio e apparato uditivo, con l'evoluzione del martello e dell'incudine e la loro disconnessione dai mascellari, si verificò indipendentemente, più volte, in tempi diversi e in distinte linee evolutive.

Nei mammiferi durante lo sviluppo del corpo cartilagineo dalla CdM si verifica una separazione della sua porzione posteriore (Urban et al. 2017), che successivamente si

suddivide nel martello e nell'incudine – inizialmente uniti come un'unica condensazione cartilaginea (Urban 2013) (Fig. 97).

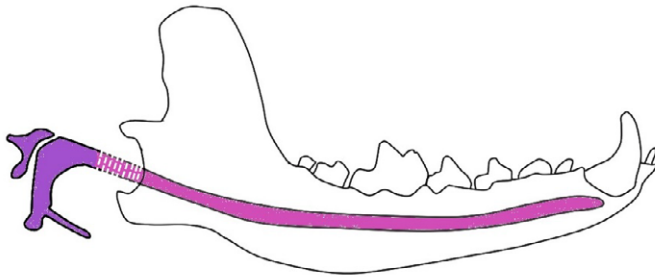


Figura 97. La CdM è rappresentata colorata; a sinistra in colore più scuro: martello, incudine. La linea bianca tratteggiata sta a indicare la separazione della porzione più proximale della cartilagine, che permette la separazione dell'orecchio medio dalla mandibola.

Nell'uomo e nelle scimmie antropomorfe queste strutture sono anatomicamente connesse anche in età adulta, attraverso legamenti che permangono anche ad accrescimento concluso: queste connessioni restano anatomicamente evidenti, come il legamento malleolare anteriore costituito da una modificazione del tratto posteriore della CdM, o come il legamento disco-malleolare che è la continuazione embriologica della guaina del muscolo pterigoideo laterale; entrambi questi legamenti percorrono il canale del Civinini (Ögütçen-Toller 1995; Cheynet et al. 2003).

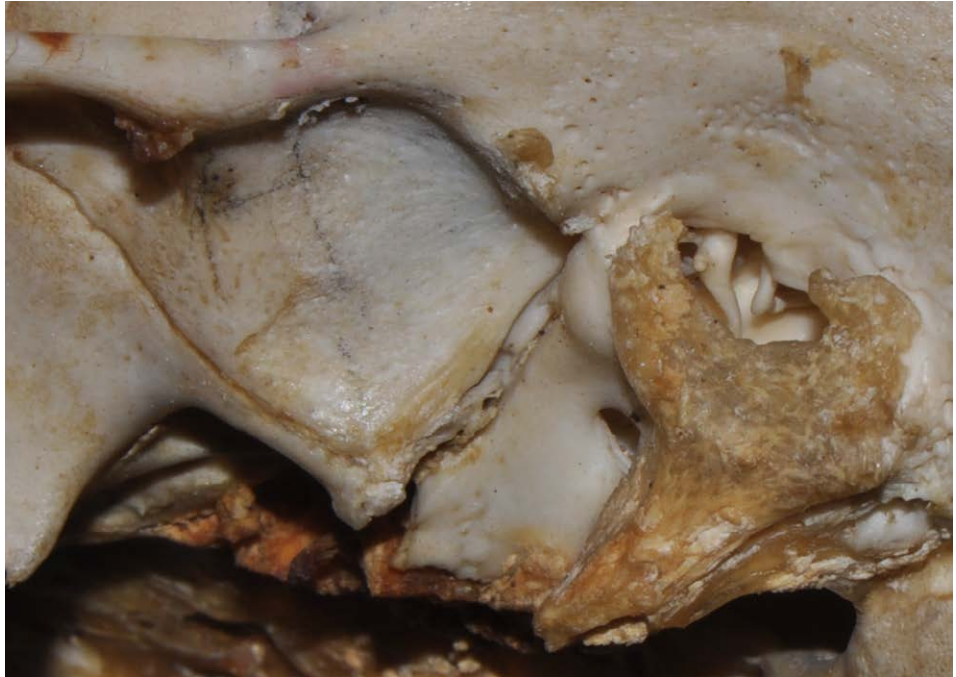
Il martello e l'incudine si ossificano relativamente presto nello sviluppo, fissando precocemente le loro dimensioni in contrasto con il cranio e la mandibola ancora in crescita (Fig. 98, 99). In questo modo gli ossicini rimangono stabili mentre la testa cresce e ciò favorisce il loro spostamento posteriore per la separazione dell'orecchio medio dall'ATM (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013).



Figura 98. Cranio di neonato, visione dal basso. Si notino nella parte inferiore (tratteggio giallo) le dimensioni già sviluppate dell'incudine e del martello, in relazione all'area della fossa mandibolare ancora immatura (tratteggio verde). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 99. Cranio di bambino di 16 mesi. Visione latero-inferiore. Martello incudine e staffa parzialmente visibili e ancora di dimensioni relativamente grandi; si notino il la scarsa pendenza del tetto glenoideo dell'ATM, la fessura petrotimpanica che separa la porzione articolare anteriore da quella posteriore, e su quest'ultima il forame di Huschke non ancora chiuso. Cranio 1379 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



## 2.6 Formazione del parodonto

Tra i vertebrati i denti possono connettersi all'osso attraverso tre tipi di unione:

- *acrodonte*, nella quale le radici sono assenti e i denti sono fissati superficialmente sul culmine dei mascellari, con la loro porzione basale fusa sulla superficie dell'osso mascellare sottostante (serpenti, pesci, rane, lucertole) (Fig. 100 A).
- *pleurodonte*, nella quale le radici sono assenti e i denti sono fissati superficialmente sul lato interno dei mascellari, inserendosi sull'osso attraverso un collegamento diretto con la superficie esterna della base dentale tramite tessuto fibroso elastico e flessibile, in modo da facilitare lo scivolamento della preda verso il fondo della bocca impedendone poi di fatto la fuoriuscita (varani, iguane) (Fig. 100 B).
- *tecodonte*, nella quale compaiono le radici dentali inserite in profonde teche ossee, che permettono loro di resistere a forze notevoli (mammiferi, coccodrilli, barracuda, alcuni tipi di pesce azzurro) (Fig. 100 C).

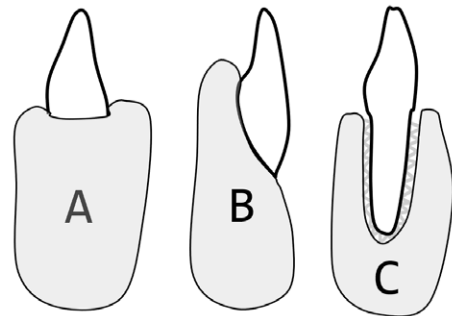
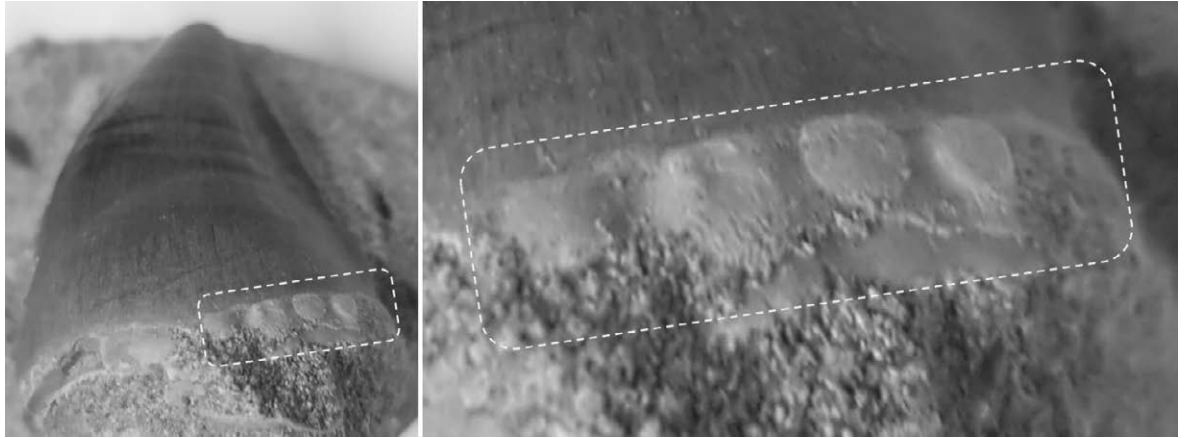


Figura 100. Schema dei diversi tipi di unione dei denti all'osso. A: acrodonte; B: pleurodonte; C: tecodonte.



Nella maggioranza dei pesci, dei rettili e degli anfi i denti sono rigidamente collegati alle ossa mascellari: è proprio questa la differenza fondamentale tra i mammiferi e gli altri vertebrati, nei quali il legamento parodontale è piuttosto l'eccezione che la regola (Diekwisch 2016) (Fig. 101).



I vertebrati non mammiferi che posseggono un attacco dentale all'osso paragonabile a quello dei mammiferi sono delle eccezioni e sono accomunati da una vorace predazione (Klein-MacPhee 2002) nei confronti di animali grandi, forti e difficili da essere bloccati (Bemis, Giuliano, e McGuire 2005); queste caratteristiche della loro alimentazione hanno portato questi vertebrati non mammiferi a sviluppare un supporto dentale, simile a quello dei mammiferi, capace di resistere a forti sollecitazioni e in grado di dissipare le intense forze del morso.

I coccodrilli ad esempio sono una delle poche specie di rettili che posseggono una struttura radicolare necessaria al loro peculiare modo di alimentarsi: cacciano in acqua prede di grandi dimensioni, dalle quali devono strappare e disarticolare grosse parti, con l'ulteriore difficoltà che nell'ambiente acquatico non esistono punti di appoggio stabili per esercitare la forza necessaria a svellere pezzi di carne dalla preda. Questi rettili hanno adottato una tecnica con la quale, una volta addentata la preda, girano vorticosamente su sé stessi in modo da strappare via quello che si trova saldamente afferrato tra i loro denti; durante questa fase i denti sono sottoposti a forze elevatissime, sia nel morso ma soprattutto nella forza torcente, dovuta alla particolare tecnica. In questi animali gli elementi dentali necessitano di un attacco alle basi ossee più profondo rispetto a quello di una semplice fusione, maggiormente efficace nel dissipare gli stress: un ancoraggio garantito da strutture radicolari simili a quelle dei mammiferi.

Nei mammiferi il parodonto connette i denti alle ossa mascellari mediante articolazioni fibrose che forniscono loro un apparato sospensore elastico in grado di resistere alle forze che si sviluppano nelle normali funzioni masticatorie; questo tipo di connessione permette inoltre agli elementi dentali di spostarsi all'interno dell'osso così da modificare la loro posizione (Mjor 1980): questa meravigliosa capacità di adattamento permette a ogni singolo dente di ottimizzare la sua posizione in ogni momento della vita, in modo da poter svolgere al meglio la sua funzione.

Il parodonto è una delle strutture più particolari del corpo umano: un morbido legamento posto tra due duri tessuti mineralizzati, cemento radicolare e osso della parete alveolare (Diekwisch 2016), tutti di derivazione mesenchimale. La transizione da uno all'altro di questi tre strati si realizza con un diverso grado di differenziazione e di mi-

Figura 101.  
Dente fossile di Mosasaurus: si noti l'area di attacco del dente oltre il bordo dello smalto.

neralizzazione dello stesso tessuto connettivo originale: questa omogeneità istologica è la base della sua reattività biomeccanica. Lo stato di mineralizzazione del legamento parodontale è una caratteristica dinamica nell'evoluzione dei vertebrati soggetta ad adattamento funzionale (Luan et al. 2009); legamento parodontale, cemento radicolare e osso alveolare dovrebbero essere visti come un'unità strutturale (Berkovitz 2004) e funzionale (Ivanovski, Shi, e Bartold 2006) che consente ai denti la dissipazione delle sollecitazioni meccaniche generate durante la masticazione, oltre che permettere ai singoli elementi di attuare spostamenti adattativi all'interno dell'osso alveolare (Bosshardt et al. 2008). Entro certi limiti i denti dei mammiferi si possono muovere nell'osso come unità indipendenti: questo continuo riposizionamento, reso possibile dal rimodellamento del parodonto, si ha durante la crescita dei mascellari e in seguito all'usura dei denti, ed è conseguenza delle forze occlusali (Fig. 102).

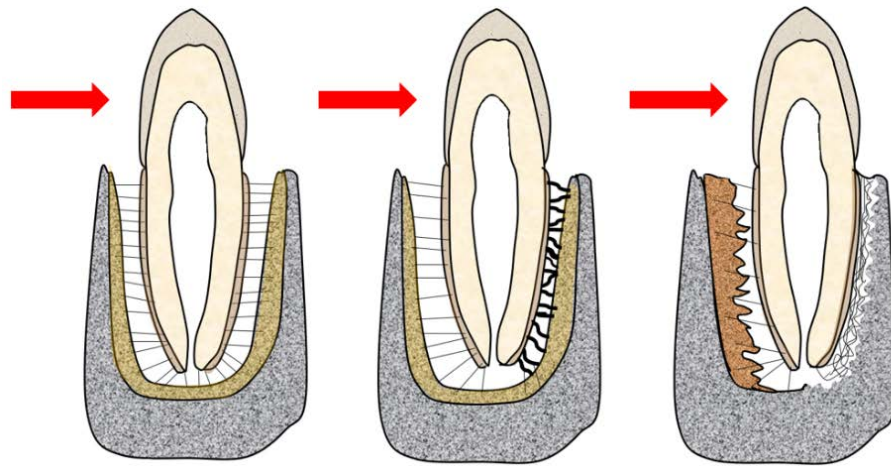


Figura 102. Spostamento del dente all'interno dell'osso alveolare. A sinistra una forza costante, continua o ripetuta, inizia ad agire sul dente; al centro la conseguente deformazione delle fibre parodontali che da un lato si tendono mentre dall'altro si comprimono; a destra si ha l'apposizione di nuovo osso dal lato della trazione e il riassorbimento della parete alveolare dal lato della compressione. Questo meccanismo permette ai denti dei mammiferi di poter adattare la loro posizione all'interno dell'osso per far fronte al mutare delle esigenze funzionali.

La composizione e l'organizzazione delle strutture parodontali dei mammiferi nascono con l'avvento della nuova funzione masticatoria, ovverosia con la necessità da parte dei tessuti di sostegno del dente di dissipare le intense sollecitazioni biomeccaniche con risposte strutturali adeguate; si modifica non solo la struttura della corona dentale ma si creano e/o si modificano le sue strutture di supporto: osso alveolare, legamento parodontale, radici dentali.

#### 2.6.1 Osso alveolare

Per l'osso alveolare si veda il paragrafo (2.3.5.2) inerente alle ossa maxillo-facciali.

#### 2.6.2 Legamento parodontale

Il legamento parodontale è un tessuto non mineralizzato che consente alle radici dentali un ancoraggio robusto ma resiliente (ovverosia capace di ritrovare uno stato di

equilibrio dopo una alterazione strutturale) all'interno dell'osso alveolare, assicurando agli elementi dentali un traumatismo ridotto al minimo durante i circa 3000 cicli masticatori che gli esseri umani effettuano ogni giorno (Diekwisch 2016). Il legamento parodontale controlla la dissipazione delle sollecitazioni meccaniche generate durante la masticazione e durante gli impatti traumatici (Bosshardt et al. 2008), e previene il riassorbimento della radice o la sua anchilosi all'osso alveolare che la circonda (Bertsen, McCulloch, e Sodek 1997).

Nei mammiferi i denti si 'spostano' all'interno della componente ossea come unità indipendenti, e ciò è reso possibile dal continuo rimodellamento del parodonto, necessario per adattare l'occlusione alla crescita ossea dei mascellari, all'usura dei denti (Dhakray et al. 2012) o a lesioni della dentatura. Le inserzioni delle fibre parodontali sulla lamina dura, circa il 75% in volume, possono essere considerate come la trama di un'amaca che sostiene il dente e che sostanzialmente trasforma le forze compressive dell'occlusione, dirette verso il fondo dell'alveolo, in forze di trazione (McCormack 2016).

Da un punto di vista evolutivo l'azione imposta dalla dinamica masticatoria ha comportato un cambiamento istologico della lamina dura che fascia le radici dentali e sulla quale si inseriscono le fibre del legamento parodontale: essa si è adattata al tipo di sollecitazione imposta dalla conformazione anatomica e funzionale ed è infatti composta da osso compatto non haversiano, perché la struttura haversiana è più adatta a resistere alle sollecitazioni compressive piuttosto che alle forze di trazione, e quindi risulterebbe biomeccanicamente meno efficace (Mayya, Banerjee, e Rajesh 2013).

### 2.6.3 Cemento

Nei mammiferi il cemento è un tessuto mineralizzato che avvolge le radici dentali e concorre a costituire l'apparato di supporto del dente, in concerto con le fibre parodontali e l'osso alveolare; nei mammiferi erbivori si ha la presenza di cemento anche a livello della corona dentale, sulla quale riempie lo spazio tra le cuspidi e le lamelle dello smalto (Berkovitz, Shellis 2018). Il cemento è spesso istologicamente definito come simile al tessuto osseo, tuttavia è avascolare e non subisce nessun rimodellamento dinamico; aumenta solo di spessore durante tutta la vita. Il cemento è classificato in *cemento acellulare* senza cementociti e con fibre estrinseche, che ricopre sottilmente la radice nella zona cervicale, e *cemento cellulare* con fibre intrinseche e cementociti, che ricopre più frequentemente la radice nella zona apicale.

La superficie e il volume delle radici sono correlati con la forza del morso, sia nei molari sia nei canini dei carnivori e di alcuni primati (Berkovitz, Shellis 2018); rispetto ai denti anteriori proprio nei molari il cemento è generalmente più spesso, perché la sua quantità è proporzionale allo stress masticatorio scaricato sul dente (Yamamoto, Hirayama 2016).

Il cemento acellulare è più adatto ad assolvere la funzione di supporto per i denti (Bosshardt, Selvig 1997), mentre il cemento cellulare sembra assolvere maggiormente a una funzione di adattamento e di rimodellamento della superficie della radice durante i movimenti dentali, compensando (in parte) anche l'usura della corona e riempiendo eventualmente la quota di superficie radicolare riassorbita (Jones 1981; Schroeder 1986).

Come già illustrato, nella maggior parte dei vertebrati, inclusi tutti gli anfibi e la maggior parte dei rettili, i denti sono fissati rigidamente all'osso attraverso una fusione dei due tessuti (Diekwisch 2016); i coccodrilli sono gli unici rettili che presentano i denti attaccati ai mascellari con radici coperte da un tessuto simil-osseo (cemento) e inseriti in tasche ossee (gonfosi); le radici sono lunghe quanto le corone dentali e sono

ritenute in alveoli ossei da un legamento che è una via intermedia tra quello dei mammiferi, privo di mineralizzazioni, e l'attacco mineralizzato rettiliano simile all'anchilosi (McIntosh et al. 2002). Inoltre nei coccodrilli il dente di sostituzione e quello deciduo si sviluppano ed erompono all'interno del solito alveolo (gonfosi tecodontica), mentre tra i mammiferi il dente di sostituzione occupa un proprio alveolo, e il legamento parodontale e l'alveolo decidui scompaiono durante il rimodellamento della crescita (Berkovitz, Shellis 2016).

Le radici dentali, pur non potendo essere considerate elementi anatomici caratteristici ed esclusivi che contraddistinguono la classe dei mammiferi, possono però essere reputate parti anatomiche che in essi si strutturano con un grado di complessità prima sconosciuto. Lo sviluppo di una radice e delle relative strutture anatomiche di collegamento e di supporto, anche se presente in forma più rudimentale in alcuni vertebrati pre-mammiferi, si è strutturato in questa classe grazie all'evoluzione della masticazione. Questa caratterizzazione anatomica deve essere considerata una risposta evolutiva alle intense sollecitazioni imposte dalla masticazione: la funzione delle radici è quella di trasmettere gli sforzi masticatori dal cemento delle radici all'osso alveolare.

Nei mammiferi tutte le strutture di sostegno del dente (osso alveolare, radice dentale, cemento e legamento parodontale) originano, formandosi assieme alla gonfosi, dal follicolo dentale (Cho, Garant 2000). La divergenza evolutiva, che si realizzò nei mammiferi con lo sviluppo delle gonfosi e la conseguente inserzione dei denti nelle ossa mascellari, si deve a una modificazione della struttura della guaina di Hertwig (GdH), un cambiamento indispensabile per lo sviluppo di una radice: nei coccodrilli e nei mammiferi, rispetto agli altri vertebrati, la GdH determina la formazione di una struttura parodontale con tutti i suoi tessuti specializzati, piuttosto che una fusione rigida tra dente e osso (Luan, Ito, Diekwisch 2006).

Si realizzò a livello istologico una graduale transizione evolutiva nel collegamento tra dente e osso: dal cappuccio coronale dell'organo dello smalto nei pesci cartilaginei e ossei, al collare epiteliale cervicale continuo negli anfibi, che facilita la saldatura della parte terminale della radice, giungendo infine alla transitoria rete epiteliale nei coccodrilli e nei mammiferi, che consente alle cellule mesenchimali del follicolo dentale di sconfinare la barriera epiteliale e di secernere il cemento sulla superficie dentinale della radice (Luan, Ito, Diekwisch 2006).

La GdH fu scoperta nel 1874 da Oscar Hertwig, uno zoologo e biologo tedesco, e consiste in un doppio strato cellulare che come una guaina circonda le radici dentali degli anfibi; la GdH è uno dei pochi tessuti che sono stati scoperti per la prima volta in anfibi e non nei mammiferi, e il motivo della scoperta è legato alla longevità della GdH nella dentizione anfibia. Da una prospettiva evolutiva sembra che la GdH si sia evoluta prima per fornire elasticità nell'ancoraggio dei denti degli anfibi, e quindi potrebbe aver facilitato nei coccodrilli e nei mammiferi la formazione e il mantenimento di un legamento parodontale non mineralizzato (Luan, Ito, Diekwisch 2006). Tra le varie specie di vertebrati la morfologia, l'evoluzione e lo sviluppo della GdH sono strettamente collegate al tipo di attacco dentale, dal semplice ancoraggio similanchilotico caratteristico dei vertebrati pre-mammiferi, alla complessa gonfosi mammaliana.

Mentre nei rettili la GdH rimane continua e limitata alla base della corona dentale, nei coccodrilli si presenta nettamente diversa: perforata e coprente l'intera lunghezza della radice, consentendo però la rigida fusione della parte terminale della radice all'osso (McIntosh et al. 2002). Le gonfosi dei mammiferi si sviluppano dal follicolo dentale con l'osso alveolare che inizia a formarsi precocemente durante lo stadio di campana e si rimodella continuamente in risposta allo sviluppo dentale, all'eruzione e alla crescita

dei mascellari. Durante lo sviluppo della radice la guaina di Hertwig inizia ad allontanarsi dalla corona, reclutando le cellule mesenchimali del follicolo (Berkovitz 2010).

Lo sviluppo della radice inizia quando la formazione della corona ha raggiunto la futura giunzione amelo-cementizia: si forma il diaframma epiteliale con un piano che rimane relativamente fisso durante lo sviluppo e la crescita della radice, che prolifera coronalmente modellando la forma radicolare e creando il cemento intermedio. Nella fase pre-eruttiva, una volta formata la corona sul margine cervicale dell'organo dello smalto, si struttura un anello fatto da un doppio strato di cellule epiteliali che va a formare la GdH; questa indurrà la differenziazione e la proliferazione delle cellule mesenchimali della papilla dentale adiacente al diaframma.

Le cellule epiteliali della parte interna della guaina promuovono il reclutamento e la citodifferenziazione delle cellule progenitrici della polpa; alcune di queste cellule migrano verso la superficie interna della GdH diventando odontoblasti che, organizzati con una struttura simile a una palizzata, formeranno la dentina della radice (Matalová, Lungová, e Sharpe 2015). Nei mammiferi, una volta avvenuta la deposizione del primo strato di dentina, la GdH perde la sua continuità diventando simile a una rete di filamenti epiteliali che permette, attraverso le sua maglie, la penetrazione di cellule mesenchimali indifferenziate che vanno a circondare il germe del dente; queste cellule mesenchimali del follicolo dentale, che attraverso le lacune della guaina entrano in contatto con la superficie della dentina radicolare, si differenziano in cementoblasti (Huang et al. 2009).

La differenziazione delle cellule più esterne darà luogo sia a popolazioni di fibroblasti (che secernendo collagene e altre proteine formeranno fibre di Sharpey, poi incorporate nel cemento in via di sviluppo), sia a popolazioni di osteoblasti che contribuiranno alla formazione dell'osso alveolare, in uno sviluppo corale dei tessuti di sostegno del dente (Fig. 103).

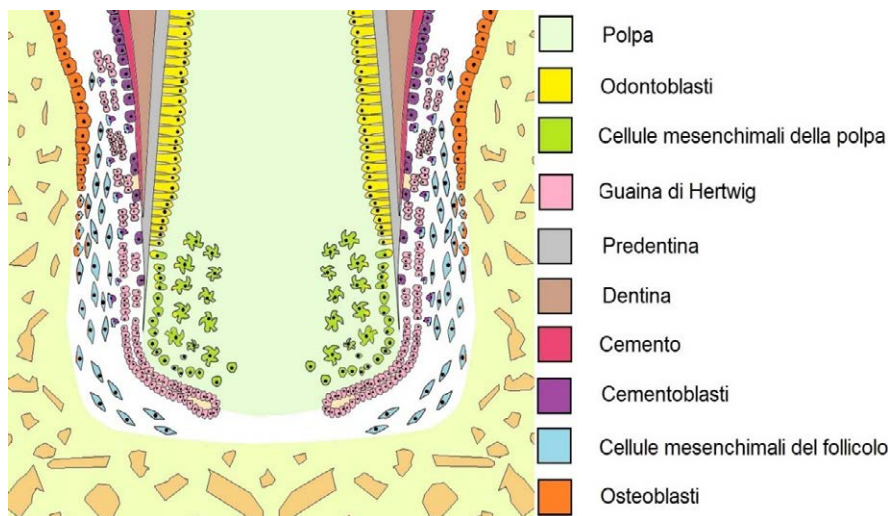


Figura 103. Sviluppo della radice: guaina di Hertwig. Disegno liberamente tratto da “*Stem Cell Biology and Tissue Engineering in Dental Sciences*”, Vishwakarma, 2014.

La GdH è coinvolta nel reclutamento di cellule che daranno origine al legamento parodontale, nella costruzione dell'alveolo, e nello stabilire la forma della radice (Matalová, Lungová, e Sharpe 2015): tutto ciò in uno sviluppo contestuale con l'osso alveolare (che subisce un rimodellamento attivo man mano che l'elemento cresce),

un equilibrio reciproco mantenuto per tutta la vita funzionale del dente (Vishwakarma et al. 2014).

Nei denti pluriradicolati il diaframma epiteliale prolifera anche orizzontalmente, producendo estensioni simili a lingue (2 estensioni nei denti biradicolati e 3 nei tre denti triradicolati) e le estremità libere di queste estensioni epiteliali, crescendo l'una verso l'altra si fondono dividendo l'apertura radicolare in due o tre partizioni.

C'è un'associazione intima tra la penetrazione della barriera epiteliale da parte delle cellule connettivali del follicolo dentale e la successiva creazione di un legamento parodontale, che sostituendo la GdH occupa la superficie della radice (Fig. 104).

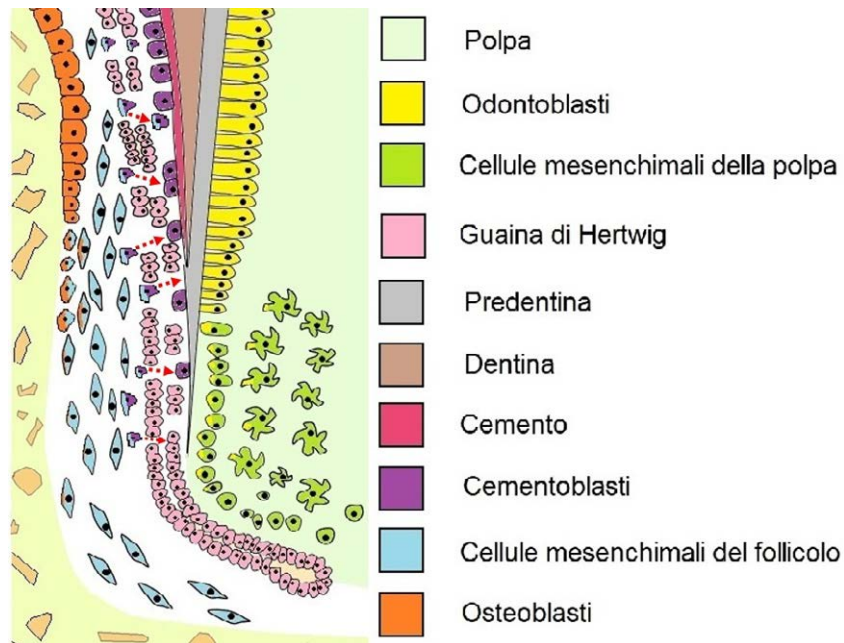


Figura 104. Perdita della continuità della guaina di Hertwig che permette il passaggio e la differenziazione delle cellule mesenchimali del follicolo nelle diverse tipologie cellulari dei tessuti che costituiranno il parodonto. Disegno liberamente tratto da *“Stem Cell Biology and Tissue Engineering in Dental Sciences”*, Vishwakarma, 2014.

L'osso alveolare, il legamento parodontale, il cemento, la dentina radicolare si formano contemporaneamente nello stesso processo embriogenetico (Fig. 105); nei mammiferi tutto il parodonto matura e funziona come una sola unità anatomico-funzionale, e la maggior parte dei tessuti parodontali si sviluppa insieme alla formazione delle radici dentali e ha origine dal follicolo dentale, derivato dalla cresta neurale (Cho, Garant 2000).

Come il posizionamento dei denti all'interno della bocca è in relazione all'influenza di guance lingua e occlusione, così i denti erompono dall'osso anche grazie a un rimodellamento che i tessuti attuano in risposta alle forze funzionali agenti sui mascellari. L'eruzione del dente comporta chiaramente il rimodellamento della cripta ossea che accoglie il dente, e che alla fine confluisce con l'osso corticale della mascella per formare la 'lamina dura' (Sarrafpour et al. 2013). Di conseguenza osso alveolare, legamento parodontale, radice dentale vanno pensati come un unico sistema strettamente connesso da un punto di vista anzitutto evolutivo, e poi embriologico, istologico, anatomico e funzionale.



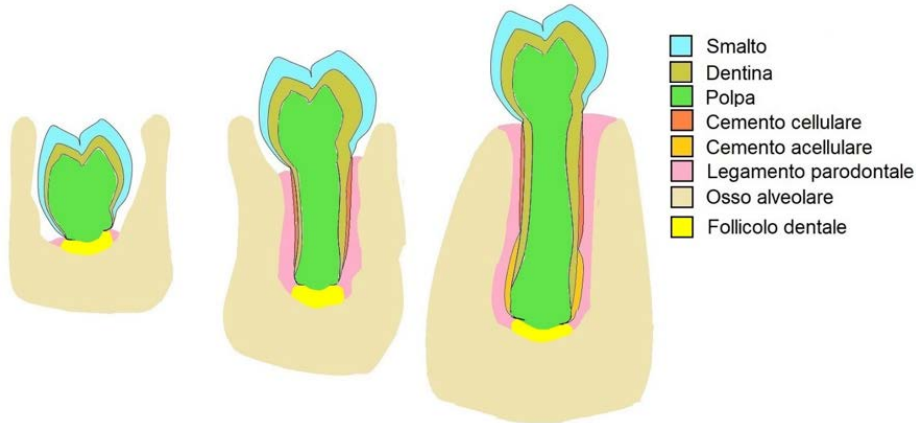


Figura 105. Sviluppo contemporaneo dei tessuti radicolari del legamento parodontale e dell'osso alveolare. Disegno liberamente tratto da: "Stem cell biology and tissue engineering in dental sciences", Vishwakarma, 2014.

Nella fase terminale di formazione della radice si determina anche l'anatomia del fascio vascolo-nervoso in zona apicale: il fascio fuoriesce dalla radice evitando il vertice geometrico di questa (Fig. 106), e suddividendosi frequentemente in molteplici diramazioni.



Figura 106. Imbocco del fascio vascolo-nervoso principale posto lateralmente e più in basso rispetto all'apice geometrico della radice.

Questa particolare anatomia deve probabilmente la sua organizzazione a un adattamento nei confronti dei carichi masticatori: nonostante i recettori parodontali e/o pulpari regolino l'intensità delle forze prodotte dai muscoli elevatori (Kikuchi, Koriath, e Hannam 1997) evitando carichi potenzialmente dannosi, i molari sono sempre sottoposti a maggiori carichi compressivi rispetto ai denti anteriori (Pileicikiene, Surna 2004). Dato che un carico assiale su un dente naturale provoca un'intrusione apicale (Kim et al. 2005; Gross 2008), la mobilità fisiologica che ogni dente ha nel suo alveolo – e in special modo quella intrusiva – tende a concentrare nel vertice geometrico dell'apice radicolare

le intense forze della masticazione. Se il forame principale si localizzasse sul vertice geometrico dell'apice, il fascio vascolo-nervoso sarebbe con più probabilità danneggiato da un fenomeno di compressione ischemica legata all'intrusione del dente nel suo alveolo; la maggior frequenza della localizzazione del forame principale lateralmente all'apice, in una zona meno sollecitata biomeccanicamente, tende a porre in maggior sicurezza sia la vascolarizzazione che la sensibilità della polpa dentale (Fig. 107).

Anche la suddivisione del fascio vascolo-nervoso in più rami con diversi sbocchi, probabilmente trova la sua origine nella parcellizzazione del rischio traumatico: un evento biomeccanico compressivo non assiale che concentri il suo carico in un punto preciso della curvatura apicale, anche se determinasse un danno limitato al fascio vascolo-nervoso coinvolto, tende ad avere minori possibilità di compromettere completamente la vitalità della polpa, grazie appunto alla presenza degli altri fasci vascolo-nervosi (Fig. 108). Suggestiva in tal senso la maggior frequenza del delta apicale nei molari, elementi maggiormente sottoposti a intensi carichi rispetto ai denti anteriori (Gao et al. 2016).

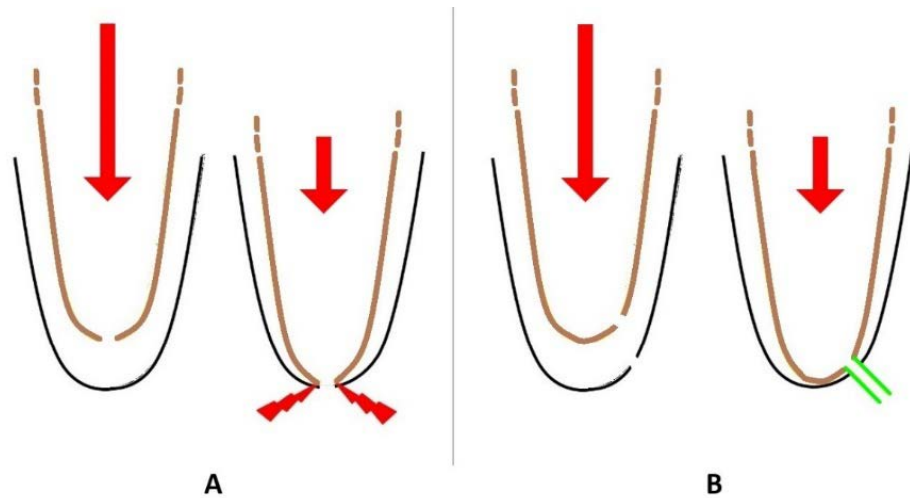


Figura 107. Intrusione dell'apice geometrico della radice nell'alveolo osseo: A, compressione del fascio vascolo-nervoso posto sull'apice geometrico; B, fascio vascolo-nervoso posto lateralmente all'apice geometrico con riduzione della possibilità di compressioni dannose.

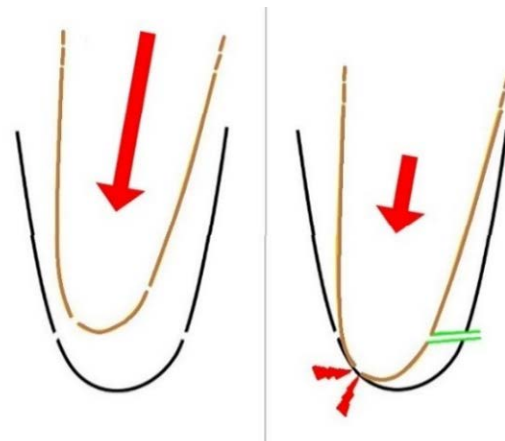


Figura 108. Riduzione della possibilità di compromettere la vitalità della polpa per la presenza di più fasci vascolo-nervosi.



La perdita dei tessuti parodontali – per avulsione dentale o per parodontopatia – stimola e accentua il decorso del processo patologico, disorganizzando il sistema propriocettivo e il *feedback* sulla mobilità mandibolare per una diminuzione del numero di recettori dei legamenti parodontali; questo rende meno precisa la gestione delle forze di masticazione che a loro volta possono scaricarsi in modo meno controllato e più traumatico.

Il ripristino dell'integrità funzionale dell'arcata dentale è uno dei problemi più rilevanti nell'odontoiatria clinica, poiché l'equilibrio funzionale tra le arcate dentarie garantisce una stimolazione funzionale armonica dell'intero apparato masticatorio e contribuisce al suo corretto sviluppo e al suo mantenimento (Pilecikiene, Surna 2004).

Ogni dente è un elemento meccanicamente inerte, che si posiziona e si stabilizza nell'osso quando nel tempo è nulla la risultante delle forze che su di esso si applicano (Fig. 109).

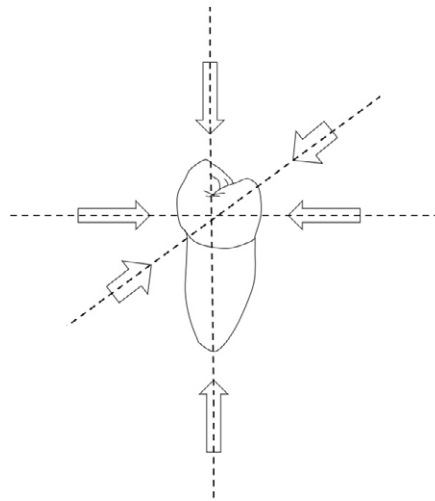


Figura 109. Ogni dente è soggetto a spostarsi nell'osso quando le forze che su di esso convergono presentano una risultante.

Se la somma delle sollecitazioni meccaniche che si scaricano sul dente non riesce a essere dissipata, la stupefacente capacità di adattamento del parodonto permette aggiustamenti compensatori dell'elemento dentale, che permettono di mantenere il più a lungo possibile l'efficacia masticatoria e sensoriale.

L'usura funzionale delle superfici occlusali come di quelle interprossimali è compensata rispettivamente da un'eruzione verticale e da uno spostamento trasversale, movimenti che sono una risposta adattativa del parodonto, che assicura una corretta reciprocità funzionale delle superfici, essenziale per mantenere la massima efficienza masticatoria possibile.

Il concetto di una eruzione dei denti attiva per tutta la vita è stato proposto per la prima volta da Bernhard Gottlieb nel 1927 e diversi studi metrici condotti negli ultimi quattro decenni ne hanno stabilito la presenza nelle popolazioni passate con dentature soggette a una forte usura (Kaifu et al. 2003). Alla luce di queste considerazioni dovremmo iniziare a considerare le posizioni non canoniche dei denti o le usure dello smalto come la miglior strategia possibile che ogni singolo dente attua per adattarsi al mutare del suo ambiente biomeccanico.

## 2.7 Modificazione dei tessuti dentali

Anche, e forse soprattutto, i tessuti duri dentali hanno dovuto adattare la loro struttura in modo da assolvere alle esigenze di un nuovo ambiente biomeccanico imposto dalla nuova funzione. Affronteremo adesso lo smalto e la dentina, in quanto il cemento, tessuto di pertinenza parodontale, è già stato trattato nella parte inerente al parodonto.

### 2.7.1 Smalto

Di solito la premessa quasi costante che si trova leggendo un lavoro sullo smalto dentale è che sia la sostanza più dura e mineralizzata del nostro corpo: lo smalto è in effetti il derivato tissutale più altamente mineralizzato (circa il 97% in peso), e la sua composizione e struttura ne definiscono la capacità di sopportare lo stress e di resistere alle fratture (Popowics, Herring 2006). Ma tra le sue sorprendenti caratteristiche vi è anche la capacità di adattarsi progressivamente alla funzione masticatoria – funzione primaria dell'elemento dentale – e di farlo con un processo mirato ad aumentare l'efficienza: l'usura. I suoi aspetti biochimici, embriologici, strutturali e ultrastrutturali sono il risultato di uno sviluppo evolutivo graduale, che partendo dal tempo profondo ha avuto modo di agire per milioni di anni; come per ogni tessuto e ogni organo del nostro corpo lo smalto dentale è il prodotto del modo in cui l'ambiente esterno (forze, molecole, temperature) ha influenzato i nostri geni nel corso dell'evoluzione (Lieberman 2014). Nei rettili lo smalto in genere tende a essere un sottile strato uniforme (Fig. 110) con spessori solitamente non maggiori di poche decine di micron (Sahni 1987; LeBlanc et al. 2020), e la sua struttura si presenta priva di prismi.

L'evoluzione verso la struttura prismatica avvenne progressivamente da rettili simili a mammiferi (Stem, Crompton 1995): lo smalto di alcuni di essi, detto pre-prismatico, presentava nella sua struttura delle discontinuità cristalline, costituendo uno stadio di transizione tra lo smalto aprismatico e quello prismatico (Legasa 1993).

Nei mammiferi lo smalto cambia la sua microstruttura diventando prismatico e aumentando così la sua resistenza alle migliaia di quotidiani cicli masticatori: lo smalto prismatico è considerato un segno distintivo dei denti dei mammiferi, associato alla funzione masticatoria (Line 2005; Irish, Scott 2015).

Alcune soluzioni adattative compaiono più volte nella storia evolutiva di animali anche filogeneticamente distanti tra loro, ma solo in alcuni diventano un carattere distintivo. Nei mammiferi lo smalto è molto variabile in forma, dimensione, struttura e proprietà, e avendo una natura sostanzialmente minerale (è una sostanza priva di cellule) una volta formatosi non può essere rimaneggiato, tranne che per scambi ionici all'interno della bocca, rappresentando così un esempio unico di conservazione e registrazione permanente dell'ontogenesi (Maas, Dumont 1999).

Il processo evolutivo dello smalto dei mammiferi non è dovuto solo a un riarrangiamento anatomico della configurazione tissutale, ma soprattutto a una modificazione della struttura istologica dell'ameloblasto; questo 'piccolo' cambiamento della cellula che produce lo smalto, e muore dopo aver finito il suo compito, ha determinato un profondo cambiamento strutturale e una quantità di variazioni nella biomeccanica di questa sostanza, indispensabili per l'efficacia della funzione masticatoria dei mammiferi. Lo smalto dei mammiferi si 'attrezza' quantitativamente e qualitativamente per resistere agli stress indotti dalla triturazione degli alimenti, diventando al contempo la sostanza più dura del corpo ma anche quella capace di modellarsi progressivamente grazie all'usura funzionale delle sue superfici.



Figura 110. Dente fossile di Mosasaurus. Si noti, fossilizzato, il sottile strato di smalto.

Le modificazioni di questa sostanza nei mammiferi non si limitano solo alla sua struttura microscopica e submicroscopica, ma riguardano anche il suo aspetto macroscopico, con spessori differenziati a seconda del tipo di dieta delle singole specie: ad esempio l'uomo possiede uno smalto più spesso dei pongidi (Molnar, Ward 1977). Tra i primati, rispetto agli esseri umani moderni, sono presenti notevoli variazioni nello spessore dei denti masticanti: nelle grandi scimmie africane, i nostri parenti viventi più stretti, lo smalto è notevolmente più sottile, mentre negli oranghi asiatici è solo leggermente più sottile; anche nell'uomo moderno la sua distribuzione può variare notevolmente tra i denti adiacenti o anche all'interno della corona di un singolo dente.

Un aumentato spessore dello smalto migliora la resistenza agli stress e può essere considerato come un adattamento a diete contenenti parti dure che richiedono ai denti un'alta resistenza alla frattura. Uno spessore maggiorato prolunga la vita dello smalto specialmente nelle diete ricche di cibi abrasivi, che richiedono una resistenza prolungata all'usura (Berkowitz 2018).

Gli oggetti duri più comunemente mangiati da mammiferi grandi e piccoli sono probabilmente semi o frutti protetti da un duro guscio; i gusci sono progettati per resistere alla frattura e spesso posseggono un doppio strato, con una parte dura esterna che rac-

chiude un gheriglio morbido. Da un punto di vista biomeccanico vi sono somiglianze strutturali tra la costituzione dei denti umani e quella dei gusci dei semi, che mostrano adattamenti simili a quelli dello smalto. Vi sono gusci che posseggono fibre radiali, altri con fibre che si incrociano a tutto lo spessore, e altri ancora che presentano fibre incrociate limitate alla parte interna del guscio e fibre radiali nella parte esterna (Lucas et al. 1995; Lucas et al. 2008; Jennings, Macmillan 1986; Williamson, Lucas 1995): la natura di fronte a esigenze biomeccaniche simili tende a proporre soluzioni simili.

La trattazione della natura dello smalto e della sua evoluzione verrà approfondita nel capitolo 3, dedicato all'usura.

### 2.7.2 Dentina

Come abbiamo visto, lo smalto da una dura e omogenea 'cuticola' di rivestimento di un dente sostituibile e sostanzialmente inerte, divenne una sostanza con spessori differenziati in relazione alla dieta; e anche gli altri tessuti dentali, sotto la pressione dell'ambiente biomeccanico, si modificarono adattandosi al loro nuovo ruolo funzionale.

Nei vertebrati non mammiferi esistono parecchi tipi di dentina, ma il tipo di gran lunga più ampiamente distribuito è l'*ortodentina*, che forma uno strato compatto che circonda la polpa, permeato da un enorme numero di minuti tubuli contenenti prolungamenti citoplasmatici dei processi odontoblastici. In altre varietà di dentina lo strato dentinale può presentare delle pieghe (*plicidentina*), può essere suddivisa (*osteodentina*), o ricca di capillari (*vasodentina*) (Berkovitz, Shellis 2016).

All'interno della classe dei mammiferi si possono avere delle diversità nella microstruttura della dentina come ad esempio una variazione del grado di mineralizzazione della dentina peritubulare; queste differenze possono determinare un forte impatto sulla resistenza e sull'elasticità dell'elemento dentale. Nei mammiferi la dentina è un tessuto vitale e altamente innervato, sensibile e in grado di rispondere a stimoli sia meccanici che chimici provenienti dall'ambiente; è così interdipendente dalla polpa da essere considerata parte integrante del complesso pulpo-dentinale (Berkovitz, Shellis 2016) e il processo di formazione dentale inizia con l'apposizione della *dentina primaria*: nei mammiferi la forma del dente è determinata dalla piegatura e dalla crescita dell'interfaccia tra l'epitelio dello smalto e gli odontoblasti che formano la dentina, che come un diaframma attraversa l'interno del follicolo dentale e che costituisce un precursore della morfologia della superficie esterna dello smalto (Fig. 111) (Guy et al. 2015; Hakkinen et al. 2019).

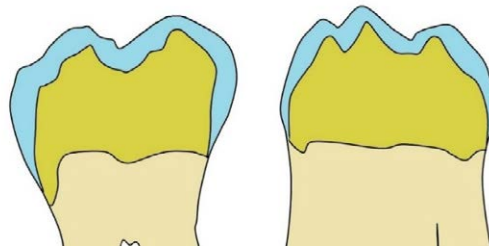


Figura 111. La massa dentinale supporta lo smalto in modo da renderlo il più uniforme possibile.

Nella fase di eruzione, una volta che i denti entrano in occlusione o dopo la chiusura degli apici radicolari, la formazione di dentina rallenta pur continuando a formarsi regolarmente come *dentina secondaria*, e la sua continua apposizione tende, nel corso

della vita, a riempire la camera pulpare. La *dentina terziaria* è un tessuto di reazione nei confronti di lesioni, carie o usura: con l'usura dello smalto questo tipo di dentina si forma a protezione della polpa, in modo da bloccare i tubuli che corrono dalla superficie esposta verso la camera pulpare, impedendo così la penetrazione intratubulare di batteri e sostanze che potrebbero danneggiarla irreversibilmente (Mrör 2001; Ungar 2010).

La dentina da struttura di supporto dello smalto si evolve in un insieme biologicamente attivo e capace di reagire alle ingiurie fisiche, chimiche e biologiche (Tjäderhane 2019): con la capacità di apporre nuovi strati interni di dentina terziaria (Fig. 112), si attuò un processo capace di limitare i danni legati all'usura dello smalto, ostacolando così una eccessiva e dannosa superficializzazione della camera pulpare.

Con il progredire dell'usura legata alla masticazione la dentina si superficializza e inizia a lavorare attivamente nel processo di triturazione del cibo; la possibilità di apporre dentina terziaria è una protezione nei confronti dell'organo pulpare, in reazione a un insulto esterno che può essere fisico, chimico o batterico: reazione che tenderà a essere proporzionale alla durata dello stimolo. La formazione di dentina terziaria ha un ruolo simile allo smalto, aiutando a mantenere la funzione di taglio e a prolungare la vita di un dente, prevenendone la perdita di funzionalità (Towle 2019). Rapide o intense infiammazioni determinano la liberazione di citochine che possono stimolare le cellule indifferenziate della polpa a differenziarsi in nuovi odontoblasti, i quali depositano dentina terziaria per riparare il sito danneggiato (Berkovitz, Shellis 2018).

La formazione di dentina terziaria è particolarmente importante nella dentizione dei mammiferi pascolatori, che posseggono una polpa dentale in grado di compensare la grande usura con una attiva e continua produzione di nuova dentina reattiva; alcune specie sembrano predisposte a produrre dentina terziaria prima, più rapidamente, o più frequentemente rispetto ad altre.

La presenza di dentina terziaria in tre specie di ominidi (*Australopithecus africanus*, *Homo naledi* e *Paranthropus robustus*) ha una frequenza che va dal 12% al 16,13%, mentre in due specie di grandi scimmie il *Gorilla* (*Gorilla gorilla*) presenta il 90%, lo scimpanzé (*Pan troglodytes*) il 47,21%.

Nell'uomo la massima capacità di produrre nuovi odontoblasti e mantenere così integra la salute pulpare si ha fino a circa 25 anni; questo dato può essere visto come un 'indicatore istologico di obsolescenza' in quanto evidenzia un limite temporale alla capacità della polpa di far fronte il più efficacemente possibile alle pressioni che l'ambiente esercita su di essa. Reattività delle cellule indifferenziate della polpa e usura dentale appaiono perciò come fattori di obsolescenza programmata del dente e della vita dell'animale allo stato di natura; diminuendo con il tempo la sua reattività istologica, la polpa dentale tende a rispondere con maggior difficoltà ai suoi compiti, rendendo di fatto il dente, e di conseguenza tutto l'organismo, più debole.

Va tenuto presente che probabilmente un quarto di secolo non è poi un'età molto lontana dalla durata media della vita della specie *Homo sapiens* dalla sua comparsa fino a tempi storicamente recenti; fino a 'poco' tempo fa numerosi fattori, tra i quali scarsità di cibo, malattie e l'assenza di loro cure, la forte competizione per la sopravvivenza, riducevano di molto quella che noi oggi consideriamo essere la prospettiva ragionevole di vita.

Dentina e smalto, che si interfacciano con una reciprocità speculare, presentano caratteristiche diverse nella loro risposta alle sollecitazioni meccaniche: la dentina possiede un modulo elastico maggiore rispetto a quello dello smalto, modulo che varia di poco in base alla direzione delle sollecitazioni, presentando perciò un'alta resistenza alla frattura (Berkovitz, Shellis 2018). Lo smalto è più duro, meno isotropo e più fragile della dentina (Chun 2014), e nei mammiferi il suo spessore dipende dalle dimensioni corporee, dalla durata della vita e dal

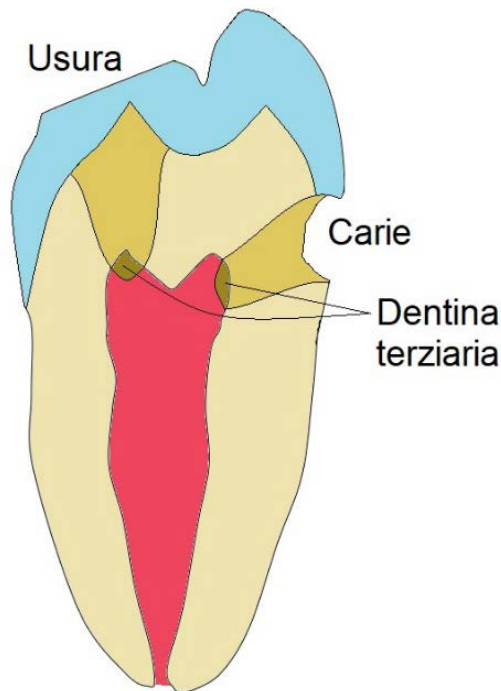


Figura 112. Apposizione di dentina terziaria conseguente a carie e usura.

comportamento alimentare della specie, comprendendovi le proprietà fisiche degli alimenti, i tempi di alimentazione giornalieri e la durata del ciclo di masticazione (Guy et al. 2015).

Sebbene lo spessore di un materiale rigido sia molto importante per la sua resistenza alla frattura, non meno importante è la sua uniformità, essenziale per evitare concentrazioni di tensioni interne che si localizzerebbero nei punti di cambiamento di spessore, ove si innescerebbero linee di frattura. All'inizio dell'amelogenesi le cuspidi sono centri di maturazione precoce delle cellule dell'epitelio dello smalto e dal vertice cuspidale tale processo si estende cervicalmente; questo inizio differenziato delle diverse porzioni coronali fa sì che la crescita della zona del vertice dentale continui più a lungo che nei solchi, incrementando maggiormente lo spessore dello smalto cuspidale (Guy et al. 2015).

Lo spessore dello smalto nei mammiferi deve soddisfare due esigenze contrapposte: essere il più uniforme possibile, e avere uno spessore differenziato e maggiorato nelle zone sottoposte a maggior usura, ovvero le superfici occlusali in genere e le cuspidi e i bordi in particolare. Le cuspidi sono le aree occlusali più coinvolte nella masticazione e le zone più sottoposte all'usura: la loro maggiore quantità di smalto compensa la maggior abrasione e al contempo sopporta sollecitazioni e stress laddove il cibo entra in contatto con lo smalto (Lee et al. 2010), mantenendo così il dente efficace il più a lungo possibile.

Anche se gli ominidi (scimpanzé, bonobo e uomo) più di una volta hanno evoluto modificazioni dello spessore dello smalto sui denti molari, dobbiamo considerare gli stretti rapporti che questo spessore rigido instaura con la sottostante dentina più elastica: vi è la necessità strutturale di evitare eccessive variazioni dello spessore dello smalto allo scopo di ridurre le tensioni interne che ne deriverebbero (Schwartz, McGrosky, e Strait 2020).

Se vogliamo, la natura ha anticipato di diversi milioni di anni le tecniche usate dagli odontotecnici nella costruzione delle protesi in metal-ceramica: la struttura del substrato metallico, più elastico e resistente, deve essere tale da sostenere uno strato ce-

ramico tendenzialmente uniforme, per evitare l'innescarsi di fratture legate a tensioni interne che si concentrano nelle zone a diverso spessore (Fig. 113).

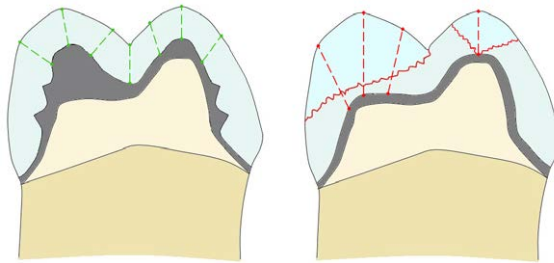


Figura 113. Sezione di una corona in metal-ceramica: a sinistra, modellazione del metallo (grigio) in grado di sostenere un uniforme strato di materiale ceramico (celeste); a destra, la modellazione del manufatto metallico, che non compensa irregolarità nella preparazione del moncone dentale, determina uno spessore differenziato del sovrastante strato rigido con conseguente innesco di fratture. Disegno di Antonio Meoni.

### 2.7.3 Polpa

Le conoscenze sulla polpa dentale dei vertebrati non mammiferi (oltre alla formazione della dentina) sono frammentarie, a differenza di quanto conosciamo su quella dei mammiferi, le cui funzioni sono state oggetto di numerosissimi studi. Nei vertebrati non mammiferi la funzione della polpa dentale rimane in gran parte non chiarita, dato che la funzione di nutrimento risulta molto limitata o assente poiché i denti vengono sostituiti ripetutamente.

Nei mammiferi la polpa dentale oltre alla formazione della dentina assume il ruolo di regolatore dell'omeostasi del dente, diventando così un elemento attivo nella protezione della sua integrità, con la possibilità di reagire a eventi potenzialmente dannosi. Infatti, rispetto ai vertebrati non mammiferi, il complesso pulpo-dentale diventò essenziale per il mantenimento e il nutrimento degli odontoblasti, capace di organizzare risposte riparative nei confronti dell'usura e delle infezioni; questo ruolo gioca un'importanza fondamentale perché le dentizioni dei mammiferi sono solo due e l'elemento dentale deve rimanere efficiente per tutta la vita dell'animale (Berkovitz, Shellis 2016).

Anders Adolph Retzius descrisse nelle diverse classi di vertebrati il decorso dei nervi all'interno della polpa: nei pesci e negli anfibi le fibre nervose pulpari si ramificano non estendendosi però fino all'apice della polpa; nei rettili sottili fibre nervose emesse dai tronchi principali decorrono verso i lati e oltrepassano lo strato degli odontoblasti terminando in modo convoluto sulla superficie interna della camera pulpare, ma in entrambi i casi si configura un modello diverso da quello dei mammiferi (Tuisku, Hildebrand 1995; Stewart 1927).

Nei mammiferi la polpa dentale è costituita da odontoblasti, cellule mesenchimali indifferenziate, fibroblasti, macrofagi, leucociti, linfociti, vasi, nervi, fibre collagene e sostanza fondamentale; le fibre nervose al suo interno decorrono quasi indivise fino alla sommità della camera stessa dove, nell'area sottostante alla superficie occlusale, si sfoccano in innumerevoli ramificazioni, formando il *Plesso di Raschkow*. Dal plesso di Raschkow si dipartono sottili terminazioni delle fibre nervose che penetrano nei tubuli dentinali decorrendo al loro interno; la concentrazione di tubuli innervati varia a seconda della porzione dell'elemento presa in considerazione: cornetti pulpari 40%, parti laterali della camera pulpare 4,8%, regioni cervicali 1%, mentre nella



dentina radicolare è presente solo qualche saltuaria terminazione nervosa (Fig. 114) (Byers 1984). Questa forte diminuzione delle terminazioni nervose in senso coronario rende difficile la spiegazione della sensibilità che spesso si manifesta con l'assunzione di bevande fredde.

Invece la maggiore innervazione dei tubuli dentinali a livello dei cornetti e del tetto della camera pulpare troverebbe la sua motivazione propriocettiva nella maggior deformazione che, sotto carico, avviene in queste zone (Costa et al. 2014): i denti non sono strutture meccanicamente inerti ma possono inclinarsi e torcersi più di quanto ci possa rendere conto e posseggono al loro interno un sistema sensoriale che può individuare la più leggera compressione o *torque* (Dawson 2006); quindi il dente può essere visto come una stazione meccanocettoria la cui sensibilità interna, legata a una rete neurosensoriale che risponde alle minuscole distorsioni dei tubuli odontoblastici e che è capace di produrre un rapido *feedback* alla muscolatura, è amplificata da una struttura a più strati con diversi moduli di elasticità e una diversa deformazione sotto carico.

Nell'uomo, lungo l'interfaccia tra polpa e dentina, vi sono circa 30.000 tubuli dentinali per millimetro quadrato e nei cornetti pulpari la metà dei tubuli si presenta innervata; nel mondo dei mammiferi questo numero di terminazioni nervose rivaleggia solo con quello presente nel sensibilissimo organo tattile rappresentato dal muso della talpa dal naso stellato (Fig. 115), la cui raffinata sensorialità è paragonabile a sua volta alla densità dell'unità recettoriale della mano umana (Sawyer 2016).

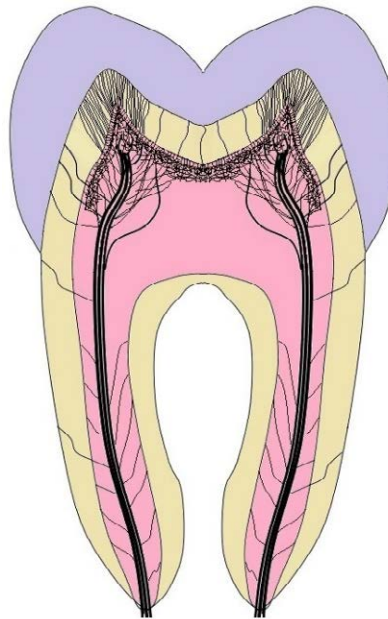


Figura 114. Schema del decorso delle fibre nervose all'interno della polpa; in alto il plesso di Raschkow e il proseguimento delle fibre nei tubuli dentinali.

In relazione alle specie, all'età e ai tipi di denti, l'innervazione della polpa e dei cornetti pulpari varia molto ed è strutturata in modo coerente all'idea che gli elementi dentari possano essere considerati come organi propriocettivi che rilevano le vibrazioni (Byers 2018).





Figura 115.  
Talpa dal muso a stella (*Condylura cristata*): a destra ingrandimento del caratteristico muso.

### 2.8 Modificazione delle vertebre cervicali

Anche se non fa parte dell'apparato stomatognatico, il distretto cervicale viene inserito in questa trattazione perché, come vedremo, questi due distretti anatomici sono strettamente correlati; il collo dei mammiferi adotta una grande varietà di posture durante la vita quotidiana e regola numerosissimi movimenti della testa. Nonostante l'enorme variabilità sia morfologica che funzionale tra le specie, e indipendentemente dalla lunghezza del collo e dalle dimensioni del corpo, il numero delle vertebre cervicali è quasi sempre limitato a sette (Galis 2005). Infatti in questa classe di vertebrati (con poche eccezioni, come lamantini e bradipi), il tratto cervicale della colonna vertebrale si struttura con sette vertebre: le prime due (C1 atlante e C2 epistrofeo) si specializzano ulteriormente differenziandosi morfologicamente dal resto delle vertebre cervicali e consentendo alla testa una eccezionale libertà di movimento (Liem et al. 2001).

Il livello estremamente basso di variazione interspecifica in relazione al numero di vertebre cervicali dei mammiferi ha lasciato perplessi i biologi per più di un secolo e mezzo: negli uccelli, nei rettili e negli anfibi questo numero varia considerevolmente, e anche nei mammiferi il numero delle vertebre in altre regioni del rachide è variabile. Quindi, per questa costanza del numero delle vertebre, la regione cervicale della colonna vertebrale sembra essere un vincolo evolutivo che si oppone a eventuali variazioni; il numero di vertebre cervicali è determinato durante lo stadio iniziale dell'organogenesi e fortemente conservato nei mammiferi, perché al variare del numero delle vertebre cervicali si associano alterazioni destinate a incidere gravemente sulla sopravvivenza dell'individuo (Galis et al. 2006). Fermo restando il mantenimento di questo schema corporeo, la specializzazione funzionale crescente dei moduli del collo, tuttavia, non si è evoluta tutta in una volta ma è iniziata molto prima nella parte superiore rispetto a quella inferiore.

Il concetto di modularità corrisponde al riconoscimento che il fenotipo può essere scomposto in moduli o parti strettamente correlate tra loro da numerose e forti interazioni; questi rapporti si manifestano a diversi livelli di integrazione: genetici, anatomici, funzionali (Esteve-Altava 2017).

Sebbene le proporzioni vertebrali siano relativamente uniformi nella maggior parte dei mammiferi, il modello generale viene alterato aumentando la proporzione di uno dei tre moduli (C1/ C2, C3/C5, C6/C7) in specifiche condizioni di carico sulla colonna cervicale (grandi teste o stile di vita acquatico). Ad esempio in antilopi e camelidi il collo lungo si forma grazie all'aumento delle proporzioni delle vertebre da C3 a C6; i colli relativamente corti invece presentano il tratto da C2 a C7 accorciato, ma non C1, che aumenta così la sua proporzione e mantiene il supporto della testa alla giunzione cranio-cervicale. Non sorprende quindi trovare che il collo abbia una modulari-

tà suddivisa in una catena cinematica formata da tre settori, con gli elementi superiori e inferiori che tenderanno a modificarsi in rapporto alla loro funzione di transizione (transizione cranio-cervicale e cervico-toracica); le vertebre cervicali del tratto medio non mostrano specializzazioni funzionali proprio perché non hanno una connessione funzionale così stretta con altre parti del corpo (Arnold 2020) (Fig. 116).

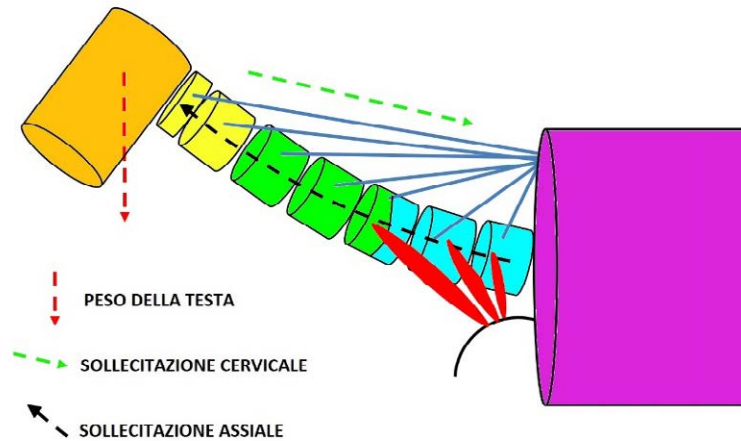


Figura 116. Il peso della testa viene sostenuto dai muscoli e dai legamenti nucali. La sollecitazione stabilizza la parte terminale della colonna vertebrale che si collega funzionalmente con l'arto anteriore. Disegno liberamente tratto da: *"The physiological linkage between molar inclination and dental macrowear pattern"*, Arnold, 2020.

Nei mammiferi adulti il complesso atlo-epistrofeo consiste di solito di due sole ossa mentre nei rettili viventi possono coesistere almeno otto ossa separate; il complesso formato da queste due vertebre è un'innovazione che consente ai mammiferi movimenti precisi della testa (Van der Linden et al. 2019). L'atlante e l'epistrofeo sono funzionalmente e anatomicamente molto diversi dal resto del rachide cervicale, così come specifica è la loro capacità di supportare la fine regolazione che i movimenti della testa richiedono; anche se le articolazioni tra cranio e C1 e tra C1 e C2 supportano entrambe i movimenti di rotazione orizzontale e di flessione-estensione sagittale, il movimento di rotazione si esprime maggiormente tra C1 e C2, mentre nella flessione-estensione è più coinvolta l'articolazione tra cranio e atlante (Fig. 117).

Il *processo odontoideo* (o *dente dell'epistrofeo* o semplicemente *odontoide*) è una caratteristica formazione ossea che sporge sulla faccia superiore della seconda vertebra cervicale e che si articola con l'arco anteriore dell'atlante; il dente dell'epistrofeo si è evoluto quando, con i mammiferi, l'articolazione tra C1 e C2 si è specializzata per il movimento di rotazione della testa (Jenkins 1969). L'odontoide è presente in tutti i mammiferi tranne che nei cetacei (Jenkins 1969); questi mammiferi hanno sviluppato un percorso evolutivo apparentemente a ritroso caratterizzato anche dall'abbandono dell'eterodonzia per l'omodonzia, dalla riacquisizione di una forma conoide del singolo elemento dentale, nonché dal ritorno verso uno smalto aprismatico con uno spessore ridotto e omogeneo. Questa falsa 'regressione' va invece considerata come una serie di adattamenti che risposero ai drastici cambiamenti ambientali che l'evoluzione indusse in questi mammiferi.

Le dimensioni dell'odontoide sono abbastanza piccole se si pensa alle sollecitazioni alle quali è sottoposto, comprese quelle legate al peso della testa; oltre al complesso delle sollecitazioni fisiologicamente trasmesse sono da considerare anche possibili colpi



Figura 117.  
Articolazione tra odontoide e arco anteriore dell'atlante. In alto: reperto 2538, visione dall'alto; in basso: reperto 2535, visione frontale con C1 leggermente sollevato dai suoi rapporti con C2 per evidenziarne la faccia articolare. Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

violenti trasmessi da forze dinamiche rapidamente variabili, nelle quali le condizioni di resistenza della struttura ossea dell'odontoide potrebbero essere messe a dura prova.

Nella postura eretta, tipica dell'uomo, il peso della testa tende a indurre una notevole quantità di stress in particolare sulle articolazioni di C1 e C2 più che sulle altre articolazioni cervicali (Fig. 118).

Colpisce il fatto che nei mammiferi si sia verificata come una concomitanza evolutiva tra la comparsa del dente dell'epistrofeo, l'ampliarsi delle possibilità di movimenti orizzontali del cranio su C1/C2 e lo sviluppo dei movimenti della mandibola sul piano orizzontale, quasi a suggerire che il collegamento tra le strutture muscolo-articolari cervicali e la mandibola (Galli et al. 2018) sia anche filogenetico oltre che anatomico e funzionale (Fig. 119).

Ogni cambiamento della posizione mandibolare comporta un movimento adattativo del cranio, che a sua volta modifica la sua posizione su C1, per cui dovremmo pensare all'articolazione mandibolo-cranica e all'articolazione cranio-cervicale come a un solo insieme muscolo-articolare (Fig. 120).



Figura 118. Rapporti tra atlante, epistrofeo, cranio e mandibolare. Cranio 2358 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

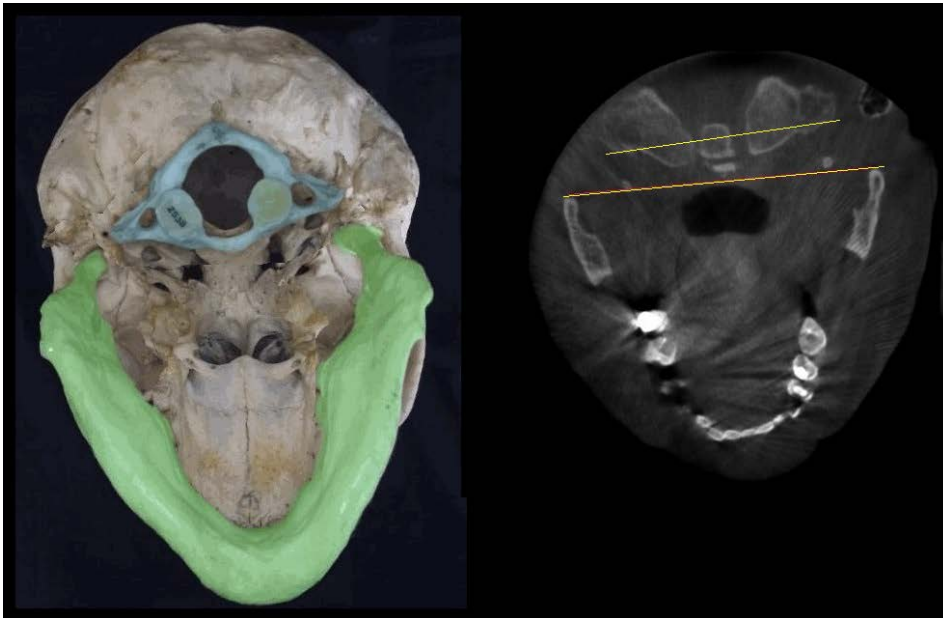


Figura 119. Una latero-deviazione mandibolare nel rapporto mandibolo-cranico di massima intercuspidação, spesso coincide con un adattamento in rotazione omolaterale di C1 (Galli, 2018). A sinistra foto dell'autore di un reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze, modificata in modo da creare una deviazione della mandibola e di C1 rispetto al cranio; a destra sezione orizzontale di una TC con due segmenti colorati che evidenziano la rotazione nello stesso verso della mandibola e delle masse laterali dell'atlante.



Figura 120.  
Articolazione  
temporo-  
mandibolare e  
articolazione  
cranio-atlantoidea.  
Cranio 2535  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

Con l'acquisizione della postura eretta e con l'encefalizzazione, oltre a uno spostamento anteriore del forame occipitale, si verificò anche un rimodellamento delle superfici articolari di occipite (Fig. 121), atlante ed epistrofeo, che possono essere considerate vertebre cervicali atipiche (Aiello, Dean 1990).

La forma e la curvatura delle faccette articolari dell'articolazione tra occipite e C1 determinano l'ampiezza dei movimenti della testa in termini di flesso-estensione craniale, mentre nell'articolazione fra C1 e C2 sono le maggiori responsabili della rotazione laterale della testa; l'analisi morfologica di queste caratteristiche può fornire informazioni sulla gamma dei movimenti craniali.

Le superfici articolari di scimpanzé, gorilla e orango sono maggiormente inclinate che nell'uomo, mentre nelle australopitecine si presentano con una inclinazione postero-

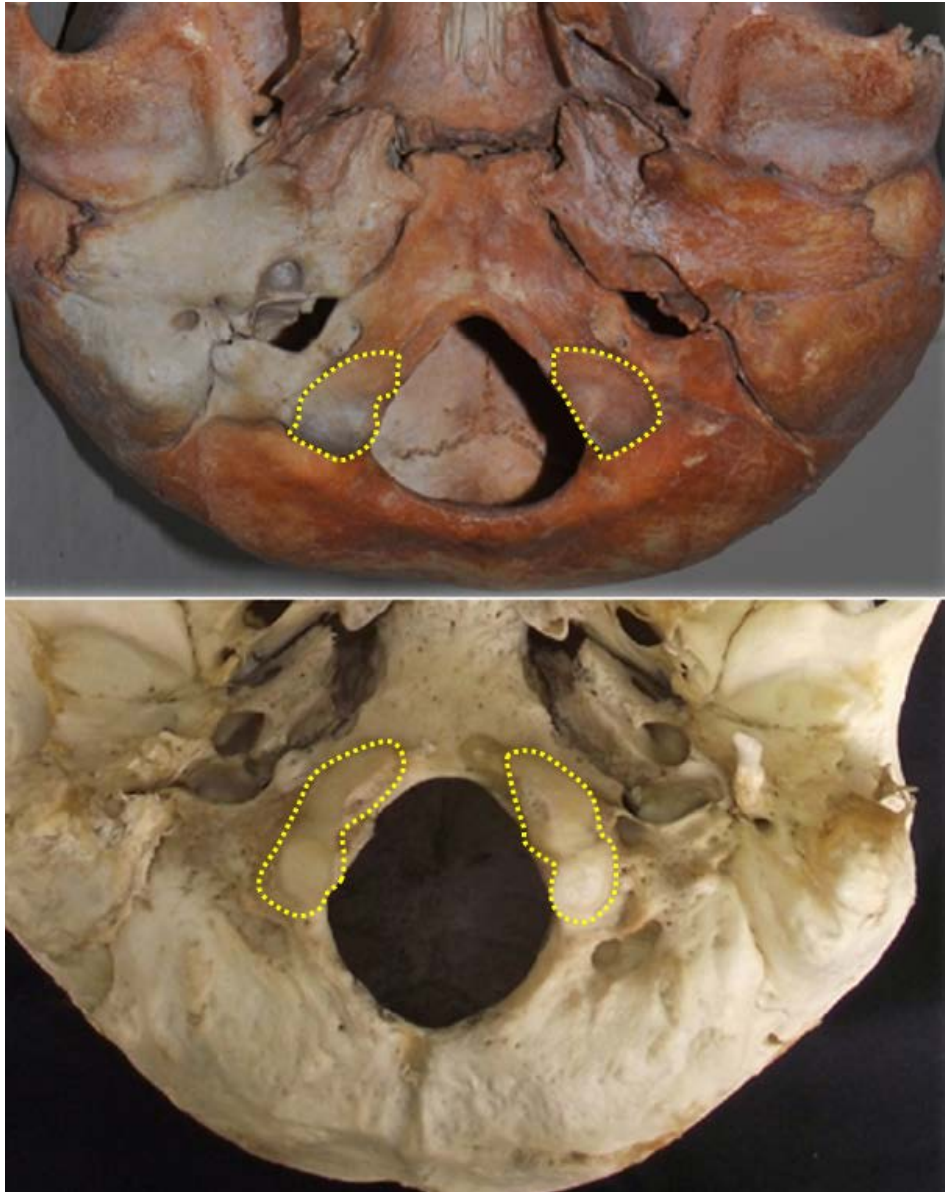


Figura 121. Con la postura eretta, oltre al forame occipitale, si modificarono anche forma, estensione e inclinazione delle superfici articolari dei condili occipitali. In alto: scimpanzé (*Pan troglodytes*), visione dal basso. Museo di Zoologia dell'Università di Firenze. In basso: uomo (*Homo sapiens*), visione dal basso. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Si noti, nell'uomo, la maggior estensione delle superfici articolari dei condili occipitali.



anteriore intermedia tra i taxa comparativi non umani e umani, essendo meno inclinate di quelle delle scimmie antropomorfe ma più fortemente inclinate rispetto a quelli degli *Homo* (Beaudet et al. 2020). Nell'uomo anche le rime articolari delle prime due vertebre ampliarono la loro superficie riducendone al contempo l'inclinazione (Fig. 122).

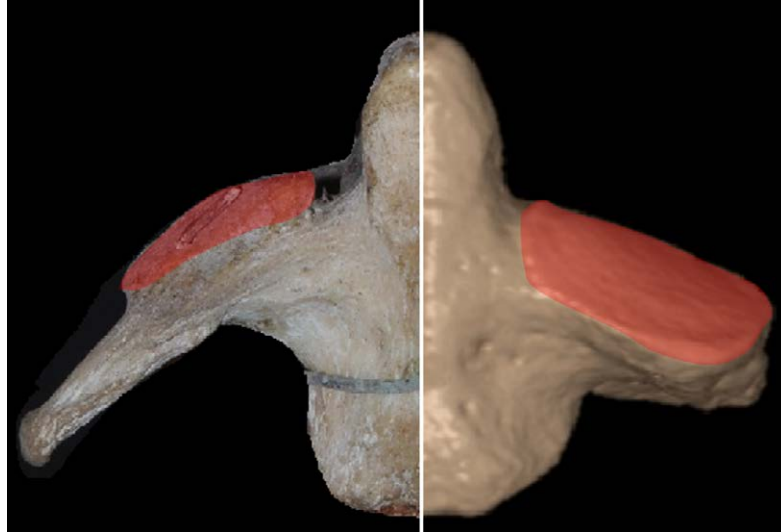


Figura 122. A sinistra porzione di epistroteo di gorilla (*Gorilla savagei*). Museo di zoologia dell'Università di Firenze. A destra porzione di epistroteo in *Homo sapiens*: si noti la maggiore estensione e la minor verticalità delle superfici articolari nell'uomo. TC cone beam di reperto della cranioteca del Museo di Antropologia di Firenze.

Nelle scimmie, antropomorfe e non, le arterie vertebrali presentano un decorso ascendente che a livello delle prime due vertebre cervicali non si presenta tortuoso: in questi primati il forame trasversario di C2 determina per l'arteria vertebrale più un invito a un cambio di direzione che un condotto praticamente a gomito come nell'uomo; in quest'ultimo le arterie sono costrette a una brusca deviazione perché ostacolate dalle sovrastanti superfici articolari di epistroteo e atlante (Fig. 123, 124, 125).

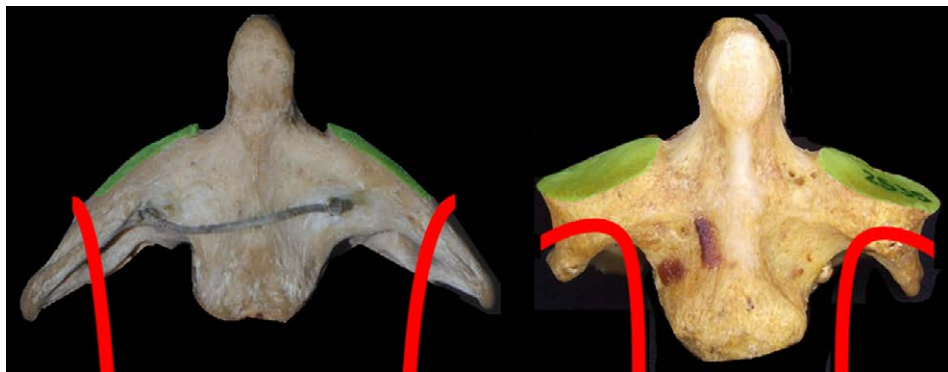


Figura 123. A sinistra epistroteo di gorilla (*Gorilla savagei*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; a destra epistroteo umano (*Homo sapiens*), reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze: in rosso la traiettoria delle arterie vertebrali; in verde le superfici articolari di C2 sulle quali appoggia l'atlante.





Figura 124. Atlante ed epistrofeo di scimpanzé (*Pan troglodytes*). Si noti come l'estensione e la pendenza della superficie articolare tra C1 e C2 determini solo una inclinazione verso l'esterno del forame trasversario dell'epistrofeo, in modo da deviare leggermente il decorso ascendente dell'arteria vertebrale che poi impegna nel forame di C1. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

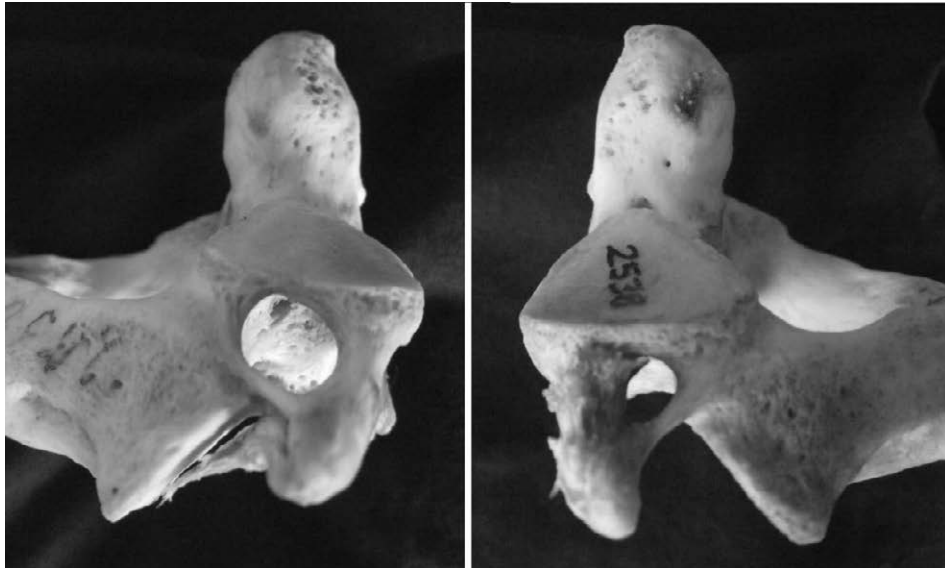


Figura 125. Epistrofeo umano, vista laterale. Si noti l'uscita del forame trasversario con una direzione praticamente orizzontale; il decorso ascendente dell'arteria vertebrale è ostacolato da una estesa superficie articolare: l'arteria vertebrale è costretta a una brusca curvatura latero-posteriore all'interno del corpo osseo di C2. Cranio 2358 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

All'interno dell'epistrofeo umano il decorso del forame trasversario di C2 devia praticamente ad angolo retto, costringendo l'arteria vertebrale a portarsi verso l'esterno, dove con un nuovo repentino cambio di direzione si dirige verso l'alto per entrare nel forame di C1 (Fig. 126).

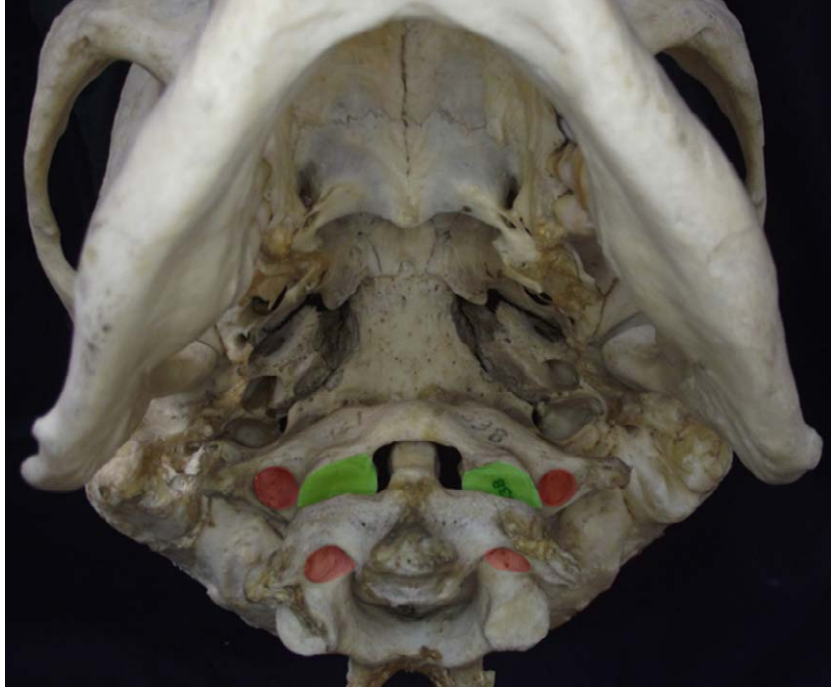


Figura 126. Rapporti tra C2, C1 e base cranica: la superficie articolare di C1 (in verde) crea uno sbarramento al decorso ascendente dell'arteria vertebrale che all'interno del corpo di C2 cambia bruscamente direzione, dirigendosi verso l'esterno per poi riprendere il suo andamento verso l'alto ed entrare nel forame trasversario di C1 (in rosso i forami trasversari).

Nell'uomo il forame trasversario di C2 obbliga l'arteria vertebrale alla sua caratteristica curvatura per evitare lo sbarramento delle piatte ed estese superfici articolari atlo-epistrofee (Fig. 127).

Nell'uomo le superfici articolari tra C1 e C2 sono più piatte rispetto alle scimmie e, anche se è opportuno essere cauti nell'adottare spiegazioni che affermino un rapporto univoco tra forma e funzione, è indubbio che le vertebre cervicali sopportano il peso della testa e i loro cambiamenti di forma possono essere interpretati direttamente come adattamenti, o effetti di una testa più pesante (Manfreda et al. 2006). Nell'uomo la maggiore estensione e la minore inclinazione delle superfici articolari delle prime due vertebre cervicali ebbe un'importanza fondamentale non solo per stabilizzare un cranio sempre più pesante e voluminoso su una colonna vertebrale diventata verticale, ma anche per assecondare la raffinata mobilità rotazionale e flesso-estensoria cranica. Come già argomentato questi adattamenti di atlante ed epistrofeo indussero una variazione nel decorso delle arterie vertebrali all'interno di C2, appunto per oltrepassare lo sbarramento dato dalle loro più estese superfici articolari.

Nei movimenti della testa l'odontoide, o dente dell'epistrofeo, gioca un ruolo di primo piano sia come perno di rotazione della testa (Pang, Veetai 2004), sia come supporto ai movimenti di flesso-estensione (Jenkins 1969; Shellock 1997; Akobo et al. 2015),

durante i quali grazie alla sua inclinazione posteriore sostiene il movimento dell'arco anteriore dell'atlante (Fig. 128).

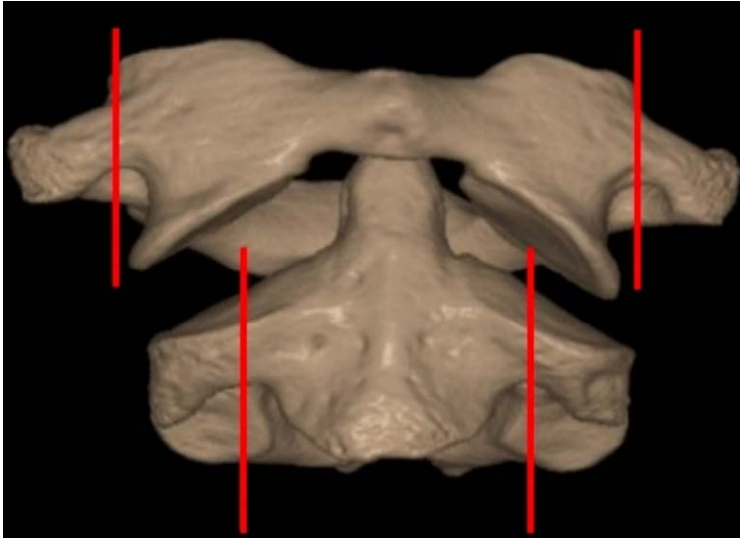


Figura 127.  
I diversi assi  
dei forami  
trasversali di C1  
e C2. TC *cone  
beam* di reperto  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università  
di Firenze.

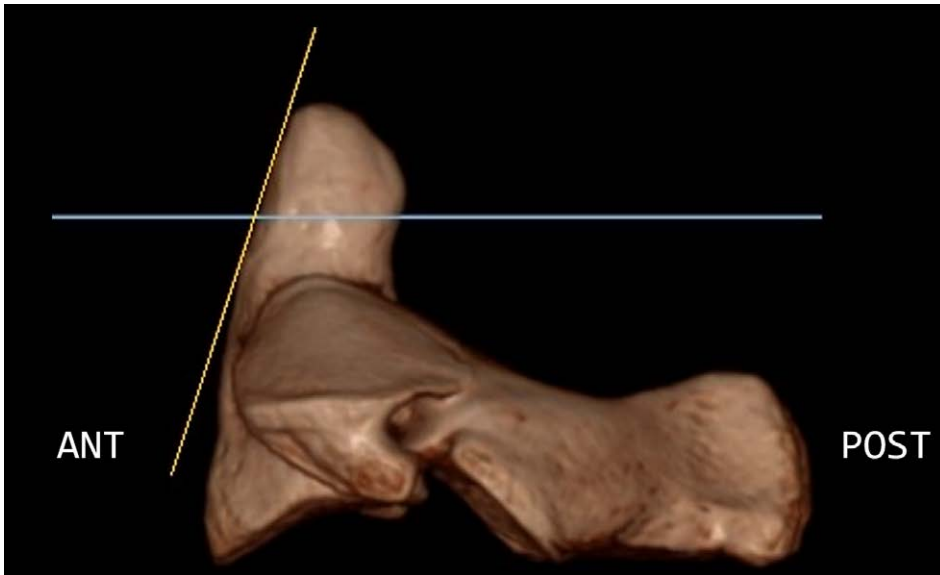


Figura 128. *Homo sapiens*: epistrofeo in norma laterale. La linea gialla indica l'inclinazione posteriore dell'odontoide rispetto al piano orizzontale (linea celeste). Questa caratteristica inclinazione asseconda lo scorrimento dell'arco anteriore dell'atlante favorendo i movimenti di flessione-estensione del cranio. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Sul dente dell'epistrofeo si esercitano intense sollecitazioni sia di torsione attorno al suo asse, sia di flessione-estensione; l'odontoide mostra un adattamento funzionale molto specifico sia nella sua forma esterna sia nella sua struttura interna (Koebeke 1979), che

all'altezza dell'articolazione coll'arco anteriore dell'atlante si organizza condensandosi in una caratteristica trabecolatura (Fig. 129).

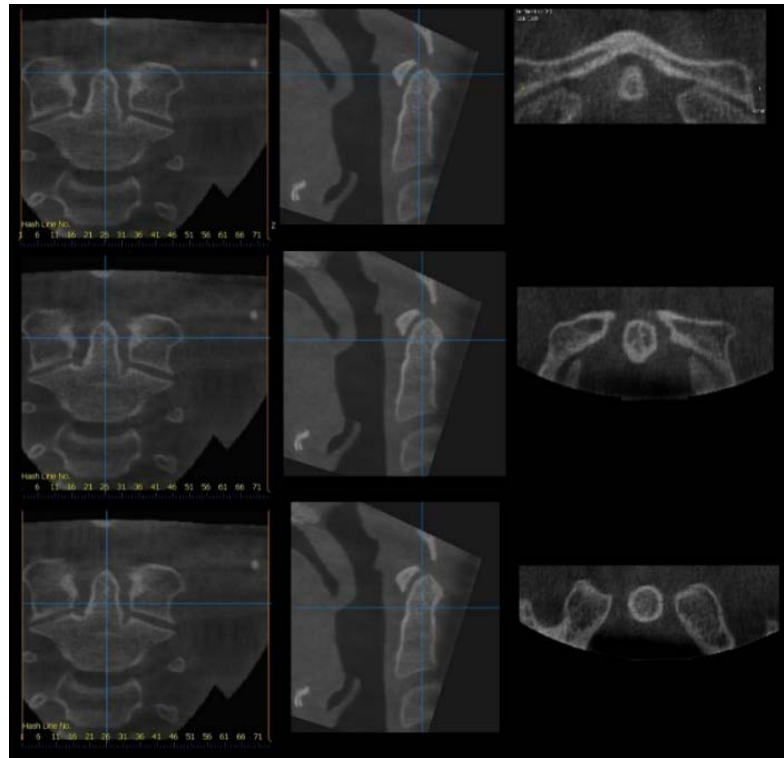


Figura 129. TC dell'area cervicale. Odontoide: sezioni coronale (a sinistra), sagittale (al centro), orizzontale (a destra); sui tre livelli piani di sezione diversi. Si noti la struttura interna nella seconda sezione orizzontale.

La conformazione della struttura interna del terzo superiore dell'odontoide può essere un esempio significativo di come le trabecole ossee della spongiosa si dispongano in modo ottimale per dissipare le sollecitazioni alle quali sono sottoposte, organizzando la loro distribuzione in modo da rendere la struttura più resistente (Fig. 130).



Figura 130. TC di C1 e C2. A sinistra sezione orizzontale che mostra le masse laterali del corpo dell'atlante, il suo arco anteriore e il dente dell'epistrofeo: si notino all'interno della sezione odontoidea le tre caratteristiche trabecole di rinforzo; a destra sezione sagittale dell'odontoide e dell'arco anteriore dell'atlante: internamente al dente dell'epistrofeo, in corrispondenza dell'area della superficie articolare con l'arco anteriore dell'atlante, si noti l'addensamento osseo dato dalla lamina sagittale di rinforzo.

L'odontoide nella sua parte spongiosa presenta frequentemente una caratteristica trabecolatura a 'Y' visibile sul piano orizzontale, con il centro coincidente con l'asse odontoideo (Fig. 131), e situata in corrispondenza dell'articolazione con l'arco anteriore dell'atlante (Montemurro et al. 2019). Per la resistenza ai momenti torcenti la geometria di rinforzo trova la sua massima efficacia attraverso le molteplici celle ossee che riempiono lo spazio spongioso inter-trabecolare; la struttura, che forma una stella a tre punte, suddivide la circonferenza odontoidea in tre sezioni di cerchio tendenzialmente equivalenti (Fig. 131, 132), che rappresentano l'architettura più efficace e con minor volume per resistere alle sollecitazioni di flessione-estensione secondo la legge di Roux (Lee, Taylor 1999).

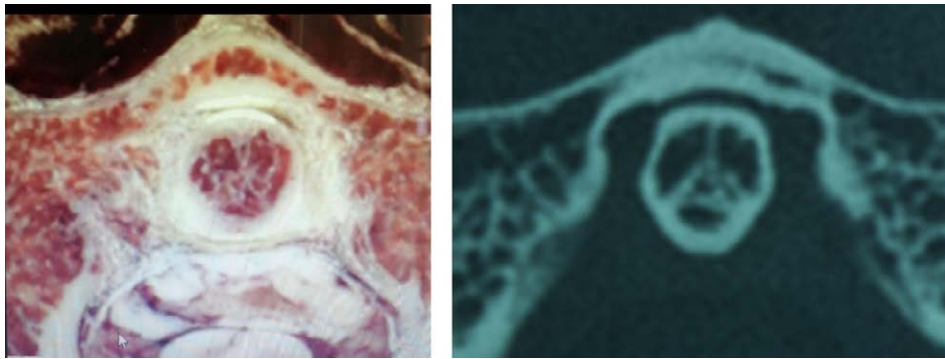


Figura 131. Si noti la disposizione interna delle trabecole che sul piano orizzontale tendono a organizzarsi in tre segmenti convergenti al centro della sezione ossea, separando la struttura in tre porzioni equivalenti.

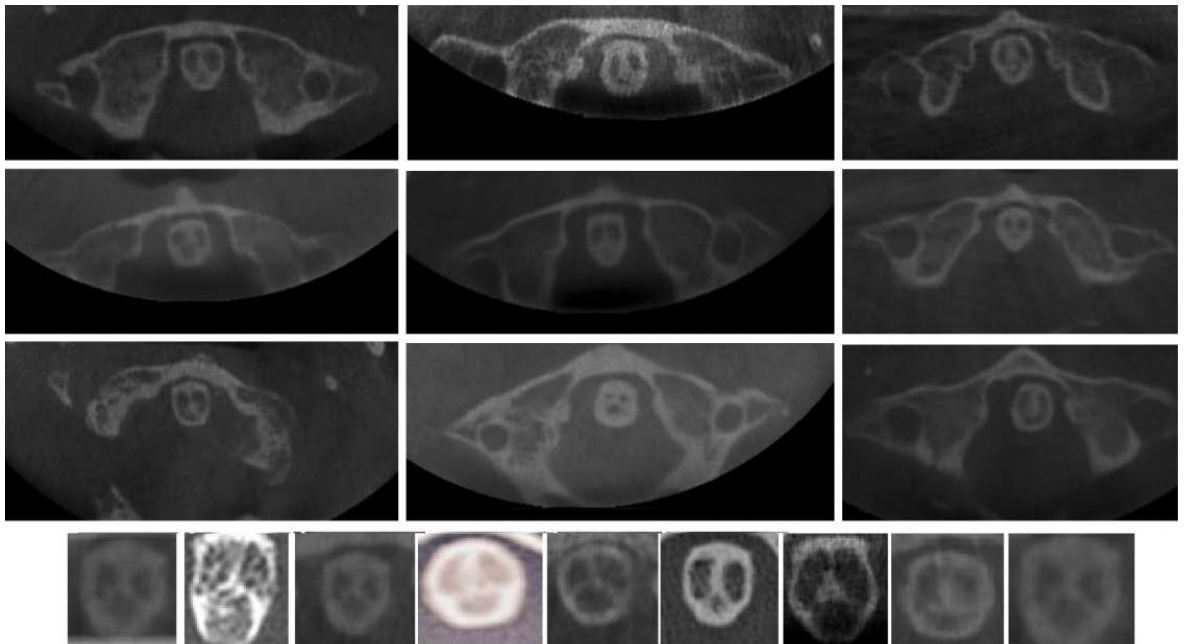


Figura 132. Immagini di sezioni orizzontali dell'odontoide. Foto per gentile concessione di Massimo Galli.



Per resistere alle sollecitazioni flessorie la geometria di rinforzo trova la sua massima efficacia con questa nervatura formata da tre lamelle ossee che, convergendo al centro, suddividono la sezione del dente dell'epistrofeo in tre spicchi di circa 120 gradi ciascuno: è la geometria di rinforzo ideale che fa acquisire a una struttura tubulare cava che unisce alla maggior resistenza possibile alle sollecitazioni, la minor massa possibile (Fig. 133).

Questo tipo di organizzazione deputata ad aumentare la resistenza alla flessione di una forma tubulare si può osservare all'interno di molte strutture biologiche: ancora una volta notiamo come la natura di fronte esigenze biomeccaniche simili tenda a proporre soluzioni simili (Fig. 134).

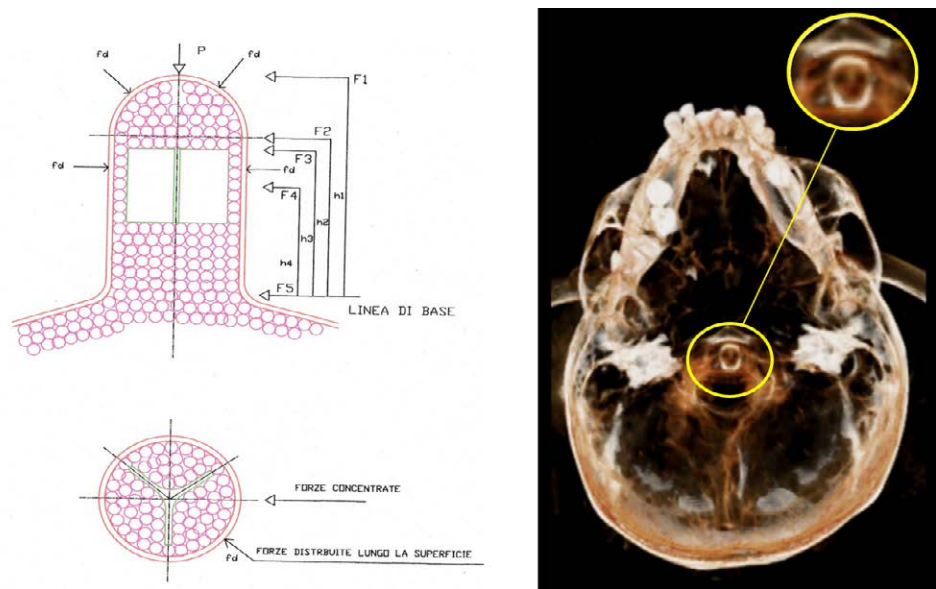


Figura 133. A sinistra schema della struttura interna dell'odontoide. Disegno dell'ingegner Vittoriano Mangini. A destra sezione TC.

In questo capitolo si è cercato di tratteggiare il continuum evolutivo morfo-funzionale che lega e accomuna l'apparato stomatognatico umano alle forme di vita con le quali condividiamo una comune origine: dai primati antropomorfi a quelli non antropomorfi fino a comprendere tutta la classe dei mammiferi.

Esiste una netta linea di demarcazione, purtroppo spesso ignorata, tra il senno della consapevolezza di una continuità evolutiva anatomo-funzionale di ogni parte del nostro corpo e la follia di crederci l'inevitabile prodotto finale di un disegno predestinato a «magnifiche sorti e progressive»: il genere umano è solo un punto di una breve traiettoria, percorsa da una piccola scintilla, nell'enorme fuoco pirotecnico della vita.

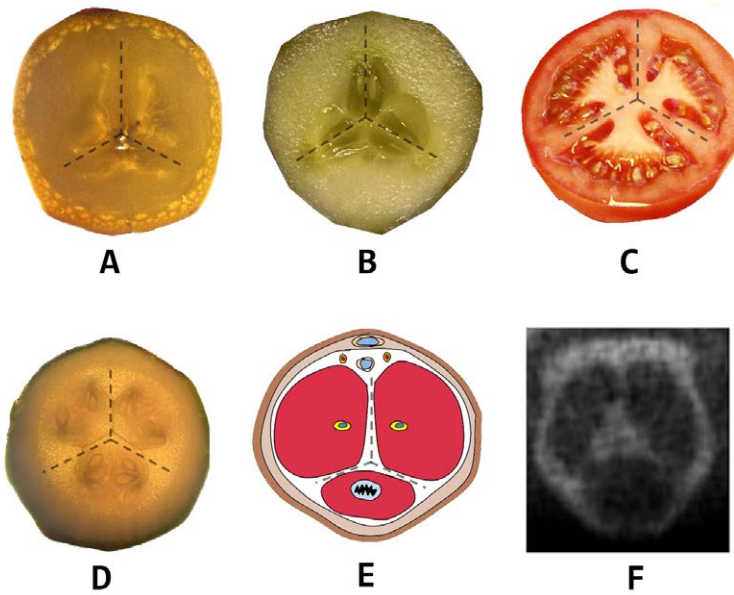


Figura 134. Sezioni trasversali di strutture organiche tubulari presenti in natura. A: Banana, B: Cetriolo, C: Pomodoro varietà S. Marzano, D: Zucchino, E: Pène, F: Odontoide; tutte queste strutture sono accomunate da una nervatura interna organizzata a 'Y' che suddivide la sezione circolare in tre parti uguali di circa 120 gradi.





## Usura dello smalto

È una legge di natura,  
ogni forma poi si sfuma,  
ogni cosa anche se dura,  
sai, col tempo si consuma.  
Lenta muta la struttura,  
che cos'hai da aver paura?  
(Anonimo pratese sec. XXI)

Introducendo l'affascinante e fondamentale processo dell'usura dentale, va premesso che è proprio questo adattamento morfologico a permettere al singolo dente appena eretto di coordinarsi con tutti gli altri elementi dentari, contribuendo con il proprio ruolo a raggiungere e mantenere la massima efficacia della fisiologica masticazione specie-specifica.

Un dente che erompe in arcata può essere pensato come un bellissimo e intonso strumento non ancora accordato per inserirsi correttamente nella armonia dell'apparato masticatorio: l'inesorabile usura subita da una qualunque superficie dello smalto che sfreggi contro la sua antagonista consente un processo di maturazione dei rapporti occlusali. Nei mammiferi l'usura dello smalto è il motore primo che modella in modo individuale le superfici di ogni singolo dente secondo schemi motori caratteristici delle singole specie: ad esempio durante tutta la storia evolutiva del genere umano l'eruzione dei canini ha regolato inizialmente i cicli masticatori; però lo sfregamento usurante concentrato sulle guide canine abrade rapidamente le loro ripide e discludenti superfici, con una cooptazione delle altre aree di supporto funzionale dei denti posteriori. Questo progressivo coinvolgimento segna la trasmutazione da una guida canina a una funzione di gruppo, supportata sul lato opposto da un graduale coinvolgimento di superfici di supporto bilanciante.

Una fisiologica usura delle superfici masticanti porta inevitabilmente a una funzione di gruppo con sfioramenti di bilanciamento controlaterali: dall'inizio della storia evolutiva dell'uomo questa maturazione occlusale è l'obiettivo funzionale che caratterizza la nostra specie.

Sebbene si sia portati a pensare ai denti come strumenti per la masticazione è solo nei mammiferi che gli elementi dentali iniziarono realmente a masticare: i primi mammiferi aggiunsero la masticazione alla semplice ingestione eseguita dai rettili. Per comprendere come dovrebbero lavorare i denti e quindi come dovrebbero usarsi, è necessario capire la transizione dai denti usati per ottenere cibo a quelli usati per masticarlo (Ungar 2017).

L'usura è un processo fisico inesorabile tra due superfici che si affrontano, e lo smalto dentale non fa eccezione; l'usura dello smalto è un processo fisiologico che l'odontoiatria moderna tende troppo spesso a liquidare attribuendogli una connotazione patologica, senza considerare che i raffinati processi ultrastrutturali che regolano l'usura dello smalto sono l'espressione di un adattamento evolutivo iniziato oltre 250 milioni di anni fa.

I rettili generalmente hanno semplici denti conici che vengono sostituiti più volte durante la vita dell'animale e il loro smalto non ha la necessità di dover durare per tutta l'esistenza; lo smalto dei rettili, oltre a differenze microstrutturali rispetto a quello dei mammiferi (composizione chimica, mancanza di prismi), si presenta diverso anche nello spessore, tendenzialmente sottile e omogeneo su tutto il dente, eccetto un ispessimento sulla punta conica (Ungar 2016). Fino all'avvento dei mammiferi lo smalto aveva comunemente una struttura priva di prismi, ma comunque efficace per sopportare gli stress funzionali ai quali era sottoposta: i rettili non posseggono un'occlusione dentale complessa, mancano della componente di movimento orizzontale (Satem 1995) e non vi sono superfici di taglio precise e corrispondenti tra denti antagonisti. Anche se la struttura prismatica dello smalto è considerata una caratteristica dei mammiferi, dobbiamo sempre tenere presente che morfologie complesse, ridotto numero di sostituzioni, eterodonzia e varie altre specializzazioni si sono evolute ripetutamente all'interno del raggruppamento tassonomico rettiliano: lo smalto prismatico è stato ritrovato anche in alcuni dinosauri cinodonti, nell'alligatore del Mississippi e in alcuni dinosauri teropodi del Giurassico e del Cretaceo (Carlson 1990), oltre che nella lucertola *Uromastix nigriventris* (Cooper, Poole 1973), che vive in Africa settentrionale e in India – uno dei pochissimi rettili che hanno sviluppato un tipo di occlusione dentale.

Nei mammiferi primitivi la selezione dello smalto prismatico fu favorita dall'aumento dello stress biomeccanico imposto dalla masticazione, dall'eterodonzia e dalla dentatura difiodonte (Kemp 1982). Lo smalto mammaliano è evoluto da un tessuto ipermineralizzato enameloide che ricopriva/ricopre i denti dei pesci cartilaginei, e sebbene lo smalto e l'enameloide abbiano una composizione simile, queste sostanze si formano con distinti meccanismi di sviluppo: l'enameloide è di origine mesenchimale con lunghi (più di un micrometro) cristalliti di fluorapatite ( $> 1 \mu\text{m}$ ) e con una matrice composta principalmente da fibre collagene. Lo smalto dei mammiferi è invece di origine epiteliale con cristalliti di idrossiapatite più piccoli e con una matrice organica che non contiene collagene.

Fin dai primi vertebrati, i conodonti, lo smalto era formato da cristalli di idrossiapatite di calcio, piatti e oblungi, eccezionalmente grandi e tendenzialmente paralleli tra loro e perpendicolari alla superficie dell'elemento, senza alcuna traccia di prismi (Kemp 2002); nella maggior parte degli anfibi e dei rettili lo smalto si è mantenuto aprismatico, con cristalliti approssimativamente paralleli tra loro e perpendicolari alla superficie dello smalto (Line, Novaes 2017). Questa particolare disposizione dei cristalliti si conserverà anche nello smalto ben più organizzato dei mammiferi, mantenendo così, come vedremo, un carattere ultrastrutturale fondamentale per regolare l'usura della masticazione: una disposizione strutturale ancestrale successivamente utilizzata per una nuova funzione.

Le differenze di spessore dello smalto tra le diverse specie forniscono indicazioni sulla tassonomia, sulla storia della loro vita e sulle proprietà funzionali dei denti (Hakkinen et al. 2019): i mammiferi che si alimentano con cibi duri presentano spessori di smalto maggiori rispetto a specie strettamente correlate ma che si nutrono di cibi morbidi (Kay 1981; Dumont 1995).

Un esempio molto rappresentativo del rapporto tra smalto e funzione masticatoria lo possiamo osservare negli odontoceti, un sottordine dei cetacei (capodogli, delfini,

orche ecc.) che, a differenza dei misticeti (balene e balenottere), sono muniti non di fanoni ma di denti: gli antenati terrestri di questi mammiferi durante il loro cammino evolutivo riconquistarono l'elemento acquatico che li indusse a importanti adattamenti legati al diverso ambiente di vita. L'unica grande radiazione di mammiferi che ha perso una precisa occlusione dentale è stata quella di questi animali, che diventando acquatici si adattarono a nutrirsi senza un'accurata occlusione, mutando i meccanismi di sviluppo che regolano la classe ed il numero dei denti (Armfield et al. 2013). Poiché la masticazione in un ambiente subacqueo presenta molti problemi, gli odontoceti moderni sono gli unici mammiferi ad avere perso la reciprocità dei contatti occlusali, usando i denti solo per afferrare e trattenere il cibo senza però poterlo masticare (Werth 2000; Armfield et al. 2013); questa necessità determinò una serie di modificazioni funzionali, alle quali si associò un mutamento nel numero e nella forma dei denti, nella struttura dello smalto e nel suo spessore, che diventò più sottile (Fig. 135) come quello generalmente presente nei vertebrati pre-mammiferi (Loch et al. 2014; Loch, Kieser, e Fordyce 2015; Schwenk 2000).



Figura 135. Dente fossile di Mosasaurus. Si noti sull'apice coronale l'usura dello smalto che mette in evidenza il suo sottile spessore.

Negli odontoceti l'assenza di una precisa occlusione è associata all'assenza di masticazione (Ishiyama 1987), che ha portato anche al ritorno a una dentatura omodonte.

In tutti gli odontoceti l'alimentazione si sviluppa in quattro fasi cicliche che sono un misto tra un momento predatorio, improvviso e violento che inattiva la preda, e un momento successivo che la aspira nel cavo orale attraverso un lavoro delle muscolature ioidea e linguale, che contraendosi e retraendosi creano una depressione che risucchia insieme acqua e preda all'interno della bocca. L'acqua aspirata può in parte entrare nello stomaco ma una gran parte si accumula in apposite tasche che si espandono all'interno della cavità orale, grazie a una depressione del suo pavimento; successivamente l'acqua accumulata viene espulsa dai lati della bocca (Berkovitz, Shellis 2018).

Nelle balene odontocete del Miocene lo smalto conservava ancora l'aspetto prismatico dei progenitori terrestri, mentre nella maggior parte degli odontoceti viventi (delfini, orche e capodogli) lo smalto pseudoprismatico e aprismatico è oramai predominante (Sahni 1981).

Questa stupefacente modificazione di occlusione, forma dentale e ultrastruttura dello smalto negli odontoceti moderni potrebbe sembrare a prima vista un ripercorrere a ritroso tappe già consolidate, come se l'evoluzione avesse imboccato una strada

sbagliata invece di seguire un percorso più 'diretto' verso un certo obiettivo, quasi con uno spreco di tempo, generazioni ed energia. È bensì un esempio di come l'evoluzione non sia un destino: attraverso la selezione naturale il prodotto evolutivo è un disegno senza un creatore (Silvertown 2018); l'evoluzione non è un progetto precostituito e dunque non è necessariamente lineare, perché si può esprimere attraverso linee indipendenti: non procede progressivamente da forme 'peggiori' a forme 'migliori', ma si adatta continuamente alle pressioni indotte dall'ambiente.

L'evoluzione non pianifica, non pensa e non vuole niente, può solo costruire e adattare i corpi presenti con i materiali del passato e con il DNA dei genitori (Hogervorst, Bouma, e De Vos 2009). L'evoluzione procede attraverso la ramificazione di traiettorie, e non mediante la trasformazione di una forma nell'altra, come se la foglia più antica si dissolvesse nel trionfo di quella più recente al fine di trascendere il suo sé precedente e difettoso. Come dice Stephen Jay Gould con un senso dell'umorismo pari alla precisione scientifica: «Le novità cominciano come ramoscelli su vecchi alberi e non come una farfalla dal corpo di un bruco: non come Michael Jordan da Joe Cilecca» (Gould 2002).

Per la maggior parte dei mammiferi, compresi gli esseri umani, la formazione dello smalto dentale è un processo finito, ma questa sostanza deve però durare per tutta la vita, resistendo all'usura e ai carichi di rottura, per milioni di cicli di masticazione e di pressioni da contatto (Zhou et al. 2013). I denti dei mammiferi devono affrontare la sfida formidabile di essere duri e resistenti verso le forti sollecitazioni, e i mammiferi sono in grado di soddisfarla con strutture e composizioni complesse di mineralizzazione dentale, che si sono evolute per resistere alle fratture (Lucas 2004; Popowics, Herring 2006; Ungar 2008). La resistenza alla frattura è un aspetto importante della forma e della funzione dentale: i mammiferi hanno solo due generazioni dentali, e la frattura di un dente può essere catastrofica per la vita dell'animale ed equivalere a una condanna a morte (Lucas 2004).

La forma e la struttura di ogni dente sono in funzione della capacità di scomporre il cibo in particelle adatte a estrarre il più efficacemente possibile l'energia in esse contenuta: una perdita di efficienza nella masticazione può incidere molto sulla capacità di sopravvivenza dell'individuo (Lieberman 2001).

Lo smalto prismatico è una sostanza acellulare dura, con elevate caratteristiche di resistenza meccanica e chimica, in grado di sopportare gli sforzi della masticazione mammifera; a causa dei contatti obliqui coi denti antagonisti e con il bolo, durante la masticazione lo smalto è esposto a forze di taglio che potrebbero facilmente innescare una frattura del dente, che, a differenza delle strutture scheletriche calcificate, non è riparabile (He, Swain 2008).

Nelle popolazioni umane contemporanee l'usura dentale sta avendo una diversa incidenza rispetto a quelle del passato; questa mancata maturazione delle superfici occlusali, associata all'enorme variabilità fenotipica all'interno della specie umana, ha reso molto difficile l'individuazione da parte delle diverse scuole odontoiatriche di una regola occlusale comune e definitiva. Questa condizione di apparente indeterminazione può essere sintetizzata dalle seguenti parole:

Nelle procedure riabilitative dovrebbe essere raggiunta un'occlusione ottimale in base alle esigenze del paziente. L'efficienza masticatoria può esistere su un'ampia gamma di forme dentali e di schemi occlusali, quindi nessuna regola fissa può essere applicata a tutti i pazienti. La riabilitazione occlusale deve essere eseguita da parte del dentista in base alla sua conoscenza delle varie filosofie seguite e alle proprie capacità cliniche (Tiwari, Bhawana, et al. 2014, 350).

Davanti a una molteplicità di vedute e a non meno numerosi approcci terapeutici senza apparentemente nessuna regola fissa da seguire, dobbiamo ampliare lo sguardo: sia nello spazio, valutando gli schemi anatomo-fisiologici che accomunano tra di loro le diverse popolazioni di *Homo sapiens*; sia nel tempo, osservando come il mutare delle condizioni alimentari abbia indotto nel sistema stomatognatico i cambiamenti fenotipici di massa che oggi vengono considerati la norma.

Rendendo mutevoli le forme e i loro reciproci rapporti, il processo di usura dentale può all'apparenza complicare una corretta interpretazione dell'occlusione, ma in realtà indica la strada per valutare al meglio le forme delle superfici occlusali e le loro interazioni in relazione all'età e al biotipo del soggetto.

Nella clinica odontoiatrica l'usura dentale è molto spesso considerata un fenomeno negativo e quindi di per sé indesiderabile: apparentemente determina un indebolimento della struttura dentale a causa della perdita di sostanza, e quindi un danno per l'integrità coronale. Una corretta usura dentale è invece un fenomeno fisiologico adattativo alla masticazione (Benazzi et al. 2013), necessario per una giusta maturazione della superficie occlusale, essenziale per sviluppare una corretta funzione (Fortelius 1985; Ungar 2015).

L'usura occlusale è un cardine biomeccanico attorno al quale ruota tutto il processo masticatorio; implementa l'efficacia triturante delle superfici occlusali scolpendo letteralmente i denti, e adattandoli costantemente per raggiungere la migliore forma possibile atta a trasformare il cibo in una poltiglia che permetta l'ottimale assunzione dei nutrienti.

Lo smalto reagisce allo stress in relazione alla sua struttura micro e nanometrica: i prismi rispondono biomeccanicamente in maniera differenziata per passare da contatti puntiformi ad aree di sfregamento reciproco necessarie per il taglio e lo schiacciamento del bolo alimentare.

Fin dalla sua origine nell'uomo l'usura dello smalto è rimasta praticamente immutata, e solo recentemente, in un brevissimo lasso di tempo ha subito una radicale diminuzione: nelle ultime generazioni le usure dentali sono molto ridotte e un modello potenzialmente patologico ha sostituito il modello abrasivo fisiologico del passato.

Indagini su grandi collezioni scheletriche preistoriche hanno dimostrato che le popolazioni del passato possedevano in modo pressoché onnipresente arcate dentali ben allineate e con margini corretti (Brace 1977). Questo modello era predominante nelle popolazioni umane fino al 1900 e conseguentemente alle mutate abitudini alimentari delle società industriali 'è nato' da circa 150 anni un nuovo fenotipo di uomo, nel quale i denti non mostrano più le abrasioni dovute a un'alimentazione basata su cibi autoctoni e non elaborati; le cuspidi mantengono una morfologia essenzialmente più complessa, costringendo l'organo masticatorio a un adattamento nel suo controllo funzionale (Slavicek 2002).

Nel corso dell'ultimo secolo le popolazioni che hanno adottato una dieta con cibi preparati dall'industria alimentare hanno subito un deciso aumento di alcune malattie dentali, quali la carie – la cui brusca comparsa si ebbe precedentemente con l'avvento dell'agricoltura (Price 1936; Price 1934) – le malposizioni dentali e gli affollamenti, le parodontopatie, le lesioni cervicali non cariose con perdita di sostanza dentale (smalto e dentina) nella regione cervicale buccale del dente. Queste patologie oggigiorno onnipresenti e diffuse in tutto il mondo erano invece molto sporadiche negli uomini moderni delle società preindustriali; nelle popolazioni attuali, che si nutrono con i cibi elaborati dell'industria alimentare, le persone in età avanzata mostrano un'usura dentale molto minore che in passato: i denti sono esposti molto più a lungo e più intensamente a stress che si concentrano nella regione cervicale buccale, favorendo anche

l'attività di altri processi distruttivi come la biocorrosione. A causa della mancanza di abrasione dentale, il nostro apparato masticatorio affronta nuove sfide che possono essere capite solo in una prospettiva evolutiva (Benazzi et al. 2013).

Anche se nelle popolazioni attuali l'usura alimentare è diminuita, questo processo rimane un adattamento naturale che non dovrebbe essere fermato, eccetto che in casi patologici come parafunzioni o disturbi alimentari (D'Incau, Saulue 2012).

L'usura della superficie oclusale è in relazione alla durata della vita dell'individuo e può essere utile per stimarne approssimativamente l'età (Molnar, McKee, e Molnar 1983; Brown, Chapman 1991, Riga et al. 2020); rimodella continuamente le superfici oclusali realizzando l'adattamento necessario che permette alla nostra sostanza più dura e resistente di armonizzarsi ai mutamenti dovuti all'età, alle patologie, ai traumi e ai cambiamenti posturali che il sistema stomatognatico subisce.

L'usura permette una migliore distribuzione del carico oclusale con il passaggio da un'area 'puntiforme' nella quale si ha una elevata concentrazione di stress a un'area più estesa; la modellazione delle superfici legata all'usura abrasiva e la conseguente riduzione del carico oclusale ha avuto un'influenza cruciale nell'adattamento evolutivo dei denti, facendo aumentare nell'avanzare della vita la loro resistenza specifica (Lucas 2013; Benazzi et al. 2013; Benazzi et al. 2013).

Il movimento della mandibola durante la masticazione genera contatti e sfaccettature da usura coerenti con gli sfregamenti dente-dente (Evans, Fortelius 2008), con lo smalto che si adatta morfologicamente allo stress grazie alla sua fine struttura nanometrica; la risposta biomeccanica dei prismi, come abbiamo visto, è differenziata e programmata per rendere possibili quelle aree di sfregamento reciproco necessarie per il trattamento del bolo alimentare (Zhou et al. 2013). L'usura va intesa come un processo fisiologico necessario per la maturazione morfologica e funzionale non solo del singolo elemento dentale o dell'intera superficie oclusale, ma di tutto il sistema stomatognatico.

La perdita di sostanza dentale dovuta all'usura è compensata da una risposta adattativa alveolo-parodontale che assicura il mantenimento di una corretta reciprocità delle superfici di smalto che vengono a contatto; questa risposta del parodonto contrasta la perdita di dimensione verticale nell'usura oclusale e concorre anche alla mesializzazione degli elementi dentali legata all'usura interprossimale.

L'idea che i denti umani subissero un'eruzione continua durante tutta la vita fu avanzata per primo da Bernhard Gottlieb (nel 1927), e poi sviluppata da altri autori (Herzberg, Holic 1943; Begg 1954; Sicher 1953; Sarnäs 1957): l'usura del tavolo oclusale è compensata da una crescita dentale continua e attiva, senza aumento della dimensione verticale (Berry, Poole 1976; Molnar, Ward 1977). Questa eruzione è legata per due terzi all'apposizione ossea negli alveoli e per un terzo all'apposizione del cemento lungo le radici (D'Incau, Saulue 2012).

Nella maggior parte dei mammiferi le superfici oclusali dei denti appena erotti non hanno quella precisa complementarietà micrometrica che una masticazione efficiente richiede, e questo fine interfacciarsi delle superfici oclusali può essere raggiunto solo tramite una corretta usura (Osborn 1982); l'usura dentale è talmente importante che alcuni mammiferi digrignano i denti persino in utero, in modo che già fin dalla nascita siano adattati funzionalmente e pronti per l'uso (Teaford, Walker 1983).

Con gli schemi motori via via più complessi caratteristici della masticazione dei mammiferi si svilupparono sullo smalto oclusale sfaccettature di usura ben definite, con bordi affilati e taglienti sia sugli elementi dentari preposti a guidare la masticazione (gruppo dentale anteriore) (Fig. 136) sia su quelli necessari per la frantumazione degli alimenti, come i molari tribosfenici (Fig. 137).



Figura 136. Faccette di usura occlusali sul gruppo incisivo.



Figura 137. Faccette di usura occlusali sui molari. Cranio 5050 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Quando due superfici di smalto piane si affrontano, come per esempio le faccette di usura occlusali di due denti antagonisti, i bordi delle aree di usura mantengono la propria efficienza nel taglio solo se rimangono affilati; se i bordi si smussano, si avrà una riduzione dell'efficienza di taglio (Saito et al. 2013).

Durante la disgregazione del cibo, l'abrasione si verifica sulla superficie occlusale dei denti a causa del cibo interposto (interazioni a tre corpi), con le forze di compressione che si distribuiscono su tutte le superfici coinvolte, in un insieme complesso e istantaneo che rende praticamente impossibile misurare il carico occlusale durante la masticazione (Katona 2009). Non appena poi il bolo alimentare si riduce a uno straterello sottile si verificano contatti occlusali direttamente tra gli antagonisti (Benazzi et al. 2011) instaurando così una interazione a due corpi.

Il processo di usura e la conseguente riduzione della concentrazione dello sforzo occlusale potrebbero aver avuto un'influenza cruciale nell'adattamento evolutivo dei denti, aumentando la resistenza a stress specifici nei periodi avanzati della vita di un individuo; con il progredire dell'usura le faccette e le direzioni del carico cambiano, da una direzione obliqua (Fig. 138) a una quasi perpendicolare all'asse dentario (Fig. 139).

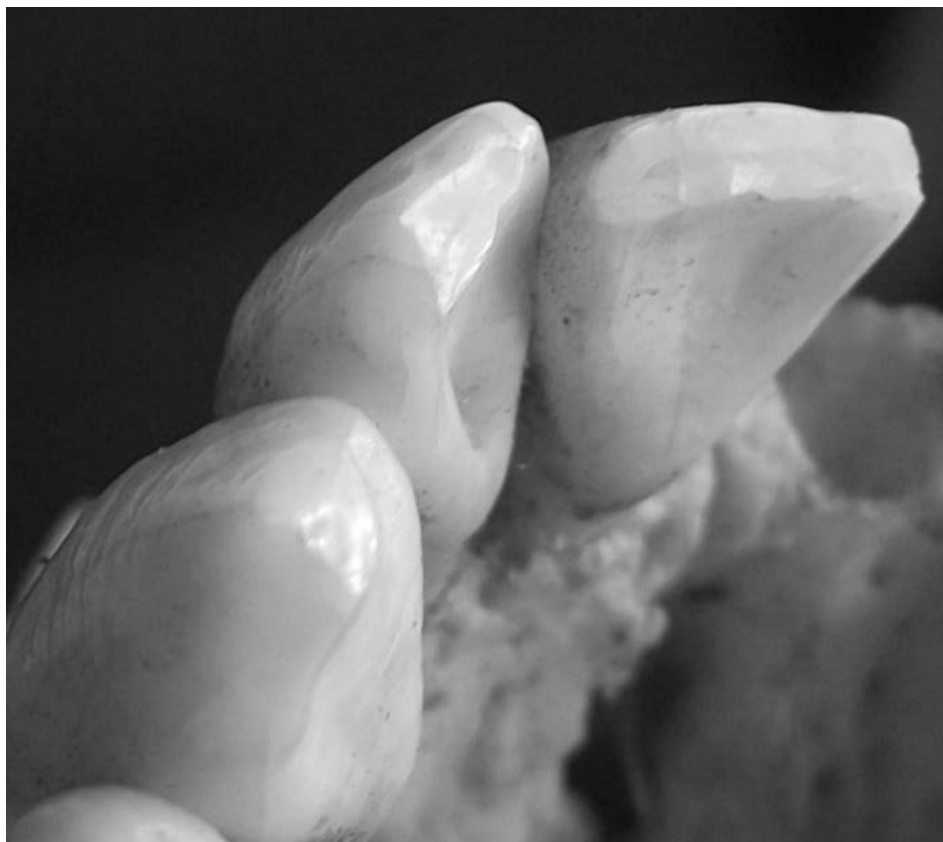


Figura 138. Usura iniziale, con andamento obliquo, del bordo incisale. Cranio 120 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Le forze in gioco che agiscono sulla superficie dello smalto sono notevoli: la forza massima del morso mediamente si aggira attorno ai 1000 newton (Waltimo, Könönen



1995), anche se questa ovviamente può variare da individuo a individuo e dal dente che prendiamo in considerazione:

- *UOMINI regione incisale ~ 380 N regione molare ~ 900 N.*
- *DONNE regione incisale ~ 330 N regione molare ~ 780 N.*

Lo smalto, più duro ma anche più fragile della dentina, ha una funzione di protezione degli strati sottostanti: quando l'usura oltrepassa lo spessore dello smalto il dente possiede entro certi limiti delle capacità reattive, come la sclerosi dentinale e l'apposizione di dentina terziaria, che permettono alla polpa di sopravvivere agli insulti biologici. La dentina è più elastica e meno dura e resistente dello smalto, e il suo ruolo biomeccanico è quello di assorbire le forze del morso sostenendo al contempo lo strato che la protegge (Chun, Choi, e Lee 2014).



Figura 139. Usura incisale avanzata con andamento piatto. Cranio 5049 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Da un punto di vista fisico l'usura è una progressiva rimozione di materiale dalla superficie di un corpo solido, che ha un moto relativo rispetto a un altro solido o a un fluido. Sono stati classificati diversi tipi di usura (adesiva, abrasiva, corrosiva, erosiva, per fatica), ma quella che prenderemo in considerazione è quella abrasiva, che si sviluppa con la masticazione.

### 3.1 Usura abrasiva

L'usura abrasiva è l'usura che si genera con i contatti tra denti e bolo (usura a tre corpi) e tra dente e dente (usura a due corpi). In questo tipo di fenomeno fisico, la saliva svolge una funzione di lubrificante biotribologico (la tribologia – greco *tribein* = sfregare – è la disciplina che studia l'attrito, l'usura e la lubrificazione tra superfici in moto relativo tra di loro), riducendo l'attrito e l'usura tra le superfici dentali (Ungar 2015).

L'usura è un fenomeno complesso per il quale è essenziale tenere in considerazione le caratteristiche microscopiche delle superfici; l'usura abrasiva è direttamente proporzionale al carico compressivo tra le superfici, inversamente proporzionale alla loro durezza, e in relazione a una serie di condizioni tra le quali le caratteristiche morfologiche delle superfici, la loro estensione e la presenza di un elemento lubrificante. L'usura può essere riassunta da questa formula:

$$U = \frac{F \times C}{H}$$

dove U quantifica l'usura, F è il carico totale, H è la durezza e C è una costante, indicata come coefficiente di usura (Harris, Broussard, e Keska 2002).

Esistono, come già accennato, due tipi di usura abrasiva:

- l'usura a due corpi che si realizza con i contatti diretti dente-dente;
- l'usura a tre corpi che si realizza con i contatti dente-cibo-dente.

L'usura abrasiva è in relazione al grado di rugosità delle superfici: ma per quanto una superficie possa apparire a occhio nudo liscia e regolare, a ingrandimenti sempre crescenti presenta costantemente delle irregolarità che ne definiscono la rugosità, ovvero la deviazione irregolare dalla planarità. È proprio la natura delle microasperità, oltre che la durezza della superficie, che potenzialmente influenza il tipo e il grado di usura. Al microscopio nessuna superficie appare totalmente liscia; quando due superfici seppur apparentemente lisce si incontrano, sono le loro asperità che entrano in contatto fungendo da particelle abrasive (D'Incau, Saulue 2012).

Il carico puntiforme non esiste nel mondo fisico (Benazzi et al. 2011), dunque l'area effettiva di contatto è la sommatoria di tutte le piccole aree di contatto e dipende dalla deformazione, dalla rugosità superficiale e dall'intensità del carico; in una situazione di forza ridotta e alta rigidità l'area di contatto può ridursi a un millesimo di quella apparente, e, anche se la pressione globale esercitata tra i due i materiali è debole, la pressione locale si concentra sui micro-contatti in modo così intenso da poter causare deformazione o rottura (Fig. 140).

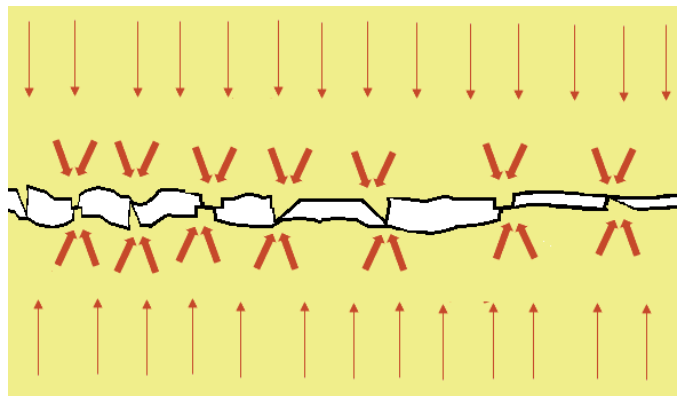


Figura 140. I micro-contatti creano una superficie di contatto molto meno estesa rispetto a quella che appare macroscopicamente: su queste aree ridotte le forze si concentrano.

Quando si affrontano due superfici di durezza diversa, le asperità della sostanza più dura scavano come un aratro la superficie di quella più duttile, creando un solco che si ripete a ogni passaggio; queste scanalature continuano a sommarsi indebolendo la superficie col deformarla localmente con la loro contiguità, e rimuovendo in diversi modi micrometriche quantità di sostanza: o con microsolchi senza deformazione plastica oppure attraverso propagazione di piccole fratture che unendosi portano a distacchi di materiale. L'effetto cumulativo della ripetizione di questi passaggi fa sì che il sommarsi di queste perdite infinitesime diventi macroscopico, con un'usura visibile (Zum Ghar 1987) (Fig. 141).



Figura 141. Usure sui versanti di taglio/guida. La marcata faccetta sul primo molare superiore è indicativa del lavoro svolto da questo versante nella regolazione della fase di entrata del ciclo masticatorio, proteggendo dalla retrusione del condilo di lavoro.

L'indagine a livello microscopico dell'usura dello smalto può dare numerose informazioni sulla funzione dentale, permettendo di determinare i modelli di movimento della masticazione, i diversi tipi di dieta e l'uso non alimentare dei denti: la profondità, la lunghezza e l'ampiezza di questi segni riflettono il tipo di dieta consumata (Kaidonis 2008).

Le specie che consumano foglie e altre parti non riproduttive delle piante sembrano accumulare superfici dello smalto dei denti con fini graffi allineati, mentre gli animali che si alimentano con cibi più duri, come semi e noci, tendono a mostrare segni più irregolari e superfici butterate (Ungar 2011; Lucas et al. 2013). Questi segni sono un'impronta sia dell'alimentazione sia delle sollecitazioni legate a un uso non alimentare: sono sovrascritti e si cancellano nel giro di qualche giorno (Ungar 2008), rappresentando la traccia degli ultimi pasti consumati.

L'evoluzione dello smalto dei mammiferi è stata guidata da una combinazione di vincoli evolutivi e geometrici, influenze funzionali e storia filogenetica (Maas, Dumont 1999); il percorso evolutivo portò i mammiferi a diminuire radicalmente il numero di permutte dentali riducendole a due, in modo da non vanificare, con uno svantaggioso rinnovo frequente della dentatura, il raffinato ingranaggio dentale indispensabile per la masticazione: nei mammiferi ogni singolo dente deve funzionare per un periodo di tempo considerevolmente lungo ed è per questo che deve essere supportato da modelli strutturali più complessi e con dinamiche occlusali estremamente più precise rispetto agli altri vertebrati.

Ogni dente si trasformò in un precisissimo strumento di taglio e schiacciamento del cibo (Fig. 142, 143), che l'usura dentale perfezionava affilando i suoi margini e adattando continuamente la reciproca complementarietà delle superfici antagoniste.

L'organizzazione prismatica dello smalto dei mammiferi rese capaci i loro denti di adattarsi agli stress biomeccanici imposti dalla masticazione, in modo da rispondere contemporaneamente a due esigenze contrapposte: una elevata resistenza alla frattura, e la capacità di adattarsi morfologicamente alla funzione.

La maggior parte dei vertebrati non mammiferi è in grado di sostituire i denti quando si rompono, mentre nei mammiferi i denti permanenti non vengono rimpiazzati; generalmente in questa classe di vertebrati la crescita dello smalto è un processo finito e una volta deposta in spessori geneticamente predeterminati, questa sostanza acellulare non è capace di autorigenerarsi; ciò fa sì che sia maggiormente destinata a un fenomeno di 'obsolescenza programmata' rispetto ai tessuti cellulari. Una volta maturato, lo smalto dentale deve essere capace di resistere a milioni di masticazioni, con forze



Figura 142. Usure sui molari superiori di un orso delle caverne (*Ursus spelaeus*).



Figura 143. Usure sui denti superiori di gibbono (*Bunopithecus hoolock*). Si notino le diffuse usure su tutta la superficie occlusale. Reperto 3216, collezione del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

comprese tra 28 e 1200 N (Yilmaz, Schneider, e Swain 2015), dovendo durare per tutta la vita e resistere sia alla rottura che all'eccessiva usura (Zhou et al. 2013).

Il genere *Homo* iniziò a differenziarsi dalla famiglia degli ominidi attorno ai 2 milioni di anni fa e la nostra specie, l'*Homo sapiens*, apparve sulla scena attorno ai 220.000 anni fa. Anche se i dati genetici sono sempre più importanti (consideriamo che tra uomo e scimpanzé vi è oltre il 98% del DNA in comune), tuttavia la diversità ancora oggi è meglio rappresentata dal fenotipo, ovvero da come appare l'organismo, nel quale viene riflessa la storia evolutiva e adattativa della sua specie (Manzi 2013).

Nella storia di *Homo sapiens* per un lunghissimo lasso di tempo, fino allo sviluppo dell'agricoltura (circa 10/12.000 anni fa), si ebbe un tipo di sostentamento legato sostanzialmente all'attività di caccia e di raccolta, con un'alimentazione formata da cibi duri, fibrosi e consistenti, sicuramente più coriacei rispetto a quelli assunti nelle epoche successive: in questa fase evolutiva la quasi totalità delle affezioni dell'apparato masticatorio era molto ridotta.

Fino a tempi abbastanza recenti le popolazioni umane sono state caratterizzate da schemi occlusali comuni e condivisi, e accomunate da dentature ben allineate; i dati epidemiologici mostrano che il calo dell'usura dentale e l'aumento della malocclusione, hanno avuto luogo contemporaneamente all'adozione di uno stile di vita 'moderno', che ha indotto una diminuzione della funzione masticatoria. La ricerca paleopatologica mostra che la riduzione dell'usura dentale e l'aumento della variabilità occlusale si sono verificati tra le popolazioni umane quasi universalmente e contemporaneamente (Corruccini 1984); la salute orale iniziò a deteriorarsi con il cambio di alimentazione dovuto all'introduzione delle tecniche agricole. La sostanziale modifica degli alimenti

avvenuta nel passaggio da una sussistenza basata sulla caccia a una basata sull'agricoltura, con un importante incremento del consumo di carboidrati, introdusse anche una decisa diminuzione della varietà e della consistenza dei cibi e la conseguente riduzione della funzione masticatoria, che portò a un diffuso declino della salute orale (Hunt 1961; Larsen 2002).

Le pressioni ambientali sul genoma umano aumentarono in modo drammatico sulla scia di due eventi: l'avvento dell'agricoltura circa 12.000 anni fa, che segnò l'inizio del periodo neolitico; e l'inizio, circa 200 anni fa, dell'era industriale, caratterizzata dalla diffusa disponibilità di cibi morbidi e ricchi di zucchero.

Oggi queste rapide variazioni ambientali sono ritenute responsabili di aver creato un gruppo strettamente interrelato di problemi alla salute orale, come carie, malattia parodontale, affollamenti e malocclusioni: la prevalenza della carie dentale è stata valutata in meno del 2% dei denti umani fossili del paleolitico, mentre il primo forte aumento dell'incidenza cariosa, (9-10%) risale all'inizio del neolitico proprio con la diffusione dell'agricoltura. A cavallo tra XIX e XX secolo si verificò poi il secondo e più drammatico aumento, col quale la carie si diffuse tra il 50% e il 90% degli individui (Saratti, 2021a). Quindi la carie, piuttosto rara nelle scimmie antropomorfe e rara tra i cacciatori-raccoglitori, cominciò a diffondersi sensibilmente dopo che si fu affermata la pratica dell'agricoltura, raggiungendo un picco alla fine del diciannovesimo e nel ventesimo secolo (Lieberman 2014); un'uguale incidenza si ebbe anche nelle malocclusioni causate da *cross-bite*, posteriorizzazione, rapporti sagittali di II o III classe dei primi molari, malposizioni dentali, morsi incrociati e anomalie di segmenti buccali (Corruccini 1983; Larsen 2002). Il deterioramento decisamente più marcato e diffuso su scala globale si ebbe appunto a cavallo tra '800 e '900 con la seconda 'rivoluzione alimentare', attraverso la diffusione su scala globale di cibi elaborati e raffinati, prodotti dall'industria dell'alimentazione (Price 1945).

Oggi nei nostri studi dentistici ci confrontiamo quotidianamente con questi mutamenti, verso i quali il nostro sistema stomatognatico non ha avuto ancora il tempo evolutivo necessario per potersi adattare: i primi contadini vissero 'solamente' 500/600 generazioni fa e nella maggior parte del mondo l'agricoltura è praticata da meno di 300 generazioni; a partire da 10.000 anni fa si è prodotta una 'gracilizzazione' cranica e una 'contrazione' dei mascellari, con una consistente riduzione delle misure facciali conseguenti al cambio di alimentazione (Mew 2004): noi abbiamo modificato i nostri cibi e i cibi mutati a loro volta stanno modificando noi.

Nel corso degli ultimi 100-150 anni tutte le popolazioni umane hanno subito alcune importanti modifiche della dentatura e dell'occlusione, con un grande incremento nella presenza di malocclusioni (Varrela 1990; Kaul 1984): incremento evidenziato dall'assenza di malocclusioni nelle precedenti popolazioni (Corruccini 1984). Alcuni problemi dentali nelle società contemporanee riflettono la disparità tra il *design* originale della nostra dentatura e il nostro ambiente attuale: la dentatura umana è fondamentalmente 'progettata' sull'aspettativa di un'usura estesa, previsione ragionevole se ci si rende conto che gli esseri umani si sono evoluti fino a tempi relativamente recenti in ambienti e con cibi ad alta usura dentale e con una aspettativa di vita decisamente minore rispetto a oggi (Kaifu et al. 2003) (Fig. 144).

I processi di industrializzazione alimentare aumentarono drammaticamente il consumo di cibi elaborati, poco consistenti se non morbidi, e comunque molto meno abrasivi (Molnar 1971; Kaifu 1999); tra l'altro questi cibi si contraddistinguono per essere infarciti di zuccheri (raffinati), grassi (saturi), e sale super fine per sollecitare meglio le papille gustative (Moss 2013).

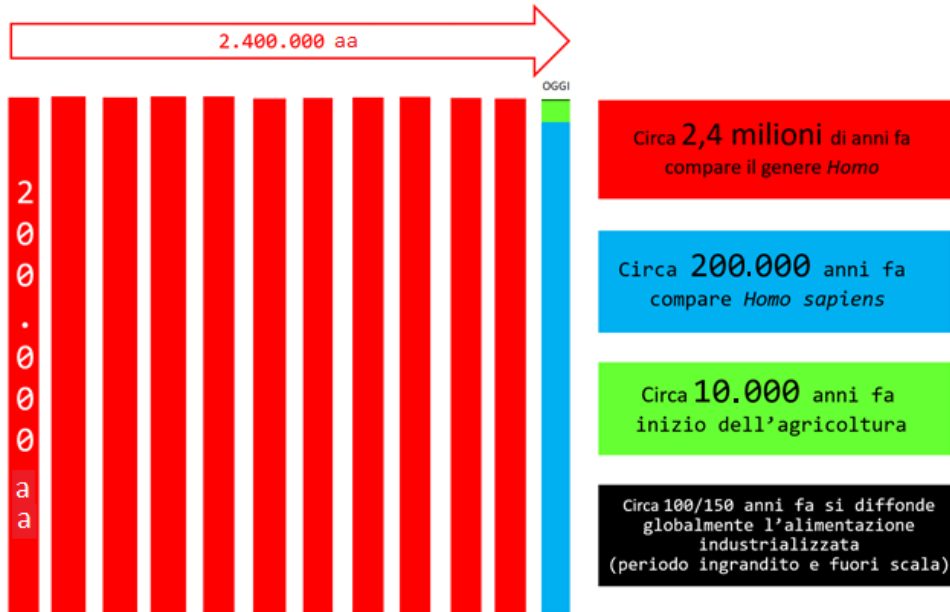


Figura 144. Scala temporale della presenza dell'uomo e di *Homo sapiens* sulla terra. Si noti l'ingrandimento fuori scala dell'ultimo secolo, nel quale l'usura dello smalto si è drasticamente ridotta e contemporaneamente si è verificata una diffusione delle malocclusioni da iposviluppo dei mascellari. Singolare il fatto che la moderna gnatologia poggia su studi anatomo-funzionali eseguiti all'interno della sottilissima barretta nera del grafico; in questo ultimo e brevissimo periodo della nostra storia (circa 150 anni) è sostanzialmente nato, attraverso le mutate abitudini alimentari imposte dall'alimentazione industrializzata, un nuovo fenotipo di uomo (Proffit, 2006), apparso prima nelle società occidentali e poi rapidamente estesosi a livello globale.

L'evoluzione ha codificato la nostra passione per queste tre sostanze appetibili e ad alta densità energetica in circuiti cerebrali arcaici: tutte e tre sono abbastanza difficili da reperire in natura e, data la sporadicità della loro assunzione, il sistema nervoso centrale elabora una gratificante risposta, 'accendendo' aree cerebrali collegate al piacere e stimolate dal rilascio di neurotrasmettitori come la dopamina nel diencefalo od oppioidi endogeni all'interno del nucleo *accumbens*: sito del proencefalo fondamentale per la regolazione del comportamento correlato alla ricompensa, e importante nel controllo dell'appetito (Will, Franzblau, e Kelley 2003; Zhang, Kelley 2000). Questo fece diventare più gratificante approfittare delle poco frequenti e ghiotte occasioni di fare scorta di sostanze rare e preziose, rendendo questi cibi ipernutrienti, come zuccheri e grassi, o come il sale, necessario per un corretto equilibrio elettrolitico, una tentazione irresistibile.

Di questa nostra 'debolezza alimentare' si è subito accorta l'industria che l'ha prontamente e abilmente sfruttata su scala globale: in molti paesi il consumo di questi alimenti è diventato un problema sociale con una assunzione scriteriata di cibi dolci, grassi e salati, responsabile di gravi malattie come diabete, obesità e ipertensione (Mishra et al. 2011).

Tornando agli effetti della inconsistenza dei cibi raffinati, l'usura dentale, rimasta immutata dall'origine dell'umanità, ha subito recentemente e in un brevissimo lasso

di tempo profondi cambiamenti; nelle passate popolazioni l'usura era onnipresente, intensa, abrasiva e fisiologica (Proença 2014), perché correlata a cibi scarsamente trattati prima della loro assunzione, mentre nelle popolazioni attuali l'usura dello smalto è drasticamente ridotta.

L'ipofunzione masticatoria conseguente a cibi di scarsa consistenza meccanica determina anche un minor sviluppo delle ossa mascellari, e questa relazione è stata ben documentata in studi sperimentali effettuati comparando animali nutriti con cibi duri con altri animali nutriti con cibi morbidi: si è riscontrata una consistente riduzione delle dimensioni facciali e mandibolari in animali alimentati con dieta soffice rispetto ad animali trattati con dieta dura (Corruccini 1982).

Le forze masticatorie oltre che per l'usura sono determinanti per un corretto sviluppo delle strutture ossee mascellari: ad esempio i bambini aborigeni nutriti con una dieta consistente e fibrosa, presentano arcate dentali generalmente larghe e basse, caratteristiche che si riscontrano anche nelle popolazioni dell'Europa del tardo Pleistocene (Hunt 1961).

Da una prospettiva biologica, di fronte a una continua riduzione della pressione biomeccanica sul sistema masticatorio, il nostro organismo ha reagito con una riduzione volumetrica del sistema stesso, favorendo una maggiore variabilità fenotipica nonché l'emergere di asimmetrie durante il processo di sviluppo, crescita e rimodellamento dell'intero apparato masticatorio (Oxilia et al. 2018).

Una bassa frequenza di malocclusioni è stata riscontrata in popolazioni con condizioni di vita primitive, e la frequenza delle malocclusioni sembra essere aumentata quando tali popolazioni hanno subito l'influenza della civiltà industrializzata. Su crani del periodo medievale (caratterizzati anch'essi da angoli goniali ridotti, ampia larghezza dei mascellari e un'intensa usura occlusale, indicativa di una intensa attività dei muscoli masticatori), si sono riscontrate una frequenza e una gravità delle malocclusioni inferiori rispetto alla popolazione contemporanea.

Tuttavia, questi risultati non sono limitati alle popolazioni primitive o medievali: tra gli individui contemporanei ci sono soggetti che mostrano avanzate fasi di usura dentale legata a un'intensa attività dei muscoli masticatori; questi individui mostrano una bassa incidenza di malocclusioni e presentano le stesse caratteristiche morfometriche delle popolazioni primitive o medioevali (Kiliaridis 1995).

I crani appartenenti a individui vissuti in epoche antecedenti alla diffusione dell'alimentazione industrializzata presentano normalmente superfici occlusali con usure variabili per intensità ed estensione, ma il grado di usura è in relazione all'età del soggetto; questo si riscontra in tutte le etnie del mondo che, pur avendo avuto diete diverse, erano accomunate da una ridotta elaborazione del cibo.

La carie e la quasi totalità delle suddette malocclusioni sono malattie derivate da un fenomeno di *mismatch* evolutivo (Lieberman 2014), ovvero dalla presenza di caratteri che si sono evoluti in risposta a determinate pressioni ambientali ma che, a causa di cambiamenti avvenuti all'ambiente stesso, diventano poi svantaggiosi. Nel moderno mondo industrializzato la malocclusione è endemica (Moore 1968; Dickson 1970), ma è comunque meno frequente nelle popolazioni che vivono in condizioni primitive: ad esempio in India un campione di bambini che viveva in aree urbanizzate presentava profondi *overbite* con una frequenza nove volte maggiore rispetto ai loro coetanei che abitavano in aree rurali (Corruccini 1985).

L'usura abrasiva che si manifesta sulle superfici dentali si può suddividere in:

- usura interprossimale;
- usura occlusale.



### 3.1.1 Usura interprossimale

L'usura interprossimale (U.I.) è un fenomeno graduale legato principalmente all'effetto cumulativo dei contatti e dei microsfregamenti interdentali che si verificano nei punti (che successivamente diventano aree) di contatto diretto delle superfici interprossimali.

L'U.I. si realizza a causa dei movimenti dentali sia durante i cicli di masticazione che nelle attività non masticatorie: durante la masticazione vengono esercitate sui denti forze aventi molteplici direzioni, che determinano un movimento fisiologico degli elementi dentali in relazione alle diverse componenti dinamiche; tale movimento induce uno sfregamento delle superfici di contatto prossimali dello smalto le une contro le altre (Pileicikiene, Surna 2004).

L'U.I. avviene sia con un movimento di intrusione dentro l'alveolo (di circa 30 micrometri) che i denti subiscono durante la massima intercuspidação o durante la masticazione, sia attraverso un moto laterale tra i denti adiacenti, dovuto alla viscoelasticità del legamento parodontale (Parfitt 1960) che determina un movimento tra i 50 e i 110 micrometri (50-110  $\mu\text{m}$ ) (Kim et al. 2005; Gross 2008).

Durante la masticazione si realizza inoltre un movimento posteriore-anteriore di ogni elemento dentale che distribuisce la componente mesiale delle forze occlusali attraverso l'intero arco dentale, spingendo ogni dente mesialmente; questo movimento è significativamente intensificato da una diminuzione della curva di Spee associata in genere a una considerevole usura occlusale (Wolpoff 1971; Gaspard 1979). Mentre l'usura della superficie occlusale è indicativa sia della forza masticatoria che delle proprietà abrasive del cibo, l'usura interprossimale è più dipendente dalla quantità di forza masticatoria applicata ai denti, poiché è la componente laterale di questa forza che provoca l'usura (Wolpoff 1971).

L'U.I. e la conseguente migrazione mesiale dei denti riducono la frequenza della malocclusione e dell'affollamento dei denti anteriori, consentendo la creazione di spazio sufficiente per l'eruzione del terzo molare (Begg 1954; Pereira, Evans 1975).

La dimensione, la posizione e la forma delle aree di contatto prossimali dipendono dalle caratteristiche anatomiche individuali delle superfici interprossimali (Pileicikiene, Surna 2004; Saito et al. 2013) (Fig. 145).

Prima dell'adozione di un'alimentazione 'industrializzata' l'U.I. e l'usura occlusale iniziavano precocemente caratterizzando anche la dentatura decidua, e una volta avvenuta la permuta anche i denti permanenti si adattavano alla funzione usurandosi a loro volta in tempi brevi (Fig. 146, 147, 148, 149, 150, 151).

Conseguentemente alla forma del ciclo masticatorio il movimento legato all'U.I. determina una differenza tra le superfici mesiali molto consumate e concave e le superfici distali che tendono a rimanere convesse (Gaspard 1979) (Fig. 152, 153).

L'U.I. porta alla formazione di vere e proprie superfici di contatto con una progressiva deriva mesiale dei denti, e alla riduzione della lunghezza delle arcate (Begg 1954) (Fig. 154, 155, 156).

L'usura occlusale associata a quella interprossimale determinava una naturale maturazione del rapporto mandibolo-cranico: nelle popolazioni del passato l'*overbite* incisivo era transitorio; già all'età di 5 anni il movimento mesiale dato dall'U.I. e il logoramento del bordo incisale portavano a una posizione testa a testa degli incisivi decidui (Hunt 1961) (Fig. 157).

L'affollamento dentale era raro nelle antiche popolazioni mentre oggi, per la mancanza di usura interprossimale, è endemico fra tutte le popolazioni la cui alimentazione sia 'industrializzata'. La migrazione mesiale dei denti posteriori compensa la superficie



Figura 145. Usura interprossimale: si noti l'estensione delle aree di contatto. Cranio 318 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 146. U.I in dentizione decidua. Cranio 3603 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

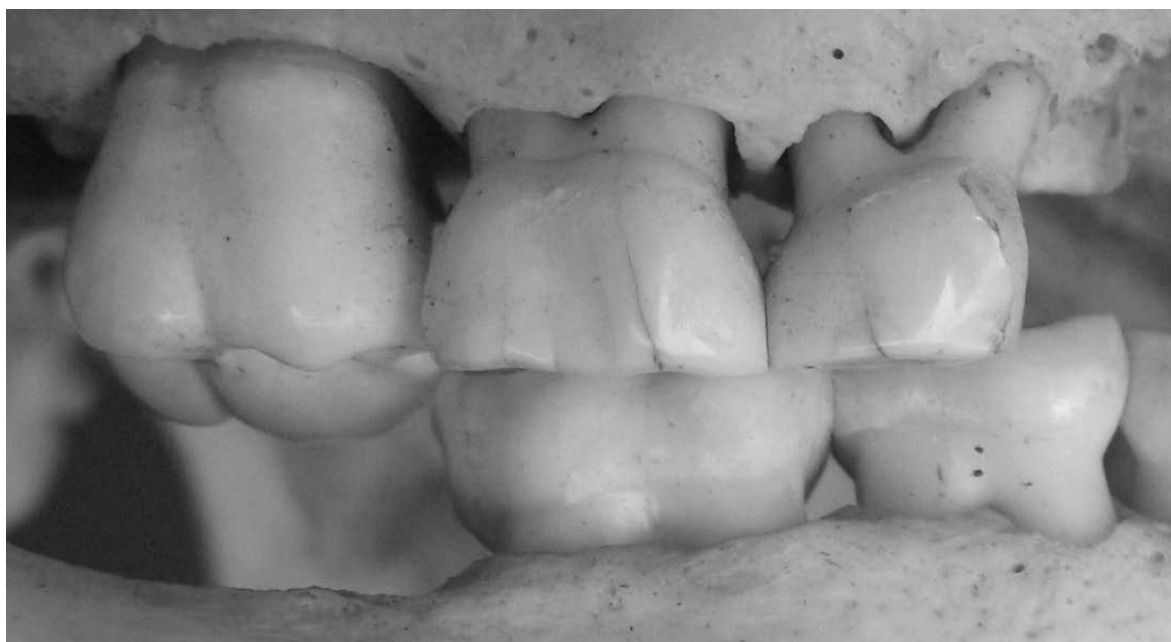


Figura 147. U.I. su denti decidui in dentizione mista. Cranio 6153 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 148. U.I. su denti decidui in dentizione mista. Si noti la differenza tra la superficie dei denti decidui, scolpita dalla masticazione, e quella del primo molare permanente, 'strumento' ancora intonso da accordare alla funzione masticatoria. Cranio 3063 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 149. U.I. su denti decidui in dentizione mista. Si noti la forte usura dei molari decidui e la precoce formazione di faccette di usura sulla superficie oclusale del primo molare permanente. Cranio 6153 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 150. Diverso grado di usura tra dentatura decidua e permanente. Si noti la forte usura delle cuspidi di supporto del molare deciduo e la precoce formazione di faccette di usura sulla superficie linguale delle cuspidi vestibolari del primo molare permanente. Cranio 3603 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 151. Usura in dentizione mista. Si noti la presenza di faccette di usura sui versanti interni delle cuspidi vestibolari del primo molare nonostante la sua recente eruzione in arcata. Cranio 4230 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

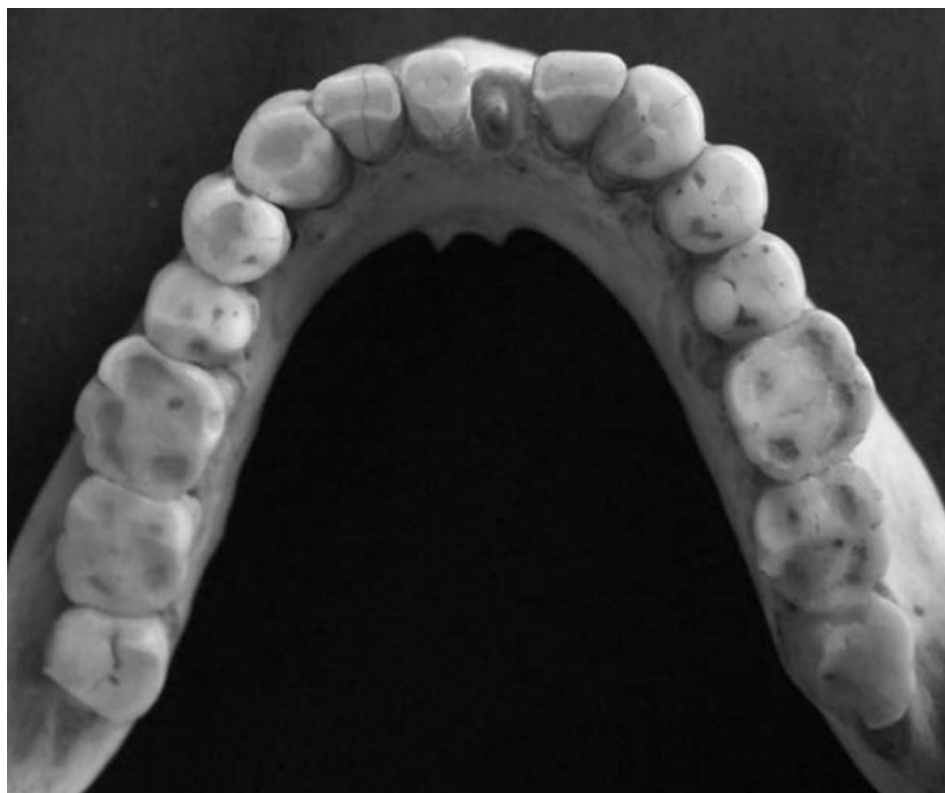


Figura 152.  
Usura occlusale e  
interprossimale.  
Cranio 4781  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.



Figura 153. Usura occlusale e interprossimale in dentizione permanente. Cranio 4234 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 154. Usura occlusale e interrossimale. Si noti il profilo concavo delle superfici interrossimali mesiali e quello convesso di quelle distali. Cranio 3049 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.





Figura 155. Usura occlusale e interprossimale in dentizione permanente. Cranio 4290 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 156. Usura occlusale e interprossimale in dentizione permanente. Cranio 4325 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

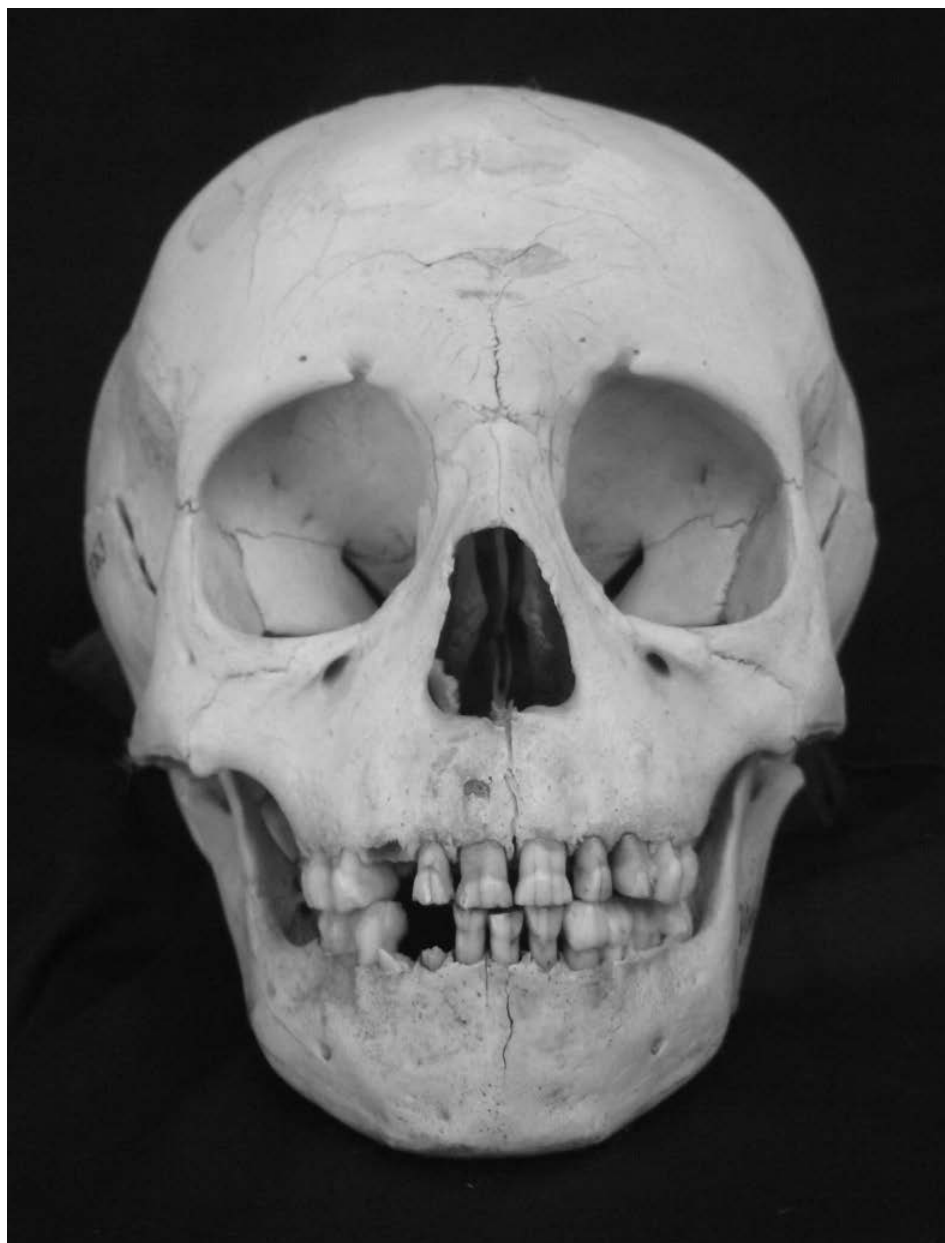


Figura 157. Usura in dentizione decidua. Cranio 3603 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

del dente persa per attrito a causa dei rigori di una dieta che stimoli una corretta usura dentale (Lombardi 1982).

Con l'eruzione dei primi molari e degli incisivi permanenti l'*overbite* veniva temporaneamente riacquisito, ma con la maturità già il rapporto tra le arcate si avviava la verso una seconda occlusione testa-testa degli incisivi: l'attrito era di solito così marcato che l'affollamento dei denti era solo una fase transitoria durante l'eruzione dei denti permanenti (Fig. 158, 159, 160) (Hunt 1961).

Nelle popolazioni contemporanee industrializzate, lo stesso adattamento si verifica con un tasso notevolmente ridotto (D'Incau, Saulue 2012).

Il movimento di scorrimento dovuto all'intrusione fisiologica si traduce con l'età in usura dello smalto prossimale e nella trasformazione da aree 'puntiformi' a zone di contatto più estese, che nel caso di ricostruzioni conservative o protesiche devono essere rispettate e riprodotte (Fig. 161).

Una breve digressione va fatta a proposito delle lesioni cervicali non cariose (NCCL), un fenomeno apparentemente in relazione coll'usura abrasiva ma comunque legato alla diminuzione dell'intensità della masticazione, a sua volta dipendente da una alimentazione con cibi 'industrializzati'.

Nel corso dell'ultimo secolo gli uomini delle società industrializzate hanno assistito a un importante aumento di alcune malattie dentali; un grave problema riguarda la perdita di sostanza dentale (smalto e dentina) nella regione buccale e cervicale del dente. Le NCCL sono attualmente onnipresenti e diffuse nelle popolazioni umane di tutto il mondo, esposte per decenni a stress tensivi nella regione cervicale buccale.

È stato osservato che la riduzione dell'altezza delle cuspidi riduce i valori di sollecitazione a trazione che si esercitano sul dente (Chang et al. 2009); ovviamente queste considerazioni non suggeriscono che sia meglio avere una superficie occlusale completamente piatta, perché non c'è dubbio che i rilievi occlusali sono importanti per l'elaborazione degli alimenti. Tuttavia una riduzione della pendenza delle cuspidi dovuta all'usura riduce le sollecitazioni di trazione della corona: questa diminuzione potrebbe essere utile quando creste e rilievi, scanalature, spessore dello smalto, altezza della corona sono state rimosse o fortemente ridotte dall'usura dei denti (Benazzi et al. 2013).

Nel moderno mondo industrializzato gli individui in età avanzata mostrano un'usura dentale molto moderata rispetto al passato, e i denti sono esposti a forti sollecitazioni di trazione nella regione cervicale buccale per molti decenni in più, dato l'aumento dell'età media; questo è il meccanismo più probabile che spieghi la perdita di smalto nella regione cervicale, favorendo l'attività di altri processi distruttivi come la biocorrosione (Benazzi et al. 2013).

Durante il colpo di forza masticatorio il carico occlusale sui molari determina forze elevate che si trasmettono al colletto del dente, sollecitando sia l'osso corticale che avvolge il dente (Benazzi 2012) sia la zona del colletto dentale (Fig. 162, 163), con un indebolimento strutturale che apre poi la strada a successivi fenomeni biocorrosivi e che può portare addirittura alla frattura (Fig. 164).

Una ricostruzione precisa e individuale della superficie occlusale delle arcate dentali è cruciale per una distribuzione funzionale ed equilibrata delle tensioni, nonché per una efficienza masticatoria ottimale; questo approccio è necessario all'odontoiatria clinica, perché la valutazione individuale e la posizione delle forze occlusali sono fattori importanti per la stima e il successo a lungo termine dei trattamenti ortodontici, conservativi implantari, protesici (Benazzi et al. 2011).

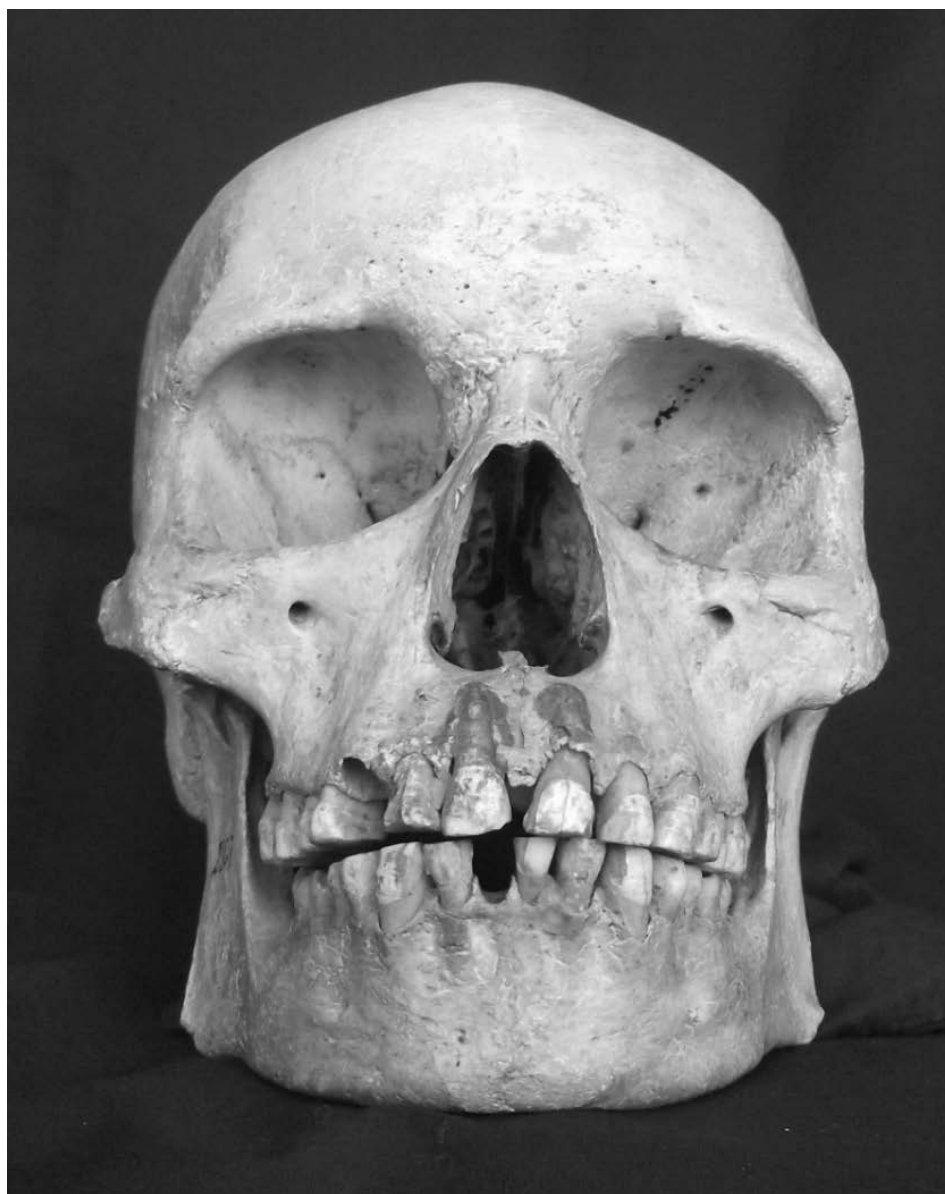


Figura 158. Usura  
in dentatura  
permanente.  
Cranio 2507  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

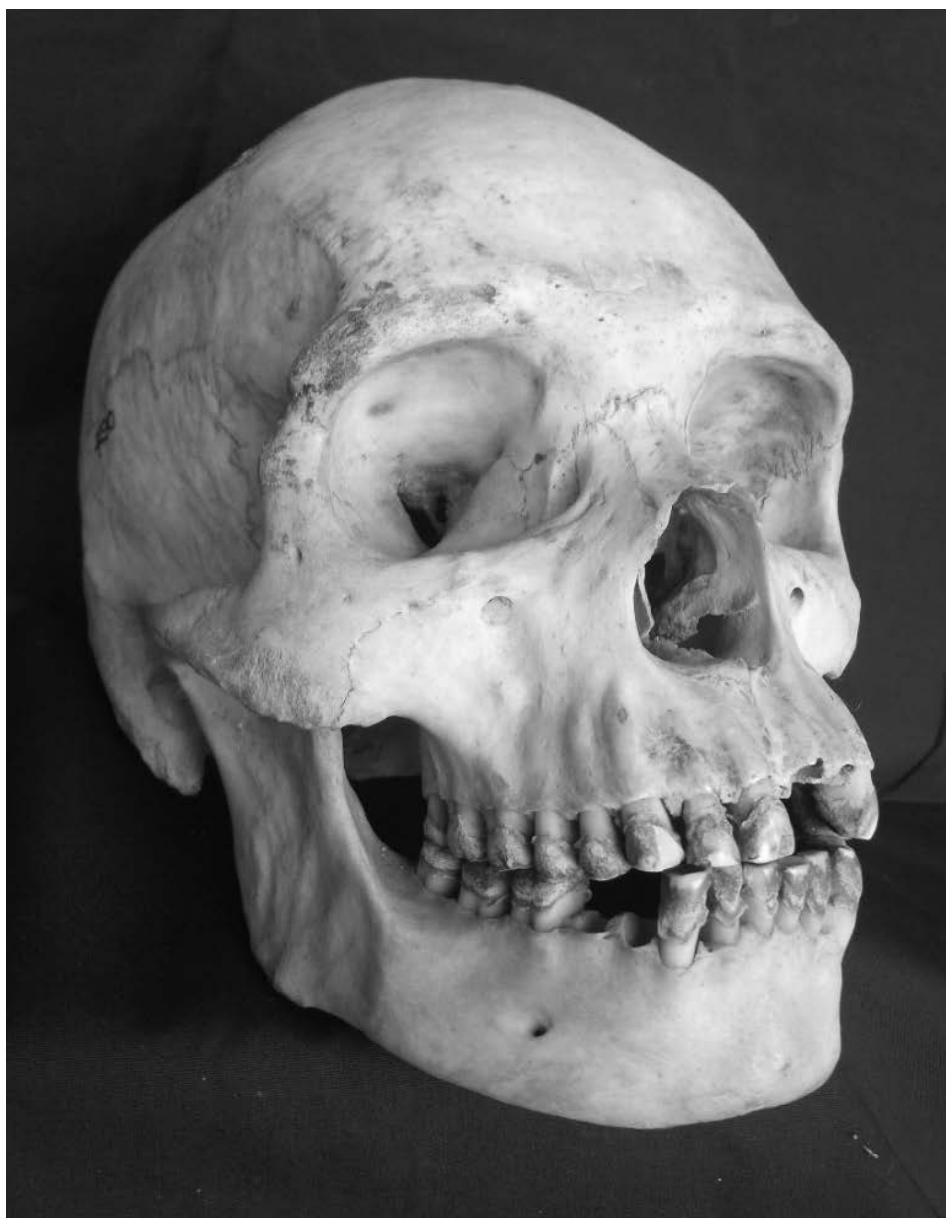


Figura 159. Usura in dentatura permanente. Cranio 4290 del Museo di Antropologia dell'università di Firenze.



Figura 160. Usura in dentatura permanente. Cranio 2985 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 161. Usura in dentatura permanente. Cranio 2985 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 162. Lesione cervicale non cariosa: si noti la marcata altezza della cuspidе vestibolare del primo premolare superiore e l'inclinazione della sua corona verso il palato, che aumenta la profonditа del vincolo oclusale nel movimento di lateralitа. La rotazione del canino lungo il suo asse ne impedisce la funzione di guida nella lateralitа, favorendo l'accumulo di stress trasversali sul premolare.



Figura 163. Stress compressivo occlusale (rosso); stress tensivo cervicale (verde). Disegno liberamente tratto da: *“The evolutionary paradox of tooth wear: simply destruction or inevitable adaptation?”*, Benazzi, 2013.



Figura 164. Singolare linea di frattura che in alto segue il colletto interprossimale di un premolare devitalizzato.



### 3.1.2 Usura occlusale

Ogni volta che denti antagonisti entrano in contatto si scaricano delle forze e di conseguenza si crea un'usura. Durante la masticazione (e al di fuori di essa durante i contatti funzionali e parafunzionali) si verifica un'abrasione della superficie occlusale: inizialmente, a causa del cibo interposto, con un'interazione a tre corpi; ma non appena il bolo alimentare si riduce a uno straterello sottile, si verificano attriti legati a contatti occlusali dente-dente tra gli antagonisti e abbiamo l'interazione abrasiva a due corpi (Benazzi et al. 2011).

L'usura prodotta determina una faccetta di usura, un'area piatta e lucida con bordi netti e spesso affilati (Kaidonis 2008), la cui superficie è coperta da minuscole striature sub-parallele che rispecchiano la direzione del movimento (Fig. 165).

Ogni faccetta di usura è sempre accompagnata da un'altra corrispondente sul dente antagonista, e se limitiamo la nostra osservazione ai singoli denti non è possibile valutare l'eventuale natura patologica delle superfici usurate: questo giudizio richiede una visione globale delle superfici occlusali, valutando contemporaneamente l'età del soggetto (Fig. 166).

Fisiologicamente le faccette di usura dovrebbero essere distribuite uniformemente, con una estensione relativa soprattutto all'età dell'individuo: un'usura limitata a singoli denti o a piccoli gruppi isolati deve far sospettare una parafunzione o una disfunzione. L'usura abrasiva è fisiologica quando è un corollario dell'invecchiamento, conseguenza cioè della funzione masticatoria imposta dalla dieta di un individuo e in relazione alla sua età; nei settori posteriori si realizzano due tipi di sfaccettature, lavoranti e bilanciati, entrambe risultati della funzione (Woda, Gourdon, e Faraj 1987).

Nei nostri pazienti raramente capita di vedere quelle usure dentali che contraddistinguono le popolazioni del passato; a questo proposito è interessante notare come l'usura sia anche un fenomeno di protezione per l'integrità dell'apparato stomatognatico, perché aumentando le aree di contatto per numero ed estensione progressivamente migliora la dispersione delle forze occlusali, in quanto diminuisce la forza occlusale per unità di superficie (Benazzi et al. 2013; Benazzi et al. 2013): le faccette di usura hanno un'influenza cruciale sulla distribuzione dello stress su tutto il dente, mentre le scanalature e le fessure sulla superficie occlusale sono punti critici poiché le sollecitazioni di trazione vi si concentrano (Benazzi et al. 2011).

Nei pazienti parodontopatici la sofferenza dei tessuti di sostegno spesso si associa a una mancanza di usura occlusale: i reciproci versanti occlusali delle cuspidi antagoniste, specialmente se molto inclinati (ricordiamo che l'altezza cuspidale è una delle determinanti dell'occlusione), possono creare forti ostacoli dinamici; da questi incastri si originano tensioni interne alla struttura coronale che si ripercuotono anche in zona cervicale. Il mancato rimodellamento funzionale di due superfici occlusali antagoniste determina una concentrazione di forze che è tanto maggiore quanto minore è l'area dei suoi contatti; una marcata altezza cuspidale con versanti molto inclinati e incastri profondi è sicuramente un ambiente biomeccanico nel quale i movimenti mandibolari generano forze trasversali che si scaricano fortemente sul parodonto. Una riduzione dell'altezza cuspidale tende comunque a ridurre lo stress occlusale (Chang 2012) e in soggetti nei quali l'usura ha portato a una maturazione dei contatti occlusali è più comune la mancanza di parodontopatie di rilievo (Fig. 167); una eventuale estrazione in questi pazienti è spesso un'esperienza impegnativa sia per il paziente che per l'odontoiatra.

La masticazione di cibi consistenti (i cibi non elaborati tendono a essere più abrasivi e soprattutto richiedono una masticazione più lunga e vigorosa) crea faccette di usura sia sui versanti lavoranti che su quelli bilancianti, faccette che durante la funzione si guidano reciprocamente (Kim et al. 2001) (Fig. 168, 169).

Nelle popolazioni con una dieta di cibi consistenti la dentatura decidua era soggetta sia all'usura interprossimale sia a quella occlusale, che, associate a una riduzione

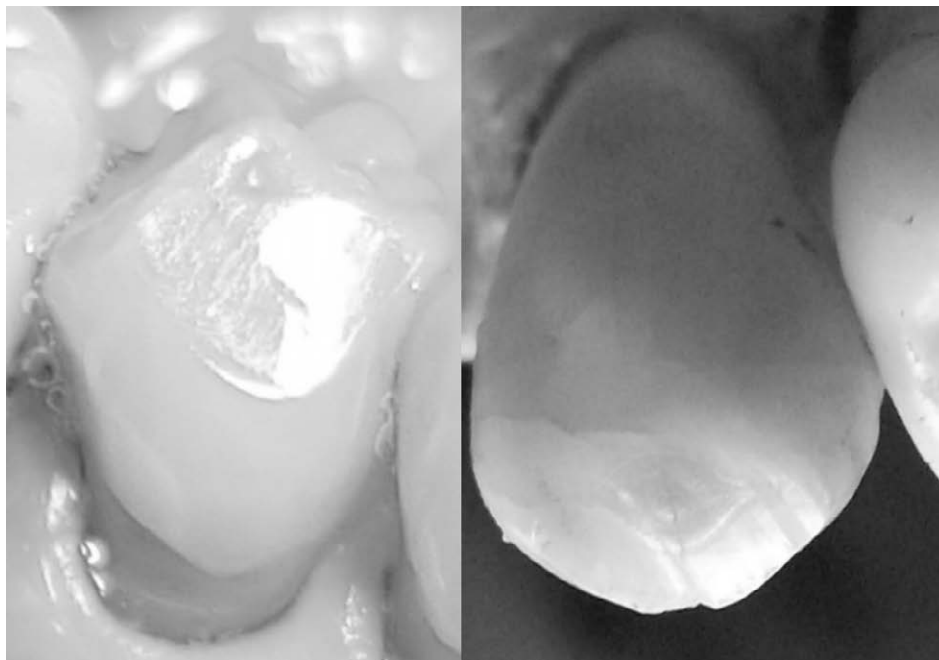


Figura 165. Faccette di usura. Cranio 322 (a destra). Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

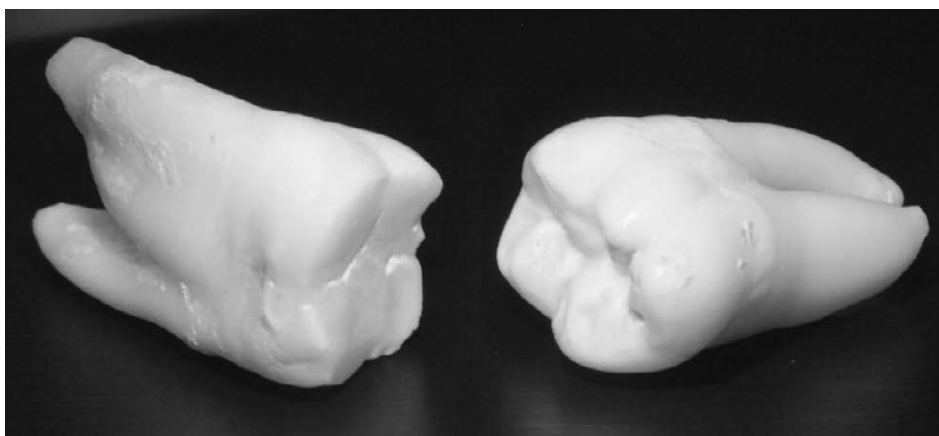


Figura 166. Con l'età l'usura modella le superfici occlusali: a sinistra primo molare superiore di un soggetto di 70 anni. A destra terzo molare inferiore in soggetto di 18 anni. L'usura del dente di sinistra, fisiologica a 70 anni, sarebbe tanto più patologica quanto più questa si presentasse precocemente.

dell'*overbite*, portavano alla mesializzazione dell'arcata inferiore, propedeutica a una corretta eruzione dei primi molari (Fig. 170, 171).

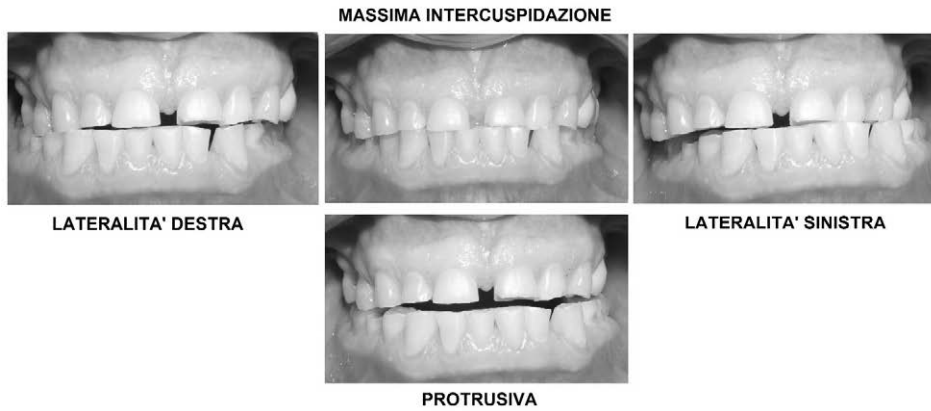


Figura 167. Paziente di 81 anni con una fisiologica usura dentale che ha portato a maturazione le superfici occlusali: perdita dell'*overbite* in massima intercuspidação, lateralità con guida di gruppo e bilanciamento controlaterale. Ovviamente la condizione fisiologica di queste usure è da collegare all'età del soggetto: lo stesso grado di usura in un soggetto molto più giovane assumerebbe connotati francamente patologici.



Figura 168. Usura occlusale, piani inclinati lavoranti e bilancianti. Cranio 4325 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Figura 169. Usura occlusale, piani inclinati lavoranti e bilancianti. Cranio 5050 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

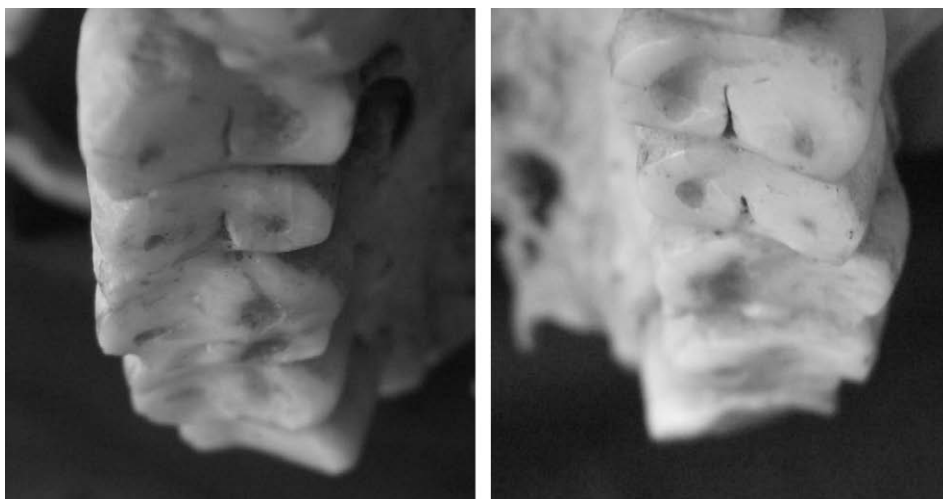


Figura 170. Usura occlusale e U.I. dei molari decidui. I primi molari definitivi, non ancora in occlusione, conservano intatta la loro morfologia occlusale. Cranio 3063 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

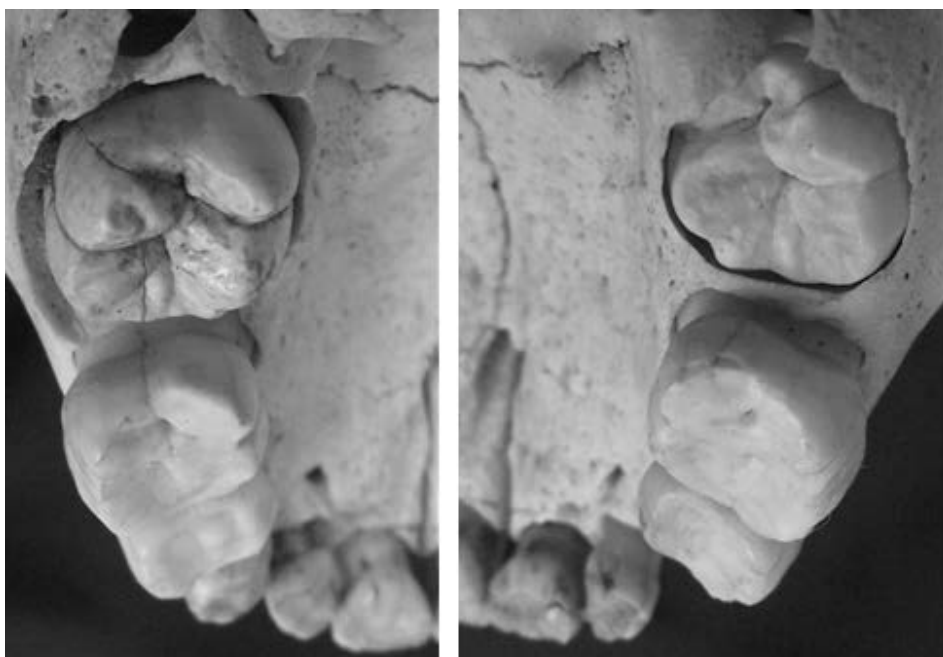




Figura 171. Usura occlusale e U.I dei molari decidui con loro mesializzazione che imposta il corretto rapporto di prima classe nei primi molari permanenti. Cranio 6153 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

### 3.2 Fondamenti strutturali dell'usura dello smalto

La superficie di un dente appena eretto è come una tela bianca sulla quale l'usura non ha ancora tracciato i segni della funzione. L'usura dello smalto è un meccanismo meraviglioso che consente al dente di adattarsi al cambiamento delle situazioni funzionali, conciliando le sue caratteristiche peculiari, l'estrema resistenza e la notevole durezza, con la necessità di mutamento delle forme occlusali; le origini di questa sua capacità vanno indagate nei diversi livelli dimensionali (Benazzi et al. 2013). Sebbene la struttura dello smalto sia soggetta a forti vincoli funzionali, la sua differenziazione evolutiva riflette la filogenesi; molti raggruppamenti evolutivi possono essere caratterizzati da specifici caratteri strutturali del loro smalto, con corrispondenti livelli di complessità (Koenigswald 2020).

La descrizione e l'analisi della complessa struttura dello smalto può essere facilitata mediante l'applicazione di un sistema gerarchico di complessità strutturale (Koenigswald, Clemens 1992): infatti lo smalto ha una struttura gerarchica organizzata su più livelli e macroscopicamente il suo comportamento meccanico è influenzato dagli aspetti strutturali a livello millimetrico, micrometrico e nanometrico (Hakkinen et al. 2019; Cui, Ge 2007).

L'organizzazione gerarchica dello smalto va da una dimensione millimetrica a dimensioni inferiori coprendo una gamma che va dalla microscala alla nanoscala: cristalli di idrossiapatite si assemblano longitudinalmente a formare nanofibrille minerali; queste si allineano sempre longitudinalmente, aggregandosi in fibrille, sempre più spesse, che vanno a formare i prismi e la sostanza interprismatica. I prismi si assemblano in bande prismatiche che presentano disposizioni diverse attraverso lo spessore dello strato di smalto (Cui, Ge 2007) (Fig. 172).

#### 3.2.1 Livello millimetrico

Come ben sanno i paleoantropologi, i denti sono la parte più durevole del sistema digestivo: la loro dimensione, forma, architettura interna e le proprietà meccaniche che ne derivano rivelano molto sulle diete delle specie estinte e sui mutevoli adattamenti dietetici avvenuti durante la loro storia evolutiva (Schwartz, McGrosky, e Strait 2020).

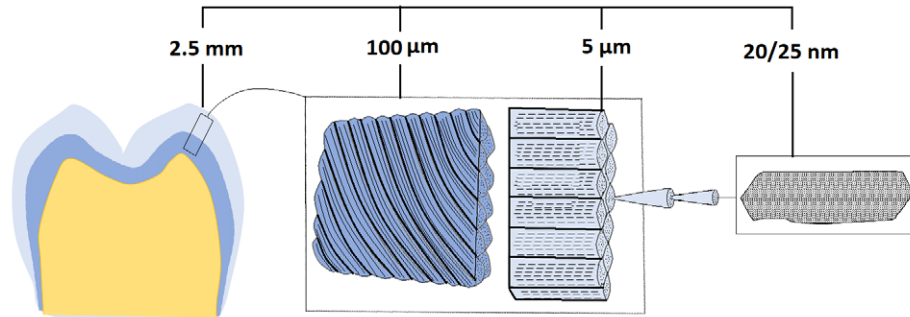


Figura 172. I diversi livelli gerarchici della struttura dello smalto: dalle dimensioni millimetriche del suo spessore, alla organizzazione degli strati, ai prismi, alle nanofibrille di idrossiapatite, al singolo cristallite.

I denti dei mammiferi si sono evoluti in risposta alle loro diete diversificate esibendo una vasta gamma di configurazioni: alcuni mammiferi erbivori espongono deliberatamente la dentina per produrre smalto affilato con creste che abbattano cibi morbidi ma resistenti, mentre i denti delle grandi scimmie, compresi gli umani, hanno cuspidi stondate (bunodonti) con uno strato esterno di smalto di spessore variabile.

La forma del dente è un fattore importante nel determinare la resilienza contro l'accumulo di danni; a livello macroscopico i fattori più importanti sono le dimensioni del dente e lo spessore dello smalto (Lee et al. 2010). Quest'ultimo, assieme alla sua distribuzione sulla corona molare, è un fattore importante nello studio dell'evoluzione degli ominidi (gibboni, gorilla, scimpanzé e uomo), perché al modello di distribuzione tridimensionale è stato riconosciuto un valore significativo riguardo a funzionalità, sviluppo e informazioni filogenetiche (Kono, Suwa 2008).

La struttura dello smalto nei mammiferi si è evoluta in modo da ottimizzare gli stress masticatori con modificazioni dello smalto non solo a livello nano e micrometrico, ma anche a livello millimetrico: lo smalto della zona occlusale si adattò a seconda delle diverse abitudini alimentari, con spessori che si differenziarono per rispondere alle sollecitazioni e permettere al singolo elemento dentale di svolgere al meglio e per più tempo possibile la propria funzione.

Gli scimpanzé hanno uno smalto occlusale più sottile rispetto ai gorilla o agli oranghi, con una morfologia legata alla prevalenza nella loro dieta di frutta matura; negli scimpanzé lo spessore dello smalto sulle porzioni laterali della corona è generalmente maggiore dello spessore dello smalto occlusale (Kono, Suwa 2008): questo può essere indicativo del loro bisogno occasionale di consumare foglie e alimenti più coriacei quando la frutta matura non è disponibile (Constantino et al. 2009).

Nei molari delle australopithecine, oltre a un proporzionale aumento di volume degli elementi dentali, si ebbe anche un aumento dello spessore dello smalto, necessario alla masticazione di alimenti duri e coriacei la cui frantumazione richiede ore e ore di un movimento masticatorio laterale che aiuta a spezzare le consistenti componenti fibrose (Lieberman 2001) (Fig. 173).

Nei mammiferi una sola permuta dentale, che ha lo scopo di mantenere stabili i rapporti occlusali, sottopose i denti a una maggiore pressione selettiva per mantenere integro e funzionale il loro smalto, che diventò più spesso rispetto a quello dei cocodrilli o dei dinosauri: il permanere della dentizione adulta (e gli stress masticatori)

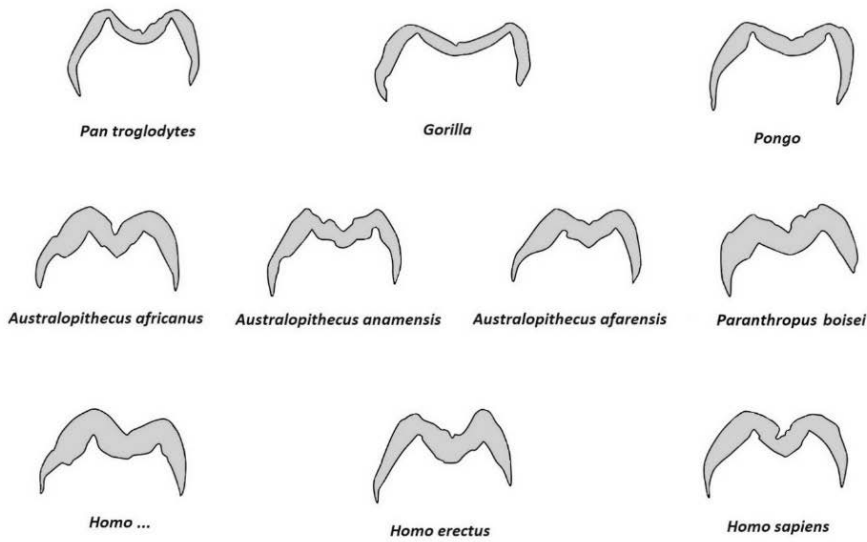


Figura 173. Spessori differenziati nelle scimmie antropomorfe, nelle australopithecine e nell'uomo. Si noti come lo spessore dello smalto sia più sottile nelle antropomorfe e come nel *Paranthropus boisei* lo smalto abbia uno spessore decisamente maggiore che negli altri ominidi. Disegno liberamente tratto da: "Enamel thickness trends in Plio-Pleistocene hominin mandibular molars", Skinner, 2015.

imposero allo smalto maggiori spessori, in modo da far rimanere funzionali i denti per tutta la durata della vita dell'individuo (Maas, Dumont 1999).

Tra i mammiferi eccezioni quanto a spessore dello smalto si hanno nei roditori e negli odontoceti, ma entrambi i taxa nei quali compaiono queste variazioni hanno motivazioni funzionali: gli incisivi dei roditori sono in continua crescita per cui l'eccessiva usura non costituisce un problema, mentre per gli odontoceti, che hanno i denti ricoperti da un sottile spessore di smalto (Goldberg et al. 2014), la sottigliezza della sostanza è da collegarsi a una diminuzione delle esigenze biomeccaniche dettata dal loro modo di alimentarsi (Loch 2014; Loch 2015).

Anche se l'andamento dello smalto non è una semplice ripetizione di quello della dentina sottostante, la superficie esterna del dente riflette, replicandole fin quasi da mapparle, le sottili variazioni della superficie dentinale (Hakkinen et al. 2019), in modo che lo smalto sia sostenuto uniformemente (Fig. 174).

Nell'uomo la durezza e la rigidità dello smalto variano tra le diverse parti della corona (Braly et al. 2007): ad esempio lo smalto vicino alla superficie esterna ha un'alta densità (96% di idrossiapatite), che diminuisce all'84% vicino alla giunzione smalto-dentinale (Maas, Dumont 1999); nell'uomo la durezza e il modulo di Young dello smalto di un molare diminuiscono di oltre il 50% tra la superficie e la giunzione smalto-dentinale. Le possibili origini di queste variazioni sono cambiamenti nella chimica locale, nella microstruttura e nell'orientamento dei prismi; le concentrazioni dei costituenti dell'idrossiapatite sono più elevate sulla superficie occlusale rigida e diminuiscono spostandosi verso la giunzione smalto-dentinale più morbida (Cuy et al. 2002; Jeng et al. 2011). Questo gradiente permette di variare selettivamente, in porzioni strutturali diverse che richiedono risposte biomeccaniche diverse e in modo differenziato e progressivo, sia la resistenza che l'elasticità; la graduale transizione della resilienza, fra il

Figura 174. Sezione a fresco di dente umano: l'andamento della superficie occlusale si replica nella giunzione smalto dentinale e nel tetto della cavità pulpare. Si noti come lo spessore dello smalto che ricopre la cuspidi di lavoro sia ridotto a causa della maggiore usura alla quale è sottoposta questa area occlusale.



rigido strato dello smalto e quello più elastico della dentina, evita che si concentrino gli stress in quest'area.

I denti possono essere rappresentati come strutture biocomposite altamente resistenti alla deformazione cumulativa e alla frattura; le loro caratteristiche morfologiche sia a livello macroscopico che microscopico contribuiscono a contenere una diffusione catastrofica del danno: la strategia della natura è quella di contenere un danno potenzialmente inevitabile (Lawn, Lee, e Chai 2010).

In un materiale rigido, spessori differenziati tendono a generare al suo interno risposte elastiche differenti che causano tensioni; come nella protesi fissa in metal-ceramica la struttura metallica deve avere una forma che permetta spessori costanti al rigido strato ceramico per evitare possibili fratture, così la morfologia della dentina permette spessori omogenei di smalto, a eccezione delle zone di maggior sollecitazione nelle quali è necessario uno strato maggiore per resistere più efficacemente all'usura.

### 3.2.2 Livello micrometrico

La microstruttura dello smalto è il risultato di milioni di anni di evoluzione e si è diversificata tra specie diverse, con uno sviluppo evolutivo in relazione adattativa alle sollecitazioni funzionali e strettamente correlato al compito fisiologico della dentatura e alle proprietà degli alimenti (Teaford, Smith, e Ferguson 2007).

Lo smalto dei vertebrati inferiori ha una struttura più semplice, nota come smalto aprismatico o smalto cristallitico parallelo; si tratta del tipo di smalto più primitivo, con un solo livello di gerarchia rappresentato dai cristalliti multipli. Lo smalto senza prismi si osserva principalmente nei denti di rettili, il cui compito fisiologico è solitamente limitato alla perforazione dei tessuti e al blocco della preda, senza che le arcate dentali opposte necessariamente vengano a contatto (Line, Duarte Novaes 2017) (Fig. 175).

Il cambiamento nelle abitudini alimentari legate alla masticazione, con il conseguente stress generato sugli elementi dentali, è stato accompagnato da una modifica della microstruttura dallo smalto, col passaggio da quello aprismatico dei rettili a quello prismatico dei mammiferi. Lo smalto prismatico si è evoluto come conseguenza di una differenziazione della cellula che forma il singolo prisma di smalto, l'ameloblasto (Yilmaz, Schneider, e Swain 2015).

A livello micrometrico si identificano due entità distinte: l'unità prismatica e lo spazio interprismatico, con i prismi di smalto non nettamente definiti e isolati dalla componente che li circonda, ma con interconnessioni tra i cristalliti (mattoni fondamentali



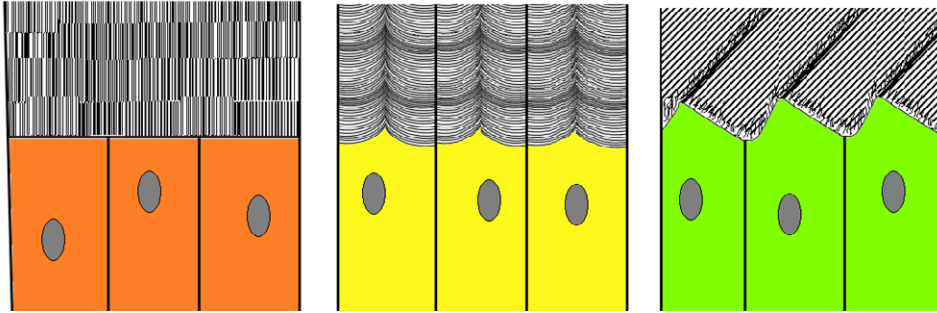


Figura 175. A sinistra: smalto aprismatico; al centro: smalto pseudoprismatico; a destra: smalto prismatico.

di questo livello gerarchico) delle due entità. Queste interconnessioni tra i cristalliti prismatici e quelli delle guaine favorisce anche qui, a un livello dimensionale inferiore, quella transizione di resilienza che disinnesca pericolose concentrazioni di forze date da bruschi gradienti di elasticità.

I prismi sono circondati da un'interfaccia discontinua, formata da punti di contatto tra le componenti minerali (cristalliti) alternati a spazi vuoti: la matrice interprismatica è chiamata spesso smalto interprismatico e differisce da quello prismatico – oltre che per la presenza di una componente proteica – per l'orientamento sia dei suoi cristalliti sia dei fasci nei quali i cristalliti sono 'impacchettati'. Questo spazio periferico ai prismi rappresenta in media circa il 57 % ( $\pm 15$ ) della superficie, e il contatto tra prismi e spazio interprismatico si realizza o tramite cristalliti che colmano semplicemente il confine prismatico oppure tramite cristalliti continui che curvandosi collegano lo smalto interprismatico ai prismi; questa organizzazione è di grande importanza nella comprensione delle proprietà meccaniche dello smalto dentale (Fig. 176).

Ogni prisma intraprende un percorso sinuoso che inizia vicino alla giunzione amelodentinale fino ad arrivare vicino alla superficie esterna dello smalto; l'andamento dei prismi di smalto, comprese eventuali decussazioni o flessioni, riflette le traiettorie seguite dagli ameloblasti durante l'amelogenesi (Lynch 2010). La disposizione e l'orientamento dei prismi sono complessi e riflettono i complicati processi che permettono resistenza biomeccanica agli stress masticatori (Jia et al. 2014), in modo da effettuare progressivamente una transizione da contatti (occlusali o interprismatici) 'puntiformi' ad aree di contatto via via più estese; lo sfregamento reciproco di queste superfici consente lo schiacciamento del bolo (Zhou et al. 2013).

In molte specie di mammiferi lo smalto prismatico e quello interprismatico possono avere organizzazioni diverse che formano il livello successivo di gerarchia – il cosiddetto *Schmelzmuster* (Koenigswald 1992; 2020). All'interno dello smalto si ritrovano prevalentemente due tipi di struttura: nella parte interna vicino alla giunzione smalto-dentina i prismi si incrociano tra di loro formando le *bande di Hunter-Schreger*, ondulazioni create dalle complesse e sinuose traiettorie degli ameloblasti durante la deposizione della sostanza che formerà i prismi. Nei settori di smalto più esterni i prismi diventano rettilinei e disposti parallelamente tra loro, formando così lo smalto definito radiale; in letteratura sono riportate obiezioni che, pur confermando la direzione dei prismi verso la superficie esterna dello smalto, mettono in discussione la perpendico-

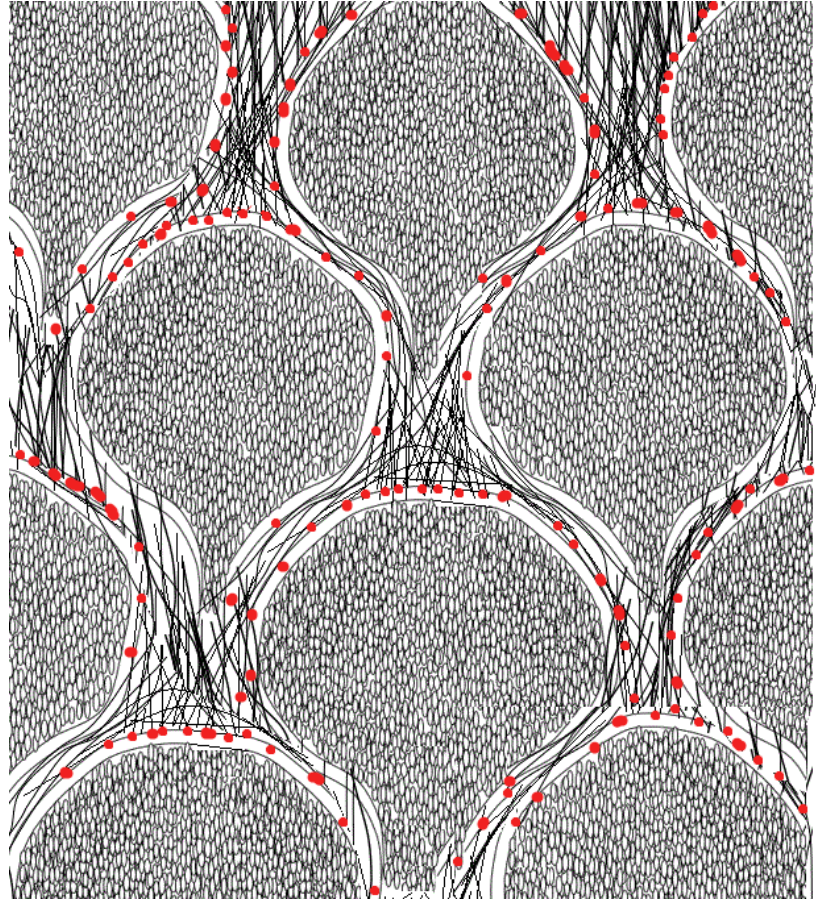


Figura 176. Prismi sezionati trasversalmente: si noti l'omogeneità direzionale dei fasci di cristalliti all'interno dei prismi, ortogonali al piano di sezione, e il diverso andamento dei fasci nello spazio interprismatico. In rosso sono rappresentati i punti di unione tra fasci extrapismatici e prismi. Disegno liberamente tratto da: "The geometrical structure of interfaces in dental enamel", Koldehof, 2020.

larità di questi alla superficie oclusale del dente, eccetto che sulla punta delle cuspidi e sul bordo delle creste interprossimali (Fernandes, Chevitaese 1991).

Comunque il decorso dei prismi verso l'esterno della superficie oclusale permette ai prismi e ai cristalliti di terminare tendenzialmente in modo perpendicolare alla superficie, e di esporre verso di essa la loro sezione trasversale: caratteristica che, come vedremo, riveste una importanza fondamentale nei processi di usura abrasiva (Koldehoff, Swain, e Schneider 2020). Quindi non solo i prismi ma anche i loro componenti fondamentali, i cristalliti, tendono a disporsi perpendicolarmente alla superficie dentale (Boyde et al. 1998; He, Swain 2008); questa disposizione, che si ha anche nello smalto aprismatico, è fondamentale nei mammiferi (Xia et al. 2017) per poter creare, tramite l'usura oclusale, delle superfici di schiacciamento con spigoli vivi, necessari per implementare l'efficacia della masticazione (Ungar 2017).

Prismi di smalto primitivi o strutture simili ai prismi sono stati segnalati in rettili terapsidi di circa 180 milioni di anni fa e in altri gruppi rettiliani (Torii 1998), ma lo smalto prismatico è essenzialmente una caratteristica dei mammiferi.

La guaina interprismatica presenta un diverso orientamento dei cristalliti nonché una componente organica più elevata rispetto alla regione prismatica, che consente una capacità di dissipazione degli stress significativamente più elevata; il modulo elastico e la durezza della regione prismatica sono significativamente più alti rispetto a quelli

della guaina interprismatica (Ang et al. 2012). L'alternanza tra prismi e sostanza interprismatica inibisce la propagazione delle fratture orizzontali (Crompton, Wood, e Stern 1994; Shimzu, Macho, e Spears 2005; Popowics, Herring 2006; Bajaj, Arola 2009): la presenza dell'area interprismatica con le sue minute quantità di residui proteici consente un limitato slittamento tra prismi adiacenti, riducendo lo stress e opponendosi al propagarsi di linee di frattura (He, Swain 2007) (Fig. 177).

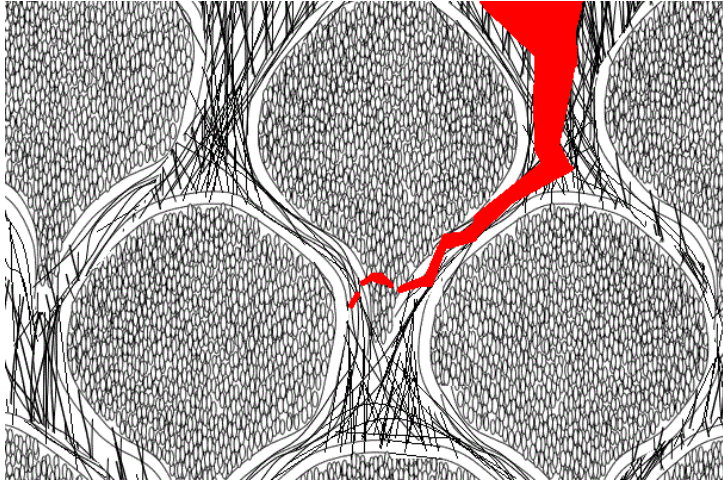


Figura 177. Linea di frattura (rossa) che tende a propagarsi con maggiore difficoltà grazie alla risposta biomeccanica diversificata delle componenti prismatiche e interprismatiche.

A dimostrazione di come la caratteristica struttura interna e la componente biologica proteica influenzino le proprietà dello smalto dentale dei mammiferi, va notato che quest'ultimo è molto più flessibile rispetto a un pari volume di idrossiapatite geologica (Xu et al. 1998; Maas, Dumont 1999), e circa tre volte più resistente (White et al. 2001).

La formazione dei prismi è legata allo sviluppo nella porzione terminale dell'ameloblasto di un processo secretorio, un'estensione piramidale denominata *processo del Tomes*; questo processo, e insieme l'acquisizione di uno spostamento ondulato durante l'amelogenesi, possono essere considerati innovazioni chiave nell'evoluzione dei mammiferi; la modificazione della superficie secretoria dell'ameloblasto è un esempio raro, e forse unico, di un processo nel quale l'evoluzione ha agito non a livello di riorganizzazione tissutale, ma più profondamente, a livello della struttura cellulare (Line 2005). L'aspetto evolutivo del processo del Tomes è stato ottenuto mediante un riarrangiamento dei componenti citoscheletrici nella porzione secretoria distale degli ameloblasti (Lesot et al. 1982; Nishikawa, Kitamura 1983).

Nell'aumentata capacità dello smalto di resistere alla frattura, come accennato, un ruolo biomeccanicamente importante viene svolto dalle variazioni del decorso dei prismi dato dalle *strie del Retzius* (o *strie incrementali*) e dalle *bande di Hunter-Schreger*.

Le strie del Retzius si formano in seguito a brevi pause fisiologiche nella secrezione dello smalto – conseguenti alle variazioni circadiane della velocità di accrescimento dei prismi – rendendone ondulato il decorso; il loro emergere in superficie crea numerose piccole creste trasversali che prendono il nome di *perikymata* (Fig. 178), creste che possono scomparire in seguito all'usura; ogni cresta impiega circa 6-12 giorni per formarsi e il loro numero è indicativo del tempo occorso per la formazione della corona.



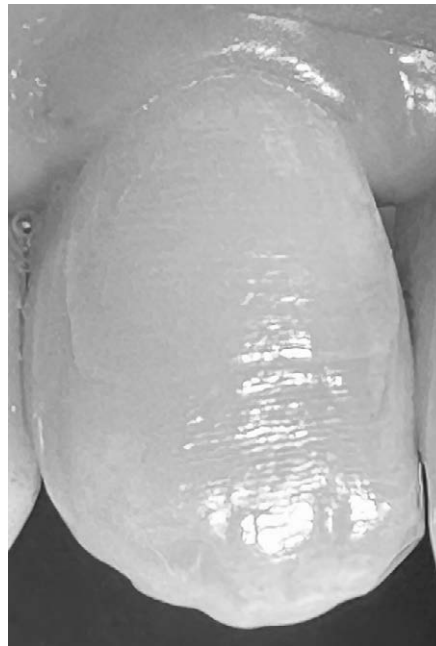


Figura 178. *Perikymata* sulla superficie dello smalto di un laterale superiore conoide.

Le bande di Hunter-Schreger (HSb) sono un fenomeno ottico osservabile quando la superficie tagliata dello smalto è vista col microscopio a luce polarizzata; il fenomeno è dovuto alla decussazione dell'andamento dei prismi che cambiando direzione si incrociano reciprocamente; all'interno di ciascuna banda i prismi hanno lo stesso orientamento, che però differisce dalla banda vicina.

Queste variazioni nel decorso dei prismi aumentano la resistenza dello smalto alle fratture, perché ogni ondulazione spezza e dissipa le linee di forza generate dalla masticazione, rendendole non più assiali e ostacolando l'approfondimento a tutto spessore di una eventuale cricca. Le HSb si sono evolute per ottimizzare la resistenza del dente all'attrito, all'abrasione e alla frattura (Lynch et al. 2011); anche nella dentina il decorso ondulato dei tubuli (si veda fig. 248) assolve alla stessa esigenza biomeccanica di dissipazione di forze potenzialmente lesive.

Il decorso dei prismi dalla giunzione amelo-dentinale alla superficie dello smalto varia, da un modello a spirale tridimensionale nella parte interna, a un andamento approssimativamente parallelo e rettilineo nella parte più esterna (Macho, Iang, e Spears 2003) (Fig. 179).

A seconda dell'andamento dei prismi, i diversi modelli di struttura smaltea rispondono in modo differenziato: alla disposizione retta e radiale dei prismi dello smalto esterno si può attribuire la maggiore rigidità e resistenza alla penetrazione, mentre alla disposizione più intrecciata dei prismi dello smalto interno si può attribuire la maggiore adattabilità ai carichi occlusali (Jiang, Spears, e Macho 2003; Jia et al. 2014).

I danni che pregiudicano la vita dello smalto iniziano e si propagano non solo vicino ai contatti occlusali superficiali ma partono anche dalla giunzione smalto-dentinale, per cui la decussazione dei prismi dello smalto in prossimità di questa giunzione fornisce una certa resistenza interna, inibendo – come si è visto – l'estensione della frattura. La microstruttura decussata conferisce tenacità, fermando

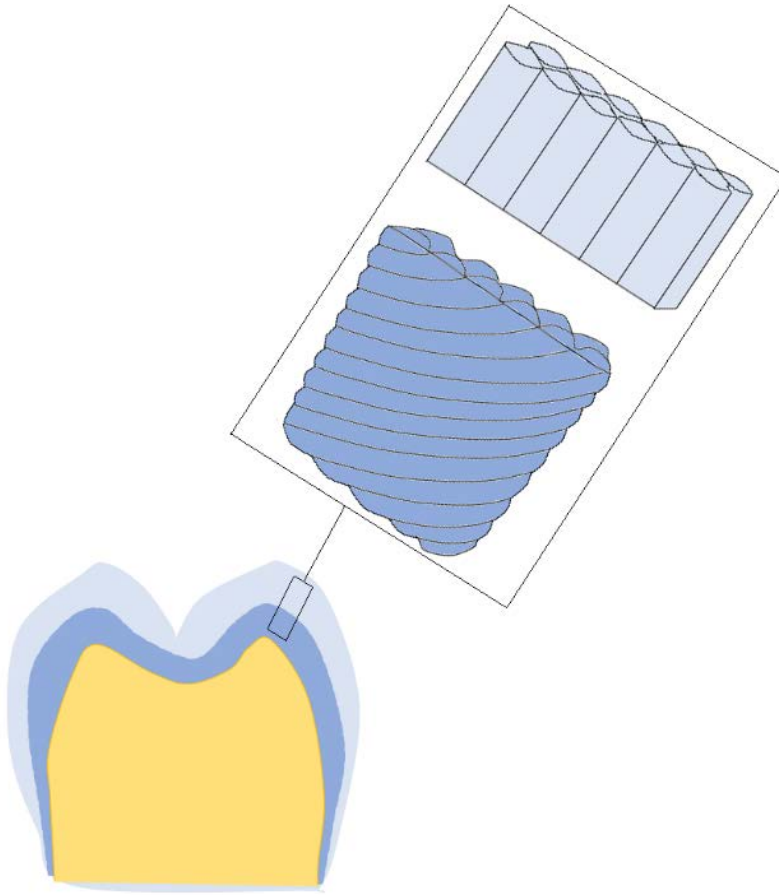


Figura 179. Diverso andamento dei prismi in relazione alla profondità dello strato dello smalto. Lo smalto esterno funge da strato protettivo, grazie alla sua grande resistenza alla deformazione da contatto; lo smalto interno possiede una maggiore capacità di deformazione plastica con una migliore resistenza alla rottura, correlata a una più efficace dissipazione dell'energia. Disegno liberamente tratto da "Finite element analysis of the cyclic indentation of bilayer enamel", Jia, 2014.

crepe che si possono realizzare a livello della giunzione smalto-dentinale, trasformandole in una sorta di frattura 'fibrosa', come spesso si osserva in strutture legnose (Lucas et al. 2008).

### 3.2.3 Livello nanometrico

La nanostruttura dello smalto è il terzo livello chiave, e forse il più importante, per comprendere la risposta della superficie dello smalto ai carichi masticatori (Xia et al. 2017); la dimensione nanometrica dello smalto maturo è caratterizzata dai cristalliti, definiti come i componenti fondamentali dello smalto: cristalli minerali all'incirca esagonali, nastriformi, di 50-70 nanomillimetri di larghezza 20-25 nm di spessore, con una lunghezza abbondantemente oltre 100 nm (Daculsi et al. 1984; Moradian-Oldak 2012; Xia et al. 2017).

Ogni processo del Tomes di ogni ameloblasto produce milioni di cristalliti perpendicolari alla superficie secretoria della cellula (Anderson, Creanor 2016) con un sottile strato proteico (inferiore a 2 nm) che 'incolla' i cristalliti di idrossiapatite tra di loro formando delle aste di smalto disposte in modo parallelo; all'interno di queste i cristalliti sono orientati lungo l'asse delle aste stesse (Zheng et al. 2011) (Fig. 180).

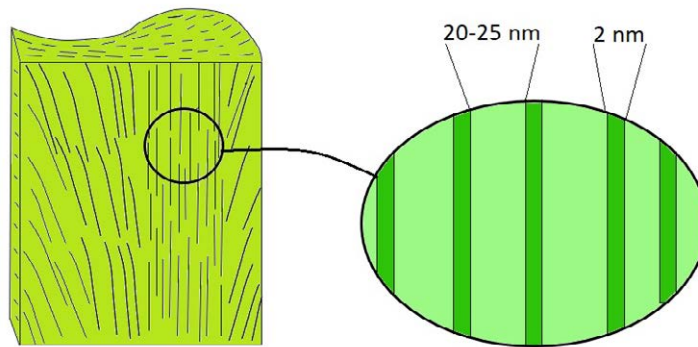


Figura 180. Configurazione interna di un prisma dello smalto. Disegno liberamente tratto da “*Contact induced deformation of enamel*”, He, 2007.

Ciascuna asta di smalto ha all'incirca lo stesso diametro del processo secretorio dell'ameloblasto e si ritiene perciò che sia il prodotto di una singola cellula: l'asta di smalto è considerata l'unità organizzativa fondamentale dello smalto dei mammiferi.

I cristalliti sono impilati e impacchettati uno sopra l'altro e 'incollati' insieme – come abbiamo visto – da un sottile strato proteico di 2 nm di proteina idratata che utilizza la sua spina dorsale polimerica elastica per tenerli insieme (He, Swain 2008); i fasci di cristalliti fortemente uniti tra di loro dalla matrice proteica formano i prismi dello smalto.

L'organizzazione della struttura gerarchica dello smalto sembra quasi ripetersi ad ogni singolo livello dimensionale (Cui et al. 2007), infatti sia la resistenza che il modulo elastico dello smalto si differenziano man mano che si passa a livelli dimensionalmente superiori: entrambi i valori diminuiscono di un fattore 2 passando al livello gerarchico successivo. Quando si passa al livello dimensionale inferiore questa marcata variazione è da attribuire principalmente all'aumento percentuale del contenuto di proteine per unità di volume, con una progressiva trasformazione da un materiale fragile, rigido e di alta resistenza a un materiale meno rigido e fragile ma comunque in grado di sopportare maggiormente gli stress (Bechtle et al. 2012).

La matrice proteica è composta per il 90% da amelogenina oltre che da ameloblastina, amelotina, biglicani; i monomeri dell'amelogenina, di 4-6 nm, si autoassemblano per formare nanosfere (Fincham et al. 1995) di solito in dimensioni di 12-18 nm, ma talvolta aggregati in nanosfere più grandi di 60-70 nm (Engelberth et al. 2018). A livello genetico una delle principali differenze dell'amelogenina dei mammiferi rispetto ai vertebrati inferiori è rappresentata da alcune sequenze aminoacidiche significativamente più lunghe nei mammiferi; tali sequenze creerebbero un vero e proprio 'hotspot evolutivo' (Sedwick 2009).

Sebbene lo smalto maturo contenga poco materiale organico, durante la sua formazione le proteine della matrice costituiscono circa un terzo del suo volume; per lo smalto immaturo l'amelogenina è la principale proteina nella fase di formazione, e svolge un ruolo essenziale nel regolare la mineralizzazione e l'organizzazione strutturale di questa sostanza, stabilizzando e guidando in catene lineari la disposizione delle iniziali aggregazioni della componente minerale: questi *cluster* di prenucleazione successivamente si fondono insieme creando particelle minerali aghiformi, che si organizzano in fasci di cristalliti, determinando così l'organizzazione strutturale nanometrica caratteristica dello smalto in formazione (Fincham et al. 1995; Moradian-Oldak 2005; Fang 2011; Bromley 2011).

I cristalliti di idrossiapatite pura si comportano come ceramiche fragili (Zheng 2013) ed è la componente che li connette reciprocamente la chiave per comprendere la reazione su scala nanometrica delle superfici dello smalto ai carichi masticatori, e all'inevitabile usura causata della masticazione; la componente organica facilita una maggiore tenacità e una maggiore deformazione plastica per consentire alle singole nanofibre di piegarsi e allo strato proteico di essere compresso (Xia et al. 2017).

La durezza e il modulo elastico delle guaine sono fra il 74% e il 53% inferiori rispetto a durezza e modulo elastico delle aste di idrossiapatite; pertanto la componente proteica, tra le porzioni minerali, gioca un ruolo di ammortizzatore che assorbe gli impatti masticatori. La resistenza all'usura delle guaine, molto ridotta rispetto alle aste interposte, è data dalla loro durezza relativamente inferiore (Young, McGowan, e Daley 1987) che concentra gli stress masticatori sulla rigida componente tubulare minerale, che così sollecitata si frattura (Fig. 181): in tal modo dissipa gli stress evitandone la concentrazione, previene la generazione di fratture più estese e attiva efficacemente il processo di usura dello smalto (Zheng et al. 2011).

In sostanza a livello micrometrico l'alternarsi di componenti più rigide, come i prismi, a componenti più elastiche, come le guaine, (alternanza che si realizza anche a livello nanometrico con le aste interprismatiche e i cristalliti che sono avvolti da componenti di smalto ricche di proteine) è uno dei fattori strutturali che tende a limitare la propagazione di una frattura. L'altra caratteristica strutturale che riveste un'importanza fondamentale per la resistenza alle incrinature è l'andamento ondulato delle microstrutture dello smalto: le strie del Retzius, le bande di Hunter-Schreger, lo smalto nodoso, agiscono come delle componenti ammortizzanti, come delle molle precomprese che fungono da rompiforza. Lo stesso concetto si può applicare alla dentina, i cui tubuli sono contraddistinti dal caratteristico andamento ondulato.

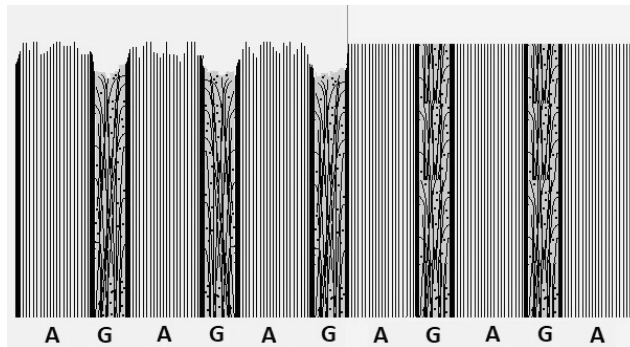


Figura 181. Alternanza di aste di cristalliti (A) e guaine di unione (G), maggiormente ricche di materiale proteico; a sinistra è rappresentata un'area sottoposta a usura, a destra un'area non ancora usurata.

Le porzioni proteiche inter-asta presentano caratteristiche meccaniche ridotte ed essendo maggiormente soggette a deformazione e usura lasciano più esposte le porzioni più mineralizzate e più rigide che vanno incontro a microfratture delle loro componenti, dissipando così le forze che potrebbero innescare rovinose spaccature. Questo meccanismo nanometrico gioca un ruolo fondamentale nel complesso comportamento dello smalto: gli innumerevoli contatti sopportati dalla sua superficie determinano modificazioni nanometriche, ma che progressivamente sommandosi diventano infine faccette di usura visibili a occhio nudo.

La risposta delle strutture nanometriche alle forze di masticazione si articola in tre modi distinti: *distacco*, *deformazione plastica* e *frammentazione*; all'aumentare della pressione aumentano questi tre aspetti nanometrici dell'usura (He, Swain 2009; Xia et al. 2017).

- *Distacco*: si verifica quando la pressione di contatto supera la forza del 'collante proteico' tra le aste di idrossiapatite che formano le nanofibre; in questo caso singole nanoparticelle vengono 'strappate', diventando detriti;
- *Deformazione plastica*: sebbene i materiali ceramici siano molto rigidi e tendano a fratturarsi prima della deformazione plastica, e sebbene lo smalto sia considerato appunto una bio-ceramica, è comunque capace di consentire alle singole nanofibre di flettersi, grazie allo strato ammortizzante delle proteine idratate della matrice dello smalto: ciò consente alla componente minerale di avere una certa capacità di deformazione elastica in modo da mantenere intatte dimensioni e forma;
- *Frammentazione*: si verifica quando la pressione supera la forza del robusto legame a idrogeno tra le nanoparticelle proteiche (circa 20 nm di diametro) che compongono la guaina.

Il carico critico richiesto per attivare queste tipologie di risposta dipende non solo dalla forza applicata ma anche dalla sua direzione rispetto agli assi lunghi delle singole aste (Fincham et al. 1995); è stato anche osservato che i cristalliti superficiali diminuiscono di dimensioni con l'aumento dei carichi durante la masticazione (Xia et al. 2017).

Vi è l'ipotesi che il meccanismo di azione della componente proteica dello spazio interfibrillare agisca in modo simile a quello della porzione proteica del tessuto osseo, nel quale i filamenti proteici immagazzinano e dissipano elasticamente la maggior parte dell'energia attraverso la rottura di legami 'sacrificabili' e l'allungamento dei ripiegamenti delle strutture molecolari. I legami più deboli si spezzano (ed entro certi limiti si riformano), prima che i legami forti si rompano. L'energia necessaria per rompere i deboli legami e successivamente allungare le strutture molecolari aumenta l'energia totale necessaria per fratturare il materiale, aumentandone così la tenacità (Fantner et al. 2005).

Con i prismi lo smalto, oltre alla sua resistenza, aumentò la sua anisotropia, caratteristica di un materiale che consente di avere una risposta diversa a seconda della direzione della forza che agisce su di esso; l'anisotropia dello smalto permette una modulazione della sua usura, ed è una caratteristica basilare per coniugare una estrema resistenza alla frattura, alla capacità di adattarsi morfologicamente al mutare delle esigenze della masticazione. L'ultrastruttura dello smalto pone le basi della sua natura anisotropa e in particolare l'orientamento delle nanofibre di idrossiapatite influenza l'abrasione dello smalto (Maas, Dumont 1999) con risposte distinte alle sollecitazioni, a seconda dell'intensità della forza e della sua direzione (Fig. 182).

Naturalmente la struttura dello smalto non è l'unica cosa che ne influenza l'usura; questa è legata anche a un'interazione complessa tra la forma del dente, lo spessore dello smalto stesso, la durezza delle particelle del cibo, la forza di masticazione generata e la sua direzione rispetto della superficie del dente (Young, McGowan, e Daley 1987; Stern 1989).

Lo smalto presenta la maggiore resistenza alla frattura nei confronti delle forze che agiscono perpendicolarmente all'asse delle microfibrille (Zaytsev, Panfilov 2015), mentre la loro sezione che viene a essere esposta in superficie non presenta una elevata resistenza all'abrasione, che infatti si manifesta maggiormente rispetto alle altre aree prismatiche (Boyde 1984). Le inclinazioni delle faccette di usura sono indicative dei movimenti mandibolari e delle sollecitazioni specifiche imposte al cibo durante la masticazione (Fig. 183), riflettendo così le abitudini alimentari specie-specifiche (Hiimae 1978).



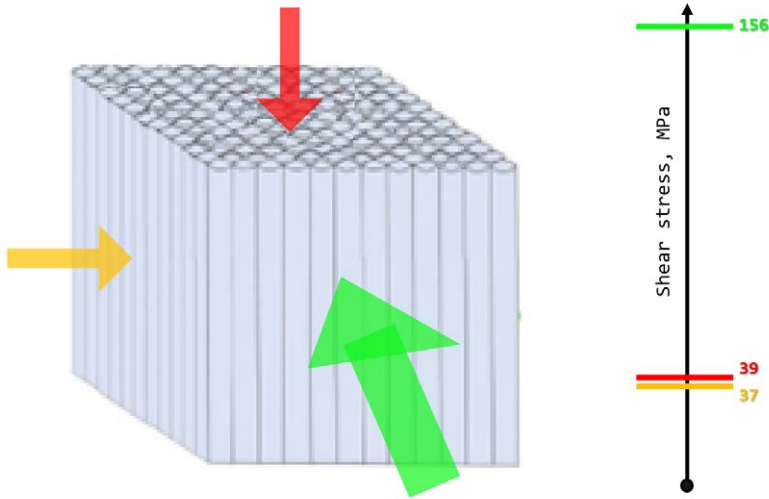


Figura 182. Diversa risposta dell'ultrastruttura dello smalto in relazione al verso della forza che agisce su di esso. *Freccia verde*: forza che agisce su di un piano perpendicolare alle strutture minerali e alle guaine; *freccia arancione*: forza che agisce su di un piano perpendicolare alle strutture minerali ma parallelo alle guaine; *freccia rossa*: forza che agisce su di un piano parallelo alle strutture minerali e alle guaine; il grafico evidenzia come una forza che solleciti primariamente le teste dei prismi o delle fibrille minerali, oppure le guaine proteiche, incontri una resistenza minore data la loro maggior fragilità: questo meccanismo, associato alla radialità che lo smalto presenta nello strato superficiale, permette un'usura mirata delle superfici in base alle sollecitazioni funzionali. A destra i differenziati punti di rottura secondo carichi con direzioni diverse.



Figura 183. Armonica usura delle superfici occlusali. Cranio 4235 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

### 3.3 Ciclo masticatorio

Per comprendere a fondo l'usura dentale si deve tener presente la dinamica con la quale le superfici occlusali si interfacciano tra di loro: il ciclo masticatorio si affermò con la masticazione dei mammiferi circa 250 milioni di anni fa, attraverso la conquista del piano orizzontale da parte della dinamica mandibolare, con movimenti sviluppati diversamente a seconda del tipo di dieta dell'animale. Sebbene l'influenza del tipo di cibo differisca tra le specie, le analisi del movimento e gli elettromiogrammi simultanei mostrano chiaramente che il cibo ha un effetto significativo sul numero di orbite masticatorie necessarie per preparare ogni bolo alla deglutizione, sulla forma delle orbite successive e sull'attività muscolare (Gans, de Vree, e Gorniack 1978).

Nell'uomo lo sviluppo dell'usura molare rientra in un modello comune ai primati e ad altri mammiferi onnivori; gli ominoidi (superfamiglia di primati comprendente l'uomo e le scimmie antropomorfe) condividono un modello di usura comune, a causa di ampie somiglianze nella morfologia della corona, nell'occlusione e nelle dinamiche della masticazione. In *Homo sapiens* l'usura molare è distribuita in modo più uniforme nei cacciatori-raccoglitori, con un angolo del piano di usura relativamente basso in usura avanzata; negli agricoltori si ha un modello di usura più ristretto e una tendenza a sviluppare piani di usura obliqui, attribuita a una riduzione della tenacità e della fibrosità alimentare che è associata alla raccolta intensiva di cereali e a un uso di macine nella preparazione del cibo (Smith 1985).

Il ciclo masticatorio è stato osservato nella maggior parte dei mammiferi, inclusi quelli che si nutrono in posture insolite come i pipistrelli (Greet, De Vree 1984) o il bradipo (Naples 1985), e non è specie-specifico in quanto può essere trovato in molte specie inclusi erbivori (Hiemae 1978) e insettivori (Fish 1984). Cambiando l'angolo di entrata, la mandibola è in grado di adattarsi alle diverse proprietà meccaniche del cibo: tuttavia la velocità complessiva del movimento masticatorio nelle singole specie non è molto flessibile ed è controllata dal sistema nervoso autonomo (Hiemae 1984). Il movimento masticatorio pur avendo una certa variabilità è sempre caratterizzato da una componente verticale e una trasversale (Fig. 184).

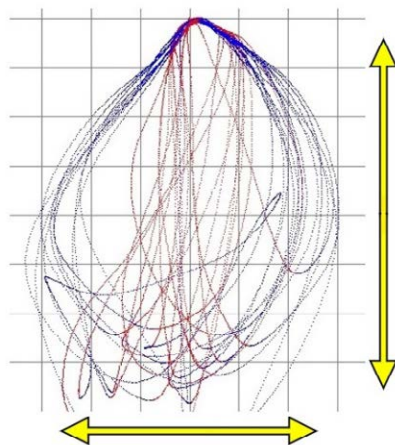


Figura 184. Piano frontale: tracciato kinesiografico disegnato dallo spostamento del punto interincisivo durante i cicli masticatori, nell'uomo: in ogni ciclo di masticazione si ha una componente verticale data dall'apertura e dalla chiusura della mandibola e una componente orizzontale data dall'iniziale spostamento laterale della mandibola e dalla successiva traslazione mediale nella fase di chiusura. Tracce rosse: movimento di apertura; tracce blu: movimento di chiusura. Si noti la simmetria tra la parte destra e quella sinistra del 'gomitolo', significativa di una masticazione monolaterale alternata.

In diverse specie, nella fase iniziale del trattamento del bolo e prima del movimento ciclico della masticazione, la massa alimentare interposta tra i denti non permette la contrapposizione delle superfici occlusali e la mandibola inizia a muoversi con movimenti sostanzialmente esplorativi, con cicli essenzialmente verticali che vengono definiti *puncture crushing* (Weijjs 1994), durante i quali non si verificano contatti tra i denti antagonisti. Quindi, una volta inserito nel cavo orale e prima dell'inizio del ciclo masticatorio vero e proprio, il cibo subisce una fase di trattamento iniziale, nella quale si ha una prealutazione del materiale da ingerire che serve a saggiare la consistenza del cibo e impostare la forza minima sufficiente necessaria per la frantumazione, evitando così movimenti e contatti eccessivi che potrebbero danneggiare i denti.

Il *puncture crushing* è una fase preparatoria nella quale i movimenti ritmici 'verticali' al piano occlusale non raggiungono la forza muscolare massimale e nella quale le punte delle cuspidi possono venire incidentalmente a contatto con porzioni dure del cibo subendo sia usura (Fig. 185) che microfratture (Fig. 186);

questi due fenomeni possono nel tempo portare a uno smussamento delle punte cuspidali (*tip-crushing*).

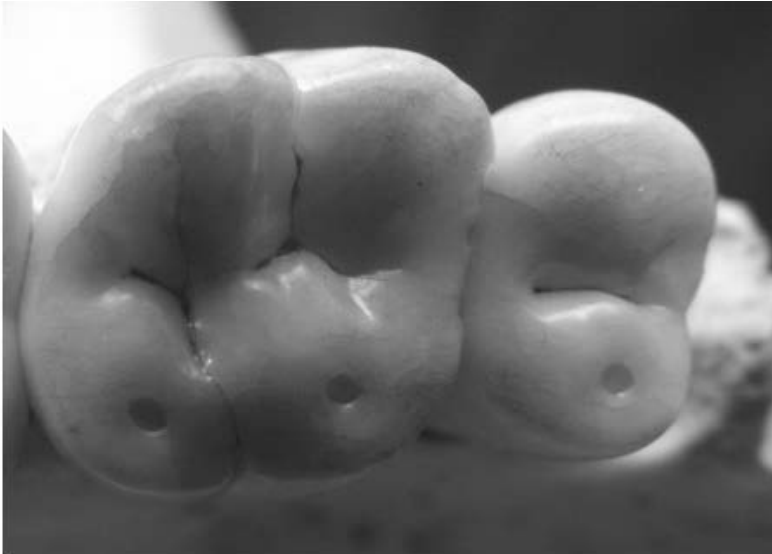


Figura 185. Usura delle punte delle cuspidi di lavoro superiori. Cranio 3781 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

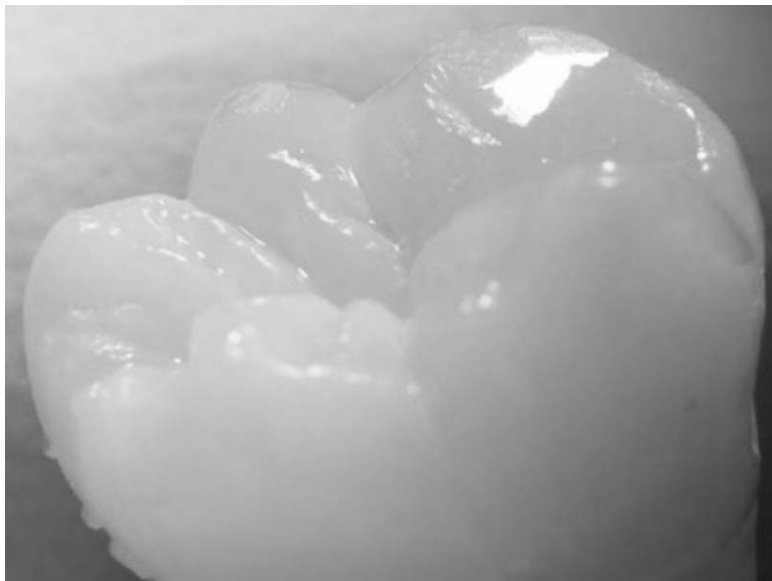
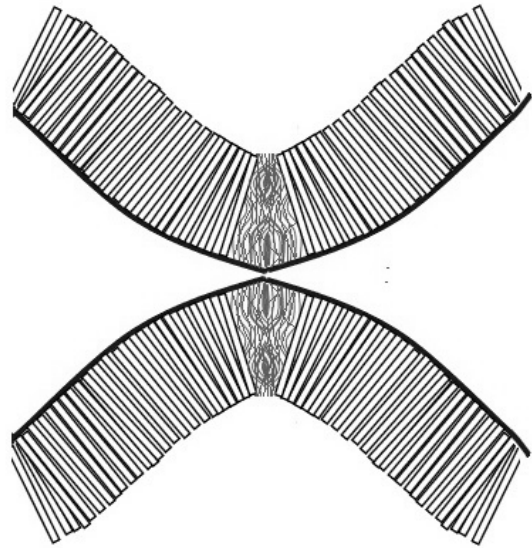


Figura 186. Fratture della punta delle cuspidi di lavoro in un molare inferiore. Si noti la superficie lucente di una faccetta di usura.

Sulla sommità delle cuspidi lo smalto assume una conformazione particolare, una disposizione a spirale di prismi contigui comunque perpendicolari alla punta della cuspidale (Fernandes 1991), definita *gnarled enamel* o 'smalto nodoso' (Kodaka, Masayuki, e Higashi 1996) (Fig. 187).

Figura 187. Smalto nodoso sulla punta cuspidale. Questo andamento conferisce una particolare resistenza meccanica, utile proprio nei punti di sollecitazione particolarmente intensa.



I gruppi di prismi intrecciati tra di loro con un percorso spiraliforme e irregolare delle aree dei vertici cuspidali vanno interpretati biomeccanicamente come una conformazione capace di offrire maggior resistenza alle forti sollecitazioni che si scaricano in queste aree; lo smalto nodoso è più resistente rispetto allo smalto normalmente strutturato (Fig. 188).

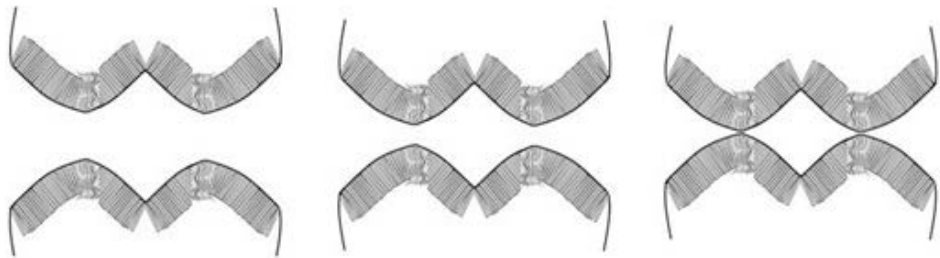


Figura 188. Fase del *puncture crushing* nella quale le punte cuspidali testano la consistenza del cibo.

Lo smalto nodoso, con la sua maggiore durezza e resistenza, risulta funzionale alle maggiori sollecitazioni che si scaricano sulla punta delle cuspidi; solo dopo la fase preparatoria esplorativa e di frantumazione di *puncture crushing* – che può mancare nel caso di alimenti morbidi e/o sottili (Hiiemae 1984) – i molari iniziano la fase di riduzione del cibo in bolo (Gerstner, Madhavan, e Crane 2011). Una volta effettuato il primo trattamento, il bolo passa ai denti posteriori iniziando il ciclo masticatorio vero e proprio, che è stato suddiviso in maniera diversa a seconda degli autori; noi adotteremo la suddivisione del ciclo masticatorio in una sequenza di tre fasi successive: fase di apertura, fase di chiusura e colpo di forza masticatorio (Fig. 189).

*Fase di apertura:* quando si introduce il cibo la bocca si apre e le arcate dentarie si allontanano per arrivare all'apertura minima sufficiente per una efficace masticazione del bolo alimentare, con variazioni di movimento minimizzate (Miyawaki et al. 2000). In questa fase la mandibola si muove verso il basso e lateralmente, con variazioni nell'am-

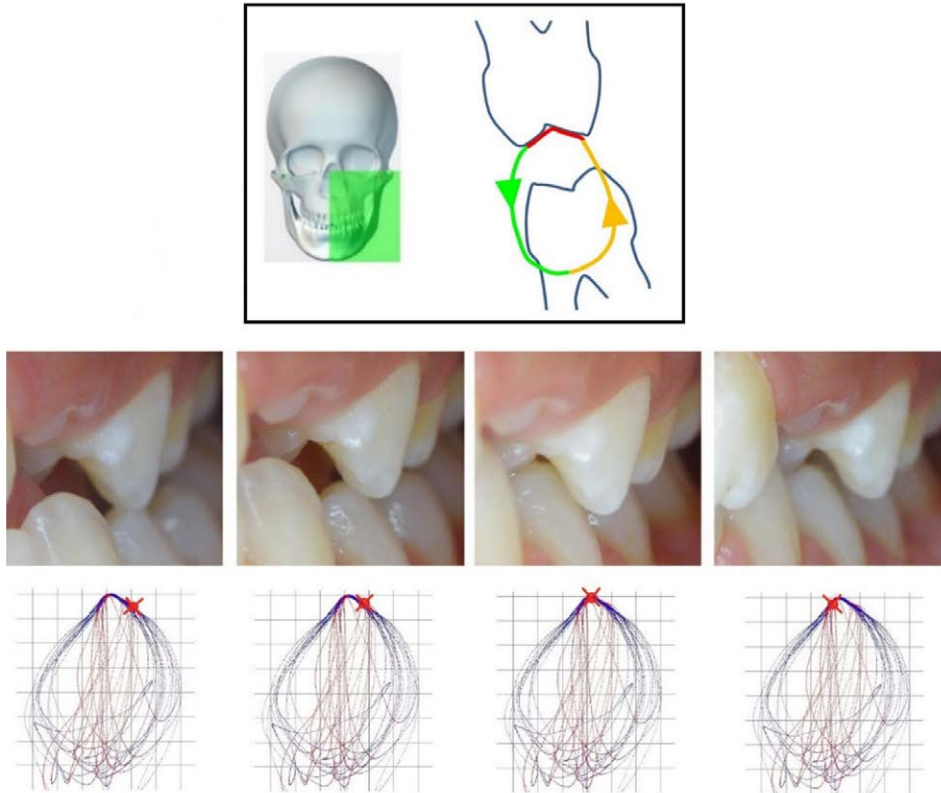


Figura 189. In alto fasi del ciclo masticatorio: verde, fase di apertura; giallo, fase di chiusura; rosso, colpo di forza masticatorio. Al centro sequenza fotografica delle fasi di entrata e di uscita del colpo di forza; in basso la stessa sequenza in un tracciato kinesiografico sul piano frontale.

piezza dei movimenti a causa della diversa consistenza degli alimenti e delle variazioni anatomiche specie-specifiche e individuali (Hiemae 1984). Nella fase di apertura lo spostamento laterale della mandibola dal lato di lavoro permette di colmare il *gap* di larghezza fra l'arcata inferiore e quella superiore, consentendo così durante il colpo di forza l'allineamento dei molari in modo da comprimere il bolo con un movimento verticale e schiacciarlo con uno spostamento latero-mediale.

*Fase di chiusura:* la mandibola si muove rapidamente verso l'alto e medialmente in modo da far avvicinare le arcate dentarie fino ad avere un contrasto meccanico con il cibo. Questa fase termina in genere quando avviene il contatto dente-cibo-dente con la mandibola deviata lateralmente verso il lato di lavoro (Popowics, Herring 2006).

*Colpo di forza masticatorio:* le arcate dentarie prendono meccanicamente rapporto tra loro attraverso il cibo interposto, tagliando e schiacciando l'alimento fino ad arrivare al punto di minor verticalità del ciclo, che inizialmente dipenderà non dal massimo ingranaggio dentale ma dal volume delle particelle interposte. Durante il colpo di forza la mandibola si sposta anteriormente e medialmente verso la linea mediana, completando il ciclo (Popowics, Herring 2006). In questa fase il movimento è guidato in parte dai piani inclinati delle superfici molari (Herring 1993), ma anche dalla propriocettività delle guide anteriori (Fig. 190), ed è caratterizzato dalla forte contrazione dei muscoli adduttori della mandibola: temporali, masseteri, pterigoidei esterni.

Quando i denti stanno per intercettare le particelle di cibo, la velocità rallenta perché un errore in questa fase potrebbe determinare un trauma con un possibile danno all'integrità dentale; più ci si avvicina al punto di massima intercuspidazione e meno il

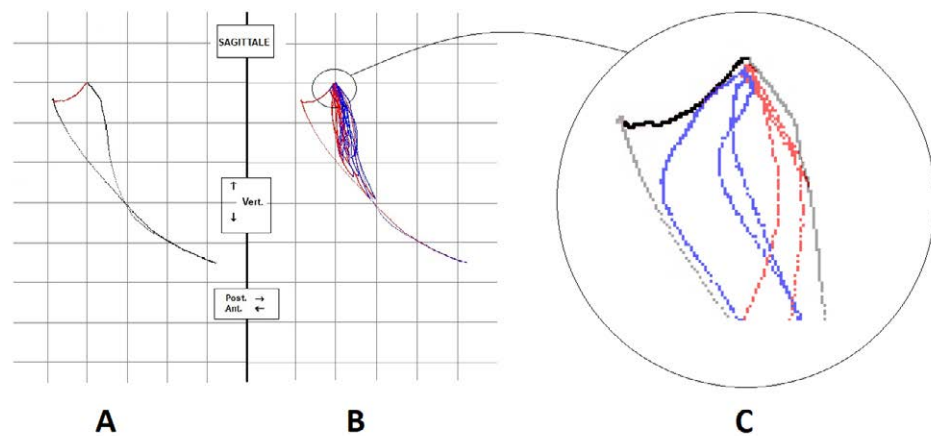


Figura 190. A Schema di Posselt (cfr. *ultra* fig. 378 e testo che la introduce) sagittale. B Schema di Posselt con tracciato dei cicli masticatori. C Ingrandimento dei primi tre colpi di potenza masticatori. Linea nera: guida incisiva; linea blu: traiettoria di entrata del ciclo; linea rossa: traiettoria di uscita del ciclo. Durante il colpo di forza la traiettoria blu che arriva alla massima intercuspidação segue il vincolo della guida anteriore.

movimento è controllabile e modificabile, diventando predominante la guida dei piani inclinati del tavolo occlusale sui vettori dei muscoli di chiusura. La precisione dei movimenti in questa fase è necessaria per massimizzare l'efficacia della triturazione, e contemporaneamente evitare contatti traumatici e stimoli nocicettivi originati dai denti e non danneggiare le strutture del sistema stomatognatico (Piancino, Kyrkanides 2018).

In questa fase il cibo viene frantumato e si verificano contatti tra denti e sostanza ingerita e contatti tra dente e dente, che producono faccette di usura sui versanti cuspidali e sulle superfici dei bacini (Bhullar et al. 2019). Nella masticazione umana i cicli tendono sempre a una forma tipica della nostra specie, pur variando a seconda delle caratteristiche anatomiche del soggetto e della consistenza del cibo trattato. Lo sviluppo del colpo di forza masticatorio sul lato di lavoro coinvolge in maniera importante anche la muscolatura del lato di bilanciamento, generando tensioni all'interno della struttura ossea dell'intero corpo mandibolare. La fase di potenza è la fase più interessante, poiché le forze muscolari della masticazione si scaricano sulle superfici occlusali con tutta la loro intensità (Fig. 191).



Figura 191. Fase del colpo di forza: momento funzionale nel quale si ha contemporaneamente la massima potenza muscolare per ottenere la disgregazione del cibo e il massimo controllo propriocettivo per evitare danni alle strutture dentali.

Il colpo di forza è a sua volta diviso in due parti:

- *Fase 1 - di entrata*, nella quale si raggiunge la distanza minima tra le arcate, distanza che varia a seconda della consistenza del cibo interposto e che diminuisce progressivamente con la masticazione del bolo fino ad arrivare alla massima intercuspidação (Fish 1982; Hiiemae 1984): le superfici dei versanti di taglio scorrono l'una sull'altra, anche se in questa fase si ha contemporaneamente oltre a un'azione di taglio anche una di frantumazione; ma nell'entrata del colpo di forza prevalgono il taglio e la tranciatura (Hylander 1980; Wall 2006) piuttosto che lo schiacciamento e la frantumazione (Fig. 192, 193, 194, 195). Comunque tutte queste capacità caratterizzano il molare tribosfenico e lo definiscono funzionalmente come lo strumento d'elezione della masticazione dei mammiferi.

Durante la fase di entrata del colpo di forza la superficie dei versanti di taglio è esposta a forze tangenziali a causa del contatto tra i denti antagonisti e il bolo (usura a tre corpi), o tra le superfici dentali stesse (usura a due corpi); queste forze tenderebbero a creare linee di frattura interprismatiche, che sono inattivate dalla forte resistenza dei prismi a queste sollecitazioni (He, Swain 2008); per la sollecitazione tangenziale delle teste dei prismi si realizza invece un'usura delle superfici sottoposte a sfregamento. Sempre durante la fase di entrata del colpo di forza, lo smalto dei versanti di schiacciamento delle cuspidi di supporto è esposto alle forze perpendicolari alla superficie e parallele agli assi prismatici per un'azione di avvicinamento reciproco delle facce cuspidali opposte, in modo da attuare la frantumazione e la macinazione del bolo (Shimzu, Macho, Spears 2005); le faccette di usura dei versanti di supporto si riferiscono alle intense azioni di triturazione del cibo, con i versanti cuspidali che si muovono reciprocamente verso i bacini opposti (Butler 1952; Kay, Hiiemae 1974) come ganasce di una morsa (Fig. 196).

- *Fase 2 - di uscita*, nella quale i versanti attivi delle cuspidi di supporto sfregano tra loro e si allontanano per iniziare un nuovo ciclo masticatorio. Nell'uomo, in alcuni primati e nei ruminanti la muscolatura masticatoria continua a lavorare oltre il punto di minima verticalità raggiunto con lo schiacciamento del bolo nella fase di entrata (Gans 1978); tuttavia in altri mammiferi e in alcuni altri primati l'importanza di questo momento funzionale è stata messa in discussione, per un brusco decremento della forza muscolare una volta passata la massima intercuspidação (Hylander 1980; Wall 1974): nella fase 1 del colpo di forza viene generata la maggior parte della forza muscolare di chiusura, e ha una durata molto più lunga rispetto alla fase 2 (Wall 2006).

In questa fase di uscita del colpo di forza lo smalto dei versanti di supporto, che prima era stato interessato a forze con una direzione parallela agli assi prismatici, adesso è esposto a forze di taglio con uno sfregamento avente una direzione perpendicolare agli assi dei prismi (Fig. 197).

Nell'uomo i versanti attivi delle cuspidi di lavoro (versante interno delle cuspidi palatine dei premolari e molari superiori e versante interno delle vestibolari degli antagonisti inferiori) sono molto sollecitati durante il colpo di forza masticatorio: nella fase di entrata si scaricano intense forze che hanno una direzione assiale rispetto ai prismi, mentre nella fase di uscita si scaricano forze che agiscono tangenzialmente agli assi prismatici (Fig. 198).

Sebbene di solito si associ alla fase 1 un'azione di taglio e alla fase 2 un'azione di schiacciamento e macinazione, in realtà entrambi questi aspetti si verificano già nella fase 1 di entrata; le diverse direzioni delle forze occlusali, come quelle parallele alle superfici di taglio o quelle perpendicolari alle superfici di schiacciamento, regolano in modo diverso l'usura funzionale nei differenti movimenti del ciclo masticatorio (Hii-





Figura 192. Azione contemporanea di taglio e di schiacciamento della fase di entrata del colpo di forza: si usurano i versanti di taglio/guida.





Figura 193. In verde i versanti di taglio/guida; in rosso i versanti di schiacciamento; reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

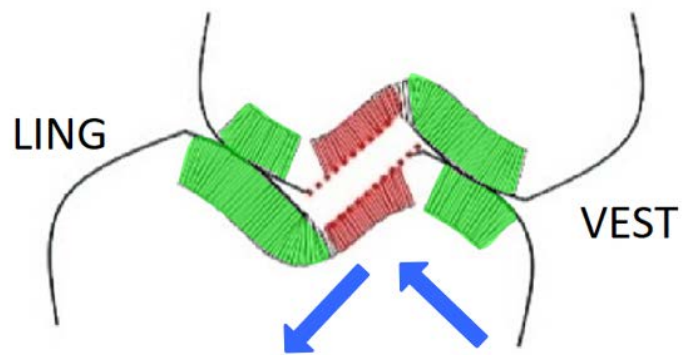
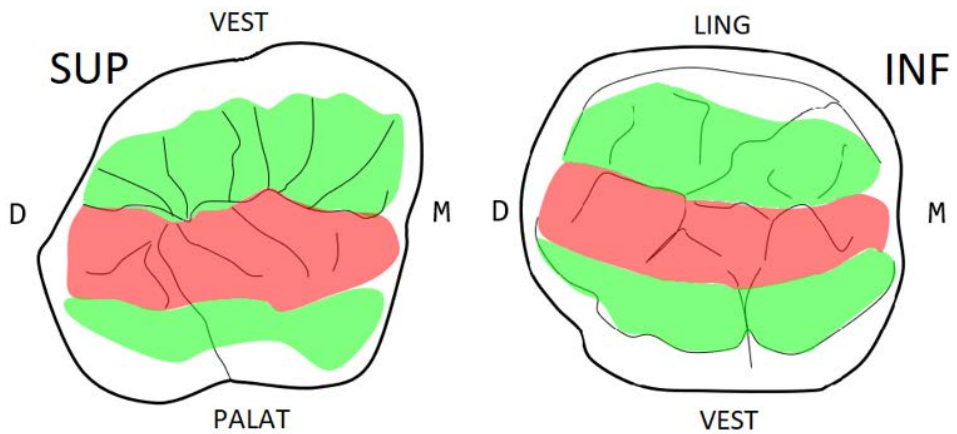


Figura 194. Le faccette di usura, legate allo sfregamento tangenziale alle superfici dei versanti occlusali, si possono distinguere a seconda delle fasi funzionali del ciclo masticatorio: fase 1 (di entrata), faccette verdi; fase 2 (di uscita), faccette rosse.



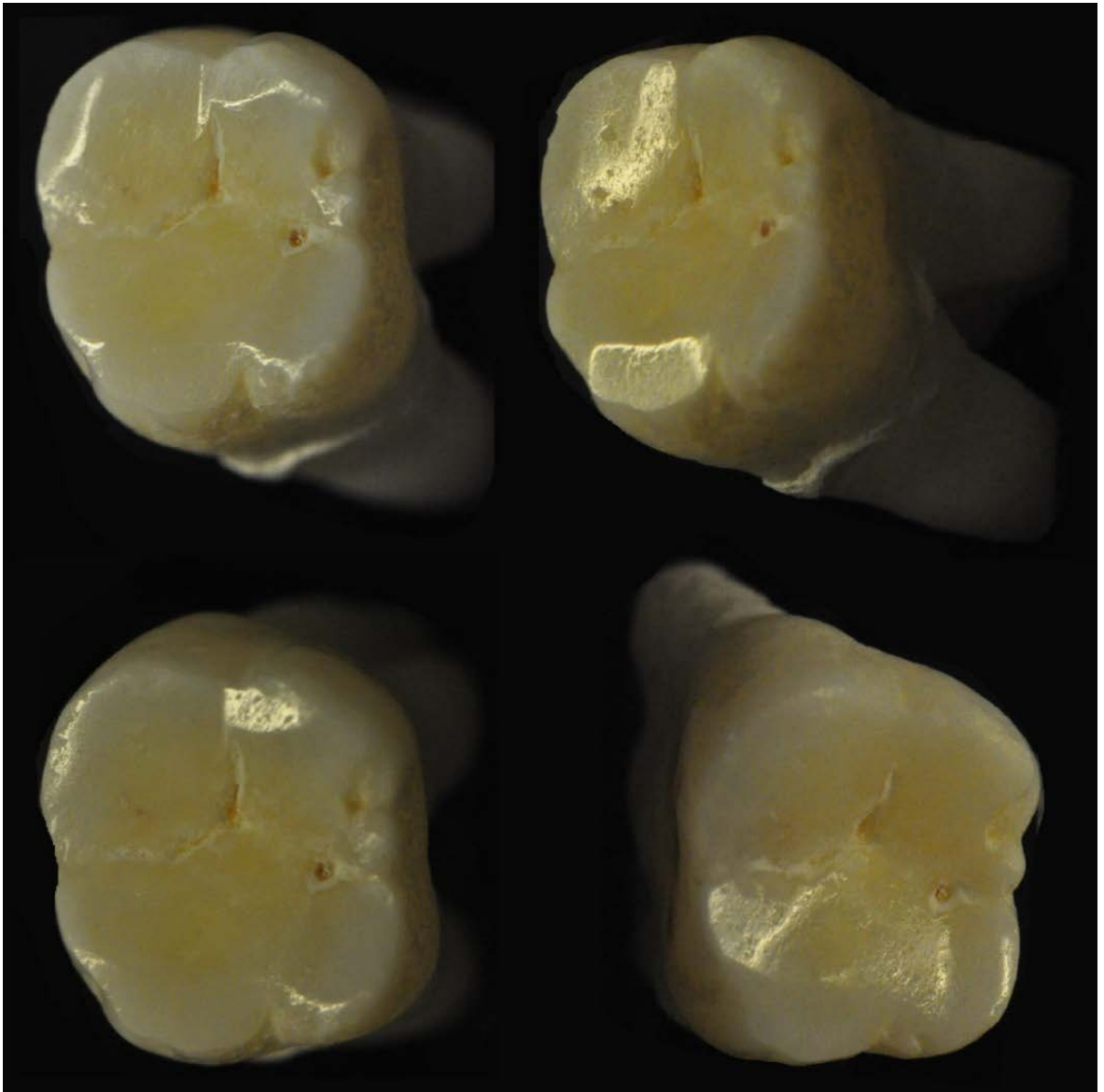


Figura 195. Primo molare superiore (soggetto di 70 anni): l'usura ha maturato i versanti funzionali di taglio/guida, di lavoro/schiacciamento e di bilanciamento attivi nelle diverse fasi del ciclo masticatorio. Si noti l'evidente impossibilità di quel teorico contatto a tripode che, secondo certe teorie oclusali, una cuspid e dovrebbe avere con la sua fossa antagonista.

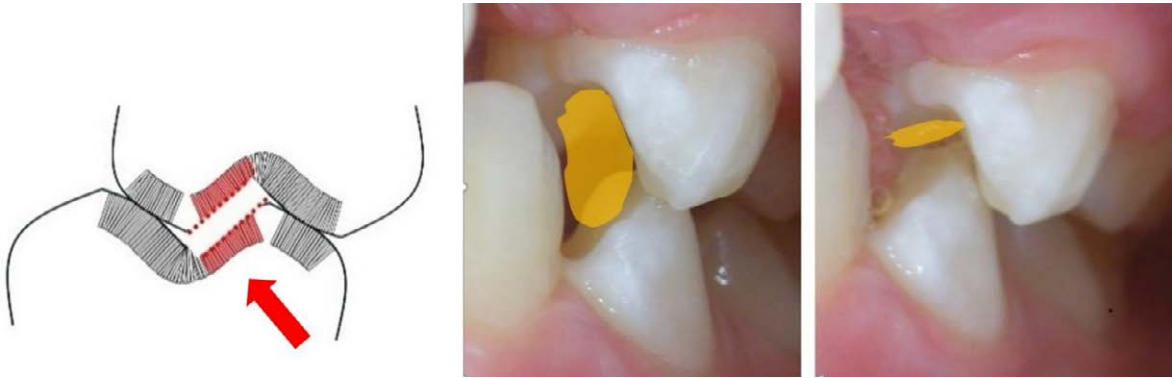


Figura 196. Azione di schiacciamento della fase di entrata del colpo di forza, nella quale vengono sottoposti a compressione i versanti di taglio/guida.



Figura 197: Fase di uscita del colpo di forza masticatorio, nella quale il cibo viene schiacciato tra le due cuspidi di lavoro.

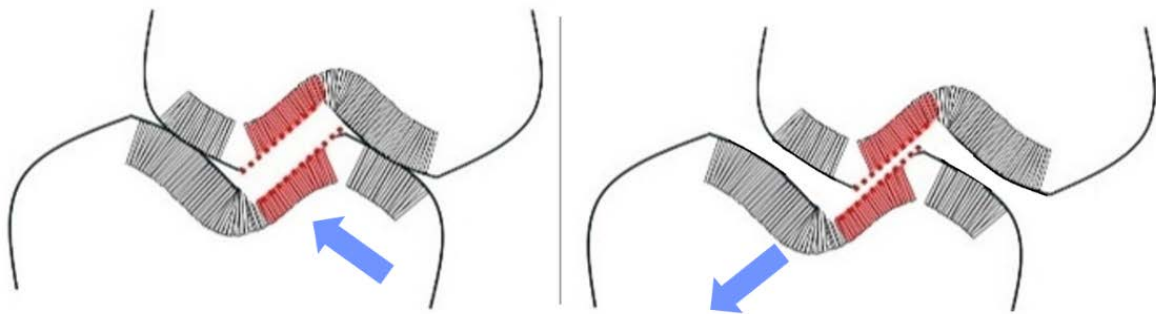


Figura 198. Nella fase di entrata del colpo di forza, e in quella di uscita, le estremità dei prismi delle superfici attive delle cuspidi di lavoro subiscono prima una forza assiale e poi una tangenziale, accumulando stress maggiori rispetto ad altre superfici occlusali.

emae, Crompton 1985). Anche se non ci sono differenze strutturali nello smalto tra le diverse regioni, durante la masticazione si forma un'usura differenziata dei piani inclinati cuspidali in base alla diversa angolazione dei prismi in queste superfici (Maas, Dumont 1999).

Sulle superfici più interessate dagli stress funzionali – ovvero i versanti attivi delle cuspidi di lavoro – si ha un'usura più intensa (Fig. 199), che decresce, per il progressivo coinvolgimento cronologico, dal primo al terzo molare con la creazione prima di un piano elicoidale e successivamente con l'inversione della curva di Wilson (Osborn 1982; Osborn 1993).

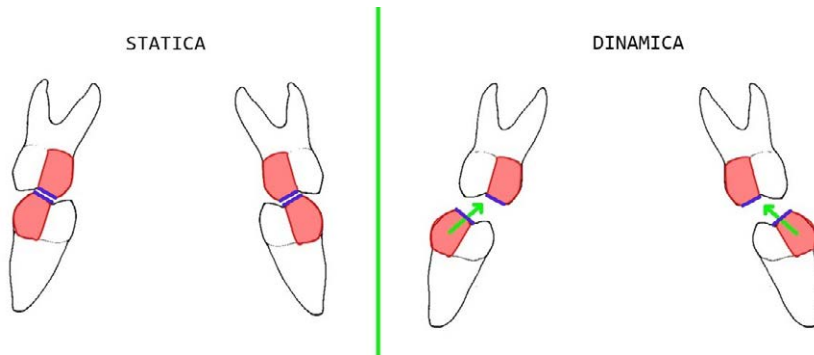


Figura 199. Maggior coinvolgimento dei versanti interni delle cuspidi palatali superiori e vestibolari inferiori in statica (supporto) e in dinamica. (lavoro).

L'usura coinvolge inevitabilmente, e proporzionalmente al loro impegno biomeccanico, anche le superfici guida dei denti anteriori; i canini, denti guida per eccellenza per i movimenti di lateralità, non fanno certo eccezione e i loro versanti funzionali nel tempo si usurano, portando al coinvolgimento nella funzione di guida anche le superfici di taglio dei denti posteriori (Fig. 200) e realizzando così il progressivo e fisiologico passaggio da una guida canina pura a una funzione di gruppo (Fig. 201, 202).



Figura 200. Usura armonica delle superfici occlusali. Cranio 4235 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.





Figura 201. Guida di lateralità canina pura. Si noti l'abrasione funzionale sulla cuspide del canino superiore.



Figura 202. Fase di entrata del ciclo masticatorio: guida di gruppo.

Soffermandosi a valutare l'efficacia dell'ingranaggio dentale durante il colpo di forza masticatorio, ovverosia nel momento in cui il bolo si trova a essere tagliato e schiacciato dalle cuspidi di taglio e di stampo di ogni singolo dente masticante del lato di lavoro, diventa intuitivo capire in quale delle due situazioni illustrate (Fig. 203) il bolo sarà trattato più efficacemente.



Figura 203. Emiarcata sinistra: guida canina pura. Il colpo di forza masticatorio inizia con un solo contatto su un dente non triturante: gli elementi trituranti entreranno in azione solo dopo aver percorso inattivi una parte del tragitto funzionale. Emiarcata destra: funzione di gruppo. Il colpo di forza masticatorio inizia con l'entrata in azione di tutti i denti trituranti in modo da sfruttare al massimo l'efficacia masticatoria dell'emiarcata di lavoro; da questo lato tenderà a svolgersi preferenzialmente la masticazione, sia per una migliore triturazione del cibo, sia per una migliore distribuzione degli stress sugli elementi dentari.

Le superfici occlusali, inizialmente coinvolte dalla funzione, abradendosi aumentano la loro estensione, diminuendo al contempo la pendenza del loro versante occlusale: questo determina la cooptazione funzionale delle superfici analoghe dei denti contigui (Fig. 204).

L'occlusione mutualmente protetta, canini che guidano da soli le lateralità impedendo contatti sugli altri denti, così come gli incisivi in protrusiva e i posteriori in massima intercuspidação che impediscono forti contatti sul gruppo anteriore (Fig. 205), in una bocca soggetta a una fisiologica maturazione rappresenta solo una fase giovanile e transitoria: l'abrasione funzionale modella progressivamente le arcate dentarie aumentando le superfici coinvolte. Questo determina la realizzazione di una guida di gruppo nei movimenti di lateralità con sfioramenti di bilanciamento controlaterali, e la progressiva scomparsa del fenomeno di Christensen in protrusiva, fino ad arrivare a un rapporto testa-testa incisivo (Kaifu 1996).

Il fenomeno di Christensen (FC) è dato dalla separazione dei denti posteriori nel movimento protrusivo della mandibola ed è in stretta correlazione con la struttura dell'ATM (Parilov 1989); possiamo considerare il FC come la relazione che vi è tra la guida anteriore rappresentata dal sovramorso incisivo e la guida posteriore rappresentata dalla pendenza del tetto glenoideo della fossa mandibolare: questa relazione è caratteristica dell'uomo e non è presente negli altri primati; come vedremo fa parte



Figura 204. Faccette di usura di lavoro e di bilanciamento. Cranio 46 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



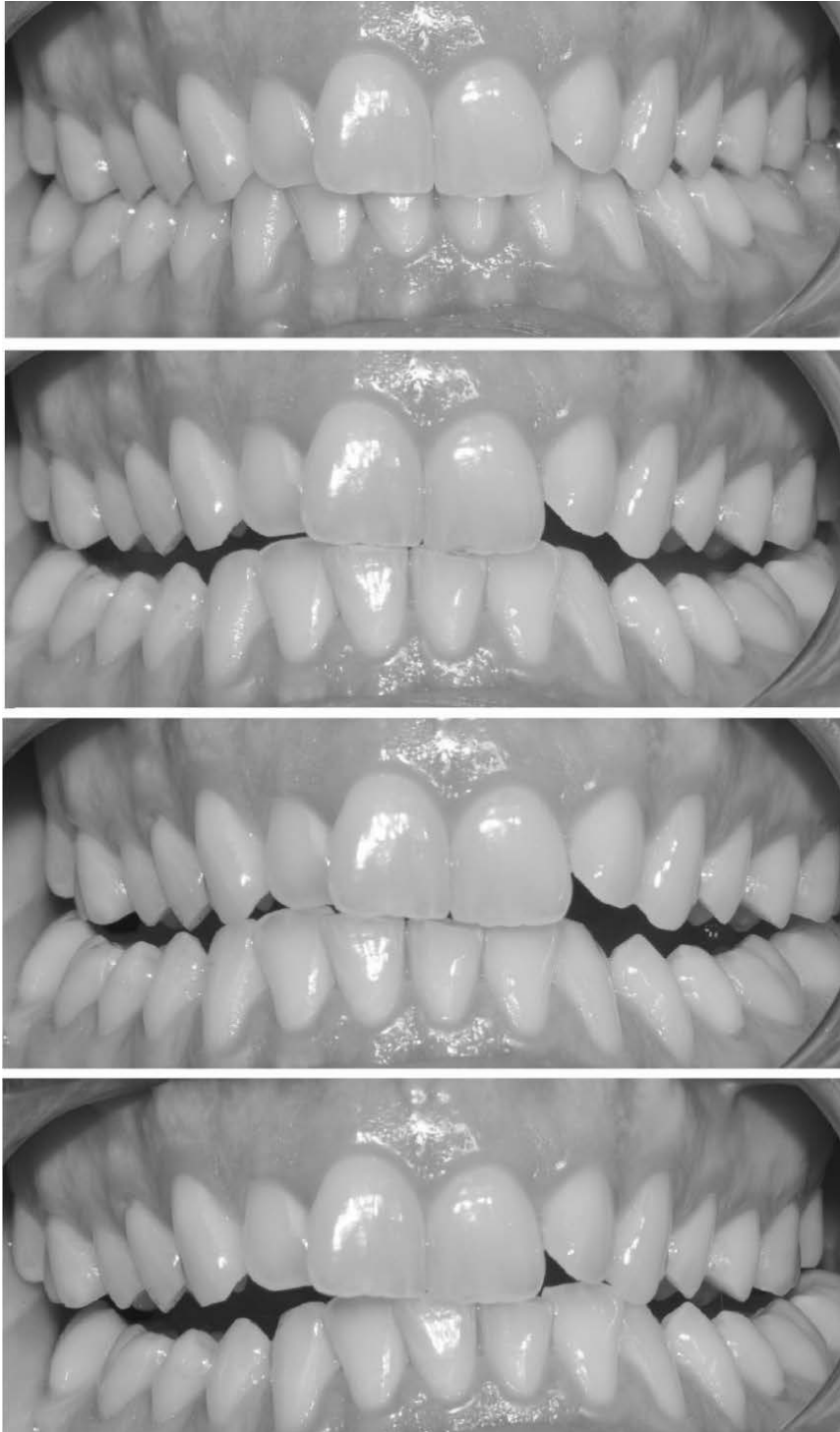


Figura 205. Canini e centrali che svincolano gli altri denti dei settori posteriori. Prima foto dall'alto: massima intercuspiazione; seconda foto dall'alto: protrusiva; terza foto dall'alto: lateralità destra; quarta foto dall'alto: lateralità sinistra.

di un sistema che coordina non solo il movimento della mandibola, ma anche la posizione del cranio.

*Overbite* e pendenza del tetto glenoideo fanno parte delle determinanti dell'occlusione ed entrambe tendono a modificarsi nel tempo, riducendosi in modo parallelo e reciproco; alla nascita l'eminenza articolare non si è ancora formata e il periodo dei primi mesi di vita è l'unico durante il quale la mandibola può essere spostata in avanti o lateralmente senza alcuno spostamento inferiore (Katsavrias 2002); questa dinamica orizzontale è funzionale ai movimenti mandibolari della suzione durante l'allattamento.

L'arrivo degli incisivi in arcata (sia decidui che permanenti) è caratterizzato dalla presenza di un sovramorso incisivo che nelle popolazioni del passato si riduceva progressivamente, fino ad arrivare, con l'usura avanzata, all'occlusione da bordo a bordo (Kaifu et al. 2003) (Fig. 206).

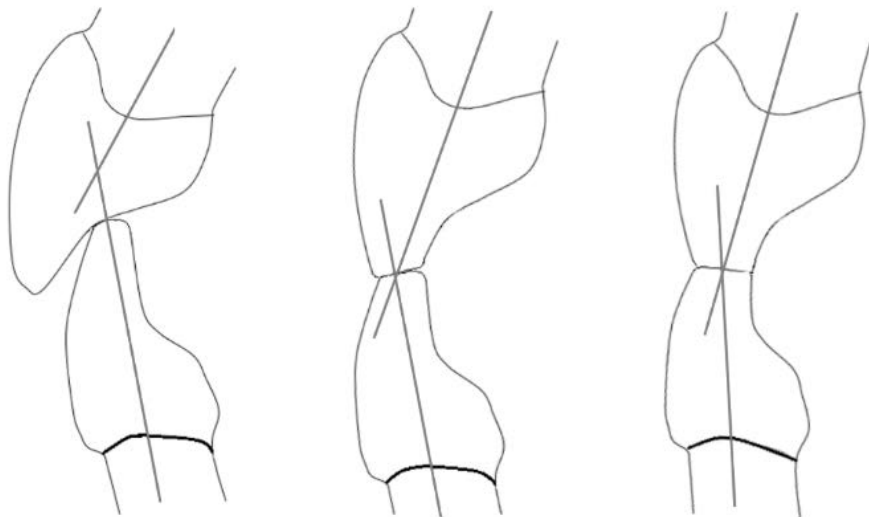


Figura 206. Progressiva riduzione dell'overbite fino ad arrivare a un rapporto testa-testa, associato al ribaltamento linguale dato da una progressiva inclinazione dei denti anteriori di entrambi i mascellari, fino a diventare quasi verticali. Disegno liberamente tratto da "Tooth wear and the 'design' of the human dentition: a perspective from evolutionary medicine", Kaifu, 2003.

Il ribaltamento linguale degli incisivi centrali è un movimento che per l'azione della muscolatura orbicolare, fa perdere loro l'inclinazione vestibolare; i denti anteriori di entrambi i mascellari dopo l'eruzione sono inclinati labialmente ma con l'usura dei bordi incisali e l'adattamento mandibolare, perdono questa inclinazione fino a diventare gradualmente quasi verticali. Il ribaltamento linguale è stato osservato anche nelle grandi scimmie, in alcuni ominidi fossili come l'*Australopithecus robustus* e anche in *Homo neanderthalensis*; le superfici occlusali usurate e piatte e l'occlusione anteriore testa-testa sono onnipresenti tra le dentizioni degli esseri umani preistorici. Con la progressiva diminuzione dell'overbite si arriverà a una posizione di combaciamento dei bordi usurati, forse più opportunamente da considerare come superfici incisali (Kaifu et al. 2003) (Fig. 207).

Questi cambiamenti svolgono un ruolo nella chiusura degli spazi interprossimali, che si verificava per una sostanziale riduzione delle dimensioni mesiodistali delle corone, dovuta all'attrito e alla conseguente usura interprossimale (Kaifu et al. 2003); nella dentatura decidua questo fenomeno di avanzamento occlusale sarebbe propedeutico all'ingaggio occlusale in prima classe dei primi molari permanenti; il condizionale è d'obbligo perché la dieta contemporanea non innesca questi meccanismi di attrito con i quali la nostra specie si è evoluta.



Figura 207. Relazione testa-testa del gruppo incisivo conseguente all'usura dei bordi incisali e alla mesializzazione dei denti.

### 3.4 Piano elicoidale e inversione delle curve di compenso

Come abbiamo visto la maggior sollecitazione delle cuspidi di lavoro ne determina una maggiore abrasione rispetto ad altre zone occlusali, abrasione che si differenzia anche in base alla cronologia di eruzione del singolo dente, ovverosia in relazione al tempo di lavoro dell'elemento dentale: la cuspidi di lavoro del primo molare riduce la sua altezza prima e maggiormente di quella del secondo, e la stessa progressione si presenta con il terzo (Fig. 208, 209, 210, 211).

Nella ricostruzione protesica delle arcate dentali le curve di compenso sono un fattore di significativa importanza, e tra il 1890 e il 1930 molti autori cercarono di identificarne i canoni fisiologici proponendo varie figure geometriche per descrivere la disposizione ideale dei denti nell'uomo; dalla curva circolare di Spee (1890), al triangolo di Bonwill (1899), alla curva di Wilson (1911), alla sfera di Monson (1920), all'elica di Campbell (1925), fino al quintetto di Hanau (1926) (Osborn 1993; Holly Smith 1986).

Le curve di compenso sono la *Curva di von Spee* sul piano sagittale e la *Curva di Wilson* su quello frontale; la curva di Spee fu descritta nel 1890 dall'anatomista Ferdinand Graf von Spee nel suo articolo «*Die Verschiebungsbahn des Unterkiefers am Schädel*» (Il tragitto di spostamento della mandibola sul cranio), nel quale evidenziava che la forma occlusale dei denti (e la loro posizione) si modifica in conformità dello spostamento

Figura 208.  
 Abrasione differenziata delle cuspidi di lavoro dei molari. Si noti (in questa figura e nelle seguenti) la progressiva diminuzione dell'usura della cuspidi di supporto/lavoro, dal primo molare, al secondo, al terzo. Cranio 3371 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

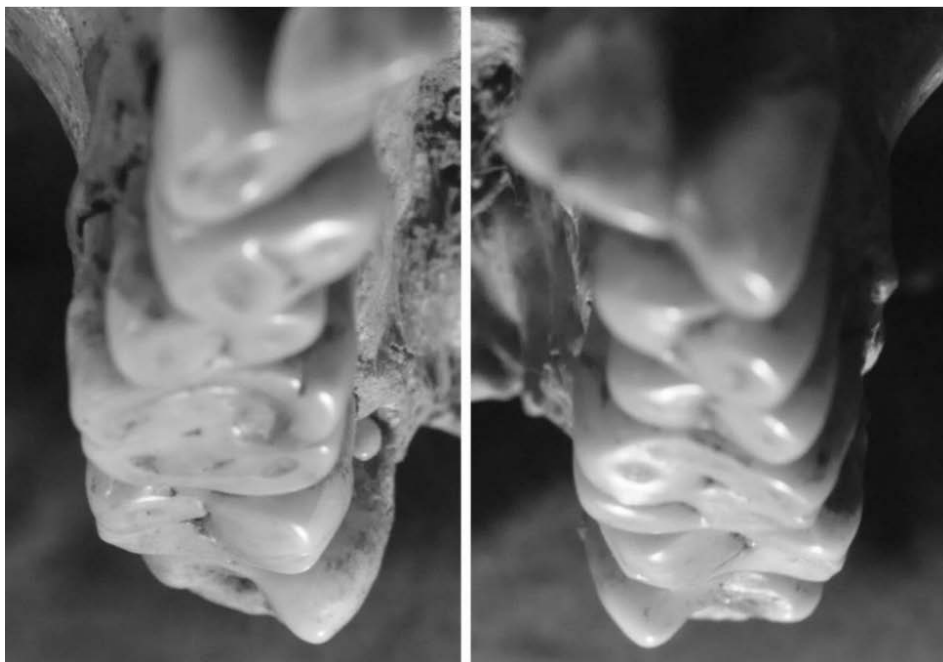


Figura 209.  
 Abrasione differenziata delle cuspidi di lavoro dei molari. Cranio 710 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

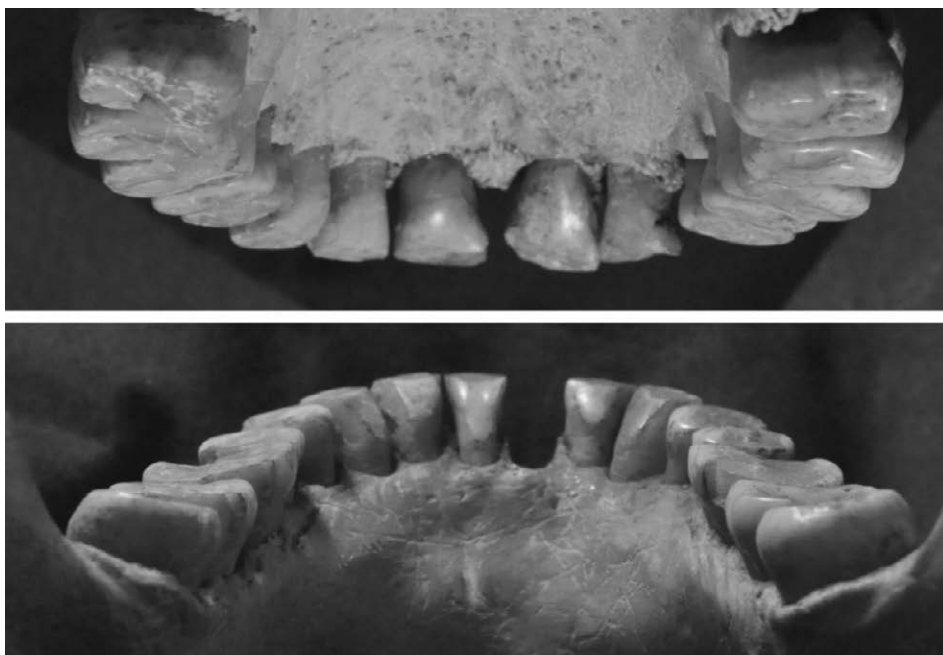




Figura 210. Abrasione differenziata delle cuspidi di lavoro dei molari. Si noti come l'usura si accentui passando dal primo al terzo molare. Cranio 3104 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

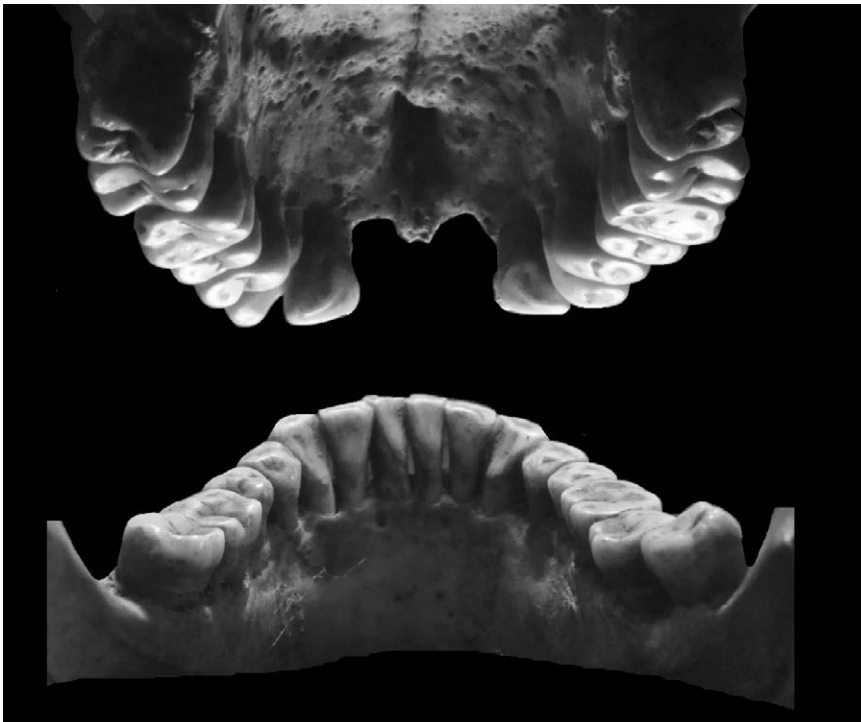


Figura 211. Abrasione differenziata delle cuspidi di lavoro del gruppo molare. Cranio 3798 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

degli uni sugli altri, ovverosia in relazione alla dinamica dei mascellari (Bimler 2007). Tale articolo (Spee 1890) argomentava come le curve di compenso, alla luce dei vettori di forza che si sviluppano durante la masticazione, appaiono non solo modificazioni del piano occlusale per evitare interferenze dinamiche, ma anche orientamenti dentali che permettono agli assi e alle superfici occlusali di accordarsi al movimento masticatorio (Dickerson, Chan, e Carlson 2001).

La curva di Wilson fu descritta da George H. Wilson nel 1911 come una curva concava nell'arcata mandibolare e convessa nell'arco mascellare, creata sul piano frontale dall'inclinazione dei denti posteriori in modo da evitare possibili interferenze bilancianti (Barrera et al. 2013) (Fig. 212).

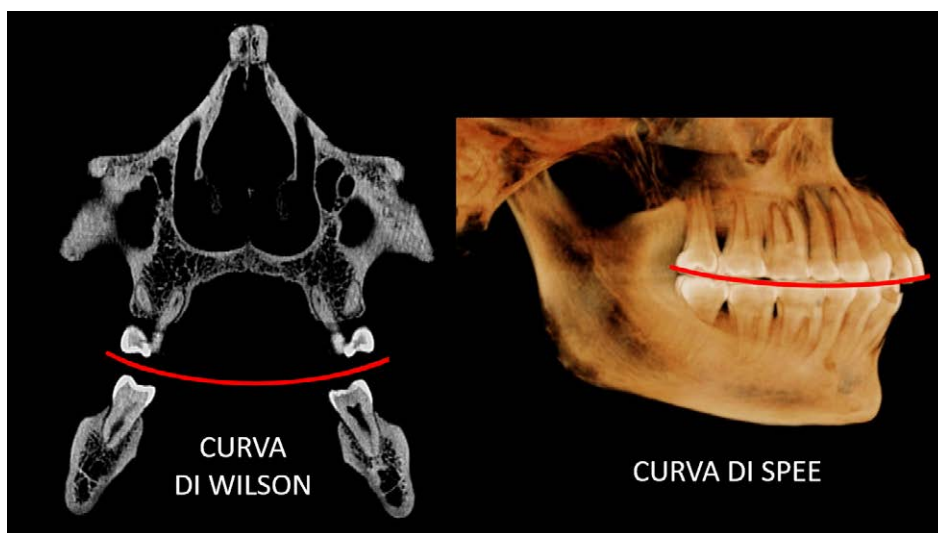


Figura 212. Curve di compenso. TC di reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Le curve di Spee e di Wilson rappresentano l'armonizzazione dei denti e delle loro superfici occlusali al movimento masticatorio specie-specifico e individuale; sono solitamente associate agli ominidi, anche se le curve sul piano sagittale sono presenti in quasi tutti i carnivori e gli erbivori (Wall 1999) e la correlazione tra l'orientamento dei denti molari e il massetere superficiale è stata verificata in una vasta gamma di primati e altri mammiferi (Osborn 1982).

Sul piano frontale molti mammiferi che posseggono dentature con superfici trituranti presentano una curvatura occlusale (Osborn 1993) spesso inversa; anche sul piano sagittale la curva di Spee è presente in quasi tutti i mammiferi, sia carnivori che erbivori, in relazione funzionale tra l'orientamento dei molari e il massetere superficiale (Osborn 1982). Poiché questa curva assume la stessa forma nella maggior parte dei mammiferi (Fig. 213), verosimilmente ha anche la stessa funzione (Marshall et al. 2008) – pure se alcuni di loro, come il pipistrello (Bimler 2007) o il bradipo, mostrano una curva invertita verso il basso (curiosa coincidenza con la singolare postura abituale di entrambi questi animali).

L'andamento e la modellazione dei piani occlusali sono inseriti in uno schema funzionale composto da diverse componenti anatomiche (le determinanti dell'occlusione), che si influenzano e si coordinano reciprocamente: la superficie occlusale dei

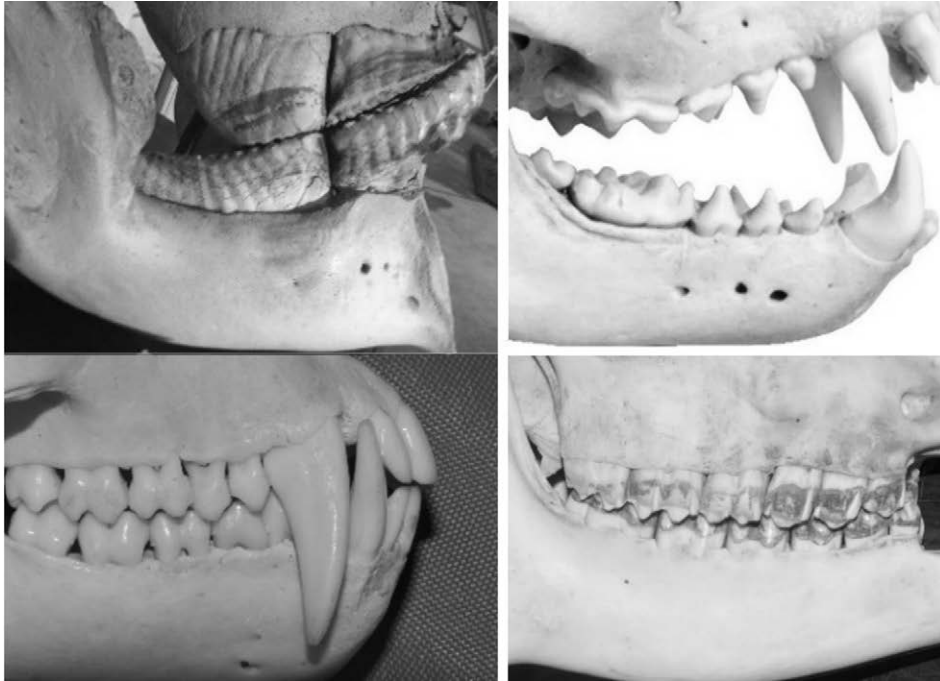


Figura 213. Andamento curvilineo del piano occlusale in prospettiva sagittale. Da sinistra a destra e dall'alto in basso: elefante, tasso, cercopiteco, antilope. Collezione del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

denti, la loro inclinazione e la loro posizione vengono regolate dalle traiettorie della masticazione, e viceversa.

L'accorciamento della faccia lungo il percorso evolutivo avvenuto da *Australopithecus afarensis* a *Homo sapiens* ha determinato un aumento dell'inclinazione assiale dei molari; questa modifica non riguardò *Australopithecus afarensis* nel quale il primo premolare perse la forma a taglio per diventare un dente masticante più vicino alla funzione che ha nell'uomo.

Con *Australopithecus africanus* aumentarono ancora le dimensioni dei molari e nelle australopithecine robuste si specializzò ulteriormente l'apparato masticatorio con un aumento quasi sproporzionato dei denti premolari (molarizzazione) e molari. I molari nelle australopithecine robuste divennero grandi come l'unghia del nostro pollice (vedi fig. 40; nell'uomo invece il terzo molare ha una superficie occlusale pari all'unghia del mignolo), mentre si ebbe la riduzione dei denti anteriori compreso il canino. A un tale aumento della superficie masticante corrispose una altrettanto sviluppata massa muscolare, che tese poi a sviluppare creste ossee di inserimento sul cranio e arcate zigomatiche ampie, per farci passare il muscolo temporale. Con *Homo habilis* cambiò il tipo di dieta e si iniziò un processo di riduzione del volume dei denti.

L'inversione progressiva della curva di Wilson si realizza fisiologicamente in una dentatura che sia stata soggetta all'azione di cibi coriacei e consistenti (Smith 1986): è un aspetto dell'usura che merita di essere trattato con attenzione, perché ogni elemento dentale presente in arcata si abrade sia in relazione alla sua posizione spaziale sia ai movimenti funzionali ai quali è sottoposto sia al tempo di permanenza in bocca; comunque l'inclinazione dei denti è uno dei meccanismi principali che guidano la distribuzione dell'usura nelle fasi masticatorie (Oxilia et al. 2018).

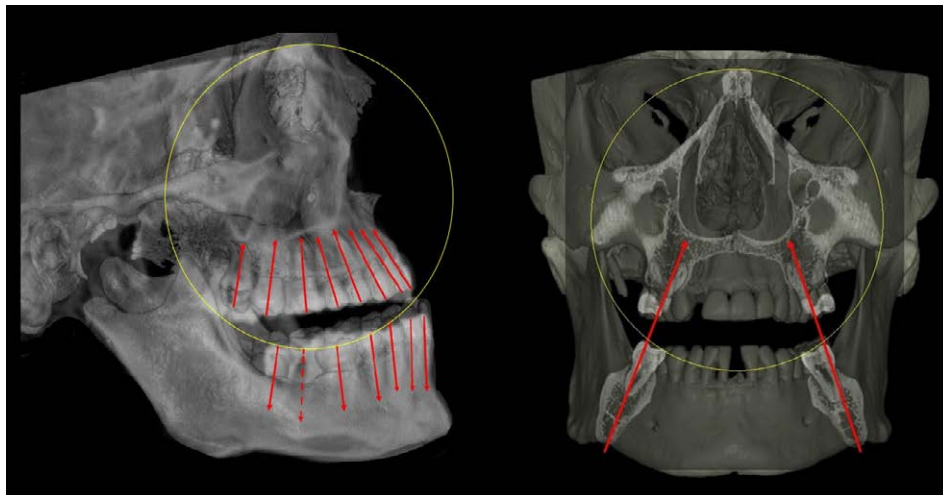


Figura 214. Superfici occlusali, assi dentali, legamento parodontale e osso alveolare compongono un sistema che si armonizza con le dinamiche della masticazione, in modo da poter eseguire la funzione dissipando le intense forze sviluppate dalla potente muscolatura masticatoria. I cerchi gialli rappresentano sezioni della sfera descritta nel 1920 da G.S. Monson, con un diametro di 8 pollici (20,32 cm). TC *cone beam* eseguita su un cranio del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Poiché un cerchio, anche se sollecitato da direzioni diverse, mantiene fra le sue proprietà specifiche la resistenza minima allo scorrimento (Bimler 2007), così gli assi dentali nei tre piani dello spazio strutturano il piano occlusale secondo superfici curve, molto vicine a calotte sferiche, disponendo i singoli elementi dentali in modo da dissipare il più efficacemente possibile gli attriti e le forze masticatorie (Fig. 214).

Ogni dente all'interno del suo processo alveolare è un elemento biomeccanicamente passivo, in grado di adattare la sua posizione in arcata fino a che non ha raggiunto un equilibrio delle forze che su di esso insistono (Cárabe 2014); dato che raramente la direzione della forza del morso è perpendicolare alla superficie occlusale, durante la funzione masticatoria o anche semplicemente in massima intercuspidação, si instaurano contemporaneamente vettori di forza aventi direzioni diverse. Le forze multidirezionali su una superficie irregolare possono essere correttamente ricondotte a un singolo vettore di forza (Fig. 215, 216), perciò forze muscolari anche numerose possono essere ridotte a una singola risultante (Osborn 1993).

L'inclinazione linguale dei denti posteriori in relazione alla componente dominante della forza che i muscoli esercitano su di loro dimostra che l'allineamento assiale è parallelo alla forza di trazione verso l'alto e verso l'interno del muscolo pterigoideo mediale (Silvestri, Mazzoli, e Ferraris 2008) (Fig. 217).

Quindi in sostanza a cosa servono le curve cosiddette di compenso, di Spee e di Wilson? Questi caratteristici orientamenti degli assi dentali servono ad assecondare le traiettorie condilari lungo lo sviluppo latero-laterale dell'eminenza articolare; nell'uomo lo sviluppo in questa direzione dell'eminenza articolare consente e sostiene il movimento antero-mediale del condilo di bilanciamento durante la masticazione (Wall 1999; Barrera 2013). Le curve di compenso riducono la possibilità di interferenze dentali traumatiche, cosicché i denti sul lato di bilanciamento non impattino fra loro durante la fase di potenza, ostacolando l'azione dei



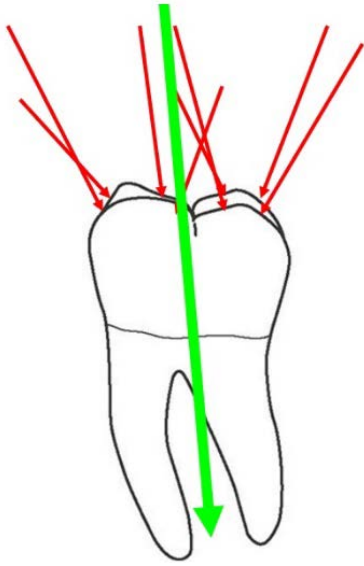


Figura 215. La multidirezionalità delle forze che agiscono su di un dente esprimerà in tempo reale una risultante che progressivamente determinerà la posizione del dente stesso e l'orientamento del suo asse.

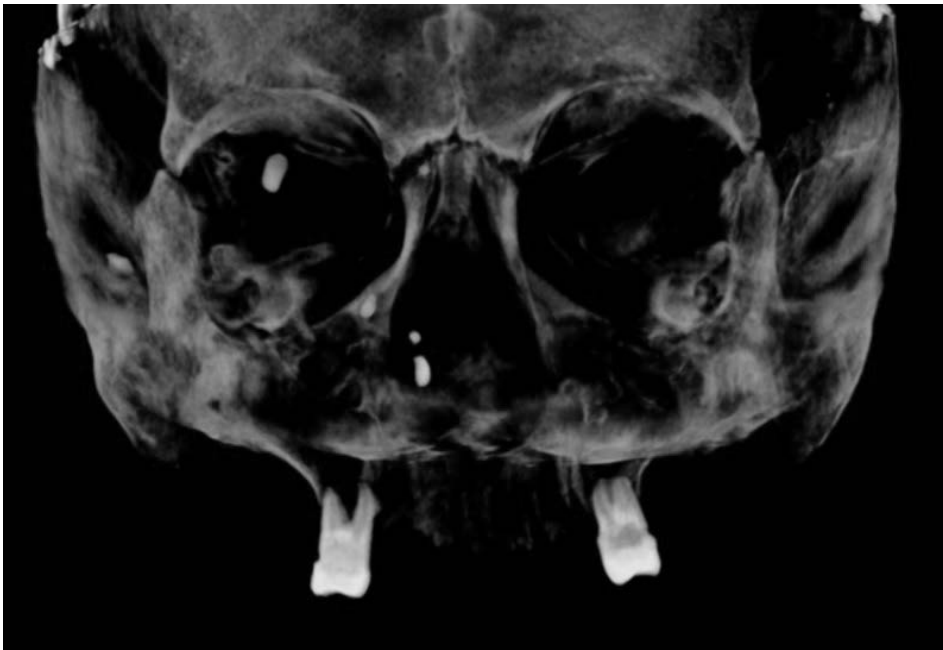


Figura 216. Immagine di un cranio sul piano frontale: si noti l'asse d'inclinazione dei molari. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

denti lavoranti (Wall 1999), ma allo stesso tempo supportino l'articolazione bilanciante (Fig. 218).

Infatti le curve di compenso riducono la separazione delle arcate durante il movimento funzionale di incisione lacerazione e masticazione, facilitando il bilanciamento dentale posteriore a protezione dell'ATM dai carichi funzionali più elevati

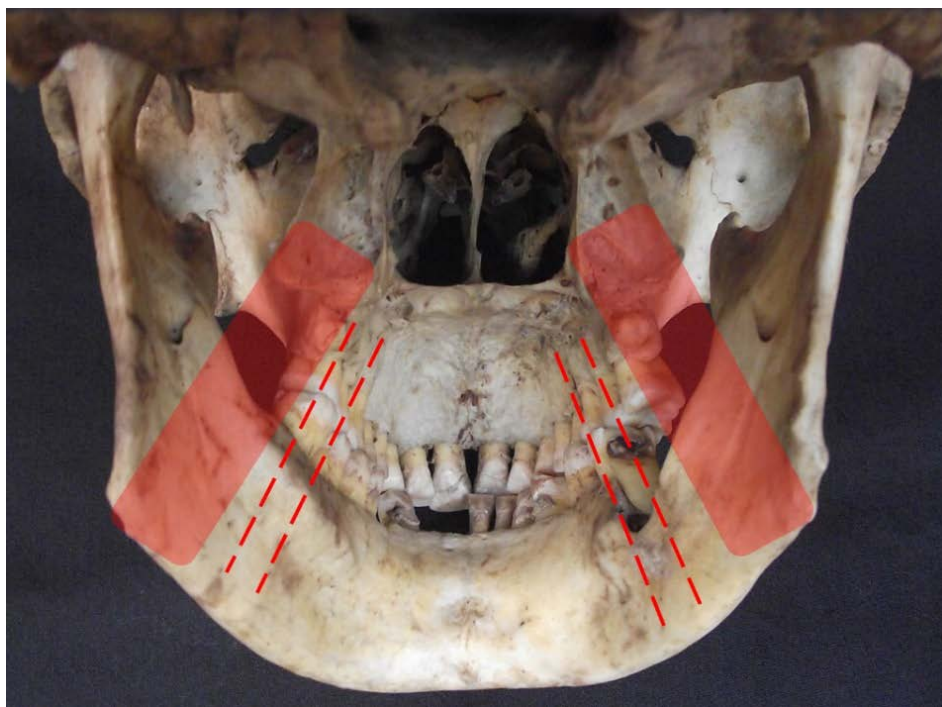


Figura 217. Immagine di un cranio sul piano frontale: parallelismo tra l'inclinazione dei molari e l'asse dei muscoli pterigoidei interni. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

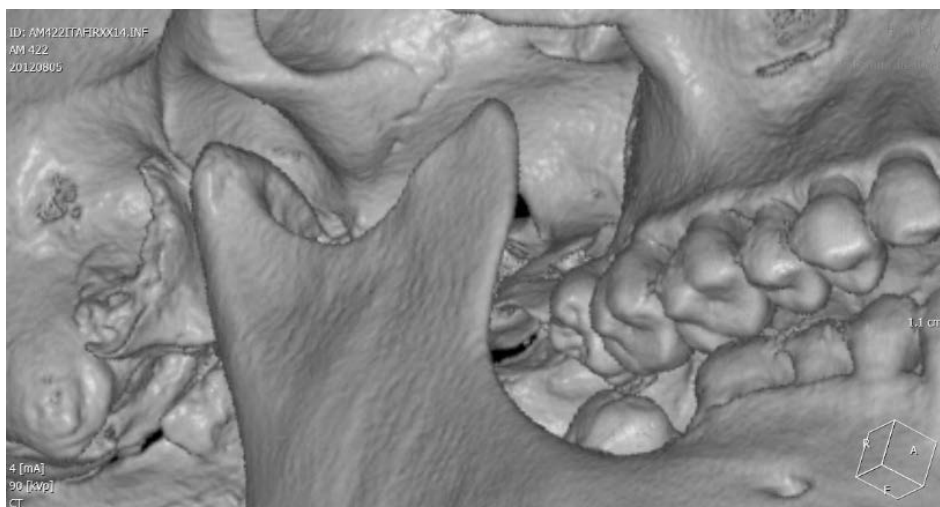


Figura 218. Si noti come, nonostante la scarsa congruenza morfologica articolare dell'ATM, le superfici funzionali di condilo e fossa presentino due caratteristiche faccette, quasi speculari, mediale e laterale, in relazione alle superfici occlusali. TC *cone beam* eseguita su un reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

(Hylander 1979); inoltre coordinano le superfici occlusali con la funzione masticatoria, armonizzando l'inclinazione del tetto glenoideo dell'ATM, i vettori dei muscoli masticatori, l'altezza delle cuspidi, il sovramorso incisivo (*overbite*) e l'inclinazione del piano occlusale. La curva di Wilson determina un assetto degli assi dentali come risposta ai vettori funzionali dei masseteri superficiali e degli pterigoidei interni (Fig. 219) (Hylander 1979; Cárabe 2014; Silvestri 2008), e si adatta ad essi usurandosi fino all'inversione.

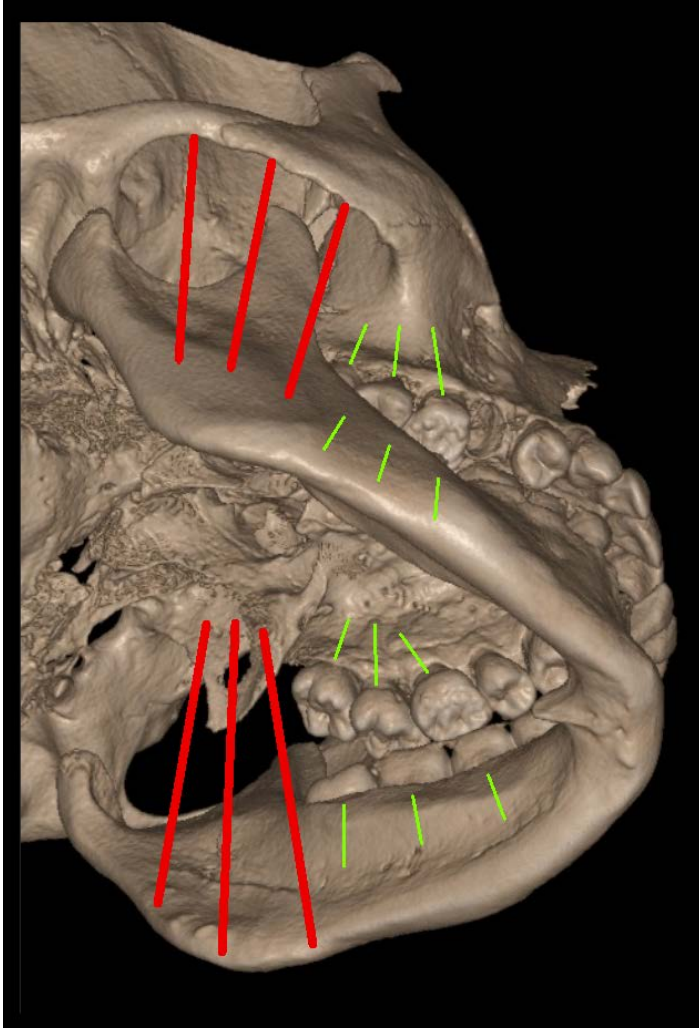


Figura 219. Corrispondenza tra i vettori di forza delle fibre muscolari di massetere e pterigoideo interno (linee rosse) e gli assi dentali dei molari superiori e inferiori (linee verdi). TC cone beam eseguita su un reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Le curve di compenso creano un piano occlusale curvo che porta a occludere pochi denti alla volta, in modo da concentrare e ottimizzare la forza occlusale (Popowics, Herring 2006). La curva di Spee, essendo più legata ai movimenti di antero-posteriorità mandibolare, è più stabile della curva di Wilson (Karani et al. 2018) perché rispetto ad essa la sua conformazione è maggiormente 'sganciata' dai cicli masticatori; anche se sono state condotte pochissime ricerche per determinare la stabilità a lungo termine della curva di Spee, questa è in grado di modificarsi fisiologicamente coll'età (Kumar,

Tamizharasi 2012), diminuendo mediante una riduzione della disclusione posteriore relativamente a una riduzione dell'*overbite* (Ahmed, Nazir, e Tabassum 2011).

In uno stesso individuo le curve di compenso possono essere diverse in un lato rispetto all'altro perché, anche se classicamente si dà per scontata la presenza di una simmetria anatomica, in realtà tale specularità non è scontata affatto: un'asimmetria della funzione masticatoria che si protragga nel tempo fa sì che la forma strutturale si adatti, diventando asimmetrica come la funzione che la guida (Fig. 220, 221).

La curva di Spee può essere alterata patologicamente a causa della rotazione o dell'estrusione o più in generale dallo spostamento di uno o più denti, e nei trattamenti ortodontici le estrazioni seriali programmate producono curve occlusali più ripide (Feldman 2015; Mintenko et al. 2020).

Se durante la riabilitazione completa della bocca non viene ristabilita una corretta curva di Spee, si potranno avere precontatti in massima intercuspidação e interferenze durante i movimenti mandibolari che metteranno a repentaglio la salute del sistema masticatorio (Osborn 1987; Mohan et al. 2011); si potranno anche originare attività anormali dei muscoli, in particolare masseteri e temporali, a loro volta causa di usure patologiche, problemi parodontali, fratture dei restauri e disfunzione dell'ATM (Williamson 1983) (Fig. 222).

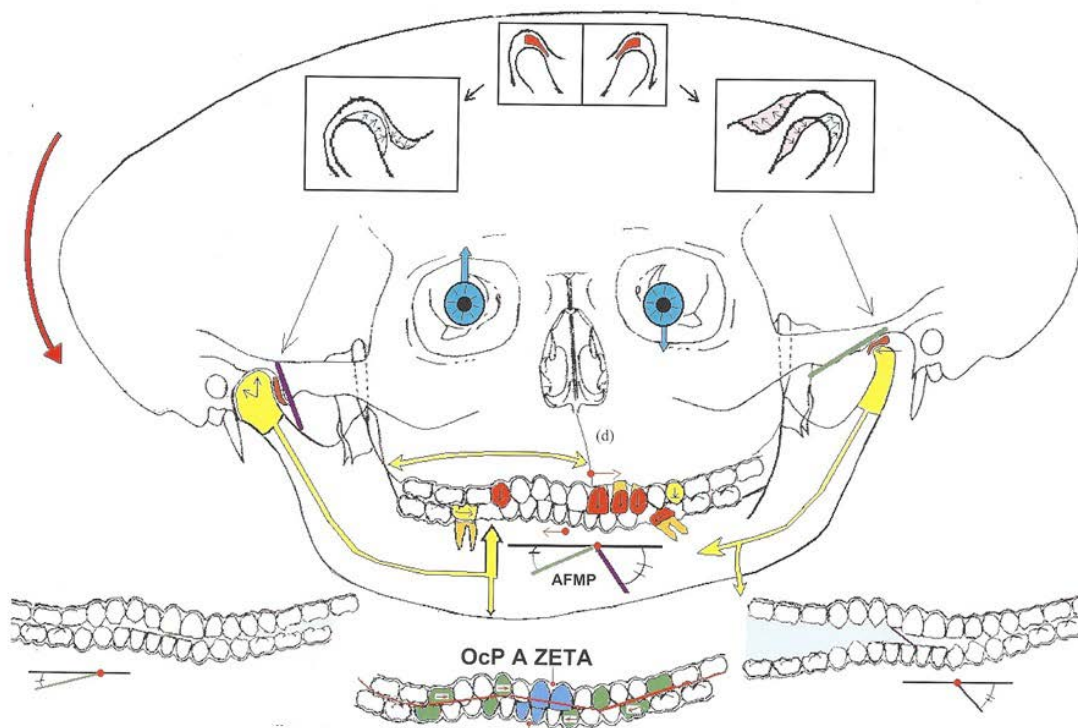


Figura 220. Adattamento delle strutture maxillo-facciali a una masticazione asimmetrica guidata da una diversa fase di entrata del colpo di forza masticatorio. Disegno tratto da "Evoluzione del rapporto dinamico funzionale tra occlusione e ATM", S. Dettori, A. Confaloni, 2001.

La gestione della curva di Spee è un fattore critico nella stabilità delle protesi totali (Farella 2002), e gioca un ruolo importante anche nel successo a medio e lungo termine delle protesi supportate da impianti (Karani et al. 2018).



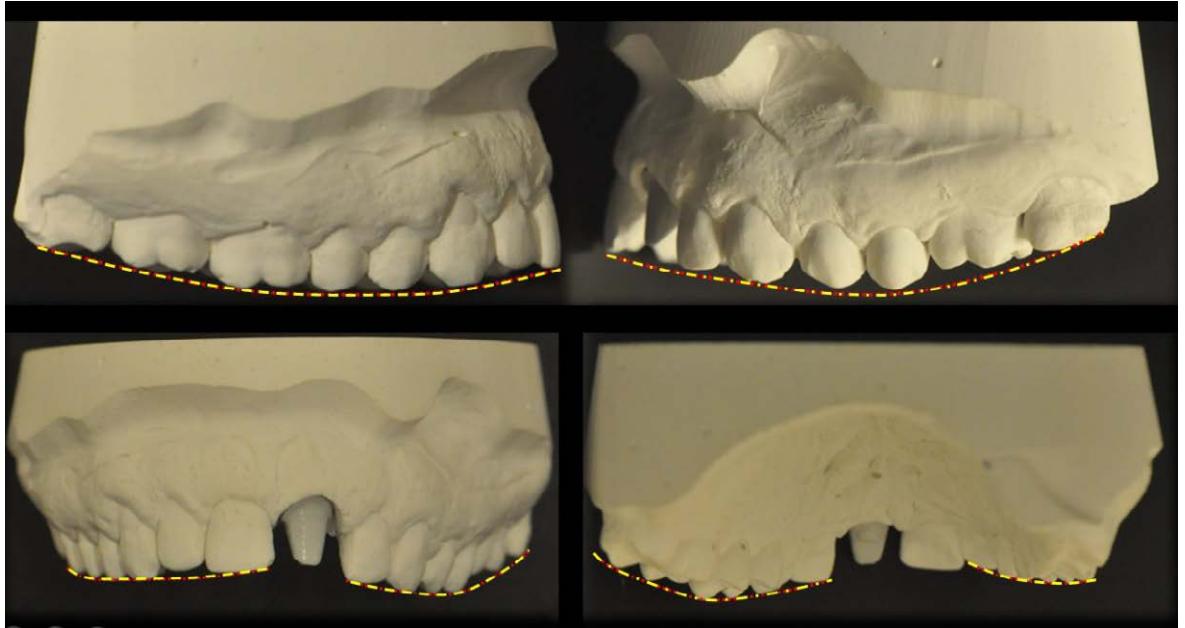


Figura 221. Modello di lavoro per una corona sull'incisivo superiore di sinistra. Sviluppo asimmetrico dei due emimascellari e delle curve di Spee e di Wilson.

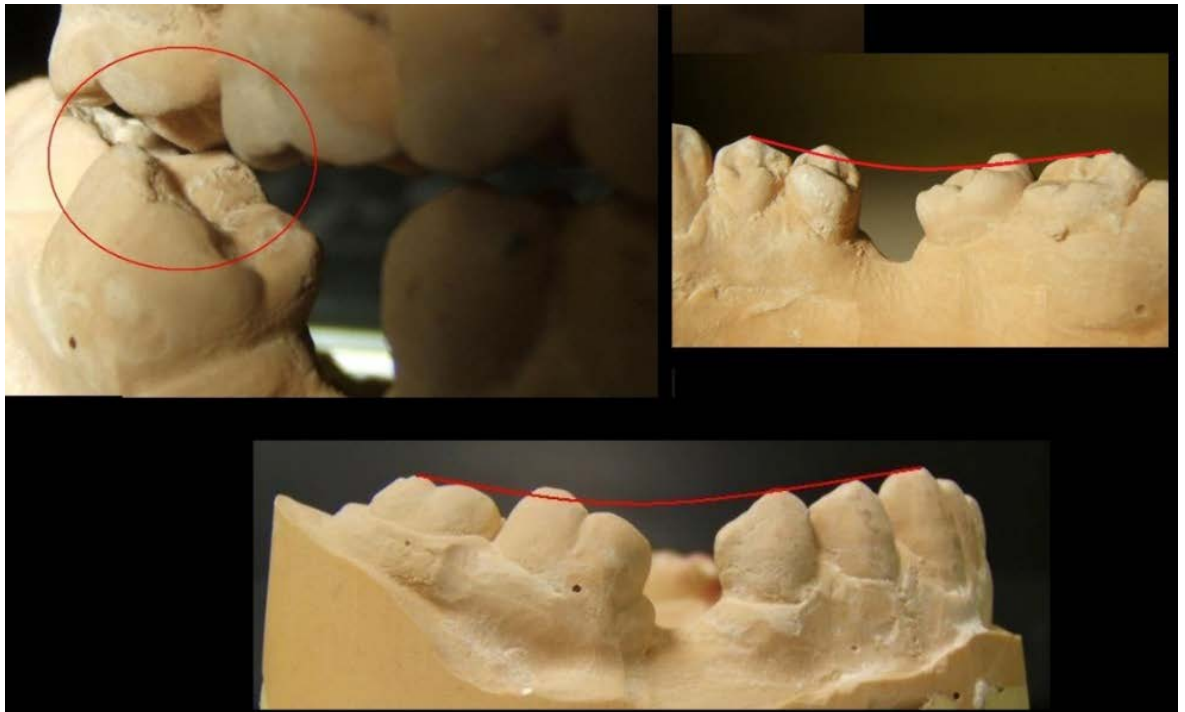


Figura 222. La perdita del primo molare inferiore ha indotto l'inclinazione mesiale del secondo molare e l'inclinazione distale del secondo premolare. Si noti come l'inclinazione del secondo molare determini un innalzamento della cuspidale distale, instaurando precontatti in statica e interferenze in dinamica.

La curva di Spee differisce tra i soggetti brachifacciali e quelli dolicofacciali; la forza del morso è in relazione diretta con la profondità della Spee: i brachifacciali con una leggera curvatura occlusale antero-posteriore manifestano forze più elevate (Sakaguchi et al. 2012) (Fig. 223).

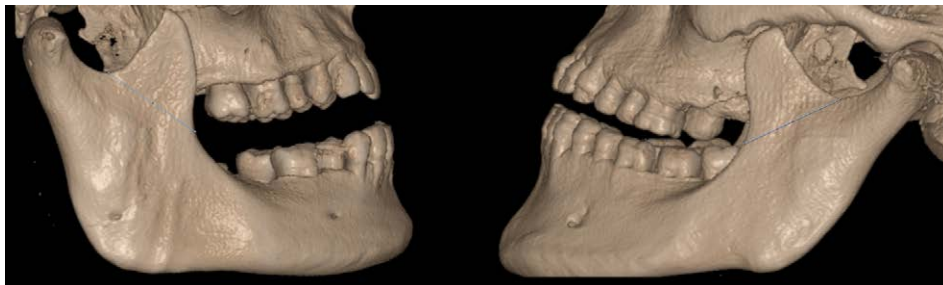


Figura 223. Diverso andamento delle curve di Spee in individuo brachifacciale e in individuo dolicofacciale. TC con beam eseguita su crani del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

I soggetti con curve di Spee e di Wilson più piatte mostrano una migliore triturazione del cibo e una migliore capacità di miscelazione del bolo (Fueki et al. 2013); le curve del piano occlusale si armonizzano con la funzione stomatognatica, e spesso nei pazienti disfunzionali con disturbi cranio-mandibolari (*click* e blocchi articolari) si riscontrano eccessive curvature occlusali, significativamente maggiori rispetto a quelle dei soggetti sani (Ito et al. 1997; Fidler et al. 1995). La curva di Spee si presenta più profonda nella malocclusione di seconda classe seconda divisione (Ahmed, Nazir, e Tabassum 2011) (Fig. 224).



Figura 224. Importante malocclusione di seconda classe con morso profondo accentuato e marcata curva di Spee.

Le superfici occlusali di arcate correttamente strutturate e sottoposte a fisiologici movimenti funzionali tendono a usarsi secondo precisi schemi tridimensionali: le superfici di schiacciamento delle cuspidi di supporto dei denti molari subiscono un'usura maggiore rispetto alle altre superfici occlusali, proprio per la diversa intensità e direzione delle forze di masticazione (Fig. 225); la differenziazione dell'abrasione sui diversi denti è in relazione – come abbiamo già detto all'inizio del paragrafo – anche alla loro cronologia di eruzione (Fig. 226, 227).

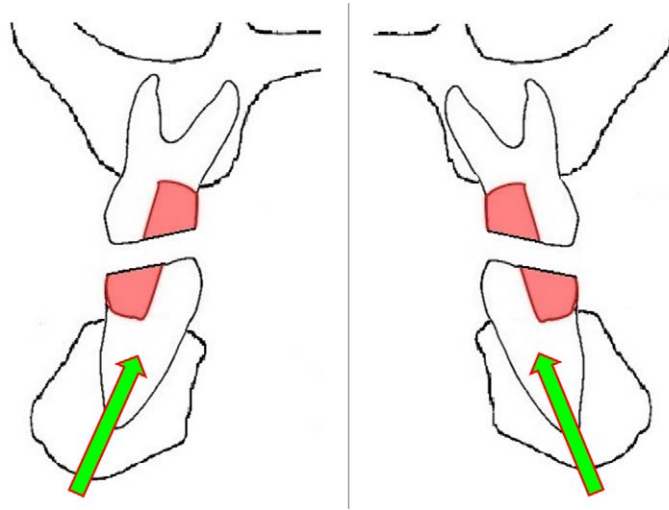


Figura 225. Usura delle cuspidi di supporto.

Coll'aumentare dell'età e dell'usura dentale, l'inclinazione delle superfici occlusali mandibolari aumentava verso il vestibolo (verso il palato per i superiori), manifestandosi maggiormente sui primi molari – primi a erompere – e coinvolgendo poi i secondi e infine i terzi molari (Richards, Brown 1986) (Fig. 228).

Nelle popolazioni che si alimentavano con cibi molto consistenti questo schema tendeva a presentarsi anche nella dentatura decidua (Fig. 229).

Quindi l'azione differenziata dell'usura abrasiva modella il piano occlusale e le sue curve, modificandole e facendo loro assumere un caratteristico andamento, definito 'elicoidale'. Anche in una dentatura non abrasa la disposizione delle cuspidi dentali e dei bordi incisali nei tre piani dello spazio conforma le superfici occlusali a una curvatura ad andamento elicoidale. Queste superfici mostrano una disposizione che si adatta a una sfera del diametro di 8 pollici (20,32 cm) e con il centro a livello della glabella che fu descritta da George S. Monson nel 1920 (Fig. 230).

In questa trattazione chiameremo piano elicoidale quello che si realizza in una dentatura non abrasa grazie alla normale disposizione degli elementi dentali secondo le curve di Spee e di Wilson. Per distinguere invece l'inversione dell'assetto della superficie occlusale legato all'usura, parleremo di piano elicoidale inverso (PEI) (Fig. 231).

Il PEI fu descritto per primo nel 1923 da Campbell negli aborigeni australiani (Campbell 1923) ed è una condizione di usura avanzata dei denti posteriori nella quale la curva di Wilson è invertita sui primi molari, appiattita sui secondi molari e presente nella sua forma classica sul terzo molare. Questa particolare usura è causata da un maggiore stress funzionale sulle cuspidi di supporto dei molari (Holly 1986) ed è stata descritta in numerose popolazioni (indiani americani, egiziani, siamesi, caucasici neolitici e recenti, inuit, boscimani africani), e riscontrata in molte dentizioni umane recenti e fossili (Osborn 1982).

L'andamento elicoidale di una dentatura integra cambia nel tempo invertendo progressivamente la sua pendenza, iniziando dalle superfici occlusali delle cuspidi di lavoro dei primi molari che, erompendo per primi, iniziano prima degli altri ad abradarsi; ciò porterà a una inversione dell'inclinazione del piano occlusale del dente, che indurrà una pendenza vestibolare per gli inferiori (Fig. 232) e una palatale per i superiori, sviluppando sempre superfici contrapposte complementari (Smith 1972).

Figura 226.  
Usura che progressivamente diminuisce dal primo al terzo molare, in relazione al loro tempo di lavoro in bocca.  
A: *Homo sapiens*. (Cranio 3049 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze); B: gorilla (*Gorilla gorilla*). (Reperto 2808, collezione del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze).

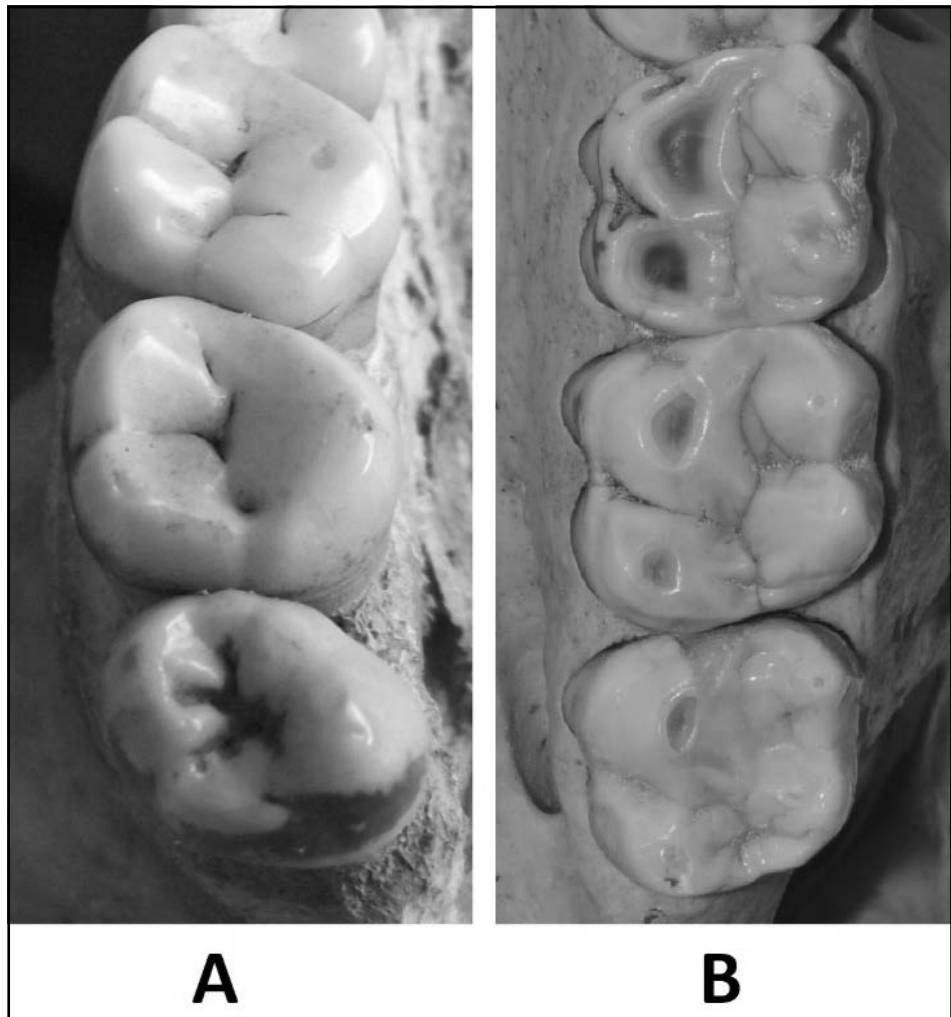






Figura 227.  
Diminuzione  
progressiva  
dell'usura dal  
primo al terzo  
molare. Cranio  
5586 del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

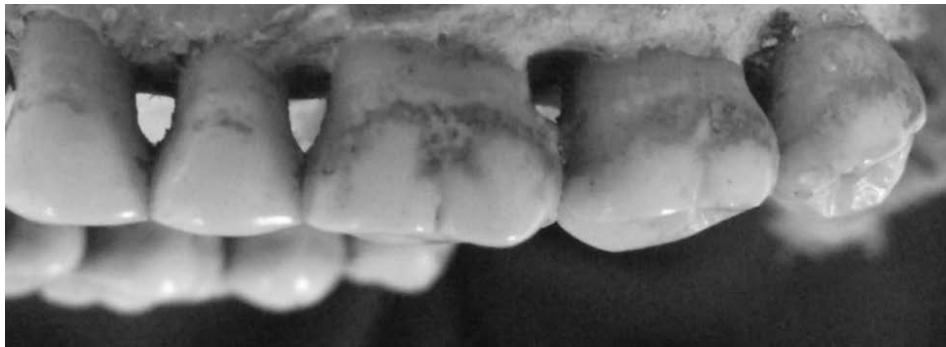


Figura 228.  
Diminuzione  
progressiva  
dell'usura dal  
primo al terzo  
molare. Cranio  
3049 del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

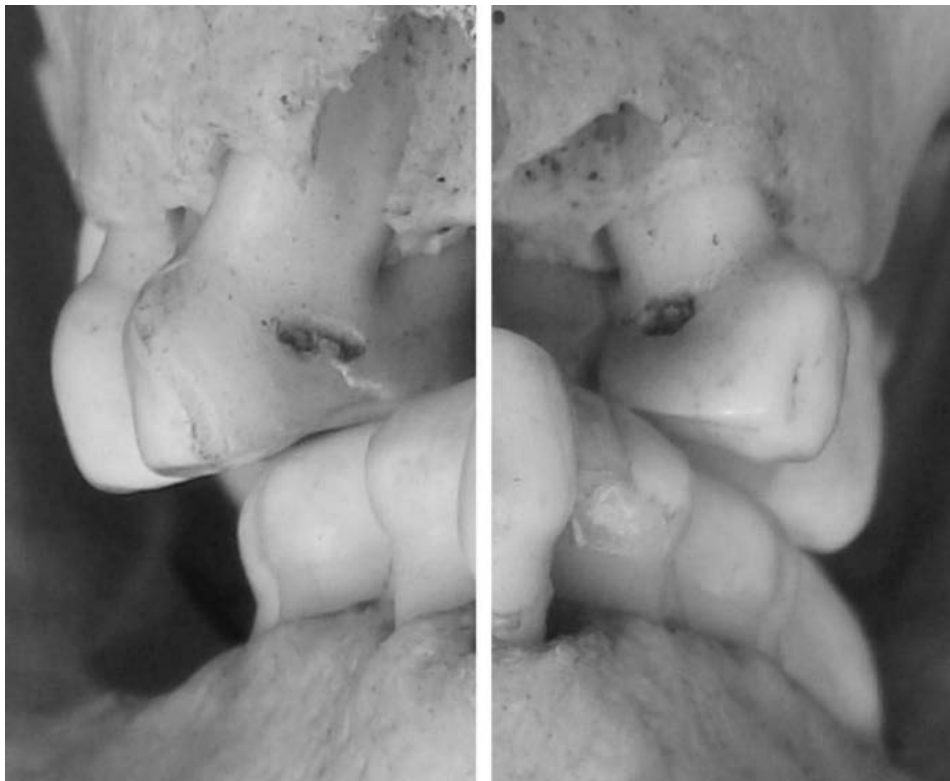


Figura 229.  
Usura dei denti  
decidui. Cranio  
6153 del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

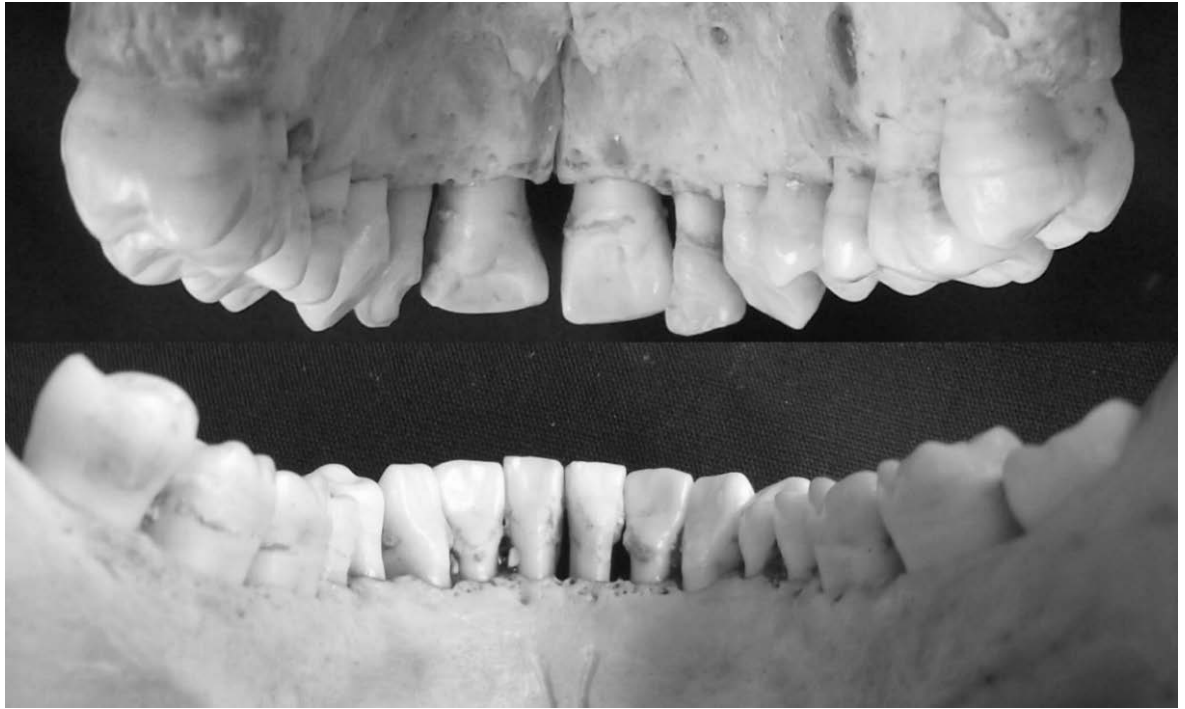


Figura 230. Superfici occlusali non abrase con andamento elicoidale. Cranio 372 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

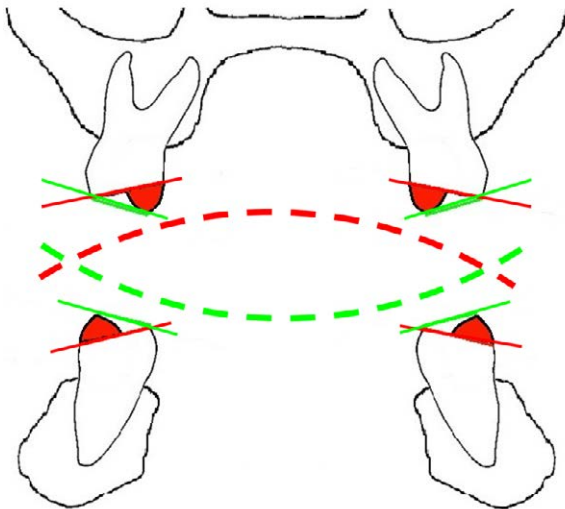


Figura 231. Sezione sul piano frontale dei piani elicoidali. Verde: piano elicoidale di una dentatura non abrasa; rosso: piano elicoidale inverso dopo abrasione.

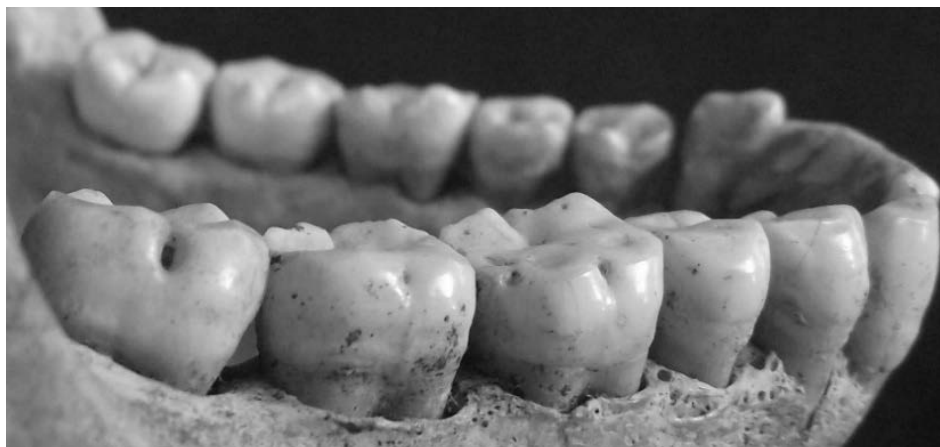


Figura 232. Iniziale inversione del piano elicoidale sul primo molare. Cranio 5602 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Nella stessa dentatura i tempi di eruzione, diversi tra primo secondo e terzo molare, giocano un ruolo fondamentale per le differenze dell'usura (Fig. 233) che portano alla maturazione del piano elicoidale da abrasione; tale usura continua accentuandosi progressivamente e, quando le cuspidi di supporto dei terzi molari sono diventate sufficientemente abrase in tutta la dentatura molare, si completa l'inversione della curva di Wilson (Osborn 1982).

La distribuzione dell'usura all'interno di una popolazione può essere variabile e un gruppo con una dieta molto abrasiva tenderà a sviluppare più rapidamente di un altro l'inversione della curva di Wilson; nelle popolazioni del passato la dieta era molto più abrasiva dell'attuale per cui si verificavano usure marcate anche in età molto precoce, mentre nel moderno mondo industrializzato anche persone in età avanzata mostrano un'usura dentale molto moderata rispetto alle società del passato (Benazzi et al. 2013).

Quindi nelle popolazioni con una dieta meno abrasiva la fase intermedia del piano elicoidale tenderà ad avere una maggiore durata, e sarà quindi maggiormente presente in una popolazione adulta. Se l'abrasività della dieta si riduce, raramente in una popolazione si assisterà alla formazione di un piano elicoidale e all'inversione della curva di Wilson: queste sono le attuali condizioni delle popolazioni con una dieta 'occidentalizzata' (Osborn 1982).

In *Homo sapiens* il primo molare erompe, e inizia immediatamente la sua usura, almeno 12 anni prima del terzo molare: un tempo sufficiente nelle popolazioni di epoca preindustriale per avere velocemente un'inversione della curva di Wilson: all'eruzione del terzo molare il secondo si presenta già appiattito e il primo molare decisamente usurato, con la formazione del PEI. Con una masticazione usurante, conseguente a una dieta costituita da cibi coriacei e abrasivi, anche sui terzi molari si realizza una rapida inversione della curva, con il risultato di una breve durata del piano elicoidale e il rapido sviluppo di una curva di Wilson inversa nella maggior parte delle persone di età superiore ai 20 anni (Osborn 1982).

Sulla base del gradiente decrescente dell'usura dal primo al terzo molare, sono state create diverse classificazioni cronologiche per stimare l'età al momento della morte di individui appartenenti a popolazioni passate; occorre però prestare molta attenzione quando si considera il rapporto tra l'età del dente e l'usura, perché quest'ultima varia significativamente tra i diversi gruppi etnici a seconda delle abitudini alimentari e di preparazione del cibo, e questo specialmente dopo la prima 'rivoluzione alimentare',

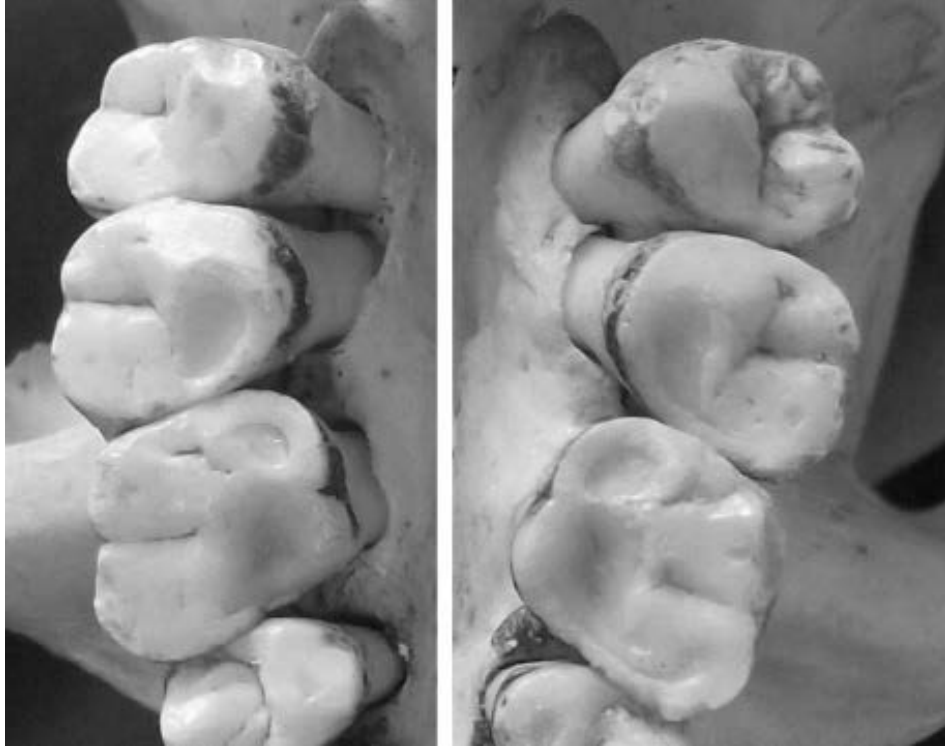


Figura 233. Progressione sul secondo e sul terzo molare del piano elicoidale da abrasione. Cranio 2985 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

verificatasi nel passaggio dall'alimentazione dei cacciatori-raccoglitori a quella degli agricoltori (Deter 2009); la valutazione di un piano elicoidale non può essere usata come indicatore tassonomico, perché numerose variabili contribuiscono alla sua esistenza (Fig. 234, 235).

Quindi l'usura modella le superfici occlusali adattandole e rendendole congruenti alla funzione, ma questo equilibrio reciproco tra forma e funzione non può però essere mantenuto indeterminatamente: così come è errato pensare che l'evoluzione sia proiettata costantemente verso un ideale migliorativo, altrettanto sbagliato è pensare che la funzione masticatoria determini negli elementi dentali un indefinito e progressivo affinamento morfologico.

Anche se l'usura che si verifica durante la normale masticazione stimola risposte biologiche da parte dei tessuti di sostegno che compensano la perdita di tessuto, come la riparativa formazione di dentina di reazione e l'obliterazione dei tubuli dentinali (Mrör 2001), la capacità di adattamento delle strutture presenta un limite oltre il quale l'usura che scolpisce funzionalmente la forma ne determina poi anche il collasso, portando sia forma che funzione verso lo sfacelo (Fig. 236).

L'usura trova nella dentina un substrato meno mineralizzato e resistente rispetto allo smalto e questo ne determina un'accelerazione con la scomparsa delle caratterizzazioni morfologiche della superficie occlusale, fino ad arrivare alla superficializzazione e all'apertura della camera pulpare (Fig. 237).

Una volta che l'usura occlusale espone la camera pulpare nel cavo orale i batteri infettano la polpa determinandone la necrosi (Fig. 238) e, dopo aver colonizzato le strutture endodontiche, passano nei tessuti di supporto causandone l'infezione. La contaminazione batterica una volta oltrepassato l'apice radicolare determina danni irreversibili al



Figura 234. Inversione della curva di Wilson. Cranio 3525 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

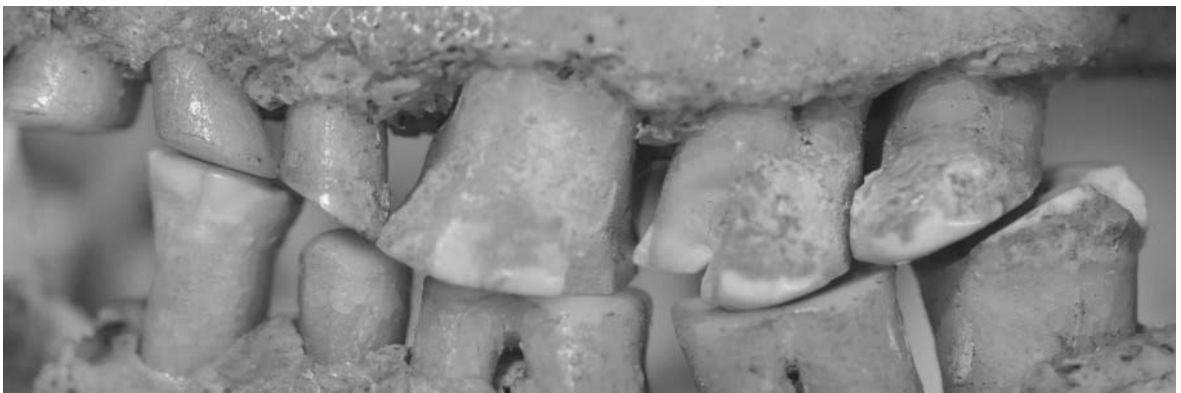


Figura 235. Inversione della curva di Wilson. Cranio 3525 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



parodonto dell'elemento dentale, danni che si possono estendere agli elementi contigui, propagando un'infezione che allo stato di natura può evolvere in una grave situazione patologica in grado di mettere l'individuo a rischio della vita.

Una volta che l'abrasione espone la camera pulpare (Fig. 239), il sistema endodontico diventa per i batteri la via di accesso per raggiungere i tessuti periapicali, infettandoli e provocandone la distruzione.

Con il progredire dell'usura viene gravemente e irreversibilmente danneggiata, oltre alla funzione masticatoria, la salute dell'intero organismo, determinando una situazione che compromette seriamente le possibilità di sopravvivenza dell'individuo (Fig. 240).

Nel considerare l'abrasione dei denti nel corso delle diverse epoche è importante ricordare che la durata della vita degli esseri umani nei secoli passati era molto più breve di oggi (Benoît, Granat 2010), e ancora all'inizio del Novecento la speranza di vita superava di pochissimo i 40 anni; i nostri corpi paleolitici, che si sono evoluti lentamente e progressivamente, spesso si adattano male o in modo inadeguato alle abitudini e alla tipologia della vita moderna (Lieberman 2014).

L'invecchiamento modifica ossa, muscoli, sistema nervoso, organi, denti; il corpo non è più agile e scattante e questo processo di invecchiamento si manifesta pienamente soltanto nella specie umana: gli animali muoiono prima perché con l'avanzare dell'età la riduzione delle loro prestazioni fisiche li pone in svantaggio competitivo nella lotta per la sopravvivenza. Per l'uomo la medicina, l'igiene di vita, il cibo e l'ambiente permettono un processo di invecchiamento quasi innaturale che mette l'individuo (e la società) nella condizione di dover affrontare situazioni patologiche individuali e di criticità sociale che in passato non avevano letteralmente il tempo di manifestarsi.

I denti sono un importante fattore di controllo della durata della vita dei mammiferi: quando i denti diventano inutilizzabili, l'animale è condannato alla morte per fame

Figura 236. Distruzione della struttura dentale determinata da una intensa usura abrasiva. Cranio 3215 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.





Figura 237. Distruzione della corona di un incisivo centrale inferiore con apertura della camera pulpare e conseguente colonizzazione batterica dell'endodonto.





Figura 238. Incisivo centrale inferiore, nel quale l'usura ha determinato l'esposizione della camera pulpare; la sezione mette in evidenza la struttura macroscopica dell'endodonto. A sinistra dente sezionato; a destra la stessa sezione con il contenuto endodontico colorato con rilevatore di placca batterica.



Figura 239. Esposizione della camera pulpare in denti distrutti dall'abrasione. Cranio 3126 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



o per altre condizioni legate alla difficoltà di cibarsi (Flower 1925; Popowics, Herring 2006; Ungar 2008). Quindi allo stato di natura possiamo pensare allo smalto come a un fattore di obsolescenza programmata: una volta esaurita la quantità di vita necessaria a consumare lo smalto, l'animale ha minori possibilità di sopravvivenza e deve cedere il posto a un altro individuo più adatto.

Estetica e funzione sono in stretta relazione con l'età dell'individuo: il lavoro dell'odontoiatra non dovrebbe rincorrere vanamente l'estetica dentale dei vent'anni, ma deve prima interpretare la struttura anatomo-funzionale del paziente in rapporto alla sua età. Dato che forma e funzione sono due facce di una stessa medaglia (Liem et al. 2011), sottolineare adesso l'importanza dell'estetica sembrerebbe un mero esercizio retorico; non si tratta infatti 'né di seppellire Cesare, né di tesserne l'elogio', perorando il primato di una rispetto all'altra: in un lavoro ricostruttivo la mancanza di una delle due rappresenta, a prescindere, un fallimento.

La dicotomia concettuale tra forma e funzione è antica, almeno quanto Aristotele, ed è ad oggi inutile e meschino discutere per il primato dell'una o dell'altra. La morfologia ci mostra chiaramente che gli organismi sono reti di interazione e integrazione, non catene lineari di causa ed effetto; il nostro compito è di integrarle allargandone i confini, non di separarle (Schwenk 2000).

Dobbiamo però essere consapevoli che il modello estetico sempre più dominante tende a imporre soluzioni passivamente accettate, se non desiderate, da buona parte della popolazione: suscita perplessità vedere esibiti nelle immagini pubblicitarie attempati signori e altrettanto attempate signore sfoggianti anacronistiche dentature giovanili, e che sembrano aver attraversato indenni i loro ultimi quarant'anni – magari con un ritratto che invecchia in soffitta al loro posto! Il perseguimento del risultato estetico deve essere sempre supportato dallo studio della sua funzione e viceversa: una ricostruzione della superficie occlusale funzionale ed equilibrata è necessaria per la sti-

Figura 240.  
L'infezione batterica oltrepassa il forame apicale passando dall'endodonto al parodonto e all'osso alveolare, realizzando un grave e irreversibile danno alla struttura e alla funzione masticatoria. Cranio 3126 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

ma, e il successo a lungo termine, dei trattamenti ortodontici, conservativi, implantari, protesici (Benazzi et al. 2011).

La mancata maturazione delle superfici occlusali è indicativa di una ipofunzione masticatoria, indotta da una dieta radicalmente mutata nell'ultimo secolo; l'introduzione di cibi diversi da quelli con i quali i nostri corpi paleolitici – come abbiamo visto – si sono evoluti lentamente e progressivamente (Lieberman 2014) ha determinato una riduzione degli stimoli di crescita delle basi ossee, che, rimanendo appunto iposviluppate, sono il *primum movens* di una serie di problemi gnatologici, ortodontici, parodontali, muscolari.

Gli individui con una forte muscolatura masticatoria presentano una maggiore omogeneità morfologica facciale, in contrasto con quelli che, con muscoli masticatori più deboli, mostrano una grande variabilità interindividuale: una ridotta masticazione accentua la variabilità fenotipica (Kiliaridis 1995), che rappresenta il tentativo di adattare l'apparato stomatognatico a un deficitario ambiente biomeccanico. Un sistema che si è evoluto per svilupparsi e maturare in seguito a intense sollecitazioni non può restare indenne da una brusca diminuzione dell'attività che lo ha contraddistinto nel suo percorso evolutivo.

## Il sistema stomatognatico nell'evoluzione umana: bipedismo ed encefalizzazione

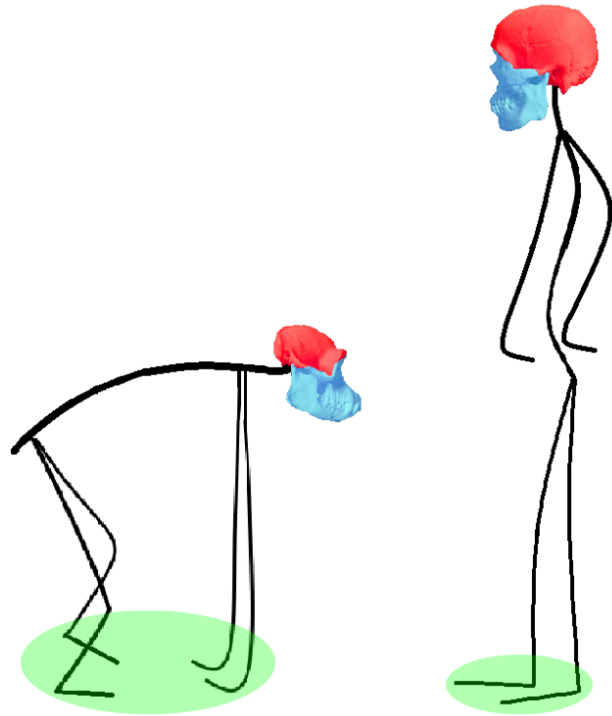
*Homo sapiens* mi fa specie.  
(Anonimo pratese sec. XXI)

Ancora oggi capita frequentemente di leggere o di sentire parlare di 'teoria dell'evoluzione', facendo precedere il termine teoria al concetto di evoluzione: questo poteva andar bene in età vittoriana, ma oggi suona decisamente inappropriato se non anacronistico. L'evoluzione è documentata come qualsiasi altro fenomeno scientifico, ben fondata come la nostra conoscenza della rivoluzione della Terra attorno al sole; in questo senso possiamo definire l'evoluzione un 'fatto' – la scienza non ha a che fare con certezze – e quindi 'fatto' va inteso come una proposizione con tali e tante conferme da rendere irrazionale la posizione di chi le negasse il suo provvisorio consenso (Gould 2002).

L'evoluzione dell'uomo presenta due caratteristiche di sviluppo uniche, delle quali il bipedismo cronologicamente è la prima; bipedismo non inteso però come deambulazione temporanea sugli arti posteriori, che è comune anche alle scimmie antropomorfe, ma come rinuncia definitiva a essere quadrupedi, rinuncia associata alla postura eretta. A questo enorme cambiamento evolutivo iniziato negli ominidi si sovrappose una progressiva encefalizzazione con la crescita di un enorme volume cerebrale e del suo contenitore osseo; queste due caratteristiche hanno marcato il nostro cammino evolutivo determinando l'intrecciarsi di numerosi e reciproci adattamenti, anche per quanto riguarda il sistema stomatognatico.

La porzione del cranio non deputata a contenere il cervello si è modificata anche seguendo questi cambiamenti di assetto posturale, collaborando a un nuovo equilibrio di una testa sempre più pesante, su di una colonna vertebrale sempre più esile e verticale, stabilizzata da una muscolatura cervicale sempre meno potente (Fig. 241). Il sistema stomatognatico in *Homo sapiens* ha delle peculiarità uniche perché unico è il bipedismo in postura eretta dell'uomo, e unica è la nostra encefalizzazione estrema e globulare.

Figura 241. Cambio di postura e di equilibrio cranico e corporeo tra le sagome di una scimmia antropomorfa e di un uomo. Rosso: neurocranio; celeste: splancnocranio. In verde le basi di appoggio quadrupede e bipede. Schema tratto liberamente da un disegno di Yoel Rak.



#### 4.1 Bipedismo

La storia della conquista da parte dell'uomo del bipedismo associato alla postura eretta è la storia di una serie di modificazioni che coinvolsero gli apparati di sostegno e di locomozione. Il bipedismo è un tipo di locomozione incredibilmente raro non solo nei mammiferi ma anche tra i primati attuali ed estinti (Manzi 2013); noi siamo l'unica specie vivente tra i mammiferi a muoversi così e un comportamento così insolito deriva una serie di caratteristiche anatomiche molto particolari e specializzate. Bipedismo e postura eretta sono strettamente interconnessi ma non del tutto interdipendenti, infatti la postura eretta può essere presente anche senza bipedismo; la possibilità di mantenere il tronco in qualche modo eretto è comune a molte specie di primati, come le scimmie antropomorfe che posseggono una stazione semieretta, detta clinograda, incurvata anteriormente.

L'evoluzione della postura eretta fu adottata progressivamente dai nostri progenitori dopo la separazione tra la linea evolutiva dell'uomo e quella dello scimpanzé, e solo l'uomo ha sviluppato la capacità di mantenere la stazione eretta adottando al contempo, come tipo obbligato di locomozione, il bipedismo. Nell'uomo il rachide e il bacino hanno dovuto adattarsi a un nuovo rapporto con la gravità, attraverso un ampliamento e una verticalizzazione del bacino e con la comparsa nel rachide delle caratteristiche curve sagittali, associate a profondi cambiamenti nei muscoli che sostengono la colonna vertebrale.

Sebbene tutti i membri del genere *Homo* siano stati esclusivamente bipedi, questa non è affatto una caratteristica esclusiva umana perché nel corso del tempo ci sono state numerose specie con un'ampia varietà di tipi di bipedismo: gli arcosauri, che usavano la coda come bilanciere, tutti gli uccelli moderni e anche le odierne scimmie antropomorfe; però la maggior parte delle specie bipedi, ad eccezione degli uccelli, adotta so-

lo occasionalmente questa posizione scomoda e faticosa e solo per brevi periodi e per brevi distanze, come gli scimpanzé che usano le braccia come contrappesi poiché non hanno curvature spinali e sono quindi in una posizione di squilibrio anteriore.

In *Homo sapiens* ci sono molti caratteri morfologici che sono unici nell'ordine dei primati, ma la postura eretta e l'andatura bipede sono tra i primi che apparvero nel nostro lignaggio; possiamo ipotizzare che il bipedismo degli ominidi si sia affermato quando eravamo ancora scimmie antropomorfe di foresta, intorno a 5-6 milioni di anni fa, e solo 3-4 milioni di anni fa questo tipo di deambulazione, oramai acquisita, tornò utile per i nuovi adattamenti nella savana aperta (Manzi 2013). Le prime prove sono rappresentate da quattro specie (*Ardipithecus kadabba*, *Ardipithecus ramidus*, *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*) i cui limitati resti fossili mostrano prove anatomiche dirette o indirette della postura eretta e dell'andatura bipede, che potrebbero anche essere state il risultato di un'evoluzione parallela a quella umana.

In altre parole la postura eretta e l'andatura bipede si sarebbero evolute più volte in modo indipendente in diverse linee alla base del cespuglio evolutivo umano, sempre in un contesto di ambiente forestale chiuso; questo sembra suggerire che queste due caratteristiche si siano evolute senza alcun legame con la vita nell'ambiente aperto della savana, ovvero sia non rappresentino, come si credeva fino a pochi anni fa, un unico adattamento in risposta all'occupazione da parte degli ominidi di questi territori aperti, occupazione che avvenne qualche milione di anni dopo. Quindi postura eretta e andatura bipede sarebbero un esempio di pre-adattamento, di una 'exaptation', ovvero sia di una struttura che si è evoluta in un certo contesto e con una certa funzione e che in tempi successivi è stata 'riutilizzata' per scopi diversi in un ambiente modificato (Moggi-Cecchi 2017).

I primi ominini bipedi non si elevarono su due zampe per liberare le mani ma probabilmente lo fecero per procurarsi il cibo in modo più efficiente e per ridurre la fatica di camminare. Il nostro adattamento alla camminata bipede ci consente di coprire maggiori distanze in modo più efficace e con un minor coinvolgimento, rispetto alle scimmie antropomorfe, dei muscoli della schiena, del bacino, dei glutei e delle cosce (Lieberman 2001): la camminata umana riduce circa del 75% il costo energetico della camminata quadrupede e bipede degli scimpanzé (Sockol, Raichlen, e Pontzer 2007).

I primi rappresentanti della linea evolutiva umana (*Ardipithecus ramidus*), pur vivendo ancora in ambienti di foresta, iniziarono a sviluppare metodi di locomozione bipede grazie anche all'estrema diversificazione del repertorio di locomozione dei primati; scimpanzé e gorilla acquisirono il *knuckle-walking* (caratteristico modo quadrupede di camminare nel quale gli arti anteriori tengono le dita in una posizione parzialmente flessa che porta il peso del corpo ad appoggiare a terra attraverso le nocche).

Postura eretta e andatura bipede furono le prime caratteristiche che contraddistinsero la specie umana: *Ardipithecus ramidus*, *Ardipithecus kadabba*, *Orrorin tugenensis* furono le prime forme che iniziarono a presentare queste caratteristiche posturali, e che potrebbero anche non essere in linea evolutiva diretta con noi ma rami secchi di linee evolutive divergenti.

I primi progenitori del genere umano si svilupparono nel continente africano quasi esclusivamente nella Great Rift Valley, un'area geografica che va dall'attuale Etiopia fino all'estremità meridionale del continente, una fascia di territorio oggi contraddistinta da rilievi montuosi, vallate, grandi laghi ed enormi distese di prateria intervallate da alberi, boscaglia e lembi residui di foreste a galleria lungo il corso dei fiumi. La particolare conformazione geologica di questo territorio, unita a cambiamenti ambientali che si intensificarono attorno a 6 milioni di anni fa, rese questa enorme frattura tettonica un ambiente diverso dalle altre zone situate nella stessa fascia latitudinale; a occidente si



trovavano, e ancora si trovano, le fitte foreste equatoriali mentre nella zona sud-orientale un progressivo inaridimento sostituì i residui lembi di foresta e boscaglia con la savana.

Come detto il bipedismo inizialmente si sviluppò quando eravamo ancora scimmie antropomorfe, grazie anche a un cambiamento climatico che diminuì le aree forestali in favore di territori più aperti; la frammentazione progressiva dell'uniforme manto forestale in aree sempre più piccole, isolate e circondate da un mare di alti steli di erba, costrinse i primi ominidi a sviluppare maggiormente questo particolare tipo di locomozione.

Gli australopitechi, un gruppo di primati che mostra una netta appartenenza al lignaggio umano, erano caratterizzati da un'andatura bipede definita 'facoltativa' per sottolineare che, oltre alla deambulazione sugli arti inferiori, veniva mantenuta la capacità di arrampicarsi sugli alberi (derivata da forme più antiche), in modo da garantire l'accesso a risorse alimentari come frutta e semi e avere un rifugio durante la notte. Questo variegato 'repertorio' di locomozione è stato probabilmente una risposta evolutiva in seguito ai graduali cambiamenti climatici responsabili della progressiva riduzione della copertura forestale.

Tra gli australopitechi il più antico è l'*Australopithecus anamensis*, dal quale è verosimile che abbia avuto origine *Australopithecus afarensis*, probabilmente tronco dell'albero filogenetico degli ominidi (Manzi 2013): di questa specie il reperto più famoso è lo scheletro parziale di un individuo di sesso femminile, meglio conosciuto con il soprannome di 'Lucy'. A proposito dell'iconografia dell'albero evolutivo, in una sua riflessione Darwin scrisse che questa non era la rappresentazione che lo soddisfaceva maggiormente, in quanto geometricamente i processi evolutivi appaiono più simili a un corallo, che ha una struttura meno simmetrica e si espande apparentemente in modo irregolare, ma che in realtà sviluppa i suoi rami con più vigore laddove ci siano maggiori possibilità di sopravvivenza.

La comparsa di forti fattori selettivi come ambienti più aperti con ridotta copertura arborea, portò le comunità di ominidi a risposte molto differenziate, come l'adattamento a diversi tipi di dieta: da un lato le cosiddette australopitecine 'robuste' rappresentate da forme con una marcata specializzazione dell'apparato masticatorio, dall'altro lato il lignaggio dei nostri primi antenati con la comparsa delle prime specie attribuite al genere *Homo*, caratterizzato dalla tendenza a un apparato masticatorio ridotto e all'aumento delle dimensioni del cervello, associata a elevate capacità manipolative.

Le australopitecine 'robuste' del genere *Paranthropus* erano caratterizzate dalla riduzione delle dimensioni dei denti anteriori (incisivi e canini) di contro a dimensioni aumentate di premolari e molari, associate a potenti muscoli masticatori e a uno sviluppo marcato delle inserzioni ossee dei suddetti muscoli – come documentato dall'esistenza di una cresta ossea sagittale sulla parte superiore del cranio. La specie più antica è *Paranthropus aethiopicus*, assieme poi al *Paranthropus boisei* e al *Paranthropus robustus*.

L'altro lignaggio comprende le specie più antiche convenzionalmente attribuite al genere *Homo*: *Homo habilis* e *Homo rudolfensis*, nei quali si può osservare un marcato aumento della capacità cranica assoluta insieme a una tendenza verso la riduzione delle dimensioni dei denti. L'aumento delle dimensioni medie del cervello rispetto alle specie più vecchie (*Australopithecus africanus* e *Australopithecus afarensis*) è uno degli elementi per i quali questi fossili sono stati attribuiti al genere *Homo*. Tuttavia, va sottolineato che la limitata evidenza di resti postcranici per *Homo habilis* sembra suggerire una struttura e una proporzione di arti superiori e inferiori non dissimili da quelle delle australopitecine; questo e altri fattori hanno portato alcuni autori a includere *Homo habilis* e *Homo rudolfensis* nel genere *Australopithecus*.



Mentre l'appartenenza al genere *Homo* non è universalmente riconosciuta per *Homo habilis* e *Homo rudolfensis*, non vi è dubbio invece che la specie *H. erectus* e i relativi taxa (come *Homo ergaster* e i fossili di Dmanisi) appartengano al genere *Homo*. Il nome specifico *Homo erectus* si riferisce a un grande corpo di fossili trovati in Africa e in Asia con un notevole grado di variazione morfologica, al punto che diversi autori descrivono le forme africane come appartenenti a *H. ergaster*, mentre il nome *H. erectus* è riservato alle forme asiatiche; i due insieme sono anche indicati come *Homo erectus sensu lato* e possono essere ragionevolmente considerati come il risultato della variazione geografica di una specie che, subito dopo la sua origine, si è dispersa dall'Africa all'Asia in un periodo di tempo relativamente breve. In *Homo erectus* le dimensioni del cervello e le dimensioni del corpo sono più grandi che in *Homo habilis* e la forma del corpo suggerisce che il suo modo di locomozione era esclusivamente bipede (bipedismo obbligato), in contrasto con ciò che oggi è noto per *Homo habilis*.

Le prove attuali suggeriscono che l'Asia era abitata quasi esclusivamente da *H. erectus*, più una specie endemica sull'isola di Flores (*Homo floresiensis*), mentre in Europa è stata documentata la presenza della specie *Homo antecessor* nel sito della grotta di Gran Dolina in Spagna; la specie è ora considerata correlata al comune antenato dei Neanderthal e degli umani moderni. Le ricche testimonianze dell'evidenza fossile europea sono generalmente raccolte sotto il nome specifico di *Homo heidelbergensis*, con caratteristiche morfologiche principalmente craniche che possono essere trovate anche nei successivi Neanderthal. Il quadro composito dei fossili europei e africani fornisce le basi per diverse interpretazioni: da alcuni studiosi vengono considerati tutti parte di *Homo heidelbergensis*, attribuendo le differenze esistenti alla variazione geografica; mentre altri vi riconoscono due specie distinte, *Homo heidelbergensis* in Europa e *Homo rhodesiensis* in Africa; ma in entrambi i modelli interpretativi è riconosciuto che la forma europea ha dato origine a *Homo neanderthalensis*, mentre quella africana ha dato origine a *Homo sapiens*.

In ogni caso, indipendentemente dall'interpretazione tassonomica, la diversità delle specie umane è indiscutibile, rendendo palesemente insostenibile il vecchio modello di un singolo lignaggio umano continuo che infine arriva a *Homo sapiens*. Il quadro emergente dell'evoluzione umana è quello di un processo complesso, lontano da un modello lineare in cui le specie più vecchie si sono evolute in altre con una singola discendenza, da *Australopithecus* a *Homo sapiens*. La diversità degli ominidi, in qualsiasi epoca, è sempre stata elevata, e la maggior parte di queste specie non sono direttamente correlate all'origine dell'uomo moderno, ma semplicemente dei 'vicoli ciechi' evolutivi. Anche le recenti fasi dell'evoluzione all'interno del genere *Homo* stanno emergendo come caratterizzate da un modello evolutivo incredibilmente complesso, con ripetuti eventi di diffusione, ibridazione, competizione, estinzione di diverse specie umane. Quello che è certo (almeno fino a oggi) è che alla fine del Pleistocene *Homo sapiens* era l'unica specie umana rimasta sulla Terra (Moggi-Cecchi 2017).

Questa transizione progressiva da un ambiente di foresta a quello della savana portò i primi rappresentanti della nostra linea evolutiva (es. *Ardipithecus ramidus*) ad adottare una forma di bipedismo facoltativo che con tutta probabilità fu poi accolto dai primi ominidi (le australopithecine e i loro precursori) come una tecnica di locomozione stabile, ma ancora alternativa, per potersi spostare con maggior sicurezza attraverso gli spazi sempre più aperti di savana che separavano i residui lembi di foresta; questa forma di bipedismo non obbligato si aggiungeva se necessario alla locomozione arboricola. Solo con il genere *Homo* il bipedismo diverrà l'unica modalità locomotoria a nostra disposizione, nelle sue varie applicazioni: passo, corsa e salto (Manzi 2013).

Anche l'adattamento alimentare delle diverse specie di australopithecine a un territorio costituito sempre più da praterie con rari arbusti e vegetali, ove si potevano reperire radici, semi secchi e frutti fibrosi, richiedeva uno sforzo masticatorio maggiore per il loro consumo: si determinarono significative modificazioni anche nella dentatura che si adeguò perché ci si potesse cibare di alimenti più resistenti e coriacei (Di Vincenzo, Manzi 2013): lo smalto aumentò di spessore e il volume degli incisivi e dei canini diminuì, mentre quello dei denti posteriori (i premolari e i molari) si espanse notevolmente, specialmente nel genere *Paranthropus*.

La stabilità e l'ergonomia del bipedismo umano che permette di trasportare carichi o di correre, è permessa anche da una linea visiva orizzontale e salda, essenziale per una corretta stabilizzazione dei canali semicircolari e per un buon equilibrio. La forma curvilinea della colonna vertebrale nell'uomo permette sia di scaricare più efficacemente la forza-peso (Manzi 2013), sia di compensare le necessarie rotazioni e controrotazioni di bacino e spalle durante il passo: le curve vertebrali, agendo come delle molle pre-compresse, durante la camminata tendono, con movimenti rotatori contrapposti dei diversi segmenti del rachide, a diminuire le oscillazioni alle quali andrebbe incontro il sistema visivo e vestibolare.

Infine in posizione eretta i fianchi e le ginocchia formano una linea retta con un osso femorale lungo e verticale, una troclea cava per garantire la stabilizzazione della rotula durante la deambulazione, e una estremità prossimale della tibia allargata; il piede, non più prensile, serve a spingere il corpo, con i suoi archi plantari che aiutano sia ad assorbire gli urti durante la camminata sia a fornire un ulteriore impulso propulsivo.

Il bacino, che può essere considerato 'la prima vertebra pelvica', è una struttura essenziale all'interno dell'apparato motorio umano per la sua funzione di sostenere il tronco e la colonna vertebrale; ma per tale compito è necessario un bacino piccolo rigido e solido, caratteri che però ostacolano il passaggio del feto durante il parto. Di fronte a queste esigenze contrastanti, il bacino nell'uomo è diventato meno verticale e più ampio, con ali iliache allargate per consentire l'inserimento di muscoli glutei più forti e in grado di sviluppare un efficace effetto leva, in modo da garantire la stabilizzazione laterale durante la deambulazione e mantenere il bacino in posizione verticale (Le Huec et al. 2011) (Fig. 242).

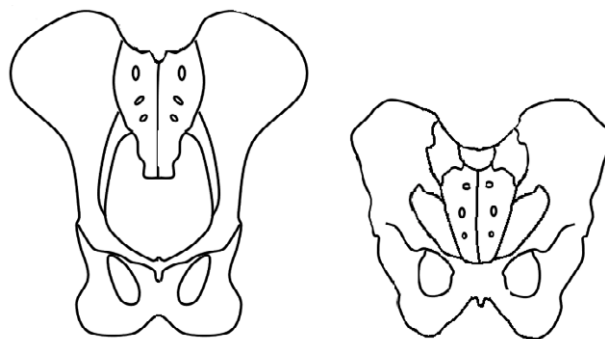


Figura 242. Diversa forma del bacino in scimpanzé (sinistra) e *Homo sapiens* (destra). I bacini sono raffigurati proporzionalmente a una uguale altezza tra *Homo* e scimpanzé.

Mentre le numerose variazioni e specializzazioni dei denti possono essere esempi di come la selezione abbia modificato strutture anatomiche che pur avendo origine e configurazione simili assolvono in modo diverso allo stesso compito, la colonna vertebrale è uno degli esempi più chiari di struttura vincolata da fattori funzionali che limi-

tano variazioni morfologiche, in modo da evitare che forti cambiamenti nella struttura globale possano causare gravi alterazioni della funzione originaria.

La modularità di una struttura favorisce l'indipendenza dei singoli settori appartenenti a diverse regioni di sviluppo, moduli che sono diversamente integrati e legati funzionalmente gli uni rispetto agli altri, e anche capaci di evolversi in modo relativamente indipendente: cosa che ha consentito traiettorie evolutive diverse (Arlegi, Gómez-Robles, e Gómez-Olivencia 2018).

Gli adattamenti dello scheletro sia cranico che post-cranico al bipedismo in postura eretta sono stati numerosi, ma conviene soffermarsi sulle modificazioni che interessarono la colonna vertebrale, che come asse portante della struttura scheletrica, accrebbe sostanzialmente la sua flessibilità sia con l'aumento del numero delle vertebre lombari, con la creazione di curve che assecondavano il movimento della camminata, sia con mutamenti strutturali dei corpi vertebrali e dei loro processi, che si modificarono in relazione alla nuova dinamica muscolare.

Lo sviluppo della vita terrestre dipese dallo sviluppo delle pinne in arti, che consentì di supportare il peso dell'animale in un ambiente a maggior gravità, permettendone al contempo lo spostamento (Hogervorst 2009); quando i vertebrati uscirono dall'acqua sostenere il peso del corpo e del cranio divenne un problema importante, e la colonna vertebrale dovette resistere non più alla compressione esercitata dall'ambiente liquido, ma alla trazione esercitata dalla gravità (Liem et al. 2001). Gli arti negli anfibi e nei primi rettili diventarono progressivamente più grandi e più forti, ma ancora flessi e posti lateralmente come le pinne dei pesci; questa disposizione però è energeticamente molto dispendiosa per riuscire a camminare sulla terraferma, tenuto conto che la posizione laterale degli arti rispetto al corpo costringe a uno sforzo muscolare continuo per evitare che il tronco si pieghi toccando il terreno (Fig. 243).

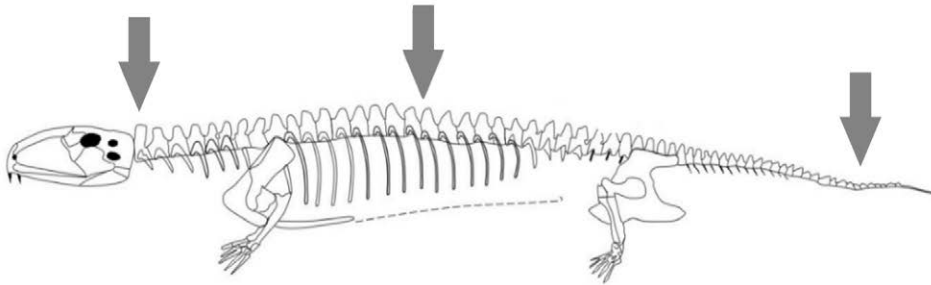


Figura 243. Negli anfibi e nei primi rettili anche la colonna vertebrale dovette essere sostenuta da una muscolatura in grado di contrastare la forza di gravità.

La colonna vertebrale è una caratteristica distintiva dei vertebrati: facilita la locomozione tramite flessione laterale in molti pesci, anfibi e rettili, e attraverso la flessione sagittale (flessione ed estensione) in molti mammiferi (Williams et al. 2016). Per muoversi agevolmente sulla terraferma la locomozione deve ridurre al minimo gli spostamenti non necessari del corpo: l'intera massa corporea può essere rappresentata da un punto nel quale possiamo immaginare insistere la forza di gravità, e per mantenere l'equilibrio i quadrupedi devono proiettare il loro centro di massa all'interno del poligono delimitato dalle loro zampe sul terreno.

Negli anfibi e nei primi rettilomorfi gli arti servivano più a spingere il corpo che non a sostenerlo, sollevandolo prima dal suolo e poi proiettandolo in avanti, con la colonna vertebrale che doveva (e deve) resistere sia alla flessione verticale esercitata dalla gravità sia ai movimenti orizzontali che vengono utilizzati per la locomozione: la flessibilità laterale della colonna vertebrale crea un movimento ondulatorio del tronco che rappresenta una vestigia dinamica del tipo di propulsione degli antenati pesci (Fig. 244).

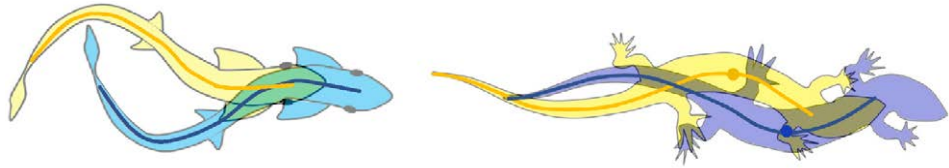
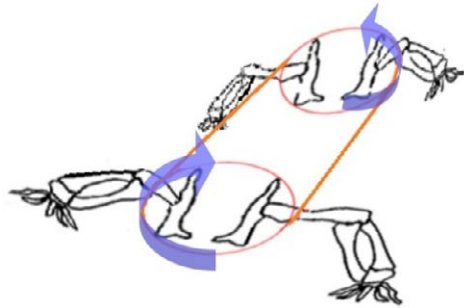


Figura 244. Spostamento con movimento ondulatorio della colonna vertebrale (linee colorate) sul piano orizzontale, caratteristico prima dei pesci e poi degli anfibi e dei rettili. Si noti negli anfibi/rettili l'oscillazione orizzontale del baricentro del corpo (cerchi colorati) durante la deambulazione.

Durante questi movimenti di appoggio alternato degli arti anteriori e posteriori la forza di gravità tende a far ruotare il tronco in direzioni opposte (Liem et al. 2001) (Fig. 245). Questo tipo di locomozione non solo è inefficiente dal punto di vista energetico ma è anche di ostacolo alla respirazione, perché flettendo lateralmente il tronco si comprime alternativamente un polmone, deviando così l'aria viziata nell'altro e diminuendo l'efficienza respiratoria.

Figura 245. Torsione del tronco durante la deambulazione di un vertebrato terrestre pre-mammifero: l'alternanza del lato di appoggio crea una torsione della colonna vertebrale sul piano coronale.



La transizione dall'acqua alla terraferma si realizzò gradualmente in modo che la deambulazione fu inizialmente complementare al nuoto senza però sostituirlo totalmente; la colonna vertebrale si irrobustì progressivamente, divenendo una trave di sostegno che trasferiva il peso del corpo agli arti. Non si rese più necessario che testa e tronco costituissero un insieme unico come nei pesci, dato che l'aria rappresentava per il movimento un mezzo molto meno denso dell'acqua: durante l'esplorazione dell'ambiente circostante e durante l'alimentazione, la testa dei vertebrati terrestri divenne più indipendente e libera di muoversi rispetto al tronco, grazie alla specializzazione della porzione craniale della colonna vertebrale. Nella zona cefalica della colonna vertebrale degli anfibi si differenziò una sola vertebra cervicale, l'atlante, che conferì alla testa la possibilità, anche se limitata, di muoversi rispetto al tronco.

I primi rettili si evolsero dagli anfibi circa 350 milioni di anni fa e, conseguentemente a una mobilità sempre più intensa e a una maggiore penetrazione nell'ambiente terrestre, si strutturò una colonna vertebrale sempre più robusta. Si accentuò la sua differenziazione modulare in regioni e a livello cervicale aumentò il numero delle vertebre, consentendo alla testa di muoversi in numerose direzioni. L'articolazione cranio-vertebrale si sviluppò ulteriormente rappresentando di fatto la modificazione di un'articolazione intervertebrale e successivamente all'atlante si modificò anche la seconda vertebra, l'epistrofeo: le prime due vertebre cervicali costituirono uno snodo universale che conferì alla testa una eccezionale capacità di movimento.

Questo percorso di specializzazione raggiunge il massimo grado nei mammiferi, mentre le restanti vertebre cervicali rimasero meno caratterizzate morfologicamente (Liem et al. 2001). I mammiferi iniziarono a evolversi dai rettili circa 250 milioni di anni fa e in questa classe di vertebrati lo scheletro assile divenne particolarmente robusto e flessibile, in grado di scaricare efficacemente il peso sugli arti e di consentire ampi movimenti della testa; gli arti si spostarono al di sotto del corpo, disponendosi perpendicolarmente alla colonna vertebrale in modo da migliorare la stabilità dell'appoggio quadrupede (Fig. 246).

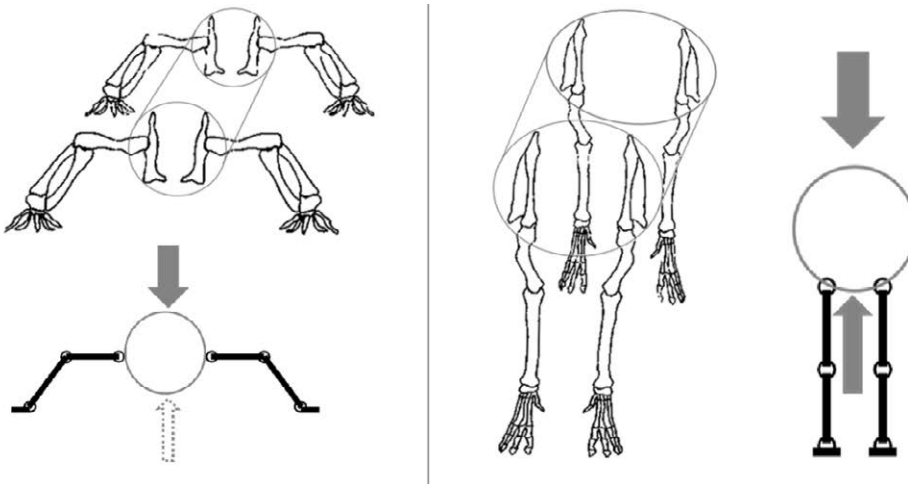


Figura 246. Cambiamento dell'emergenza degli arti dal tronco: da una posizione laterale nel corpo dei rettili (sinistra), a una sottostante al corpo nei mammiferi (destra). La forza di gravità, che agisce sul tronco, nei mammiferi viene contrastata molto più efficacemente.

Nei mammiferi quadrupedi l'asse del rachide rimase comunque parallelo al terreno, in una postura sostenuta contro la forza di gravità dalla potente muscolatura paravertebrale (Fig. 247).

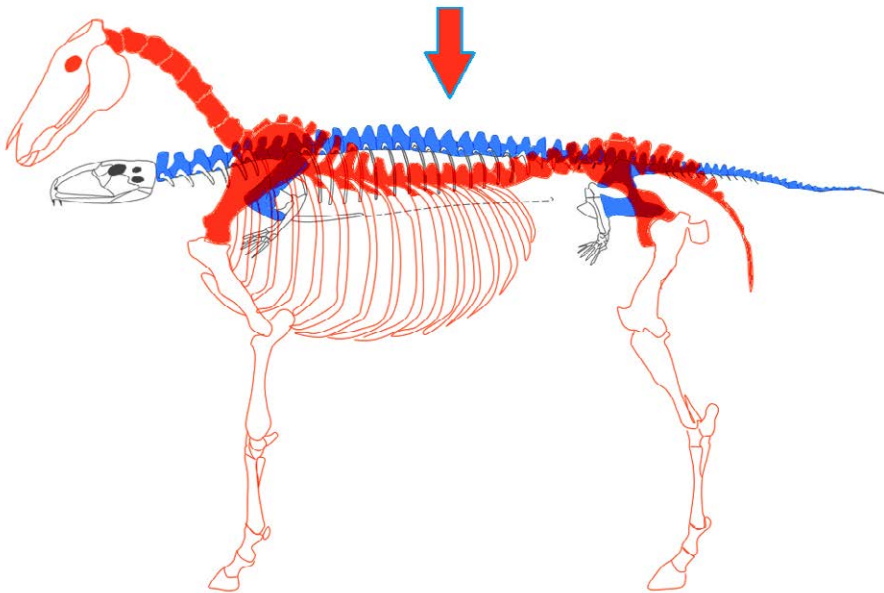


Figura 247. Sovrapposizione dello scheletro di un mammifero (in rosso) e di un anfibio (in blu): anche se la disposizione degli arti nei mammiferi passa al di sotto del corpo, la colonna vertebrale rimane comunque perpendicolare alla linea gravitaria e dipende da una potente muscolatura paravertebrale per sostenere una corretta postura.

Si mantenne quindi una postura pronograda (ovverosia con l'asse principale del corpo parallelo al terreno), anche se nei mammiferi la diversa emergenza degli arti dal corpo, oltre a un diverso e decisamente più efficace sostegno statico, permise dinamiche di movimento energeticamente migliori: ad esempio durante il movimento veloce la colonna vertebrale è in grado di curvarsi anche sul piano sagittale, con un baricentro che, alzandosi e abbassandosi, rimane sempre rispetto alla linea gravitaria in corrispondenza dell'asse corporeo (Fig. 248). Queste variazioni comportarono anche un importante cambiamento dell'apparato muscolare, che, aumentando la sua potenza, divenne in grado di sostenere la colonna vertebrale in generale e il tratto cervicale in particolare.

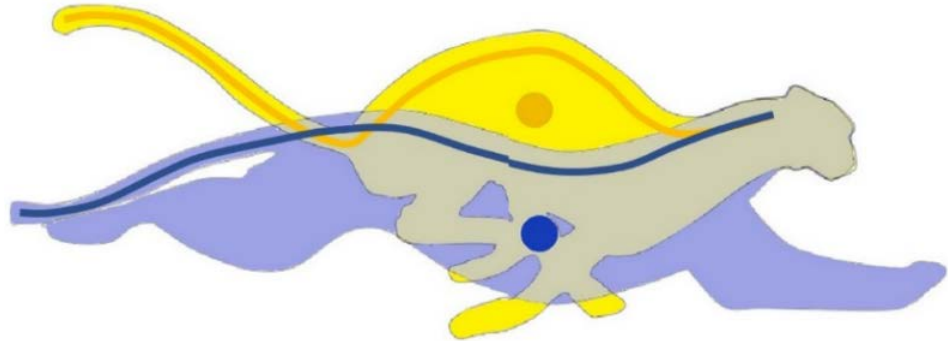


Figura 248. Corsa di un ghepardo con il movimento della colonna vertebrale sul piano verticale. Si noti l'oscillazione verticale della colonna vertebrale (linee colorate) e del baricentro del corpo (cerchi colorati) durante la deambulazione. Disegno liberamente tratto da "Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective", Liem 2014.

Tutti i mammiferi, tranne poche eccezioni, hanno sette vertebre cervicali indipendentemente dalla lunghezza del collo: ad esempio nelle giraffe il collo è comunque costituito da sole sette vertebre decisamente allungate, ad eccezione di atlante ed epistrofeo. Nei cetacei invece le vertebre cervicali hanno un'altezza ridotta e possono addirittura fondersi, in risposta al ritorno in un ambiente acquatico.

Nei mammiferi si sviluppò anche l'odontoide, una protuberanza dell'epistrofeo che, inglobando una piccola porzione dell'atlante, si inserisce nel canale vertebrale di C1 e agisce come perno per i movimenti di rotazione della testa. Nella restante parte della colonna le vertebre si differenziarono morfologicamente distinguendo una regione toracica e una lombare (Liem et al. 2001).

Nei quadrupedi, in posizione di riposo, i movimenti attivi consentiti all'articolazione atlanto-occipitale sono principalmente di estensione (la flessione è un movimento passivo assistito dalla gravità), e di conseguenza la muscolatura cervicale posteriore è marcatamente forte in questi animali anche solo per sostenere la testa in aggetto rispetto al tronco.

Nell'uomo l'intera colonna vertebrale si verticalizza, con delle curvature meno pronunciate rispetto ai quadrupedi, e la testa che si posiziona direttamente sopra la colonna cervicale, sostenendone quasi passivamente il peso: questi fattori fanno sì che la muscolatura della nuca e del collo si sia significativamente ridotta (Goel et al. 2011).

La testa dei mammiferi è sollevata dalle vertebre cervicali che formano un arco, sostenuto dai muscoli cervicali dorsali, dai legamenti, e dai processi spinosi delle vertebre; questi ultimi formano dei bracci di leva per trasmettere le forze muscolari che, opponendosi alla forza di gravità, sostengono la testa. I processi spinosi delle vertebre toraciche anteriori e cervicali sono quasi perpendicolari, o inclinati leggermente



all'indietro, rispetto alla linea d'azione dei muscoli che si inseriscono su di loro; la loro inclinazione e lunghezza è in relazione alla forza della muscolatura che su di essi si inserisce: a un aumento della loro lunghezza corrisponde un aumento del braccio di leva e del vantaggio meccanico.

Tra i mammiferi moderni le variazioni strutturali della colonna vertebrale corrispondono strettamente a diversi comportamenti posturali (Sanders 1998), e nei quadrupedi di questa classe anche la regione cervicale è molto sollecitata dalla forza di gravità. La testa è coinvolta in un sistema equilibratore che ne ottimizza il sostegno, detto 'bilanciere cervico-cefalico', perfettamente adattato ai diversi tipi di locomozione e alle abitudini delle diverse specie, che riesce ad adeguare il centro di gravità all'esecuzione dei diversi movimenti e alle diverse posizioni mantenute dall'animale (Liem et al. 2001).

Le vertebre sono collegate tra di loro da robusti legamenti longitudinali che si estendono lungo le superfici dorsali e lungo le estremità dei processi spinosi. I muscoli epiassiali collegano tra di loro le coppie di vertebre (interspinali), o si estendono per diversi segmenti vertebrali, costituendo un complesso solido e al contempo flessibile. L'asse vertebrale, anche se non corrisponde a un sistema di sostegno statico, ricorda in un certo senso un ponte. I muscoli e i legamenti che sostengono il collo e la schiena dei mammiferi quadrupedi possono essere comparati biomeccanicamente a degli stralli, dei tiranti inclinati che partono dalla sommità di un sostegno, sorreggendo l'elemento in modo da evitarne il pericolo di cedimento (Fig. 249).

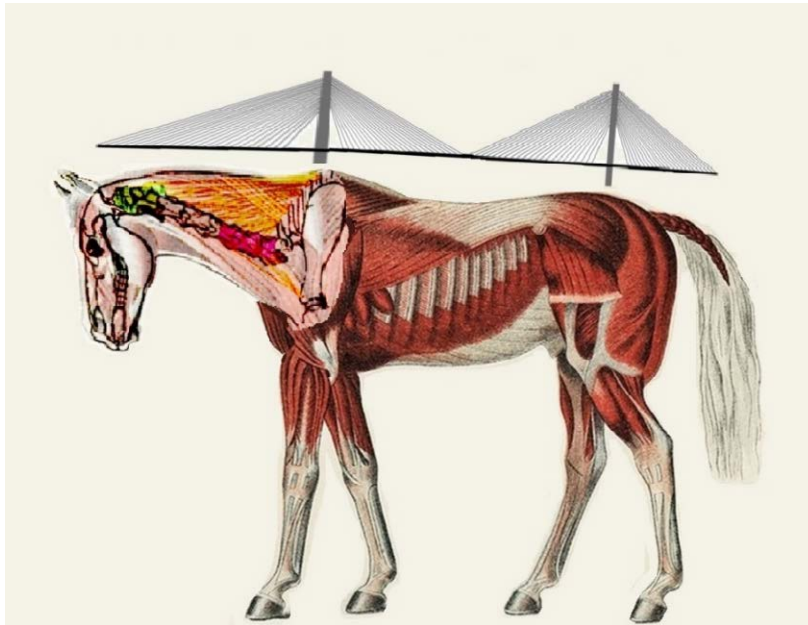


Figura 249. Struttura ossea, muscolare e legamentosa cervicale di un cavallo; in arancione i fasci del legamento cervicale. In alto la struttura di un ponte strallato, con l'impalcato in sospensione, retto da una serie di tiranti (stralli) fissati a piloni di sostegno.

Nei mammiferi quadrupedi con teste pesanti, che devono abbassare la testa per brucare, si trovano vertebre cervicali e toraciche anteriori con processi particolarmente lunghi e legamenti nucali particolarmente robusti, che vengono messi in trazione dal peso della testa quando questa viene abbassata; l'energia elastica immagazzinata viene rilasciata quando la testa si risollewa, contribuendo all'azione muscolare. Lo sforzo maggiore di queste strutture muscolo-legamentose si realizza principalmente lungo il piano sagittale, e, come un'asse di legno che sotto una pressione monodirezionale resiste

meglio se posta di taglio, così i processi spinosi e trasversi assumono una forma di lama, aumentando su questo piano la larghezza e con essa la loro resistenza (Liem et al. 2001).

Associata a una struttura vertebrale cervicale e toracica adattata a sostenere il peso della testa e del collo, si sviluppò una potente struttura muscolare e legamentosa che permetteva di eseguire facilmente ampi movimenti di flessione-estensione, di inclinazione laterale e di circonduzione; nei mammiferi l'ampia rotazione del collo si effettua essenzialmente nel rapporto tra atlante ed epistrofeo, relazione che rimarrà nei primati e, come vedremo più avanti, anche nell'uomo; ovviamente, data la postura pronograda, nei quadrupedi la colonna vertebrale non funge da appoggio per la testa come succede nell'uomo, ma si comporta come una travata in estensione che sporge oltre gli arti anteriori. Il legamento cervicale è molto importante per aiutare in modo passivo i muscoli cervicali dorsali a sostenere il peso della testa e del collo; la struttura cervicale dei mammiferi quadrupedi si può rappresentare come un 'arco da tiro' che si tende e si detende assecondando i movimenti della testa (Liem et al. 2001). Il carico della testa induce un momento di flessione permanente sul collo a cui si oppongono i potenti muscoli nucali e i legamenti; la parte inferiore del collo è biomeccanicamente collegata all'arto anteriore attraverso uno schema che si traduce in una modularità funzionale tripartita del collo (Fig. 250).

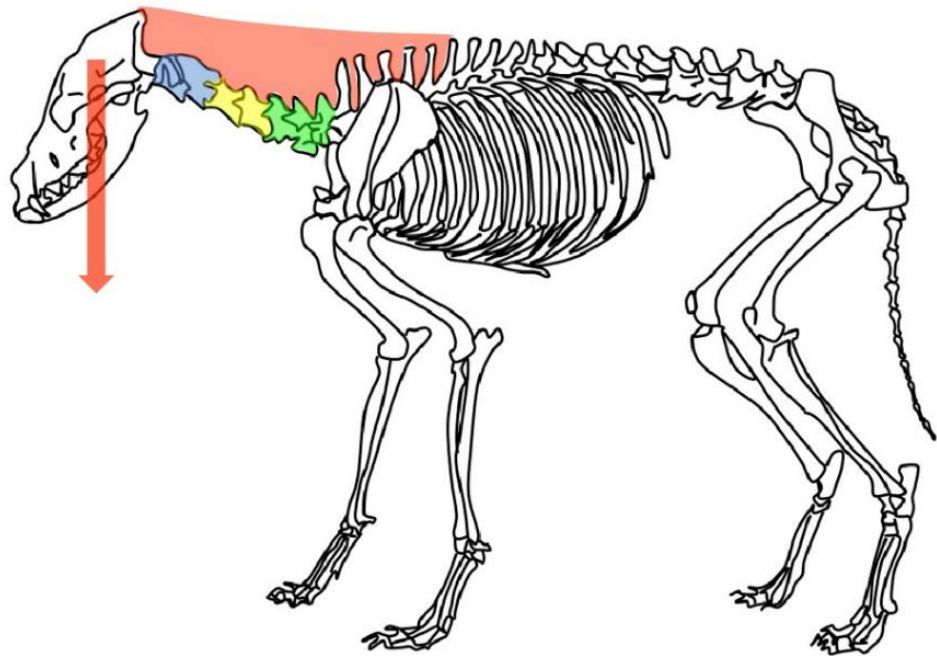


Figura 250. Peso della testa che si ripercuote sulla colonna vertebrale cervicale e sul suo apparato muscolo-tendineo.

Nei mammiferi si possono però avere adattamenti interspecifici delle vertebre cervicali; ad esempio la variazione della lunghezza del rachide cervicale nel suo insieme è una delle principali fonti di disparità interspecifica nella struttura del collo, ma il numero e le proporzioni tra le vertebre rimangono uniformi: il modo in cui i mammiferi raggiungono un collo molto lungo o molto corto è fondamentalmente diverso da quello degli altri amnioti, nei quali la disparità del collo si ottiene dalla variazione del numero delle vertebre (Arnold 2020).

I primati che si separarono dagli altri mammiferi circa 65 milioni di anni fa erano quadrupedi muniti di coda, prolungamento della colonna vertebrale che le scimmie



odierne hanno mantenuto, a eccezione di quelle antropomorfe; l'architettura generale del loro corpo era ed è abbastanza simile a quella dei canidi, con una postura pronograda che caratterizza le scimmie non antropomorfe.

La potente struttura muscolo-legamentosa cervicale dei pronogradi segue uno schema costante perché costante è il problema biomeccanico del sostegno della testa: nella posizione quadrupede la gravità, che agisce sulla testa in oggetto e orientata orizzontalmente, produce una maggiore attivazione e una risposta collettiva dei muscoli nucali. Studi elettromiografici sui muscoli nucali del macaco hanno osservato un'attività muscolare trascurabile durante le posizioni di riposo in postura eretta con un collo orientato verticalmente, mentre si è evidenziata un'attivazione muscolare significativamente maggiore nella posizione quadrupede (Corneil et al. 2001; Choi 2003). Nei primati non antropomorfi, nonostante l'estrema variabilità morfologica tra le specie, rimane invariato lo schema di connessione cranio-vertebrale (sette vertebre cervicali con atlante ed epistrofeo specializzati nei movimenti di rotazione e flessione-estensione) e il posizionamento posteriore del forame magno (Fig. 251).

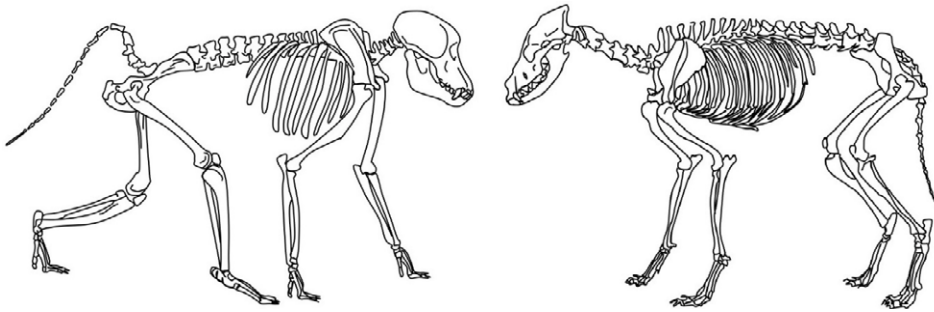


Figura 251. A sinistra: scheletro di babbuino (*Papio anubis*). A destra: scheletro di lupo (*Canis lupus*). La struttura scheletrica nei primati non antropomorfi rimane sostanzialmente invariata rispetto allo schema quadrupede dei mammiferi, con una colonna vertebrale parallela al terreno e la testa tenuta sospesa in estensione anteriore dalla potente muscolatura cervicale.

Il livello estremamente basso di variazione interspecifica quanto a numero di vertebre cervicali dei mammiferi ha lasciato perplessi i biologi per più di un secolo e mezzo: negli uccelli, nei rettili e negli anfibi questo numero varia considerevolmente, e in altre regioni vertebrali anche nei mammiferi il numero delle vertebre è variabile; la regione cervicale della colonna vertebrale sembra essere un vincolo evolutivo che si oppone a eventuali variazioni. Il numero di vertebre cervicali è determinato durante lo stadio iniziale dell'organogenesi e fortemente conservato nei mammiferi, perché evidentemente al variare del numero delle vertebre cervicali si associano gravi ripercussioni per la sopravvivenza dell'individuo (Galis 2005).

Le scimmie antropomorfe si differenziarono dagli altri primati circa 20 milioni di anni fa, modificando l'atteggiamento corporeo che passò da pronogrado, con la colonna vertebrale sostanzialmente parallela al terreno, a clinogrado, con la colonna che pur tendendo a verticalizzarsi non raggiunse stabilmente la postura eretta; gli arti posteriori rimasero flessi mentre quelli anteriori, particolarmente lunghi, determinarono in scimpanzé e gorilla il caratteristico appoggio al suolo con le nocche delle mani (Fig. 252) e la peculiare camminata detta *knuckle-walking*, già vista in precedenza.

Nonostante la postura clinograda l'assetto scheletrico del rachide cervicale sostanzialmente non si differenzia poi molto da quello quadrupede (Fig. 253); anche i muscoli

del collo permangono molto robusti e sviluppati, dovendo continuare a contrastare la forza di gravità sostenendo la testa 'in aggetto' rispetto alla colonna vertebrale.

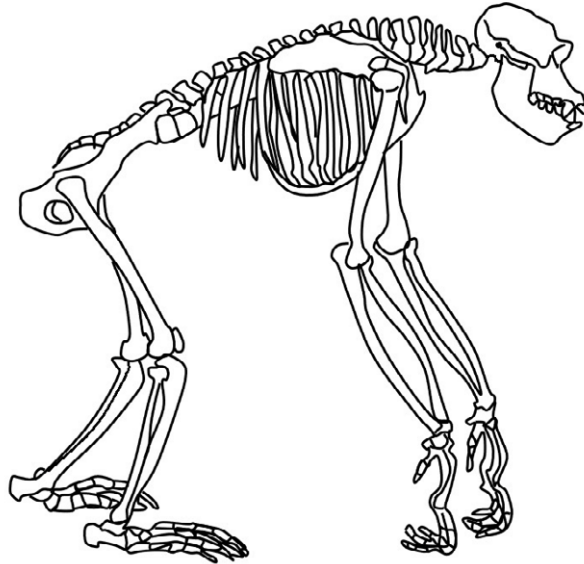


Figura 252. Scheletro di scimpanzé (*Pan troglodytes*) in postura clinograda e appoggio sulle nocche. Si noti la caratteristica deambulazione quadrupede con appoggio degli arti anteriori sulle dita parzialmente flesse, denominata *knuckle-walking*.

Nel bipedismo in postura eretta invece, l'assetto cranio-cervicale muta radicalmente e la muscolatura cervicale gioca un ruolo più di regolazione che di sostegno del cranio sulla colonna vertebrale (Fig. 254).

La colonna vertebrale di gorilla, scimpanzé, bonobo e oranghi è particolarmente rigida, mentre nell'uomo la parte bassa della schiena è più mobile, adattata alla lordosi in postura completamente eretta, entrambe caratteristiche richieste per il bipedismo (Williams 2016). Rispetto all'uomo le scimmie antropomorfe presentano la gabbia toracica più vicina al bacino, con una colonna lombare più corta: il numero delle vertebre lombari nelle scimmie africane esistenti varia da tre a quattro, in confronto alle cinque presenti nell'uomo, che ha allungato la sua colonna lombare nel corso della sua transizione verso il bipedismo (Fig. 255).

Poiché sia gli scimpanzé (*Pan troglodytes*) che i gorilla (*Gorilla gorilla*) posseggono le stesse distribuzioni vertebrali a livello toracico, lombare e sacrale, è stato ipotizzato che l'ultimo antenato comune (last common ancestor, LCA) tra scimmie e uomo possedesse una parte bassa della colonna vertebrale altrettanto corta. Recenti studi invece suggeriscono che l'LCA avesse una colonna lombare lunga, con almeno sei vertebre lombari, e che le brevi colonne lombari di tutte e tre le scimmie africane si siano evolute in parallelo, indipendentemente e solo dopo la separazione dall'uomo, ereditandole da un antenato che possedeva solo tre o quattro vertebre lombari. Già nelle prime australopithecine, come nei primi rappresentanti del genere *Homo* e negli esseri umani moderni, il tratto lombare si presentava allungato e costituito da cinque vertebre (McCollum et al. 2010).

Nelle scimmie antropomorfe la parte bassa della schiena tipicamente rigida e poco mobile impedisce qualsiasi lordosi lombare, principale motivo della loro sgraziata (almeno all'occhio umano) andatura bipede con anca e ginocchio piegati



Figura 253. Scimpanzé (*Pan troglodytes*) in knuckle-walking. Disegno di Marco Boggioni.

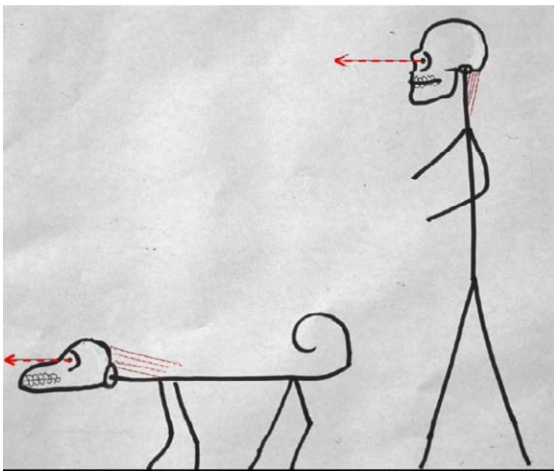
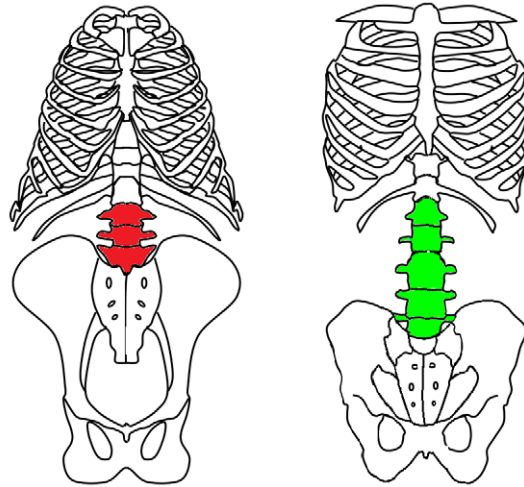


Figura 254. Nel bipedismo in posizione eretta la muscolatura cervicale svolge un compito più di regolazione della postura cranica che di sostegno antigravitario. Disegno di Yoel Rak.

Figura 255. A sinistra bacino, colonna vertebrale e torace di scimpanzé; a destra in *Homo sapiens*. Nell'uomo aumenta il numero delle vertebre lombari, rendendo la colonna vertebrale più elastica, flessibile e in grado di assecondare più efficacemente la camminata bipede in postura eretta.



(McCollum et al. 2010). Il rigido ‘compattamento’ tra addome e torace permetteva vantaggi biomeccanici sia per arrampicarsi che per oscillare tra gli alberi, riducendo anche il rischio di lesioni spinali dopo una eventuale caduta, ma al tempo stesso impostava l’andatura bipede caratteristica di *Pan* (scimpanzé, bonobo) e *Gorilla*: la deambulazione bipede in queste specie è caratterizzata da una flessione delle articolazioni delle anche e delle ginocchia, a causa più della ridotta lunghezza e mobilità della colonna lombare che delle limitazioni funzionali imposte dall’anca (Arlegi, Gómez-Robles, e Gómez-Olivencia 2018); comunque i primati non umani hanno diversi e caratteristici repertori di locomozione che influenzano le loro morfologie postcraniche (Fig. 256).

Le australopithecine avevano uno scheletro assile consistente in un mosaico composto da caratteristiche primitive comuni alle scimmie e da tratti che sarebbero poi stati condivisi con gli esseri umani; le loro versatili capacità locomotorie erano utili per muoversi facilmente in ambienti differenziati, sia arborei sia in campo aperto, attuando una locomozione bipede – pur se diversa da quella dell’uomo (Sanders 1998). Le australopithecine, che appunto possedevano schemi locomotori diversi rispetto agli esseri umani moderni, non erano adattate alla camminata e alla corsa effettuate su lunghe distanze: avevano un ‘bipedismo di compromesso’, che probabilmente incarnava una fase iniziale del lungo processo che ha stabilito il collegamento funzionale tra il bacino e le curvature vertebrali tipico dell’uomo.

La colonna vertebrale dell’uomo riflette questi vincoli legati alla sua postura eretta in relazione alla forza di gravità: la morfologia e la statica del rachide umano e i suoi rapporti biomeccanici con il bacino e il cranio sono in relazione diretta col bipedismo (Fig. 257); il bacino si allargò e si raddrizzò, apparvero le caratteristiche curve spinali sagittali e i muscoli paraspinali furono profondamente riorganizzati (Izzo et al. 2013). La formazione delle curvature vertebrali è influenzata non solo dalla postura eretta e dal bipedismo, ma anche da dimensioni e forma del bacino e del torace, dall’encefalizzazione e, *last but not least*, dall’apparato di masticazione, in un gioco di interazioni biomeccaniche detto ‘equilibrio cranio-spino-pelvico’ (Been et al. 2017).

Nel percorso evolutivo dei primati *Homo sapiens* è presente solo nell’ultimo 3% del tempo totale: l’ultimo antenato comune con scimpanzé (e bonobo) visse circa 250.000 generazioni fa (6 milioni di anni); andatura bipede ed encefalizzazione sono caratte-

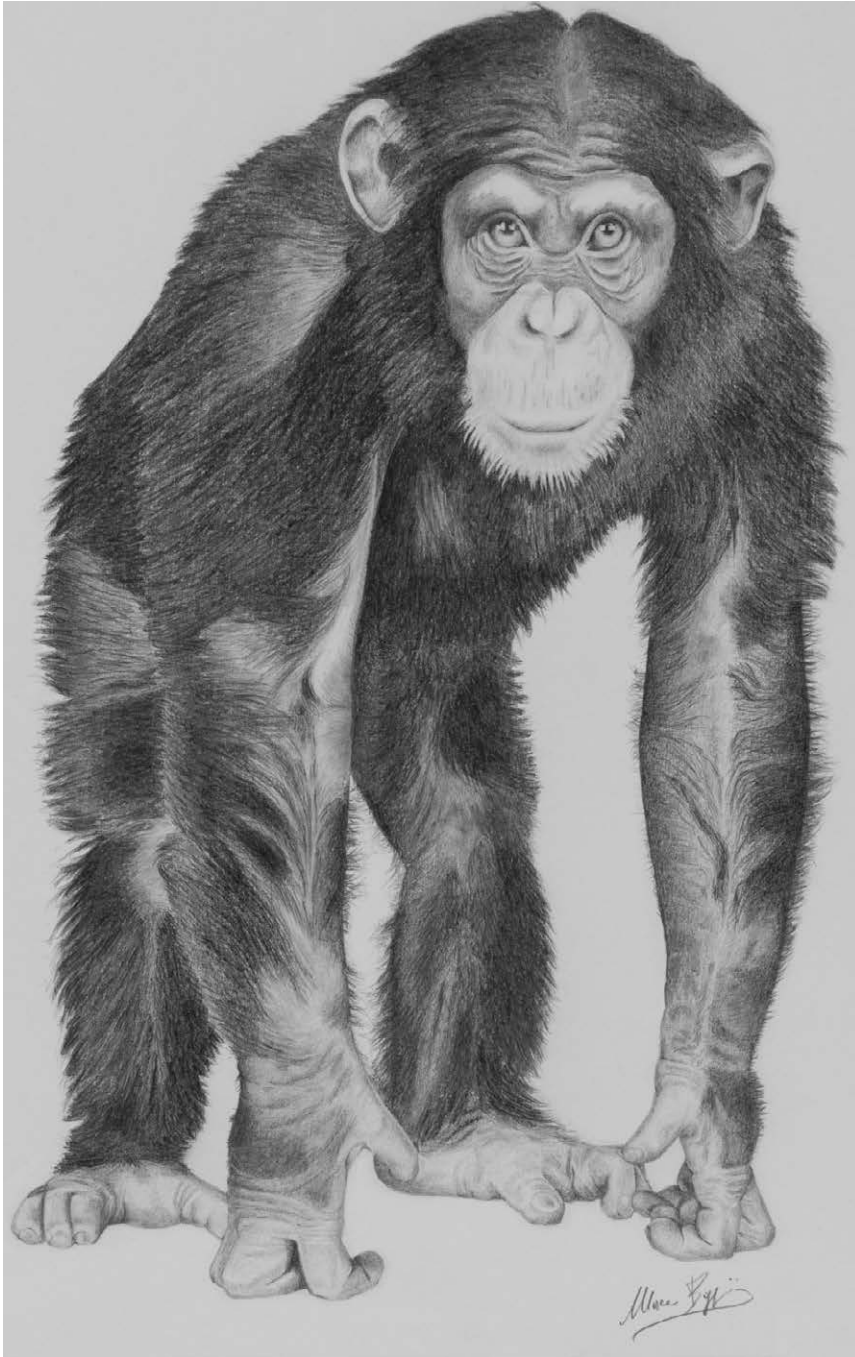


Figura 256. Postura clinograda di uno Scimpanzè (*Pan troglodytes*). Disegno di Marco Boggioni.

ristiche uniche dell'evoluzione umana e, sebbene molte specie possano avere una deambulazione bipede, l'uomo è l'unico primate che ne ha fatto la sua esclusiva forma locomotoria. Nell'uomo la postura eretta e l'andatura bipede richiesero l'allineamen-



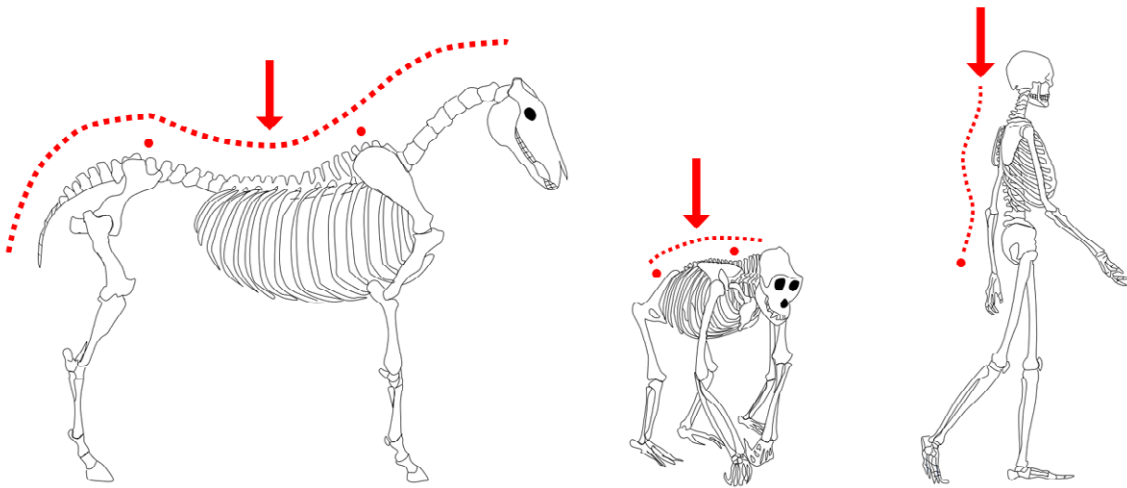


Figura 257. A differenza degli altri vertebrati, la colonna vertebrale umana subisce una azione gravitaria parallela e non perpendicolare all'asse rachideo; questo porta a un'azione di compressione degli elementi vertebrali e intervertebrali. In *H. sapiens* un grosso e pesante cranio globulare si trova alla sommità della colonna, restando in equilibrio grazie al bilanciamento tra catene muscolari che agiscono sui diversi piani.

to tra la colonna vertebrale e la testa (Fig. 258), posta sulla linea gravitaria in relazione al bacino e agli arti inferiori, con il costante controllo del centro di gravità che si deve trovare all'interno di una ridotta base di appoggio.

La colonna vertebrale diventò verticale, ma non diritta, con curve che oltre a essere funzionali all'anatomia toracica e addominale permisero di dissipare meglio il peso corporeo: le cifosi e le lordosi si possono interpretare come molle precomprese che durante i movimenti si allungano e ritornano alla posizione originale, svolgendo sia un ruolo di stabilizzazione cranica sia un'efficace dissipazione delle forze che insistono sul rachide.

I vari moduli della colonna vertebrale presentano sul piano sagittale delle curvature, a convessità anteriore (lordosi) o a convessità posteriore (cifosi); queste curve spinali aumentano, fino a 17 volte, la resistenza ai carichi verticali, dirigendo le deformazioni in direzioni preordinate che possono essere subito controllate dal rapido intervento della contrazione muscolare (Izzo et al. 2013). Le curve sagittali della colonna vertebrale rappresentano la risposta evolutiva alle esigenze della posizione eretta e dell'andatura bipede associate al minor dispendio energetico possibile; anche nello sviluppo ontogenetico tali curve si formano con la crescita dell'individuo: la cifosi dorsale è l'unica curva spinale sagittale presente alla nascita, mentre le lordosi cervicali e lombari si sviluppano, rispettivamente, colla testa che si alza e con la postura eretta e la deambulazione.

Mentre in *Homo habilis* l'equilibrio della parte superiore del corpo era diverso rispetto agli esseri umani moderni, *Homo erectus* mostrava già un diverso modello di andatura, con proporzioni del corpo e forma toracica completamente umane, che portano a considerarlo un 'bipede obbligato', con una postura e un modo di locomozione praticamente identici ai nostri. In questa fase dell'evoluzione degli ominidi, consistente nel passaggio dal bipedismo occasionale a quello permanente, si acquisì il legame funzionale tra colonna vertebrale e bacino che caratterizza gli esseri umani: l'uomo si è

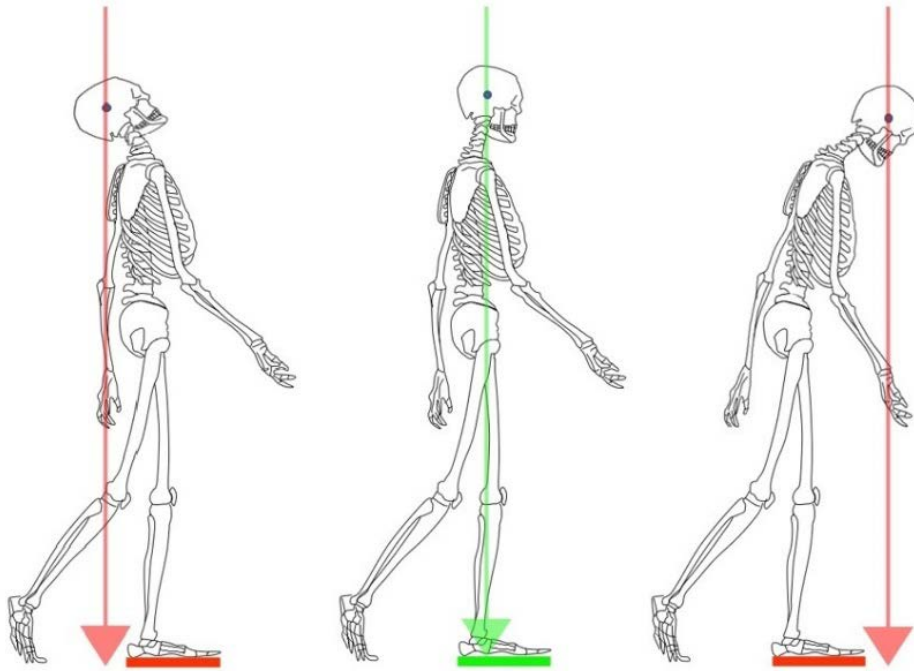


Figura 258. Il corretto allineamento cranio-cervicale è essenziale per mantenere il centro di massa cranico all'interno della ridotta area di appoggio plantare.

così ben adattato alla postura eretta che questa naturale posizione richiede un dispendio energetico maggiore solo del 7% rispetto alla posizione di riposo supina o laterale; mentre ad esempio i cani nella loro posizione quadrupede naturale hanno un dispendio energetico molto maggiore rispetto alla loro postura a riposo, presumibilmente per la posizione naturalmente flessa degli arti posteriori (Abitbol 1988).

Nell'uomo i muscoli sotto il controllo del sistema nervoso forniscono una stabilizzazione attiva della colonna vertebrale, assicurandone l'equilibrio sia in postura eretta, sia nel movimento eccentrico alternato della camminata e della corsa bipede (Sanders 1998; Whitcome, Shapiro, e Lieberman 2007); quando un essere umano cammina in posizione eretta, l'adattamento della lordosi lombare allinea il centro di massa corporeo coll'area di contatto, col suolo, permettendo un'alta efficienza energetica alla camminata eretta (Hogervorst 2009).

Rispetto all'ultimo antenato comune con le grandi scimmie africane, il collegamento funzionale tra bacino e colonna vertebrale si è quindi con tutta probabilità stabilito con *H. erectus*, permettendo lo sviluppo di caratteri vertebrali che avrebbero facilitato la formazione della lordosi nelle curvature della colonna; naturalmente anche la parte superiore del rachide fu coinvolta in questo processo di integrazione e adattamento della morfologia cervicale e cranica, poiché la selezione naturale tende a far sì che si raggiunga la massima efficienza nell'equilibrio di tutto il corpo, compreso quello – determinante – della testa (Tardieu, Hasegawa, e Haeusler 2017). Gli esseri umani si specializzarono in un'unica possibilità locomotoria e di conseguenza tutta la loro morfologia sia cranica che postcranica diventò 'esclusivamente dedicata' al bipedismo in postura eretta.

Tra i mammiferi la regione lombo-sacrale della colonna vertebrale è solitamente la più utile per poter essere indagata nella correlazione tra struttura e posizione postu-

rale; nell'uomo l'impegno muscolo-scheletrico del bipedismo è particolarmente ben espresso in questa porzione di colonna: infatti l'aumento del numero delle vertebre lombari e dell'altezza dei singoli corpi vertebrali ha determinato un tratto lombare più lungo consentendo la formazione della lordosi, che fa da transizione e stabilizza la parte toracica su quella pelvica; la lordosi lombare permette di controllare più facilmente il centro di gravità, posizionando il centro della massa del tronco sopra i fianchi e facilitando così l'equilibrio corporeo; evita inoltre di sottoporre le singole articolazioni intervertebrali a elevate quantità di sforzo di taglio.

Il rovescio della medaglia di questa accentuata mobilità della zona lombare è una sua minor robustezza, dovuta a una muscolatura meno potente e a processi trasversi delle vertebre meno estesi e con una inclinazione dorsale (Fig. 259); la maggior mobilità del rachide ha pagato un prezzo alla sua robustezza: scoliosi e spondilolistesi sono praticamente assenti nelle grandi scimmie (Plomp et al. 2015).

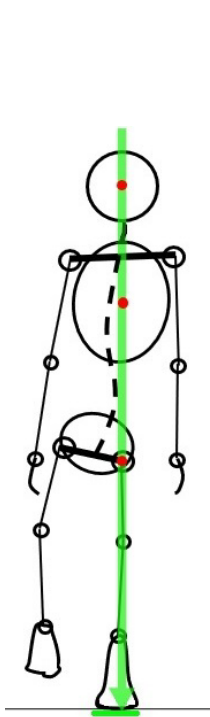


Figura 260. La flessibilità del rachide lombare stabilizza la camminata bipede, contribuendo a mantenere i centri delle masse cranica e toracica più vicino possibile alla linea gravitatoria che si scarica sull'area del piede di appoggio.

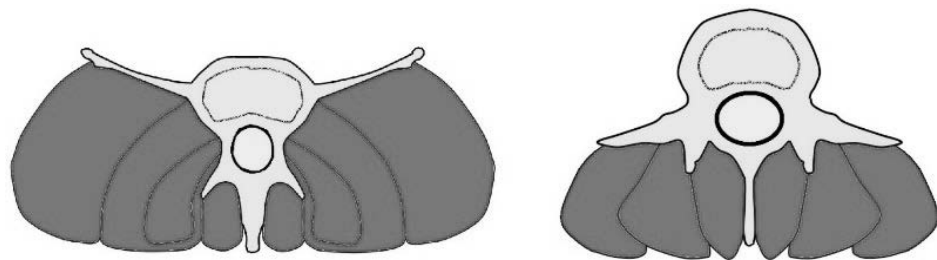


Figura 259. Confronto (ridimensionato) di vertebre e muscoli erettori della colonna vertebrale fra cercopiteco (sinistra) e uomo (destra): la minor estensione del processo trasversale nell'uomo ha ridotto notevolmente la muscolatura che su di esso trova inserzione.

La morfologia della colonna vertebrale è direttamente correlata e ha un'influenza sia sulla postura corporea sia sulla locomozione; con il bipedismo l'area di equilibrio si è drasticamente ridotta rispetto ai quadrupedi, e l'uomo durante la locomozione per mantenere efficientemente la posizione eretta deve spostare tutto il peso del cranio e del tronco sull'articolazione dell'anca della gamba di sostegno, mentre l'altra gamba viene slanciata in avanti in modo da bilanciare l'uscita del centro di gravità dall'area di appoggio (Fig. 260) (Marchi 2016). Per aiutare l'equilibrio del bipedismo in postura eretta si allargò il bacino e si spostò lateralmente l'attacco dei muscoli glutei, con una funzione che da propulsiva divenne anche stabilizzante per la camminata bipede, soprattutto nella fase durante la quale vi è solo l'appoggio di un piede; inoltre si ampliò l'osso sacro e si creò una grande articolazione dell'anca, i piedi da prensili che erano divennero formidabili strutture di appoggio dinamico, femore e tibia portarono il ginocchio più vicino al baricentro (Senter 2010).

Queste caratteristiche facilitano il supporto del tronco, oltre a trasferire in modo efficiente il peso ai piedi attraverso le gambe, sia in posizione statica sia camminando o correndo; le nostre gambe sono molto lunghe rispetto alle braccia, abbiamo le articolazioni del ginocchio che possono estendersi e bloccarsi completamente, e un piede particolare con una robusta regione della caviglia e una struttura ad archi specializzata a dissipare gli urti che questo tipo di locomozione comporta, trasformandoli in quelle formidabili strutture di appoggio dinamico di cui parlavamo.

Nella condizione del bipedismo obbligato si sono perse molte funzioni utili per l'arrampicata: come le lunghe braccia, l'alluce opponibile, o le ossa ricurve delle dita, o adattamenti speciali nell'articolazione della spalla; questa perdita di caratteristiche



peculiari dell'adattamento a una vita arborea è tanto importante quanto l'acquisizione di adattamenti specialistici per il bipedismo, poiché è indice di una forte selezione direzionale per questo particolare tipo di locomozione esclusivamente sul terreno (Aiello, Dean 1990; Harcourt-Smith 2010).

Il tratto lombare ha una buona flessione-estensione ma ha una minor rotazione del tratto toracico: quest'ultimo risente della resistenza meccanica del torace che limita notevolmente la sua mobilità, anche se le vertebre toraciche – nonostante la presenza delle coste – conservano una buona mobilità sul piano orizzontale. Nel tratto toracico il movimento di rotazione, a differenza di quello lombare, possiede una grande ampiezza (40 gradi), grazie a un diverso orientamento delle faccette articolari interapofisarie rispetto a quelle lombari, nelle quali la rotazione è ostacolata dall'orientamento interno e posteriore delle faccette stesse. Ma col passare degli anni le cartilagini costali si ossificano e diminuisce l'elasticità condro-costale trasformando il torace in un blocco quasi rigido, con una conseguente diminuzione dei movimenti in questo tratto.

Per quanto riguarda il rachide cervicale, il suo studio mostra un vantaggio rispetto alla colonna lombare perché – come abbiamo visto – il numero delle vertebre cervicali (sette) è notevolmente costante in quasi tutte le specie di mammiferi indipendentemente dalla lunghezza del collo, mentre il rachide lombare mostra differenze nel numero di vertebre anche all'interno dello stesso genere. Questa costanza evolutiva del numero di vertebre cervicali tra i mammiferi significa che le variazioni anatomiche del collo tra le diverse specie dipendono solo dalla modifica della forma e delle dimensioni delle vertebre, ma non dal loro numero, fattore che di per sé favorisce l'integrazione del rachide cervicale alle porzioni sottostanti (Arlegi, Gómez-Robles, e Gómez-Olivencia 2018). Una variazione del numero di vertebre in questo tratto probabilmente richiederebbe dei mutamenti incompatibili con la vita dei tessuti e delle strutture anatomiche circostanti.

Nelle scimmie antropomorfe la struttura muscolare del tratto cervicale rimane simile e conserva la stessa potente struttura di quella dei pronogradi, dal momento che anche la postura clinograda deve sostenere il cranio 'sospeso in aggetto' contro la forza di gravità. Il gran forame occipitale e i suoi fulcri di appoggio, i condili occipitali, rimangono nella zona posteriore di una scatola cranica lontana da qualsiasi equilibrio statico, il che costringe la muscolatura posteriore a un costante 'braccio di ferro' contro la forza di gravità.

Il forame magno insieme ai condili occipitali fornisce un indicatore osteologico diretto di dove e come la colonna vertebrale cervicale si articola con il cranio; in postura eretta la testa umana è posizionata al di sopra del tronco con un asse essenzialmente parallelo all'asse lungo della colonna vertebrale: posizione distintiva che riflette appunto la postura eretta del tronco (ortograda). Nell'uomo il gran forame occipitale si sposta al di sotto della scatola cranica in una posizione molto più vicina alla verticale gravitaria del centro di massa del cranio, che in *Homo sapiens* si trova in prossimità della sella turcica, consentendo alla testa di appoggiare sopra la colonna vertebrale eretta con il minimo sforzo muscolare.

Il rachide cervicale connette il cranio con lo scheletro post-cranico e una delle sue funzioni principali è quella di bilanciare e stabilizzare la testa mantenendo un campo visivo stabile; questa relazione funzionale si è strutturata come un sistema di leve di prima classe, secondo il quale la testa si trova bilanciata quasi in equilibrio sul suo fulcro, costituito dall'articolazione atlanto-occipitale. Il peso della parte del cranio anteriore all'appoggio condilare viene contrastato dalle forze della muscolatura nucale. Questa morfologia diminuisce la distanza tra il centro di massa della testa e il suo ful-

cro, favorendo una efficiente regolazione posturale dei muscoli di bilanciamento della testa e consentendo una diminuzione delle loro delle sezioni trasversali, ma con una concomitante riduzione della robustezza vertebrale (Been, Gómez-Olivencia, e Kramer 2019). La porzione cranica anteriore ai condili occipitali è significativamente correlata alla variazione delle dimensioni cranio-caudali delle vertebre cervicali: come la parte anteriore del cranio si allunga, anche le vertebre cervicali si allungano cranio-caudalmente (Fig. 261).

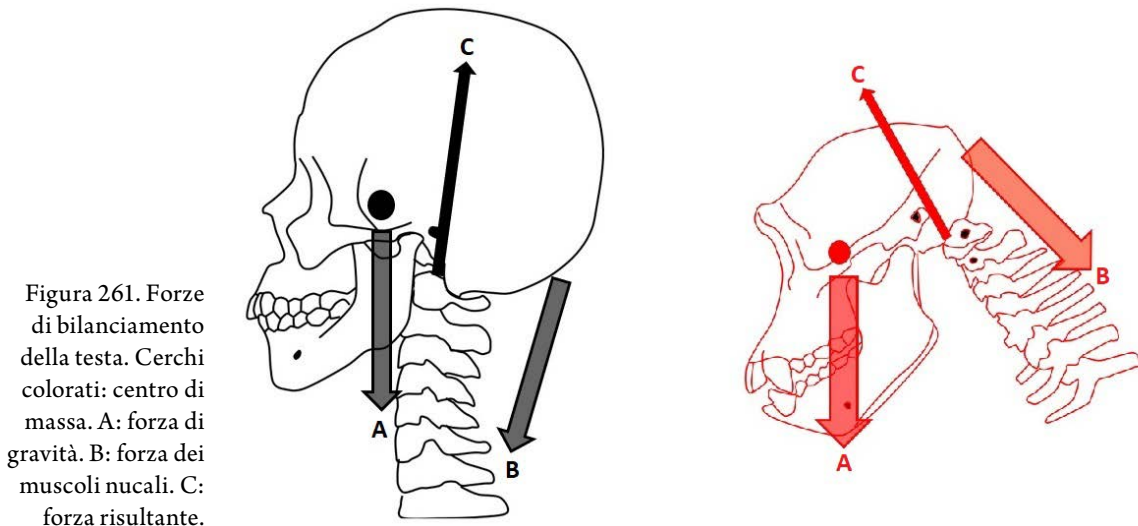


Figura 261. Forze di bilanciamento della testa. Cerchi colorati: centro di massa. A: forza di gravità. B: forza dei muscoli nucaali. C: forza risultante.

I primati con teste e colli più pronogradi mostrano un maggiore vantaggio meccanico da un aumento della lunghezza del processo spinoso nelle vertebre cervicali, che permette l'inserzione della potente muscolatura necessaria a sostenere e stabilizzare la colonna vertebrale, altrimenti altamente instabile anche sotto carichi molto leggeri. Nei primati vi è un legame tra la morfologia cervicale e i comportamenti posturali: le grandi scimmie africane con teste e colli protesi in avanti (gorilla e scimpanzé) mostrano vertebre cervicali con processi spinosi che sono più lunghi e orientati più orizzontalmente, mentre nell'uomo moderno appaiono decisamente più corti e orientati più caudalmente. Questo è dovuto alla ridotta massa muscolare nucale conseguente alla testa non protesa in avanti, ma in equilibrio su di una piccola area di appoggio alla base (Fig. 262).

Nel genere *Homo* compare il legamento nucale, assente negli scimpanzé e probabilmente anche nelle australopithecine; il legamento nucale è come un elastico che attraversa la linea mediana del collo unendo la linea nucale occipitale alle apofisi spinose delle vertebre del tratto cervicale stabilizzando e supportando la testa durante la camminata; è un sito di attacco per i muscoli nucaali, limita e controlla la flessione, e agisce come smorzatore dei carichi ed è inoltre una grande struttura propriocettiva per la testa, con un ruolo funzionale per la locomozione bipede.

L'assenza del legamento nucale nelle grandi scimmie è correlata funzionalmente alla loro diversa postura, anche se comunque il legamento nucale si trova comunemente in molti mammiferi non primati che si siano adattati alla corsa (Been, Gómez-Olivencia, e Kramer 2019). Negli esseri umani il legamento nucale è importante per la lordosi cervicale perché diminuisce lo sforzo muscolare necessario a mantenere la testa in

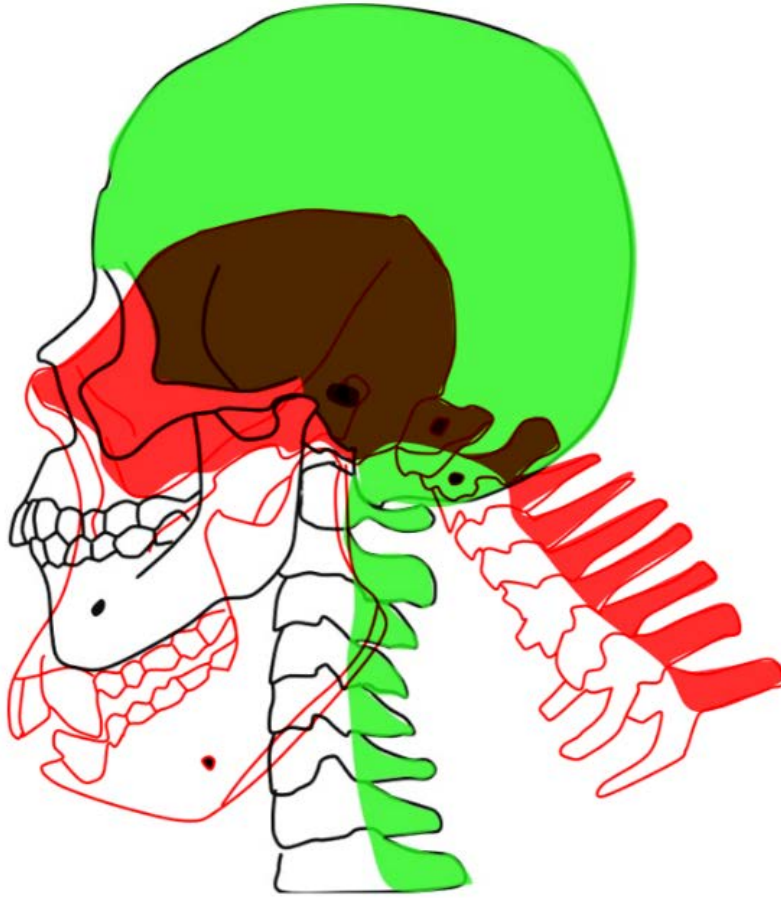


Figura 262. Sovrapposizione dei profili di scimpanzé e *H. sapiens*, ottenuta facendo coincidere i meati acustici dei due crani. Si noti, oltre ai diversi volumi del neurocranio, come la diversità nell'orientamento delle colonne vertebrali e nell'estensione dei processi spinosi sia strettamente correlata alla diversa postura e alla diversa massa muscolare.

equilibrio; una lordosi cervicale ben sviluppata rispetto agli altri primati è correlata a una maggiore libertà di movimento del collo durante la flessione-estensione.

A differenza di quello delle grandi scimmie, il rachide umano è estremamente mobile (Lovejoy 2005) e la struttura cervicale dei primati antropomorfi differisce da quella dell'uomo non solo per la morfologia ossea, ma anche per la muscolatura. Nelle grandi scimmie i muscoli del collo sono molto più potenti, voluminosi e tozzi che nell'uomo, e in molti mammiferi (comprese tutte le antropomorfe) è presente un muscolo che l'uomo ha perso: l'atlanto-clavicolare, che connette C1 con la clavicola. Questo muscolo eleva la clavicola e contribuisce ad aumentare la rigidità cervicale (Fig. 263); non è chiaro quando questo muscolo sia andato perduto nel lignaggio umano, ma tale perdita è probabilmente collegata al cambiamento di locomozione da quadrupede a bipede (Aiello, Dean 1990).

I primi rappresentanti del genere *Homo* presentavano corpi vertebrali relativamente più grandi rispetto alle loro dimensioni corporee e, assieme agli australopithecini, mostravano processi spinosi più orizzontali non solo rispetto agli esseri umani moderni ma anche agli scimpanzé, in un complesso scenario evolutivo legato comunque alla relazione biomeccanica dei processi spinosi con i movimenti della testa e dell'arto superiore (Arlegi et al. 2017).

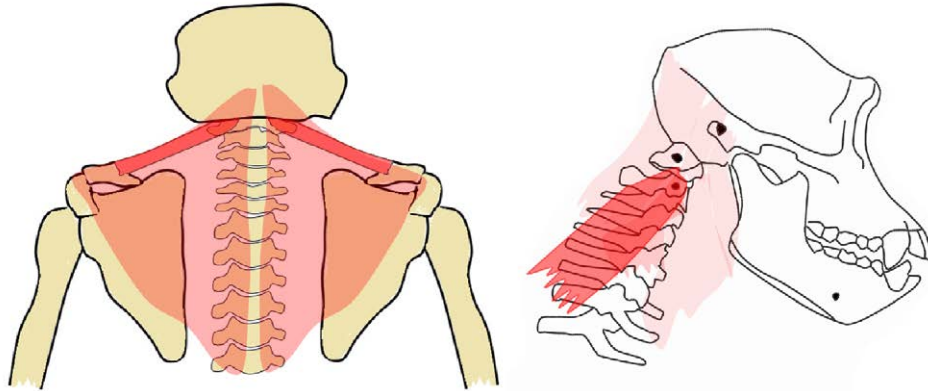


Figura 263. Potente muscolatura dorsale dello scimpanzé. In rosso chiaro i muscoli trapezi e in rosso scuro i muscoli atlanto-clavicolari, non presenti nell'uomo.

Quindi, come si è appena delineato, vi sono intime e profondissime correlazioni anatomiche e funzionali tra cranio e colonna vertebrale: nell'uomo la morfologia cranica si è plasmata in relazione alla postura eretta e al bipedismo obbligato, che hanno modificato non solo il neurocranio ma anche lo splancocranio, e con esso la struttura dell'apparato stomatognatico.

Il nostro apparato stomatognatico è filogeneticamente 'recente', e nell'evoluzione umana il bipedismo e l'encefalizzazione sono molto più interconnessi con l'occlusione dentaria di quanto creduto finora. I nuovi assetti strutturali che hanno coinvolto rachide mandibola e cranio, portato sulla sommità della colonna vertebrale, hanno prodotto a cascata una serie di effetti in qualche modo imprevedibili (Raia et al. 2018): essi saranno oggetto dei prossimi paragrafi.

#### 4.2 Encefalizzazione

Le modificazioni dei denti e del distretto maxillo-facciale che si erano avute nel passaggio al bipedismo in postura eretta, necessarie per bilanciare il cranio su di un asse vertebrale pressoché verticale, si intersecarono con quelle determinate da una sempre maggiore encefalizzazione, che in *Homo sapiens* (e nei Neanderthal) divenne abnorme rispetto alle specie progenitrici.

La presenza scientificamente indiscutibile delle sequenze evolutive nella documentazione fossile è una delle principali linee di prova dell'evoluzione (Senter 2010), e basterebbe solo considerare la stretta correlazione che lega denti e apparato stomatognatico al sistema posturale a dissipare ogni discussione: chi sostiene l'assenza di queste relazioni (negando addirittura la possibilità di una interazione disfunzionale tra occlusione dentale e ATM) propugna le proprie tesi basandosi solo su metodi di valutazione statistica inerenti al numero e alla frequenza di citazioni in letteratura su questo argomento. Con un approccio del genere si dimenticano (o non si sono mai conosciute) le profonde connessioni non solo evolutive ma anche anatomiche (sia di anatomia sistematica che comparata), istologiche, embriologiche e funzionali, che evidenziano come l'apparato masticatorio faccia parte integrante del sistema posturale.

Intorno ai due milioni/due milioni e mezzo di anni fa gli '*early Homo*' originarono dalle australopithecine conservandone uno scheletro non dissimile, mentre rilevanti cambiamenti intervennero invece a livello della morfologia cranica, del massiccio facciale e della dentatura. Si ebbe un aumento delle dimensioni cefaliche che raggiunsero

un volume di circa 650 centimetri cubi, assieme a un nuovo assetto della volta cranica e delle ossa facciali, con arcate dentali meno allungate e mandibole più gracili, e con denti privi di quella estrema espansione dei premolari e molari che caratterizzava le australopithecine, in particolar modo quelle robuste (Manzi 2013).

Nei vertebrati l'aumento delle dimensioni del cervello è associato sia a una crescita 'passiva' legata alla crescita delle dimensioni corporee e che produce piccoli riarrangiamenti cerebrali, sia a una crescita 'attiva' legata alla dieta che, se ricca di energia, può rendere possibile lo sviluppo di un cervello più grande e con maggiore capacità di elaborazione (Aboitiz 1994).

Il cranio si suddivide in neurocranio, che accoglie e protegge il cervello e gli organi di vista udito e olfatto; e splancnocranio, che ha funzioni di sostegno all'apparato digerente e respiratorio: l'evoluzione del cranio costituisce l'esempio ottimale per comprendere il cambiamento della forma al cambiare della funzione. La funzione dello splancnocranio nei primi agnati, vertebrati arcaici privi di mandibola, era inizialmente legata alla respirazione branchiale, per mantenere un flusso di acqua costante, divenendo poi parte integrante dei processi di alimentazione (Liem et al. 2001) (Fig. 264).

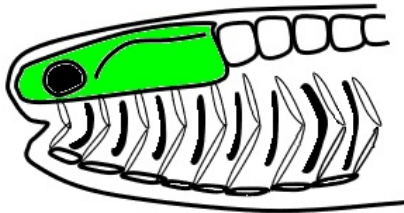


Figura 264. Testa di agnate, un vertebrato arcaico privo di mascelle. Negli agnati la scatola cranica (verde) interagiva con il sistema branchiale; l'ipotesi convenzionale è che dal primo arco branchiale si siano poi evoluti i mascellari.

Confrontando il cervello nelle diverse specie di mammiferi si nota che di solito la massa cerebrale si adatta alle dimensioni del corpo, crescendo più lentamente rispetto alle altre parti: le specie più grandi tendono a possedere cervelli relativamente più piccoli, anche se è indubbio che un aumento della massa cerebrale, pur molto dispendioso da un punto di vista energetico, determina tra gli individui un evidente successo riproduttivo differenziale (Harvey, Pagel 1992). Questa tendenza cambia nelle scimmie antropomorfe come gli scimpanzé, i quali rispetto a mammiferi di dimensioni simili posseggono volumi cerebrali circa doppi, mentre in un essere umano moderno questa dimensione aumenta di sei volte (Hogervorst 2009).

L'acquisizione di un cervello di maggiori dimensioni da parte dei nostri antenati ha generato conseguenze di vasta portata; se osserviamo l'uomo moderno possiamo notare che a differenza di tutti gli altri mammiferi il suo cranio si presenta insolitamente grande, associato a peculiarità importanti come la postura eretta abbinata alla capacità di camminare su due gambe. La combinazione di un grande cervello (e di un grande cranio che lo contiene) e della locomozione bipede rende la nostra specie unica nel mondo animale, determinando al tempo stesso non pochi problemi di organizzazione corporea durante gli adattamenti richiesti dall'evoluzione (Marchi 2016).

L'uomo possiede molti più muscoli della testa e del collo di qualunque altro primate (Powell et al. 2018), ma in questo ordine di mammiferi presenta la muscolatura relativamente meno potente, che però sostiene il cranio più pesante. Maggior numero di muscoli, muscolatura meno potente e testa più pesante sembrano tre fattori apparentemente in contrasto tra di loro ma in realtà mettono in luce come, negli *Homo* in generale e in *Homo sapiens* in particolare, lo sviluppo dei muscoli della testa e del collo si sia evoluto verso una versatile mobilità piuttosto che verso una rigida stabilità.

L'aumento del numero dei muscoli ha accresce la complessità del sistema vettoriale, crea una maggior ridondanza dinamica, che ha permesso, nonostante una perdita di stabilità del sistema, l'aumento dell'adattabilità di questo vitale distretto funzionale.

In questo raffinato sistema di bilanciamento di uno sferico e pesante cranio, appoggiato ed equilibrato su di una colonna vertebrale verticalizzata e sostenuta da una muscolatura vertebrale molto mobile, i muscoli che muovono la mandibola, collegati direttamente o indirettamente al cranio, partecipano attivamente alla sua statica e alla sua dinamica. Il nostro distretto cranio-cervicale costituisce un sistema che si distingue da quello degli altri primati, caratterizzati da una colonna vertebrale meno mobile, posturalmente inclinata in avanti, con un'unica primaria curva cifotica e una muscolatura più potente (Williams 2015). Nell'uomo questa colonna vertebrale verticale, con più curve, molto mobile e adattabile, si equilibra attraverso il bacino con gli arti inferiori, che creano un instabile appoggio bipede: tutto questo ha reso necessario l'adattamento di numerose componenti anatomiche, sia craniali che post-craniali.

Però, benché le variazioni di caratteri anatomici post-craniali siano numerose, più di una modificazione su tre si localizza a livello maxillo-facciale: forma della mandibola, sviluppata area sinfisaria interna attorno all'apofisi genii, inclinazione sagittale della sinfisi, assenza/presenza del mento (particolarmente sviluppato in *H. sapiens*), orientamento delle radici pre e post canine, dimensioni degli incisivi, diastema tra canino inferiore e primo premolare inferiore, faccetta di usura laterale del canino e del primo premolare inferiore, dimensione del primo premolare inferiore (Senter 2010), arcate dentali paraboliche meno allungate e strette, maggior spessore dello smalto.

Il palato si allarga e le arcate dentali diventano paraboliche, si riduce il volume della corona del canino e si perdono i diastemi canini, si ridimensionano le arcate zigomatiche in relazione a una riduzione dei muscoli massetere e temporale (Fig. 265).

La progressiva encefalizzazione del genere *Homo*, oltre a un mutamento dei rapporti tra la scatola cranica e uno scheletro facciale sempre meno protruso (Manzi 2013), determinò un ulteriore adattamento del gran forame occipitale alla base del neurocranio, che già si era realizzato con il bipedismo in postura eretta: nel genere *Homo* il forame occipitale si sposta anteriormente mentre diminuisce la protrusione del massiccio facciale (Fig. 266).

Il diverso assetto cranico rese necessario un profondo ridimensionamento della struttura ossea e muscolare cranio-cervicale, finemente modulata da nuovi equilibri tra muscolatura posteriore e anteriore del collo. Con lo spostamento in avanti del forame magno condili occipitali si vennero a trovare più vicini al centro di gravità della testa, riducendo così la quantità di lavoro dei muscoli posteriori richiesta per mantenere la testa eretta, ma al contempo rendendo necessaria una sinergica collaborazione con i fasci muscolari della regione anteriore del cranio e del collo (Fig. 267).

Il processo di espansione del cervello negli ultimi due milioni di anni ha avuto un andamento e una velocità sorprendenti: il nostro cranio si è triplicato rispetto ai nostri antenati bipedi e alle altre scimmie antropomorfe (la separazione tra la linea evolutiva dell'uomo e quella dello scimpanzé avvenne tra i 5 e i 7 milioni di anni fa), passando da una capacità di circa mezzo litro al litro e mezzo attuale (Manzi 2017). La crescita cerebrale fu sostenuta anche da una modificazione della dieta indotta dalle pressioni ambientali: intorno ai 3 milioni di anni fa nella regione della Rift Valley un ulteriore inaridimento del clima incrementò l'espansione della savana creando un'immensa quantità di risorsa vegetale. Ciò determinò un rapido incremento della popolazione erbivora e conseguentemente di quella dei loro predatori, con nuove opportunità da parte dei primati di alimentarsi con i resti delle prede dei carnivori.



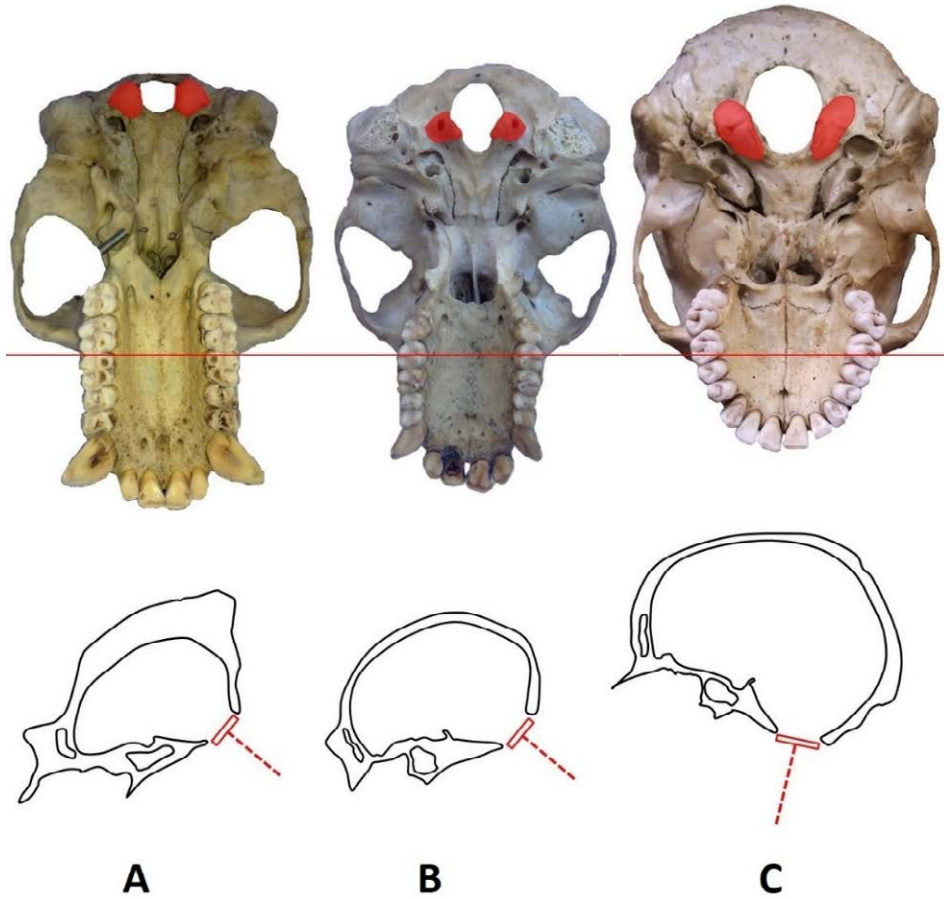


Figura 265. A: gorilla (*Gorilla gorilla*) e B: scimpanzé (*Pan troglodytes*), Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; C: *Homo sapiens*, Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Nella parte superiore della foto la linea continua rossa segna il limite tra l'origine anteriore dell'arcata zigomatica e la porzione anteriore dei mascellari, così da evidenziare la diversa protrusione del massiccio facciale nelle varie specie: si noti l'aumento della superficie dei condili occipitali a supporto di una maggiore mobilità del cranio, liberato dai potenti vincoli muscolo-articolari; nella parte inferiore della figura i profili craniali delle specie suddette: si noti lo spostamento in avanti e in basso del foro occipitale e la verticalizzazione della colonna vertebrale.

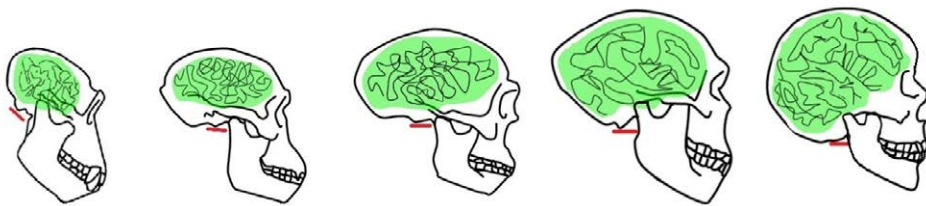
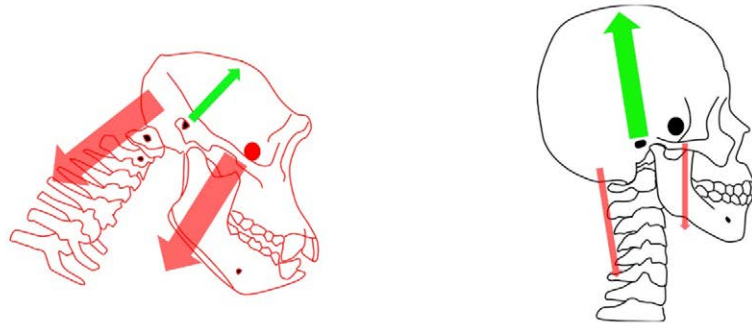


Figura 266. Encefalizzazione progressiva e modificazione dei rapporti spaziali tra neurocranio, massiccio facciale e forame magno: quest'ultimo si posiziona sempre più vicino al centro di equilibrio cranico. Da sinistra a destra: scimpanzé; australopiteco; *Homo erectus*; *Homo neanderthalensis*; *Homo sapiens*.





Figura 267. Modificazione, in *Homo sapiens* rispetto a uno scimpanzè clinogrado, dei vettori della muscolatura cervicale, della muscolatura masticatoria e del vettore di sostegno del rachide.



Questo quadro ambientale portò il genere *Australopithecus* davanti a un bivio evolutivo che indusse l'adozione di due strategie diverse, conducendo da una parte al genere *Paranthropus* e dall'altra al genere *Homo*. Il primo sviluppò modificazioni strutturali sostanzialmente craniali: creste sagittali per aumentare l'area di inserzione dei muscoli temporali, maggior dimensione e potenza dei muscoli masticatori e delle ossa mascellari, nonché un marcato incremento del volume dei denti posteriori. I parantropi erano specializzati per una dieta particolare: specialmente nei periodi dell'anno in cui le risorse alimentari tipiche dei frugivori non erano presenti, erano costretti a nutrirsi di semi, radici, tuberi: cibi che necessitano di una lunga e intensa masticazione. L'altro ramo evolutivo fu quello che portò ai primi rappresentanti del genere, gli *early Homo*, con uno scheletro che manteneva molte delle caratteristiche arcaiche delle australopithecine e dei parantropi; *Homo habilis* può essere considerato una australopithecina con un cervello più voluminoso (Fig. 268).

Nell'adattamento alimentare delle australopithecine che presero la strada evolutiva degli *early Homo* vi fu un progressivo maggior consumo di carne, grazie alla possibilità di cibarsi delle carcasse lasciate sul terreno dai grandi animali carnivori; il potersi alimentare di carogne permise l'accesso ad alimenti altamente energetici come grasso, muscoli, cervello, fegato, midollo osseo.

Oltre al cambiamento della dieta si verificò una mutazione genetica che permise l'espansione del cervello: si silenziò il gene MYH16 responsabile della formazione delle catene pesanti di miosina dei muscoli masticatori, muscoli così ipertrofici e potenti da comprimere la scatola cranica nel corso dell'accrescimento e dello sviluppo (Di Vincenzo, Manzi 2013). Il processo di encefalizzazione, che iniziò circa 2,4 milioni di anni fa, precedette la comparsa delle dimensioni moderne del cranio umano (Stedman 2004), e il passaggio da *Australopithecus* a *Homo* fu legato a modifiche inizialmente craniali come volumi encefalici più grandi (circa 650 cm<sup>3</sup>), mandibole e ossa facciali più gracili, una struttura dentaria caratterizzata dalla diminuzione del volume di pre-

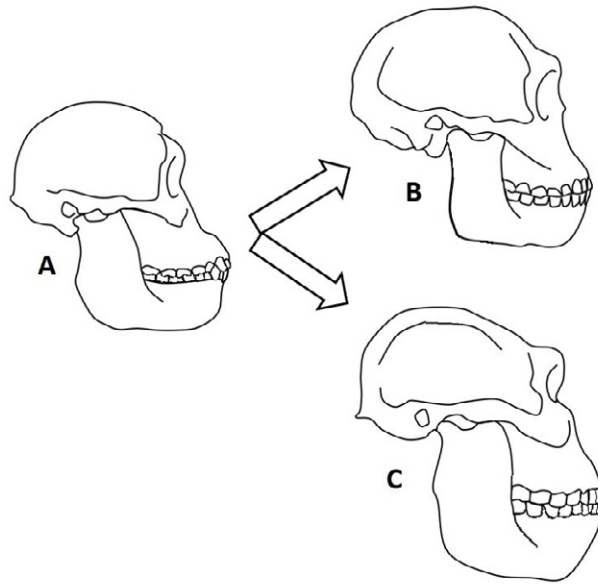


Figura 268. A: *Australopithecus africanus*; B: *Homo habilis*; C: *Paranthropus boisei*.

molari e molari, arcate dentali non più a forma di V ma con una forma parabolica. Da questo momento evolutivo in poi la crescita del neurocranio proseguirà fino ad arrivare al volume endocranio estremo in *Homo neanderthalensis* (1410 cm<sup>3</sup>) e in *Homo sapiens* (1350 cm<sup>3</sup>) (Fig. 269).

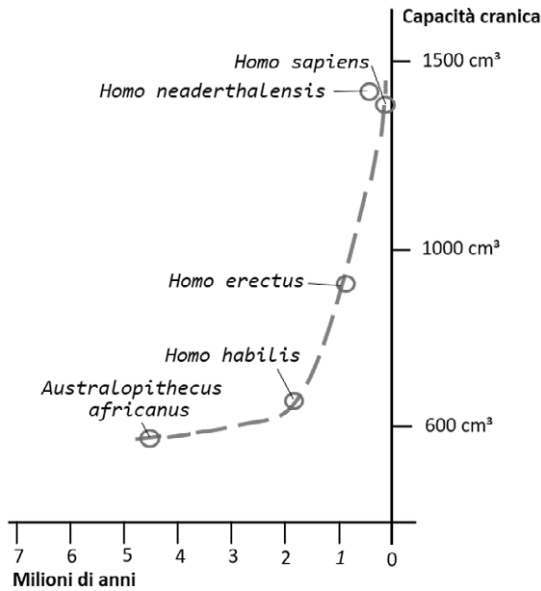


Figura 269. Sviluppo dei volumi encefalici negli ominidi.

Una delle principali caratteristiche che ci distinguono dagli altri primati, ma anche dai nostri antenati diretti e da parecchi dei nostri parenti più stretti estinti (Neanderthal a parte), è un cervello molto sviluppato, tre volte più grande di uno scimpanzé o di un australopiteco; in *Homo sapiens* questa mutazione rivoluzionò completamente l'assetto dell'architettura encefalica, che assunse una morfologia sostanzialmente sferica (Bruner, Manzi, e Arsuaga 2003). Il nostro cranio è caratterizzato in modo univoco da due autapomorfie strutturali (un carattere autapomorfo è un carattere nuovo ed esclusivo, non condiviso con le specie più vicine o con i progenitori ancestrali comuni): un arretramento del massiccio facciale e un neurocranio globulare.

Intorno a 200.000 anni fa improvvisamente nell'area etiopica comparve la nostra specie, l'*Homo sapiens*, creature dalla testa non solo grande come i Neanderthal ma anche rotonda: grazie a un cambiamento genetico riguardante i meccanismi di sviluppo che mantenevano il cranio con una forma allungata, in *Homo sapiens* si allentarono i vincoli strutturali e si affermò un modello di riconfigurazione cranica guidato da una crescita cerebrale orientata non più secondo una direttrice sagittale, ma con una sorprendente espansione verso l'alto.

Questo marcato sviluppo cranico determinò una difficoltà al momento del parto, dovuta al passaggio della testa del nascituro attraverso un canale del parto modificato dall'adattamento del bacino al bipedismo e alla postura eretta. Nell'uomo, a differenza di tutti gli altri mammiferi, il cranio si presenta grande fin dalla nascita; la complicazione costituita dalla crescente discrepanza fra una struttura cranica del nascituro troppo voluminosa e un mutato canale del parto fu 'risolta' grazie a una nascita anticipata da un punto di vista cerebrale: come se il nascituro – ancora cerebralmente immaturo – continuasse dopo il parto la sua fisiologica crescita, per circa un anno il suo ritmo di crescita cefalico conserva la stessa progressione presente nella vita fetale. L'uomo e gli altri primati presentano alla nascita lo stesso rapporto fra le dimensioni cerebrali e quelle del corpo; ma, mentre nelle grandi scimmie antropomorfe e in generale in tutti i mammiferi la velocità di crescita del cervello subisce una flessione dopo il parto, negli esseri umani prosegue fino ad un anno di età con lo stesso ritmo embrionale. La notevole crescita cerebrale fa sì che l'uomo adulto arrivi a possedere una massa cerebrale almeno tre volte superiore a quella che aveva alla nascita; è solo al compimento del primo anno di età che i bambini raggiungono uno stato di sviluppo paragonabile a quello di ogni altro mammifero alla nascita.

Prima di *Homo sapiens* lo sviluppo del cervello aveva un orientamento cosiddetto arcaico, caratterizzato cioè da uno sviluppo marcato in senso antero-posteriore; con la comparsa dei primi *H. sapiens* (Gibbons 2017; Galway-Witham, Stringer 2018) la scatola cranica iniziò a modificarsi specialmente nella zona parietale, facendo assumere al neurocranio una forma rotondeggiante. Tale forma globulare caratterizza e distingue il cranio anatomicamente moderno in *Homo sapiens*, rispetto a quello dei diversi raggruppamenti arcaici di *Homo* (Lieberman 2002): è una forma peculiare che si è realizzata con una transizione guidata dall'espansione della zona parietale del cranio (Bruner, Manzi, e Arsuaga 2003).

Nell'uomo arcaico il cranio umano si presentava massiccio e con pareti spesse, con l'osso frontale caratterizzato da un robusto toro sopraorbitario (sporgenza ossea in area sopraciliare) e con una fronte sfuggente all'indietro; l'area maxillo-facciale era decisamente grande, larga e sviluppata in avanti, collocata anteriormente alla scatola cranica. Progressivamente lo splancnocranio si portò al di sotto della regione frontale, ovvero la scatola cranica assecondando l'aumento del volume cefalico si espanse anteriormente mutando i rapporti con lo scheletro facciale; la mandibola – sempre robusta – mantenne un mento sfuggente, mentre l'arcata dentale, non più allungata come

nelle australopithecine, divenne larga e parabolica; i denti ridussero il loro volume, e gli incisivi assunsero una particolare forma a pala, con un caratteristico ispessimento dei margini interni del dente. I molari invertirono il progressivo aumento di volume dal primo al terzo molare, tipico delle australopithecine, con una sequenza esattamente opposta nella quale il primo molare diventava più grande degli altri due.

In *Homo sapiens* cambiò il modello di encefalizzazione, con una crescita che assunse una verticalità assente nel modello arcaico di *Homo*. Questa nuova forma della scatola cranica cambiò ulteriormente i rapporti anatomici e funzionali sia con la colonna vertebrale sia con il massiccio facciale sottostante (Fig. 270).

La scatola cranica negli uomini arcaici, vista dall'alto, era caratterizzata da una larghezza massima posta molto in basso rispetto alla volta, con un marcato restringimento anteriore post-orbitario, una volta bassa e allungata (platicefala) e un volume sviluppato secondo un asse antero-posteriore (Manzi 2013) (Fig. 271)

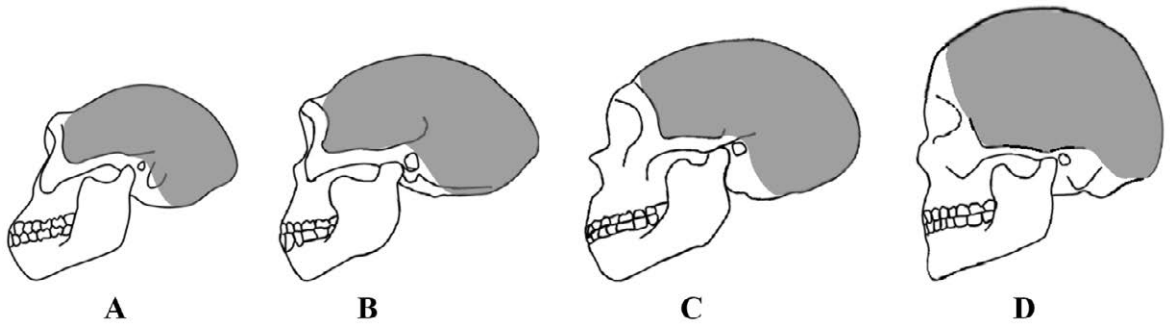


Figura 270. A: *Homo erectus*. B: *Homo heidelbergensis*. C: *Homo neanderthalensis*. D: *Homo sapiens*.

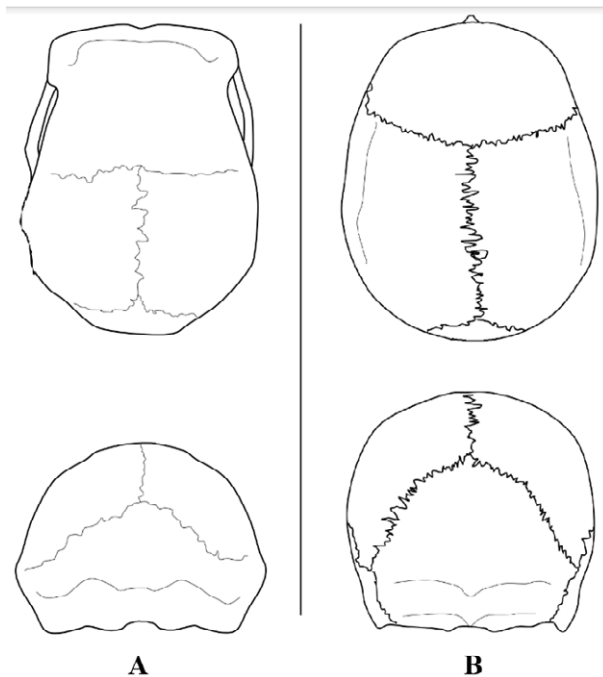
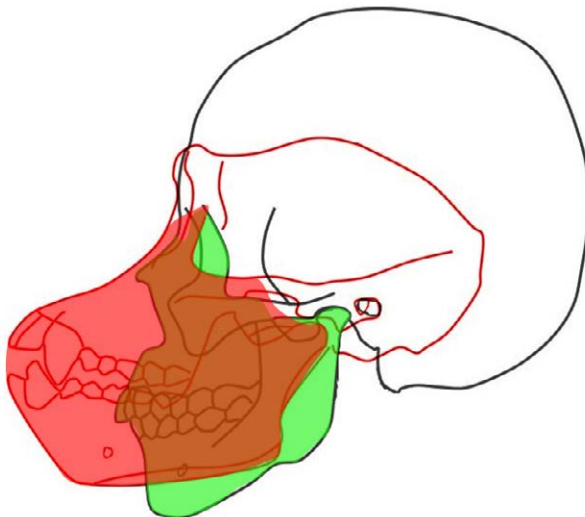


Figura 271. Caratteristiche modificazioni della encefalizzazione in *H. sapiens*: il neurocranio assume una forma globulare mutando ulteriormente i suoi rapporti con il massiccio facciale. A: Conformazione cranica *early Homo*. B: Conformazione cranica *Homo sapiens*.

La crescita dei volumi cerebrali incapsulati all'interno del sistema membranoso delle meningi genera una pressione costante, che tende ad allontanare tra loro i centri di ossificazione della volta (in primo luogo quelli delle ossa parietali, chiuse anteriormente e posteriormente dalle squame del frontale e dell'occipitale) favorendo l'apposizione di nuovo osso lungo i margini suturali; contemporaneamente le cellule della superficie interna dell'osso rimodellano in continuazione forma e curvatura del cranio. Il risultato finale di tutte queste azioni è che la cavità endocranica risulta modellata sulla morfologia e sulla volumetria delle masse encefaliche che contiene.

A differenza delle scimmie antropomorfe, nelle quali la faccia è grande e il cranio neurale è relativamente piccolo, in *H. sapiens* è vero esattamente il contrario: la nostra faccia è piuttosto minuta e alloggiata nella parte anteriore della scatola cranica, mentre il cranio neurale è andato incontro a una espansione in tutte le direzioni assumendo un aspetto globulare, nel quale le ossa parietali assieme all'occipitale disegnano sagittalmente un arco di circonferenza. Rispetto alle australopithecine in *Homo sapiens* si ha una riduzione dei mascellari, degli archi zigomatici e del prognatismo mascellare, con un aumento sia in larghezza che in altezza del cranio, che così diventa, appunto, globulare (Manzi 2007) (Fig. 272).

Figura 272. La stretta correlazione tra neurocranio e splancnocranio ha fatto sì che il volume e la forma del primo abbiano determinato profondi adattamenti nell'apparato masticatorio. In rosso profilo neurocranico e massiccio facciale di scimpanzé; per *Homo sapiens*: in nero profilo neurocranico, in verde massiccio facciale.



Oltre al cervello, il neurocranio ospita le inserzioni dei muscoli masticatori che lo collegano fisicamente e funzionalmente alla mandibola; in *H. sapiens* la dieta influenza la variabilità tra le diverse parti dell'apparato masticatorio e la forma cranica globale (Veneziano et al. 2018). La faccia e i denti modificarono forma, posizione e rapporti funzionali non solo in base ai cambiamenti dell'alimentazione, ma anche spinti dagli adattamenti posturali indotti dal bipedismo obbligato in postura eretta e dall'encefalizzazione (Fig. 273).

Le figure seguenti evidenziano come si siano progressivamente modificati non solo i profili del neurocranio ma anche quelli del massiccio facciale: da *Australopithecus afarensis*, a *Homo erectus* – che possiamo considerare il primo rappresentante del genere umano – all'ultima specie di uomo non ancora estinta, *Homo sapiens*. Solitamente in questo tipo di rappresentazione didattica si pone sempre l'accento sulla crescente encefalizzazione, ma altrettanto significativa è la progressiva riduzione del massiccio facciale e dell'apparato stomatognatico; questo arretramento, dovuto agli importanti cambia-

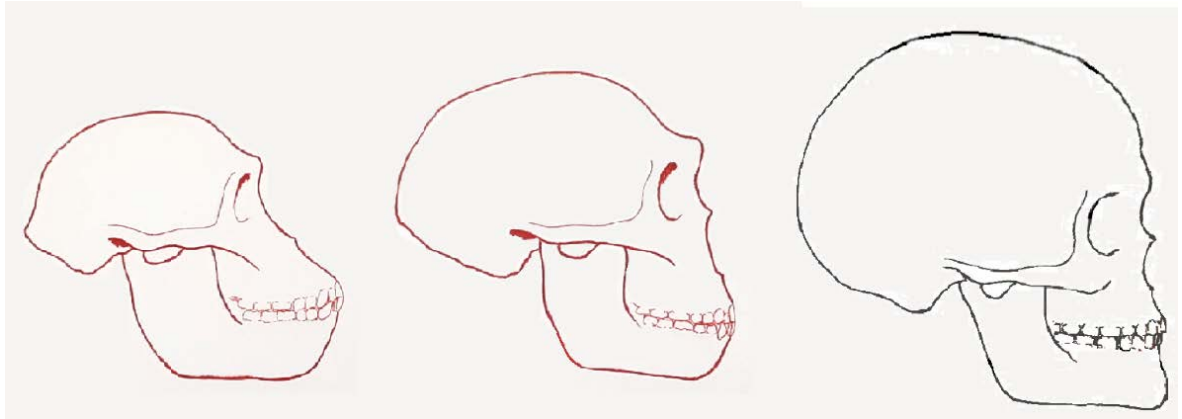


Figura 273. Processo di encefalizzazione. Da sinistra: *Australopithecus afarensis*; *Homo erectus*; *Homo sapiens*. Disegno di Marco Boggioni.

menti nel tipo di alimentazione, ha origine anche nella progressiva espansione encefalica e nell'adattamento al difficile equilibrio della postura eretta (Fig. 274, 275, 276).

Nell'uomo i nuovi volumi encefalici contribuirono a ulteriori modifiche del rapporto cranio cervicale (Jenkins 1969), che acquistò una grande flessibilità rispetto alle scimmie. Nella sua espansione questa specie di sferoide, del peso di 5/7 kg, trova appoggio sui condili occipitali; essi presentano delle superfici articolari piccole, curve e inclinate (Fig. 277), che si rapportano con le superfici concave dell'atlante senza dischi intervertebrali (come le articolazioni tra C1 e C2): la mancanza di dischi intervertebrali fa sì che le superfici siano praticamente speculari, consentendo così movimenti di estrema e raffinata precisione. I condili occipitali sostengono – come una culla – la nostra scatola cranica, sotto la quale, ma un poco più in avanti, si posizionò il nostro relativamente piccolo scheletro facciale (Manzi 2006).

La rotazione del cranio sulla colonna avviene principalmente tra C1 e C2, con l'odontoido che funge da perno del movimento: è tra l'atlante e l'epistrofeo che si viene a realizzare il movimento rotatorio, in cui l'atlante, praticamente quasi solidale al cranio, gira intorno al dente dell'epistrofeo come una ruota gira intorno al suo asse (Fig. 278).

Il dente dell'epistrofeo non svolge solo una funzione di perno attorno al quale si sviluppa gran parte della rotazione della testa, ma è fondamentale anche per assecondare i movimenti di flessione-estensione, grazie sia alla sua articolazione con l'arco anteriore dell'atlante (Fig. 279, 280), sia alla sua lieve ma importantissima inclinazione posteriore.

Quando l'occipite ruota sull'atlante partecipa a un movimento corale che coinvolge anche la rotazione dell'atlante sull'epistrofeo (Pang, Li 2004), tenendo presente che la rotazione vertebrale sul piano orizzontale si associa sempre a spostamenti sugli altri piani. La suddivisione schematica del movimento sui singoli piani è solo un espediente didattico, poiché ogni movimento non è mai puro: le superfici articolari non sono né piatte né orizzontali e il tragitto percorso dalle masse laterali dell'atlante è associato a uno spostamento verticale di 2-3 mm, con conseguente inclinazione sul piano frontale (Fig. 281).

Come già osservato, rispetto alle scimmie antropomorfe in *Homo sapiens* la testa presenta una elevata mobilità associata a una grande flessibilità del collo, ma al contempo risente di una diminuita stabilità statica, determinata da un relativo indebolimento dei muscoli del collo. Il baricentro del cranio, seppur vicino, non si trova sulla linea gravitaria del ful-

Figura 274. Sovrapposizione del profilo craniale: *Australopithecus afarensis* (rosso) e *Homo erectus* (nero). Si noti l'aumento della scatola cranica che però mantiene un aspetto allungato in senso antero-posteriore e la riduzione del massiccio facciale. Disegno di Marco Boggioni.

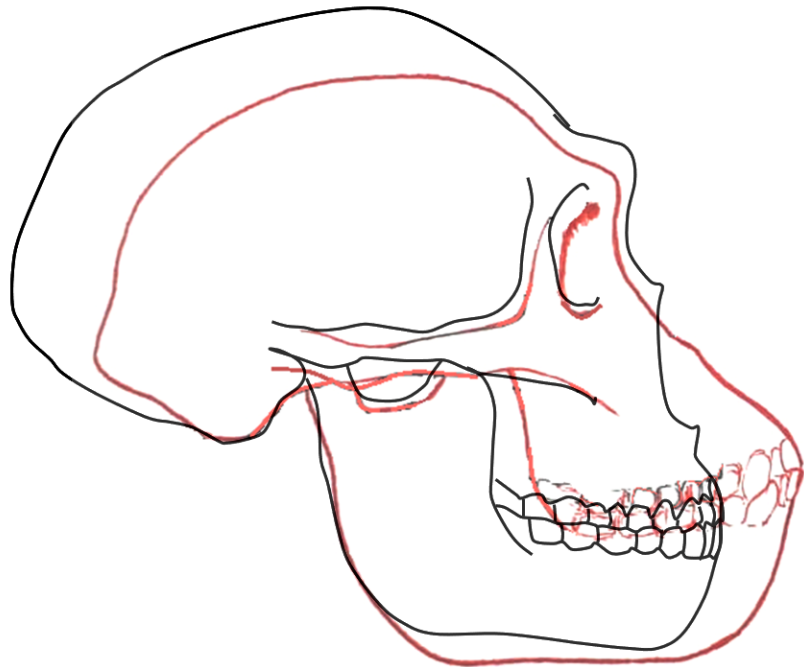
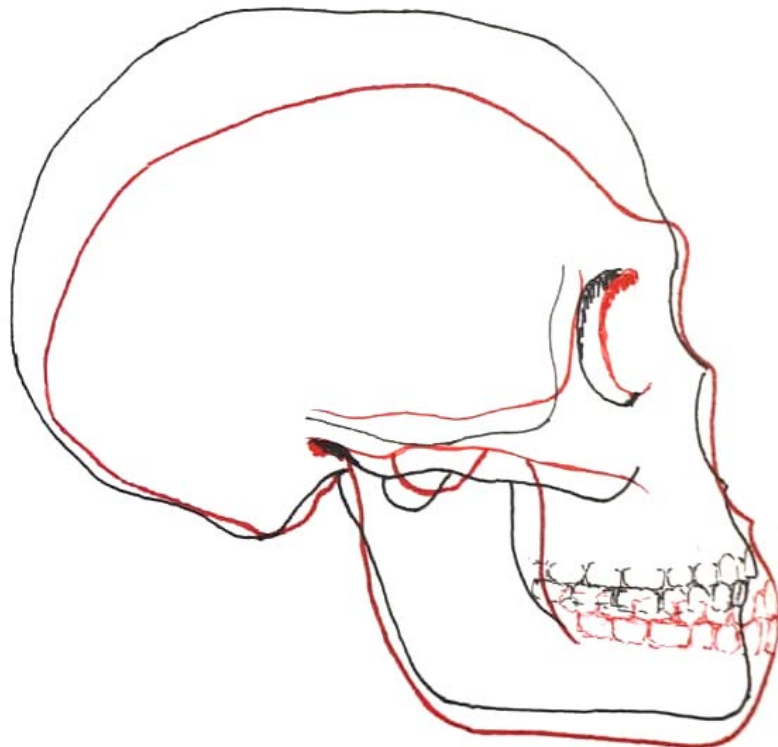


Figura 275. Sovrapposizione del profilo craniale: *Homo erectus* (rosso) e *Homo sapiens* (nero). Si noti l'aumento della scatola cranica che perde l'aspetto allungato in senso antero-posteriore del cranio arcaico per una conformazione globulare, con un ulteriore arretramento del massiccio facciale. Disegno di Marco Boggioni.





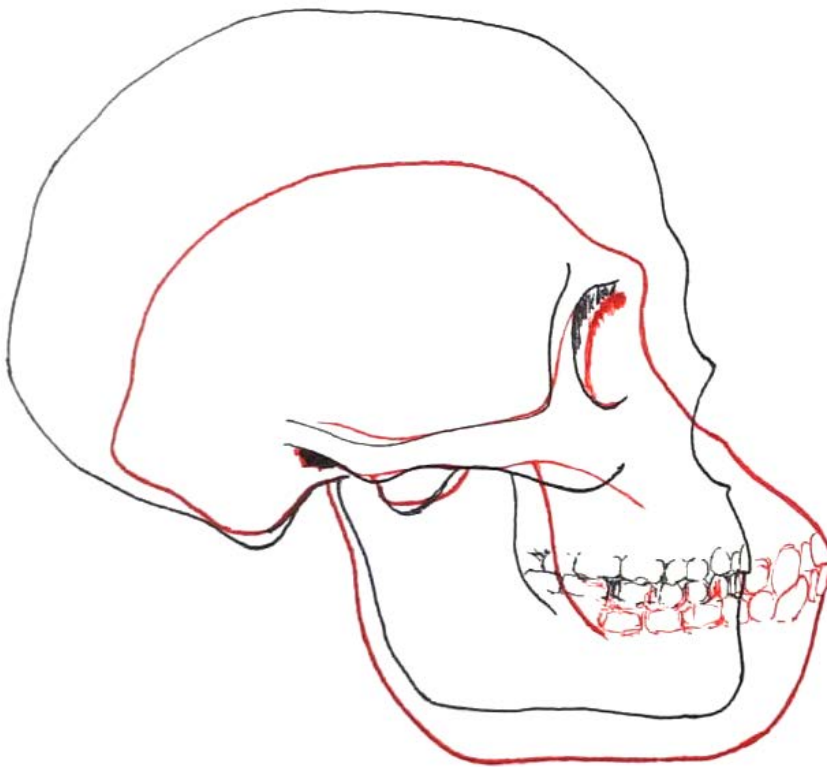


Figura 276.  
Sovrapposizione  
del profilo craniale:  
*Australopithecus afarensis*  
(rosso) e *Homo sapiens*  
(nero). Si noti l'estrema  
encefalizzazione e il  
marcato arretramento  
del massiccio facciale.  
Disegno di Marco  
Boggioni.

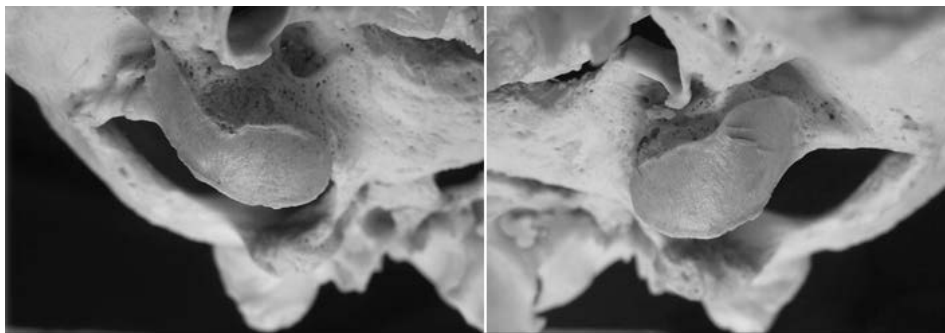


Figura 277.  
Superficie  
articolare convessa  
e inclinata dei  
condili occipitali.  
Reperto del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

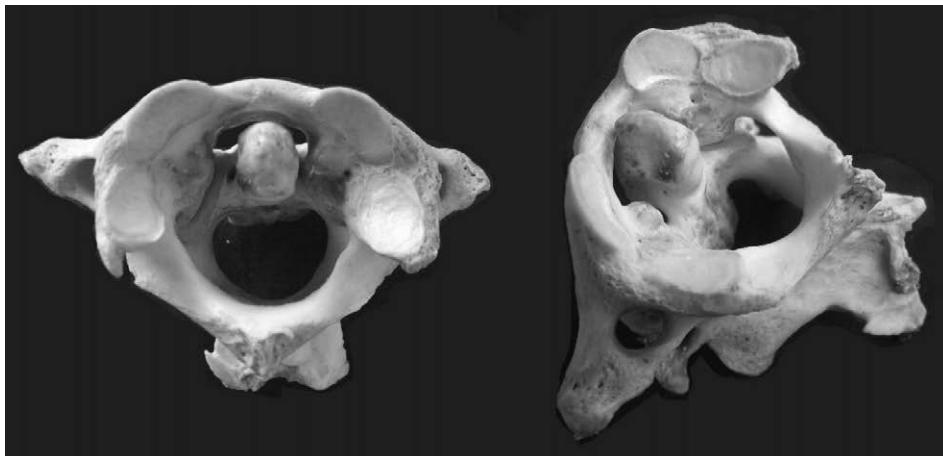


Figura 278. Superfici articolari di C1 che sostengono il cranio in modo da assecondare soprattutto i movimenti di flesso-estensione. La rotazione del cranio avviene soprattutto tra C1 e C2. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 279.  
Rapporti tra  
cranio, mandibola,  
atlante (verde) ed  
epistrofeo (giallo).  
Reperto del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

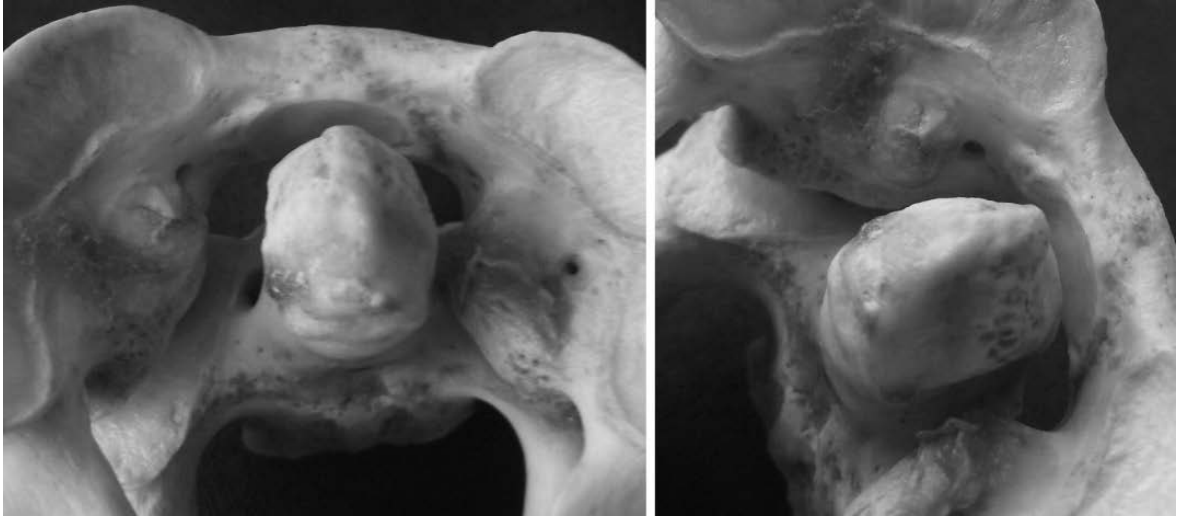


Figura 280. La faccia anteriore dell'odontoide si articola con la faccia anteriore dell'atlante, supportando i movimenti di flessione-estensione della testa. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

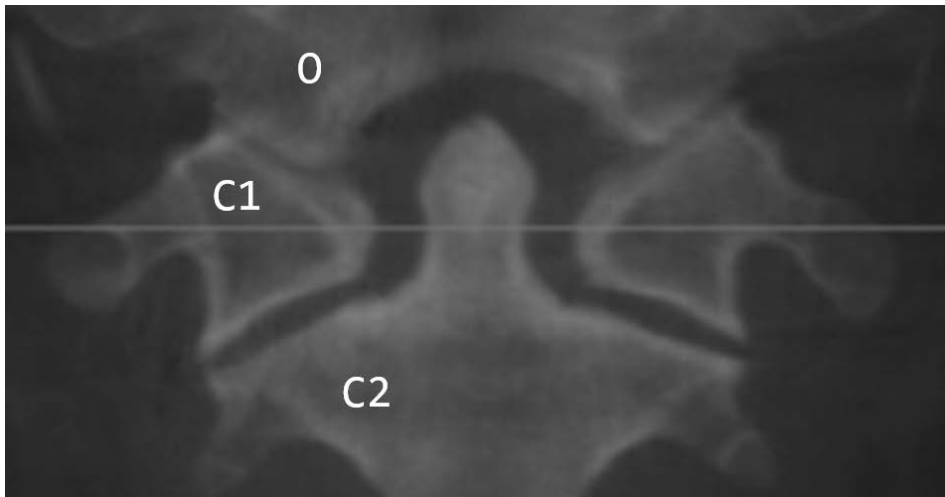


Figura 281. TC del piano coronale (frontale) di condili occipitali (O), C1 e C2. Linea grigia: piano orizzontale. Le rime articolari tra occipite e C1 e tra C1 e C2 sono inclinate e non sono completamente piatte, per cui il semplice movimento di rotazione sul piano orizzontale innesca modificazioni della verticalità e dell'inclinazione laterale delle vertebre.

cro rappresentato dagli appoggi occipitali, ma si localizza anteriormente ad essi a livello della sella turcica, ed è proprio per questo che la testa è naturalmente sbilanciata in avanti: come può aver sperimentato chiunque abbia avuto un leggero colpo di sonno, senza il sostegno attivo della muscolatura nucale la testa si flette naturalmente in avanti (Fig. 282).

La morfologia dello splanccocranio e quella post-craniale si riorganizzarono assecondando lo sviluppo di un cervello molto grande come fosse ormai privo di vincoli dettati dall'accrescimento osseo. Con la postura eretta e la traslazione anteriore del forame occipitale furono molteplici gli adattamenti dell'area sub-occipitale: si ridussero l'estensione e la verticalità del piano nucale e, rispetto agli ominini precedenti, la muscolatura nucale ridusse drasticamente la propria superficie di inserzione (Di Vincenzo, Manzi 2013) (Fig. 283).

Figura 282. Nonostante il forame magno in *H. sapiens* si trovi al di sotto della scatola cranica, l'appoggio sui condili occipitali è sempre posteriore al baricentro cranico.

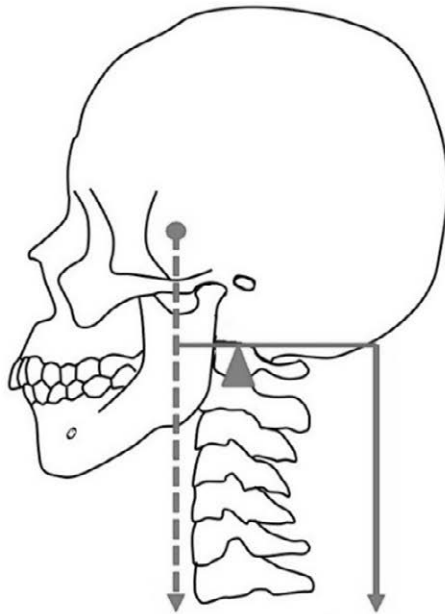
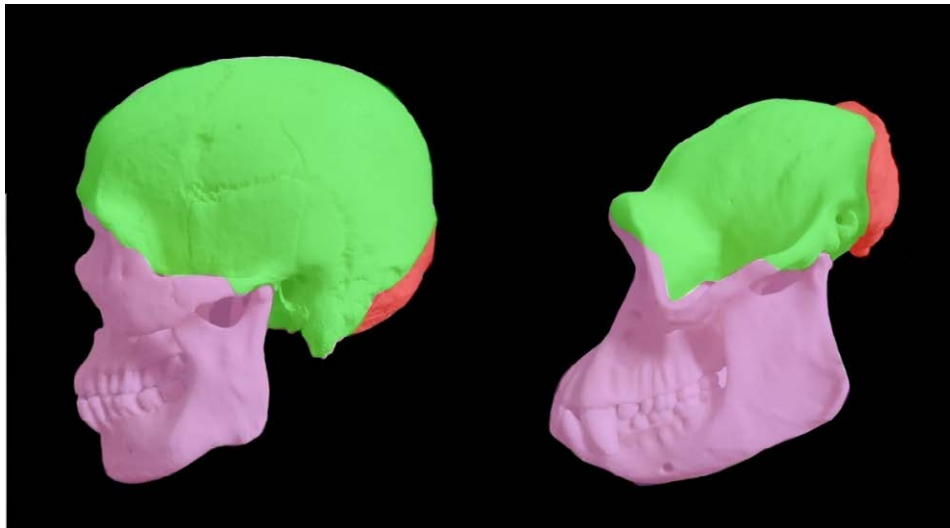


Figura 283. A sinistra: *Homo sapiens*; a destra: scimpanzé (*Pan troglodytes*). Riduzione del massiccio facciale (violetto), espansione globulare del neurocranio (verde), riduzione del piano nucale, area di inserzione dei muscoli sub-occipitali (rosso).



Nel genere *Homo* rispetto alle australopithecine e ancor più agli scimpanzé si ha la combinazione di una ridotta lunghezza del viso con una aumentata proiezione craniale posteriore al forame magno (Bramble, Lieberman 2004). In *H. sapiens* lo sviluppo 'globoso' del neurocranio posteriore e la colonna vertebrale verticale posta al di sotto del cranio hanno coinciso con una riduzione della componente muscolare posteriore, in modo da permettere una più raffinata regolazione dell'equilibrio, grazie anche a una collaborazione sinergica della muscolatura anteriore (Fig. 284).

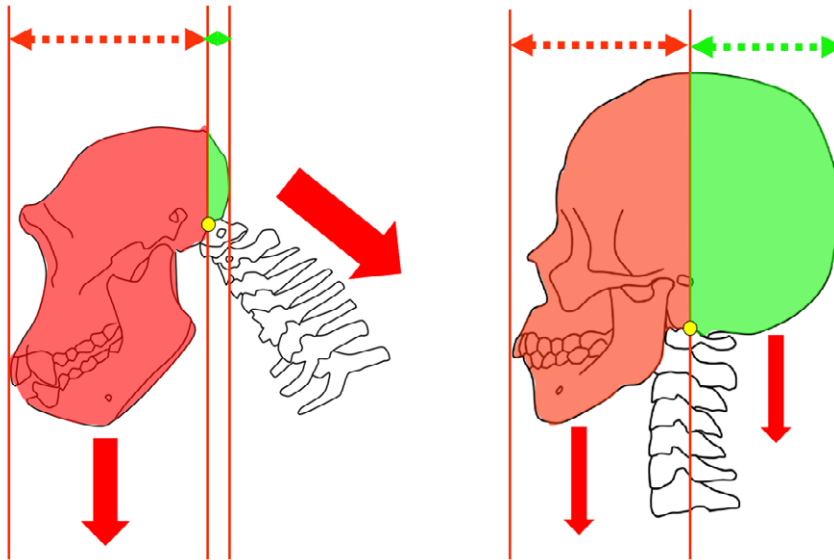


Figura 284. L'encefalizzazione tipica in *H. sapiens*, assieme a una riduzione del massiccio facciale (che si situa al di sotto della scatola cranica) e assieme allo spostamento antero-inferiore del forame magno, ha mutato radicalmente gli equilibri muscolari cambiando completamente i rapporti tra le muscolature anteriore e posteriore del distretto cranio-cervicale. Le masse encefalica e facciale in *H. sapiens* (a destra) si ridistribuiscono bilanciandosi più efficacemente sul fulcro dei condili occipitali (cerchio giallo); la potente muscolatura cervicale delle scimmie antropomorfe in *Homo sapiens* si riduce (freccie rosse); in rosso la massa cranica anteriore al fulcro di appoggio, in verde la massa cranica posteriore al fulcro di appoggio: si noti il deciso sbilanciamento del cranio scimmiesco.

L'adattamento della muscolatura si riflette sulla morfologia delle inserzioni ossee dei muscoli, come le apofisi spinose: l'orientamento e l'altezza delle apofisi spinose della colonna vertebrale riflettono le forze meccaniche che agiscono su di esse, e la loro lunghezza è direttamente proporzionale all'efficacia della loro leva meccanica (Kardong 1995) (Fig. 285).

Il collo dell'uomo è molto meno rigido rispetto a quello delle grandi scimmie, anche per la lunghezza delle apofisi dorsali delle vertebre cervicali, significativamente più lunghe di quelle delle vertebre toraciche: in *Homo sapiens* le apofisi spinose di C1 e C2 diventarono più lunghe per poter calibrare un maggior controllo nella flessione-estensione e nella rotazione cranica, mentre nello scimpanzé da C3 a C7 sono più lunghe per mantenere una maggiore rigidità e forza strutturale (Fig. 286).

La forma e le caratteristiche del piano nucale forniscono informazioni sulla postura e sulla relazione tra testa e colonna vertebrale, riflettendo la dimensione e l'orientamento

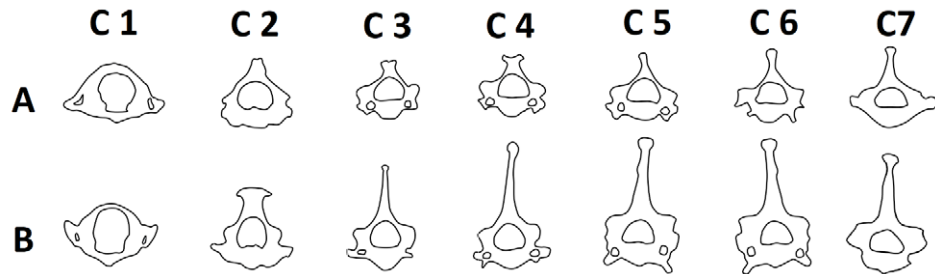
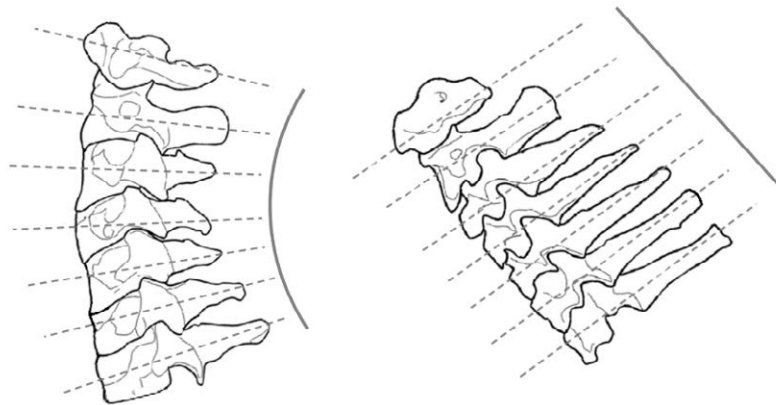


Figura 285. Comparazione tra le vertebre cervicali umane (A) e quelle dello scimpanzé (B). Si noti la diversa lunghezza delle apofisi spinose, superfici di inserzione della muscolatura suboccipitale e del collo.

Figura 286. A sinistra: colonna cervicale in *Homo sapiens*; a destra: colonna cervicale di scimpanzé (*Pan troglodytes*). L'estensione e l'orientamento delle apofisi spinose cervicali riflettono la forza della muscolatura che si esercita su questi segmenti ossei.



della muscolatura del collo (Wolpoff 2006). Il piano nucale è delimitato posteriormente dall'*inion* (punto posteriore estremo della protuberanza dell'osso occipitale e punto di inserzione del legamento nucale e del muscolo trapezio) e anteriormente dall'*opisthion* (margine posteriore del forame occipitale); il piano nucale è più esteso e marcato negli scimpanzé e nei gorilla, nei quali si evidenziano importanti rilievi ossei, vere e proprie creste che forniscono inserzione alla potente muscolatura cervicale (Fig. 287).

In questi primati lo sviluppato piano nucale fornisce inserzione ai potenti muscoli del collo che tengono il cranio in estensione mettendolo in trazione posteriormente; questa robusta muscolatura, che si ancora fortemente su un esteso piano nucale, trova una altrettanto efficace sponda biomeccanica nei lunghi bracci di leva forniti dalle importanti apofisi spinose delle vertebre cervicali, che controbilanciano il peso del massiccio frontale proteso in avanti (Manzi 2013) (Fig. 288).

Nel cranio umano, e in particolare in quello globulare di *H. sapiens*, il piano nucale si riduce in relazione alla diminuzione delle connessioni muscolari tra le spalle, il collo e la testa (Fig. 289).

Oltre al minor ingombro e quindi a una maggiore quantità di spazio entro il quale esprimere il movimento, la riduzione della lunghezza delle apofisi spinose cambia la biomeccanica muscolare variando la distanza dell'inserzione muscolare dal fulcro articolare. Più l'inserzione di un muscolo si allontana dal fulcro articolare, meno ampio ed esplosivo (contrazione immediata e massiva) è il movimento che la contrazione riesce a imprimere al segmento osseo, e più intensa è la forza impressa. Più l'inserzione mu-



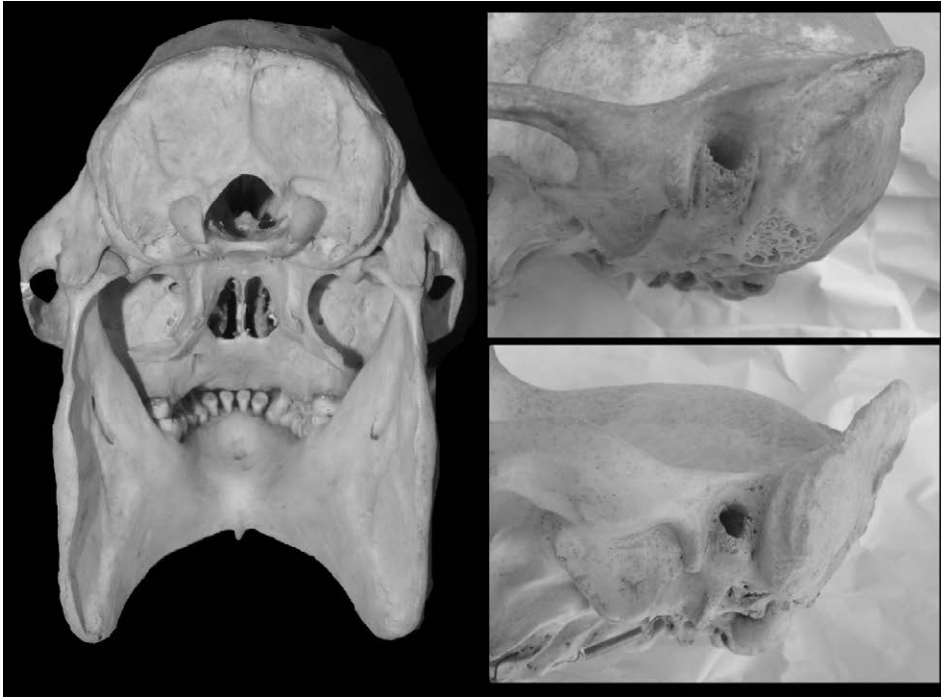


Figura 287. Piano nucale. A sinistra scimmia urlatrice (o aluatta) rossa (*Alouatta seniculus*); reperto 4668: si notino le impronte lasciate sul piano nucale dalla potente muscolatura cervicale. A destra in alto scimpanzé (*Pan troglodytes*); a destra in basso gorilla (*Gorilla gorilla*): la superficie ossea e le sue creste ossee sono indicative della potenza dei muscoli nuchali. Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

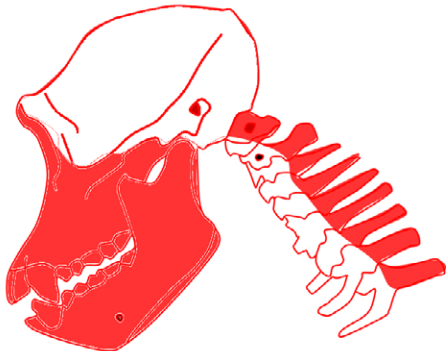


Figura 288. Le dimensioni delle apofisi spinose cervicali sono direttamente proporzionali allo sforzo necessario per controbilanciare il peso della testa.



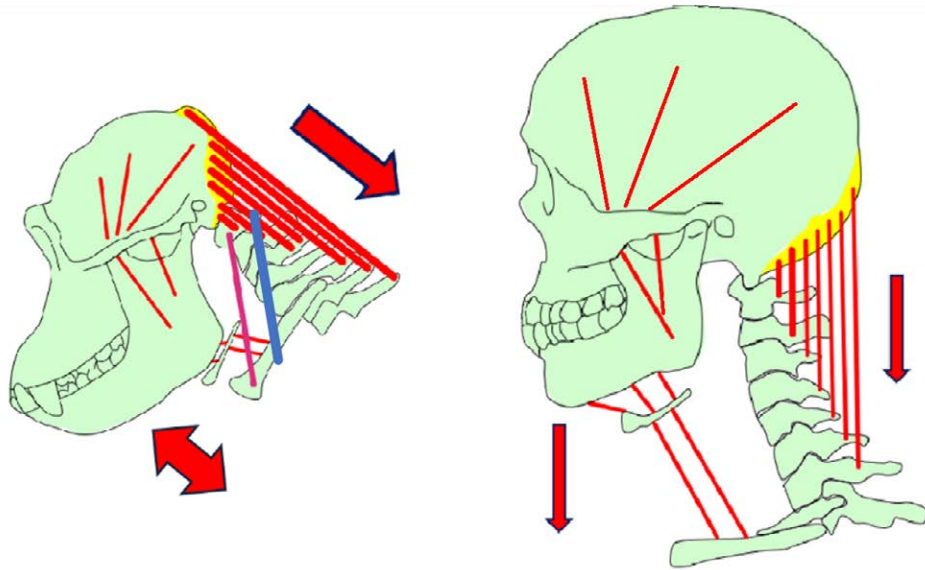


Figura 289. Conseguentemente alla riduzione della muscolatura cervicale nel genere *Homo* diminuì anche la lunghezza delle apofisi spinose e si instaurò un diverso equilibrio tra la catena muscolare anteriore e quella posteriore. Linee rosse: direzione dei fasci muscolari; linea blu: il muscolo atlanto-clavicolare presente nello scimpanzé – ma assente nell’uomo; in giallo l’area nucale di inserzione della muscolatura sub-occipitale.

scolare si avvicina al fulcro, maggiore e più esplosivo (sempre a parità di contrazione) è il movimento che la contrazione muscolare può imprimere al segmento osseo, ma minore sarà la sua forza. La riduzione delle leve craniche delle apofisi posteriori riduce la potenza e il controllo della muscolatura cervicale, ma ne aumenta la mobilità (Fig. 290).

La muscolatura masticatoria assieme a quella sovra- e sotto-ioidea assunse il ruolo di antagonista nei confronti della muscolatura cervicale per mantenere il cranio in equilibrio sul piano sagittale (Fig. 291).

Su questo piano la posizione del cranio è influenzata dalle relazioni reciproche dei muscoli di apertura e di chiusura della bocca che, assieme al gruppo dei muscoli sottoioidei, partecipano alla flessione della testa regolata dagli sternocleidomastoidei, dai muscoli lunghi del collo, dai piccoli e grandi retti anteriori e dai muscoli sub-occipitali (Fig. 292). Questi ultimi, corti potenti e sensibili, si inseriscono superiormente sull’occipite e inferiormente sulle prime due vertebre cervicali, e sono responsabili della fine regolazione posturale del cranio sulla colonna vertebrale; questo gruppo muscolare deve essere considerato come antagonista alla catena muscolare anteriore del collo e della testa.

Nei movimenti di apertura e chiusura della bocca viene coinvolta la muscolatura sovra e sottoioidea; nella massima apertura l’osso ioide viene trascinato in alto per più di 3 mm e in avanti per più di 1,5 mm (Hannam et al. 2008). L’azione dei muscoli sovra e sottoioidei determina l’abbassamento della mandibola in relazione alla loro contrazione e alla fissità dello ioide: nell’apertura della bocca lo ioide, fissato dalla contrazione dei muscoli sottoioidei, permette l’abbassamento della mandibola grazie alla contrazione dei muscoli sovraioidei. I muscoli di apertura della bocca esprimono forze passive trascurabili durante la chiusura della stessa, mentre le forze passive dei muscoli

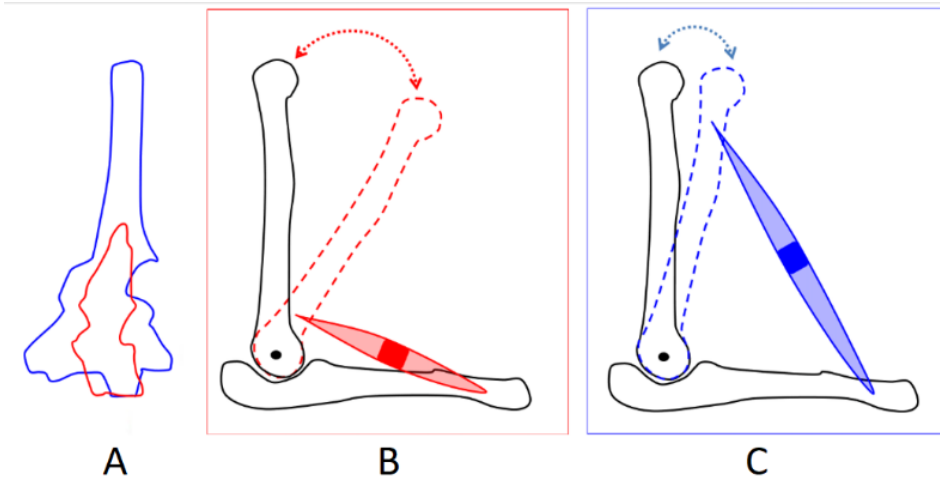


Figura 290. A: prospettiva laterale delle sagome sovrapposte di C5; rosso *Homo sapiens*, celeste scimpanzé (*Pan troglodytes*): si noti come nello stesso corpo vertebrale lo scimpanzé presenti un'apofisi spinosa proporzionalmente molto più lunga. B: inserzione muscolare vicino al fulcro articolare; a parità di contrazione muscolare (banda colorata) si ha una maggiore ampiezza di movimento e una minor forza rispetto a C.

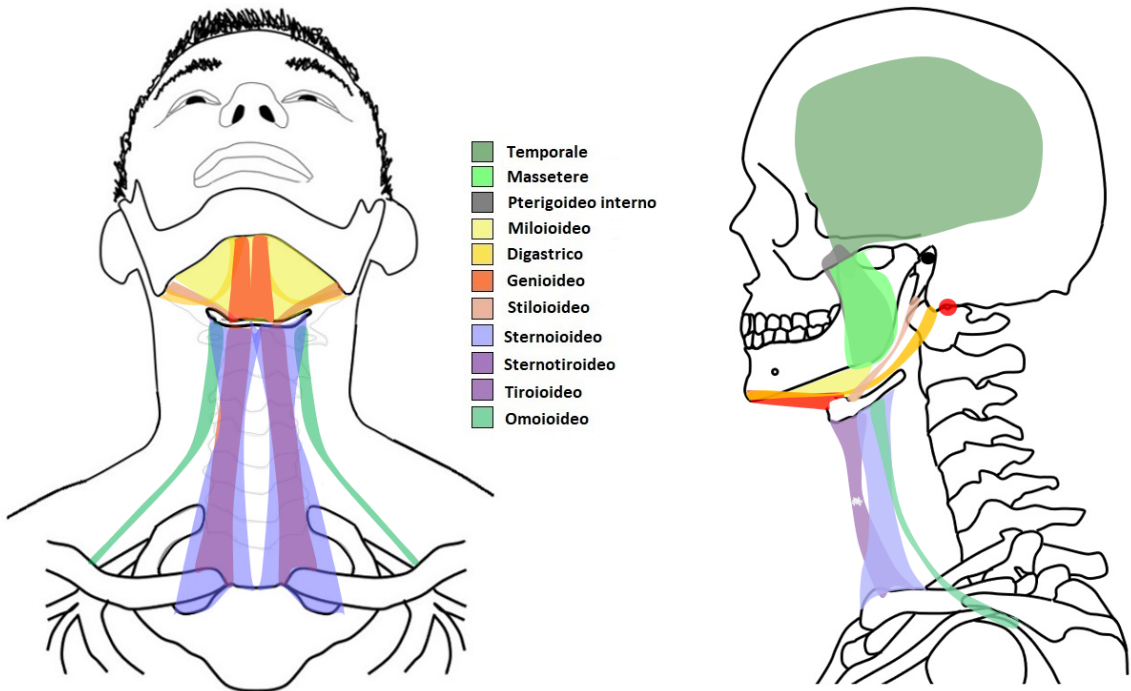


Figura 291. Catena muscolare anteriore del collo e della testa. I muscoli di apertura e chiusura della bocca partecipano attivamente all'equilibrio del cranio sulla colonna vertebrale.

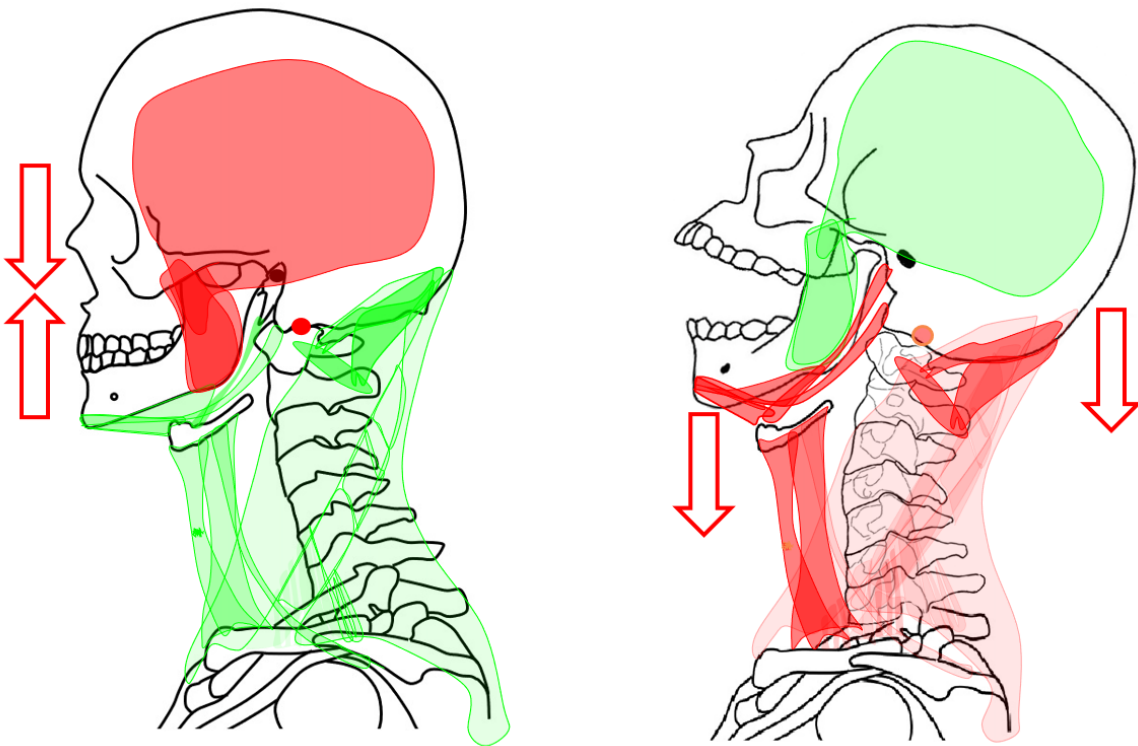


Figura 292. Complesso equilibrio tra la muscolatura masticatoria, quella sovra e sottoioidea e quella suboccipitale: a sinistra nel movimento di chiusura della mandibola i principali muscoli adduttori mandibolari, oltre all'innalzamento della mandibola, inserendosi sul cranio, ne inducono una flessione; a destra nel movimento di apertura della mandibola i principali muscoli abbassatori della mandibola sono coadiuvati dalla muscolatura suboccipitale che induce una estensione del cranio. In rosso muscolatura agonista che attiva il movimento; in verde muscolatura antagonista che contribuisce alla regolazione.

di chiusura contribuiscono in modo significativo a una limitazione del movimento di apertura (Koolstra, Van Eijden 1997).

Nell'uomo le complesse interazioni tra le diverse componenti della muscolatura cervicale permettono una ridondanza dinamica che consente una accentuata indipendenza tra muscolatura del tronco e della testa: anche durante la camminata, oppure durante la corsa, si sviluppano delle controrotazioni indipendenti del torace e delle braccia che stabilizzano il cranio (Bramble 2004).

Nell'uomo, rispetto allo scimpanzé e probabilmente alle australopithecine, la mobilità del collo compensa i movimenti del tronco facilitando la stabilizzazione della testa (Fig. 293).

Nelle scimmie la camminata bipede è ostacolata da forti connessioni muscolari che tendono a impedire le controrotazioni indipendenti della cintura pettorale e delle braccia, minimizzando la rotazione assiale della testa (Bramble 2004).

Sia la testa che il tronco possono aiutare il sistema nervoso stabilizzando i riferimenti spaziali e di orientamento (Dunbar et al. 2004) necessari per la locomozione; stabilità e adattamento sono dipendenti da fattori visivi, vestibolari e *input* somatosensoriali che forniscono informazioni continuamente aggiornate sull'orientamento del corpo



Figura 293. Schematizzazione del passo e degli adattamenti del bacino (retta celeste), delle spalle (retta blu) e della testa (cerchio grande) durante la camminata (freccie rosse tratteggiate: direzione dello sguardo): quattro immagini, da sinistra a destra. Posizione di partenza. Passo destro con rotazione omolaterale del bacino: se la colonna lombare non compensasse con una controrotazione delle spalle, queste resterebbero parallele al bacino con un forte disequilibrio. Controrotazione di bilanciamento delle spalle: se la colonna vertebrale cervicale non compensasse con una controrotazione della testa, lo sguardo non sarebbe efficacemente stabilizzato; come dei bilancieri l'arto superiore controlaterale al passo si slancia in avanti e quello omolaterale all'indietro. Controrotazione della testa rispetto alla rotazione delle spalle, in modo da mantenere stabile lo sguardo e il sistema vestibolare.

nello spazio e su come muoversi attraverso complessi ambienti naturali rimanendo in equilibrio. I sistemi visivo e vestibolare assumono un ruolo predominante nella locomozione: la visione è fondamentale per adattare i modelli di passo a un terreno irregolare e per evitarne gli ostacoli, mentre il sistema vestibolare risponde ad accelerazioni roto-traslatorie della testa, fornendo informazioni sul suo orientamento nello spazio, contribuendo alla postura e orientando il collo e il tronco durante la locomozione.

Durante la deambulazione i quadrupedi stabilizzano i tre segmenti cervicali nei tre piani dello spazio, mentre gli esseri umani eseguono ampie rotazioni della testa attorno al proprio asse trasversale (beccheggio) e attorno all'asse verticale (imbardata). Nell'uomo durante la locomozione la testa compensa le oscillazioni del passo con rotazioni compensative orizzontali di venti gradi al massimo ( $\leq 20^\circ$ ), simultanee al singolo passo (Pozzo et al. 1990); quando scansioniamo visivamente ciò che ci circonda la nostra testa spesso ruota di molto più che venti gradi, ma quando corriamo o saltiamo vengono evitate rotazioni della testa maggiori ( $> 20^\circ$ ).

Durante la camminata usualmente non è necessario mantenere lo sguardo su di un bersaglio specifico perché gli animali allo stato brado ispezionano visivamente il loro ambiente per individuare cibo o predatori o altri pericoli (Dunbar et al. 2008). La testa o il tronco devono essere stabilizzati rotazionalmente per fornire al cervello un quadro di riferimento per l'orientamento spaziale del corpo intero ed è stato ipotizzato che il bipedismo nell'uomo abbia sviluppato forze che aumentano la tendenza a ruotare delle singole vertebre (Janssen et al. 2010). Durante la camminata sono state effettuate misurazioni della rotazione assiale del rachide: avvenuta l'estensione del passo, la vertebra toracica può ruotare fino a cinque gradi mentre la quinta vertebra lombare arriva a sei gradi nella direzione opposta, con anche un suo movimento sul piano frontale (Gregersen, Lucas 1967; Lumsden, Morris 1968); anche se con dinamiche diverse nei vari segmenti della colonna vertebrale la rotazione orizzontale non mai è pura e si associa sempre a una variazione della verticalità, in quanto le superfici articolari intervertebrali generalmente non sono né piatte né orizzontali.

Il legame funzionale tra la muscolatura posteriore sub-cranica e la muscolatura che regola l'apertura e la chiusura della bocca, è una correlazione che filogeneticamente risale al tempo profondo: nei vertebrati l'apertura della mandibola è 'da sempre' accompagnata dall'estensione della testa-collo presente fin nei pesci primitivi paleoniscoidi, progenitori di tutti gli attuali pesci ossei, nei quali la bocca veniva aperta anche dai muscoli epiassiali che sollevavano la testa (Fig. 294).

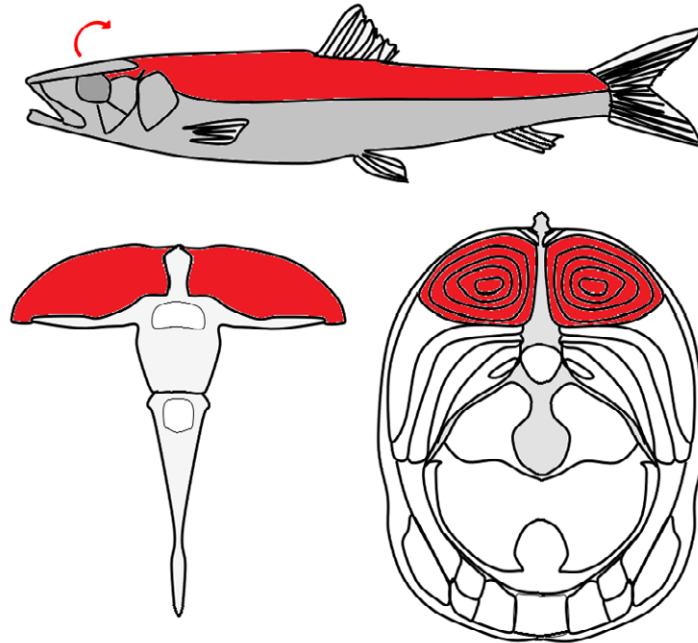


Figura 294. Muscoli epiassiali nei pesci: la loro contrazione bilaterale estende la testa contribuendo all'apertura della bocca.

Questa associazione tra innalzamento del cranio e abbassamento della mascella inferiore dovuta all'attivazione dei muscoli epiassiali si mantenne anche negli squali, nei pesci teleostei evoluti e negli anfibi; nell'evoluzione dei vertebrati anche nel passaggio dall'ambiente acquatico a quello terrestre rimase l'estensione cranica nella fase di apertura veloce della bocca (Liem et al. 2001). La correlazione tra muscolatura cervicale e i movimenti di apertura e chiusura della bocca, sia per stabilizzare le articolazioni del collo e della testa contro eccessive sollecitazioni durante la predazione, sia per rendere più efficace e potente il morso, è arcaica: ad esempio nei dinosauri questo stile di alimentazione (Holtz 2002) implicava una potente flessione del cranio (movimento dei denti superiori verso la mandibola) in modo da affondare i denti superiori nella carne della preda trafiggendola con la 'dentatura cranica' (Snively 2007): i denti del mascellare superiore venivano branditi come pugnali dalla muscolatura del collo (Samman 2006). L'interazione funzionale tra i movimenti della bocca e i muscoli della zona cervicale si è mantenuta anche nei mammiferi: nei ratti i collegamenti funzionali tra il sistema masticatorio e quello motore della testa si sono evidenziate attraverso afferenze muscolari trigeminali verso i muscoli del collo (Zeredo, Toda, e Soma 2003). Nella masticazione dei conigli, i movimenti della testa e le attività muscolari del collo hanno mostrato un ritmo sincronizzato con il movimento della mandibola (Igarashi et al. 2000).

Anche nell'uomo si mantiene questa relazione funzionale tra il sistema temporo-mandibolare e il sistema cranio-cervicale: il movimento di apertura della bocca (M<sub>dA</sub>) è dovuto non soltanto alla mandibola ma è il risultato dell'attivazione contemporanea di questi due distretti, con movimenti simultanei sia dell'ATM che dell'articolazione atlanto-occipitale e delle articolazioni cervicali (Eriksson et al. 2000; Kohno et al. 2001). All'abbassamento della mandibola si associa una estensione craniale con il rachide cer-

vicale che asseconda tale movimento (Eriksson 1998); quando pensiamo ai movimenti masticatori troppo spesso si idealizza il cranio come fosse fissato a un punto immobile nello spazio, con la mandibola che da sola esaurisce completamente la dinamica del movimento: in realtà nell'uomo il cranio si muove sul fulcro dei condili occipitali, e non soltanto durante la massima apertura della bocca (Eriksson et al. 2000) (Fig. 295).

D'altro canto se proviamo a estendere al massimo la testa mantenendo a contatto le arcate dentali fino a raggiungere il limite del movimento, questo può essere oltrepassato solo aprendo la bocca: con il rilassamento degli adduttori della mandibola la catena muscolare anteriore si detende permettendo al cranio una estensione aggiuntiva (Fig. 296).

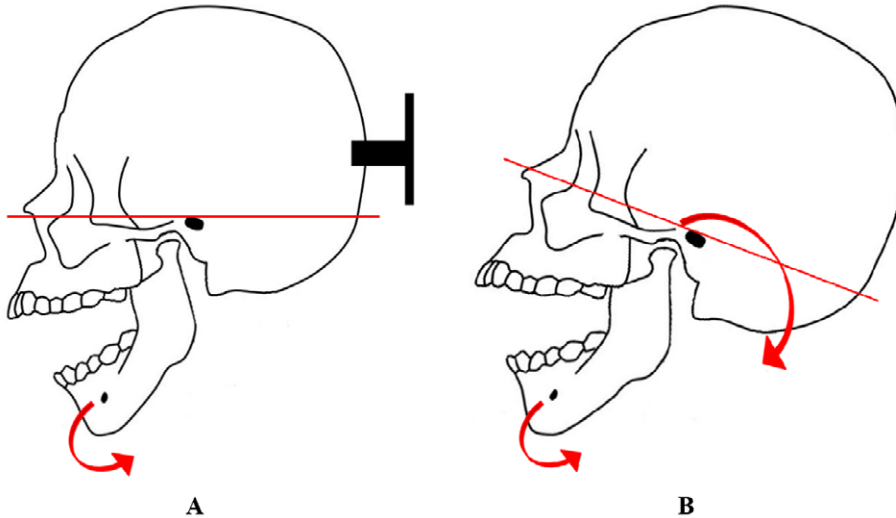


Figura 295. A: ipotetica e non fisiologica apertura della bocca con il cranio fissato in un punto immobile nello spazio; il grado di apertura è dato solo dall'abbassamento della mandibola. B: reale e fisiologica apertura della bocca, con estensione della testa che contribuisce al grado di apertura.



Figura 296. Piano sagittale: rapporti tra la muscolatura mandibolare e quella cervicale. A sinistra massima estensione della testa a bocca chiusa; a destra massima estensione della testa a bocca aperta: si noti la maggiore estensione della testa una volta che i muscoli di chiusura della bocca siano rilassati.



L'induzione sperimentale di diverse posture cranio-cervicali influenza i valori di massima apertura, confermando la relazione biomeccanica tra la regione cranio-cervicale e la dinamica dell'ATM (Chen et al. 1998).

Durante il MdA l'inizio dell'accelerazione della testa è successivo a quella della mandibola di circa 8 millisecondi, mentre l'attività dello sternocleidomastoideo precede quella della testa di circa 18 msec; questi risultati suggeriscono che il movimento della testa non è iniziato dai riflessi periferici ma da comandi centrali pre-programmati, e può essere rilevante per il disagio muscolare nelle regioni del collo e delle spalle dei pazienti con disturbi stomatognatici (Torisu et al. 2001). La simultaneità dei movimenti mandibolari e cranici durante lo sbadiglio del feto suggerisce che questi programmi motori siano innati (Zafar 2000), con un elevato grado di coerenza spazio-temporale tra i movimenti mandibolari e quelli cranio-cervicali testa-collo (Zafar 2000; Schindler 2010).

Anche nel movimento di chiusura sono coinvolti i muscoli del collo; ad esempio durante forti sforzi improvvisi di serraggio si ha la co-attivazione bilaterale dei muscoli sternocleidomastoidei, con una intensità progressiva proporzionale all'attivazione dei masseteri (Clark et al. 1993). Nell'uomo durante il semplice movimento di apertura e chiusura della bocca – dinamica arcaica presente anche nei vertebrati primari – il cranio asseconda i movimenti mandibolari; ciò avviene anche durante la masticazione monolaterale con simultanei movimenti della testa e del collo. Sul piano orizzontale – che per quanto riguarda i movimenti mandibolari è una conquista della masticazione mammaliana – la sinergia tra la muscolatura mandibolare e quella cervicale si può evidenziare con un test di rotazione della testa, effettuabile facendo eseguire a un soggetto (privo di tensioni muscolari significative) il movimento di massima rotazione: quando la rotazione raggiungerà il suo limite, questo potrà essere oltrepassato eseguendo il massimo spostamento laterale della mandibola dallo stesso lato della rotazione della testa (Fig. 297).



Figura 297. Sinergia tra muscolatura mandibolare e muscolatura cervicale sul piano orizzontale: se al movimento di massima rotazione della testa si associa lo spostamento della mandibola dal lato della rotazione, si otterrà un incremento del limite di rotazione della testa.

Nell'uomo durante la masticazione piccoli movimenti della testa accompagnano i movimenti della mandibola: il punto incisale superiore si muove in direzione opposta alla mandibola attraverso un movimento della testa periodico e ritmico, sincrono in coordinazione con il movimento mandibolare; si sono registrati simultanei movimenti di estensione e flessione della testa e del collo, con un'ampiezza correlata principalmente alle dimensioni e alla consistenza del cibo masticato. Il comportamento dell'insieme



testa-collo durante la masticazione è modulato in risposta ai cambiamenti nella propriocettività dei mascellari (Eriksson et al. 2000; Häggman-Henrikson, Eriksson 2004; Häggman-Henrikson et al. 2006). La componente verticale del movimento della testa rimane entro il 10% del movimento mandibolare (Kohn 2001b), in coordinazione ritmica con il movimento mandibolare (Kohn 2001a).

La masticazione induce un'estensione della testa a causa della co-contrazione dei muscoli sternocleidomastoidei e trapezi; la modifica della posizione della mandibola può influire sulla resistenza dei muscoli del collo: variazioni nella contrazione dei muscoli masticatori influenzano la postura dell'intero corpo, e cambiamenti nella posizione della mandibola sono in grado di modulare la stabilità posturale durante la postura eretta. Per mantenere la stabilità posturale, il sistema di equilibrio del corpo richiede informazioni sulla posizione e il movimento del corpo nello spazio, e l'attività motoria orale esercita una forte influenza sulla funzione motoria del corpo in generale (Miyahara 1991).

L'occlusione dentale è la determinante principale della statica e della dinamica mandibolare: le superfici occlusali contattando tra di loro determinano gli appoggi, le guide e i vincoli attraverso i quali la muscolatura mandibolare è in grado di esprimere il proprio *range* di movimento in relazione alle arcate superiori e quindi al cranio. Vi è una relazione sensoriale-motoria tra il distretto mascellare e quello cervicale, e le modifiche occlusali influenzano la posizione del cranio e i suoi rapporti con il rachide portando a una redistribuzione delle sollecitazioni sulla colonna cervicale; il numero e la posizione dei contatti dentali (la posizione della mandibola, dicevamo sopra) possono influire sulla resistenza dei muscoli del collo (Alghadir, Zafar, e Iqbal 2015). Una posizione della mandibola centrata rispetto al mascellare superiore determina una maggiore simmetria nei modelli di contrazione dei muscoli sternocleidomastoidei (Zafar 2019).

È esperienza comune che durante un'intensa prova fisica la mandibola venga serrata contro il cranio per incrementare lo sforzo muscolare, tanto che è entrato nel linguaggio comune il detto «stringere i denti» quando si debba superare una prova molto impegnativa. Il serramento volontario delle arcate dentarie migliora la forza muscolare dell'intero corpo: durante gli esercizi di forza e di potenza è comune per gli atleti serrare i denti sviluppando tensioni muscolari nel viso e nel collo per accumulare un vantaggio ergogenico (Ebben, Flanagan, e Jensen 2008). Il serramento volontario contribuisce a migliorare la stabilità corporea ed è comunemente osservato in associazione a movimenti volontari che richiedono grossi sforzi, ad esempio durante il sollevamento pesi (Takada et al. 2000).

I propriocettori del collo possono giocare un ruolo significativo nel mantenimento posturale della testa e del corpo, sia in statica che in dinamica; questo controllo avviene grazie a una integrazione tra informazioni sensoriali (provenienti da recettori vestibolari, visivi, propriocettivi e cutanei) e comandi motori variamente combinati, in modo da fornire il *feedback* necessario al mantenimento dell'equilibrio.

In ortostatismo il corpo umano compie piccole e continue oscillazioni per mantenere il controllo dell'equilibrio grazie a continue afferenze provenienti dai recettori vestibolari, ma anche dalla proprioccezione derivante dai recettori del sistema muscolare masticatorio, dai recettori articolari dell'ATM e dai recettori del legamento parodontale. I meccanocettori parodontali sono estremamente sensibili (i recettori che innervano i denti sani sono sensibili alle forze passive superiori a 0,66 newton): essi giocano un ruolo chiave nelle capacità sensoriali discriminatorie e nel controllo della statica e della dinamica mandibolare (Grieznis, Apse, e Blumfelds 2010). Questa propriocettività è assicurata dal trigemino, il più grande nervo cranico, i cui disturbi afferenziali possono avere ripercussioni sul mantenimento dell'equilibrio (Gangloff, Perrin 2002). Le informazioni provenienti dall'apparato stomatognatico possono influenzare l'oscillazione del corpo: una corretta occlusione contribuisce al mantenimento dell'e-

quilibrio posturale e al miglioramento della stabilità quando si verificano oscillazioni impreviste nella posizione eretta (Hosoda et al. 2007).

Modifiche della dimensione verticale dell'occlusione possono influenzare la distribuzione dello stress nella colonna cervicale anche se la grande variabilità delle caratteristiche morfologiche individuali impedisce qualsiasi valutazione statistica (Sforza et al. 2006). Anche l'inclinazione laterale del piano occlusale, con il conseguente squilibrio tra muscoli masticatori dei due lati, agisce sul rachide cervicale giocando un ruolo compensatorio nel controllo della postura (Shimazaki et al. 2003).

Durante una simulazione masticatoria sono stati quantificati gli effetti biomeccanici sulle vertebre superiori: lo stress convergeva nella faccetta del processo odontoideo dell'atlante con una intensità sull'articolazione vertebrale di circa un millesimo rispetto alla forza esercitata sulle superfici occlusali (Motoyoshi et al. 2000).

Ai movimenti mandibolari corrispondono sempre movimenti craniali, che ingenerano a loro volta sempre un adattamento del rachide cervicale. Il rapporto tra le superfici occlusali dell'arcata inferiore (mandibola) e quelle dell'arcata superiore (cranio), oltre a determinare la statica e la dinamica dell'articolazione temporo-mandibolare (Klineberg, Murray 1999), influisce sulla statica e sulla dinamica del cranio e delle sue interazioni con la colonna vertebrale; questi rapporti funzionali trovano le loro connessioni non solo da un punto di vista anatomico od ontogenetico, ma come abbiamo visto affondano la loro origine filogenetica nel tempo profondo: tali evidenze dovrebbero far considerare l'occlusione non come un mero rapporto tra le arcate dentali, ma come un più complesso rapporto tra mandibola, cranio e distretto cervicale.

Con il bipedismo obbligato in postura eretta e la progressiva encefalizzazione del genere *Homo*, associata alla particolare forma globulare del neurocranio in *H. sapiens*, la nostra occlusione dentale assume un importante ruolo propriocettivo per la posizione della mandibola e del cranio nello spazio. Questo insieme di articolazioni (articolazione occlusale, temporo-mandibolare e cranio-atlantoidea) possono essere pensate come un insieme pluriarticolare che con la sua complementarietà regola la nostra postura, aiutandoci a sostenere il nostro precario equilibrio: derivante dal nostro obbligato e svantaggioso appoggio bipede, dalla postura eretta e da un pesante cranio sferico in bilico su una colonna vertebrale verticalizzata e sostenuta da una muscolatura relativamente debole.

#### 4.3 Determinanti dell'occlusione

Come abbiamo visto, durante l'evoluzione umana – dalle forme arcaiche di uomo fino ai giorni nostri – bipedismo, encefalizzazione e dieta hanno ridefinito i rapporti anatomici e funzionali tra le diverse strutture craniche, in modo da ottimizzare e bilanciare le specifiche funzioni; nel distretto anatomico dell'apparato masticatorio alcune di queste caratteristiche anatomiche sono state riunite in un insieme denominato 'determinanti dell'occlusione': ognuna di esse può essere pensata come un'entità gnatometrica capace di influenzare uno schema funzionale corale; queste varie entità coordinandosi reciprocamente regolano la funzione masticatoria (Dickerson, Chan, e Carlson 2001). Lo studio delle determinanti dell'occlusione ha portato a identificare statisticamente il loro valore medio, dal quale poi ogni individuo più o meno si discosta: infatti queste entità variano individualmente e caratterizzano la funzione sia per la loro impostazione genetica sia per l'adattamento morfologico individuale durante il corso della vita. Ecco dunque quali sono le determinanti dell'occlusione:

- Guida condilare (inclinazione del tetto della fossa mandibolare);

- Guida incisiva (*overbite*);
- Distanza intercondilare;
- Movimento di Bennett;
- Altezza cuspidale;
- Inclinazione del piano oclusale;
- Profondità delle curve di compenso.

All'interno di questo insieme di entità misurabili in gradi o in millimetri, la guida condilare, la distanza intercondilare e il movimento di Bennett vengono dette determinanti fisse, poiché la loro esistenza non è strettamente legata alla presenza dei denti (Molina et al. 1980).

Le componenti anatomiche e funzionali che regolano la dinamica mandibolare furono descritte e raggruppate insieme nel 1926 da Rudolph L. Hanau nel tentativo di creare degli strumenti che riproducessero i movimenti della bocca, allo scopo di raggiungere un'occlusione equilibrata per la stabilità delle protesi mobili totali durante la masticazione (Hanau 1926). In soggetti che presentano una edentulia completa, e che vengono riabilitati con protesi totali mobili (ma lo stesso discorso vale anche per le protesi totali ad ancoraggio implantare), le determinanti non fisse scompaiono e l'unica variabile fissa che caratterizza l'occlusione, e che dovremo registrare, è quella delle pendenze del tetto glenoideo dell'ATM: il plurale in questo caso è opportuno perché in un soggetto che abbia avuto una masticazione monolaterale fissa per una parte della sua vita, in risposta a questa funzione asimmetrica, si saranno sviluppate delle pendenze asimmetriche del tetto delle fosse mandibolari.

Nelle ricostruzioni protesiche sarà perciò necessario armonizzare le determinanti oclusali con quella che interagisce maggiormente nel suo corretto funzionamento (la pendenza dei tetti glenoidei, ovvero le guide condilari), in modo da evitare che durante i movimenti mandibolari si inneschino interferenze destabilizzanti per la protesi mobile (Fig. 298, 299); o che, nel caso di protesi implantari, tali interferenze si scarichino dannosamente sugli impianti, sul loro supporto osseo o sulle strutture muscolo-scheletriche.

Le determinanti che caratterizzano l'occlusione sono state coinvolte negli adattamenti indotti dal bipedismo e dall'encefalizzazione e, data l'interdipendenza tra mandibola cranio e colonna vertebrale, questi parametri dovrebbero essere rinominati 'determinanti del rapporto mandibolo-cranico-cervicale'; questi fattori devono dunque essere considerati come delle 'reciprocità propriocettive' che, oltre a regolare la masticazione, aiutano il sistema nel difficile compito di equilibrare un ipersviluppato e pesante cranio globoso su di una sottostante verticale colonna vertebrale.

Le accennate modifiche craniali, oggetto dei prossimi paragrafi, si possono riassumere in:

- *Riduzione del processo postglenoideo*: si verifica con la diminuzione della distanza che separa la cavità timpanica dalla fossa mandibolare;
- *Presenza del canale del Civinini (CdC; o canale di Huguier)*: si verifica con lo strutturarsi e il permanere di una comunicazione tra la cavità timpanica e la fossa mandibolare, attraversata da due legamenti che collegano la mandibola e la parte posteriore dell'ATM con il martello;
- *Aumento dell'inclinazione del tetto della fossa mandibolare*: accentuandosi l'inclinazione del tetto glenoideo la dinamica condilare si relazionò funzionalmente con l'area di sovrapposizione dell'incisivo superiore su quello inferiore (*overbite*);
- *Formazione del tubercolo articolare*: si formò la lieve protuberanza ossea, area di inserzione del legamento temporo-mandibolare;



Figura 298. Protesi totale in un paziente edentulo che presenta una impostazione non corretta delle determinanti dell'occlusione: durante i movimenti di lateralità la protesi inferiore destabilizza, disloca e trascina con sé la protesi superiore.



Figura 299. Prova del montaggio su cera di una protesi totale in un paziente edentulo che presenta una impostazione corretta delle determinanti dell'occlusione: durante i movimenti di lateralità le protesi superiore e inferiore si stabilizzano reciprocamente, sia con una funzione di gruppo sul lato lavorante, sia con uno sfioramento di bilanciamento sul lato non lavorante. Non si creano forze torcenti o momenti di forza destabilizzanti: come abbiamo visto nel capitolo sull'usura, nella dentatura delle popolazioni umane del passato questo schema occlusale si instaurava velocemente; l'occlusione bilanciata bilaterale, oggi erroneamente considerata una 'occlusione per la protesi totale' è il frutto di una maturazione fisiologica dei contatti occlusali, in grado di stabilizzare tutte le componenti del sistema masticatorio.

- *Formazione del legamento temporo-mandibolare (LTM)*: questa componente legamentosa dell'articolazione temporo-mandibolare si strutturò in due fasci distinti, essenziali per le nuove dinamiche articolari;
- *Modificazione dei volumi dentali e scomparsa del C/P3 honing complex*: il canino ridusse il proprio volume, diventando un elemento cardine per la guida dei movimenti sul piano orizzontale;
- *Accorciamento della mandibola*: si verificò con l'arretramento del massiccio facciale;
- *Espansione del mascellare superiore*: insieme all'arretramento del massiccio facciale si verificò un aumento del diametro trasversale del palato;
- *Modificazione del piano occlusale*: si realizzò tramite l'adattamento del piano occlusale alle modificazioni della struttura cranica;
- *Formazione dell'overbite/sovramorso incisivo*: con la sovrapposizione degli incisivi superiori agli incisivi inferiori il sovramorso incisivo diventò una nuova area propriocettiva: grazie alla sua estrema sensibilità, questo gruppo dentale fu in grado di regolare i movimenti antero-posteriori (guida incisiva) e laterali (guida canina), dialogando funzionalmente con la guida articolare posteriore.

#### 4.4 Riduzione del processo postglenoideo

Nell'uomo il processo postglenoideo (PP) è una prominenza ossea conica formata da un ispessimento laterale del labbro articolare posteriore della fossa mandibolare; è posizionato immediatamente di fronte al meato acustico esterno e contribuisce a formare la parete posteriore dell'ATM. Il PP cresce costantemente e raggiunge la sua dimensione finale attorno ai 13 anni; è presente nel 79% delle ATM (Katsavrias 2002). Il PP separa la fossa mandibolare dal meato acustico esterno e la sua presenza limita gli spostamenti posteriori del condilo (Sicher 1951) (Fig. 300).



Figura 300. Processo postglenoideo che delimita posteriormente ed esternamente la fossa mandibolare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Nella maggior parte dei mammiferi marsupiali e placentati l'orecchio medio è racchiuso da una struttura ossea nota come bulla timpanica o bulla uditiva, che forma il pavimento dell'orecchio medio e protegge lo spazio della cavità timpanica (Tucker 2017) (Fig. 301).



Figura 301. Cranio di cobo o antilope d'acqua (*Kobus ellipsiprymnus*). In verde la bulla uditiva. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Tra la bulla timpanica e la fossa mandibolare si interpone un voluminoso processo postglenoideo che separa queste due strutture proteggendo l'organo dell'udito e dell'equilibrio dal pericolo letale di una violenta retrusione condilare, che si potrebbe verificare durante le intense forze sviluppate dalla masticazione (Fig. 302), o ancor più durante la predazione (Fig. 303).

Oltre al progressivo avvicinamento dell'orecchio medio all'ATM, con la scomparsa della bulla timpanica (avvenuta già nelle antropomorfe) e la marcata riduzione del processo postglenoideo, l'uomo moderno si distingue dagli altri primati per la correlazione diretta tra la flessione sagittale della base del cranio, l'orientamento della piramide petrosa e l'aumento delle dimensioni del cervello (encefalizzazione) con una base cranica raccorciata (Spoor 1997). Nei primati il PP, pur in presenza di un'alta variabilità morfologica, durante la masticazione prende contatto funzionale articolando con il condilo mandibolare (Wall 1997) (Fig. 304, 305).

Nelle scimmie la fossa mandibolare è considerata bassa, poco inclinata e con eminenze articolari poco formate (Fig. 306), mentre in *Australopithecus africanus* la fossa glenoidea è delimitata posteriormente da un ben sviluppato processo postglenoideo mantenendo una marcata distanza dal meato uditivo esterno (Kieser 1997).

A differenza dell'uomo, nelle scimmie antropomorfe quando i denti occludono, il condilo si appoggia contro la faccia posteriore dell'eminenza articolare (Aiello, Dean 1990) (Fig. 307).

Nelle scimmie antropomorfe il PP è unito alla parete anteriore della cavità timpanica, e l'area postglenoidea è notevolmente più voluminosa e di maggior spessore rispetto a quella dell'uomo (Ashton, Zuckerman 1954; Kimbel et al. 1986) (Fig. 308).

Nelle scimmie una caratteristica importante dell'ATM è data dall'aspetto mediale dell'articolazione, dove il disco articolare si interpone tra la testa del condilo e il processo entoglenoideo: la superficie della testa condilare segue da vicino il contorno mediale della fossa (Fig. 309).

Le modificazioni evolutive della fossa mandibolare che si sono compiute nel genere *Homo* e specificamente in *H. sapiens* non riguardano solo la profondità della fossa, la diminuzione del processo postglenoideo o lo sviluppo del tubercolo articolare, ma coinvolgono anche la parete interna della fossa, che nelle scimmie antropomorfe è delimitata medialmente da una parete ossea: il processo entoglenoideo (Fig. 310).

In molte scimmie antropomorfe è possibile solo un limitato movimento laterale o mediale del condilo, mentre nell'essere umano moderno la mandibola non è così strettamente vincolata dal punto di vista dinamico: è come se il processo entoglenoideo avesse ridotto la sua importanza per consentire una maggior libertà di movimento ai condili (Fig. 311).

Nelle scimmie antropomorfe durante i movimenti laterali della mandibola il condilo si rapporta con il processo entoglenoideo che costituisce la parete mediale della fossa; questo potrebbe spiegare perché il legamento temporo-mandibolare in questi primati sia ridotto oppure assente: la funzione di resistenza alle sollecitazioni in senso laterale del condilo di lavoro sarebbe praticamente svolta dal processo entoglenoideo controlaterale (Fig. 312).

Il fatto che nella capsula articolare dell'ATM di questi primati si trovi un esteso e resistente legamento esterno suggerisce che la sua funzione primaria sia non tanto di resistere ai movimenti laterali, ma piuttosto di mantenere testa condilare, disco ed eminenza articolare in stretto contatto durante i movimenti di apertura e chiusura della mandibola (Aiello, Dean 1990): nell'uomo questo compito viene assolto dalla porzione obliqua del legamento temporo-mandibolare.



Figura 302. Processo postglenoideo e la bulla uditiva di un'antilope d'acqua o cobo (*Kobus ellipsyprimnus*). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 303. Leone (*Panthera leo*): uno sviluppato processo postglenoideo si frappone tra orecchio medio e fossa mandibolare per proteggere le strutture dell'orecchio medio e interno, indispensabili per la sopravvivenza dell'animale. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.





Figura 304. Variabilità morfologica dei processi post-glenoidei. In senso orario: *Cebus apella*, *Macaca sylvanus*, *Clorocebus pygerythrus*, *Macaca mulatta*, *Pongo pygmaeus*, *Pan troglodytes*. Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 305. Rapporto fra condilo e processo postglenoideo in scimmia urlatrice rossa (*Alouatta seniculus*). Reperto 4668 del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

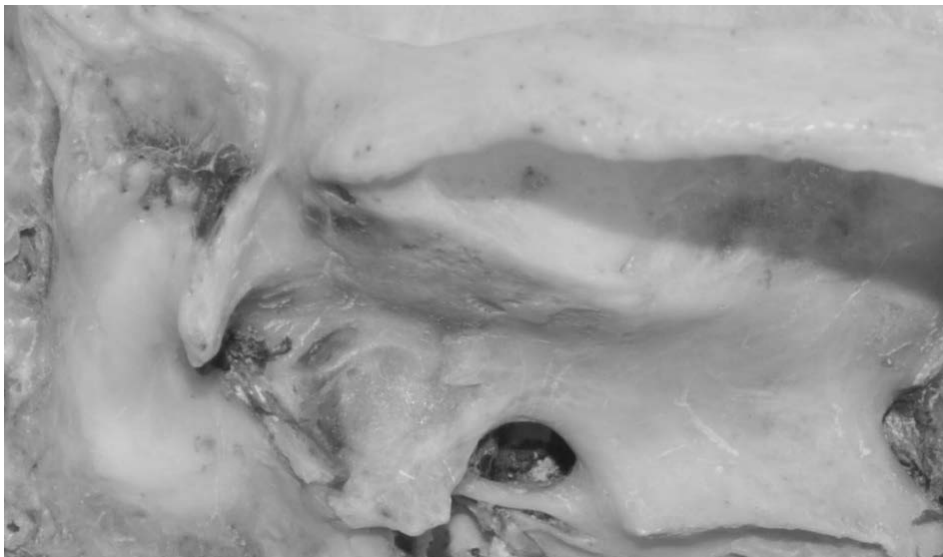
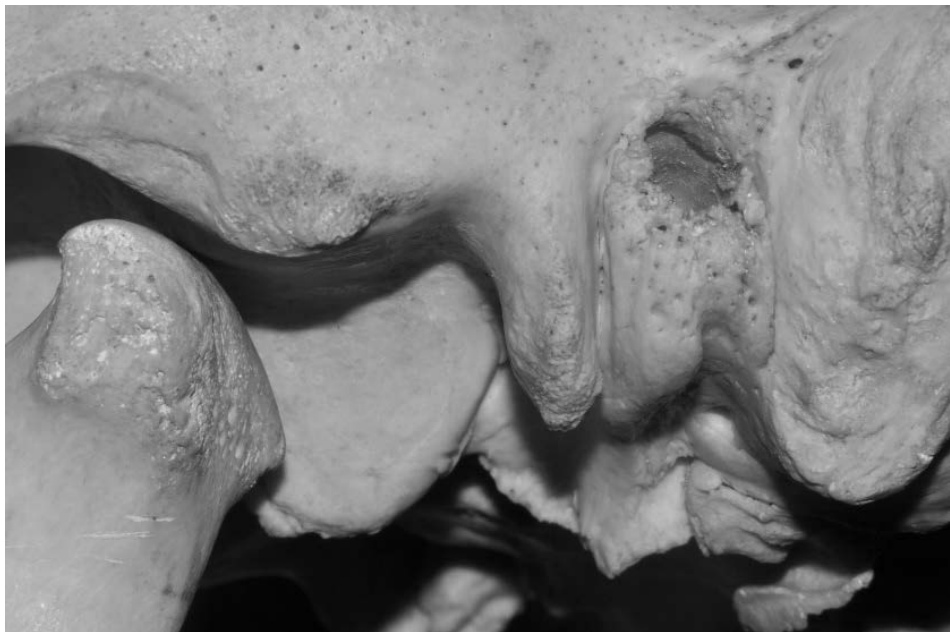


Figura 306. ATM di gibbono (*Bunopithecus hoolock*). Si noti la scarsa inclinazione del tetto della fossa mandibolare. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Figura 307.  
Condilo, fossa  
mandibolare,  
processo  
postglenoideo e  
meato acustico  
di gorilla (*Gorilla  
gorilla*). Reperto del  
Museo di Zoologia  
dell'Università di  
Firenze.



**A**



**B**

Figura 308. Processo postglenoideo. A: scimpanzé (*Pan troglodytes*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; B: *Homo sapiens*, reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. La fessura petrotimpanica delimita la parte della fossa mandibolare di pertinenza della porzione squamosa, e la separa dal piatto timpanico che forma la porzione posteriore della fossa.

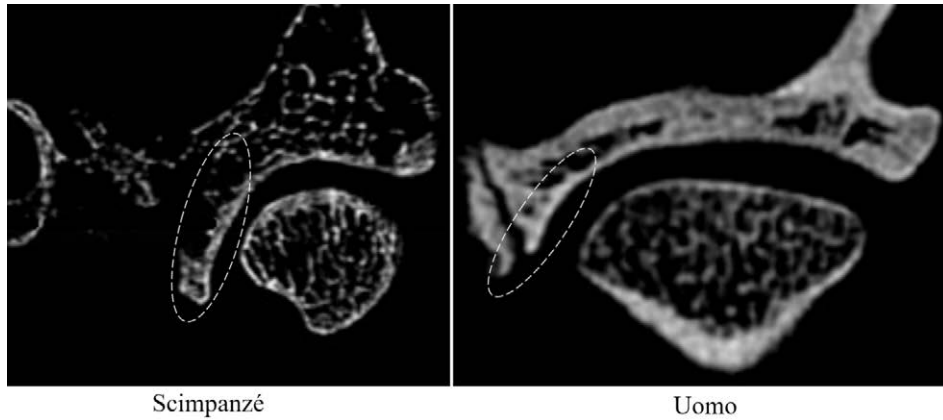


Figura 309. TC cone beam: sezioni coronali a livello condilare di ATM. A sinistra scimpanzé (*P. troglodytes*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; a destra uomo (*H. sapiens*), reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Si noti il diverso sviluppo del processo entoglenoideo (cerchiato in tratteggio) la cui parete ossea, specialmente nelle scimmie antropomorfe, limita eventuali spostamenti medialti del condilo.

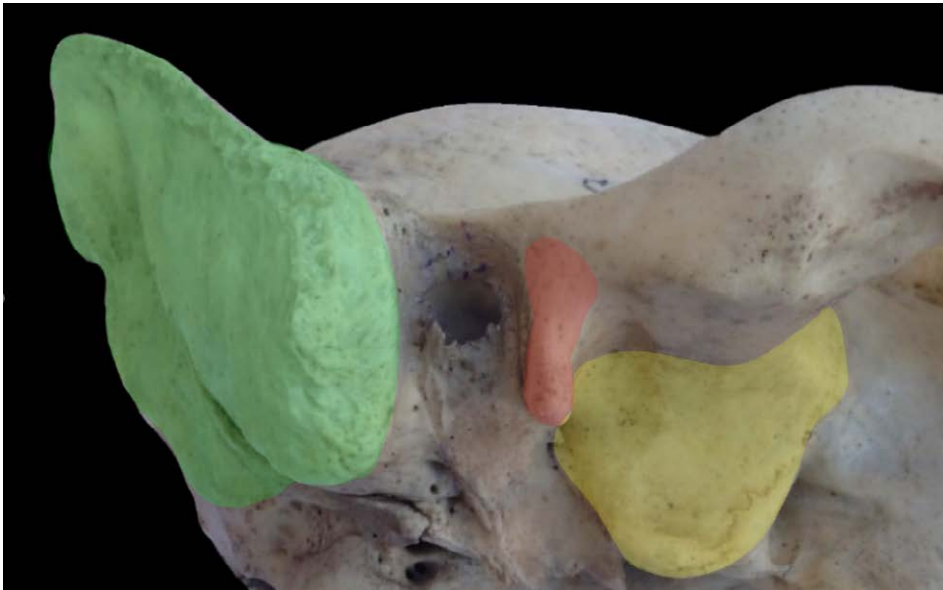


Figura 310. Scimpanzé (*Pan troglodytes*). Visione latero-inferiore della fossa mandibolare: un importante processo entoglenoideo (giallo) delimita medialmente la fossa; si notino anche lo sviluppato processo postglenoideo (rosso) e il prominente piatto nucale (verde), area di inserzione dei potenti muscoli cervicali. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 311. In alto processo entoglenoideo in scimpanzé (*Pan troglodytes*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; in basso la stessa prospettiva in *Homo sapiens*, reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Si noti come nello scimpanzé la fossa mandibolare sia come 'incastrata', posteriormente dal processo postglenoideo e medialmente da quello entoglenoideo; mentre nell'uomo queste pareti ossee si riducono fin quasi a scomparire.



Figura 312. Scimpanzé (*Pan troglodytes*). I processi entoglenoidei (linea tratteggiata gialla) contengono i movimenti mediali (freccia rossa) del condilo e della mandibola in toto. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Un processo entoglenoideo relativamente grande, oltre che prevenire uno scorrimento medio-laterale eccessivo del condilo, può aiutare a guidarne lo scivolamento antero-posteriore favorendo lo scorrimento sagittale della mandibola (Wall 1999) (Fig. 313).

I rapporti anatomici tra meato acustico, cavità timpanica e ATM mutarono con l'espansione del sovrastante neurocranio conseguente alla progressiva encefalizzazione;

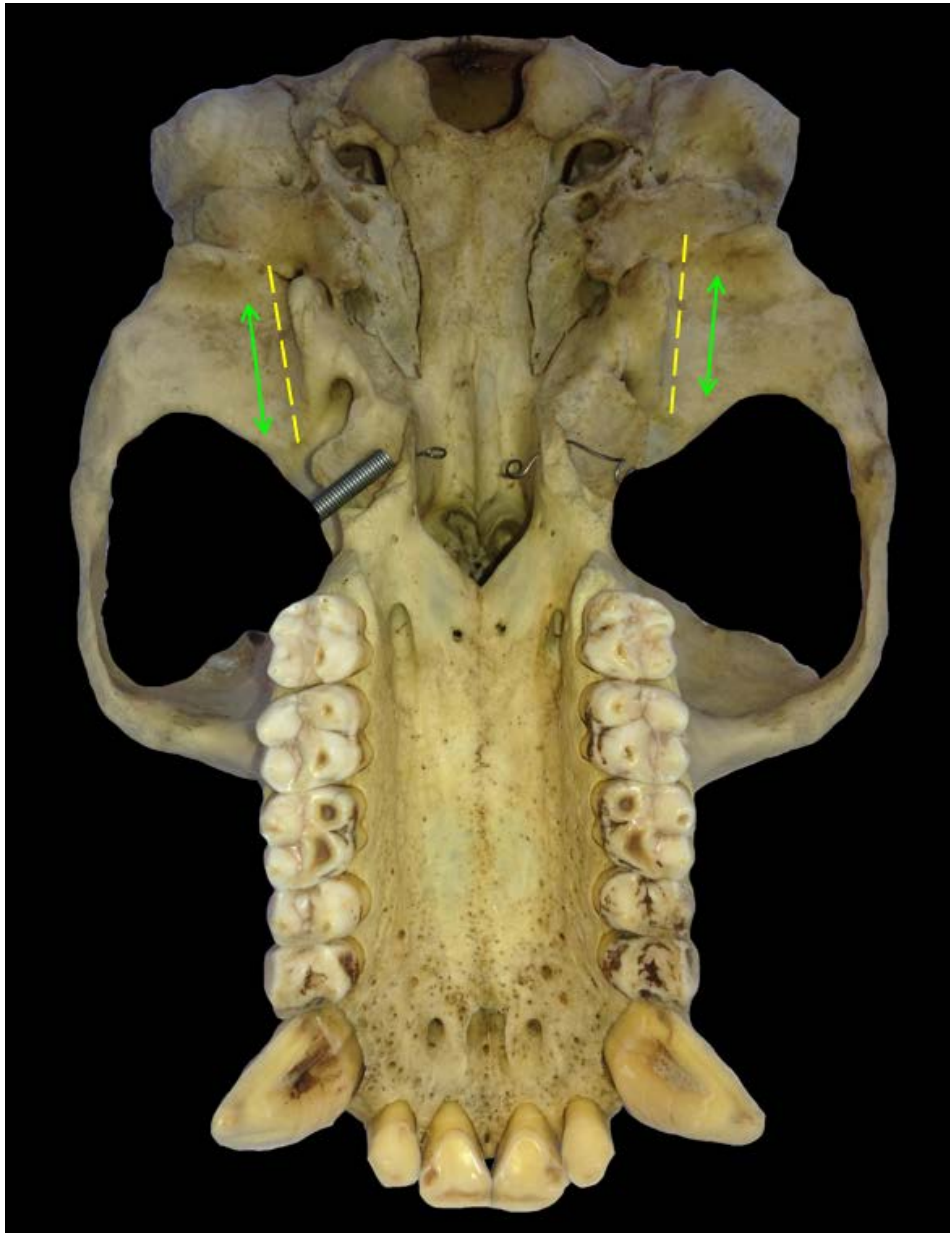


Figura 313. Cranio di gorilla (*Gorilla gorilla*). Uno sviluppato processo entoglenoideo favorisce i movimenti protrusivi, che nelle scimmie antropomorfe sono necessari per addentare e sbucciare i frutti che costituiscono una buona percentuale della loro alimentazione. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



con l'avvicinamento reciproco di queste strutture e la conseguente riduzione del volume del PP; ATM e orecchio medio raggiunsero una contiguità anatomica così marcata da essere separati solamente da un sottile strato osseo. Da un punto di vista gnatologico quest'area diventò una zona di potenziale criticità (Fig. 314, 315).



Figura 314. Evidenziati in rosso i processi post-glenoidei: a sinistra gorilla (*Gorilla gorilla*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; a destra *Homo sapiens*, reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

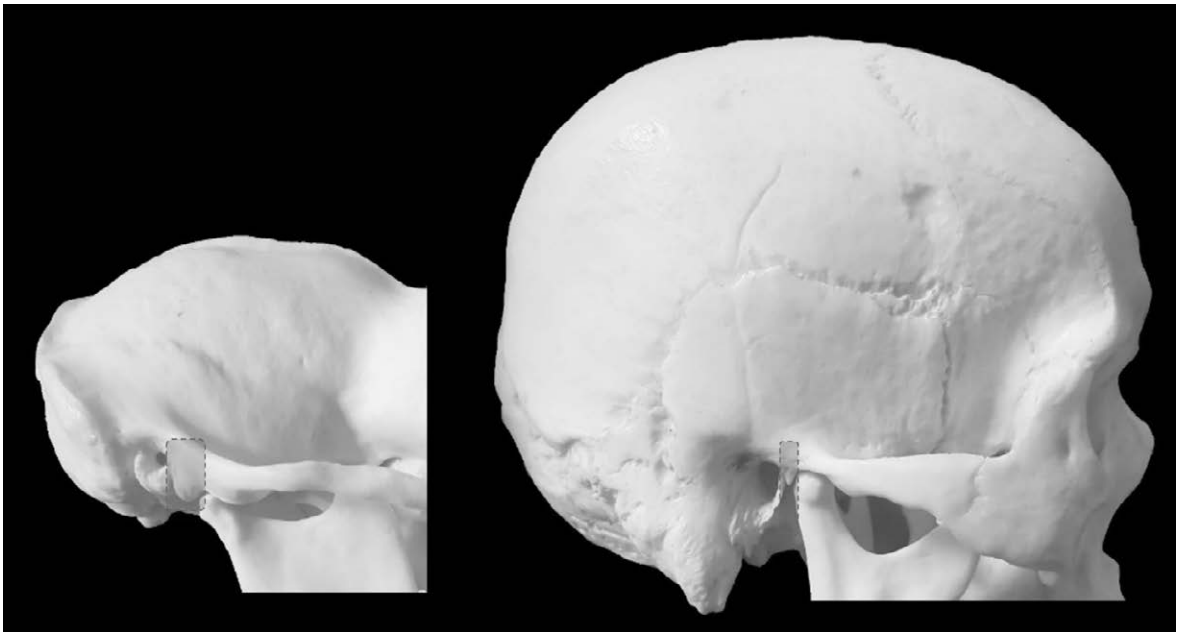


Figura 315. A sinistra cranio di scimpanzé (*Pan troglodytes*); in *Homo sapiens* (cranio di destra) l'encefalizzazione modificò i rapporti tra la fossa mandibolare e l'orecchio medio: le due strutture divennero marcatamente contigue.

Nell'uomo il-PP, che contribuisce a formare il bordo postero-laterale della fossa mandibolare, è costituito da una proiezione inferiore della porzione squamosa dell'osso temporale anteriore (Durband 2008) (Fig. 316).



Figura 316. Fossa mandibolare: fessura petrotimpanica che divide il piatto timpanico (che forma la parete posteriore della fossa) dalla porzione squamosa, la cui proiezione inferiore forma il processo postglenoideo. A destra il reperto fotografato in transilluminazione per evidenziare gli spessori ossei. Cranio 1364 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Come già descritto, nell'uomo non è presente un importante spessore osseo postglenoideo che protegga le delicate strutture dell'orecchio medio e dell'orecchio interno (Fig. 317), indispensabili per la sopravvivenza; la protezione verso questa potenziale fragilità viene risolta per l'orecchio interno da maggiori spessori delle corticali che proteggono le sue strutture, per l'orecchio medio dalla banda orizzontale del legamento temporo-mandibolare, che impedisce i movimenti posteriori del condilo a partire dalla sua posizione di neutralità omeostatica all'interno della fossa verso la porzione posteriore. È per ovviare a questa potenziale debolezza che si strutturò la porzione orizzontale del legamento temporo-mandibolare, in maniera da evitare che movimenti retrusivi incontrollati del condilo potessero creare forze compressive in zone articolari inadatte a sopportarle, sia per la natura dei tessuti molli sia per gli spessori delle pareti ossee.

Quindi nel genere *Homo*, rispetto alle scimmie antropomorfe, nelle ATM si riducono fin quasi a scomparire quei vincoli ossei costituiti dai processi postglenoideo ed entoglenoideo, mentre si accentua la profondità della fossa mandibolare, aumenta la pendenza del tetto glenoideo e si forma un'elevazione ossea che delimita la regione anteriore della fossa mandibolare: il tubercolo articolare. L'aumento della pendenza del tetto della fossa mandibolare e la comparsa del tubercolo articolare, come vedremo, sono da mettere in relazione alle modificazioni del cranio indotte dalla postura eretta, così da compensare la perdita di ripidità del tetto glenoideo dovuta al cambio posturale: ripidità che nelle scimmie si determina grazie alla tipica postura craniale flessa.

La riduzione del processo postglenoideo può essere valutata alla luce dei profondi riarrangiamenti strutturali legati all'estrema encefalizzazione in *H. sapiens*, mentre la riduzione del processo entoglenoideo può essere interpretata come conseguenza della necessità di una maggior libertà articolare permessa dall'assenza di un importante vincolo osseo: nei nostri movimenti di lateralità il condilo di bilanciamento ha uno spostamento mediale consentito da un processo entoglenoideo molto ridotto rispetto a quello delle scimmie antropomorfe.

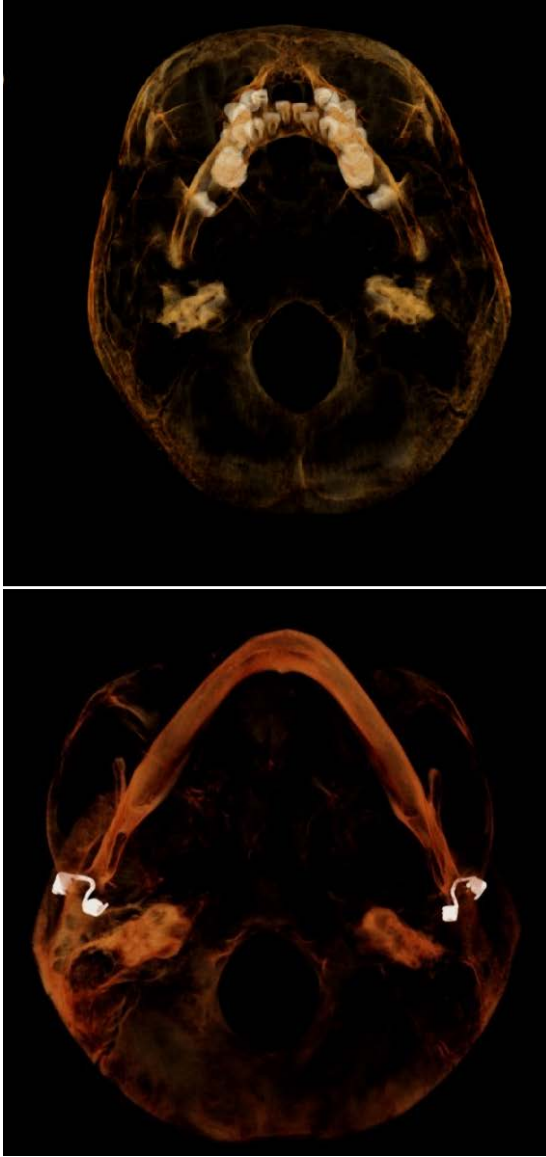


Figura 317. Tomografie craniche di bambino (in alto), e di anziano (in basso). Si noti la notevole densità ossea che protegge le strutture dell'orecchio medio e interno: questa particolare compattezza si realizza precocemente e si mantiene in tutte le fasi della vita. TC cone beam di reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

#### 4.5 Presenza del canale del Civinini (canale di Huguier)

Il canale del Civinini (CdC), chiamato comunemente anche canale di Huguier, collega la parte posteriore mediale della fossa mandibolare con la cavità timpanica: sul piano sagittale presenta una forma a clessidra, con un diametro minimo di 0.5 mm in media (Buffoli et al. 2014) (Fig. 318).

Il canale fu descritto per la prima volta nel 1828 da Filippo Civinini, anatomista pistoiese che riprendendo gli studi di Andrea Comparetti risalenti al 1789, pubblicò la sua scoperta a Pistoia nel 1830 in un fascicolo: «*Linee anatomiche, di Filippo Civinini pistoiese (presso i Fratelli Bracali in Pistoia)*». Quattro anni dopo nel 1834, il chirurgo francese Pierre-Charles Huguier descrisse nuovamente il canale e a lui sarebbero poi

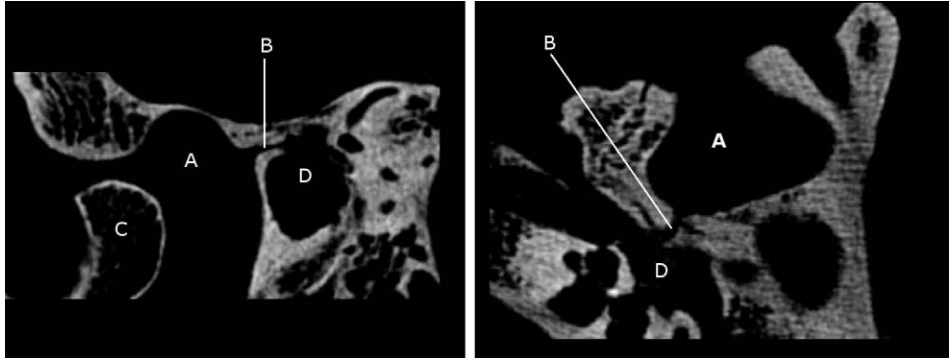


Figura 318. TC *cone beam* della fossa mandibolare: a sinistra sezione sagittale, a destra sezione orizzontale. A: fossa mandibolare; B: canale del Civinini; C: condilo; D: cavità timpanica. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

ingiustamente rimasti sia l'attribuzione che il nome della struttura anatomica (Mudry 2015). In questa trattazione ci riferiremo a questa struttura impiegando il nome di chi per primo la descrisse, ovverosia "Canale del Civinini". Negli amnioti moderni (uccelli, rettili e mammiferi) l'orecchio medio comprende uno spazio pieno d'aria noto come orecchio timpanico nel quale il suono viaggia attraverso segmenti ossei. La formazione di un orecchio timpanico è stata un'innovazione chiave per risolvere i problemi di un disadattamento di impedenza nella trasmissione dei suoni, verificatosi in conseguenza del passaggio dall'ambiente acquatico a quello terrestre (Tucker 2017).

I mammiferi sono unici per la presenza all'interno dell'apparato uditivo di una catena di tre ossicini (staffa, incudine e martello), che trasmette le vibrazioni della membrana timpanica alle strutture sensoriali nella coclea; diversamente nella gran parte dei tetrapodi non mammiferi il timpano si pone in rapporto con la finestra ovale attraverso una singola struttura ossea colonnare detta *columella auris*. Nei mammiferi l'osso che circonda le strutture dell'orecchio interno una volta formatosi in utero non subisce rimodellamenti, ossia non cresce o cambia attraverso lo sviluppo postnatale (Fricano 2018); alla nascita, a differenza delle altre ossa, gli ossicini sono già completamente formati e con le dimensioni definitive: forma e dimensioni di queste strutture ossee sono evidentemente sotto un forte controllo genetico.

Durante lo sviluppo martello incudine e staffa si ossificano relativamente presto fissando precocemente le loro dimensioni, a differenza del resto del cranio e della mandibola; le dimensioni degli ossicini – come abbiamo visto – rimangono stabili durante la crescita delle altre strutture craniche, ed è stato suggerito che questa particolare allometria abbia un ruolo nello spostamento posteriore di quest'area durante lo sviluppo, necessario per l'isolamento dell'orecchio dall'ATM (Anthwal, Joshi, e Tucker 2013).

Da un punto di vista evolutivo la formazione del complesso degli ossicini uditivi (come è noto una delle caratteristiche peculiari dei mammiferi) non può essere separata dalla formazione dell'articolazione temporo-mandibolare. Nella maggior parte dei mammiferi l'orecchio medio è racchiuso nella *bulla tympanica* (Tucker 2017) posta sulla superficie ventrale e posteriore della base del cranio; la bulla, ampliando i volumi dell'orecchio medio, si ritiene possa essere un possibile adattamento per massimizzare l'udito nelle basse frequenze (Fricano 2018).

La presenza sia della bulla sia di uno sviluppato processo postglenoideo caratterizzano nei mammiferi i rapporti anatomici tra fossa mandibolare e catena ossiculare e

determinano una maggiore distanza tra ATM e martello: uno studio anatomico condotto sui cani ha evidenziato una connessione legamentosa tra mandibola e orecchio medio originantesi da residui della cartilagine di Meckel, anche se dobbiamo tenere presente che la spina dello Spix e la spina dello sfenoide nel cane non esistono e quindi la comparazione inter-specifica di questo legamento deve essere effettuata solo dal punto di vista dello sviluppo embrionale. Nei cani neonati si è dimostrata una connessione legamentosa tra la porzione mediale della mandibola e l'esteso processo rostrale del martello, ma questo processo regredisce durante lo sviluppo dell'animale, e in nessuno degli esemplari adulti è stato osservato un legamento continuo di connessione tra mandibola/ATM e martello. Infatti la presenza di un vero e proprio legamento tra mandibola e martello è stato identificato solo nel cucciolo appena nato nel quale la bulla timpanica non si è ancora sviluppata; ma con lo sviluppo e l'ossificazione della bulla il legamento viene intrappolato tra quest'ultima e l'osso timpanico adiacente (osso cranico dei mammiferi, spesso fuso coll'osso temporale, che racchiude parte dell'orecchio medio e sostiene la membrana timpanica), riducendosi a un sottile foglio connettivale con la maggior parte delle fibre legamentose che aderiscono alla superficie ossea. Il movimento di apertura e lo spostamento laterale della mandibola non hanno mai determinato alcun movimento del martello; rispetto all'uomo l'articolazione della mandibola si trova più anteriormente e più distante dalla catena ossiculare, e questo non consente la persistenza di connessioni legamentose come nell'uomo (Stevens-Sparks 2014).

Da un punto di vista evolutivo l'anello timpanico, sul quale è tesa la membrana del timpano, deriva probabilmente dall'osso angolare della mandibola rettiliana e nelle forme primitive è rappresentato da un anello incompleto, che successivamente si forma e si approfondisce andando a costituire un vero e proprio meato, quello acustico esterno: come si può bene osservare attraverso le tappe evolutive che dalle proscimmie proseguono nelle scimmie non antropomorfe e poi in quelle antropomorfe (Padoa 1991).

Nei primati la bulla permane solo nelle proscimmie, i rappresentanti più antichi attualmente viventi di questo ordine, somiglianti alle prime specie di primati comparse milioni di anni fa (Fig. 319).

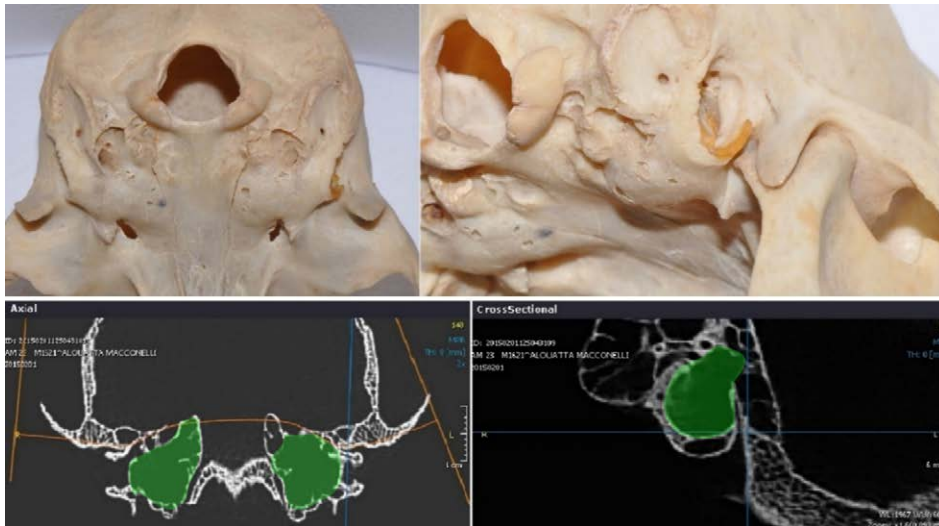


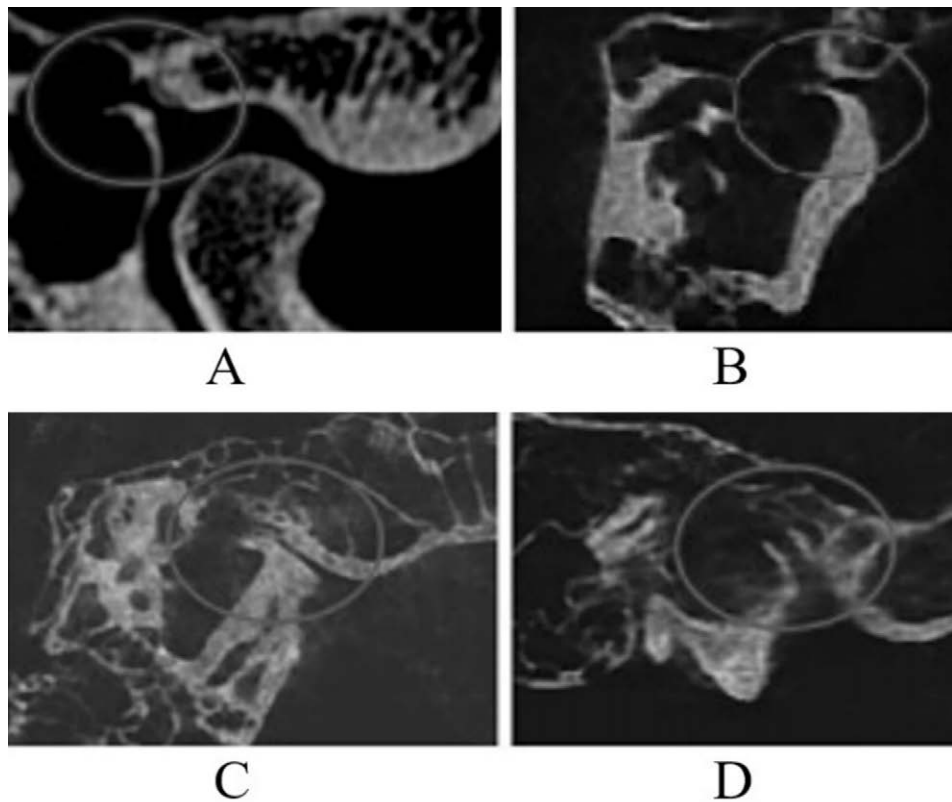
Figura 319. Bulla uditive di aluatta guianese (*Alouatta macconnelli*): nelle immagini inferiori (TC cone beam) si noti, in sezione coronale a sinistra e in sezione sagittale a destra, la cavità della bulla timpanica (in verde). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Questa struttura si mantiene in molti primati mentre si perde nelle scimmie antropomorfe e nella linea evolutiva del genere *Homo*: nell'area timpanica si ha la perdita della bulla che assume la forma di un meato tubulare esterno, il condotto uditivo. La scomparsa della bulla, nelle scimmie antropomorfe e nella linea evolutiva dell'uomo, ha permesso il mantenimento delle connessioni legamentose tra la fossa mandibolare e la cavità timpanica anche in età adulta. Come abbiamo visto precedentemente, nell'uomo la fossa mandibolare si trova in stretta contiguità con la posteriore cavità timpanica, dalla quale è separato da un sottile spessore osseo: i rapporti tra orecchio medio e fossa mandibolare sono evolutivi, embriologici, istologici, anatomici e funzionali.

In uno studio non pubblicato eseguito dall'autore su crani di primati della collezione del Museo zoologico della Specola di Firenze sono stati scansionati i crani di nove scimmie antropomorfe e di quindici scimmie non antropomorfe per valutare la presenza di connessioni anatomiche tra fossa mandibolare e cavità timpanica: in tutte le scimmie antropomorfe si è riscontrata una struttura anatomica simile a quella del CdC presente nell'uomo (Fig. 320), mentre in tutte le scimmie non antropomorfe si è riscontrata l'assenza di un canale di collegamento radiologicamente evidenziabile.

Questi dati sembrano suggerire che la permanenza in età adulta del CdC e dei legamenti che lo attraversano possa essere in relazione al bipedismo, facoltativo, delle scimmie antropomorfe: nei primati quadrupedi tale canale sembra non essere presente, mentre compare quando l'animale inizia ad abbandonare la locomozione quadrupede, rendendo plausibile l'ipotesi che questi legamenti siano in qualche modo d'aiuto al difficoltoso bipedismo, portando informazioni sullo stato del rapporto mandibolo-cranico al sistema nervoso centrale attraverso il sistema ossiculare.

Figura 320. TC *cone beam* della fossa mandibolare in sezione sagittale: A uomo, B scimpanzé, C gorilla, D orango; in tutte le sezioni delle scimmie antropomorfe si nota un canale tra cavità timpanica e fossa mandibolare simile a quello dell'uomo. A: reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze; B, C, D: reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.





Come detto nelle scimmie antropomorfe si perde la bulla e nell'uomo il processo postglenoideo subisce un progressivo ridimensionamento; bulla uditiva e processo postglenoideo molto sviluppati possono essere considerati come fattori che per la loro presenza ostacolano anatomicamente la formazione un legamento vero e proprio tra mandibola e martello (Fig. 321).

Nell'uomo la vicinanza meccanica della mandibola è uno dei fattori che influenzano il processo di ossificazione dell'osso timpanico dopo la nascita: nel feto di circa otto

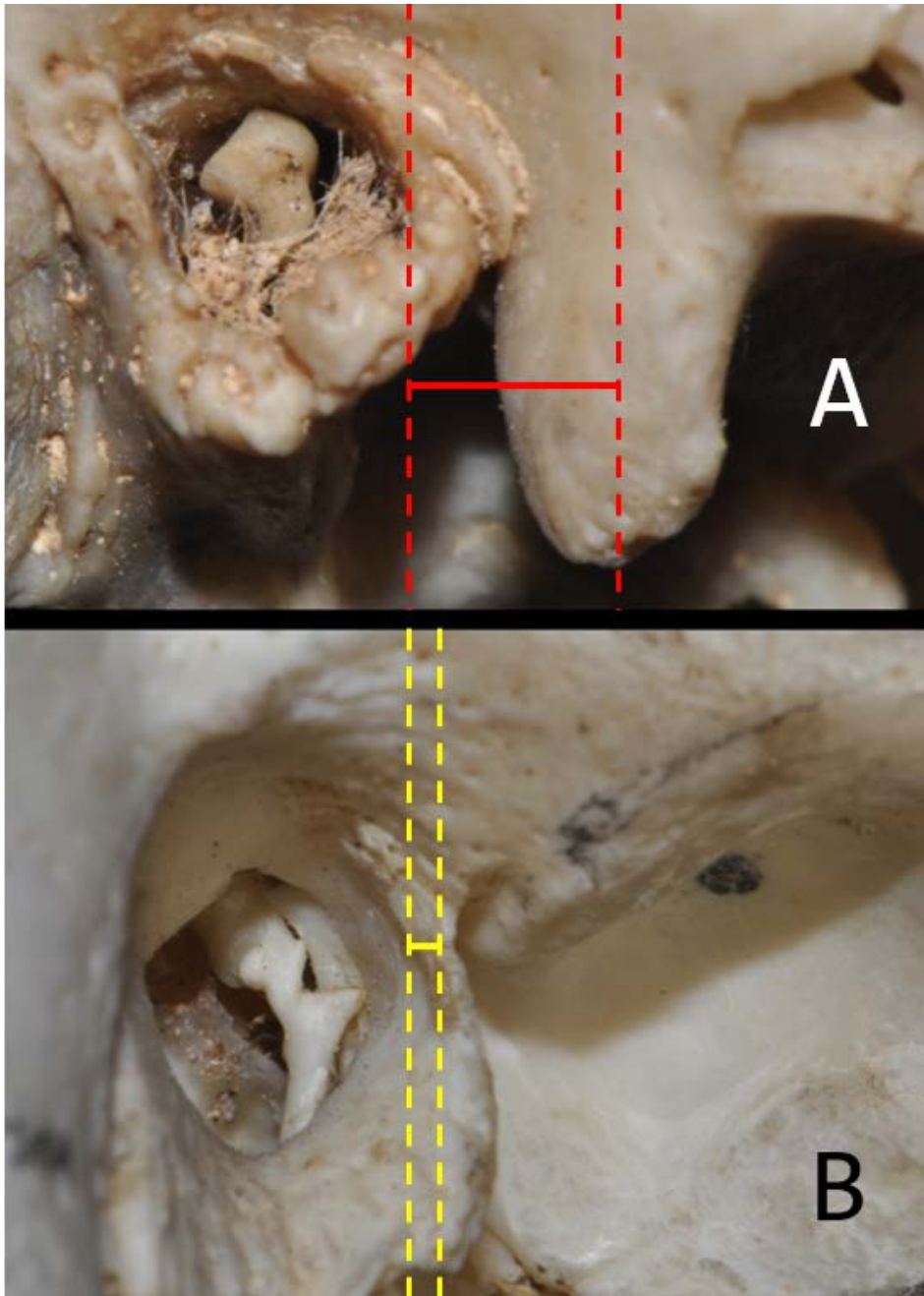


Figura 321. Visione laterale del meato acustico, con la presenza del martello. A: guereza (*Colobus guereza*, scimmia non antropomorfa), Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; B: *Homo sapiens*, Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Si noti la riduzione della distanza (linea continua orizzontale) tra il limite posteriore della fossa mandibolare e il limite anteriore del meato acustico (indicati entrambi dalle linee tratteggiate).



settimane l'anello timpanico inizia a formarsi da un addensamento mal definito di mesenchima che si rende evidente nella regione inferiore della squama dell'osso temporale in via di sviluppo; sebbene si sia ancora in una fase iniziale di sviluppo cartilagineo, già la mandibola ossea è presente nella regione della cartilagine di Meckel (Anson, Bast, e Anson 1955). Le profonde connessioni che intercorrono tra queste strutture si instaurano durante il loro sviluppo embriologico (Fig. 322) e si mantengono anche durante la vita adulta, con la fessura petrotimpanica che non si chiude mai completamente (Rodriguez Vasquez 1998; Buffoli 2014).

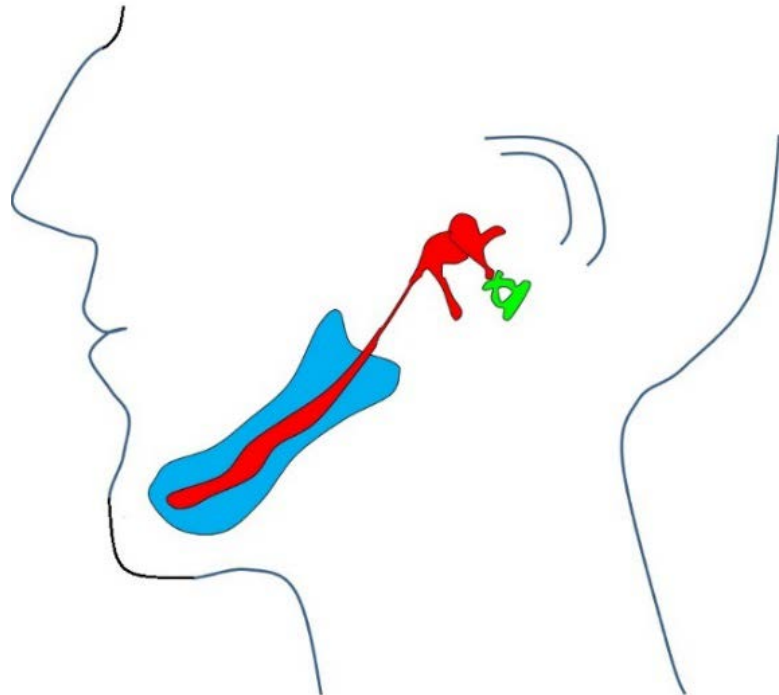


Figura 322. Sviluppo dell'incudine e del martello dalla cartilagine di Meckel. La connessione tra il martello e la cartilagine di Meckel funge per un breve periodo fetale da articolazione della mandibola, consentendo i movimenti necessari per la corretta formazione dell'ATM. Rosso: cartilagine di Meckel, martello, incudine; blu: osso mandibolare in formazione; verde: staffa.

Durante la settima settimana di sviluppo embrionale, nel tratto dorsale e terminale della cartilagine di Meckel si forma tra martello e incudine l'articolazione primaria della mandibola, che per un breve tempo funziona da articolazione mandibolare rendendo possibile i movimenti di apertura e chiusura della bocca. Durante la settima e l'ottava settimana di sviluppo iniziano i movimenti mandibolari a livello dell'articolazione incudo-malleolare (Humphrey 1968) e in seguito alle contrazioni muscolari, *in primis* quelle del muscolo pterigoideo esterno (PEs), si formano gli spazi articolari dell'ATM attraverso un meccanismo di cavitazione del tessuto mesenchimale; questa articolazione inizia a svolgere un ruolo preponderante nei movimenti buccali rispetto a quella incudo-malleolare. Dalla fase di cavitazione in poi e durante la fase di maturazione si possono osservare le inserzioni dei fascicoli del PEs sul condilo e sui due terzi anterointerni del disco articolare (Mérida Velasco 1993).

Tra la nona e la undicesima settimana si svolge la fase di cavitazione dell'ATM, periodo che corrisponde alla formazione iniziale della cavità articolare inferiore e all'inizio

della condrogenesi condilare. Alla nona settimana di gestazione inizia l'ossificazione dell'osso timpanico, con quattro centri di ossificazione che si sviluppano ad anello attorno alla membrana timpanica: si fondono in una struttura ossea a forma di U e uniscono l'osso timpanico con la parte petrosa dell'osso temporale in modo da formare la parete anteriore della cavità timpanica. L'undicesima settimana segna l'inizio dell'organizzazione della cavità articolare superiore e in questa fase dello sviluppo embrionale inizia la deglutizione (Mérída Velasco 1999).

I fasci muscolari della porzione inferiore del PE si inseriscono direttamente e senza l'interposizione di fasci tendinei sulla superficie ossea della fossetta condiloidea del collo del condilo, in modo da aumentare la precisione della loro azione (De Toffol 2004). Nel periodo prenatale l'attività del PE è uno dei fattori che regolano il processo di ossificazione del processo condilare (Alves 2008) e sia le ossa maxillo-facciali che l'osso timpanico dopo la nascita crescono primariamente in risposta alle stimolazioni meccaniche create dalla masticazione, dalla deglutizione e dalla respirazione (Sperber 1975; Mao, Nah 2004). Nell'uomo lo pterigoideo esterno è il muscolo che meglio rappresenta la conquista del piano orizzontale da parte della dinamica mandibolare, essendo il muscolo d'elezione deputato per gestire i movimenti orizzontali della mandibola.

Un altro aspetto fondamentale per apprezzare appieno la presenza del canale del Civinini nell'uomo è la formazione e l'ossificazione dell'osso timpanico: inizia in modo multicentrico e si sviluppa formando prima un anello aperto che poi assume una forma tubulare che si chiude progressivamente, con un andamento che può evocare l'immagine di un'onda che si infrange ribaltando la sua cresta che si arrotola su sé stessa (Fig. 323).

Nella sua formazione questa porzione ossea sembra ripercorrere con lo sviluppo embrionale le tappe dello sviluppo evolutivo come descritto dalla suggestiva frase di Ernst Heinrich Haeckel «L'ontogenesi ricapitola la filogenesi»; Haeckel si ac-

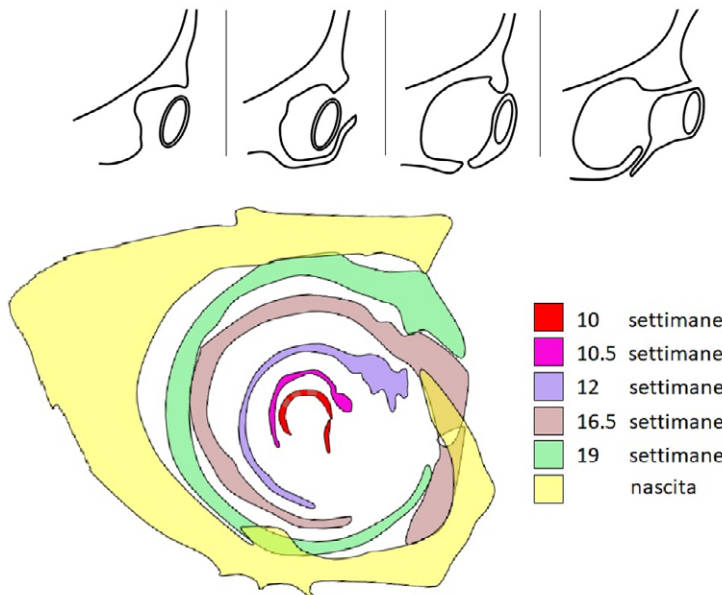


Figura 323. Osso timpanico. In alto: sviluppo filogenetico nei primati (dai primati più arcaici fino alle antropomorfe). In basso: sviluppo ontogenetico nell'uomo (sezione sagittale).

corse che nei preparati embrionali di animali anche molto diversi tra di loro, le fasi iniziali di sviluppo erano molto simili se non proprio identiche, come se il percorso evolutivo, che ha portato dai pesci agli anfibi fino a rettili uccelli e mammiferi, fosse rimasto impresso nelle fasi iniziali dello sviluppo embrionale. Tale affermazione però anche se realistica è imprecisa e priva di solide basi scientifiche, perché l'ontogenesi segue percorsi molto diversi rispetto a una ricapitolazione filogenetica. Non esiste niente di predeterminato per i meccanismi di sviluppo delle singole specie e questa teoria potrebbe insinuare il concetto di un'evoluzione positivista, di una progressiva e predestinata ascesa verso il meglio, confondendo l'evoluzione con il progresso (Manzi 2013).

L'ossificazione dell'osso timpanico – come abbiamo visto – si verifica in modo circolare e verso l'alto attraverso quattro centri di ossificazione che, fondendo l'osso timpanico con la parte petrosa dell'osso temporale, formano la parete esterna della cavità timpanica che la separa dalla fossa mandibolare; il condotto uditivo esterno si finisce di formare dalla fusione dei diversi punti di ossificazione che si uniscono assieme.

In molti bambini persiste medialmente il forame timpanico (una comunicazione presente nella parete che separa la fossa mandibolare dall'orecchio medio), che si chiude gradualmente, e completamente attorno ai cinque anni (Hashimoto, Ojiri, e Kaway 2011) (Fig. 324).

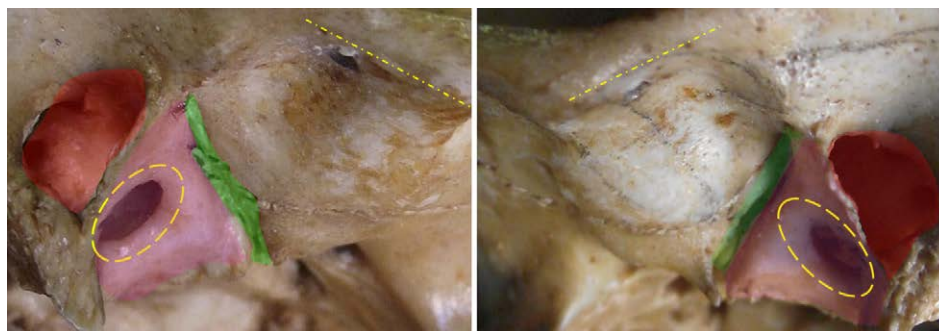


Figura 324. Fossa mandibolare di bambino di circa quattro anni. Si notino: il forame di Huschke (cerchiato in giallo) sulla parete posteriore della fossa mandibolare (rosa); il meato acustico (rosso); l'area della fessura petro-timpanica (verde); e la scarsa inclinazione del tetto glenoideo (linea tratteggiata gialla), caratteristiche tutte di questa fase di crescita. Cranio 2857 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

A causa di un'anomalia nella fusione dei diversi centri di ossificazione dell'anello timpanico, la separazione tra la fossa mandibolare e la cavità timpanica può essere incompleta, facendo permanere così anche in età adulta una pervietà residua, generalmente di forma ellittica, che prende il nome di *forame di Huschke* (Fig. 325); la presenza del forame di Huschke si è riscontrata in più di un decimo della popolazione, per cui è importante considerare le possibilità della sua presenza quando si intraprendano procedure chirurgiche dell'ATM e nella regione dell'orecchio, in modo da evitare lesioni impreviste. Gli odontoiatri dovrebbero considerare il forame di Huschke come una delle possibili diagnosi mentre si confrontano con pazienti che presentino complicazioni otologiche connesse a problematiche dell'ATM (Pekala et al. 2018).

In *Homo sapiens* la lamina ossea che forma la parete posteriore della fossa mandibolare e che la separa dalla cavità timpanica presenta uno spessore molto sottile (Fig. 326, 327).

Come già accennato, la porzione posteriore della fossa mandibolare si presenta con una delicata struttura ossea inadatta a resistere ai movimenti posteriori del condilo;

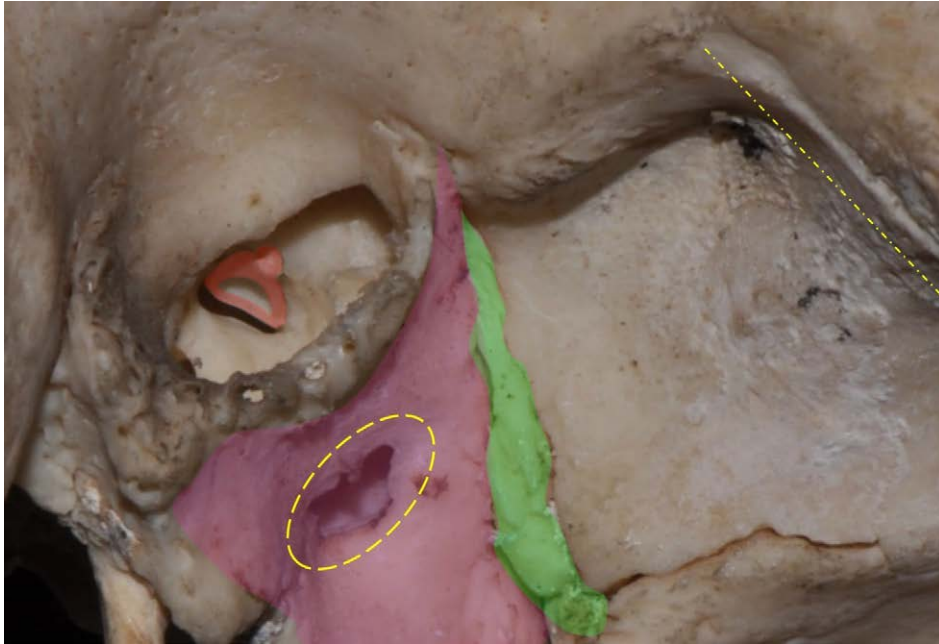


Figura 325. Individuo adulto: visione latero-inferiore della fossa mandibolare e del meato acustico. Si notino: il forame di Huschke (cerchiato in giallo) sulla parete posteriore della fossa mandibolare (rosa); la staffa (rosso), visibile attraverso il meato acustico e ancora appoggiata sulla finestra ovale posta sulla parete mediale della cavità timpanica; l'area della fessura petro-timpanica (verde), che divide la fossa mandibolare in porzione anteriore e porzione posteriore; e l'inclinazione accentuata (caratteristica dell'età adulta) del tetto glenoideo (linea tratteggiata gialla). Cranio 1390 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

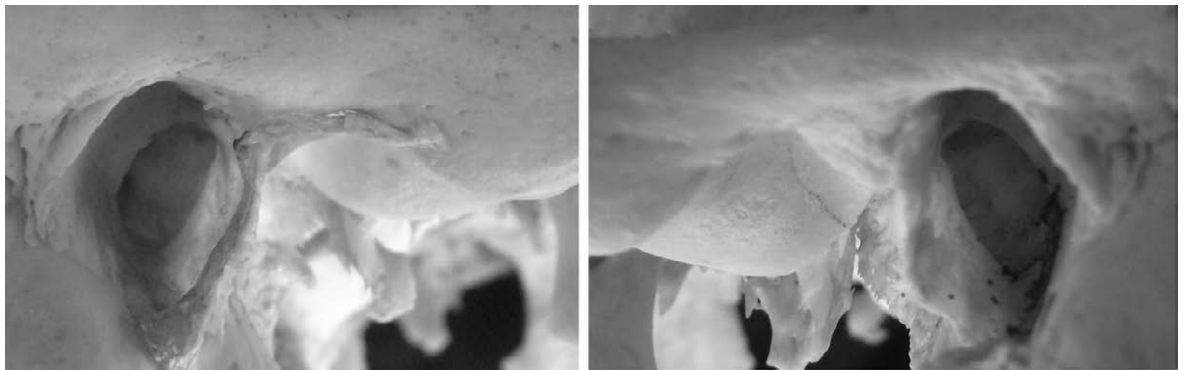


Figura 326. Parete posteriore della fossa mandibolare/parete anteriore della cavità timpanica: si noti l'estrema sottigliezza di questa parete ossea. Cranio 327, collezione del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

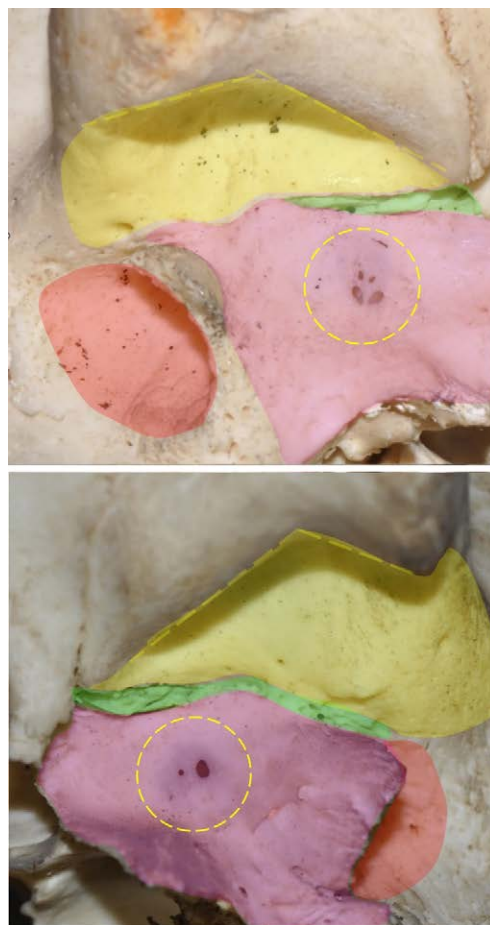


Figura 327. Visione dal basso della fossa mandibolare: in alto fossa mandibolare destra (cranio 1785); in basso fossa mandibolare sinistra (cranio 4156). Si notino: l'area diafana (cerchiata in giallo) della parete posteriore (rosa) con piccole lacune tondeggianti; la porzione articolare anteriore (gialla) con le due caratteristiche faccette funzionali (linee tratteggiate); il meato acustico (rosso); l'area della fessura petro-timpanica (verde). Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



la fragilità di questo volume anatomico può essere inclusa tra gli adattamenti craniali legati ai processi evolutivi di bipedismo ed encefalizzazione.

Nell'uomo contemporaneo la delicatezza di questo settore viene messa a dura prova da un sempre più frequente iposviluppo dei mascellari, associato spesso a un morso coperto; questo muro dentale anteriore, rappresentato dagli incisivi superiori, nei movimenti masticatori costringe la mandibola ad adottare delle traiettorie che portano il condilo, durante il massimo sforzo masticatorio, in aree posteriori non funzionali, e per questo patologiche, della fossa mandibolare.

In condizioni fisiologiche l'unica comunicazione che permane in età adulta tra la fossa mandibolare e la cavità timpanica si trova nella porzione mediale della fessura petrotimpanica ed è rappresentata dal canale del Civinini (Buffoli 2014) (Fig. 328).

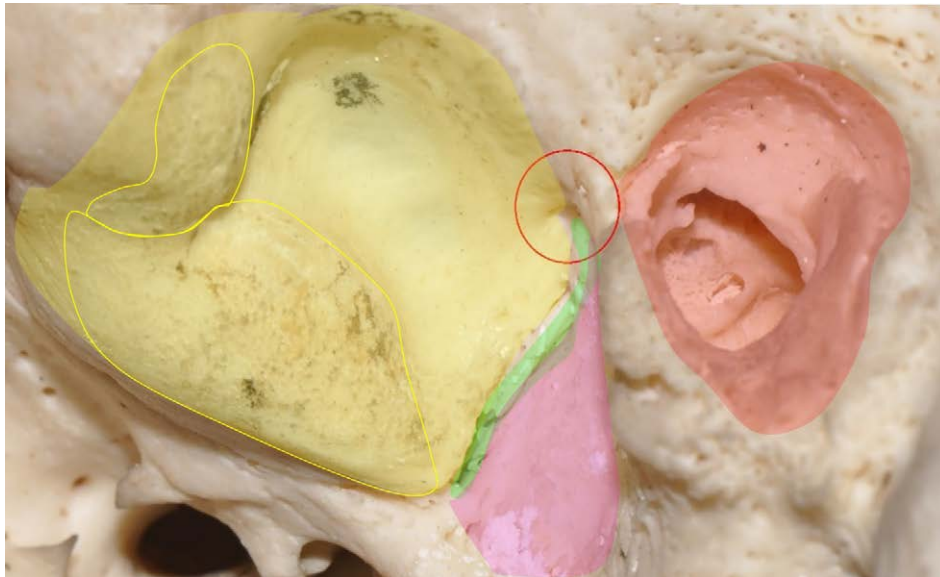


Figura 328. Prospettiva latero-inferiore della fossa mandibolare e del meato acustico (rosso): cerchiato in rosso il canale del Civinini nel quale convergono le fibre del legamento disco-malleolare e del legamento malleolare anteriore; si notino, nella porzione anteriore della fossa mandibolare (giallo) deputata ad articolare con le corrispondenti superfici condilari tramite l'interposizione del menisco, le due caratteristiche faccette funzionali (cerchiate in giallo) speculari a quelle presenti sulla superficie articolare del condilo; in verde l'area della fessura petro-timpanica, e in rosa la porzione posteriore della fossa mandibolare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Nell'uomo all'interno del canale del Civinini decorrono due strutture fibrose chiaramente differenziate: il legamento disco-malleolare (DML), che unisce i tessuti retrodiscali con il martello; e il legamento malleolare anteriore (AML), che deriva dal legamento sfeno-mandibolare e connette il martello alla spina dello Spix posta sul lato interno della mandibola. Entrambi questi legamenti si inseriscono sul processo anteriore del martello che si diparte dal collo di questo ossicino; il martello in questa zona ha un diametro di circa 1 mm e una lunghezza totale di circa 4/5 mm (Fig. 329, 330, 331, 332).

Nello sviluppo della linea evolutiva che ha portato all'uomo avvenne una profonda modificazione delle strutture e dei rapporti fra ATM e catena ossiculare. L'andatura bipede e la riduzione delle dimensioni dei canini sono state a lungo considerate come il 'marchio di garanzia di umanità', in quanto sembrano essere presenti nei pri-

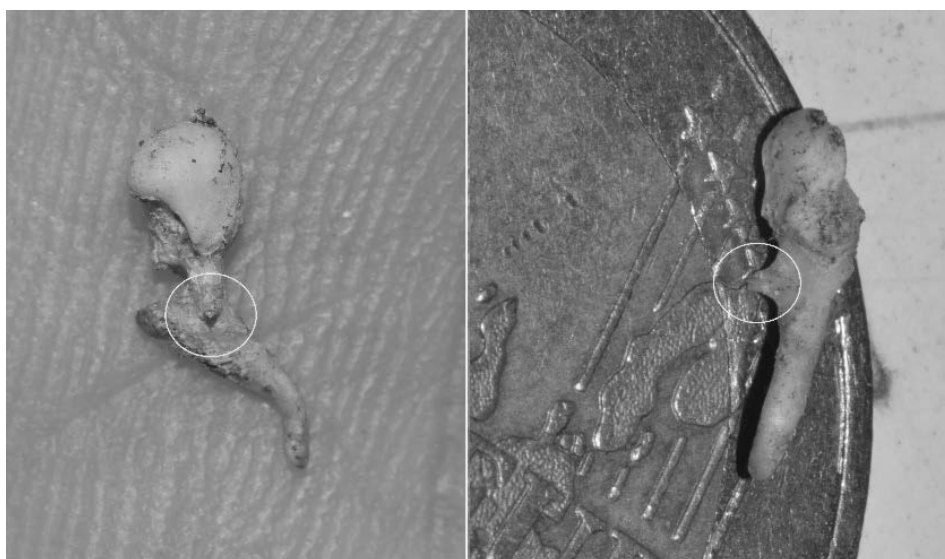


Figura 329. Martello umano: cerchiato in bianco il processo anteriore. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

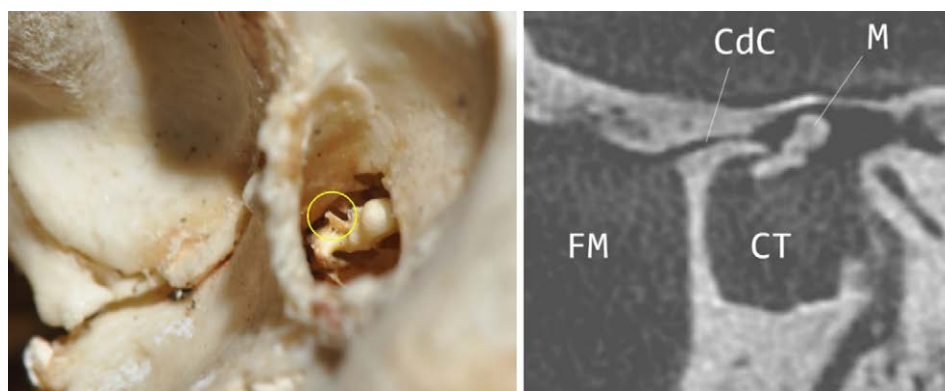


Figura 330. A sinistra, cerchiato in giallo, il processo anteriore del martello; a destra TC *cone beam* di sezione sagittale (FM: fossa mandibolare; CT: cavità timpanica; CdC: canale del Civinini; M: martello). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



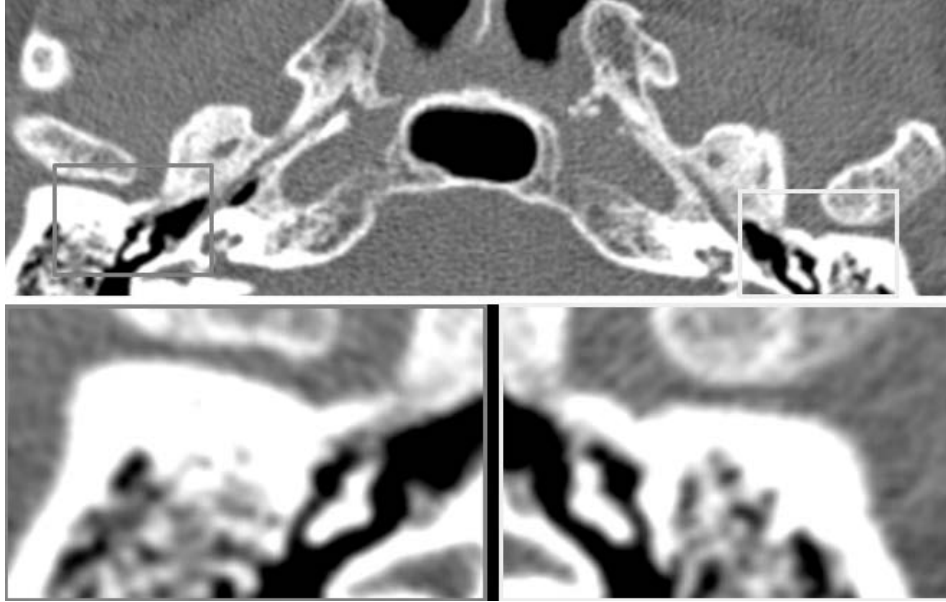


Figura 331. TC *cone beam*, sezione orizzontale: in evidenza il martello e la sua relazione legamentosa con il canale del Civinini.

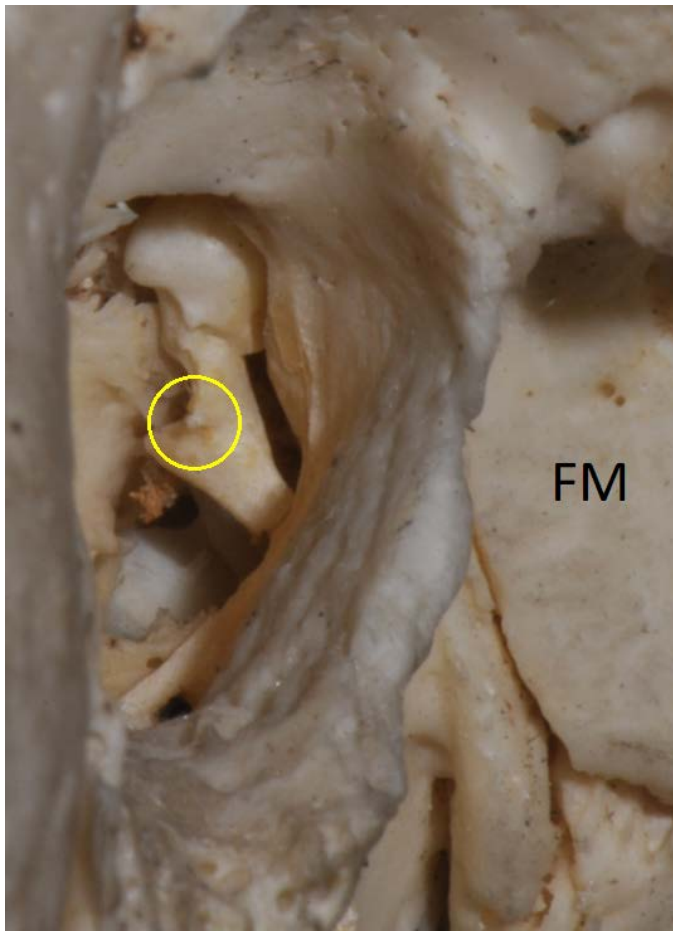


Figura 332. Attraverso il meato acustico è visibile il martello col suo processo anteriore cerchiato in giallo (FM: fossa mandibolare). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

mi fossili umani rinvenuti fino ad oggi; ma la lista di questi caratteri dovrebbe essere ampliata per includere ad esempio anche le modifiche del martello: nei primi ominidi (*Paranthropus robustus*, *Australopithecus africanus*) il martello è chiaramente simile a quello umano nelle proporzioni del manubrio e del corpo, mentre l'incudine e la staffa somigliano più strettamente agli omologhi delle grandi scimmie africane e asiatiche; ciò suggerisce che incudine e staffa si siano evoluti più tardi verso l'attuale forma umana (Quam et al. 2013).

Attraverso il canale del Civinini decorre anche il nervo *corda del timpano* e un collegamento tra piccoli vasi venosi che dalla regione anteriore dell'orecchio medio si connettono col plesso venoso retrodiscale, drenando all'interno del sistema retromandibolare (Rodriguez Vázquez 1993). Le strutture legamentose che decorrono all'interno del canale sono state individuate e descritte da studi anatomici relativamente recenti: nel 1954 Rees descrisse l'AML come diramazione che originava dal legamento sfenomandibolare e decorrendo attraverso il CdC si inseriva sul processo anteriore del martello; nel 1962 Pinto individuò il DML che, inserito sul processo anteriore e sul collo del martello, attraversava il CdC unendosi poi alla trama connettivale dei tessuti retrodiscali. Diversamente da quanto creduto in precedenza (si pensava che queste connessioni tra ATM, mandibola e orecchio medio fossero solo una fase transitoria del processo di maturazione embrionale), AML e DML permangono anche nell'individuo adulto, attraverso il canale del Civinini che non si chiude mai completamente (Rodriguez Vasquez 1998). In uno studio dell'autore (non pubblicato) eseguito su 219 crani della collezione del Museo antropologico di Firenze (per un totale dunque di 438 fosse mandibolari) il CdC risultava pervio in oltre il 95% dei campioni.

Il canale può essere suddiviso in senso medio-laterale in tre porzioni, formate dal decorso della corda del timpano, dell'AML e del DML; le porzioni ossee del canale rispecchiano l'anatomia dei legamenti che lo attraversano: per il DML è largo e piatto a forma triangolare, mentre il canale per l'AML è stretto e profondo con una forma lineare (Mérida Velasco 2012) (Fig. 333).

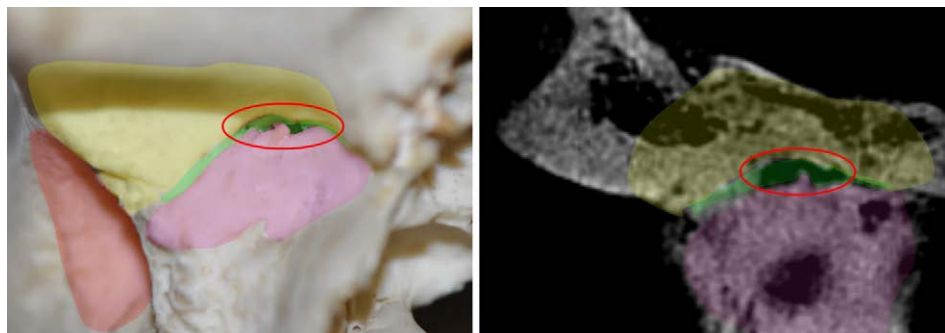


Figura 333. Fossa mandibolare: rosso, meato acustico; giallo, porzione anteriore della fossa mandibolare; verde, area della fessura petro-timpanica; cerchiato in rosso l'imbocco del canale del Civinini con la sottile spicola ossea che frequentemente lo suddivide in senso latero-mediale. A sinistra: visione antero-inferiore; a destra: TC cone beam, sezione coronale. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

I percorsi del DML e dell'AML sono spesso separati da una spicola o setto osseo, e decorrono in modo indipendente (Mérida Velasco 2012) (Fig. 334, 335, 336, 337).

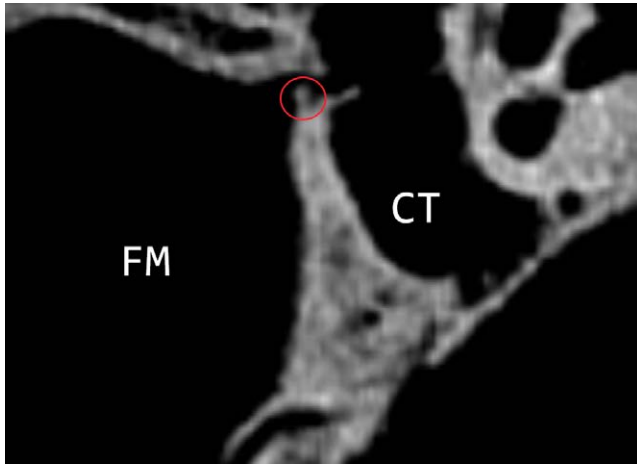


Figura 334. TC *cone beam* di sezione sagittale della porzione posteriore della fossa mandibolare: FM, fossa mandibolare; CT, cavità timpanica; cerchiata in rosso la sottile spicola ossea che divide il canale del Civinini. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 335. Parete posteriore della fossa mandibolare sinistra. Canale del Civinini suddiviso dalla spicola ossea che frequentemente separa il decorso dei due legamenti. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

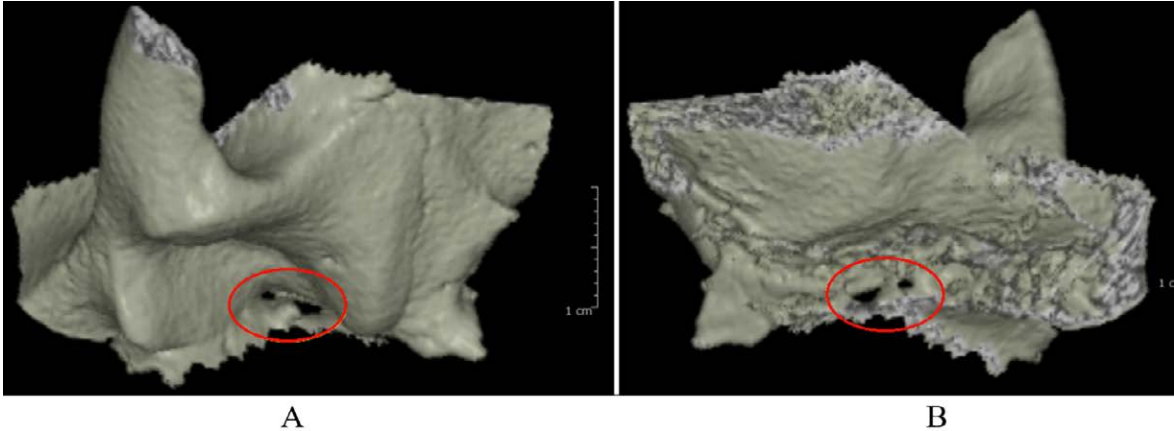


Figura 336. A: TC *cone beam* della parete posteriore della fossa mandibolare; nella sua porzione mediale il canale del Civinini. B: stesso volume anatomico della figura A visto posteriormente; si noti l'accesso del canale come fosse osservato dall'interno della cavità timpanica media. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

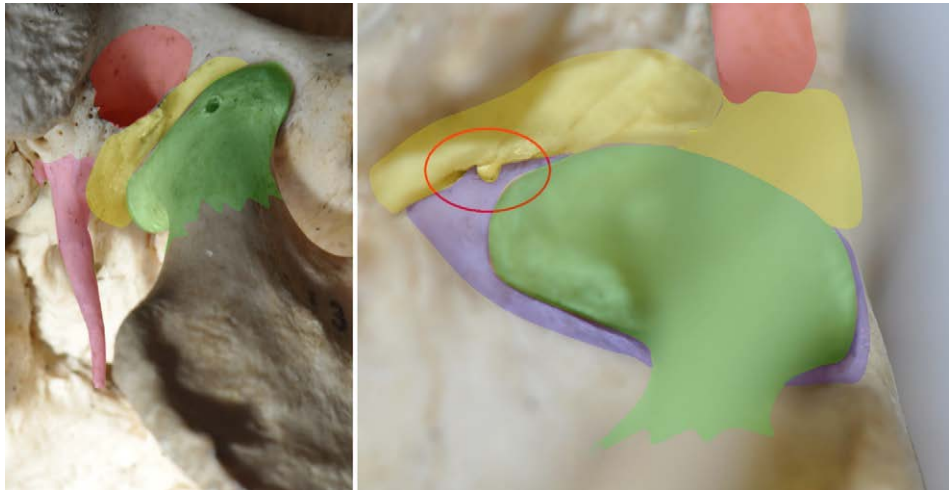


Figura 337. Rapporti tra condilo, fossa mandibolare e meato acustico. A sinistra visione infero-posteriore, a destra visione inferiore: in rosso meato acustico; in rosa processo stiloideo; in verde processo condiloideo; in giallo porzione posteriore della fossa mandibolare; in blu porzione anteriore della fossa mandibolare; cerchiata in rosso l'emergenza del CdC con la spicola ossea che lo suddivide. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Il DML si presenta come una banda di tessuto connettivo di forma piatta e triangolare, giacente sul piano orizzontale, che attraversa il CdC lateralmente all'AML e medialmente alla corda del timpano (Rowicki, Zakrzewska 2006); la base di questo triangolo è in continuità con la porzione posteromediale del disco e con la capsula articolare. Il DML contiene fibre elastiche (Anastasi et al. 2020) – che sono invece assenti nell'AML (Sencimen et al. 2009) – e due proteine, la fibronectina e la tenascina C (proteina elastica che si connette alla fibronectina), che sono state trovate in larga parte disposte lungo le fibre collagene del DML; questo suggerisce che il DML sia una

struttura elastica con capacità tensile, capace di integrarsi biomeccanicamente con l'allungamento dei tessuti retrodiscali durante i movimenti mandibolari (Arai, Sato 2011).

Nell'uomo, durante il decorso dei legamenti all'interno del CdC, un contingente di fibre che originano dalla regione retrodiscale si attacca alle pareti della fessura petrotimpanica e alle pareti del canale; tale aderenza non è considerata in grado di impedire i movimenti di trasmissione nanometrica provocati dalla trazione dei tessuti retrodiscali legata ai movimenti in anteriorità del condilo (Eckerdal 1991).

L'AML ha una struttura e una disposizione diversa dal DML, rispetto al quale possiede una morfologia più arrotondata e un decorso più mediale; origina dal legamento sfenomandibolare che decorre dalla spina dello sfenoide al bordo superiore del forame mandibolare sulla superficie interna della branca montante della mandibola.

In letteratura esistono numerosi lavori che correlano disturbi dell'ATM con quelli dell'orecchio medio; l'azione dei legamenti che uniscono il martello all'ATM e alla mandibola è importante perché una anormale tensione del DML sull'attacco del martello può creare disturbi sulla catena martello-incudine-staffa (Loughner et al. 1989). I disturbi dell'ATM possono causare un incremento della rigidità dell'orecchio medio (Riga et al. 2010) e vi sono correlazioni significative tra tinnito omolaterale e disturbi dell'ATM legati alla lussazione del disco (Ren, Isberg 1995); il tinnito o acufene ('percezione-fantasma' del suono in assenza di uno stimolo sonoro autentico) è un problema complesso con molteplici eziologie, e spesso viene descritto in pazienti che presentano disturbi dell'ATM. L'origine dell'acufene può essere multifattoriale (Haider 2015; San Juan, Basura 2019), e può essere utile per il clinico cercare di capire se nel soggetto vi sia realmente una relazione tra il disturbo dell'ATM e l'acufene. A tale scopo, dato che tale percezione-fantasma può cambiare qualità e intensità durante i movimenti-limite della mandibola, si fanno eseguire al paziente, in un ambiente privo di rumori e dopo avergli fatto porre attenzione alla qualità e all'intensità del tinnito, la massima apertura della bocca e i massimi movimenti di lateralità senza contatto occlusale: se il suono percepito varia con tali movimenti della mandibola si può ragionevolmente supporre una correlazione, magari parziale, tra i due disturbi.

Il DML può essere biomeccanicamente sottoposto a tensione per disturbi funzionali a causa di uno spostamento del disco o di un edema infiammatorio; la dislocazione del disco e un aumento della pressione intra-articolare da edema possono produrre tensione sull'AML. Disturbi dell'ATM, lussazioni del disco, edema e disordini infiammatori possono causare tensioni al martello tramite il Canale del Civinini (Williamson 1990; Isberg et al. 1986; Myers 1988). Generalmente nei disturbi dell'ATM l'attenzione viene focalizzata maggiormente sul dislocamento anteriore del disco, che genera la sintomatologia più evidente, come il *click* o il blocco articolare; però un disco dislocato (in genere anteriormente) corrisponde a un condilo che cambia posizione nella fossa, spostandosi in una posizione più arretrata.

In soggetti con una dislocazione dolorosa del disco articolare, valutando i cambiamenti istologici dei tessuti retrodiscali, si è evidenziato un significativo aumento di fibroblasti, vasi arteriosi oblitterati o ridotti nel loro calibro e una altrettanto significativa riduzione delle fibre elastiche (Pereira 1996). I tessuti retrodiscali sono strutture notevolmente elastiche in grado di espandersi durante i movimenti in avanti del condilo, in modo da permettere al ricco plesso venoso di riempirsi di sangue, che poi refluisce al ritorno del condilo nella sua posizione fisiologica all'interno della fossa (Fig. 338).

I delicati tessuti retrodiscali sono istologicamente predisposti ad adattarsi ai movimenti antero-posteriori del condilo e, grazie alla loro elasticità, ad aumentare di volume, riprendendo poi le dimensioni originarie al ritorno del condilo nella posizione occupata in massima intercuspizzazione. I tessuti retrodiscali, se sottoposti a ripetute



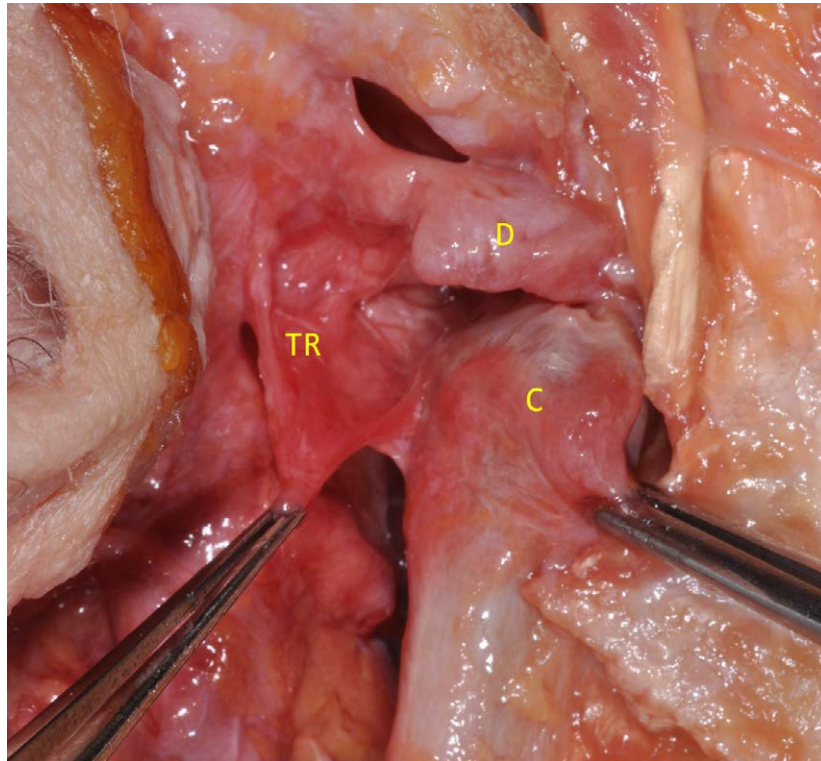


Figura 338. Dissezione di ATM umana: TR tessuto retrodiscale; D: disco; C: condilo mandibolare.

sollecitazioni compressive da una patologica retrusione condilare, reagiscono con una risposta di tipo infiammatorio che esita in una fibrosi del tessuto connettivo lasso (Stasolla et al. 2004; Lianjia et al. 1992); la fibrosi altera l'elasticità e la risposta dinamica dei tessuti retroarticolari, con possibile coinvolgimento della dinamica dei legamenti che collegano questa struttura al martello. Va tenuto presente che il grado di tensione che questi legamenti sono in grado di esercitare sul martello è in relazione a numerose caratteristiche anatomiche, tra le quali la lunghezza e il diametro del canale, nonché il livello di inserzione delle loro fibre alle pareti del CdC (Cheynet et al. 2003; Rodriguez Vázquez 1992; Şencimen et al. 2008).

Sebbene i rapporti anatomici fra il canale del Civinini e i legamenti che in esso decorrono siano stati definiti con precisione e la struttura di questo complesso resti ben descritta, non altrettanto chiara risulta la funzione di questi due elementi, che collegano due distretti anatomici molto complessi e raffinati ma con attività e funzioni completamente diverse. Allo stato attuale la scarsa conoscenza delle finalità di questi legamenti può essere efficacemente rappresentata da questa sconsolante frase a proposito del DML: «[il legamento disco-malleolare] non ha alcun ruolo fisiologico, però può essere responsabile della dislocazione della catena ossiculare dell'orecchio dopo disarticolazione o trauma temporo-mandibolare» (Cheynet et al. 2003). Anche per quanto riguarda il processo anteriore del martello la maggior parte dei lavori non offre alcuna teoria sulla sua funzione; si propone che il processo malleolare anteriore, in combinazione con l'AML, funga da fulcro dell'asse di rotazione del complesso martello/incudine, agendo anche come ammortizzatore per i

movimenti stimolati dalle basse frequenze (Proops et al. 1984). Va altresì evidenziata la diversità biomeccanica tra i due legamenti, data appunto da una diversità sia anatomica che istologica: il DML, più elastico, entra in tensione per lo stiramento dei tessuti retrodiscali durante i movimenti antero-posteriori e antero-mediali dei condili; l'AML – che anatomicamente deriva dal legamento sfenomandibolare – si presenta invece più rigido, si tende e si detende con i movimenti di apertura e chiusura della bocca (Burch 1970; Baragar, Osborn 1984). I due legamenti quindi entrano in tensione con modalità diverse durante la dinamica mandibolare, il che sembrerebbe dunque suggerire l'ipotesi di una loro funzione di regolazione propriocettiva, attraverso la catena ossiculare e il sistema vestibolare, nella gestione del rapporto mandibolo-cranico (Fig. 339).

Nell'uomo la vicinanza e la connessione tra ATM e orecchio medio potrebbero comunque dover essere considerate, date le possibili nonché frequenti ripercussioni negative di questa contiguità, un *mismatch* evolutivo, un prezzo cioè da pagare agli adattamenti anatomici del cranio indotti da bipedismo ed encefalizzazione.

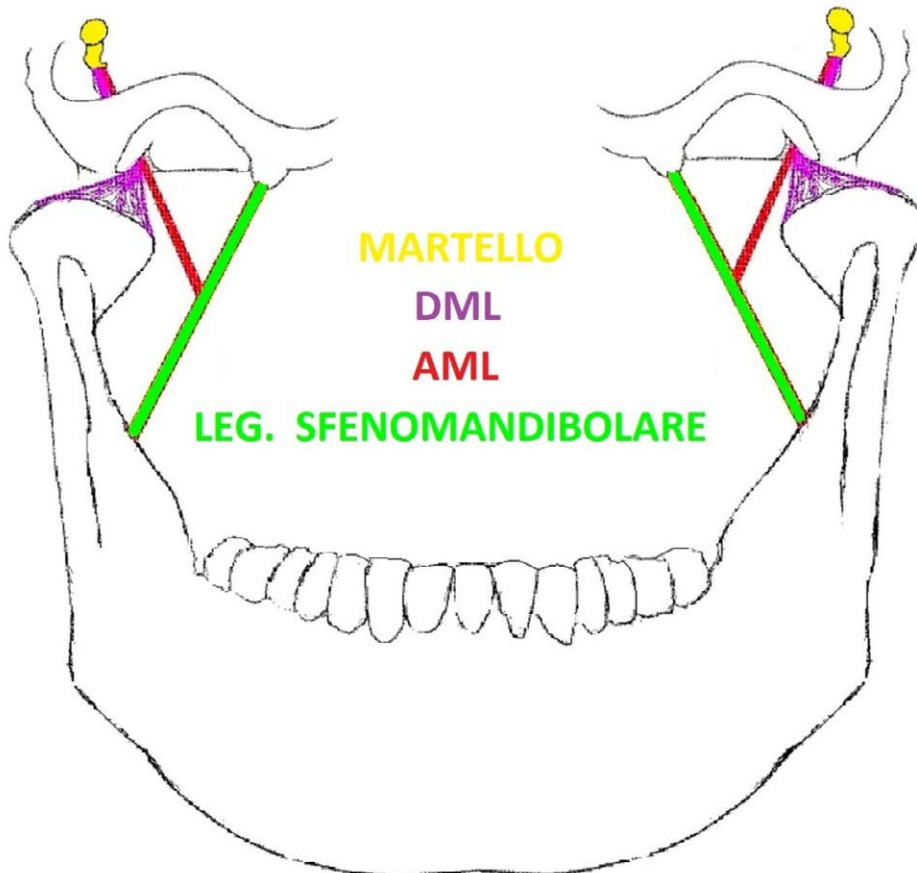


Figura 339. Legamenti che, attraversando il canale del Civinini, collegano il martello all'ATM e alla mandibola.

#### 4.6 Si inclina il piano glenoideo della fossa mandibolare

Negli ominidi la fossa mandibolare si trova situata sul bordo laterale della base cranica ed è formata in gran parte dalla porzione squamosa dell'osso temporale; la parete posteriore della fossa è costituita dall'unione della superficie anteriore del



piatto timpanico e dalla proiezione inferiore della porzione squamosa del temporale, che formano un ridotto processo postglenoideo. Medialmente la fossa è chiusa dalla spina angolare dello sfenoide, dalla quale si diparte il legamento sfenomandibolare (Fig. 340, 341, 342).

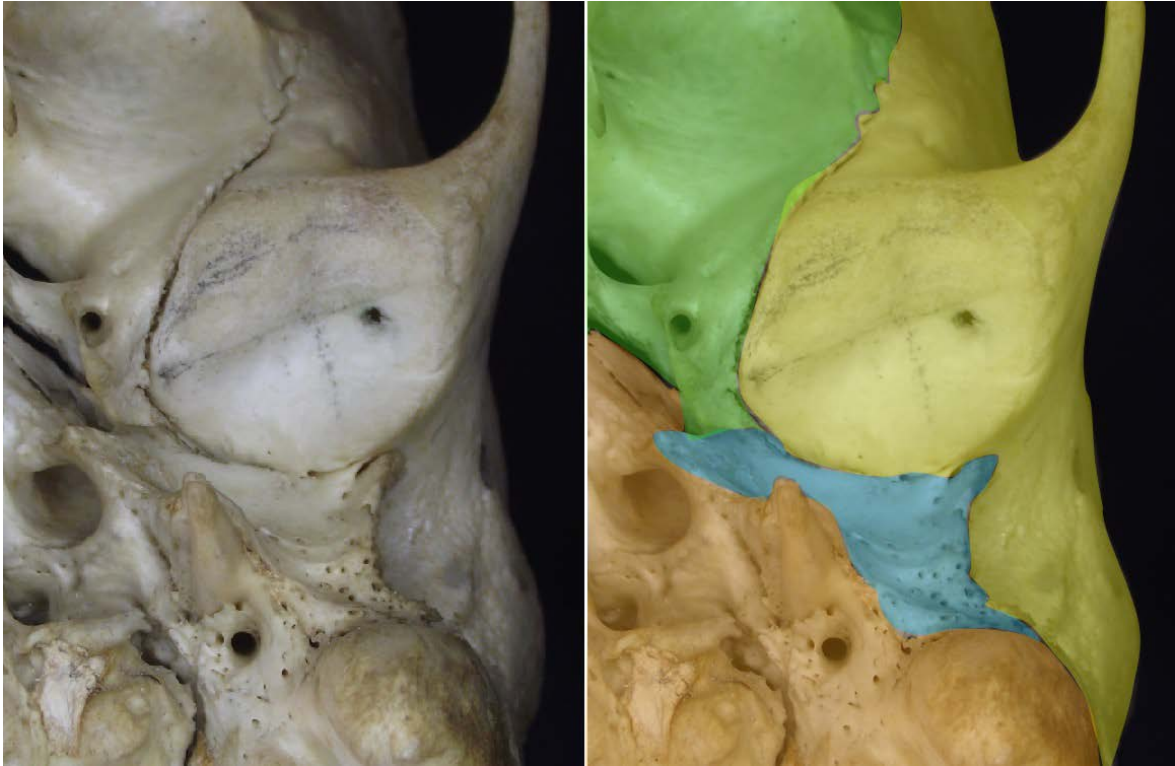


Figura 340. Prospettiva basale della fossa mandibolare, a destra con le colorazioni esplicative: giallo, porzione squamosa dell'osso temporale; celeste, osso timpanico; arancione, porzione petrosa dell'osso temporale; verde, osso sfenoide. Cranio 327 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

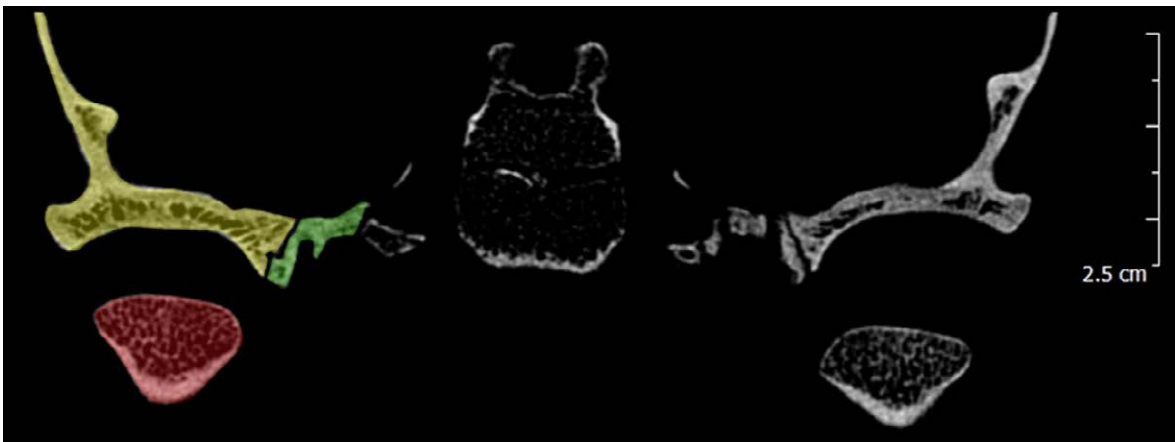


Figura 341. TC *cone beam* di sezione coronale: giallo, porzione squamosa del temporale; verde, osso sfenoide; rosso, testa del condilo. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 342. Prospettiva basale della fossa mandibolare. A sinistra colorate le varie componenti anatomiche: giallo, porzione squamosa dell'osso temporale; celeste, osso timpanico; arancione, porzione petrosa dell'osso temporale; verde, osso sfenoide. Cranio 2538 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

La fessura petrotimpanica (nota anche come '*scissura del Glaser*') divide in due parti la fossa mandibolare: quella anteriore di pertinenza della porzione squamosa del temporale, e quella posteriore di pertinenza della placca timpanica (Durband 2008).

Tra i primati la forma dell'eminenza articolare, anche se molto variabile, si presenta spesso relativamente piatta, indefinita e con una scarsa pendenza verso il margine anteriore della fossa glenoidea (Terhune 2011) (Fig. 343).

Questa morfologia 'aperta' è in netto contrasto con quanto osservato nell'uomo; infatti una delle differenze tra l'ATM umana e quella delle grandi scimmie è che nell'uomo la *fossa mandibularis* è caratteristicamente profonda (Sergi, Ascenzi 1974), con la porzione timpanica posizionata verticalmente (Lockwood et al. 2002) e con una ripida area preglenoidea (Weidenreich 1943; Ashton, Zuckerman 1954; Kimbel 2004) (Fig. 344).

In condizioni normali, l'inclinazione del tetto della fossa mandibolare ha un modello di crescita simmetrico, senza alcuna differenza statisticamente significativa nello sviluppo fra lato destro e lato sinistro (Katsavrias 2002); la sua inclinazione è calcolata in gradi rispetto al cosiddetto 'piano di Francoforte' (piano che decorre dal punto più alto del meato acustico al punto più basso dell'orbita); statisticamente oscilla tra i 30 e i 60 gradi (Fig. 345).

La funzione dell'eminenza articolare dell'ATM nell'uomo non differisce da quella che ha in altri primati (Terhune 2011) e questo si può intuire osservando in uno scimpanzé l'inclinazione del tetto della fossa mandibolare: con il cranio nella sua naturale postura sulla colonna cervicale la porzione antero-superiore della fossa mandibolare si presenta con una ripidità sovrapponibile a quella dell'uomo. Infatti di solito il cranio



Figura 343. Visione latero-inferiore del tetto della fossa mandibolare di alcune scimmie: in rosso meato acustico; in rosa processo post-glenoideo; in giallo tetto della fossa mandibolare. In senso orario, da sinistra in alto: macaco (*Macaca radiata*); cercopiteco (*Cercopithecus albogularis*); scimpanzé (*Pan troglodytes*); gorilla (*Gorilla gorilla*). Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

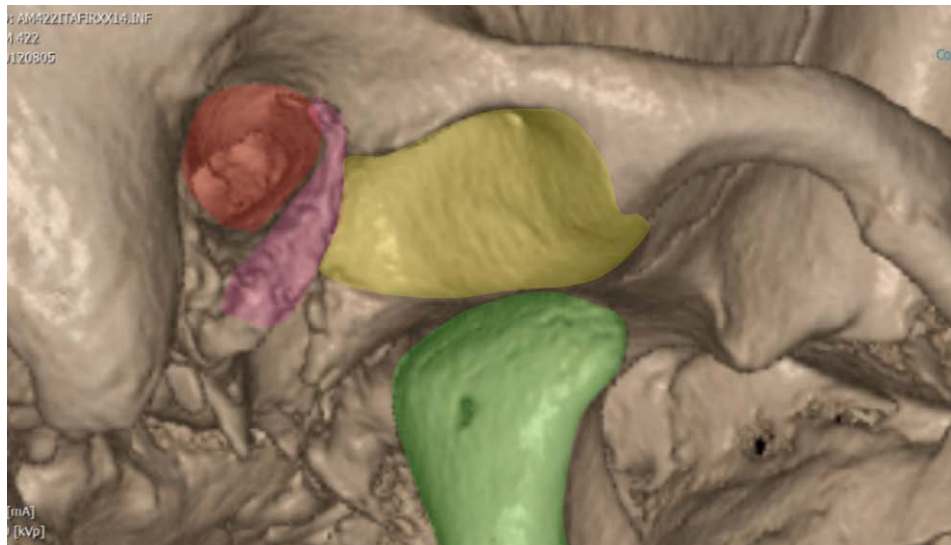


Figura 344. Uomo, fossa mandibolare, visione postero-latero-inferiore: in giallo tetto glenoideo della fossa mandibolare; in rosa porzione posteriore della fossa mandibolare di pertinenza dell'osso timpanico (si noti la sua decisa verticalità); in rosso meato acustico esterno; in verde processo condiloideo. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

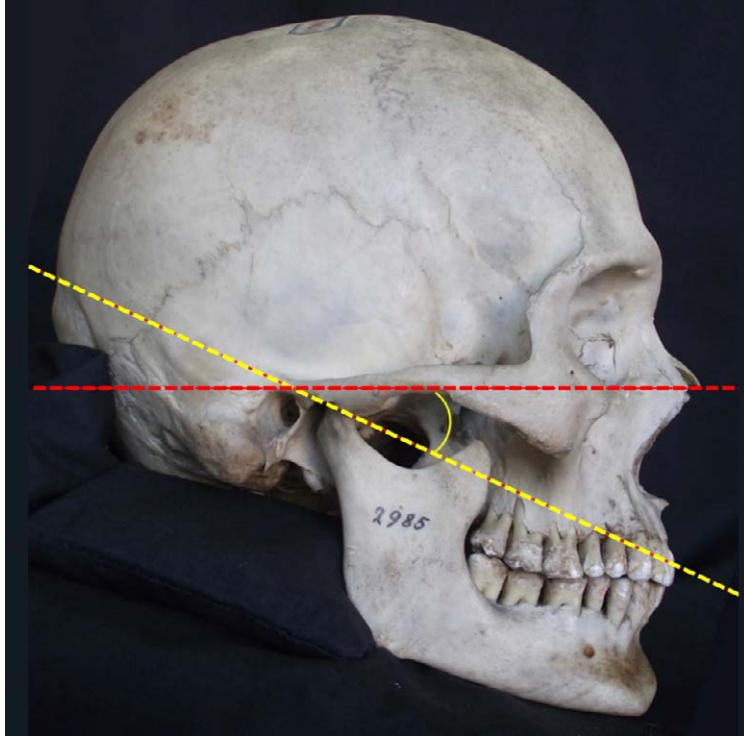


Figura 345. Cranio (*H. sapiens*), norma laterale: inclinazione del tetto della fossa mandibolare (linea gialla) rispetto al piano di Francoforte (linea rossa). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

secco del primate è descritto osservandolo con lo stesso orientamento che si adotta per il cranio umano, ovvero con il piano di Francoforte parallelo al piano orizzontale; ma nella naturale postura clinograda delle scimmie antropomorfe il piano di Francoforte non si presenta parallelo al piano orizzontale, è invece inclinato in avanti in confronto all'uomo (Fig. 346).

In tale posizione aumenta di fatto la ripidità del tetto glenoideo della fossa mandibolare rispetto a quanto appare nella consueta osservazione di un cranio secco, effettuata ponendolo su di un piano orizzontale (Fig. 347).

La fossa glenoidea in *Australopithecus afarensis* è ampia e poco profonda e anche in *Australopithecus africanus* si presenta larga, ma con un'eminanza articolare più pronunciata anteriormente. In *Homo sapiens* invece la fossa mandibolare, se osservata di lato, si presenta in generale marcatamente più profonda (Aiello, Dean 1990); con l'acquisizione del bipedismo in postura eretta si modificò l'assetto del cranio con una sua estensione (rotazione posteriore sul piano sagittale), permanendo però una funzione masticatoria non troppo dissimile da quella dei nostri progenitori; come risposta adattativa compensatoria nei confronti di tale estensione (che avrebbe dato un appiattimento relativo al piano orizzontale del tetto glenoideo dell'ATM) si è prodotto nell'uomo un approfondimento della fossa mandibolare (Kieser 1997) (Fig. 348).

Il rimaneggiamento avvenuto in quest'area ha portato molte modifiche: l'avvicinamento tra l'orecchio medio e la fossa mandibolare, l'esile contiguità che separa queste due strutture con la maggiore inclinazione del tetto glenoideo, la comparsa del canale del Civinini e dei due legamenti che uniscono il martello ai tessuti retrodiscali e alla mandibola, la vettorialità delle forze che si scaricano sui piani articolari; tutte queste caratteristiche rendono questa struttura soggetta a disturbi articolari. Le incoordi-



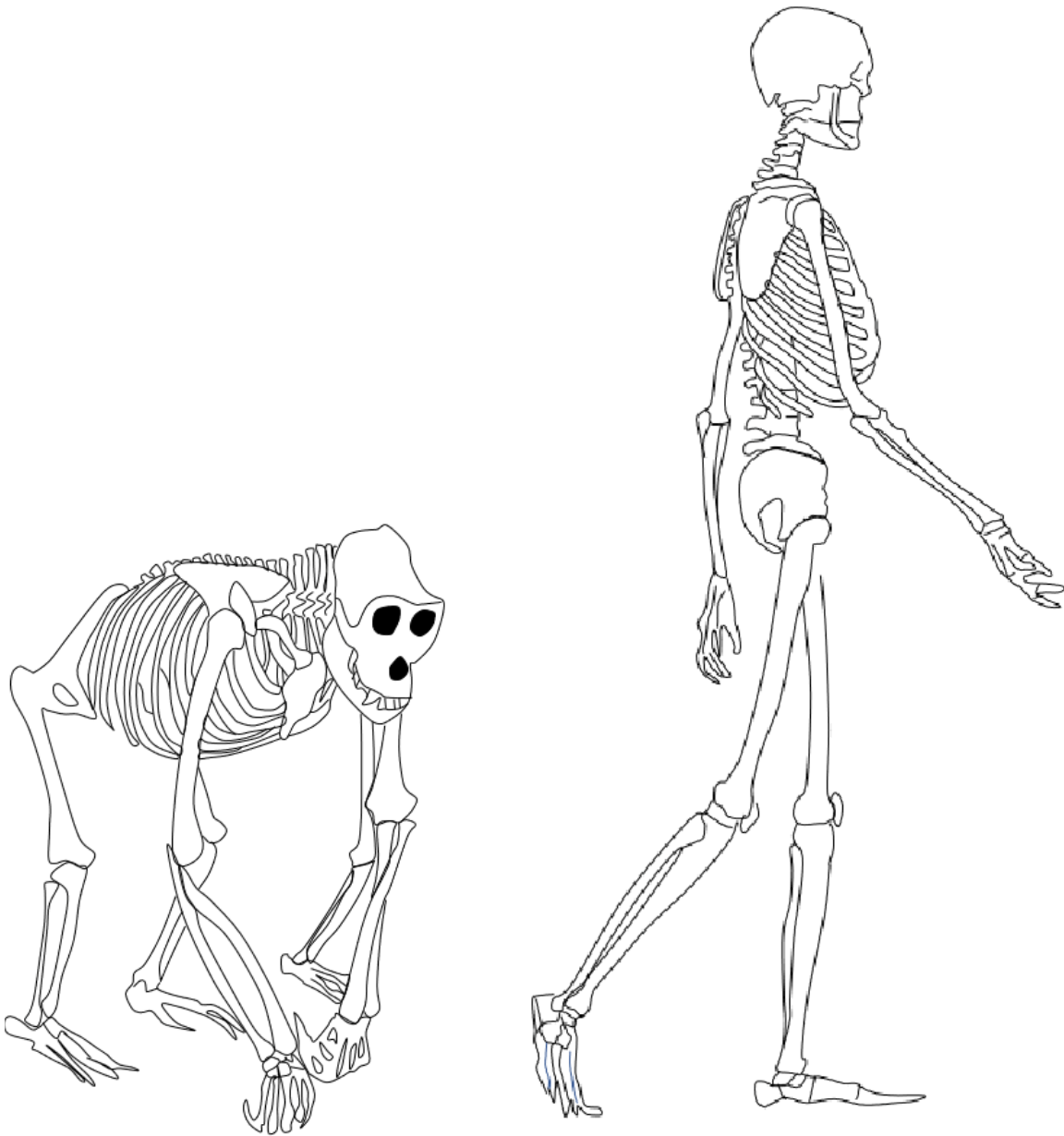


Figura 346. Diversa inclinazione craniale tra la postura clinograda delle scimmie antropomorfe e quella eretta dell'uomo.

nazioni tra condilo e menisco che frequentemente affliggono l'ATM possono essere pensate come problematiche da rimaneggiamenti evolutivi di architetture preesistenti. Oltre che tra le più recenti, l'ATM è una delle più complesse, o forse la più complessa tra le articolazioni del corpo umano: la sua delicatezza anatomo-funzionale trova la sua origine nella sua costituzione imperfetta, nella quale l'evoluzione ha giocato come un *bricoleur*, un aggiustatore che produce con quello che ha a disposizione strutture adattate ma a volte non perfette (Pievani 2019). Dato che l'inclinazione del tetto gle-

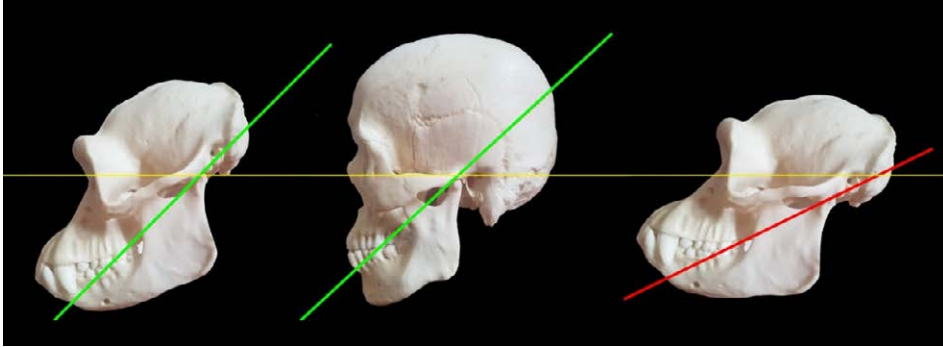


Figura 347. Evidenziate in verde le inclinazioni dei tetti glenoidei in postura naturale, per scimpanzé (*Pan troglodytes*) e uomo (*H. sapiens*). In rosso invece l'inclinazione del piano glenoideo di scimpanzé, senza tenere conto della postura naturale del cranio nei primati.

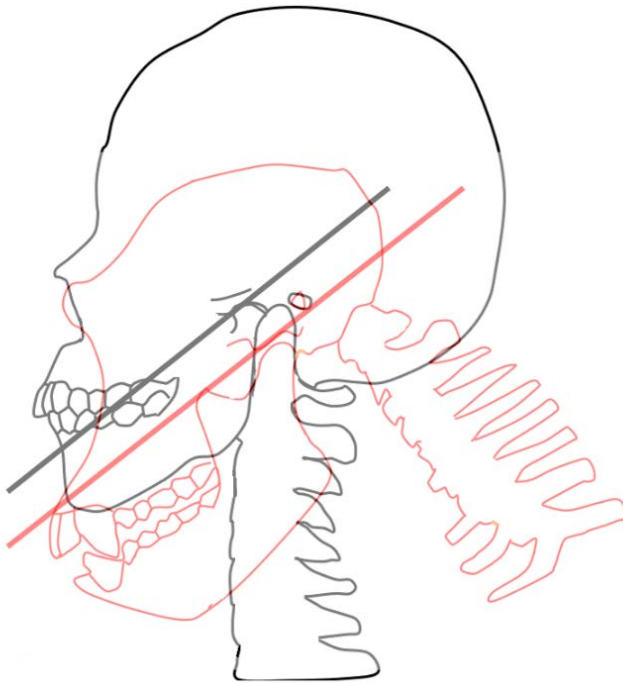


Figura 348. Sovrapposizione di cranio umano (*Homo sapiens*, in nero) con cranio di scimpanzé (*Pan troglodytes*, in rosso): ponendo i contorni nelle naturali posizioni posturali, le inclinazioni dei tetti glenoidei diventano pressoché sovrapponibili. La figura non ha l'intento di dimostrare una sovrapponibilità tra il tetto glenoideo umano e quello dello scimpanzé, ma solo di rendere evidente come in queste due specie di primati le due inclinazioni non siano spiccatamente diverse, così come non lo sono le loro dinamiche masticatorie.

noideo della fossa mandibolare è un parametro cranico, è ovvio che risenta della postura della testa, e anche se in ogni singolo individuo oscilla quotidianamente entro un certo *range* di posizioni, mantiene sempre una inclinazione caratteristica della specie.

Il tetto glenoideo della fossa mandibolare e la sua morfologia generale costituiscono un'unità che può in parte modificarsi secondo le principali direttrici delle forze attive dell'occlusione (Sergi, Ascenzi 1974). La ripidità del tetto della fossa mandibolare è considerata caratteristica definente l'ATM umana ed è uno dei fattori che regolano la dinamica masticatoria; nel nostro apparato stomatognatico uno stretto legame unisce l'inclinazione del tetto glenoideo con i rapporti tra le superfici occlusali, ed è evidente che l'attrito e la perdita dei denti possano influenzare l'altezza della fossa articolare

(Aiello, Dean 1990). Nella regolazione dei movimenti escursivi di protrusiva e lateralità sul piano orizzontale vi è una stretta e continua interdipendenza anatomico-funzionale tra l'inclinazione del tetto glenoideo (guida posteriore) e l'*overbite* o sovramorso incisivo (guida anteriore) (Mack 1984).

Alla nascita l'eminanza articolare della fossa mandibolare si presenta piatta e si sviluppa con l'eruzione dei primi denti decidui (Katsavrias 2002), aumentando rapidamente la propria dimensione verticale in seguito all'eruzione dei primi molari decidui (Itoh 1995). Questo continuo succedersi dei denti in arcata durante l'eruzione dentale determina variazioni sia nella profondità della fossa mandibolare che nella pendenza del tetto glenoideo, in risposta agli schemi masticatori generati durante il corso della vita e in relazione agli stress funzionali sulla dentatura (Owen, Wilding, e Adams 1992; Hinton 1981).

La caratterizzazione del tetto della fossa mandibolare non si limita però solamente a un aumento della sua inclinazione in risposta all'eruzione dentale, ma la fisiologica alternanza del lato di masticazione modella la porzione articolare dell'ATM con una forma peculiare, nella quale sia la superficie antero-superiore della testa del condilo mandibolare sia il tetto glenoideo della fossa mandibolare presentano due tipiche faccette (Fig. 349, 350, 351).



Figura 349. Rima articolare dell'ATM modellata con le due caratteristiche faccette da una fisiologica funzione masticatoria monolaterale alternata: si notino le faccette di usura sulle superfici dei molari, sia sui versanti di entrata che su quelli di uscita del ciclo masticatorio. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

La dentatura riflette fortemente il profilo dietetico, così come la forma delle ATM riflette le forze masticatorie e la gamma dei movimenti mandibolari: morfologia articolare e forma dentale variano con modi prevedibili secondo la dieta, influenzandosi reciprocamente. Superficie oclusale triturante, fossa glenoidea, morfologia mandibolare e cranica riflettono complessivamente le strategie di alimentazione (Terhune 2015).

Nei mammiferi carnivori le dinamiche articolari delle ATM sono strettamente vincolate dai rapporti fra le loro superfici articolari e i condili, che sono talmente obbligati alla rotazione all'interno della fossa da ricordare i cardini di una porta: un condilo cilindrico all'interno di una cavità articolare cilindrica (Fig. 352 A) con un movimento essenzialmente rotatorio e una minima componente traslatoria assiale. Per contro nei mammiferi erbivori le superfici articolari delle ATM tendono a essere appiattite (Fig. 352 B), con la superficie condilare quasi concava, adattata a estesi movimenti di escursione sul piano orizzontale (Fig. 353).

L'evoluzione morfologica oclusale del molare tribosfenico e la sua differenziazione nelle varie specie adattatesi alle diverse nicchie evolutive è concomitante anche alle modifiche funzionali dei vettori di forza dei muscoli massetere superficiale, pterigoideo mediale e temporale (Grossnickle 2017).



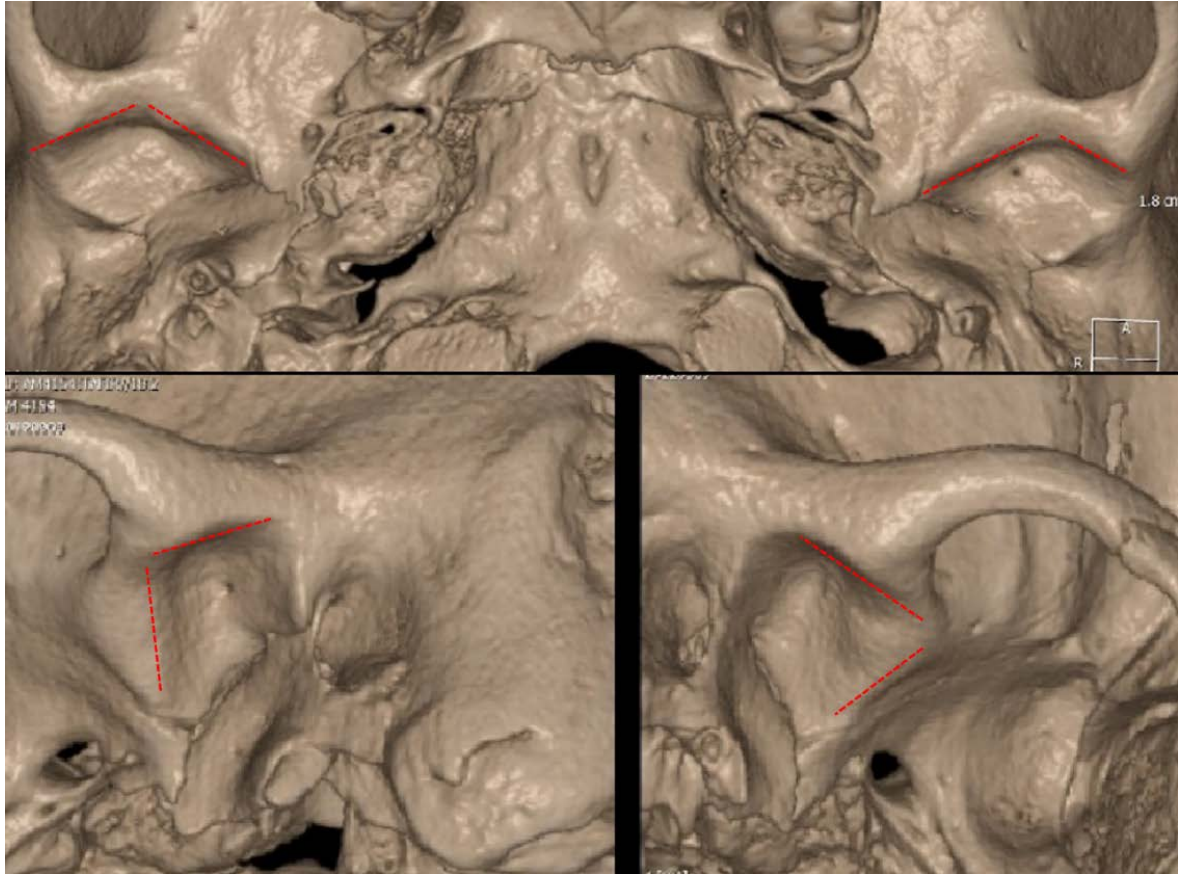


Figura 350. Tetto glenoideo dell'ATM: nell'immagine in alto visione dal basso; nell'immagine in basso visione infero-posteriore. Le linee rosse tratteggiate evidenziano le due faccette modellate da una fisiologica funzione masticatoria monolaterale alternata. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

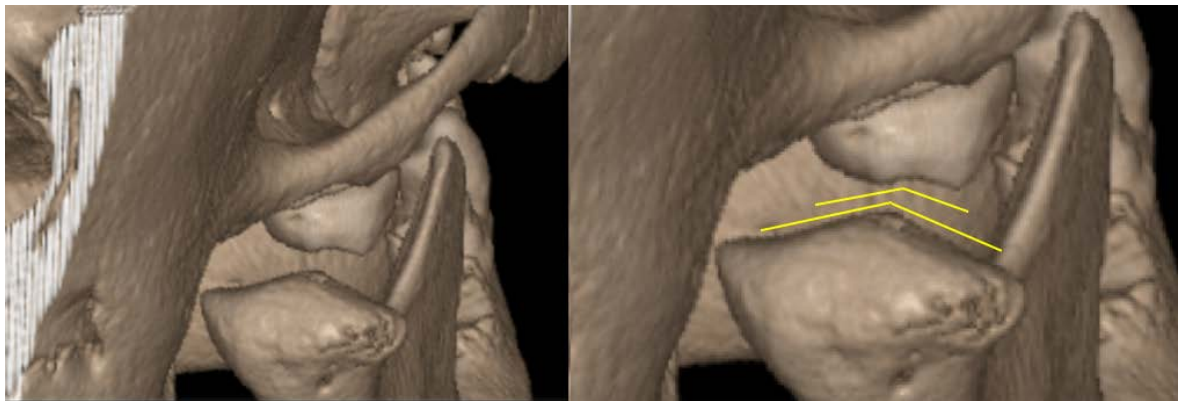


Figura 351. Condili mandibolari, visione postero-laterale: le linee gialle evidenziano la corrispondenza tra i piani inclinati dei versanti occlusali molari, che regolano l'entrata e l'uscita del ciclo masticatorio, e le faccette condilari modellate da una fisiologica masticazione monolaterale alternata. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

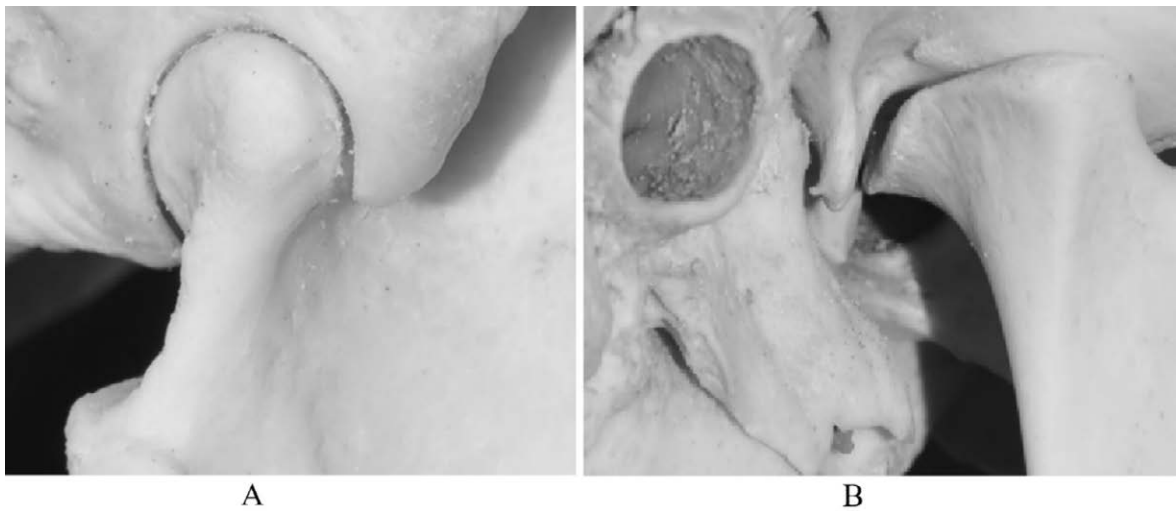


Figura 352. A: rima articolare di ATM di tasso (*Meles meles*); B: rima articolare di cobo o antilope d'acqua (*Kobus ellipsiprymnus*). Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 353. Condilo di capriolo (*Capreolus capreolus*): la superficie si presenta leggermente concava.

Anche nell'uomo l'estensione e il tipo di abrasione occlusale condizionano la forma che assumono il condilo e la fossa, che sono strettamente influenzati dalle variazioni delle arcate dentarie che intervengono durante la vita in seguito alla loro funzione, alle abrasioni occlusali e/o alla perdita degli elementi dentari (Mongini 1972; 1975; 1977). Il rimodellamento delle superfici condilari è continuo ed è espressione dell'adattamento funzionale agli stress meccanici: le variazioni dell'occlusione dentale che intervengono nella vita di un individuo modificano sia le caratteristiche che l'intensità di tali stress.

Anche nel singolo individuo il tipo di occlusione e l'estensione dell'abrasione occlusale condizioneranno la forma che assumeranno i condili e le corrispondenti superfici articolari della fossa mandibolare: se prevale una masticazione monolaterale alternata, il condilo tenderà ad avere una forma caratteristica, con un versante mediale e uno laterale, entrambi scoscesi, simmetrici e sviluppati in modo equilibrato (Mongini 1984) (Fig. 354, 355).



Figura 354. Superfici condilari modellate dalla funzione monolaterale alternata, nelle due caratteristiche faccette funzionali. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Anche la superficie anteriore della fossa mandibolare, sulla quale il condilo scorre con l'interposizione del disco articolare, verrà rimodellata dalla funzione masticatoria, e tenderà a formare due facce coerenti a quelle della superficie condilare (Fig. 356).

In uno studio dell'autore (non pubblicato) eseguito su scansioni CBCT (*cone beam computed tomography* - tomografia computerizzata a fascio conico) si è valutata la forma dei condili mandibolari in 207 crani presenti nella cranioteca del museo antropologico di Firenze (Fig. 357). I crani erano di individui appartenenti a due popolazioni, una della zona di Siracusa e l'altra della zona di Firenze, deceduti nella seconda metà del 1800 e di cui sono noti sesso, età e causa di morte; data l'epoca nella quale vissero

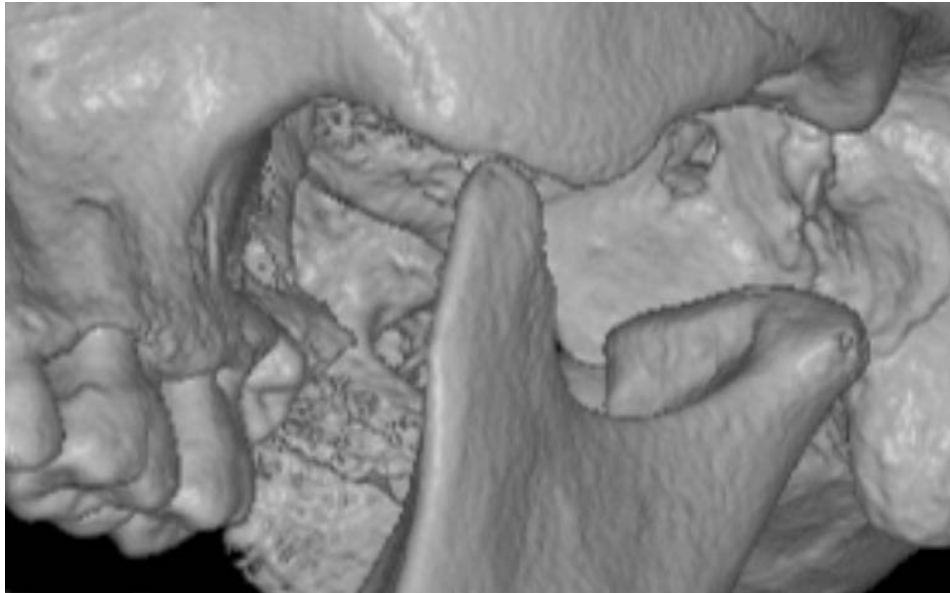


Figura 355. Faccette articolari condilari: si noti la corrispondenza tra le inclinazioni delle superfici oclusali dei molari e quelle delle superfici condilari. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

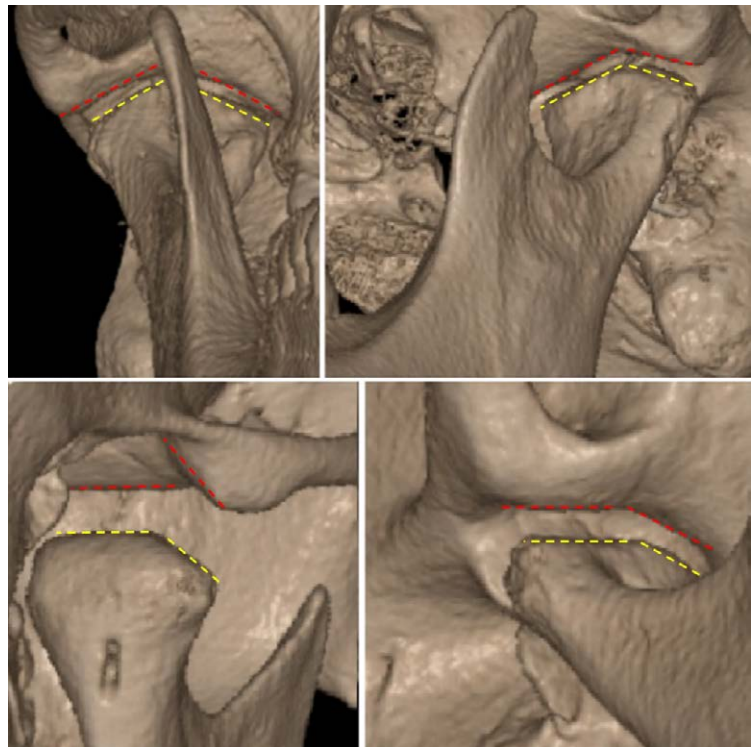


Figura 356. Faccette funzionali presenti sulle superfici articolari del condilo (gialle) e della fossa mandibolare (rosse): in alto a sinistra visione anteriore, in alto a destra visione antero-latero-inferiore; in basso a sinistra visione postero-latero-superiore, in basso a destra visione latero-inferiore. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

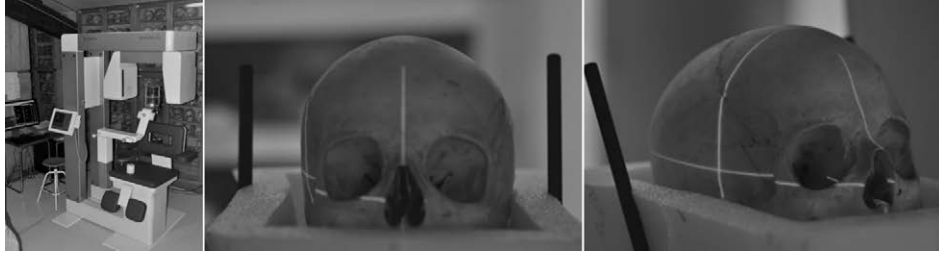


Figura 357. Apparecchio CBCT Scanora Soredex, installato temporaneamente nella cranioteca del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze appositamente per lo studio dei crani della collezione.

possiamo assumere che queste persone rappresentino una popolazione omogenea alla popolazione attuale.

Va premesso che nella cranioteca fiorentina praticamente tutti i crani presentano decise abrasioni funzionali delle superfici occlusali, sempre in relazione all'età del soggetto; l'usura occlusale si trova distribuita sia sui versanti di lavoro che su quelli di bilanciamento (indice di una fisiologica masticazione monolaterale alternata) ed è praticamente ubiquitaria e trasversale tra le diverse e numerosissime popolazioni provenienti da tutto il mondo. È stato dunque possibile individuare una naturale e fisiologica forma prevalente delle superfici condilari e dei tetti glenoidei della fossa mandibolare, che presentano due faccette articolari modellate dalla funzione, caratteristiche di una masticazione monolaterale alternata (Fig. 358, 359, 360).

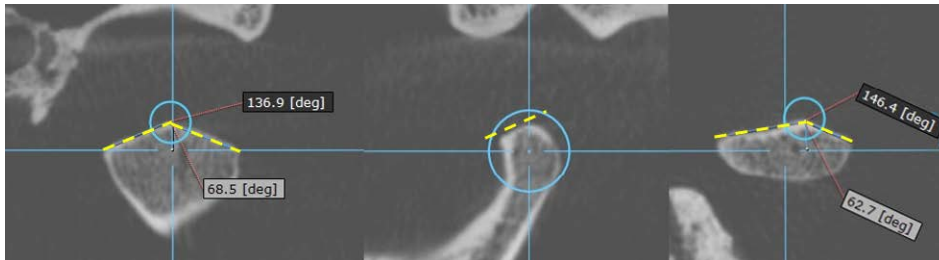


Figura 358. Fisiologica superficie articolare del condilo, sviluppata su due distinte faccette funzionali: a sinistra sezione coronale; al centro sezione sagittale; a destra sezione orizzontale. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

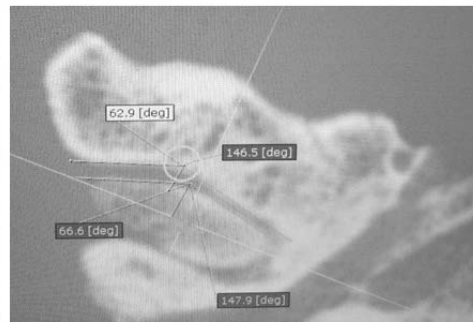
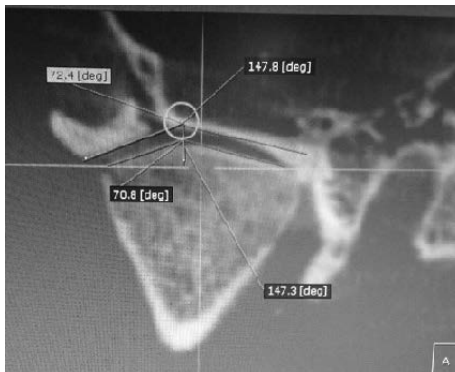


Figura 359. Fisiologica superficie articolare del tetto glenoideo, sviluppata su due distinte faccette funzionali. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



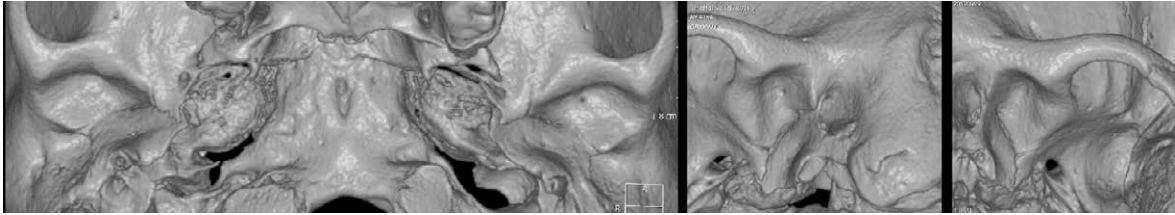


Figura 360. Rapporto tra condilo e fossa mandibolare: a sinistra una sezione coronale, a destra una sezione orizzontale della fossa mandibolare e del condilo; si notino le due distinte faccette funzionali e la corrispondenza tra le facce articolari contrapposte. TC *cone beam* di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

I risultati dello studio evidenziano che nei crani studiati l'83,7% delle ATM osservate presenta condili e tetti glenoidei con una doppia superficie caratterizzata da due faccette, una antero-mediale e una antero-laterale (Fig. 361).

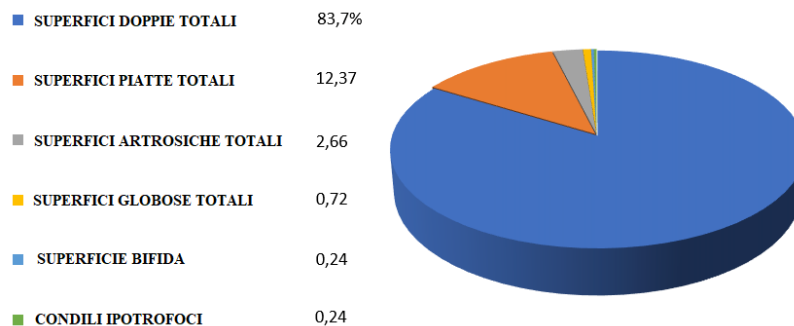


Figura 361. Grafico a torta che evidenzia la presenza predominante di superfici articolari con due faccette funzionali, antero-mediale e antero-laterale.

La predominanza delle superfici articolari caratterizzate da due faccette (Fig. 362) sostanzialmente speculari tra i due condili mette in evidenza come la funzione masticatoria prevalente, in epoche in cui i cibi non erano modificati dall'industria alimentare, sia stata la fisiologica masticazione monolaterale alternata, tipica di dinamiche masticatorie simmetriche, guidate da corrette superfici occlusali di lavoro e di bilanciamento.

Figura 362.  
Superfici articolari con due faccette funzionali, antero-mediale e antero-laterale. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Come si è già visto nel capitolo 3, il passaggio a una alimentazione di massa con cibi modificati e raffinati dall'industria ha determinato un profondo cambiamento

nelle dinamiche masticatorie, con una riduzione delle stimolazioni funzionali necessarie a una corretta maturazione della forma e della funzione delle diverse componenti dell'apparato stomatognatico, comprese le superfici articolari dell'ATM; queste si adattano ai movimenti masticatori (Mongini 1980) e col tempo, in un soggetto con una masticazione monolaterale fissa, la morfologia condilare e quella del tetto glenoideo si adatteranno, acquisendo caratteristiche anatomiche diverse (Fig. 363) rispetto all'articolazione controlaterale.

I tetti glenoidei e le superfici funzionali dei condili corrispondenti possono presentare in un singolo soggetto inclinazioni diverse in base alla loro 'storia funzionale' (Wall 1999): ad esempio individui la cui dieta sia costituita da cibi meno consistenti presentano dimensioni condilari ridotte rispetto ad altri che facciano uso di cibi più coriacei (Scheidegger 2018). In una masticazione monolaterale fissa, dal lato di masticazione prevalente il condilo di lavoro pian piano si farà più globoso e la fossa mandibolare diventerà più profonda; dal lato opposto invece il condilo di bilanciamento presenterà una forma più appiattita e sfuggente in corrispondenza di una fossa mandibolare meno profonda (Dettori 2001).



Figura 363. Diversa forma dei condili mandibolari (verde) e diversa inclinazione del tetto glenoideo della fossa mandibolare (linee gialle tratteggiate), fra le ATM di destra e di sinistra: in un soggetto con masticazione monolaterale fissa il lato di lavoro presenta un condilo più globoso e un tetto glenoideo più ripido.

Come abbiamo ampiamente trattato in precedenza, da un punto di vista evolutivo la masticazione monolaterale fissa non può, e non deve, essere considerata fisiologica: i mammiferi masticano su di un lato per volta ma alternano il lavoro e distribuiscono gli stress sui due lati, e tutti i primati – compreso l'uomo – si discostano da questo schema. Una masticazione monolaterale fissa crea una situazione disfunzionale potenzialmente patologica, che può sfociare nella cosiddetta 'sindrome del lato abituale di masticazione'. In questa sindrome nel lato di masticazione prevalente riscontriamo le seguenti caratteristiche: guida di lateralità ridotta; maggiore incidenza di incoordinazione condilo-meniscale, e di *click* in apertura; dolore cronico; masticazione abituale dal lato dolente (Santana-Mora et al. 2013); nonché un'usura asimmetrica, piani occlusali diversi, diverse curve di compenso, etc. (si veda la fig. 220).



#### 4.7 Si Struttura il legamento temporo-mandibolare

Nella capsula articolare delle scimmie antropomorfe esiste un legamento esterno obliquo resistente e ampio, con una funzione antigravitaria e di mantenimento di uno stretto contatto tra condilo, disco ed eminenza articolare, sia in statica che durante i movimenti di apertura e di chiusura (Dean 1990).

Il legamento temporo-mandibolare (LTM), che ricordiamo ridotto o assente nelle scimmie, è una caratteristica anatomica peculiare dell'uomo, la cui dinamica condilare conferma il principio che i legamenti accessori si siano evoluti attorno all'ATM per ridurre la necessità di controlli neuromuscolari supportandoli con controlli meccanici. Il LTM si struttura pienamente nel genere *Homo* e la superficie esterna del tubercolo articolare rappresenta la sua area d'inserzione: la dimensione del tubercolo articolare è probabilmente proporzionale alla dimensione del legamento stesso (Wall 1999). Il LTM origina dalla porzione esterna del tubercolo articolare e dal margine inferiore dell'arcata zigomatica (Fig. 364) e può essere considerato a pieno titolo il regista dei movimenti articolari dell'ATM perché la sua conformazione caratterizza molteplici aspetti della dinamica di questa articolazione (Osborn 1989).

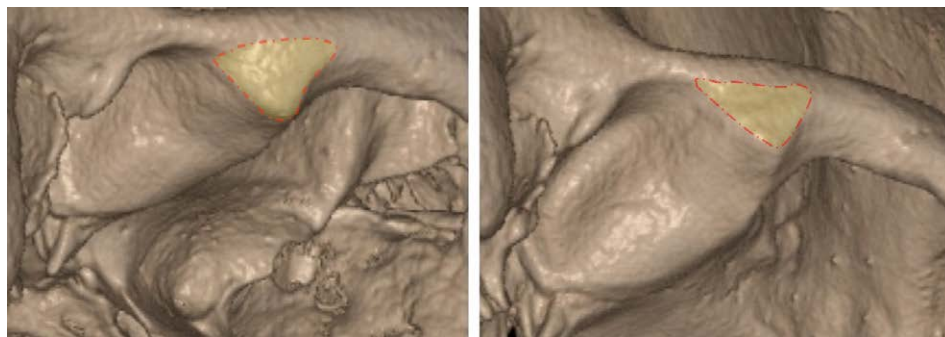


Figura 364. Fossa mandibolare (*H. sapiens*), visione latero-inferiore: evidenziata la superficie di inserzione del legamento temporo-mandibolare. TC cone beam di reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Le sue fibre si inseriscono esternamente e posteriormente sul collo del condilo mandibolare (Fig. 365).

La gnatologia classica descrive il movimento condilare durante l'apertura della bocca con una iniziale rotazione data dall'azione del capo superiore del muscolo pterigoideo esterno che porterebbe a un'apertura di circa 10-15 gradi. La rotazione pura dei condili all'inizio dell'apertura della bocca è però solo un dato sperimentale (Rees 1954); in realtà il condilo effettua da subito una rototraslazione, non in seguito alla vettorialità delle forze muscolari che agiscono sulla mandibola, ma in relazione ai vincoli causati dalla forma dell'articolazione e dalla presenza del LTM (Osborn 1989). Un corpo sottoposto a vincoli non necessariamente si muove nella direzione della forza applicata: una porta, quale che sia la direzione di una forza che insiste su di lei, potrà solamente, aprendosi o chiudendosi, oscillare nella direzione vincolata dalle sue cerniere.

Vi sono alcuni aspetti anatomo-funzionali che mettono in dubbio la rotazione pura del condilo all'inizio del movimento di apertura:

1. I primi studi sul movimento dell'ATM sono stati realizzati con movimenti indotti manualmente su cadaveri in posizione supina, senza il controllo neuromuscolare e con la mandibola mantenuta in una posizione di chiusura (Osborn 1989).

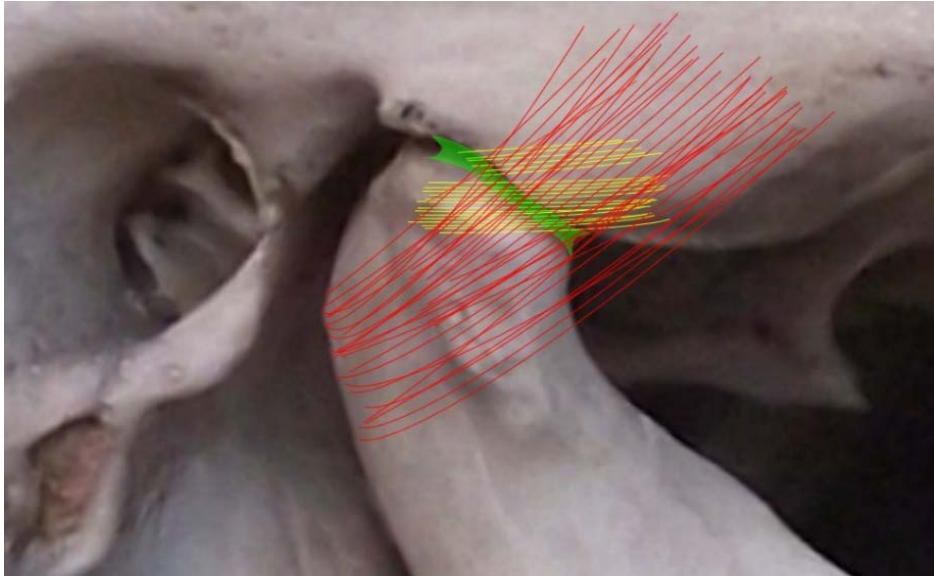


Figura 365. Diverso orientamento delle fibre del LTM che decorrono all'interno della capsula articolare: rosso, fibre della porzione obliqua; giallo, fibre della porzione orizzontale; verde, disco articolare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

2. Data la sua struttura 'antigravitaria' il LTM si presenta fisiologicamente teso contribuendo a mantenere le superfici articolari a contatto anche durante i movimenti della mandibola (Cuccia 2011).
3. Quando inizia il movimento di apertura, la testa condilare, non essendo una sfera, aumenta il suo raggio di rotazione, accentuando ulteriormente lo stato di tensione della fascia obliqua, e ciò indipendentemente dalla profondità dell'eminenza articolare: un'eminenza articolare profonda e ripida provoca solo una tensione maggiore rispetto a una eminenza articolare bassa e poco inclinata (Wall 1999); la rotazione eccentrica del condilo porta immediatamente il LTM ad agire come la catena di un'altalena, con la mandibola che ruota attorno all'inserzione condilare più bassa del LTM e oscilla attorno all'inserzione posteriore del tubercolo articolare. Durante la rotazione del condilo sul piano sagittale l'eminenza articolare e il LTM inducono irresistibilmente il condilo a traslare muovendosi verso il basso e in avanti (Osborn 1989).
4. Durante il movimento di apertura della mandibola è attiva la porzione inferiore del muscolo pterigoideo esterno che, agendo sinergicamente con il gruppo muscolare sovraioideo, aiuta la traslazione della testa condilare verso il basso; in questa fase invece non è attiva la porzione superiore del muscolo pterigoideo esterno, che posiziona e stabilizza la testa condilare e il disco contro l'eminenza articolare durante i movimenti di chiusura della mandibola: pertanto le diverse componenti dello pterigoideo esterno possono essere considerate come fasce muscolari funzionalmente distinte (McNamara, Moyers 1973).

Il naturale movimento di apertura è un simultaneo sovrapporsi di rotazione e traslazione dove la componente rotazionale è un po' più significativa nella fase iniziale rispetto alla fase tardiva dell'apertura (Chen et al. 1998): in soggetti normali l'apertura e la chiusura della bocca sono determinate più dalla rotazione mandibolare che dal-

la traslazione; in nessun caso però è stata trovata una rotazione pura (Mapelli 2009), perché la fascia obliqua già tesa innescava subito il movimento traslatorio determinando una immediata rototraslazione condilare. I legamenti stabilizzano le articolazioni aiutandole e guidandole attraverso la loro normale ampiezza di movimento: la stabilità dell'ATM è appunto dovuta soprattutto ai legamenti, che proteggono l'articolazione dagli stress biomeccanici. Il LTM serve come elemento di limitazione e contenimento della dinamica articolare ed è caratterizzato da due porzioni distinte: una porzione più profonda e orizzontale e una porzione più esterna e obliqua, che si comportano in modo differente controllando movimenti funzionali diversi (Fig. 366).

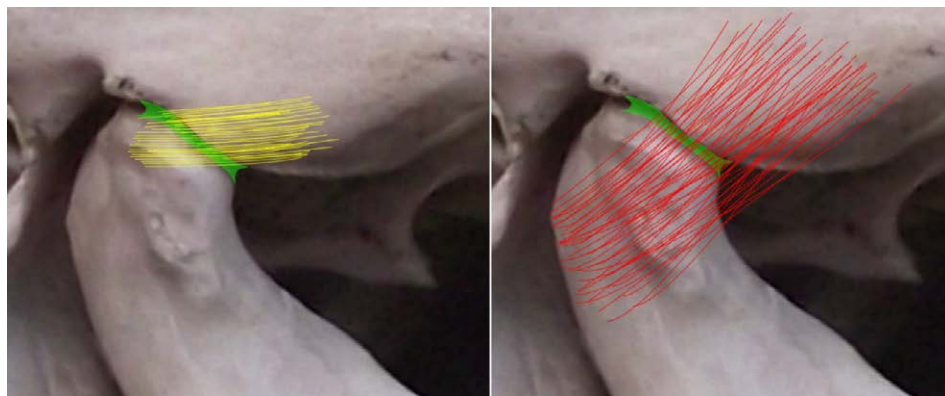


Figura 366. LTM: fibre della porzione obliqua (in rosso) e fibre della porzione orizzontale (in giallo); in verde, disco articolare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Proprio come il muscolo pterigoideo esterno, anche il LTM, pur essendo considerato una struttura unica, possiede due parti che assolvono a funzioni ed esigenze diverse: la funzione antigravitaria della banda obliqua del legamento è legata maggiormente all'acquisizione della postura eretta, mentre la funzione antiretrusiva della banda orizzontale appare più legata ai processi di rimaneggiamento craniale dati dall'encefalizzazione.

#### 4.7.1 Porzione obliqua del legamento temporo-mandibolare

I fasci legamentosi obliqui assicurano il mantenimento del reciproco contatto tra le superfici articolari, e nell'uomo sono funzionalmente correlati alla postura grazie all'azione antigravitaria che oppongono all'allontanamento delle superfici articolari; la fascia obliqua controlla la prima fase di apertura della bocca, limitando la componente rotatoria del condilo e innescando la componente traslatoria (Osborn 1989). La tensione della banda obliqua del LTM si attiva sia per la morfologia del condilo (la sua rotazione aumenta immediatamente il raggio del movimento), sia per il movimento di estensione craniale che si associa nella fase di apertura; la banda obliqua, come abbiamo visto, agisce come una catena di oscillazione che induce la rotazione della mandibola attorno alle inserzioni del legamento al condilo e attorno all'inserzione posteriore del tubercolo articolare (Osborn 1993) (Fig. 367).

La traslazione condilare innescava i movimenti della mandibola sul piano orizzontale: nell'apertura e chiusura della bocca lo scivolamento del condilo sul tetto glenoideo è necessario per rendere efficiente il ciclo di masticazione (Smith 1985). L'incisione e il tritramento del cibo necessitano di continue rettifiche dei movimenti sul piano oriz-

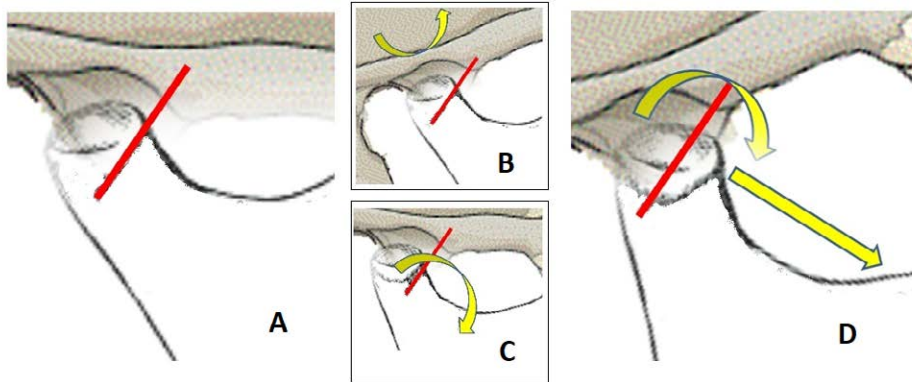


Figura 367. A: posizione del condilo con le arcate in massima intercuspidazione e fascia obliqua del LTM in tensione antigravitaria; B: estensione del cranio; C: rotazione della mandibola; D: entrambi questi movimenti però si effettuano contemporaneamente, accentuando lo stato di tensione del LTM che come una catena porta il condilo e il disco a traslare sul tetto glenoideo.

zontale per evitare impatti dannosi (interferenze), e i continui adattamenti della dinamica mandibolare possono essere eseguiti solo grazie alla banda obliqua del LTM che permette ai condili di traslare scivolando in avanti e verso il basso contro l'eminenza articolare (Katsavrias 2002). Inoltre durante il movimento di apertura della bocca, la fascia obliqua del LTM agisce come un vincolo biomeccanico che, facendo traslare il condilo in avanti, riduce la posteriorizzazione della regione dell'angolo mandibolare che si avrebbe con la sola rotazione mandibolare (Fig. 368).

La postura eretta ha portato alla verticalizzazione della colonna vertebrale, all'avanzamento del forame occipitale al di sotto della scatola cranica e alla retrusione del massiccio facciale; questi fattori associati alla marcata encefalizzazione globulare hanno determinato una riduzione del volume compreso fra la porzione posteriore della mandibola e la parete anteriore della colonna vertebrale cervicale. In questo volume transitano il canale alimentare, le vie aeree superiori e i grossi vasi arteriosi e venosi del collo; se la massima apertura della bocca e il conseguente arretramento dell'angolo della mandibola fossero dovuti alla sola rotazione condilare, arretrerebbero anche le importanti strutture muscolari supportate dalla mandibola (quella linguale, quella del pavimento della bocca e quella sovraioidea): tale arretramento, se non compensato e disinnescato dalla componente traslatoria dei condili durante il movimento di apertura, porterebbe alla riduzione di pervietà delle vie aeree e dei tronchi vascolari del collo (Fig. 369).

Come descritto precedentemente, durante il movimento di apertura della bocca ogni condilo compie un movimento roto-traslatorio percorrendo sul tetto glenoideo un tragitto in direzione anteriore: contemporaneamente la branca montante della mandibola esprime una rotazione posteriore che ha come fulcro il condilo mandibolare. La posteriorizzazione ha la sua massima espressione nella parte della branca ascendente più lontana dal centro di rotazione: la regione dell'angolo goniaco (Fig. 370). Durante il movimento di apertura della mandibola la fascia obliqua del LTM è un fondamentale vincolo biomeccanico per la traslazione mandibolare, necessaria per ridurre la posteriorizzazione dell'angolo goniaco.

La semplice rotazione del condilo rispetto al movimento roto-traslatorio determinerebbe un aumento della posteriorizzazione dell'angolo goniale aumentando l'invasione degli spazi retromandibolari (Fig. 371).

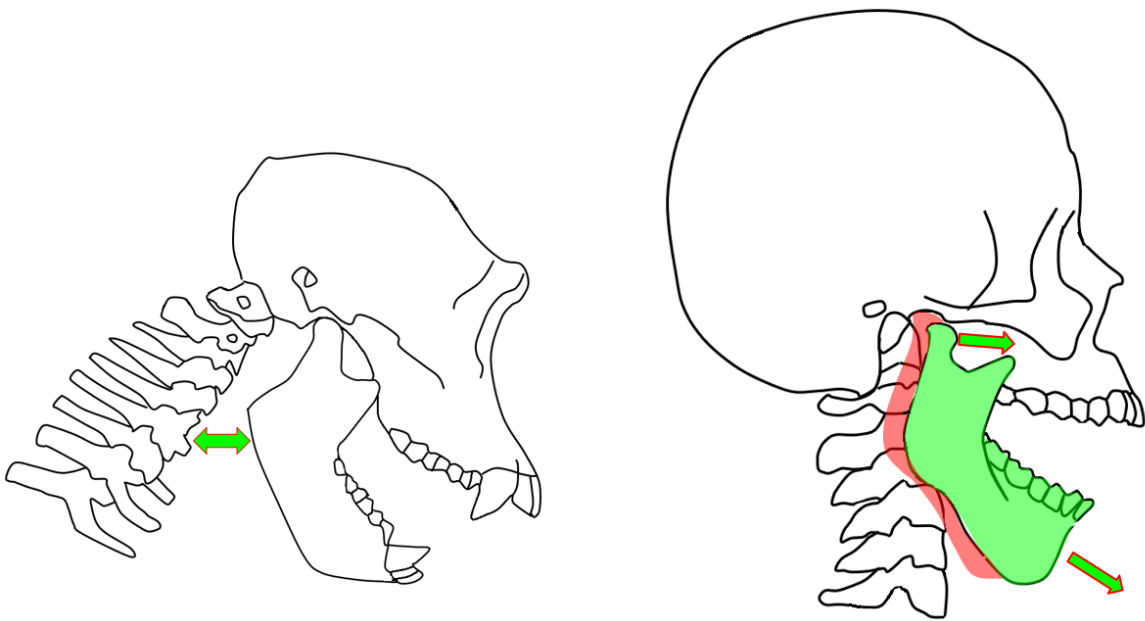


Figura 368. Il LTM si struttura nell'uomo come un vincolo legato alla postura eretta, necessario per mantenere la pervietà delle vie aeree che potrebbe essere resa difficoltosa da un eccessivo arretramento dell'angolo mandibolare e dei tessuti molli ivi connessi. A sinistra sagoma mandibolare di scimpanzé: nelle scimmie antropomorfe si noti come la postura clinograda determina un rapporto spaziale tra mandibola, rachide cervicale e vie aeree interposte che permette una maggiore pervietà di queste ultime quando la bocca viene aperta al massimo; a destra la sagoma mandibolare in *Homo sapiens*, con in rosso l'apertura data dalla sola rotazione, e in verde l'apertura in rototraslazione: si noti, a parità di apertura, la diminuita posteriorizzazione della porzione posteriore della mandibola, dovuta al movimento traslatorio.



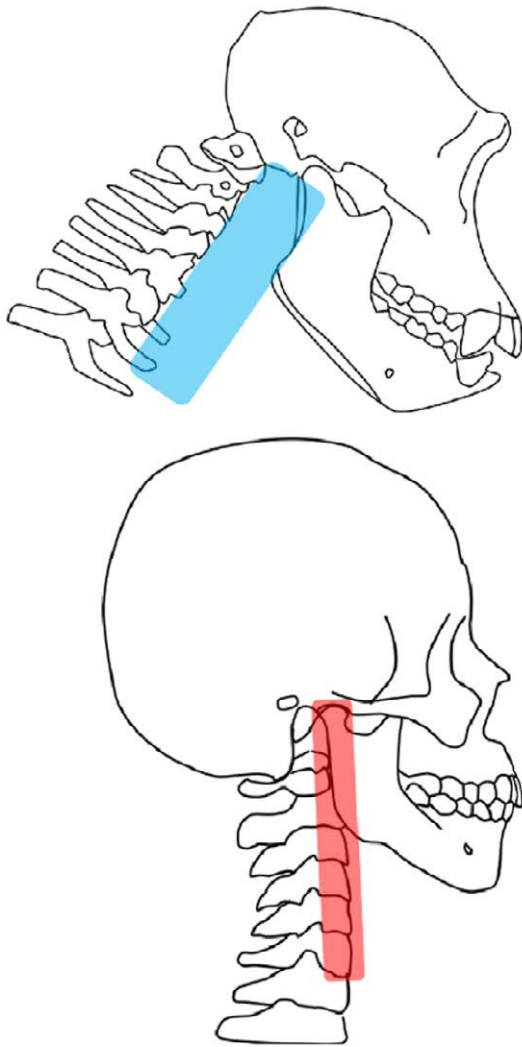


Figura 369. Con la postura eretta la colonna vertebrale si verticalizza riducendo lo spazio retromandibolare, come si vede nelle sagome: nella figura in alto scimpanzé (*Pan troglodytes*); in basso *Homo sapiens*. Si noti come nelle scimmie antropomorfe la postura clinograda, con la caratteristica flessione cranica, porti il massiccio facciale a una minor prominenza anteriore sul piano orizzontale.

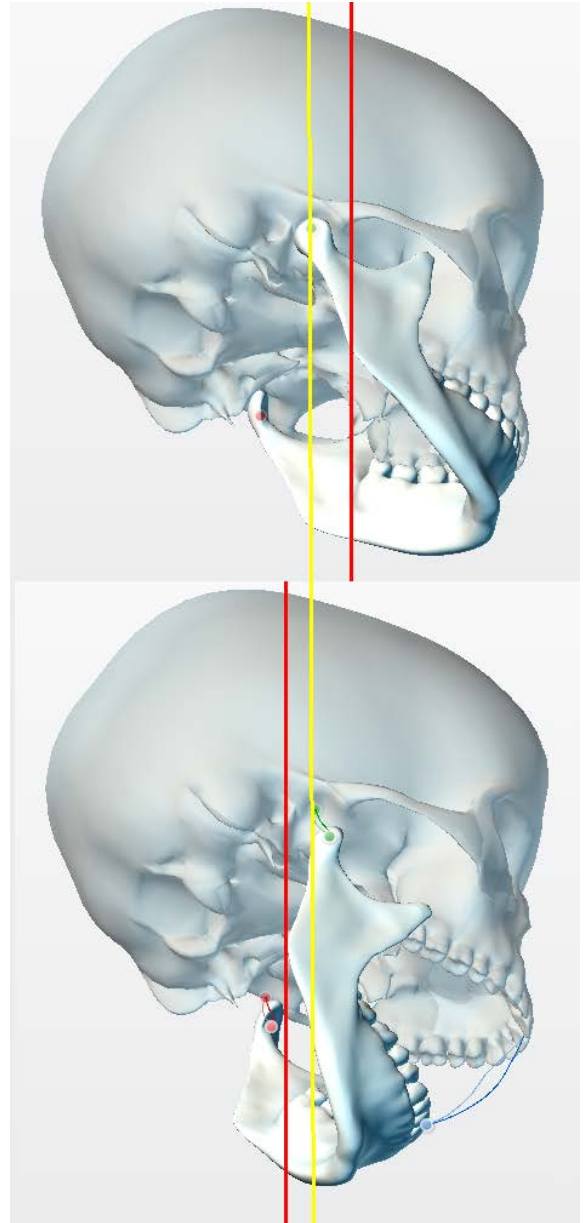


Figura 370. Apertura della bocca con arretramento dell'angolo mandibolare: linea gialla, posizione del condilo nella fossa in massima intercuspiazione; linea rossa, posizione dell'angolo mandibolare in massima intercuspiazione (sopra) e in massima apertura (sotto).

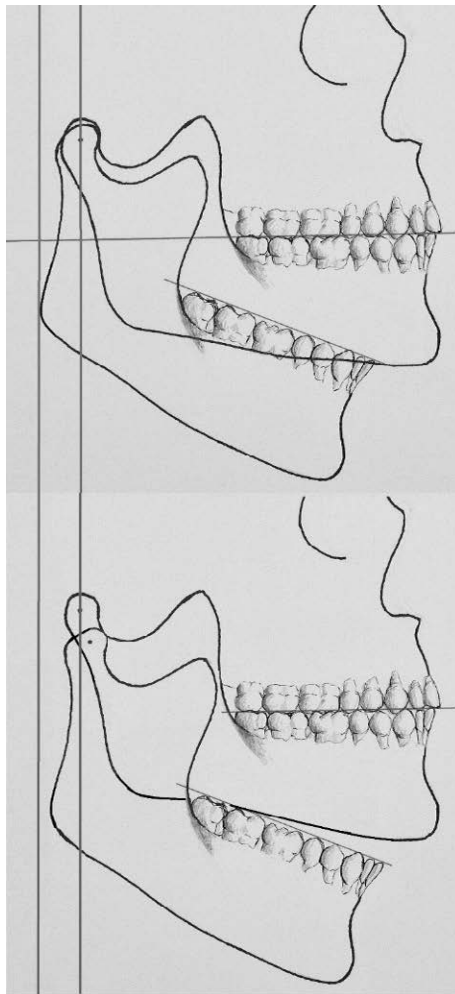


Figura 371. L'arretramento dell'angolo mandibolare è ridotto dalla traslazione condilare. Disegno di Marco Boggioni.

Lo spazio aereo faringeo è circondato da tessuti molli delimitati da strutture ossee come la mandibola e le vertebre cervicali: un tubo pieghevole avvolto da materiale morbido limitato da strutture rigide. Le posizioni di cranio e mandibola influenzano la pervietà delle vie aeree superiori e l'attività del principale muscolo dilatatore di queste vie, il genioglossa. L'estensione della testa riduce l'ostruzione delle vie aeree superiori (è una manovra comunemente usata per mantenere le vie aeree pervie nelle manovre di rianimazione e in anestesia); al contrario la flessione estrema della testa riduce lo spazio faringeo e il flusso d'aria (Walsh 2008). È noto che la protrusione mandibolare migliora la pervietà delle vie aeree e anche le diverse posizioni della testa possono conferire un vantaggio o uno svantaggio meccanico nella stabilizzazione e nella dilatazione degli spazi faringei (Cai et al. 2016).

La flessione-estensione del collo e l'apertura della bocca influenzano la pervietà delle vie aeree sia a livello del palato molle che dell'orofaringe; la muscolatura linguale, che ha origine ed è racchiusa dalla mandibola, modifica la sua posizione secondo quella del mascellare inferiore; perciò non sorprende che le vie aeree possano avere modificazioni significative della loro pervietà in relazione a modificazioni della posizione mandi-



bolare. I tessuti del palato molle invece subiscono influenze notevoli non tanto per le connessioni anatomiche con la muscolatura linguale, quanto per la stretta contiguità col dorso della lingua: i cambiamenti della posizione mandibolare possono mutare i rapporti tra lingua e velo-faringe, con conseguenti modifiche nella pervietà delle vie aeree (Isono et al. 2004).

L'avanzamento mandibolare produce una espansione delle vie aeree laterali tramite una connessione diretta tra il ramo della mandibola e le pareti laterali della faringe (Brown et al. 2013), rendendo le vie aeree superiori meno collassabili; il movimento anteriore della lingua è ridotto durante l'estensione e la rotazione della testa.

L'apertura della bocca, a causa del movimento verso il basso e all'indietro della mandibola, determina una riduzione dello spazio aereo retro-linguale, con un restringimento del lume faringeo fino alla sua compressione da parte dei tessuti molli che circondano le vie aeree (Ayuse et al. 2004). Durante la massima apertura, una eccessiva posteriorizzazione dell'angolo mandibolare e dei tessuti molli a esso connessi tende a invadere anche lo spazio del fascio vascolo-nervoso; la traslazione condilare impedisce alla lingua e alla mandibola di comprimere le vie aeree e i grandi vasi del collo (Sicher 1937 1951; Craddock 1948; Du Brul 1964; Smith 1985) (Fig. 372).

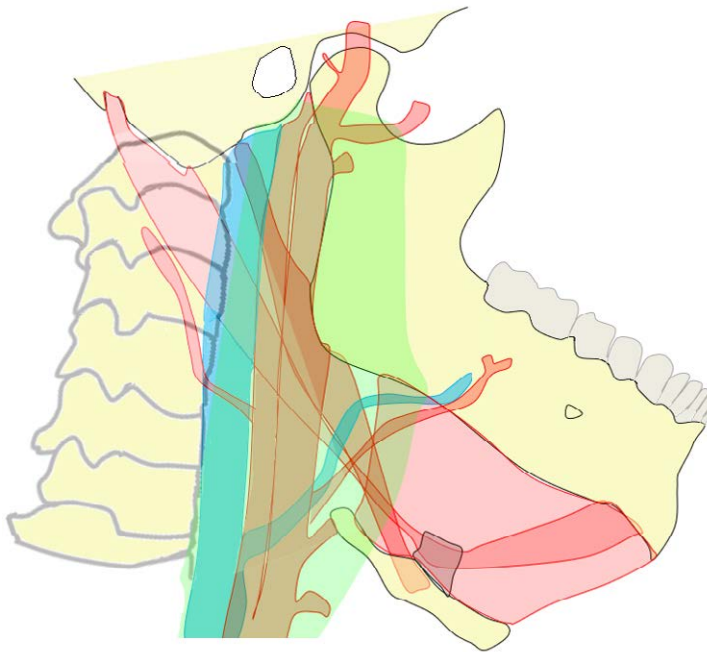


Figura 372. Spazio retromandibolare: i tronchi vascolari carotideo e giugulare transitano nell'angusto spazio posto tra la branca montante della mandibola e la colonna vertebrale cervicale.

Ricordiamo che il movimento di apertura della bocca non è dovuto soltanto al movimento mandibolare ma anche all'estensione del cranio con associata una flessione del rachide cervicale: vi è una relazione funzionale tra il sistema temporo-mandibolare e il sistema cranio-cervicale, nella quale il movimento di apertura della bocca è il risultato dell'attivazione contemporanea di questi due distretti, con movimenti simultanei sia dell'ATM che dell'articolazione atlanto-occipitale e delle articolazioni cervicali (Eriksson et al. 2000; Kohno 2001).

Questa dinamica mandibolo-cranio-cervicale è finalizzata a ottenere la massima apertura della bocca evitando la compressione di organi vitali del collo (Dean 1990), senza diminuire l'efficacia dei muscoli masseteri e pterigoidei interni. La traslazione

del condilo infatti migliora la contrazione del massetere e dello pterigoideo interno, che altrimenti durante la massima apertura sarebbero costretti ad allungarsi a tal punto da non essere più in grado di fornire una forza efficace nella chiusura della bocca (Smith 1985); tende inoltre ad evitare la trazione eccessiva del fascio neurovascolare dell'alveolare inferiore, che sarebbe esercitata da una rotazione pura.

Nel movimento di massima apertura della bocca l'estensione della testa riduce la possibilità di compressione delle vitali strutture retromandibolari (Dean 1990); questa estensione contribuisce al raggiungimento del limite estremo del movimento, riducendo la posteriorizzazione dell'angolo mandibolare (Fig. 373).

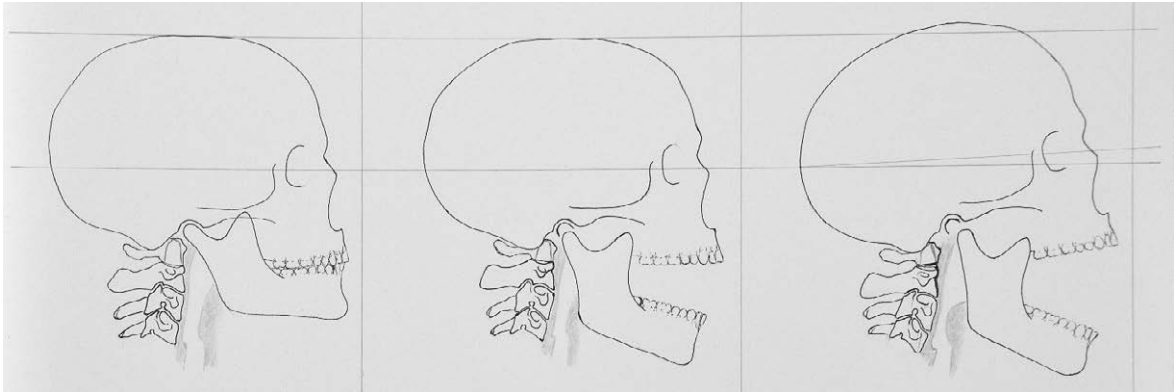


Figura 373. La traslazione dei condili associata all'estensione craniale consente la massima apertura della bocca senza inficiare la funzionalità di masseteri e pterigoidei interni.

Nell'uomo, stanti gli scarsi vincoli ossei che la fossa mandibolare offre al condilo, la regolazione dei movimenti mandibolari specialmente sul piano orizzontale è data soprattutto dall'azione di contenimento del LTM; la traslazione condilare regolata dall'LTM permette agli incisivi inferiori di interfacciarsi nella superficie palatale dei superiori, innescando così la loro funzione di guida; nei movimenti di lateralità consente ai canini inferiori di guidare i movimenti sul piano orizzontale, essenziali per il ciclo masticatorio. La pura rotazione consentirebbe solo un contatto puntiforme tra i denti, senza nessun tipo di guida incisiva e canina durante la masticazione (Fig. 374).

#### 4.7.2 Porzione orizzontale del legamento temporo-mandibolare

La fascia orizzontale del LTM origina dalla superficie esterna dell'eminanza articolare inserendosi sulla superficie laterale del polo condilare; la funzione di questa piccola e profonda cinghia è quella di resistere fermamente a ogni eccessivo movimento di retrusione mandibolare, che comporterebbe una compressione traumatica dei morbidi tessuti retrocondilari dell'ATM. Con le arcate in massima intercuspidação il condilo dovrebbe trovarsi, idealmente sostenuto dalla dimensione verticale dell'occlusione, in una situazione di 'galleggiamento omeostatico' all'interno dell'articolazione, e da questa posizione durante i movimenti funzionali i condili sono in grado di eseguire solo un limitato movimento retrusivo; una eccessiva posteriorizzazione del condilo comporterebbe una sofferenza dei delicati tessuti della porzione posteriore dell'ATM. Nell'uomo questa sottile ma resistentissima fascia orizzontale vicaria la funzione del processo osseo postglenoideo, che negli altri primati rappresenta un baluardo osseo a protezione delle strutture retrodiscali: la banda orizzontale del LTM compensa la diminuzione volumetrica del processo postglenoideo che si è prodotta nella nostra specie.

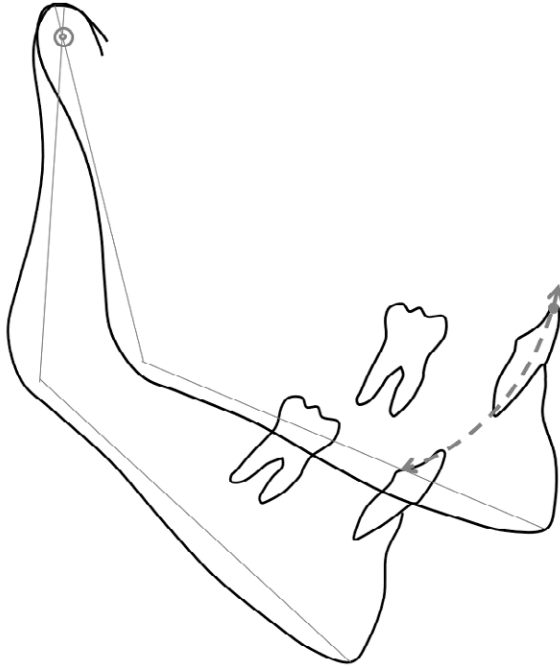


Figura 374. La rotazione pura dei condili nel movimento di apertura e chiusura della mandibola non permetterebbe nessun movimento orizzontale, rendendo impossibile l'attuarsi delle guide funzionali degli incisivi in protrusiva e dei canini nelle lateralità.

Nelle scimmie il processo postglenoideo articola con il condilo, infatti sulla superficie condilare postero-superiore delle grandi scimmie si nota una chiara impronta del processo postglenoideo a conferma della sua funzione di stop per la retrusione condilare. Nelle scimmie antropomorfe il LTM è abbozzato oppure assente: al controllo dei movimenti retrusivi, oltre ai processi postglenoidei (Fig. 375), partecipano anche i grandi canini che impediscono l'arretramento della mandibola (Dean 1990) (Fig. 376).



Figura 375. Processo postglenoideo. A destra aluatta guianese (*Alouatta macconnelli*); a sinistra macaco (*Macaca mulatta*). Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 376. L'incastro occlusale dei canini, molto sviluppati oltre il piano occlusale, fa sì che il canino superiore limiti la retrusione della mandibola. A sinistra orango del Borneo (*Pongo pygmaeus*); a destra gorilla (*Gorilla gorilla*). Reperti del Museo di zoologia dell'Università di Firenze.

Nelle scimmie antropomorfe i processi ossei che delimitano posteriormente e medialmente la fossa mandibolare costituiscono dei vincoli che limitano i movimenti condilari, quasi 'incastrando' il condilo nella fossa (Fig. 377). In *Homo sapiens* queste pareti ossee si riducono drasticamente e nella capsula articolare dell'ATM si strutturano dei fasci ligamentosi che parzialmente rilevano la funzione di vincolo dinamico che prima era svolta dai processi postglenoideo ed entoglenoideo.



Figura 377. Nelle grandi scimmie i processi post- ed ento-glenoideo (linee gialle tratteggiate) 'incastrano' il condilo e i suoi movimenti. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

La retrusione condilare avviene entro un *range* limitato, un movimento fisiologico della mandibola che partendo dalla massima intercuspidação termina nella posizione di massima retrusione. È guidata dalle superfici occlusali dei denti posteriori, anche se questo movimento

non si realizza durante i normali cicli di masticazione; dalla massima intercuspidação il valore dello spostamento retrusivo può variare da pochi decimi di millimetro fino a un valore di pochi millimetri, ma il valore più frequente è di 1,5 mm senza differenze significative per età sesso e classe odontoiatrica (Foglio-Bonda 2006). Quindi in massima intercuspidação i condili dovrebbero trovarsi nella loro

omeostatica posizione all'interno della fossa, con le fibre della porzione orizzontale del LTM non in tensione e con la possibilità dei condili stessi di retrudere – libertà articolare fisiologica descritta graficamente da Ulf Posselt (Posselt 1968); quando invece la mandibola arretra, la banda orizzontale entra in tensione fermando l'arretramento del condilo e proteggendo i tessuti e le strutture retrodiscali da dannose compressioni (Fig. 378).

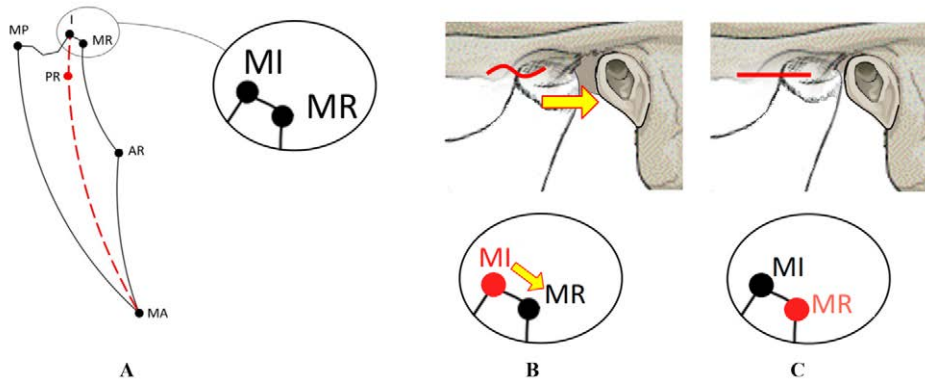


Figura 378. A: schema di Posselt (MI: massima intercuspidação; MP: massima protrusione; MA: massima apertura; PR: posizione di riposo; AR: massima apertura retrusa; MR: massima retrusione); B: in massima intercuspidação la banda orizzontale del LTM non è in tensione; C: con lo spostamento posteriore del condilo la banda orizzontale entra in tensione e arresta il movimento in massima retrusione.

Oltre a proteggere i delicati tessuti retrodiscali il LTM gioca un ruolo fondamentale anche sul lato lavorante di masticazione: durante il ciclo masticatorio il condilo lavorante non si muove molto dal punto che occupa quando le arcate si trovano in massima intercuspidação, vincolato non ad arretrare, ma a orbitare e a scivolare verso l'esterno (Dean 1990; Fanucci et al. 2008), con un leggero spostamento laterale conosciuto come 'movimento di Bennett' (Fig. 379).

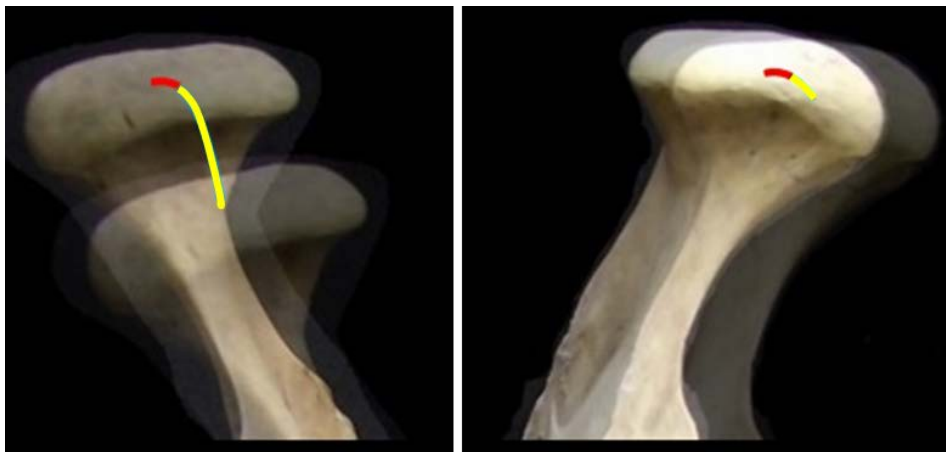
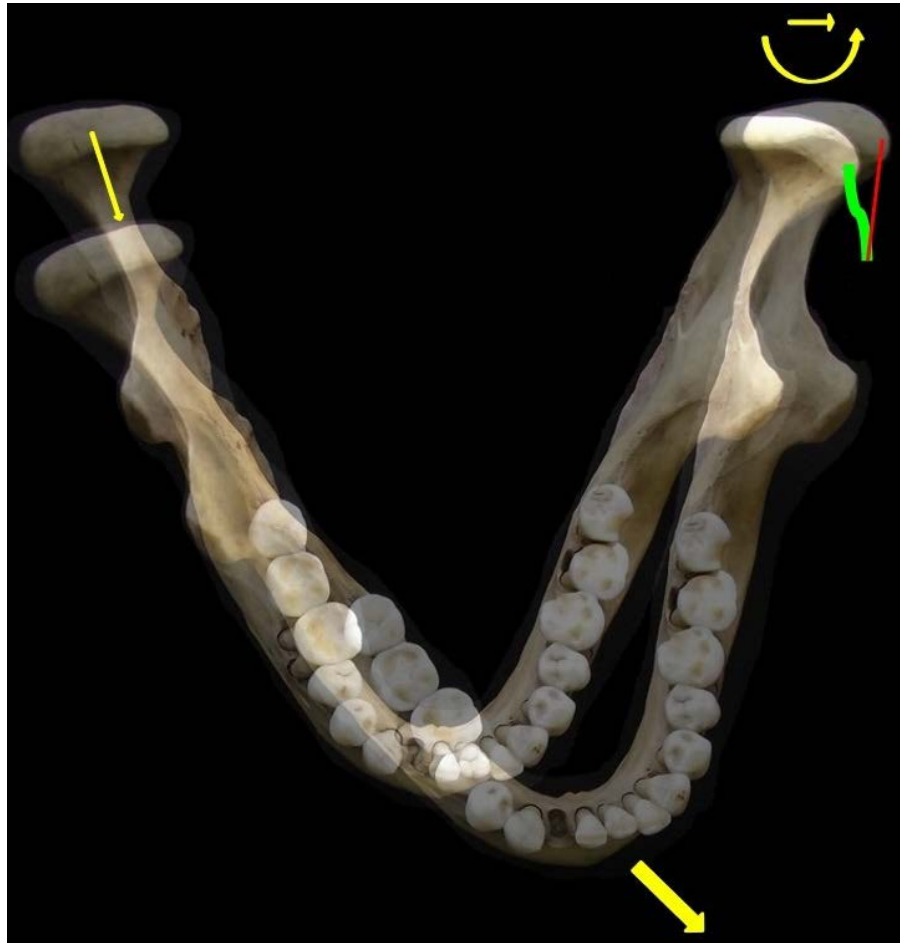


Figura 379. Condili mandibolari, visione dall'alto. Movimento di lateralità sinistra della mandibola: il movimento di Bennett si divide in due parti: una iniziale (linea rossa), detta Bennett immediato; e una successiva (linea gialla), detta Bennett progressivo.

Nella posizione di riposo della mandibola la banda orizzontale è allentata e nel momento in cui il condilo lavorante ruota lungo il suo asse verticale, questa entra in tensione impedendo un arretramento del condilo; il movimento rotatorio del condilo lavorante viene limitato dall'azione della fascia orizzontale del LTM, che consente un lieve movimento laterale, opponendosi però alla trazione posteriorizzante del muscolo temporale (Fig. 380).

Figura 380. Lateralità sinistra della mandibola: il condilo destro di bilanciamento si sposta in avanti e medialmente, mentre il condilo sinistro, di lavoro, ruota attorno a un asse verticale e trasla lateralmente sotto il vincolo della banda orizzontale dell'LTM che entra in tensione. Si notino sul condilo di lavoro le due rappresentazioni della fascia orizzontale del LTM: in rosso la fascia tesa all'inizio del colpo di forza masticatorio; in verde la fascia detesa in massima intercuspidação.



Le azioni contrapposte, quella della fascia orizzontale del legamento temporo-mandibolare che si oppone all'arretramento del condilo e quella del muscolo temporale che esercita una trazione posteriorizzante, agiscono stabilizzando potentemente il condilo lavorante e determinandone la rotazione sul suo asse verticale (Aiello, Dean 1990) (Fig. 381).

Nella posizione di riposo mandibolare la fascia orizzontale del LTM è allentata, ma durante la masticazione, all'inizio del colpo di forza masticatorio dal lato lavorante, il condilo ruota – come abbiamo visto – lungo il suo asse verticale, causando lo spostamento all'indietro del suo polo laterale che mette in tensione la banda orizzontale; questa attivazione della porzione orizzontale previene un ulteriore arretramento del condilo, obbligandolo poi a una lieve oscillazione laterale. Durante la fase precedentemente descritta, quando il bolo interposto tra le arcate sta per iniziare a



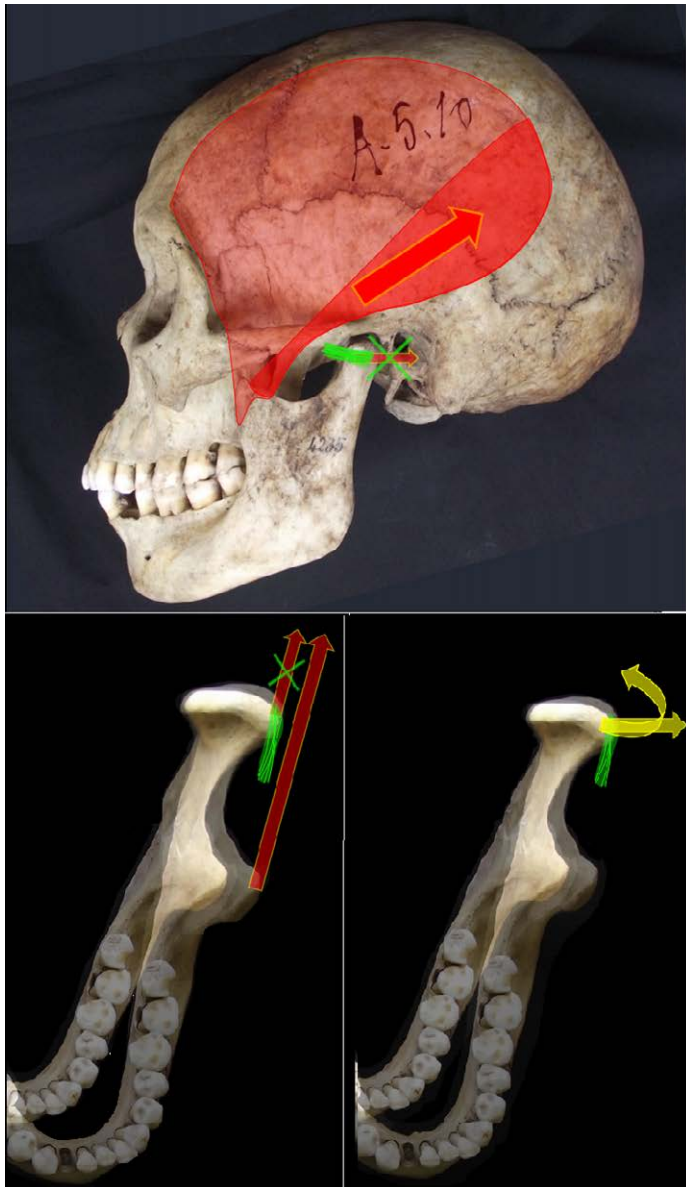


Figura 381. Il vettore di contrazione muscolare del temporale (freccia rossa grande) inserendosi sul processo coronoideo tende a posteriorizzare il condilo (freccia rossa piccola), mentre la banda orizzontale del LTM che si inserisce sul polo laterale si oppone a questo spostamento (banda verde): la loro sinergia genera una coppia di forze che porta alla roto-traslazione del condilo di lavoro (frecce gialle). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



essere schiacciato, si possono individuare delle posizioni condilari esplicative del movimento (Fig. 382).



Figura 382. 1 Rosso. Inizio del colpo di forza sul lato sinistro: movimento di lateralità centripeta; dopo l'apertura della bocca e lo spostamento di lato della mandibola, la banda orizzontale del LTM si trova in tensione per impedire che il polo laterale subisca una forza posteriorizzante proprio durante il massimo carico masticatorio: il condilo bilanciante si trova spostato in avanti, in basso e medialmente. 2 Giallo. Fase intermedia del colpo di forza: i condili si avvicinano alla posizione che occuperanno nella massima intercuspidação; il condilo lavorante ruota intorno a un asse verticale e si sposta leggermente all'interno (*side shift*); il condilo bilanciante trasla lateralmente, posteriormente e verso l'alto lungo l'eminenza articolare. 3 Bianco. Fine del colpo di forza: sia il condilo lavorante che quello bilanciante arrivano nella posizione che occupano nella fossa con le arcate in massima intercuspidação (Del Palomar, 2006; Hylander, 2006).

La banda orizzontale protegge non solo da una retrusione condilare accidentale, ma anche e soprattutto da un eccessivo spostamento posteriore del condilo durante il colpo di forza masticatorio, proprio quando le forze dei muscoli adduttori della mandibola si scaricano con tutta la loro potenza. In questa fase il condilo è spinto (con l'interposizione del disco) contro il tetto glenoideo, che con la sua inclinazione tende a far scivolare il condilo posteriormente; la relazione tra le superfici articolari dell'ATM si realizza su di un piano inclinato posteriormente e in alto, sul quale i vettori muscolari degli elevatori della mandibola scaricano la loro forza con una risultante che tende ad arretrare il condilo nella fossa (Fig. 383).

La possibilità di far entrare in tensione la fascia orizzontale del LTM anche mediante manovra manuale ha ingenerato la falsa convinzione di poter trovare nella retrusione 'guidata' (ma in realtà forzata) della mandibola il punto di registrazione ripetibile del rapporto mandibolo-cranico. È indubbio che questa posizione consenta una certa ripetibilità ma è altrettanto chiaro che questa manovra induce un rapporto mandibolo-cranico nel quale i condili si vengono a trovare in una posizione non fisiologica di massima retrusione, posizione che mette in tensione la fascia orizzontale del LTM che fisiologicamente, con le arcate dentali in massima intercuspidação, non dovrebbe essere tesa. Quindi le manovre manuali che inducono arbitrariamente una posizione

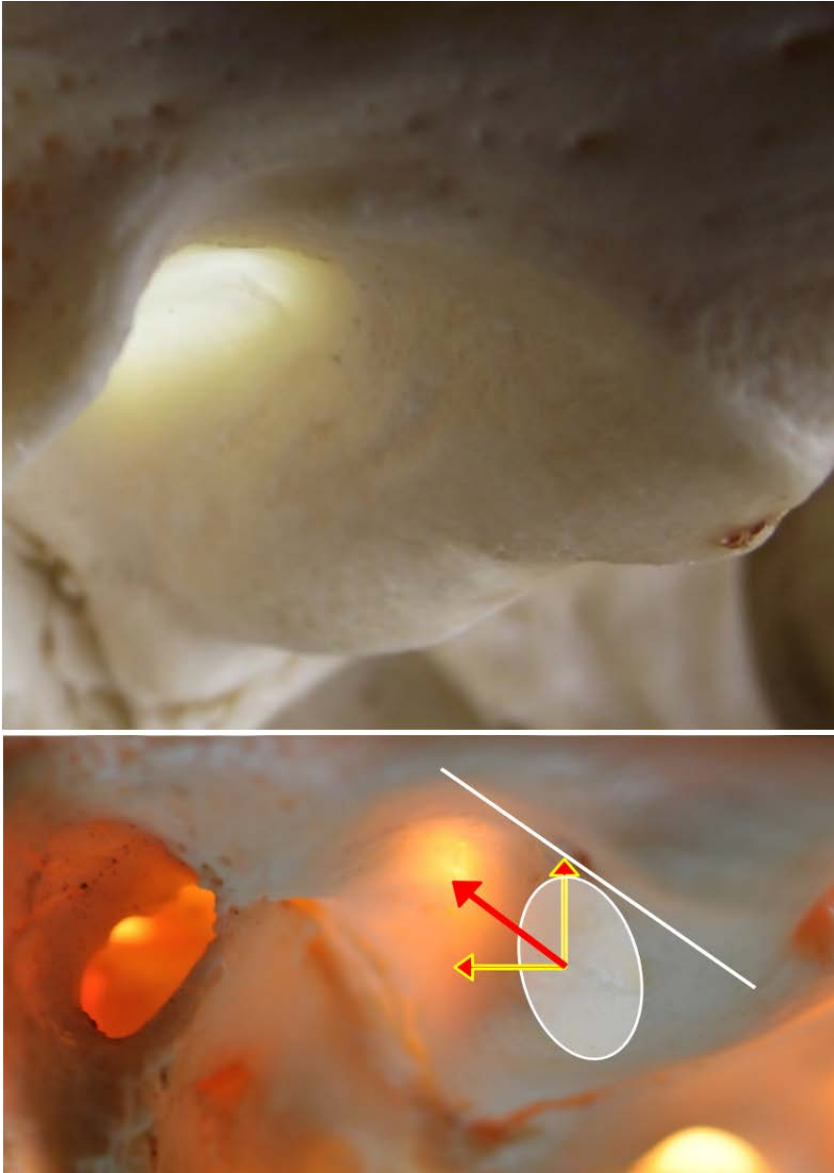


Figura 383. Fossa mandibolare, visione latero-inferiore: durante il colpo di forza il piano inclinato del tetto glenoideo tende a fare scivolare il condilo in senso antero-posteriore. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

posteriore dei condili nella fossa non determinano solo una posizione ripetibile, ma anche e soprattutto un errore, ripetibile.

La retrusione condilare è un movimento potenzialmente dannoso sia che si produca a bassa intensità (i tessuti retrodiscali non sono anatomicamente e istologicamente adatti a essere compressi) sia che si attui con una violenta retrusione della mandibola, cagionata ad esempio da un evento traumatico: una violenta spinta posteriore dei condili potrebbe, se non bloccata, determinare gravi e irreparabili danni al delicato orga-

no dell'equilibrio e dell'udito a causa di un'invasione degli spazi dell'orecchio medio (Fig. 384).



Figura 384. Fossa mandibolare, con i due caratteristici versanti articolari e, posteriormente, il meato acustico: si notino all'interno della cavità timpanica in primo piano il martello e, dietro, l'articolazione tra l'incudine e la staffa. Cranio 1397, reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

#### 4.8 Modificazione dei volumi dentali e scomparsa del C/P3 *honing complex*

Nei mammiferi la masticazione è stata il motore che ha portato avanti le modificazioni adattative dell'apparato stomatognatico e dello splancnocranio; forme e volumi dei denti sono stati gli elementi funzionali coinvolti *in primis* nei cambiamenti legati alle nicchie trofiche delle singole specie.

##### 4.8.1 Modificazione dei volumi dentali

È tipico dei mammiferi avere tre tipologie di denti, che assolvono a funzioni distinte come incidere perforare e tritare, e già 250 milioni di anni fa i denti dei cinodonti – dai quali ebbe origine la classe dei mammiferi (Hopson, Kitching 1972; 2001) – erano raggruppati, a differenza degli altri rettili, nelle tre diverse tipologie morfologiche: incisivi, canini, premolari-molari. La longevità di questa formula dentaria testimonia di un suo indiscutibile vantaggio adattativo, mantenuto dai mammiferi storici e moderni, incluso l'uomo (Benoit, Granat 2010).

Nelle scimmie antropomorfe e in molti altri primati gli incisivi sono in proporzione più sviluppati dei premolari e molari, perché più funzionali a una dieta 'arboricola' in larga parte consistente in frutti da addentare e scorticare, che però non richiedono un intenso impegno masticatorio (Manzi 2006) (Fig. 385, 386).

Rispetto alle scimmie antropomorfe, nelle australopithecine e in particolar modo nel *Paranthropus boisei*, si verificò una inversione di tendenza, con la riduzione dei volumi

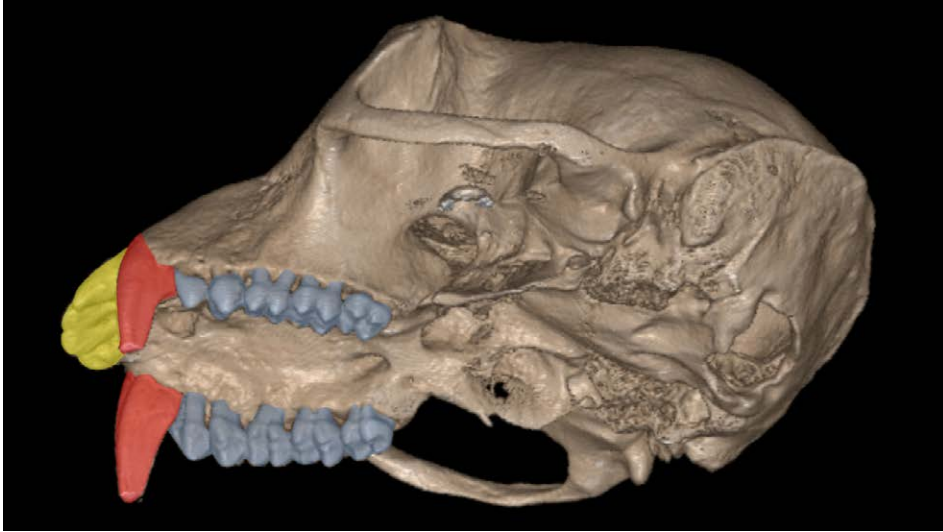


Figura 385. I denti dei mammiferi si sono specializzati in funzioni specifiche: il gruppo incisivo (giallo) per scalfire e sbucciare, i canini (rosso) per azzannare, perforare e lacerare, e il gruppo dei premolari e molari (azzurro) per sminuzzare e macinare. Qui sono stati evidenziati in un cranio di colobo (*Colobus guereza*): si noti la predominanza volumetrica del gruppo incisivo rispetto ai premolari e molari. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Figura 386. Cranio di macaco (*Macaca sinica*). Premolari e molari meno sviluppati rispetto al gruppo incisivo. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

degli incisivi e dei canini che oltrepassavano di pochissimo il piano occlusale, mentre i denti posteriori aumentarono di volume (Manzi 2007). Come scrive Fabio Di Vincenzo:

nelle australopithecine si verificarono delle decise modificazioni dell'apparato stomatognatico e dei denti; attorno ai 4 milioni di anni fa fece la sua comparsa quello che è considerato il precursore di tutta l'umanità successiva, l'*Australopithecus anamensis*, in grado di spostarsi sul terreno con un'andatura stabilmente bipede. Nei maschi di *A. anamensis* i canini si presentavano ancora relativamente grandi, ma con una morfologia incisiviforme (a trapezio) e con un'usura apicale tipica degli ominini successivi: diversi quindi dalle zanne coniche caratteristiche delle scimmie antropomorfe e dei primi ominini (Di Vincenzo 2011, 70).

La struttura delle arcate rimase simile a quella delle scimmie antropomorfe, ovvero a forma di 'U' con file di denti paralleli, a differenza della morfologia parabolica

tipica delle altre australopithecine e del genere *Homo*. In *A. anamensis* le ossa facciali non avevano ancora cominciato ad arretrare in seguito a perdita di importanza e riduzione delle dimensioni della dentatura anteriore: dentatura più adatta a recidere e masticare alimenti teneri, come foglie e frutta, rispetto alla dentatura posteriore, più utile nel consumare vegetali coriacei (semi, cormi e tuberi), maggiormente disponibili in un ambiente aperto di prateria (Fig. 387).

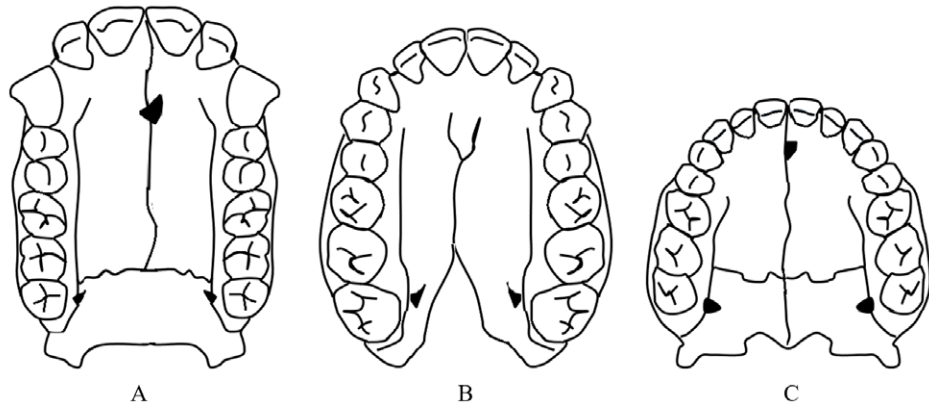


Figura 387. A: scimpanzé (*Pan troglodytes*); B: *Australopithecus afarensis*; C: *Homo sapiens*. Nel genere *Homo* si ha un arretramento del profilo della corona del canino e si perdono i caratteristici diastemi canini, con un ridimensionamento delle arcate zigomatiche.

In *A. anamensis* si perse il diastema fra incisivo laterale e canino dell'arcata superiore che permetteva l'alloggio del canino inferiore: i canini mascellari, per quanto grandi se considerati in dimensioni assolute, non si estendevano molto oltre il piano di occlusione. La dentatura posteriore invece si presentava più marcatamente sviluppata, una nuova caratteristica evolutiva che identifica *A. anamensis* come il capostipite delle australopithecine e dell'umanità successiva; rispetto agli ominini precedenti i molari presentavano maggiori dimensioni e i premolari iniziarono a sviluppare radici e cuspidi accessorie. Le cuspidi molari si fecero basse e arrotondate, più adatte a rompere e schiacciare materiali duri e resistenti e si incrementò lo spessore del loro smalto, rispetto a quello presente nei molari dei primati precedenti e anche delle antropomorfe attuali (scimpanzé e gorilla); questo smalto occlusale, molto più spesso rispetto agli ominini del Miocene, conferiva una maggior protezione contro l'eccessiva usura dovuta alla masticazione prolungata.

L'*A. anamensis* pur condividendo la stessa ecologia forestale degli ominini precedenti come *Sahelanthropus*, *Orrorin* e *Ardipithecus*, era meglio adattato di questi a consumare alimenti resistenti coriacei e fibrosi, presenti sostanzialmente negli spazi aperti della savana, la cui masticazione richiedeva uno sforzo intenso e prolungato. L'aumento delle dimensioni della dentatura posteriore e del complesso delle strutture muscolari e cranio-facciali, legate alla masticazione, caratterizzerà interamente la successiva evoluzione delle australopithecine (attualmente se ne conoscono poco meno di dieci specie) e degli immediati predecessori del genere *Homo*.

Fra i 3 e 2,5 milioni di anni fa si ebbe un brusco inaridimento nelle regioni tropicali dell'Africa abitate dai nostri antenati, con un arretramento della foresta e una espansione della prateria che causò un drastico cambiamento delle fonti di cibo fino ad allora disponibili; questa modificazione dell'ecosistema costrinse le australopithecine ad adattare il loro apparato masticatorio alle nuove disponibilità alimentari dell'ambiente.



A partire da circa 2,5 milioni di anni fa le australopithecine cosiddette gracili vennero 'sostituite' dai parantropi, un nuovo gruppo di ominini più specializzati, con statura e peso invariati, ma nei quali la dentatura posteriore diventò enorme; in queste australopithecine dette 'robuste' per via dell'estremo sviluppo dell'apparato masticatorio, si esasperò il modello 'molarizzato', con una espansione delle superfici masticatorie dei molari associata a un ulteriore ispessimento dello smalto. I premolari si 'molarizzarono' sviluppando ampie aree occlusali e diventando simili a piccole macine, e aumentò l'altezza delle ossa alveolari per accogliere radici dentali più profonde ed estese; la mandibola si irrobustì sia nel corpo che nel ramo.

L'azione di denti e mandibole così grandi richiese fasci muscolari estremamente potenti e sviluppati che formarono, sulla sommità del cranio delle australopithecine robuste, una sviluppata cresta mediana (sagittale): come negli attuali gorilla, il muscolo temporale circondava completamente la piccola scatola cranica da entrambi i lati, esercitando una pressione tale che il cranio di questi ominini visto dall'alto, appare come 'spremuta' a livello delle fosse temporali (Fig. 388).

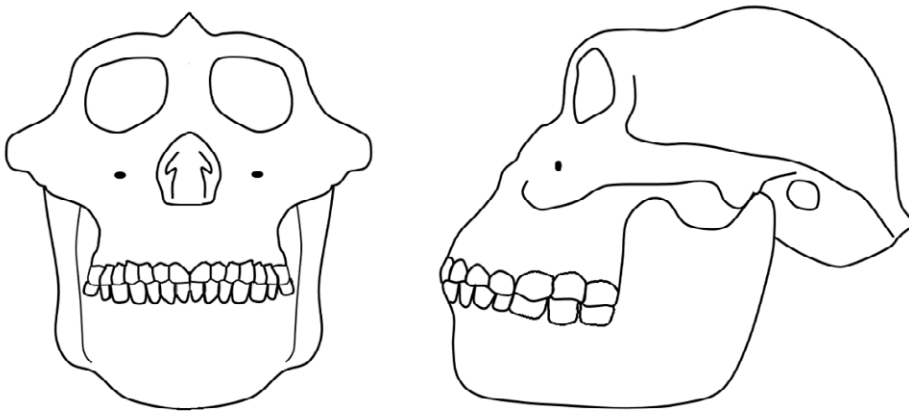


Figura 388. Cranio di *Paranthropus boisei*.

I canini si avvicinarono alla forma degli incisivi, non superando mai il piano occlusale e la dentatura anteriore ridusse notevolmente le sue dimensioni a seguito dell'arretramento dell'intero complesso mascellare; si sviluppò uno scheletro facciale robustissimo, ampio e piatto, in grado di ottimizzare le potenti leve muscolari e facendo ricadere i carichi dello sforzo masticatorio quasi unicamente sulla porzione posteriore della dentatura al livello dei premolari e dei primi molari.

Ma i parantropi non erano gli unici ominini che a quel tempo si aggiravano su due gambe nella savana, e, sempre a partire da una delle specie riferite al genere *Australopithecus*, iniziò a essere presente una nuova e più versatile forma di ominino, che riusciva a sopravvivere grazie all'apporto calorico di una dieta più onnivora e con una spiccata propensione al consumo di carne: erano questi i primi membri del genere *Homo*: per un tempo lunghissimo quindi due generi distinti di ominini hanno condiviso gli stessi ambienti in Africa orientale. Per un principio di esclusione competitiva probabilmente i parantropi riuscirono a competere con successo, specializzandosi sempre più nel consumo di vegetali sia teneri che resistenti; i primi rappresentanti del genere *Homo* invece svilupparono ulteriormente l'opportunismo alimentare, sfruttando oltre ai vegetali reperibili nell'ambiente, anche una fonte proteica stabile e relativamente abbondante nell'ecosistema di savana, rappresentata dalle carcasse di erbivori abbandonate

dai predatori, principalmente grandi felini. I primi *Homo* si caratterizzarono quindi per un comportamento alimentare onnivoro con una accresciuta tendenza allo sciacchaggio di carogne e carcasse, in diretta competizione con altri saprofagi come sciacalli e avvoltoi o addirittura con gli stessi grandi felini rimasti a presidio della preda.

Questa importante risorsa trofica ridusse quella pressione selettiva che aveva spinto le australopithecine a un aumento delle dimensioni della dentatura e delle strutture masticatorie, e favorì invece mutazioni per la riduzione relativa della massa dei muscoli masticatori e di tutte le strutture dentali e cranio-facciali a livello degli zigomi e delle mandibole; ne conseguì una riduzione del prognatismo facciale per ragioni addirittura opposte rispetto a quanto era avvenuto nei parantropi. Questa tendenza si è mantenuta in tutte le successive specie umane, nelle quali i volumi dentali sono stati soggetti a un effetto di scalatura, ovvero a una riduzione relativa rispetto al progressivo aumento delle dimensioni corporee complessive.

Nel determinare il percorso evolutivo degli ominini gli adattamenti legati all'alimentazione hanno rappresentato il fattore di gran lunga più importante, sia che abbiano interessato direttamente la morfologia dentale, sia che abbiano coinvolto altri aspetti della complessa fisiologia umana come lo sviluppo del cervello; se però l'aumento di importanza progressivamente assunto dalla dentatura posteriore ha rappresentato il 'motore' dell'evoluzione delle australopithecine, un diverso e più rivoluzionario modello biologico – incentrato sullo sviluppo quasi esponenziale dei volumi encefalici e delle capacità cognitive ad esso associate – ha invece caratterizzato l'evoluzione umana fin dall'emergere dei primi rappresentanti del genere *Homo*.

Comunque anche in questo caso è stata l'alimentazione a fissare le regole del gioco, il cui risultato finale ha rischiato più volte di non essere così scontato come, guardando retrospettivamente alla nostra storia, ci può a volte presuntuosamente apparire (Di Vincenzo 2011). L'alimentazione e in particolar modo la masticazione sono state e sono così determinanti nel plasmare le strutture craniche, che potremmo parafrasare l'espressione del filosofo tedesco Ludwig Feuerbach «Noi siamo quello che mangiamo» in «Noi siamo come mastichiamo».

#### 4.8.2 Scomparsa del C/P3 *honing complex*

Se nella dentatura umana il primo molare è considerato il re della masticazione, il canino possiamo tranquillamente definirlo il principe della propriocezione; nell'uomo i canini, pur avendo perso le loro dimensioni e funzioni originarie, sono diventati fondamentali per il loro ruolo propriocettivo nella guida dei movimenti mandibolari, e per questo meritano una approfondita trattazione.

Il canino è un dente unico nella formula dentaria, svolge un ruolo centrale durante la masticazione e si differenzia dagli altri per forma, funzione, filogenesi ed embriogenesi, costituendo una transizione tra i denti anteriori e quelli posteriori; morfologicamente presenta caratteristiche intermedie tra la forma dei denti incisivi a lui anteriori e quella dei denti trituranti posteriori: la corona del canino è l'unica tra i denti del gruppo anteriore a terminare con una cuspid.

Nei dinosauri cinodonti il canino si differenziò precocemente dalla omogeneità della dentatura omodontica: imboccò la strada verso l'eterodonzia aumentando di volume e diventando particolarmente robusto, con forma conica e appuntita (Fig. 389); nonostante questa differenziazione il canino è comunque il dente che nei mammiferi rimarrà più simile alla forma arcaica rettiliana: un dente conoide e acuminato, atto a bloccare e uccidere rapidamente la preda come un pugnale.



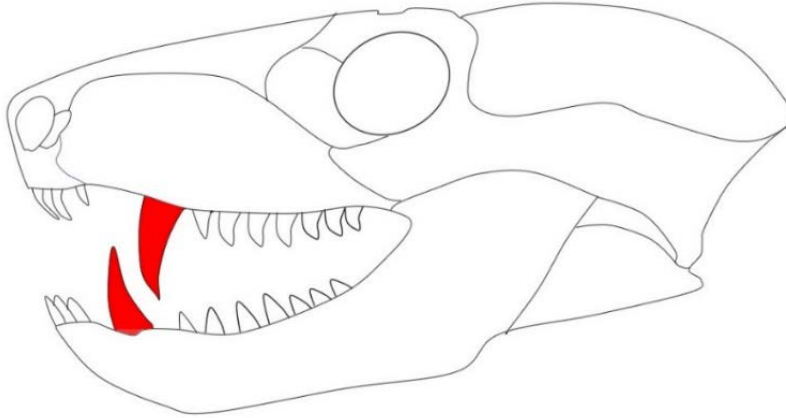


Figura 389. Cranio di cinodonte. Nei cinodonti – rettili mammalomorfi con una struttura che preludeva a quella propria dei mammiferi – il canino è il primo dente a differenziarsi dagli altri.

Nei primi mammiferi il canino conservò le caratteristiche essenziali che aveva nei cinodonti, nonostante notevoli variazioni di forma e dimensioni legate ai cambiamenti delle abitudini alimentari (Anirudh 2018): i carnivori ad esempio presentano una radice estremamente sviluppata per poter resistere alle intense sollecitazioni legate all'atto predatorio (Fig. 390, 391).



Figura 390. Leone. (*Panthera leo*). Si noti l'importante protuberanza dell'osso alveolare che racchiude una imponente radice. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Le differenze interspecifiche di forma dei canini riflettono anche le diversità nella forza muscolare e nel comportamento predatorio e alimentare: i felidi possiedono un morso che fa affondare i canini profondamente, mentre i canidi tendono a usarli con morsi superficiali e taglienti; questa superficialità di azione determina un minore stress rispetto ai morsi penetranti dei felini. Se i felidi rispetto ai canidi hanno morsi relativa-



Figura 391. Canini di orso delle caverne (*Ursus spelaeus*). Si noti il forte sviluppo non solo in lunghezza, ma anche nel massimo diametro della radice, atta a sostenere le intensissime forze alle quali il canino è sottoposto.

mente più forti, hanno di conseguenza sia una muscolatura della mandibola più grande sia canini relativamente più forti, in grado di resistere a forze maggiori e a maggiori stress.

Nei canidi i canini tendono ad essere di sezione ellittica e schiacciati medio-lateralmente a differenza di quelli di felidi e ienidi, che in sezione trasversale sono più rotondi; ciò per meglio resistere sia alla flessione in tutte le direzioni, sia a impatti improvvisi e imprevedibili con le ossa interne della preda (Van Valkenburgh, Ruff 1987).

Nelle specie erbivore i canini invece tendono a essere assenti (Granat, Benoît, e Peyre 2008), e tra il gruppo anteriore e quello posteriore si ha un grande diastema, che funge come una sorta di magazzino nel quale contenere il cibo da masticare (Fig. 392).



Figura 392. Mandibola di capriolo (*Capreolus capreolus*). Si noti l'ampio diastema tra i denti macinanti e il gruppo incisivo, avente funzione di riserva per il cibo da sminuzzare prima di essere ingerito.

Nei primati permane la presenza di canini con corone allungate, coniche, e con radici estremamente sviluppate (Fig. 393); però, mentre nei dinosauri cinodonti e nei mammiferi arcaici nonché in quelli carnivori il canino svolgeva e svolge essenzialmente

la funzione di trafiggere la preda per immobilizzarla e ferirla il più profondamente ed efficacemente possibile, nei primati il canino assume anche un ruolo di carattere sessuale secondario, coerente col dimorfismo sessuale. Nei maschi delle scimmie questo dente si presenta più sviluppato rispetto alle femmine, diventando un vessillo sessuale da esibire, nonché un deterrente ed eventualmente un'arma, da usare per i combattimenti con gli altri maschi.

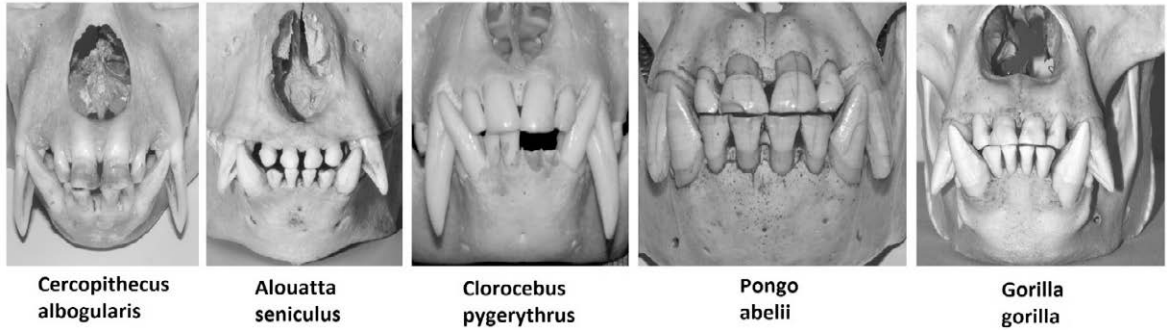


Figura 393. Gruppi incisivi di scimmie antropomorfe e non. Si noti l'estremo sviluppo sia delle corone che delle radici dei canini. Reperti del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Nelle scimmie antropomorfe, e nei primati in genere, le grandi dimensioni dei canini sono fondamentalmente dei segnali che questi primati, in quanto animali sociali, utilizzano per le complesse interazioni all'interno dei loro gruppi (Manzi 2013). Nella maggior parte delle specie le scimmie femmine hanno canini molto più piccoli rispetto ai maschi (McNulty 2010) e il dimorfismo sessuale (in particolare la lunghezza della corona dentale) è un'importante correlazione morfologica del comportamento sociale dei primati antropomorfi, nei quali i canini funzionano come armi nel combattimento intraspecifico; il dimorfismo canino è il prodotto, in specie caratterizzate da gruppi sociali poligami, di un'intensa competizione tra i maschi per avere maggiori opportunità di accoppiamento e successo riproduttivo. Il dimorfismo sessuale trova origine nella competizione che si instaura tra individui dello stesso sesso per possedere, dimostrando la loro forza, un harem di individui del sesso opposto; la competizione mira a escludere, attraverso armi dissuasive come le corna e/o i canini, gli altri membri dello stesso sesso alla ricerca di partner. I canini delle scimmie antropomorfe, rispetto a quelli umani, sono non solo più grandi ma anche più allungati e appuntiti, mentre nell'uomo i canini sono più larghi, piatti e a forma di spatola (Fig. 394).

Gli incisivi delle scimmie antropomorfe e di molti altri primati sono in proporzione più sviluppati dei premolari e molari, perché funzionali più a una dieta 'arboricola', in larga parte consistente in frutti da addentare e decorticare ma che poi non richiedono un forte impegno masticatorio. I canini invece sembrano rispondere a un diverso tipo di adattamento: specialmente quelli superiori, e soprattutto nei maschi, sono molto sporgenti oltre il piano oclusale, come nei predatori carnivori dove svolgono funzioni di difesa e di attacco (Fig. 395).

Nelle scimmie gli importanti canini usati dai maschi come armi da combattimento devono essere supportati anche da potenti muscoli nicali (Washburn 1973); questo coinvolgimento della muscolatura cervicale suggerisce che nelle scimmie antropomorfe lo sviluppo di una potente muscolatura nucale sia in dipendenza certo dal caratteristico atteggiamento posturale, ma non solo: anche dalle intense sollecitazioni determinate dall'uso dei canini. Come abbiamo visto la muscolatura cervicale è da

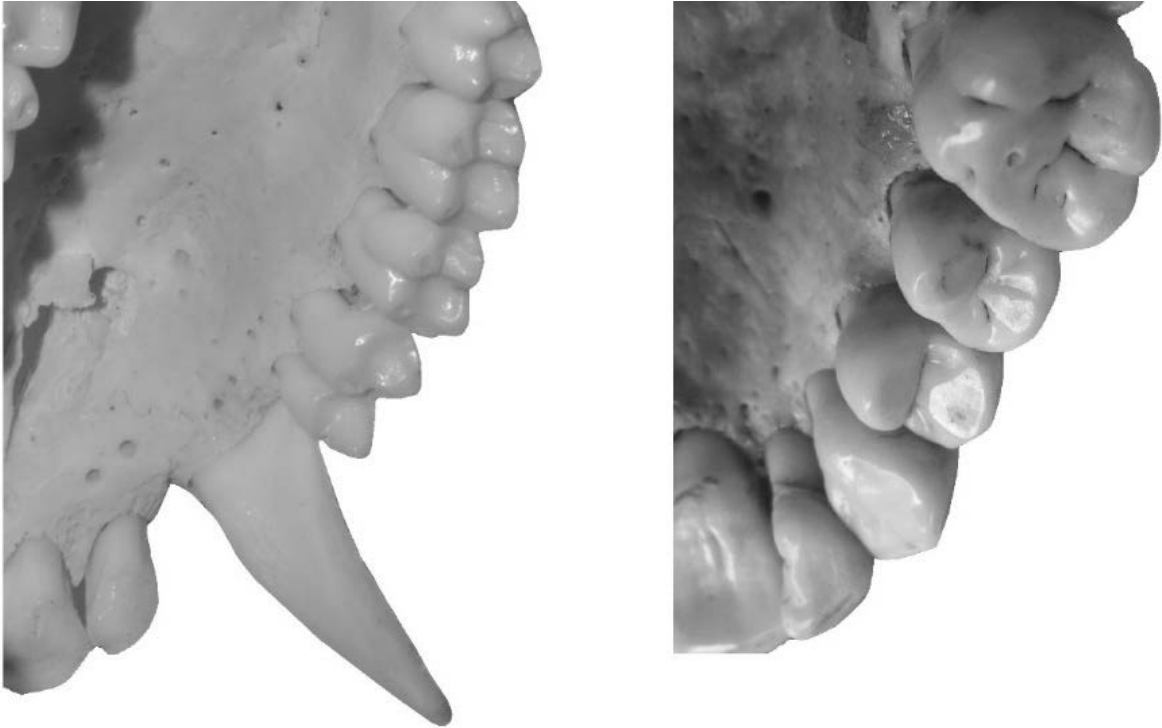


Figura 394. A sinistra cercopiteco verde (*Chlorocebus pygerythrus*). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; a destra uomo (*Homo sapiens*). Cranio 327 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze. Nell'uomo il canino acquista una forma a spatola, molto meno appuntita e non sporgente dalle curvature occlusali.

sempre intimamente connessa con l'apertura della bocca, e nei carnivori, una volta effettuata la chiusura del morso, si ha sovente una attivazione dei muscoli del collo per scuotere la preda, dilaniandola.

Nell'evoluzione dei mammiferi carnivori però esiste un compromesso meccanico tra la massima apertura della bocca e la forza della sua chiusura: un aumento della massima capacità di apertura si traduce in una perdita di vantaggio meccanico e una conseguente riduzione della forza del morso: la forza di chiusura della bocca diminuisce in modo significativo all'aumentare della ampiezza della sua apertura (Dumont 2003). Un caso significativo di quanto la lunghezza dei canini influenzi la forza di chiusura della bocca, e di quanto sia in relazione alla potenza della muscolatura cervicale, è dato dal mammifero che nell'immaginario collettivo rappresenta il più formidabile esempio di enormi denti canini: lo smilodonte o tigre dai denti a sciabola. Questo felino, vissuto da 2,5 milioni di anni fa fino a 500.000 anni fa in Nord America, aveva dimensioni variabili da quelle di un odierno giaguaro fino a oltrepassare quelle di una tigre del bengala; data la lunghezza dei suoi canini mascellari aveva la necessità di una grande apertura, ed è improbabile che gli adduttori mandibolari potessero generare una forza sufficiente a realizzare un efficace e letale morso alla gola della preda. Lo smilodonte però possedeva potenti arti anteriori per immobilizzare la preda e poter poi esercitare efficacemente la notevole forza dei muscoli flessori del collo, che ruotavano il cranio flettendolo rispetto all'articolazione atlanto-occipitale; i canini inferiori si ancoravano alla preda, gli arti anteriori fornivano un forte appoggio e la muscolatura del collo fa-



Figura 395. Macaco (*Macaca nemestrina*). Si noti come i premolari e i molari abbiano dei volumi decisamente ridotti rispetto al gruppo incisivo. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

ceva flettere la testa in modo da far penetrare i canini mascellari interamente nel collo dell'animale catturato, comprimendone le strutture, soffocandolo e/o occludendone il flusso sanguigno cerebrale (Brown 2014) (Fig. 396).

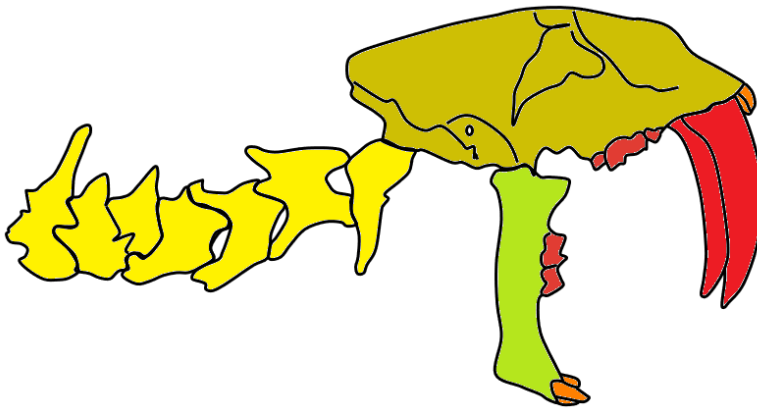


Figura 396. Struttura cervico-craniale dello smilodonte. I suoi formidabili canini affondavano nel collo della preda grazie alla flessione craniale esercitata dalla potente muscolatura del collo. La ridotta potenza dei muscoli di chiusura della bocca si può intuire dalla scarsa estensione del processo coronoide, in genere fortemente sviluppato nei carnivori.

Rispetto alle scimmie antropomorfe, nella linea evolutiva degli ominidi i canini si presentano più piccoli e con un ridotto dimorfismo sessuale; questa è una delle principali caratteristiche che consente di posizionare *Sahelanthropus tchadensis* come un anatenato della nostra linea evolutiva, mentre alcuni escludono l'*Orrorin*, perché presenta grandi canini più simili a quelli delle scimmie (Kelley 2001). Se facciamo un confronto con la dentatura dello scimpanzé, ciò che appare ridotto nelle australopithecine (specialmente in *Paranthropus boisei*) sono i denti anteriori, particolarmente i canini che sporgono di pochissimo dal piano occlusale, mentre a essersi maggiormente sviluppati sono i denti posteriori, premolari e molari (Manzi 2006; 2007). I primi australopithecini quindi conservarono nei canini un leggero dimorfismo sessuale, che mantennero anche i parantropi, mentre nel genere *Homo* il dimorfismo sessuale dei canini è quasi scomparso. I canini corti e il più debole dimorfismo dei primi ominidi indurrebbero a pensare che in queste specie vi fosse tra i maschi una diminuita competizione sessuale fisicamente violenta, forse a causa della formazione di legami di coppia monogami a lungo termine; sembra però imprudente avanzare questa ipotesi socio-comportamentale (oltretutto fatalmente influenzabile dalle concezioni culturali dell'osservatore), che verrebbe inficiata dal grado medio-alto di dimorfismo sessuale relativo alla massa corporea osservabile nei primi ominidi.

Nella storia della biologia si sono succedute diverse ipotesi e spiegazioni riguardo alla progressiva riduzione del canino avvenuta nel cammino evolutivo degli ominidi: Darwin nel 1871 suppose che il significato funzionale della riduzione della corona canina negli esseri umani fosse in relazione all'uso di strumenti e manufatti nella preparazione del cibo; altre ipotesi riguardano il bipedismo oppure un aumento della cooperazione sociale e – come abbiamo visto – la riduzione della competizione tra maschi per il possesso delle femmine (Harcourt-Smith 2010). Tuttavia, nonostante questi continui sforzi, attualmente non vi è completo consenso su quali vantaggi la riduzione di lunghezza dei canini abbia apportato ai primi esseri umani; un'altra ipotesi in proposito è che se i canini fossero eccessivamente lunghi ostacolerebbero sia l'efficace apertura della bocca sia l'efficienza masticatoria: con i canini lunghi sarebbe necessaria una maggior rotazione della mandibola per ottenere un'ampia apertura della bocca e ci sarebbe bisogno di un arretramento dei muscoli di chiusura della bocca. Ciò porterebbe a rendere questi muscoli meno efficienti per la masticazione, e per questo motivo i canini di lunghezza ridotta sono associati, con la minore apertura, a una maggiore efficienza meccanica della masticazione (Hylander 2013).

Quindi, a giudizio dell'autore, tra le varie spiegazioni sulla riduzione delle dimensioni del canino la più convincente è quella di una maggior efficienza masticatoria, legata a un adattamento funzionale verificatosi conseguentemente a una variazione della dieta; infatti i canini degli ominidi non sono semplicemente versioni più piccole di quelli scimmieschi: la loro morfologia incisiforme è decisamente insolita tra i primati antropoidi, e questa particolare morfologia si è sviluppata assieme al quadro evolutivo cranico e facciale, con arcate dentarie corte e larghe e con uno spazio intercondilare che favorisce un'accentuazione della componente latero-mediale del ciclo masticatorio. La forte pressione selettiva cui furono sottoposti gli australopithecini, innescata dal mutamento delle fonti alimentari, portò a una riduzione dell'altezza coronale dei canini e a una modifica della loro forma, necessarie per il passaggio a una dieta meccanicamente più impegnativa; questa riduzione fu indotta dall'esigenza di mantenere un'efficiente masticazione e una corretta forza del morso, essenziali per il cambio di dieta: l'efficienza masticatoria può spiegare i cambiamenti di forma indotti da una nuova funzione (Scott 2010). Assieme alla riduzione del volume della corona che diventò più corta (e quindi percentualmente più larga) e a una resistente forma piramidale, si mantenne però una



potente struttura della radice del canino; queste modificazioni strutturali gli permisero di sopportare i forti carichi trasversali di una nuova funzione, guidando la fase di entrata di cicli masticatori particolarmente sviluppati nelle loro componente laterale.

I parantropi svilupparono un impressionante apparato masticatorio con una piccola arcata intercanina, piccoli incisivi e canini, premolari e molari molto grandi e forti; l'altro ramo evolutivo delle australopithecine, quello del genere *Homo*, invertì questa tendenza, con un'arcata intercanina espansa e una regressione volumetrica di premolari e molari. Grazie alla morfologia sempre più simile al gruppo incisivo e alla sua potente radice, nell'uomo il canino è comunque in grado di strappare la carne; mentre né i carnivori né le scimmie impiegano mai i loro canini per la masticazione.

Il bipedismo e la riduzione dei canini con la conseguente perdita del C/P3 *honing complex* (complesso di levigatura tra canini e premolari C/P3: *to hone* = affilare), distinguono evolutivamente i più antichi ominidi dalle scimmie (Kelley 2001): gli esseri umani sono caratterizzati da piccoli canini e brevi file di denti postcanini, mentre le scimmie hanno grandi canini e lunghe arcate dentali a forma di 'U' (Stelzer et al. 2017). Il C/P3 *honing complex*, quasi onnipresente nella dentizione antropoide non umana, è una relazione funzionale che si instaura tra il canino superiore e il canino e il primo premolare inferiori (Puech, Cianfarani, e Trafi 1989; Delezène 2015): questo rapporto occlusale si realizza grazie ai diastemi canini, caratteristici in tutti i primati a eccezione dell'uomo; coi denti in massima intercuspidação il canino superiore si posiziona in uno spazio tra canino inferiore e il primo premolare inferiore, mentre il canino inferiore alloggia fra il canino superiore e l'incisivo laterale superiore (Fig. 397).

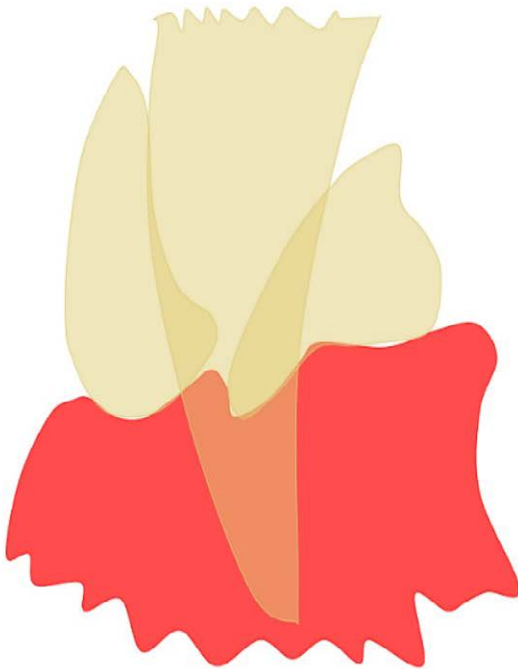


Figura 397. C/P3 *honing complex*: grazie allo sfregamento usurante con il premolare inferiore, il canino superiore mantiene continuamente i suoi margini taglienti in modo da conservare efficiente il suo potenziale offensivo; orango di Sumatra (*Pongo abelii*). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Il C/P3 *honing complex* è un sistema autoaffilante che il canino superiore realizza grazie all'abrasione fisiologica effettuata dalla caratteristica superficie del primo premolare inferiore: questo continuo sfregamento crea un'usura che mantiene una faccetta con margini molto netti e affilati (Fig. 398, 399).

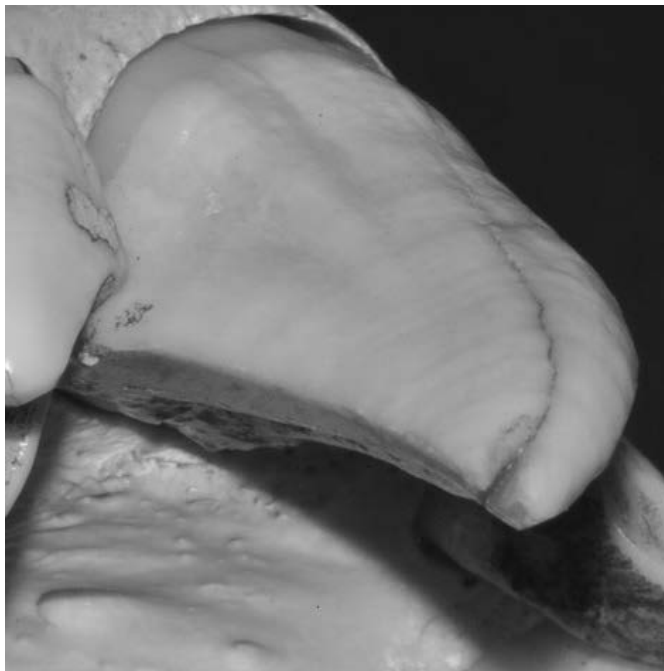


Figura 398. Margine affilato del canino superiore: orangò di Sumatra (*Pongo abelii*). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

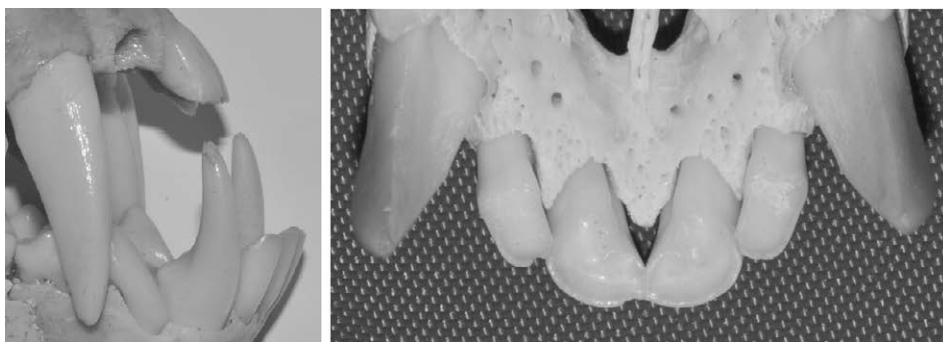


Figura 399. C/P3 *honing complex* e faccette di usura sui canini superiori: cercopiteco verde (*Clorocebus pygerythrus*). Reperto 4894 del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Il percorso di riduzione dei canini iniziò evolutivamente già in forme di ominidi molto arcaiche, come *Sahelanthropus tchadensis* (7-6 milioni di anni fa), *Ardipithecus kadabba* (5,8-5,2 milioni di anni fa), *Orrorin tugenensis* (6-5,7 milioni di anni fa), *Ardipithecus ramidus* (circa 4,4 milioni di anni fa): questi primati vengono inclusi nella stirpe degli ominidi, basandosi in gran parte su una riduzione delle dimensioni del canino e sulla progressiva scomparsa del complesso di levigatura tra canini e premolari C/P3 (Su 2013). Il processo di diminuzione dei canini e del complesso C/P3 si mantenne anche nelle australopithecine, portando a un aumento dell'area di contatto trasversale

tra i denti mascellari e mandibolari, con un maggiore uso del canino e del premolare nella preparazione del bolo e nella masticazione (Ward 2010).

Con il genere *Homo* si persero i diastemi canini caratteristici dei primati: la forza selettiva che aveva modellato la riduzione della dimensione dei canini faceva parte delle stesse pressioni che avevano modificato la geometria mandibolare e mascellare (Teaford 2000). Nell'uomo la corona del canino si strutturò con uno sviluppato mammellone mediano, di forma conoide appuntita e convessa su tutte le sue superfici, sostanzialmente piramidale in sezione latero-laterale e romboidale in sezione orizzontale (Fig. 400).

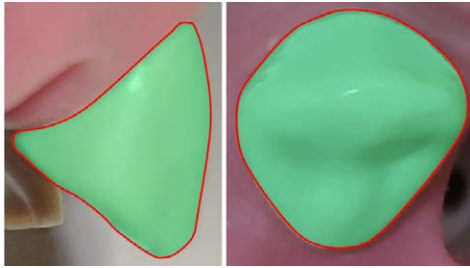


Figura 400. La struttura coronale del canino conferisce a questo elemento una formidabile resistenza agli stress.

Nell'uomo la radice del canino si presenta singola e più lunga di tutte le altre; le sue superfici mesiale e distale spesso presentano una scanalatura longitudinale centrale per un effetto antirotazionale (Benoit, Granat 2010). Il primo premolare superiore acquistò un'angolazione simile agli altri e assunse una funzione triturante grazie anche al metaconide, la cuspidè interna che diventò molto più prominente; con la perdita del complesso C/P3 si ebbe anche la scomparsa dei diastemi tra laterale e canino superiori, e la corona del primo premolare superiore si uniformò alla morfologia del secondo. Nelle scimmie il primo premolare inferiore si presenta con una sola grande cuspidè, il protoconide, ruotata rispetto agli altri denti in arcata e con una funzione sostanzialmente di taglio (Fig. 401), mentre il metaconide è una cuspidè che raramente si ritrova nelle antropomorfe e, quando presente, ha un volume insignificante.



Figura 401. Caratteristica forma del primo premolare inferiore, adattata a creare una superficie di usura con margini continuamente affilati sul canino superiore: cercopiteco verde (*Chlorocebus pygerythrus*). Reperto 4894 del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

La perdita del complesso C/P3 oltre a essere legata alle modificazioni dell'alimentazione è un effetto secondario del bipedismo, nel quale si 'spezza' l'integrazione tra cani-

no e premolare (che invece è molto forte in quasi tutti gli altri primati), determinando un aumento dell'efficienza funzionale del morso; questa condizione avvenne all'inizio dell'evoluzione degli ominidi generando 'effetti a cascata', conseguenti a una serie di diversi adattamenti lungo e attraverso la storia del clade umano. Con la perdita del C/P3  *honing complex*, canino e premolare, non più vincolati tra di loro, furono liberi di evolvere rispondendo in maniera 'plastica' ai rapidi cambiamenti ambientali (Raia et al. 2018).

Colpisce il fatto che nel canino umano, a fronte di un così drastico cambiamento di forma e di volume della corona, non corrispose un'altrettanto marcata diminuzione della sua radice: le differenze delle dimensioni radicolari (superficie, volume, lunghezza, altezza della biforcazione, area della base della corona), nei primati come nei carnivori, sono fortemente correlate all'uso differenziale dei denti. Gli elementi dentali che devono sostenere grandi forze occlusali presentano radici con superfici e volumi particolarmente grandi (Fig. 402).

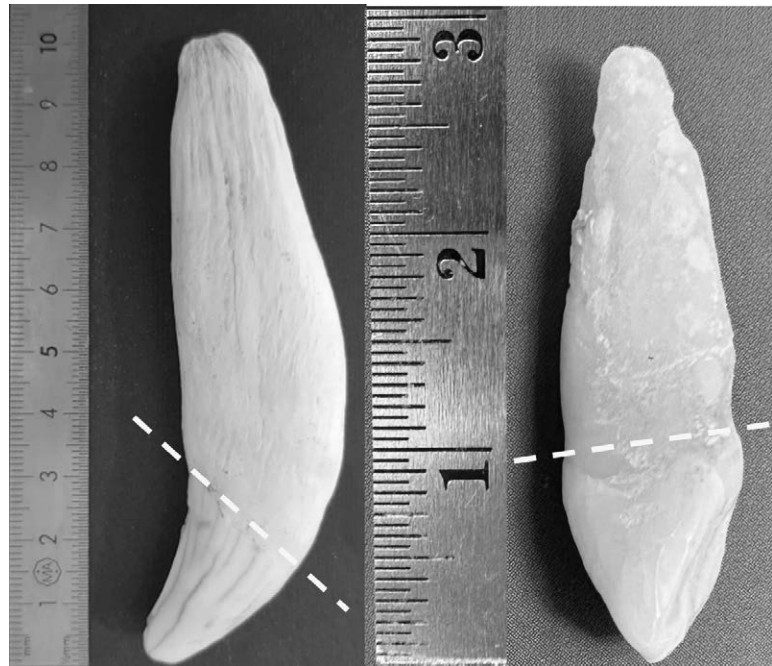


Figura 402. A sinistra canino di orso delle caverne (*Ursus spelaeus*); a destra canino umano (*Homo sapiens*). Si noti come nell'orso la radice, oltre ad avere un considerevole diametro, sia lunga circa tre volte la corona; anche nell'uomo la radice, decisamente lunga, mantiene una dimensione quasi doppia rispetto alla corona (linea tratteggiata: separazione fra corona e radice).

Come dicevamo, nei canini dell'uomo si è mantenuta una predominanza volumetrica della radice rispetto alla corona: il senso di ciò risiede nel loro passaggio da elemento dentario che deve resistere agli intensi sforzi di predazione e combattimento (nonché carattere sessuale secondario da sfoggiare per impressionare le femmine) a elemento cardine per la regolazione e la guida delle fasi di entrata e di uscita del ciclo masticatorio. Fin dal loro erompere in arcata, i nostri canini superiori tendono a intercettare i movimenti di lateralità della mandibola attraverso il contatto dinamico con i loro omologhi inferiori, assumendo una funzione di guida che porta a scaricare sulle loro corone e sulle loro radici intense forze trasversali potenzialmente lesive. Resistere a questi sforzi per milioni di cicli di masticazione richiede un potente apparato di sostegno parodontale e questo spiega il suo sovradimensionamento rispetto alla corona; inoltre, per aumentarne la resistenza, la radice del canino umano presenta una forma schiacciata con sezione ellittica, così da opporsi più efficacemente a dislocanti forze torsionali (Fig. 403).

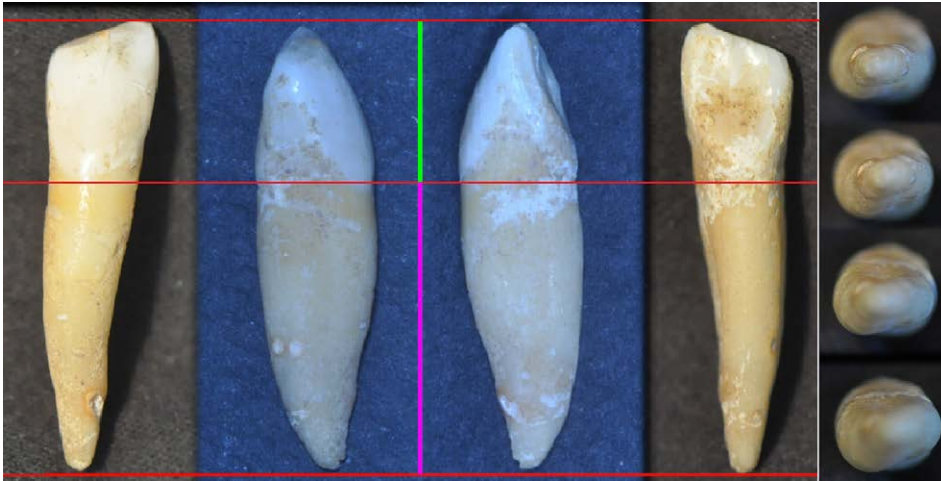


Figura 403. Canino inferiore umano: visione vestibolare, distale, mesiale, linguale; le linee orizzontali rosse delimitano la lunghezza della corona e della radice. Si noti il rapporto tra corona e radice, lunga quasi il doppio; è inoltre schiacciata a tutti i livelli, in modo da resistere meglio alla dislocazione – come ben sanno i dentisti, quando si trovano a dover estrarre una radice a sezione ellittica: sulla destra la radice vista dal suo apice, messa a fuoco a diversi piani; se ne noti la forma ellittica.

Grazie al suo raffinato sistema propriocettivo in grado di trasmettere le informazioni neurali che impostano le traiettorie mandibolari, il canino riveste il ruolo di sensibilissima guida nel regolare i movimenti di lateralità della mandibola (Casteyde 2008). L'informazione sensoriale è data dalla presenza di numerosi recettori propriocettivi parodontali, più densamente distribuiti nella zona apicale, la più soggetta alle sollecitazioni e la più delicata per il passaggio del fascio vascolo-nervoso dal cribro apicale (Cash, Linden 1982). Il legamento parodontale è riccamente innervato da meccanorecettori i cui corpi cellulari si trovano nel ganglio del trigemino o nel nucleo trigeminale mesencefalico: i neuroni specifici di entrambi i gangli sono sensibili all'allungamento delle fibre parodontali indotto dal movimento dei denti, ma la loro soglia di attivazione, le loro connessioni centrali e il loro significato funzionale differiscono (Byers, Dong 1989). L'azione regolatrice della funzione masticatoria svolta dal canino è confermata dal fatto che, nei pazienti che non presentano contatti canini nei movimenti di lateralità, i denti posteriori mostrano faccette di usura quattro volte maggiori rispetto ai pazienti con guida canina (Kinzey 1971).

Il canino si inserisce in un peculiare contesto funzionale propriocettivo, influenzato come abbiamo visto anche dal bipedismo obbligato in postura eretta e dalla spiccata encefalizzazione: la sua eruzione, la sua posizione e il suo orientamento sono influenzate in ognuno di noi dalle forze ortodontiche legate alla masticazione (Fig. 404).

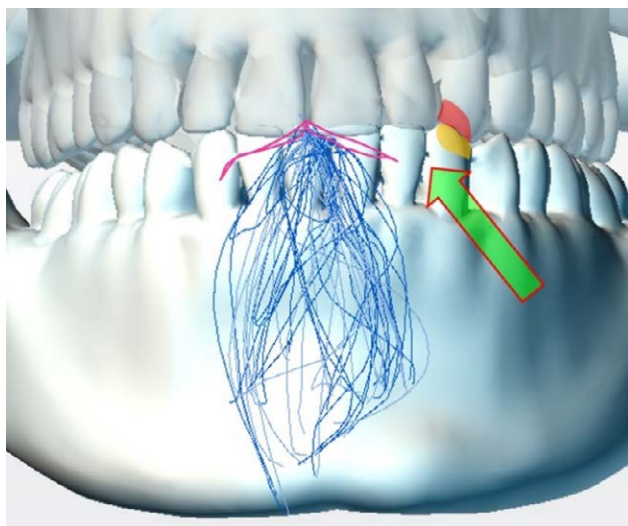
Il ciclo masticatorio è una caratteristica di tutti i mammiferi e la sua componente latero-mediale (ovverosia la sua estensione orizzontale) è, all'interno di questa classe di animali, molto variabile a seconda della dieta di ogni singola specie.

Il rapporto tra la superficie mesio-palatale del canino superiore e quella disto-vestibolare del canino inferiore costituisce la guida principale della fase del ciclo nella quale la forza dei muscoli adduttori della mandibola si esprime con tutta la sua intensità (Fig. 405).

Figura 404. Le modifiche anatomico-funzionali dei denti canini nel genere *Homo* non furono solo una conseguenza di mutate abitudini alimentari e diversi comportamenti sociali, ma si inserirono in un contesto biomeccanico di modificazioni del cranio e del massiccio facciale, innescate dal bipedismo prima e dall'encefalizzazione poi: giallo, neurocranio; viola, splancnocranio; rosa, prospettiva delle fosse mandibolari; verde, atlante; rosso, canini. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 405. Fase di entrata del ciclo masticatorio sinistro. In arancione e in rosso le guide canine, superfici funzionali che gestiscono lo scorrimento centripeto della mandibola durante il colpo di forza masticatorio; fase nella quale il bolo interposto tra i denti viene schiacciato fino al raggiungimento della minima dimensione verticale: si notino, in color fucsia sovrapposti al punto interincisivo, i due tracciati di lateralità, che convergono nel punto di massima intercuspidadione; da qui si dipartono i cicli masticatori, che, nei tracciati di una masticazione monolaterale alternata, formano una 'matassa' equamente distribuita sui due lati.



Un canino molto sporgente oltre il piano oclusale sarebbe fonte di interferenze se nei cicli masticatori vi fosse un aumento della componente orizzontale dei movimenti di lateralità della mandibola (Fig. 406).



Figura 406. Anche nei primati a noi filogeneticamente più vicini, i canini oltrepassano decisamente il piano oclusale; nonostante i diastemi, la dinamica mandibolare è costretta, per oltrepassare le allungate corone dei canini, a una maggiore verticalità dei movimenti di lateralità: orango di Sumatra (*Pongo abelii*). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

Nei primati i canini instaurano rapporti reciproci lungo i lati coronali (Fig. 407), mentre nell'uomo si realizza il rapporto della superficie mesio-palatale del canino superiore con quella disto-vestibolare del canino inferiore (Johanson, Edey 1990) (Fig. 408) già, diversamente, illustrato dalla figura 405.

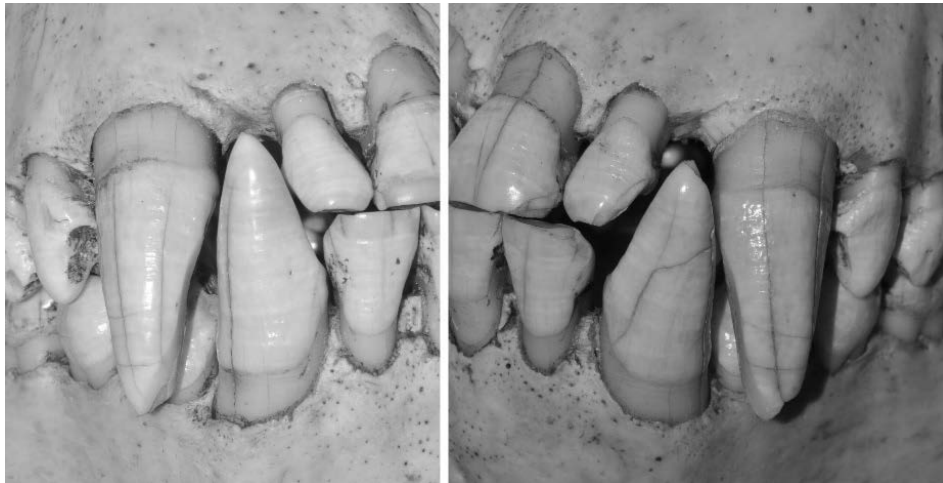


Figura 407. Orango di Sumatra (*Pongo abelii*). C/P3 honing complex: rapporti reciproci lungo i lati coronali. Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.



Nell'uomo il canino, grazie alla sua peculiare posizione in arcata e alla sua morfologia corono-radicolare, assume un diverso e nuovo ruolo funzionale come dente di transizione tra il gruppo incisivo e i denti posteriori: come una pietra angolare che situata in un punto critico della struttura unisce e sostiene le diverse componenti, costituisce l'elemento portante della gestione sul piano orizzontale della dinamica masticatoria. Sia filogeneticamente che ontogeneticamente la sua posizione, l'orientamento della sua corona e le sue faccette funzionali – risultanti dagli equilibri dinamici individuali – sono dei *marker* funzionali che non rappresentano la causa della funzione ma una sua conseguenza, essendone non tanto l'origine ma piuttosto il suo risultato (Picq 2010).

Tra i mammiferi i denti canini, pur non essendo mai coinvolti direttamente nella masticazione, possiedono caratteristiche speciali e un significato adattativo notevolmente variabile (Picq 2010); nell'uomo i canini possono sia strappare il cibo preparandolo allo schiacciamento occlusale posteriore, sia svolgere l'importantissima funzione di guida per i movimenti mandibolari orizzontali della masticazione (Fig. 409).

Nell'uomo la corretta gestione dei movimenti di lateralità da parte delle superfici funzionali dei canini guida lo scorrimento mandibolare, secondo traiettorie che delimitano l'arco gotico: un'area che racchiude sul piano orizzontale tutte le posizioni di scorrimento antero-posteriore e latero-laterale della mandibola contro il cranio, ed è l'espressione delle infinite posizioni che la raffinata modulazione dei muscoli pterigoidei esterni è in grado di gestire (Fig. 410).

Dal momento in cui il canino si posiziona in arcata, tra i 9 e i 12 anni, inizia immediatamente la sua funzione di guida dei movimenti di lateralità escludendo le altre superfici occlusali attraverso una guida canina pura: la guida canina pura è fisiologica in questa fase della vita ma, in un apparato masticatorio che matura correttamente, tutti i contatti occlusali ripetuti sono destinati fisiologicamente e inesorabilmente a usurarsi nel tempo. L'usura delle guide canine porta a una minor verticalità nella fase di entrata del ciclo masticatorio e dunque al coinvolgimento progressivo dei denti posteriori, instaurando così una guida di gruppo: le cuspidi vestibolari di premolari e molari entrano in contatto all'inizio della fase di entrata del ciclo masticatorio, aumentando l'efficienza triturante e rendendo il trattamento del bolo enormemente più efficace (Fig. 411).

La guida canina è quindi una caratteristica dei soggetti più giovani e la sua frequenza diminuisce coll'età, mentre la funzione di gruppo è più comune negli individui maturi; per questo l'occlusione protetta dai canini sembra essere il modello più adatto per la riabilitazione ortodontica e protesica pianificata nei pazienti più giovani, mentre l'occlusione con funzione di gruppo può essere un buon modello per la riabilitazione protesica nei soggetti più maturi (Panek et al. 2008). In una fisiologica alternanza del lato di masticazione questi fenomeni di maturazione dei contatti occlusali avvengono in modo pressoché simmetrico sui due lati, favorendo una simmetria sia anatomica che funzionale dei mascellari. La mancanza della fisiologica alternanza del lato di masticazione, oltre a un asimmetrico sviluppo delle basi ossee, determinerà una usura e maturazione delle superfici occlusali asimmetrica tra il lato destro e quello sinistro, determinando (specialmente durante lo sviluppo) una asimmetria dei mascellari, delle curve di compenso dentali e delle loro guide di lateralità. La masticazione si svolgerà in modo prevalente sul lato nel quale i movimenti si svilupperanno con la minima dimensione verticale (Planas 1994) (Fig. 412, 413).

Le informazioni propriocettive del canino vengono trasmesse al nucleo del trigemino per poi essere analizzate dal sistema nervoso sub-corticale; il canino dal lato di



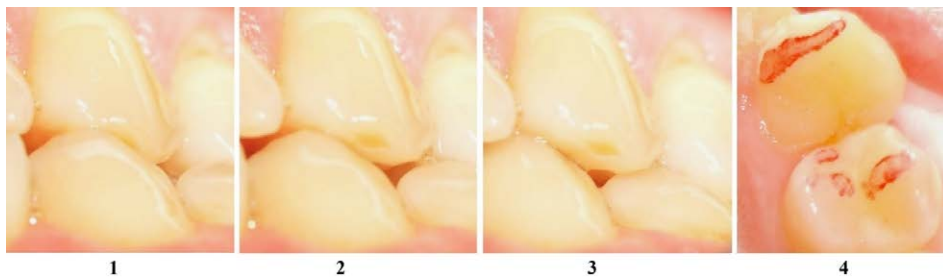


Figura 408. Rapporti intercanini nella fase di entrata del ciclo masticatorio: 1 I bordi incisali si contattano iniziando il rapporto occlusale; 2 La superficie disto-vestibolare del canino inferiore scivola lungo la mesio-palatale del canino superiore; 3 Fine della fase di entrata del ciclo masticatorio che si realizza al raggiungimento della minima dimensione verticale in massima intercuspidação; 4 Tragitto della guida di lateralità del canino superiore evidenziato con una cartina da 200 micron.

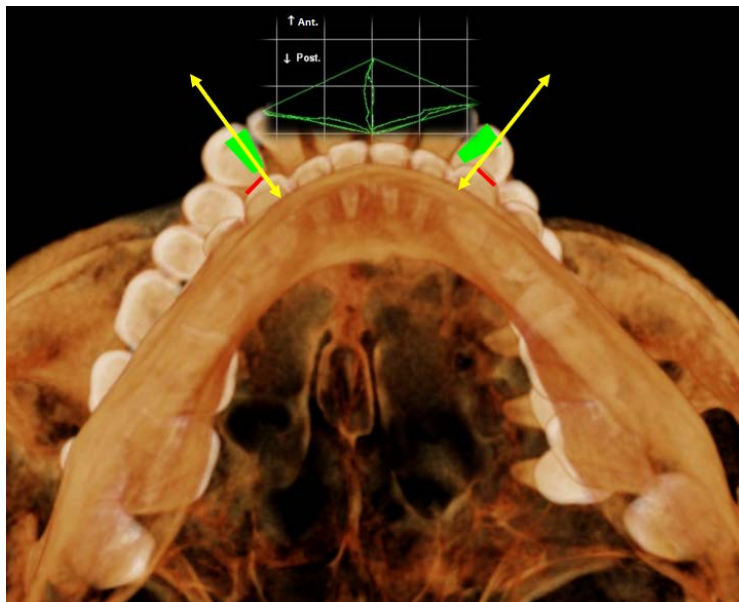


Figura 409. Rapporti occlusali tra mandibola e mascellare superiore, visione dal basso: superfici funzionali (in verde per i canini superiori e in rosso per i canini inferiori) che regolano e guidano il rapporto intercanino; sovrapposto, in alto, l'arco gotico, ovvero i tracciati limite di lateralità e protrusiva sul piano orizzontale.

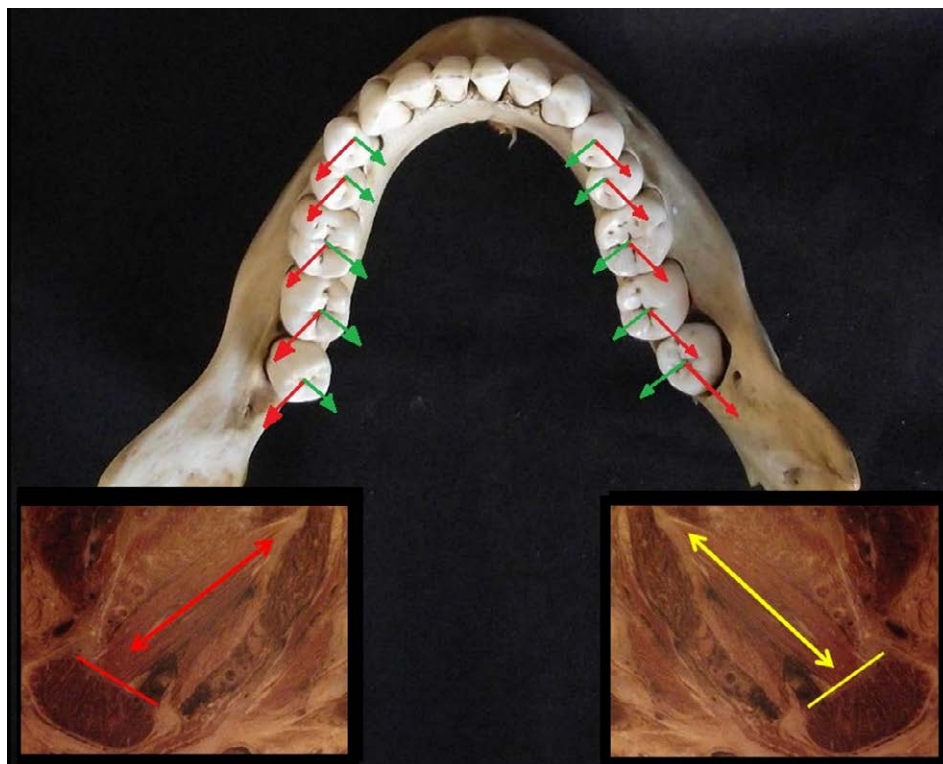


Figura 410. La contrazione dei muscoli pterigoidei esterni determina il movimento di lateralità opposto: in basso a sinistra sezione sul piano orizzontale del condilo sinistro e del muscolo pterigoideo esterno sinistro (freccia rossa); in basso a destra sezione sul piano orizzontale del condilo destro e del muscolo pterigoideo esterno destro (freccia gialla).

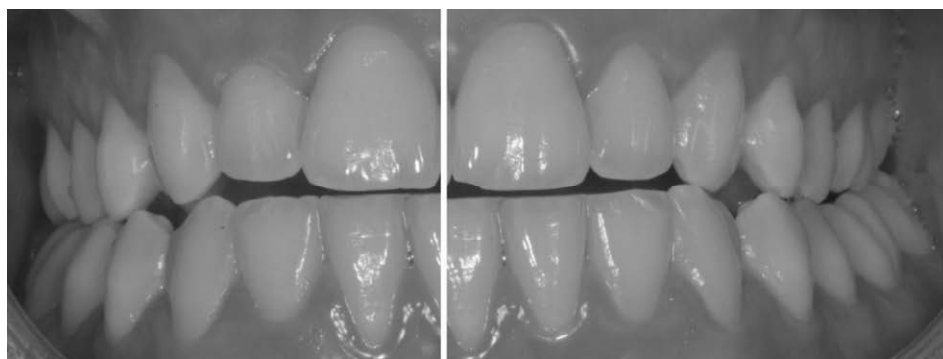


Figura 411. Rapporto di gruppo: a sinistra fase di entrata del ciclo masticatorio destro; a destra fase di entrata del ciclo masticatorio sinistro.

lavoro ha un ruolo speciale nella fase di entrata del ciclo masticatorio, consentendo un controllo corticale molto preciso della mandibola e delle ATM nei tre piani dello spazio; il canino dal lato di bilanciamento limita in ampiezza il movimento di uscita del ciclo durante la masticazione. Nel caso della mancanza di un canino avviene in modo quasi sistematico lo spostamento della masticazione dal lato in cui il canino è presente: i premolari non sono adeguati alla funzione di regolazione dei canini, che viene quindi cercata sul lato opposto (Casteyde 1977; 2008).

Il canino differisce dagli altri elementi dentali anche a livello embrionale: l'intero scheletro facciale deriva dalla notocorda che caratterizza i vertebrati (Le Douarin 2004) e verso la quarta settimana di vita intrauterina, fra il rigonfiamento craniale da cui originerà la testa e la bozza cardiaca, si ha la comparsa dei quattro archi branchiali o archi faringei: il primo arco è formato da due rigonfiamenti laterali che si sdoppiano in due tubercoli, uno superiore e uno inferiore. Dal tubercolo superiore originano i processi laterali del mascellare; dal tubercolo inferiore originano i due processi mandibolari

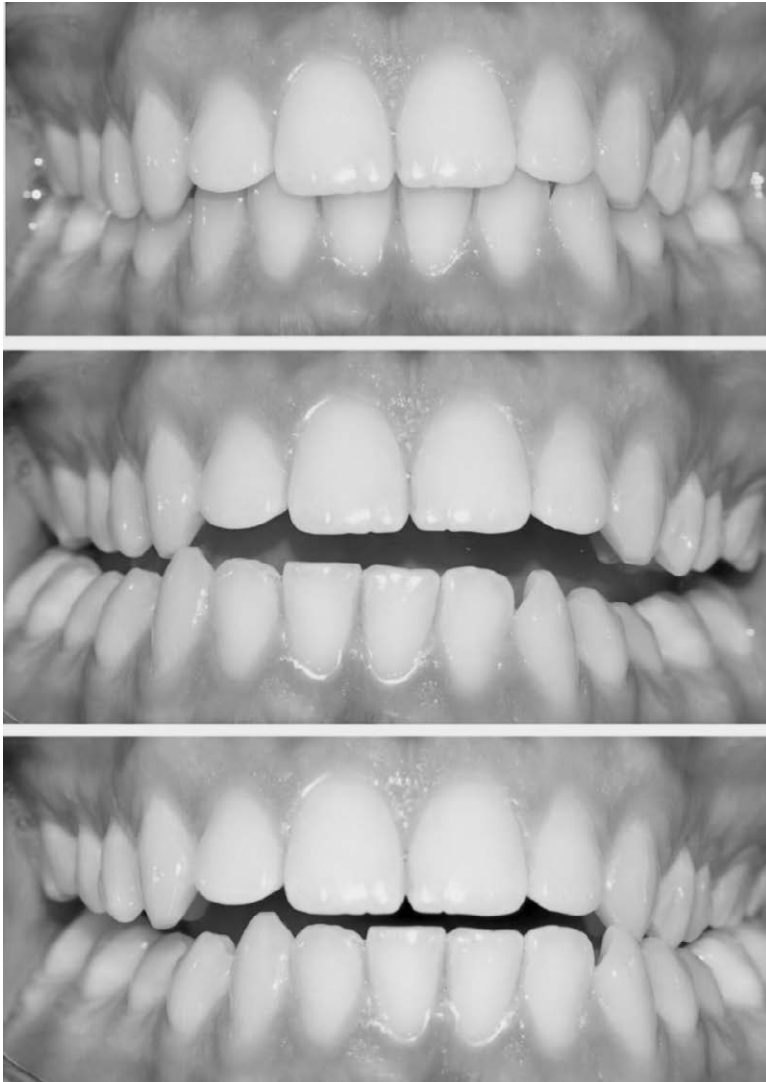


Figura 412. Sviluppo asimmetrico dei mascellari, e delle curve di Spee e di Wilson: in alto massima intercuspidação; al centro lateralità destra; in basso lateralità sinistra. Si noti come la lateralità destra impegni solo i canini che discludono completamente le arcate dentali (guida canina pura) con una maggiore dimensione verticale dell'inizio del ciclo masticatorio: in questo momento funzionale i denti posteriori non contattano, perdendo di efficienza nel trattamento del bolo; la lateralità sinistra invece sviluppa all'inizio del ciclo una dimensione verticale minore, con tutti gli elementi dentali che collaborano allo sminuzzamento del cibo, nonché alla guida della fase di entrata, proprio nel momento in cui si esprime il colpo di forza masticatorio e la massima intensità della forza dei muscoli adduttori della mandibola.



Figura 413. Cinque immagini, dall'alto in basso. Massima intercuspidadazione: laterodeviiazione mandibolare sinistra; si noti che sia la linea interincisiva sia i frenuli labiali risultano disassati a sinistra. Sfalsamento delle linee interincisive (linee blu verticali) e slivellamento orizzontale dei canini. Piano oclusale a Z secondo Planas. Lateralità destra con guida canina. Lateralità sinistra con funzione di gruppo.

(destro e sinistro), che crescendo rapidamente verso la linea mediana si incontreranno formando l'arco mandibolare (Fig. 414).

Il mascellare superiore ha tre componenti embrionali diverse: il processo mascellare destro e il processo mascellare sinistro, che originano dal tubercolo superiore del primo arco faringeo; e, interposto anteriormente, il processo naso-frontale o premaxilla, che forma la porzione anteriore del palato e che si sviluppa dal rigonfiamento craniale. Queste tre componenti si riuniscono a livello dei canini/premolari, formando il mascellare superiore (Fig. 415).

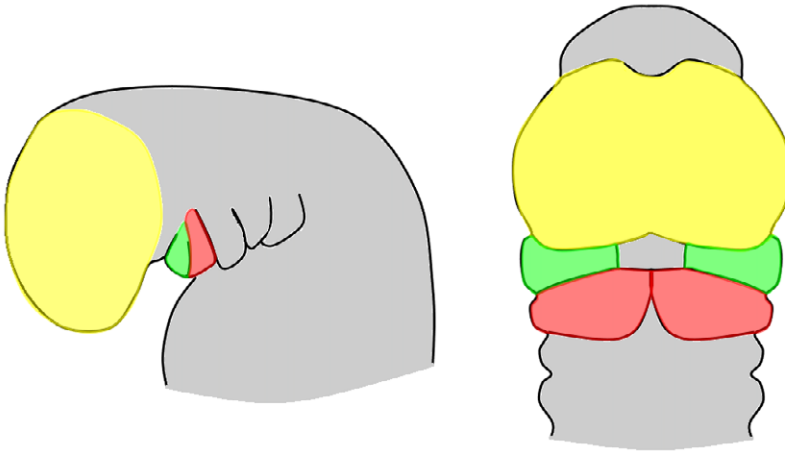


Figura 414. Embrione umano verso la quarta settimana: giallo, processo frontonasale; verde, processo mascellare; rosso, processo mandibolare.

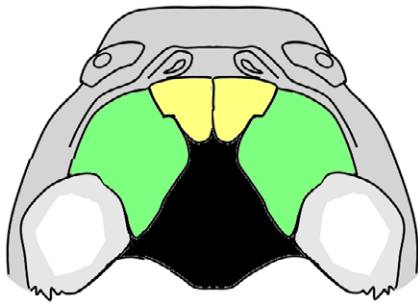


Figura 415. Formazione del palato nell'embrione umano: giallo: premaxilla derivata dal processo naso-frontale; verde: processi mascellari.

La premaxilla è anche nota come ‘osso incisivo’, ‘osso intermascellare’, ‘osso pre-mascellare’, o anche ‘osso di Goethe’, al quale viene romanticamente ma erroneamente attribuita la sua scoperta. La formazione della premaxilla stabilizza internamente lo scheletro facciale ed è strettamente correlata allo sviluppo del volto umano; per la sua posizione e per i suoi rapporti la premaxilla si può idealmente paragonare alla pietra di volta di un arco (Trevizan, Consolaro 2017). In ogni mascellare la premaxilla è delimitata dalla sutura che attraversando il palato va dal forame incisivo fino al margine alveolare della regione canina (Fig. 416), per poi portarsi alla porzione inferiore dell'apertura piriforme. Tale sutura rimane pervia nella regione palatale durante tutta la prima infanzia e la pervietà talvolta può persistere nell'età adulta; la premaxilla è una componente ossea in certo modo indipendente all'interno del complesso mascellare e proprio la presenza delle suture che la uniscono ai processi mascellari spiega il successo delle espansioni antero-posteriori per stimolare la crescita del terzo medio del viso.

Una sutura ossea è una connessione tra due elementi distinti, costituita da una stretta banda di tessuto connettivo fibroso denso così da formare un'articolazione inamovibile; anche nel complesso mascellare le suture, continuamente rimodellate dalle stimolazioni biomeccaniche, svolgono un ruolo importante nella crescita. Il complesso mascellare è composto da ossa membranose altamente malleabili, le cui suture agiscono come siti di crescita che proliferano quando sono sottoposte a trazione; nel cranio del neonato le suture sono ampiamente aperte per consentire la crescita ossea (Trevizan et al. 2018).



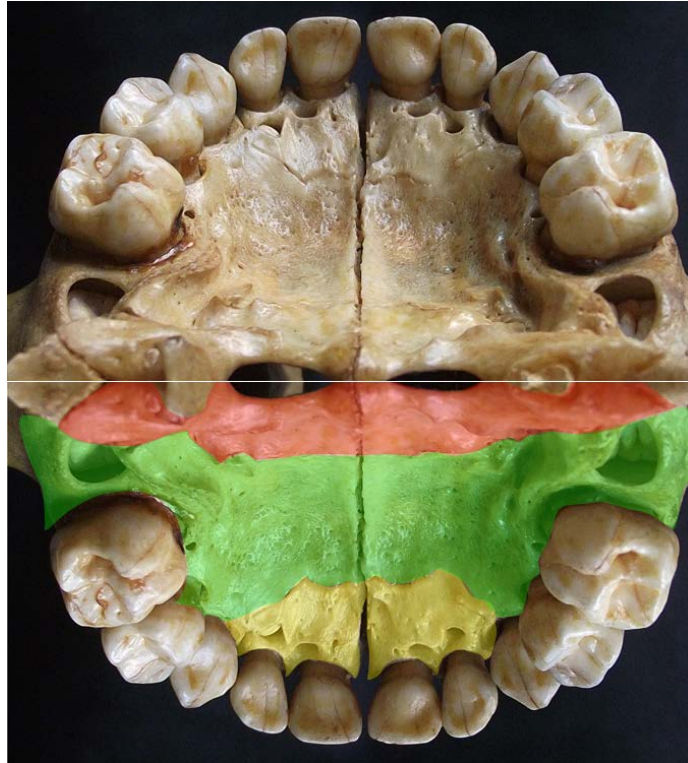
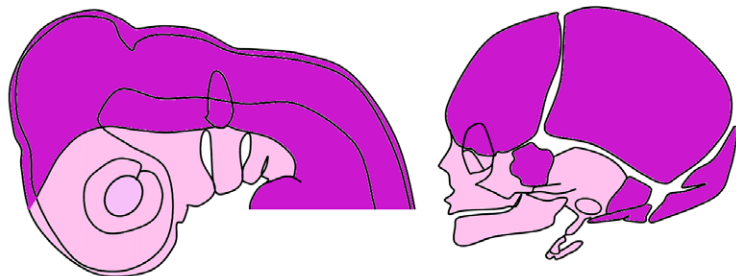


Figura 416. Diverse componenti ossee palatali: giallo, premaxilla; verde, processo palatino del mascellare; rosso, lamina orizzontale dell'osso palatino. Cranio 2857 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

L'intero scheletro facciale deriva da cellule della cresta neurale (Jugessur, Farlie, e Kilpatrick 2009) e in questa si distinguono gruppi di cellule che potranno essere identificate nell'odontogenesi (Benoît 2004); la maggior parte delle strutture cranio-facciali derivano da cellule crestali, mentre il 'neurocranio' è in parte di origine mesodermica (Kuratani 2005) (Fig. 417).

Figura 417. Diversa origine embrionale del neurocranio e dello splancnocranio.



Attorno alla quarta settimana nell'embrione si ha un ripiegamento ventrale e il tubo neurale si espande in senso cranio-caudale; nella parte cefalica si ha la formazione di tre vescicole che danno origine al proencefalo (o prosencefalo), al mesencefalo e al romboencefalo con, più caudalmente, il midollo spinale (Fig. 418).

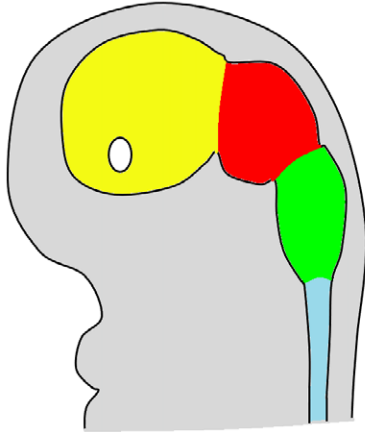


Figura 418. Embrione umano: prosencefalo (giallo); mesencefalo (rosso); romboencefalo (verde); midollo spinale (celeste).

Il romboencefalo è la parte più arcaica e primitiva del sistema nervoso centrale (SNC) che garantisce aspetti vitali coll'esecuzione di diversi movimenti 'automatici' (come la respirazione, la locomozione, la deglutizione, la digestione o il sonno, nonché la masticazione – comportamento ritmico tipico dei mammiferi): nel romboencefalo si trovano i CPG (*central pattern generators*), reti neuronali che generano il modello ritmico di base dei movimenti connessi a funzioni normalmente non controllate dalla nostra parte cosciente; il comando motore per il modello base dei movimenti masticatori è generato da una rete neuronale localizzata nel bulbo e nel ponte del tronco cerebrale (Nakamura, Katakura 1995; Morquette et al. 2012).

I CPG – questi insiemi di neuroni interconnessi in grado di generare schemi base di uscita motoria – possono essere suddivisi in 'costitutivi', ovverosia attivi durante l'intero ciclo di vita (ad esempio i CPG della respirazione o della digestione) oppure 'condizionali', che cioè controllano e regolano i movimenti episodici, come locomozione o masticazione (Arshavsky, Deliagina, e Orlovsky 2015); la generazione di un modello di ritmicità masticatoria è comunque un procedimento molto complesso, che prevede tre distinti momenti: la genesi del ritmo masticatorio, la creazione di un modello di attività muscolare (della mandibola, dei muscoli del viso e della lingua), la coordinazione delle attività di tutta la muscolatura coinvolta (Nakamura, Katakura 1995). I cicli della masticazione sono comunque tra loro diversi e sempre adatti alla situazione contingente: le afferenze periferiche sono di fondamentale importanza per interagire con l'attività del CPG a seconda del tipo di cibo introdotto nella cavità orale, e i movimenti masticatori variano molto, sia per la consistenza variabile del cibo, sia perché questa si modifica con il procedere della masticazione (Schwenk 2000). Nei mammiferi i cicli masticatori generati dai CPG variano a seconda delle specie e della loro dieta, rimanendo comunque all'interno di una struttura dinamica ciclica valida per tutti i mammiferi (Hiiemae 1984).

All'antico romboencefalo si unì il più recente mesencefalo, che condividiamo con tantissimi animali; controlla l'equilibrio, presiede ai riflessi visivi e uditivi e ospita funzioni essenziali per l'elaborazione delle risposte rapide e automatiche agli stimoli esterni; inoltre collega il midollo spinale con gli emisferi cerebrali per il controllo di espressività, fonazione, scrittura, della stazione eretta e di tutti gli altri atteggiamenti corporei.

Il proencefalo (formato da telencefalo e diencefalo) è la parte filogeneticamente più recente e nell'uomo rappresenta circa l'ottanta per cento dell'encefalo; elabora le azioni più raffinate e complesse e ospita le più alte funzioni cognitive nonché la capacità di coscienza; nelle forme più arcaiche di vertebrati, per esempio nei pesci, il



telencefalo – anche se è un centro integrativo per stimoli diversi – ha una struttura molto meno complessa e la sua attività è più modesta. Nelle forme meno arcaiche il prosencefalo si sviluppa progressivamente, finendo per dominare le attività dei centri retrostanti (Padoa 1991).

Tornando allo sviluppo embriologico delle strutture del volto, su ciascun lato del tubo neurale agglomerati di popolazioni cellulari migrano attraverso il mesenchima facciale, formando il mesenchima scheletrico di origine ectodermica e odontogeno, e differenziandosi in numerosi e diversi tipi di tessuti all'interno della regione cranio-facciale (Mossey et al. 2009; Benoît, Granat 2010); il cranio osseo degli adulti si forma da un insieme complesso di precursori embriologici di più tessuti (German, Palmer 2006) mentre dalla cresta neurale del prosencefalo migrano gruppi di cellule che daranno origine alla gemma nasofrontale (Lieberman 2011), dalla quale poi si formeranno i denti incisivi. Il gruppo frontale superiore quindi deriva da una popolazione cellulare che darà origine a strutture nervose capaci anche di una raffinata interpretazione della discriminazione propriocettiva. I canini invece traggono origine da raggruppamenti di cellule mesencefaliche che migrano nella parte anteriore dell'area mascellare, iniziando lo sviluppo di questi elementi dentali (Benoît, Granat 2010): originano dunque da cellule che formeranno il mesencefalo, un insieme di strutture neurali atte al controllo e al collegamento tra le funzioni basali automatiche del midollo spinale e le funzioni organizzative e più raffinate degli emisferi cerebrali, in modo da sviluppare risposte agli stimoli esterni rapide, automatiche e adeguate. Il canino presenta numerosi recettori parodontali afferenti al nucleo mesencefalico del trigemino, e il numero e la densità di questi recettori confermano i profondi rapporti embriogenetici che collegano queste due strutture (Piancino et al. 2017). Il nucleo mesencefalico risiede nel tronco encefalico e contiene i corpi cellulari di afferenze primarie coinvolte con la propriocezione del viso, della mandibola e dei meccanorecettori dentali; il nucleo mesencefalico si riscontra in tutti i vertebrati con mandibola, mentre non esiste o è molto rudimentale nei vertebrati agnati; ciò suggerisce che il suo disegno unico sia legato alla dinamica mandibolare (Gerstner, Madhavan, e Crane 2011).

Dal romboencefalo invece partono le cellule che formeranno la fronte, la parte media e inferiore della faccia, la faringe e il collo (Lieberman 2011), nonché le gemme dentali dei premolari e molari (Benoît, Granat 2010). Premolari e molari quindi originano da popolazioni cellulari che fanno parte della porzione più arcaica del SNC, quella che presiede alle funzioni basali che non sono sotto il controllo cosciente e che regolano comportamenti motori ritmici e stereotipati, come camminare, nuotare, respirare e, per l'appunto, masticare (Fig. 419).

Quindi, ricapitolando embriologicamente: premolari e molari derivano da cellule di origine romboencefalica, i canini da cellule provenienti dal mesencefalo e il gruppo incisivo superiore da cellule che giungono dal prosencefalo. È singolare riflettere come i compiti espletati dai diversi gruppi di denti paiano coincidere con le funzioni generali esercitate dalle regioni neurali di provenienza: dall'arcaico romboencefalo originano molari e premolari, per l'esecuzione di movimenti automatici; dal mesencefalo il canino, per l'elaborazione di risposte rapide automatiche e di collegamento; dal recente prosencefalo il gruppo incisivo, per una elaborazione delle azioni più raffinate e complesse (Fig. 420).

La dentatura dei mammiferi perciò è composta da tipologie di denti, ciascuno con una distinta morfologia della corona e della radice, altamente adattati alla loro particolare funzione masticatoria; nell'embrione, lo sviluppo dei singoli denti si basa su complicate interazioni tra l'ectoderma del primo arco branchiale e le cellule mesenchimali derivate dalla cresta neurale, che migrano in questa regione dal loro sito di origine. Nel dare inizio allo sviluppo dei denti è essenziale il ruolo dell'ectoderma, ma la componente

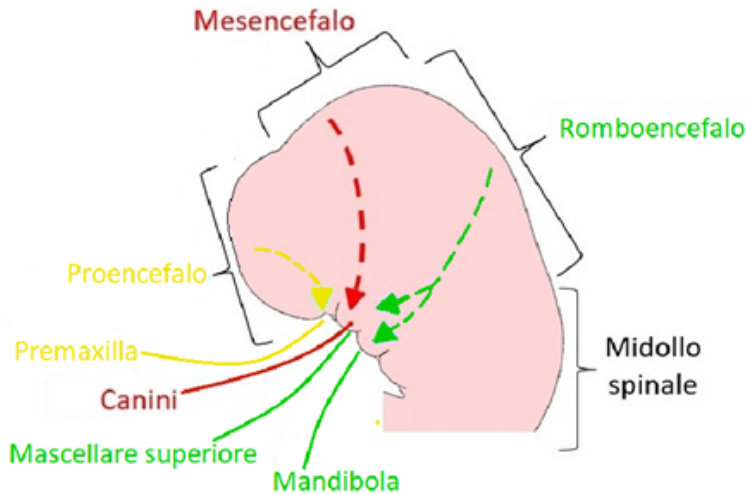


Figura 419. Traiettorie di migrazione di diverse popolazioni cellulari dalle strutture neurali distinte: romboencefalo, mesencefalo, prosencefalo; questi distinti gruppi di cellule daranno origine anche alle gemme dei diversi elementi dentali. Risulta affascinante la corrispondenza tra le funzioni svolte dai tre diversi gruppi dentali (raffinata propriocettività degli incisivi, coordinazione e guida dei movimenti dei canini, e lavoro ritmico e ripetitivo dei denti trituranzi) col tipo di funzioni delle strutture del SNC dalle quali i denti derivano.

mesenchimale acquisisce rapidamente il predominio nello stabilire la formazione delle popolazioni cellulari che daranno origine ai singoli elementi dentali; nel primo arco branchiale la regolazione locale tra l'ectoderma e l'ectomesenchima derivato dalla cresta neurale è cruciale per stabilire la forma del dente appropriata nella specifica regione mascellare (Cobourne, Mitsiadis 2006). Nel processo di migrazione cellulare appena descritto, sia le cellule che andranno a costituire l'arcata mascellare, sia quelle che andranno a costituire la mandibola posseggono un'origine comune, derivando dalla stessa condensazione cellulare ventrale all'interno del primo arco faringeo (Cerny et al. 2004).

I diversi gruppi dentali (incisivi, canini e premolari-molari) si trovano in porzioni di osso alveolare innervate da rami distinti del trigemino: l'area della premaxilla coincide col territorio del nervo nasopalatino, le aree laterali del mascellare sono innervate dai nervi palatini maggiori destro e sinistro, e nel mascellare superiore al confine di queste aree si posizionano i canini; il corpo mandibolare e i denti inferiori sono innervati dai nervi alveolari inferiori destro e sinistro (Fig. 421). Lo sviluppo e l'adattamento omeostatico della premaxilla, delle aree mascellari destra e sinistra e delle due emi-mandibole rispondono, entro certi limiti, in modo indipendente agli stimoli funzionali.

Riguardo alla propriocettività dentale si sa ancora poco sulla posizione specifica delle aree di riferimento della corteccia somatosensoriale primaria, perché la ricerca che indaga sul bersaglio corticale delle afferenze intra-dentali è ancora nelle fasi iniziali; ma ciò che emerge è un coinvolgimento sensoriale di gruppi dentali, nei quali la stimolazione di un singolo dente attiva una risposta corticale anche degli elementi vicini. Questa risposta neurale di gruppo, in relazione alle diverse aree embrionali dei mascellari, e alla loro innervazione specifica che si struttura contemporaneamente al loro sviluppo osseo, sembra suggerire i fondamenti embriologici anatomici e neurali a sostegno delle leggi di sviluppo planasiane (Planas 1994; Dettori 2001): Pedro Planas

Figura 420.  
Suddivisione  
degli elementi  
dentali in base  
alla loro origine  
embriologica:  
giallo,  
prosencefalo; rosso,  
mesencefalo; verde,  
romboencefalo.  
Cranio 372  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

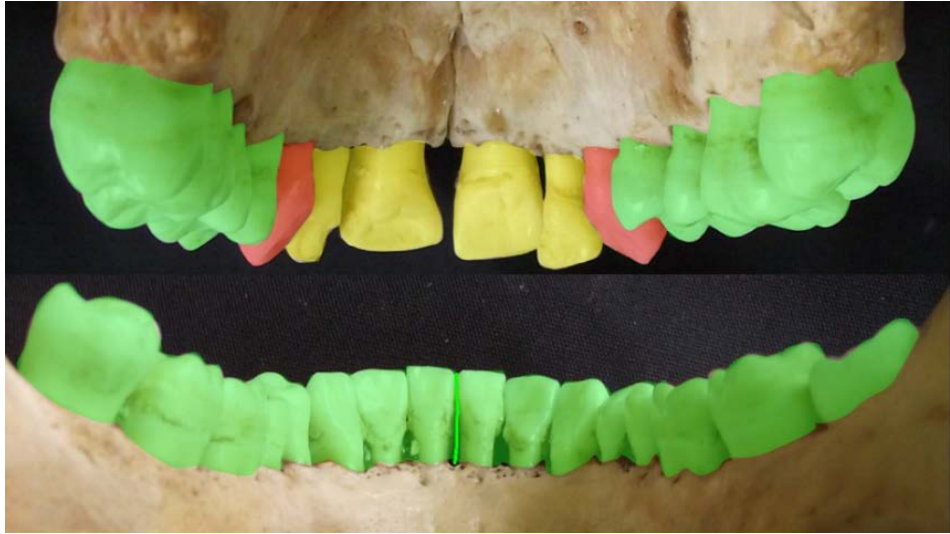


Figura 421. I mascellari sono innervati da rami distinti del nervo trigemino: la premaxilla dal nervo nasopalatino, le porzioni posteriori dei mascellari superiori dai nervi palatini maggiori; i canini superiori si posizionano al confine tra queste due innervazioni, come se la loro morfologia di transizione tra il gruppo incisivo e quello masticatorio fosse avallata anche da un punto di vista neurologico. Ogni emimandibola è innervata dal proprio nervo alveolare.



con una notevole intuizione clinica individuò nel mascellare superiore e nella mandibola una territorialità di sviluppo che si realizza con risposte di crescita differenziata alle stimolazioni biomeccaniche della masticazione, a seconda della distinta origine embrionale nei diversi settori dei mascellari.

Anche se le diverse componenti ossee dei mascellari sono innervate da fibre appartenenti tutte al nervo trigemino, la stimolazione di territori diversi attiva aree diverse del sistema nervoso centrale: la risonanza magnetica funzionale ha mostrato infatti un coinvolgimento di aree diverse sia corticali che extracorticali tra il morso incisale e quello molare (Yoshizawa et al. 2019). Ogni emisfero preferenzialmente risponde alla stimolazione del lato dentale controlaterale e in entrambi gli emisferi si evidenzia una chiara disposizione somatotopica con la rappresentazione dei denti mascellari, che si differenzia rispetto alla rappresentazione corticale dell'arcata dentale mandibolare (Bono 2020); la circolazione cerebrale viene attivata, durante la masticazione, indipendentemente dal ritmo e dal controllo volontario del lato di masticazione (Hasegawa et al. 2011).

Lo scheletro ha una buona innervazione sensoriale che come nelle altre parti del corpo serve per rilevare e rispondere a diverse stimolazioni, compreso il carico meccanico; le terminazioni nervose simpatiche che regolano le funzioni autonome legate al tessuto osseo sono più presenti negli spazi midollari e nel periostio, dove la densità di innervazione è maggiore vicino alle aree di attivo rimodellamento: solo recentemente le funzioni di questa complessa interazione tra tessuto nervoso e tessuto osseo sono iniziate a diventar note. Il sistema nervoso periferico svolge un ruolo sulla fisiologia ossea e sul suo adattamento all'ambiente meccanico (Heffner, Genetos, e Christiansen 2017), regolandone le funzioni autonome legate all'osteogenesi, incluso il rimodellamento omeostatico (Tomlinson et al. 2020); anche durante lo sviluppo embrionale degli arti e durante la loro ossificazione le fibre nervose giocano un ruolo distinto nella crescita scheletrica, innervando l'osso subcondrale e modulando la vascolarizzazione e la differenziazione della matrice endocondrale (Grässel 2014). Durante la vita intrauterina nell'osso in via di sviluppo si ha un rifornimento di fibre nervose sensoriali, apparentemente in parallelo con la crescente mineralizzazione, come a indicare un'influenza neurale sui processi di sviluppo dello scheletro (Sisask et al. 1995).

Nello scheletro in via di sviluppo del topo si evidenzia precocemente, soprattutto nelle aree con elevata attività osteogenica, un apporto nervoso funzionale co-localizzato con una ricca rete capillare (Sisask et al. 2013). Le fibre nervose si localizzano più frequentemente nell'osso metabolicamente attivo: nei vasi del periostio, nei canali di Volkmann, nel midollo osseo, nella giunzione osteocondrale della cartilagine di accrescimento e nell'attacco della membrana sinoviale; sulla superficie dell'osso i nervi periostali sono più numerosi all'epifisi che nelle altre regioni (García-Castellano 2000).

Nonostante che i due mascellari superiori e la mandibola rappresentino parti contrapposte dello stesso sistema funzionale atto alla frantumazione del cibo, presentano – come detto – differenze embriologiche anatomiche e funzionali, e svolgono il loro ruolo con distinte regolazioni propriocettive. Il campo recettoriale dei meccanoettori parodontali umani spesso si estende oltre un singolo dente e circa la metà dei meccanoettori parodontali dei denti posteriori risponde anche alla stimolazione dei denti adiacenti (da due a quattro); questi 'campi recettoriali' migliorano la localizzazione propriocettiva e la risoluzione spaziale dei singoli elementi dentali. Durante la masticazione vengono direttamente attivate non solo le afferenze parodontali che innervano il dente al quale la forza viene applicata, ma anche quelle che innervano i denti adiacenti; questa recettorialità di gruppo deriva anche da un collegamento meccanico tra denti vicini, attraverso le fibre collagene trans-settali o per contatto interdentale, piuttosto

che dalla ramificazione di terminazioni nervose verso più di un dente (Trulsson 2006; Johnsen, Trulsson 2003): caratteristica comune a tutte queste afferenze multiple è che i denti coinvolti sono adiacenti.

Quindi, sia per la loro origine embriologica che per la territorialità di innervazione delle diverse branche nervose, i mascellari si suddividono in aree funzionali ben distinte: premaxilla e mascellari laterali superiormente e le due emimandibole inferiormente.

I canini superiori si trovano al confine della premaxilla, in un territorio osseo molto sensibile alle stimolazioni biomeccaniche sia per la sua natura istologica che per la sua origine embriologica; le stimolazioni biomeccaniche che insistono sul canino superiore verranno condivise anteriormente dalla premaxilla e posteriormente dal mascellare con uno stimolo di crescita comune. Quanto alla premaxilla, una sollecitazione funzionale su un dente qualsiasi del settore incisivo superiore è raccolta come stimolo di crescita ossea globale di quel settore, non estendendosi però oltre i canini. La masticazione monolaterale promuove la crescita del processo alveolare e dell'osso basale attraverso una stimolazione neurale provocata dalle forze occlusali trasmesse dal parodonto: secondo le leggi di sviluppo di Planas dal lato lavorante sia il mascellare che l'emimandibola si irrobustiscono, mentre questo non succede sul lato di bilanciamento, nel quale l'emimandibola è stimolata a crescere in antero-posteriorità (Fig. 422).

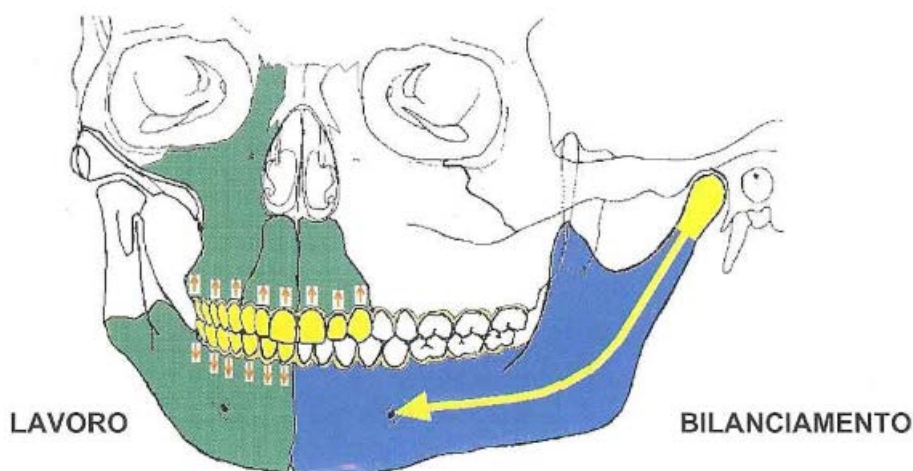


Figura 422. Sviluppo asimmetrico dei mascellari nella masticazione monolaterale fissa. Immagine tratta da: *“Evoluzione del rapporto dinamico funzionale tra occlusione e ATM”*, S. Dettori, A. Confaloni, 2001.

Come abbiamo visto, i canini sono denti particolarissimi per forma e per funzione; sia la lunga radice, sia la corona incisiforme, ma al contempo monocuspidata, consentono loro di poter sostenere notevoli sforzi (Fig. 423). Sono gli unici tra tutti gli elementi dentali a svolgere il lavoro di lacerazione, funzione che implica uno sforzo trasversale enorme, con una sollecitazione che si verifica anche durante la guida dei movimenti laterali della mandibola.

Queste considerazioni danno una nuova prospettiva sulle profonde implicazioni che il ruolo del canino, dente unico nel suo genere, gioca nello sviluppo e nella propriocettività delle ossa mascellari.



Figura 423. Frequentemente il canino viene usato in modo istintivo, facendo inconsiamente affidamento sulla sua capacità di resistere a intensi stress.

#### 4.9 Riduzione della lunghezza mandibolare

Lo sviluppo evolutivo della mandibola nel genere *Homo* e in particolare in *H. sapiens* deve essere visto come la somma di molteplici fattori, piuttosto che come il risultato di sole pressioni biomeccaniche o di vincoli cranici (Veneziano 2018). La robustezza della mandibola è descritta dal rapporto fra larghezza e altezza del suo corpo, rapporto importante nei primati per determinarne la resistenza alle forze di torsione e di flessione che si sviluppano durante la masticazione (Hylander 1985): l'aumento in altezza del corpo mandibolare osservato nell'evoluzione del genere *Homo* ha comportato una riduzione di robustezza della mandibola (Veneziano 2018).

Le australopithecine e le specie umane si distinguono per possedere mandibole corte e profonde con incisivi e canini relativamente piccoli. Un'analisi dello stress su mandibole di primati suggerisce che nella regione molare le mandibole sono verticalmente profonde come adattamento per contrastare l'aumento dello stress di flessione sagittale sul corpo mandibolare del lato di bilanciamento durante la masticazione unilaterale: questo aumento dello stress di flessione sul lato di bilanciamento è causato dalle intense forze muscolari che si attivano sul lato bilanciante durante la masticazione (Hylander 1979). Una ipotesi diffusa supponeva che questa serie di tratti si fosse evoluta nei primi membri del clade in risposta al cambiamento delle condizioni ambientali e a variazioni degli alimenti disponibili; e con l'emergere del genere *Homo* il significato funzionale della variazione della forma mandibolare era stato messo in relazione allo sviluppo tecnologico e in particolare al controllo del fuoco. Questa ipotesi è contrastata dal fatto che l'evoluzione della forma della mandibola sia nelle australopithecine che nell'uomo è stata eccezionalmente rapida rispetto a qualsiasi altro clade di primati. L'intero clade degli ominidi si distingue tra i primati come unico esempio nell'evoluzione della forma mandibolare; l'evoluzione dell'apparato masticatorio è stata collegata alla dieta e alla trasformazione degli alimenti, ma la connessione fisica tra neurocranio e mascella inferiore sottolinea senz'altro anche il ruolo dell'encefalizzazione nella riduzione dentale e mandibolare.

Sebbene il neurocranio e la mandibola possano essersi evoluti sotto l'influenza di diversi fattori, l'encefalizzazione si è verificata quasi contemporaneamente alla riduzione del volume dentale e mandibolare; inoltre, dato che le australopithecine non avevano sviluppato tecniche di trattamento del cibo, dobbiamo pensare che l'accorciamento della mandibola che le accomuna col genere *Homo* non sia in relazione all'elaborazione del cibo, ma dipenda anche da quel singolare adattamento locomotorio che è rappresentato dal bipedismo (Raia et al. 2018). È questo che ha determinato una diversificazione della conformazione dentaria, con la riduzione del volume dei cani-



ni, con la perdita del complesso canino/premolare e con la conseguente acquisizione di nuove potenzialità masticatorie, che ci avrebbero consentito l'accesso a nuove nicchie trofiche, aprendoci la strada verso nuove diete e nuovi adattamenti alimentari (Manzi 2018) (Fig. 424).

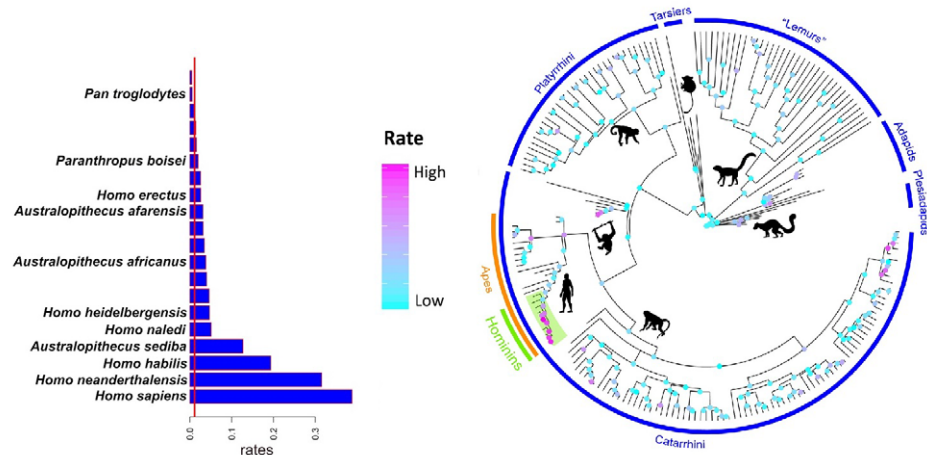


Figura 424. Tassi evolutivi della forma della mandibola sull'albero dei primati. Immagine tratta da "Unexpectedly rapid evolution of mandibular shape in hominins", Scientific Reports, 2018.

#### 4.10 Espansione del mascellare superiore

La forma delle arcate dentali e la dimensione del canino distinguono gli esseri umani da tutte le scimmie; gli esseri umani sono caratterizzati da canini piccoli e arcate con brevi parabole e corte file di denti postcanini, mentre le scimmie hanno grandi canini con lunghe e strette arcate dentali a forma di U. Nella famiglia degli ominidi, con la riduzione delle dimensioni del canino e del suo diastema, gli incisivi si mossero posteriormente con le arcate che diventarono paraboliche (Stelzer 2017) (Fig. 425)

Rispetto ai crani delle specie più arcaiche che presentavano una forma più allungata, in *Homo sapiens* il neurocranio sviluppò una encefalizzazione di forma globulare con una contrazione del diametro antero-posteriore; questa diminuzione di antero-posteriorità 'trascinò' indietro la base del mascellare superiore che contemporaneamente espanse la sua base (Fig. 426).

#### 4.11 Modificazione del piano oclusale

Il piano oclusale è inserito in uno schema funzionale più complesso le cui componenti si influenzano e coordinano reciprocamente (Dickerson, Chan, e Carlson 2001); la modificazione della geometria di diverse regioni craniali legata al bipedismo e alla encefalizzazione ha influenzato la vettorialità della muscolatura masticatoria e con essa la disposizione e l'orientamento dei denti. Le forze muscolari influenzano la posizione dei denti, così come la disposizione dei denti influenza il movimento muscolare, sia con l'inclinazione del singolo elemento sia con l'orientamento globale di tutti i denti. Gli assi lunghi dei denti si dispongono secondo l'inclinazione più favorevole a ricevere la pressione indotta dalla funzione (Thielemann





Figura 425. A sinistra scimpanzé (*Pan troglodytes*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; a destra *Homo sapiens*, cranio 4924 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

1958) (Fig. 427); il dente è un elemento biomeccanicamente inerte, la cui posizione si stabilizza nell'osso quando la risultante delle forze è pari a zero – situazione più virtuale che reale.

Durante la masticazione sulla superficie occlusale si sviluppano contemporaneamente forze muscolari con direzioni diverse che comunque avranno una singola risultante (Osborn 1993). L'apprendimento del modello motorio della masticazione è strutturato sulla morfologia del piano occlusale (e sulle modificazioni delle altre determinanti dell'occlusione): ogni cambiamento porta a una nuova fase di adattamento e apprendimento motorio (Federici 1977; Dickerson, Chan, e Carlson 2001; Pompa et al. 2010). Essendo il piano occlusale collegato agli altri aspetti funzionali dell'occlusione (inclinazione della fossa mandibolare, forma delle cuspidi, guida incisiva di protrusiva e guida canina di lateralità, lunghezza dei canini, distanza intercondilare, curve di compenso), nell'uomo questo assume caratteristiche proprie della specie e legate alla funzione masticatoria individuale e all'età (vedi capitolo 3 sull'usura dentale) (Fig. 428).

L'accorciamento del viso è una tendenza importante nell'evoluzione degli ominidi e un aumento dell'inclinazione assiale molare sembra essere associato all'arretramento dei mascellari e alla riduzione dei volumi dentali, in relazione funzionale con la struttura cranica; tra i primi ominidi *Australopithecus afarensis* mostra già un certo grado di orientamento assiale dei molari (Smith 1986).

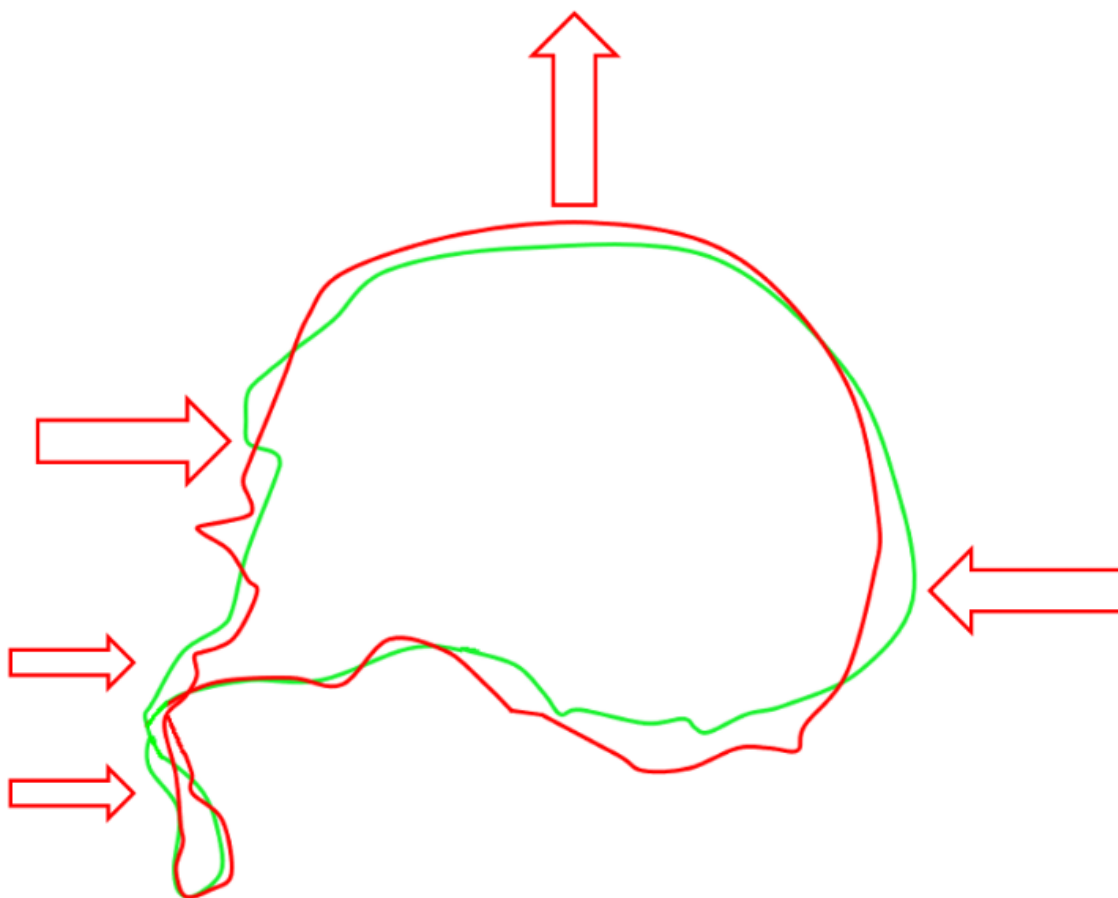


Figura 426. Rispetto alle specie più arcaiche (sagoma verde), in *Homo sapiens* (sagoma rossa) si verificò una contrazione del diametro antero-posteriore del neurocranio, che influenzò la forma del basicranio e del massiccio facciale.

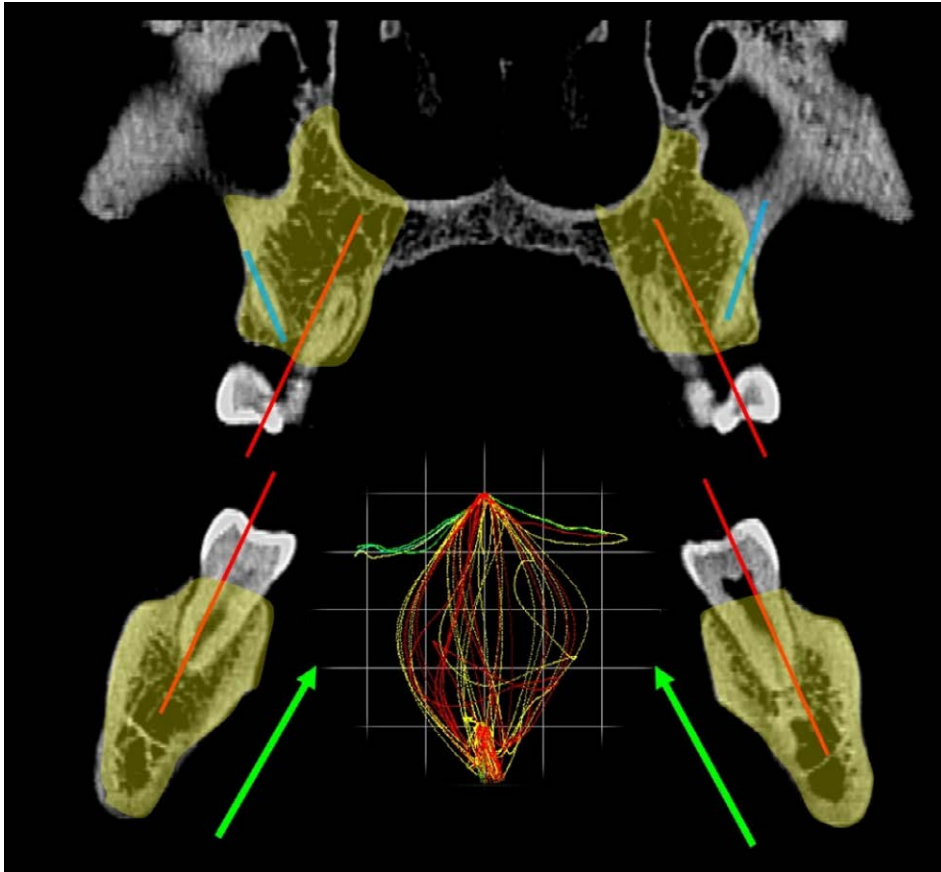


Figura 427. Assi dentali: le linee rosse indicano gli assi dei denti; le linee celesti indicano gli assi delle radici vestibolari dei molari superiori che sono orientate in modo da scaricare le forze anche verso il pilastro zigomatico; le frecce verdi indicano i vettori della fase di entrata del ciclo masticatorio nella quale si sviluppa il colpo di forza; al centro un tracciato kinesiografico dei cicli masticatori con le sovrastanti tracce di lateralità che guidano i cicli stessi. Si noti come gli assi dentali, quelli delle radici e le stesse basi ossee si orientino in relazione ai vettori principali della masticazione.



Figura 428. A sinistra gorilla (*Gorilla gorilla*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; a destra *Homo sapiens*, cranio 3677 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

4.12 Formazione dell'*overbite*

Nella dentatura umana l'*overbite* (o sovramorso) misura la sovrapposizione verticale degli incisivi centrali superiori sugli antagonisti inferiori avendo come riferimento le creste incisali (Fig. 429).

La dentizione delle scimmie è specializzata per una dieta 'arboricola' in cui prevale il consumo di frutta: incisivi lunghi larghi e prominenti, adattati per addentare perforare e sbucciare le scorze, con un rapporto incisale testa-testa che si rivela efficace per un facile trattamento di questo tipo di cibo; in tutti i primati (eccettuato l'uomo) il gruppo incisivo superiore ha un rapporto testa-testa (Osborn 1993). Nell'uomo il sopravanzamento del gruppo incisivo anteriore rispetto all'inferiore si lega a una modificazione dei mascellari, che è da ricondurre al nuovo assetto cranico dovuto alla locomozione bipede e alla postura eretta (Raia et al. 2018): nella nostra linea evolutiva l'*overbite* compare con *Australopithecus africanus*, nel quale il sovramorso incisivo è appena accentuato (Moggi-Cecchi 1998), strutturandosi poi con *Homo sapiens* come determinante funzionale dell'occlusione (Fig. 430).



Figura 429. A sinistra: *overbite* corretto; a destra: morso profondo.

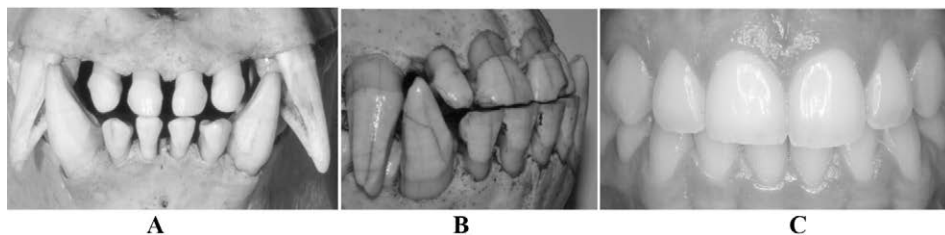


Figura 430. A: aluatta rossa (*Alouatta seniculus*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze; B: orangò (*Pongo pygmaeus*), reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze. C: *Homo sapiens*.

L'assetto del gruppo incisivo umano non deriva direttamente dalla struttura frugivora delle scimmie, ma è il prodotto della specializzazione alimentare onnivoro-carnivora delle australopithecine, nelle quali l'*overbite* fa la sua comparsa: gli incisivi umani sono corti, relativamente stretti e disposti verticalmente, adatti a incidere e separare dalle ossa duri pezzi di cartilagine e di muscolo, mentre i corti canini, inutili per combattere, sono tozzi, ottusamente smussati e solo leggermente più lunghi degli incisivi, in modo da aiutare le operazioni di rosicchiamento e lacerazione (Dart 1934).

Va altresì specificato che fino al secolo scorso la dentatura umana era sottoposta, a causa dell'intensa masticazione, a un'usura che riduceva progressivamente la guida incisiva e canina: l'abrasione occlusale conduceva a una graduale perdita dell'*overjet* e dell'*overbite* fino ad arrivare a un rapporto incisale testa a testa (vedi fig. 217). Il monitoraggio propriocettivo esercitato sui movimenti mandibolari, dagli incisivi in protrusiva e dai canini in lateralità, man mano che le faccette di usura si estendevano, venivano integrati da un controllo occlusale esteso anche ai denti posteriori.

Nelle pagine precedenti abbiamo visto come il fattore posturale del bipedismo, associato alla nostra peculiare encefalizzazione globulare, abbiano plasmato insieme la struttura dell'apparato stomatognatico; negare la correlazione tra postura e occlusione dentale significa non soltanto non prendere in considerazione i rapporti embriologici anatomici e funzionali che intercorrono tra i vari segmenti della catena posturale della quale la bocca fa parte, ma significa anche bellamente ignorare la storia evolutiva che lega indissolubilmente mandibola, cranio e colonna vertebrale.



## Funzione masticatoria

Considerate la vostra semenza:  
fatti non foste a tappar buchi a' denti  
ma per seguir virtute e canoscenza.  
(Anonimo pratese sec. XXI)

Nei capitoli precedenti si è affrontata la continuità evolutiva dell'anatomia del nostro apparato masticatorio; rimane adesso da trattare quale sia il suo corretto funzionamento, sia in statica (massima intercuspidazione) sia in dinamica (durante l'alimentazione), in modo da cercare di dare una risposta seppur parziale alla domanda implicita nella frase: «In qualsiasi campo è fondamentale conoscere il concetto di fisiologico, poiché in base a questo si diagnosticano le patologie o l'anormalità» (Planas 2000).

Innanzitutto occorre definire il concetto di occlusione dentale in massima intercuspidazione, che coincide con quello di stabilità del rapporto mandibolo-cranico, ovvero il posizionamento reciproco che cranio e mandibola (e rachide cervicale) attuano nei tre piani dello spazio, ogni volta che le arcate dentarie arrivano a serrarsi.

L'occlusione è il rapporto dinamico, morfologico e funzionale che occorre tra tutti i componenti del sistema stomatognatico, compresi quindi non solo i denti, ma anche i tessuti di sostegno, il sistema neuromuscolare, l'ATM e le ossa craniofacciali; tra i vari tessuti del sistema esiste un equilibrio funzionale omeostatico, nel quale i processi biologici e i fattori ambientali locali sono in un rapporto equilibrato. Le sollecitazioni cui sono sottoposti i denti vengono normalmente dissipate senza problemi, in quanto lo stress è controbilanciato dalla capacità d'adattamento dei tessuti di sostegno, dei muscoli dell'apparato masticatorio e delle ATM. Un'occlusione fisiologica può presentare innumerevoli varianti morfologiche ma è in ogni caso caratterizzata da rapporti funzionali accettabili, in cui i tessuti del sistema hanno sviluppato e mantengono un equilibrio strutturale e funzionale. Le varianti scovre da patologie tissutali sono in pratica l'espressione di un adattamento a un insieme di fattori intrinseci ed estrinseci: le varianti fisiologiche sono quindi ampiamente diffuse e rappresentano in realtà la norma. Gli schemi terapeutici precostituiti si rifanno a modelli ideali che riguardano la struttura morfologica del sistema più che la sua funzionalità, e poco hanno a che fare con un discorso sulla salute (McNeill 1999).

La condizione di omeostasi di tutti i tessuti che concorrono alla funzione dell'apparato stomatognatico diventa allo stesso tempo sia il principio guida sia l'obiettivo



dei nostri interventi odontoiatrici; quindi quali sono gli schemi occlusali che portano a una corretta dissipazione delle intense forze che si sviluppano durante la chiusura del morso e l'alimentazione? Anche se la definizione di 'occlusione normale' è stata proposta per la prima volta da Angle nel 1899, in modo da definire l'ideale da raggiungere nel trattamento delle malocclusioni (Saratti et al. 2021a), le caratteristiche che costituiscono un'occlusione funzionale 'ideale' non sono state ancora definitivamente stabilite e in questo settore di ricerca si sono evidenziate deficienze: non esistono studi a lungo termine per misurare l'impatto di schemi occlusali non ideali sulla dentizione (Clark, Evans 2001).

La prospettiva antropologica ha influenzato molto poco le diverse scuole gnatologiche (Saratti et al. 2021a) che approcciano l'occlusione da prospettive differenti, e con conclusioni altrettanto diverse; va però affermato con decisione che distinti punti di vista possono sì condurre a differenti narrazioni, ma queste non devono essere necessariamente contraddittorie. Pur tenendo presenti le variazioni individuali, la fisiologia di una corretta funzione masticatoria umana rientra in un *range*, comune *in primis* alla classe dei mammiferi, poi all'ordine dei primati, alla famiglia degli ominidi, e infine al genere *Homo*.

L'ATM è forse l'articolazione più complessa del corpo umano ed è sicuramente la più frequentemente utilizzata (Angelo 2016); la motilità mandibolare è controllata da almeno 18 gruppi muscolari, che generano movimenti spesso asimmetrici ma accuratamente gestiti, in modo da essere precisi a livello sub-millimetrico, specialmente in prossimità del contatto occlusale; l'ATM è parte di un sistema meccanico *multitasking*, che assolve le funzioni del mordere, masticare, deglutire, respirare, esprimere emozioni e parlare (Scarr, Harrison 2017).

I dentisti in ogni loro intervento entrano (troppo spesso inconsapevolmente) nella regolazione di questo sensibilissimo sistema, e la fortuna della classe odontoiatrica è che la capacità di adattamento dell'insieme è talmente ampia da superare, quasi sempre, i turbamenti propriocettivi conseguenti a un intervento incongruo. La raffinata propriocettività del sistema si attiva per spessori di pochi micron ed è ben superiore alla massima precisione che noi dentisti siamo in grado di esprimere con i nostri lavori. L'adattamento dentale è una risposta comportamentale che tende a ripristinare e mantenere le condizioni omeostatiche: le capacità di adattamento del paziente sono fondamentali per il successo della terapia – non solo – protesica (Anochin, Agafonow 1961).

L'alimentazione è una funzione imprescindibile per la vita dell'animale, un bisogno primario perché fornisce i nutrienti da assimilare necessari per l'energia, il mantenimento, la crescita e la riproduzione (Reilly, McBrayer, e White 2001). Fra tutte le funzioni dell'apparato stomatognatico l'alimentazione (che comprende la masticazione e la deglutizione) è imprescindibile per la vita: in teoria noi potremmo respirare solo col naso, potremmo non parlare e cessare ogni espressività facciale e riuscire (mestamente) a sopravvivere, ma non possiamo in alcun modo cessare di masticare e deglutire quanto masticato. I denti e le strutture buccali hanno un ulteriore ruolo biologico in molteplici aspetti della vita animale come toelettatura, cure parentali, scavo, difesa, interazioni aggressive e trasporto di materiale; perciò, se pure l'apparato buccale deve essere spiegato anzitutto in termini di riduzione del cibo, non ne va dimenticato il grande potenziale multiplo, selettivo delle altre influenze funzionali (Gans, de Vree, e Gorniak 1978).

Fra tutte le funzioni svolte dalla bocca l'alimentazione (deglutizione prima e masticazione poi) è filogeneticamente la più arcaica e le altre funzioni si sono aggiunte successivamente; anche se la funzione masticatoria svolge il ruolo primario nella caratterizzazione e nella specializzazione dell'apparato buccale dei mammiferi, bisogna

tener conto anche degli altri ruoli biologici che intervengono nello sviluppo delle strutture che osserviamo in bocca (Fig. 431).

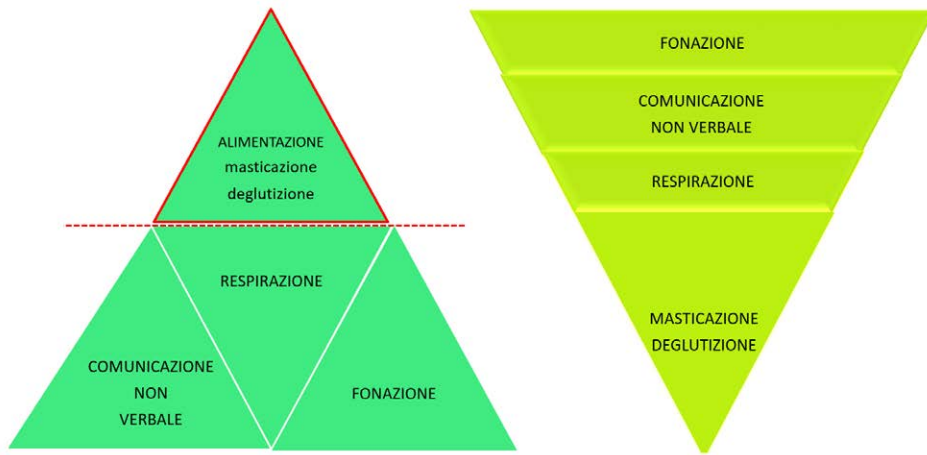


Figura 431. Tra le diverse funzioni che la bocca svolge nell'uomo, la masticazione e la deglutizione sono imprescindibili per la vita; nello schema piramidale a sinistra sono evidenziate da un bordo rosso e si trovano al di sopra di una ipotetica linea di sopravvivenza; a destra, nella piramide rovesciata, si rappresenta dal basso in alto la successione cronologica nello sviluppo delle funzioni dell'apparato buccale.

Il sistema stomatognatico deve quindi essere capace di adattarsi a masticare e deglutire pressoché in ogni situazione, pena la morte per fame dell'animale; per questo motivo si sono sviluppate dinamiche mandibolari ridondanti, capaci di adattarsi e poter adempiere all'alimentazione anche in situazioni non ideali.

L'enorme adattabilità della masticazione fa sì che i suoi movimenti, sebbene rimangano in uno schema specie-specifico oltre che individuale, mutino istante per istante adeguandosi alle necessità biomeccaniche del singolo colpo masticatorio, in modo da ottenere il massimo dell'efficacia triturante evitando al contempo forze dannose per l'integrità dei denti. Sono da considerare patologici sia i *pattern* totalmente ripetitivi per una mancanza di libertà di movimento e sovraccarico delle strutture (la masticazione monolaterale va considerata potenzialmente patologica proprio perché riduce la gamma dei movimenti possibili), sia gli schemi totalmente variabili per una mancanza di memoria neuromuscolare (Piancino 2018). Gli schemi individuali di movimento sono generati dai vettori dei muscolari e la loro potenzialità dinamica è regolata dalle superfici occlusali: un'occlusione che sia armonizzata con la parte muscolare e articolare consentirà lo svolgersi di quella miriade di variazioni di movimento necessarie per affrontare efficacemente la complessità di una dieta onnivora.

La maggior parte dei mammiferi possiede un sistema masticatorio cinematicamente ridondante: per generare un dato movimento mandibolare possono essere teoricamente generati multipli modelli motori (Langenbach, van Eijden 2001). L'ATM umana è un tipico esempio di sistema articolare cinematicamente e meccanicamente indeterminato, nel quale fosse mandibolari e condili si articolano in modo anatomicamente incongruo (Koolstra 1999); questa scarsa corrispondenza morfologica tra le superfici articolari dell'ATM è il fondamento della sua libertà di movimento, libertà che consente lo sviluppo di innumerevoli microvariazioni dinamiche adattative prodotte dalla nostra alimentazione onnivora, altamente diversificata per tipologia e consisten-

za di cibi. Questa enorme potenzialità data dall'insieme delle componenti muscolari può produrre forze risultanti che consentono a entrambe le ATM movimenti con sei gradi di libertà (Koolstra 1996), e ogni muscolo è in grado di influenzarne più di uno (Pileicikiene, Surna 2004).

Quindi nella triade funzionale ATM/muscoli masticatori/denti questi ultimi rappresentano l'interfaccia attraverso la quale i dentisti quotidianamente dialogano (consapevolmente o meno) con il sistema, recuperando, mantenendo, oppure perdendo, la fisiologica armonia omeostatica.

Dopo queste considerazioni generali, rimane però da esaminare quali siano i principi base su cui impostare una occlusione omeostatica.

### 5.1 Criteri generali di una occlusione omeostatica

Come abbiamo visto i principi che caratterizzano la fisiologia del nostro modo di masticare affondano nella nostra storia evolutiva e sono comuni prima alla classe dei mammiferi, poi all'ordine dei primati, passando poi per tutti i rami evolutivi che dall'ultimo antenato comune hanno portato attraverso il genere *Homo* fino a noi. L'estrema adattabilità dell'apparato masticatorio consente anche la nostra spiccata diversità fenotipica individuale: questa capacità di funzionare, a prescindere dall'aderire a una presunta idealità, rende meno evidenti i criteri che possono definire una situazione di salute oclusale. I principi generali di una occlusione fisiologicamente omeostatica si devono anzitutto ricercare in due momenti funzionalmente distinti: il primo in una situazione 'statica' con i contatti oclusali che avvengono in massima intercuspidazione, quando le arcate giungono nella posizione di minima verticalità; l'altro in un contesto 'dinamico', con i contatti che si verificano durante i movimenti della masticazione.

#### 5.1.1 Occlusione statica

La posizione di massima intercuspidazione si raggiunge con il completo ingranaamento delle arcate dentarie che si verifica sia con la deglutizione – per circa 2.000 volte nelle 24 ore, e con una forza media giornaliera di oltre 2.000 kg – (Molina et al. 1980), sia al termine del ciclo masticatorio quando il bolo è stato finemente sminuzzato.

Durante la massima intercuspidazione il supporto oclusale deve essere sostanzialmente a carico dei denti premolari e molari, che per la loro anatomia corono-radicolare sono maggiormente adatti a sopportare le intense forze sviluppate dai muscoli di chiusura della bocca; il gruppo incisivo dovrebbe essere interessato solo da contatti di sfioramento, essendo questi elementi dentari destinati piuttosto che a dissipare le forze dei muscoli adduttori, a esercitare una funzione di taglio degli alimenti o di sensibilità propriocettiva.

##### 5.1.1.1 Uniforme distribuzione dei contatti sulle cuspidi di supporto

Ogni singolo dente è un fattore significativo per il controllo dell'occlusione, perché, attraverso i suoi contatti con le strutture antagoniste, diventa un fine regolatore del rapporto mandibolo-cranio-cervicale (Line 2005).

La massima intercuspidazione non è soltanto uno statico punto di arresto e stabilizzazione del rapporto mandibolo-cranio-cervicale, ma condiziona anche i movimenti masticatori, influenzando e diversificando il modello di occlusione dinamica (Al-Nimri 2010). Le superfici oclusali adatte a sopportare il carico della massima intercuspidazione sono principalmente quelle delle cuspidi di supporto (ideale prosecuzione evo-

lutiva del protocono arcaico): le forze occlusali si dovrebbero ripartire uniformemente su tutti gli elementi cuspidati in modo da ottenere una distribuzione senza sovraccarico sui singoli elementi dentali e sulle loro strutture di sostegno. I rapporti statici tra le arcate dentali devono essere distribuiti con contatti simultanei di tutti i denti posteriori di entrambi i lati dell'arcata dentale (Fig. 432).



Figura 432. In rosso: superfici funzionali delle cuspidi di supporto; in verde: superfici funzionali delle cuspidi di taglio. Reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

La teoria che prevede l'esistenza di contatti cuspidali puntiformi perde fatalmente consistenza se teniamo presente che l'usura è fisiologicamente un fenomeno inesorabile al quale va incontro ogni area di contatto della superficie dello smalto. Come abbiamo visto nel capitolo che dell'usura tratta specificamente, per la salute dell'apparato stomatognatico è necessario che ogni 'punto' di contatto diventi nel tempo un'area progressivamente più ampia. Inoltre la teoria dei contatti a tripode sottintende l'immobilità tridimensionale di ogni dente, un immobilismo diametralmente opposto alla meravigliosa capacità sia dello smalto di consumarsi, sia del parodonto di adattare continuamente la posizione dell'elemento dentale al mutare dell'ambiente biomeccanico.

#### 5.1.1.2 Sfiocamento del gruppo incisivo

La relazione di sfioramento statico e dinamico tra gli incisivi mascellari e quelli mandibolari gioca un ruolo essenziale perché dirige, fornendo guide funzionali, la dinamica mandibolare. L'*overbite* o sovramorso incisivo, definito funzionalmente come guida anteriore, dialoga con la guida posteriore data dall'inclinazione del tetto della fossa mandibolare, ed è il primario fattore di regolazione della mandibola sul piano orizzontale: anomalie della guida anteriore, come ad esempio un morso aperto o un morso coperto, rappresentano fattori disfunzionali, perché o costringono altri elementi dentali a vicariare la funzione guida del gruppo incisivo (morso aperto) o creano interferenze occlusali e conseguenti movimenti mandibolari adattativi forieri di stress per muscoli e legamenti.

Nelle popolazioni preistoriche, sebbene l'usura potesse variare a seconda della popolazione osservata e dell'età del soggetto, l'*overbite* tendeva a ridursi fino a scomparire con l'avanzare dell'età dell'individuo; questo tipo di maturazione occlusale è comune non solo a tutte le specie umane arcaiche ma anche a tutte quelle popolazioni di *Homo sapiens* che, a causa del loro isolamento, hanno mantenuto invariata la loro alimentazione. Ciò dimostra che la perdita progressiva dell'*overbite* non deve essere considerata caratteristica esclusiva di una condizione primitiva, perché anzi connota e definisce la maturazione dell'occlusione umana; tale maturazione si è evolutivamente delineata durante gli ultimi due milioni di anni e nell'ultimo secolo e mezzo è stata alterata dal drastico cambiamento dei cibi. Nelle popolazioni del passato era pressoché la norma una intensa usura delle superfici dentali, che nel corso della vita di un individuo portava la guida anteriore a diminuire progressivamente, fino a un rapporto testa-testa (Laplanche 2010). Questo fenomeno faceva parte di una maturazione dell'apparato stomatognatico che comportava una modificazione di tutte le determinanti dell'occlusione:

- diminuzione dell'*overjet*;
- diminuzione dell'*overbite*;
- diminuzione dell'altezza cuspidale;
- appiattimento delle curve di compenso;
- diminuzione della pendenza del tetto della fossa mandibolare;
- trasformazione dei punti di contatto dentale interprossimali in aree di contatto;
- conseguente mesializzazione delle arcate e rapporto testa-testa incisale.

Questo ultimo fenomeno – denominato 'deriva mesiale' – si riferisce alla migrazione corporea in senso mesiale dei singoli denti all'interno dell'osso alveolare, e non allo spostamento dell'intera dentatura come parte dei processi di crescita scheletrica; il risultato di questo processo è la mancanza di spazi interdentali, anche in soggetti con usura interprossimale avanzata, e una riduzione della lunghezza delle arcate dentali, caratteristiche presenti nelle dentature di un'ampia varietà di ominidi e pongidi, fossili e

viventi (Kaifu et al. 2003). Quindi con la progressiva fisiologica usura delle superfici occlusali anche il tagliente bordo incisale si trasforma una superficie piatta (Fig. 433, 434).

L'assetto cranio-facciale sia filogenetico che ontogenetico influenza i modelli occlusali: l'analisi della relazione incisale in crani umani di diversi periodi storici suggerisce che nel corso della vita di un individuo il mantenimento in età adulta della guida anteriore è fenomeno recente, apparso rapidamente nel corso del XX secolo. La mancanza di usura della guida anteriore si è verificata soprattutto nelle ultime generazioni, in combinazione con un aumento di alterazioni occlusali, affollamenti dentali e malocclusioni di II classe; il tasso di malocclusioni di II classe è aumentato progressivamente ed è diventato una caratteristica generale nelle moderne popolazioni 'industrializzate' (Guichard 2001). Le modificazioni della dieta verso cibi più morbidi e preconfezionati diminuisce le forze masticatorie necessarie per sminuzzare gli alimenti e riduce l'usura abrasiva dei denti; la dieta di un uomo moderno, che viva in una nazione industrializzata, fa sì che i denti non vengano più us[ur]ati in modo da maturare una relazione incisale di testa-testa. Le dentature appartenenti alle popolazioni del passato erano sottoposte a una forte usura che riduceva i denti per attrito, modificandoli continuamente e dinamicamente per tutta la vita, anche attraverso la loro migrazione mesiale compensatoria; tutti gli esseri umani contemporanei ereditano questi meccanismi di compensazione, ma la recente diminuzione dell'intensità dell'usura ha portato a un aumento della frequenza di diverse patologie dell'apparato stomatognatico nelle popolazioni delle società moderne (Kaifu et al. 2003).

La definizione di questi concetti evolutivi è il primo passo verso un'analisi antropologica dell'occlusione e verso la definizione di quella che dovremmo considerare come un'occlusione 'normale' (Laplanche 2010).

La funzione svolta dal gruppo incisivo che si rapporta col fisiologico *overbite* è paragonabile a quella delle lame di una forbice, serve per incidere e rosicchiare il cibo; in massima intercuspidação tutto il gruppo incisivo dovrebbe avere un contatto di sfioramento, contatto decisamente più lieve di quello sopportato dai denti posteriori. Numerosi fattori rendono un dente incisivo potenzialmente più delicato rispetto a un molare, conferendogli una struttura complessivamente inadatta a supportare carichi intensi: la geometria della corona dentale più affusolata, la radice più mediamente sottile rispetto ad un molare, un orientamento spesso non coincidente tra l'asse dentale e i vettori delle forze che si scaricano durante i movimenti, un processo alveolare spesso sottile, nonché una maggiore soglia di sensibilità al carico rispetto a premolari e molari.

Nei mammiferi i meccanorecettori parodontali condividono un elemento di base, la sensibilità allo stiramento, anche se l'ultrastruttura microanatomica, le connessioni neurali e le funzioni possono essere diverse per i diversi tipi di denti e nelle diverse specie animali: ad esempio nei conigli i contatti dei molari provocano una rapida eccitazione dei masseteri e così anche per i canini del gatto, mentre negli esseri umani un tocco su un incisivo centrale evoca una rapida inibizione di questi muscoli. Sempre nell'uomo, similmente agli incisivi, durante i movimenti laterali della mandibola anche i contatti che si verificano sui canini inibiscono l'attività dei muscoli di chiusura (Manns, Chan, e Miralles 1987), mentre la stimolazione meccanica del primo molare ne provoca l'eccitazione immediata (Brinkworth, Male, e Türker 2004). Nei mammiferi forse l'azione inibitoria dei tre denti più anteriori dei mascellari può essere considerata un'apomorfia, ovvero un carattere, nuovo, che si è evoluto per fungere da sensore sia per la masticazione che per la deglutizione, inibendo i muscoli temporale e massetere all'inizio dell'azione deglutitoria della lingua (Vaahtoniemi 2020).

Nell'uomo i recettori nella regione molare presentano caratteristiche fisiologiche diverse da quelli della regione degli incisivi (Türker 1997), e nelle risposte riflesse prima-



Figura 433.  
Bordi incisali  
usurati. Cranio  
5049 del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

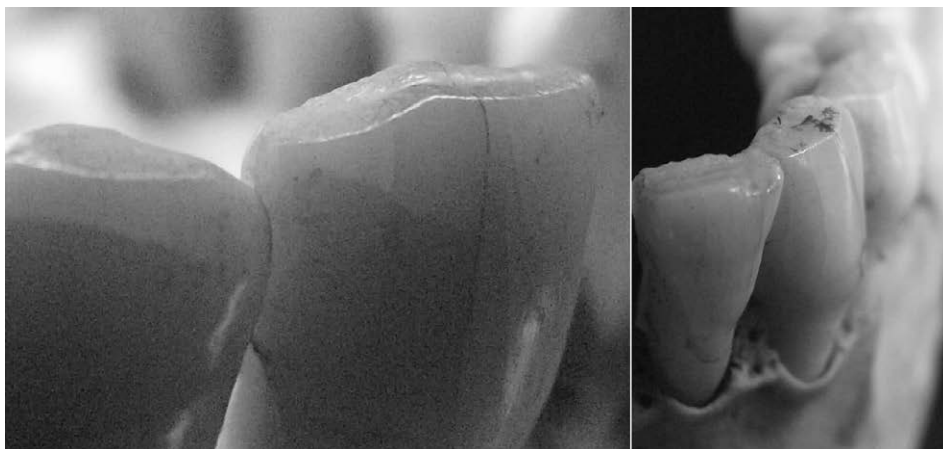


Figura 434. Bordi  
usurati. Cranio  
5049 del Museo  
di Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

rie si è evidenziato un diverso comportamento tra questi due gruppi di denti; causa di ciò sono probabilmente strutture radicolari più estese e complesse, che consentono una connessione più solida con l'osso alveolare e di conseguenza una minor possibilità di movimento delle radici, nonché una ridotta rappresentazione dei meccanocettori parodontali dei denti posteriori (Brinkworth, Male, e Türker 2004). La superficie radicolare degli incisivi è minore rispetto a premolari e molari, e le strutture parodontali meno resistenti; un precontatto anteriore innesca una contrazione muscolare che porta a disinnescare la forza di chiusura della mandibola, per sottrarre il più delicato gruppo incisivo a contatti traumatici (Biavati 2019). Nello studio dei meccanocettori parodontali del gruppo incisivo si è evidenziato che le forze massime di serramento volontario cadono bruscamente quando i denti anteriori entrano in contatto (Gerstner, Madhavan, e Crane 2011), e sul gruppo incisivo uno stimolo in rapido aumento induce frequentemente l'inibizione della contrazione dei muscoli masticatori. Questo meccanismo riflesso protegge efficacemente i denti anteriori e i loro tessuti di supporto da forze dannose, quando lo



stimolo applicato si sviluppi troppo rapidamente – come nel caso dello schiacciamento inavvertito di un piccolo ostacolo duro posto in un cibo morbido (Yang, Türker 1999).

Per i motivi suddetti i dentisti debbono porre molta attenzione a controllare ed eliminare contatti eccessivi del gruppo incisivo in massima intercuspiazione, ch  possono innescare alterazioni riflesse e protettive della postura mandibolare (generalmente con l'aumento dell'attivit  dei due muscoli pterigoidei esterni, che arretrando la mandibola cercano di evitare il traumatismo anteriore). Sia in massima intercuspiazione che durante i movimenti di protrusiva i contatti che avvengono tra bordo incisivo inferiore e superficie palatale superiore non coinvolgono nella stessa maniera tutto il taglio incisale: inferiormente lo spigolo esterno del bordo incisale   quello che deve essere valutato pi  attentamente ai fini della sua conservazione, perch  contattando con il superiore concorre a determinare la dimensione verticale del morso (Fig. 435).

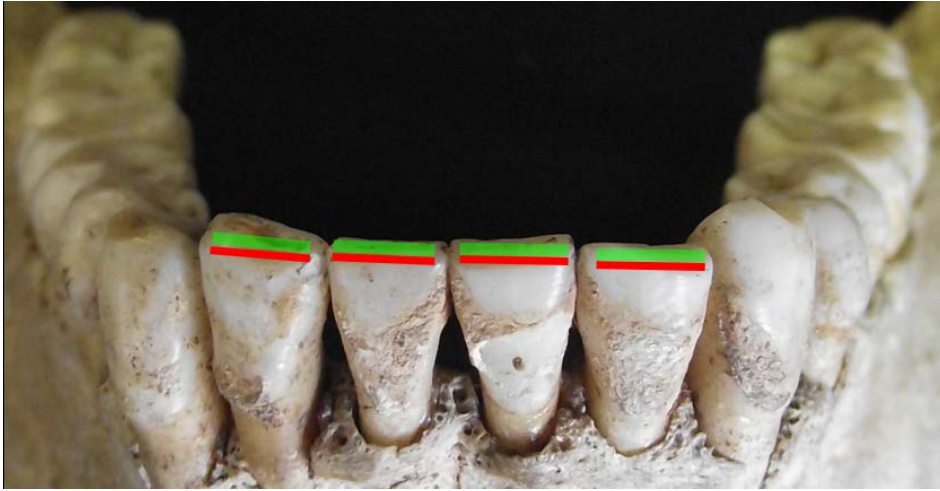


Figura 435. Il bordo incisale presenta zone funzionalmente diversificate: il margine vestibolare del bordo incisale (linee rosse) in massima intercuspiazione contatta *in primis* la superficie palatale degli incisivi superiori, contribuendo a mantenere la dimensione verticale; in verde le superfici dell'area incisale meno coinvolte nel contatto dei denti anteriori durante la massima intercuspiazione. Cranio 3895 del Museo di Antropologia dell'Universit  di Firenze.

La porzione pi  linguale del bordo incisale invece   quella maggiormente coinvolta in interferenze dinamiche durante i movimenti escursivi sul piano orizzontale della mandibola (e proprio per questo le possibilit  di un ritocco oclusale sono maggiori) (Fig. 436).

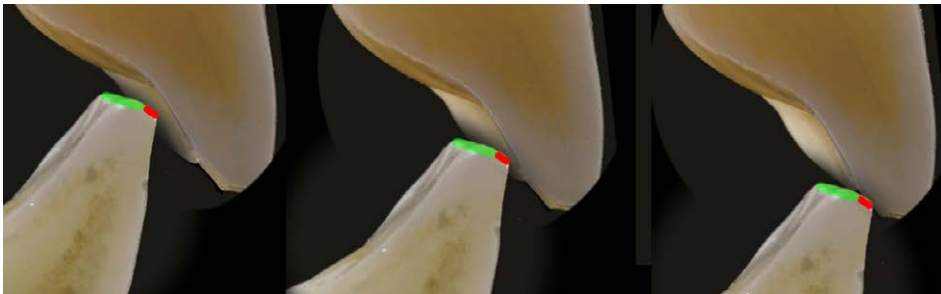
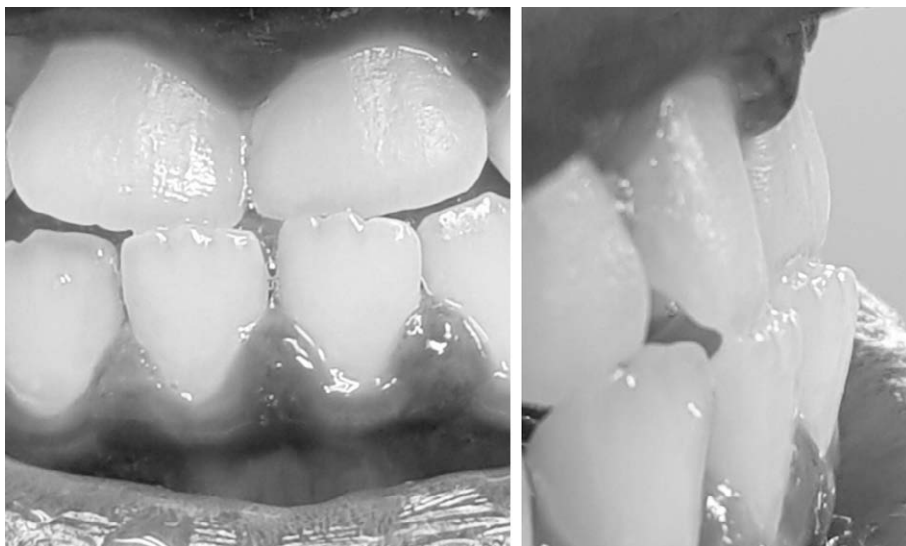


Figura 436. Anche durante i movimenti di protrusiva e di lateralit  il bordo incisale ha aree funzionalmente diverse.

Come le mani dell'uomo possono impugnare un oggetto con la presa di potenza (nella quale tutte le dita di una mano partecipano all'afferrare un oggetto contro il palmo) oppure con la presa di precisione (nella quale la forza applicata è minore e il contatto coll'oggetto è limitato al polpastrello dell'indice e del pollice), così anche le due forme principali di denti, molare e incisivo, differiscono in termini di funzione: i molari svolgono un ruolo nello schiacciare e macinare il cibo attraverso una masticazione potente, mentre gli incisivi svolgono un ruolo chiave nel controllo motorio fine (Yoshizawa et al. 2019). La sensibilità degli incisivi consente la delicatezza con la quale i mammiferi possono eseguire comportamenti di 'presa di precisione' sia con gli arti anteriori che con la bocca: le madri possono afferrare delicatamente coi denti anteriori i loro piccoli; nei primati, quando l'animale afferra un oggetto o con entrambe le mani o con la bocca, si attiva la stessa porzione della corteccia premotoria. A livello corticale la sensibilità delle mani è paragonabile a quella del cavo orale, come evidenzia l'*homunculus* di Penfield nel quale la dimensione delle diverse parti del corpo è in relazione all'ampiezza del tessuto cerebrale motorio dedicato.

Durante il periodo dello sviluppo l'*overbite* ha anche una funzione di regolazione del rapporto mandibolo-cranico: nelle situazioni in cui la mandibola tende a svilupparsi anteriormente in modo eccessivo il sovramorso rappresenta un controllo propriocettivo che tende a limitare l'inversione del rapporto incisale; la perdita di questo 'freno' anatomico e funzionale può contribuire a una esuberante crescita mandibolare (Fig. 437).

Figura 437. Inversione del morso: la paziente si è presentata in studio quando oramai era troppo tardi per tentare il recupero di un corretto overbite con delle piste in composito da ricostruzione dentale.



Quando durante l'eruzione degli incisivi centrali permanenti i loro bordi si avvicinano, se si prefigura una situazione di inversione dei normali rapporti incisali, si può in prima battuta cercare di evitare che il bordo degli incisivi inferiori sopravvanti quello dei superiori. In una singola seduta e con un po' di composito dentale si possono prolungare con una inclinazione vestibolare i bordi incisali superiori, creando così, anche in modo rudimentale, delle 'piste' che intercettano e sopravanzano il bordo inferiore. Con questi 'scivoli' provvisori in composito i bordi incisali degli inferiori vengono intercettati durante il movimento di chiusura mentre questo si avvicina alla massima intercuspiazione, ricreando un contatto propriocettivo e un limite allo scivolamento in avanti della mandibola. Con il procedere del movimento eruttivo gli incisivi inferiori

tenderanno a scivolare sulle piste in composito, e successivamente sulle superfici palatali dei superiori, ripristinando il corretto *overbite* e con esso il suo freno propriocettivo alla protrusione mandibolare. Una volta recuperati i corretti rapporti incisali il composito sarà facilmente rimovibile. Va da sé che questo tipo di soluzione ha senso come intervento immediato volto a semplificare le successive necessarie cure ortodontiche: il suo scopo è scongiurare l'inversione del morso e una spinta protrusiva incontrollata della mandibola (Fig. 438, 439).

#### 5.1.2 Occlusione dinamica (masticazione)

Nonostante ci siano delle eccezioni, la maggior parte dei mammiferi mastica alternativamente su un lato per volta (Popowics, Herring 2006), e il cambiamento spontaneo del lato di trattamento del bolo è il primo fondamento di una corretta funzione masticatoria. Una masticazione monolaterale fissa è una perturbazione dell'alternanza del ciclo masticatorio e può essere già di per sé considerata una disfunzione, anche se, grazie alla estrema adattabilità del sistema masticatorio, può rimanere clinicamente silente per molto tempo.

La masticazione dei mammiferi deriva dall'interazione fra un modello neurologico ritmico intrinseco e un *feedback* sensoriale a sua volta generato dall'interazione del sistema (muscoli, ossa, articolazione, denti, tessuti molli) con il cibo; la mandibola è sottoposta a meccanismi di controllo che agiscono in tempo reale, determinando variazioni di forza e di direzione del movimento che si adatta alle esigenze funzionali in ogni singolo istante. L'*output* del *central pattern generator* (CPG) è modificato da *input* che discendono dai centri più alti del cervello e dai *feedback* dei recettori sensoriali: i recettori tattili intraorali, i fusi muscolari e i meccanorecettori specializza-



Figura 438. In alto si possono vedere i rapporti dei bordi incisali in massima intercuspiazione: si sta per verificare l'inversione del morso; in basso sono state applicate le piste in composito, che, con la loro inclinazione, intercettano i bordi incisali superiori.

ti nel legamento parodontale hanno effetti particolarmente potenti sui parametri di movimento (Lund, Kolta 2006). I segnali di *feedback* propriocettivo giocano un ruolo critico nel plasmare i modelli locomotori ritmici di base, modulando l'entità e la tempistica dell'attività muscolare guidata dal CPG in modo da garantire una corretta esecuzione dei movimenti. Ad esempio, quando durante la masticazione si verifica una perturbazione imprevista del ciclo, la propriocezione modifica l'attivazione muscolare correggendo la dinamica muscolare (Tuthill, Azim 2018); evidenze crescenti suggeriscono che la parte dorsale del nucleo sensoriale principale del nervo trigemino contenga una parte significativa del CPG masticatorio (Tsuboi et al. 2003; Morquette et al. 2012; Kolta 2000).

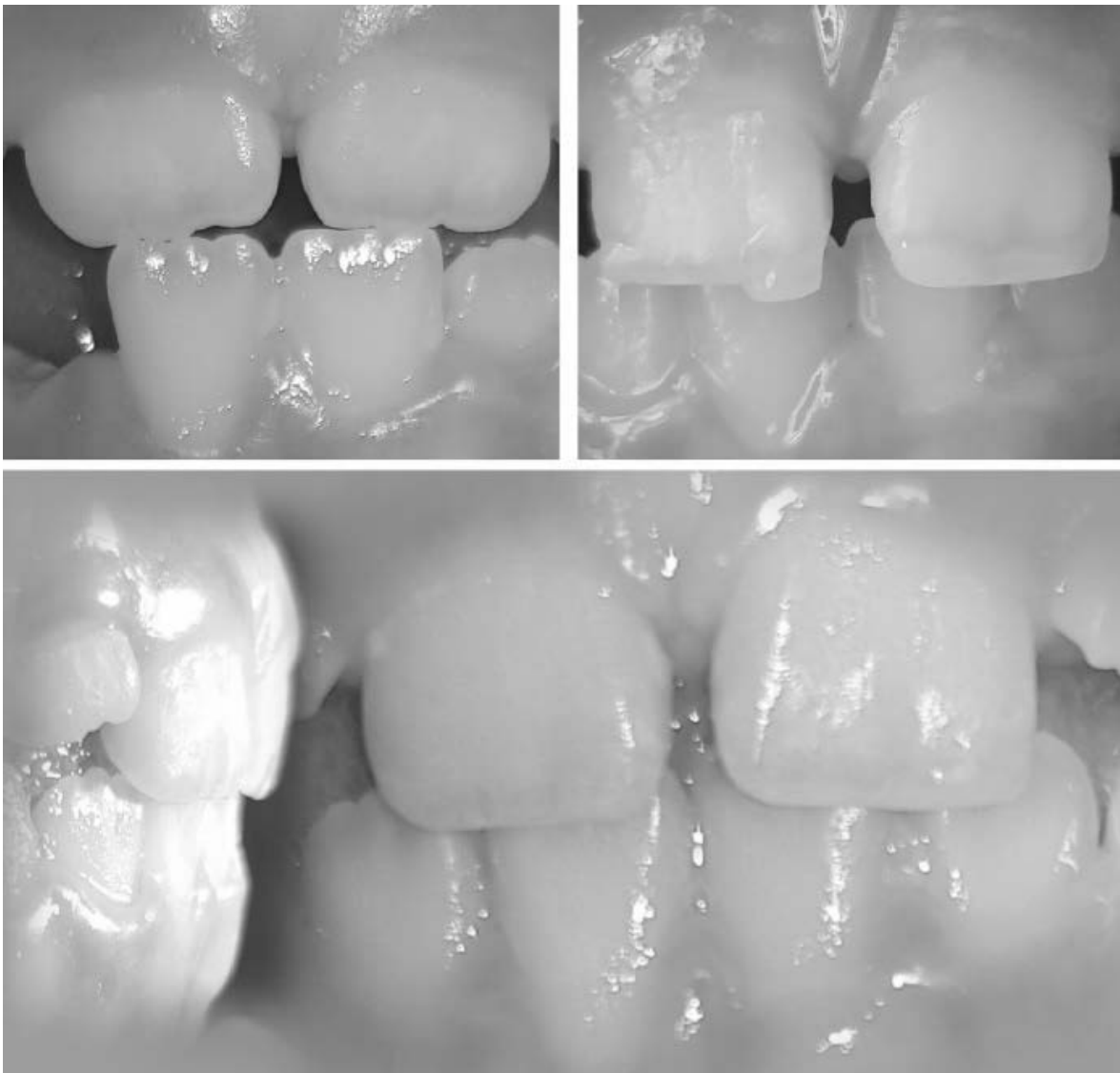


Figura 439. In alto a sinistra il caso iniziale; in alto a destra dopo cinque mesi (si noti che alcune porzioni della pista si sono danneggiate, ma il corretto overbite è già in fase di recupero); in basso il recupero dell'*overbite* finito con la rimozione del composito.

L'esercizio promuove l'espansione assonale e la sinaptogenesi (Chen et al. 1998) e nell'uomo la regolazione neurale dell'attività masticatoria è profondamente collegata a molteplici attività del SNC; una corretta masticazione attiva il lobo temporale mediale controlaterale (importante per la memoria dichiarativa), l'ippocampo, la corteccia entorinale e la corteccia paraippocampale. Si suppone che l'attivazione del lobo temporale mediale possa proteggere dalla perdita di memoria dovuta all'invecchiamento o mitigare la compromissione della memoria nei pazienti con lesioni cerebrali (Choi 2017). Una diminuzione della masticazione riduce il passaggio delle informazioni dalla zona orale al SNC (Deitch, Rubel 1989), e riduce l'attivazione di tutte le aree cerebrali correlate; le ricerche hanno evidenziato una correlazione tra l'assenza dei molari e una diminuzione della capacità di apprendimento, capacità che però migliorava considerevolmente ripristinando i molari persi con corone artificiali (Watanabe et al. 2002). Una compromissione della stimolazione masticatoria provocata da una dieta a base di alimenti morbidi induce un deficit di apprendimento (Yamamoto 2001); al contrario una corretta masticazione induce un aumento del flusso sanguigno e attiva la corticale somatosensoriale, il corpo striato, il talamo e il cervelletto. Masticare immediatamente prima di un compito cognitivo aumenta i livelli di ossigeno nel sangue, migliorando così le prestazioni della corteccia prefrontale e dell'ippocampo, strutture coinvolte nell'apprendimento e nella memoria (Onozuka et al. 2008). La masticazione disfunzionale influenza la funzione cognitiva e negli anziani i deficit masticatori contribuiscono alla diminuzione della qualità della vita di relazione e alla demenza senile; gli effetti sistemici della perdita dei denti sono un fattore di rischio per la malattia di Alzheimer (Kondo, Niino, e Shido 1995). La disfunzione masticatoria derivante da perdita dei denti, dieta morbida o disarmonia oclusale induce cambiamenti patologici nell'ippocampo e deficit mnemonico e di apprendimento (Onozuka et al. 2008): quindi possiamo affermare che una corretta funzione masticatoria è importante per mantenere la funzione cognitiva.

I denti con le loro superfici oclusali guidano la funzione masticatoria e se l'occlusione non ne permette un corretto svolgimento, il sistema deve comunque masticare (e deglutire) adottando dinamiche adattative asimmetriche allo scopo di evitare gli ostacoli oclusali. Per eseguire una masticazione monolaterale alternata, la mandibola deve poter effettuare i movimenti di lateralità centripeta (entrata del ciclo masticatorio) con la stessa facilità e scorrevolezza sia a destra che a sinistra.

Il rapporto tra le superfici cuspidali 'allena' un individuo ad apprendere i movimenti di masticazione più efficienti (Osborn 1982) e in quasi tutti i mammiferi le superfici oclusali di premolari e molari appena erotti non sono così complementari come necessita la precisione micrometrica richiesta da una efficiente masticazione. Dato che la perfetta reciprocità delle superfici oclusali, così importante, si raggiunge solo con una fisiologica usura, alcuni mammiferi digrignano i denti già in utero, in modo che sin dalla nascita siano funzionalmente adattati e pronti per l'uso (Teaford 1983).

La maggior parte delle caratteristiche morfologiche della superficie oclusale sono una evoluzione adattativa, funzionale alla lavorazione del cibo introdotto con la dieta; durante l'evoluzione il sistema masticatorio ha sviluppato un certo numero di elementi strutturali, progettati oltre che per frantumare il cibo anche per stabilizzare le arcate dentali e per resistere alle potenti forze di masticazione (Pilecikiene, Surna 2004). I denti sono strumenti complessi evolutisi per realizzare fratture (Lucas 2004) e la loro architettura riflette le risposte adattative messe in atto per resistere alle forti sollecitazioni prodotte durante la masticazione (Benazzi et al. 2013). La funzione dell'utensile-dente è dunque quella di fratturare il cibo insinuandosi al

suo interno con quella che viene definita 'propagazione forzata delle fessure': tale propagazione si realizza sia tramite punte con superfici minuscole sia tramite lame taglienti (Lucas 1979). La morfologia dentale risponde alle esigenze geometriche e funzionali della masticazione e la sua somiglianza alle forme funzionali ideali evidenzia come i denti e le loro componenti abbiano la forma migliore per la loro funzione (Evans, Sanson 2003).

Comparando le limitate opzioni di movimento disponibili (verticale e orizzontale) con le limitate opzioni disponibili di forma (punte e lame), e considerando la varietà di cibi ai quali i mammiferi si sono adattati nel corso dell'evoluzione, si può comprendere l'enorme sviluppo delle forme dentali; i denti dei mammiferi sono utensili di straordinaria efficacia, con cuspidi che forano e agiscono da pestello, creste che tagliano come lame e fosse che fanno da mortaio, e che permettono lo scarico del bolo appena trattato. Una delle principali caratteristiche che permettono allo strumento-dente di dividere un cibo duro è la sua capacità di penetrare attraverso il cibo stesso, e i due principali attributi morfologici di uno strumento appuntito che assolvono a questo compito sono la punta e la lama.

- *Punta*: lo stress richiesto per iniziare una fessura varierà in base all'area di contatto tra lo 'strumento' e il cibo: più la punta ha un raggio di curvatura piccolo, minore sarà l'area di contatto e dunque maggiore la sua capacità di penetrazione e lo stress nel cibo (Lucas 1982). Una volta praticata una prima crepa nel cibo, la punta deve continuamente spingersi all'interno per sostenere la propagazione della fessura; una maggiore acutezza della cuspidi riduce la forza e l'energia necessarie affinché il dente attraversi un cibo duro (Fig. 440).

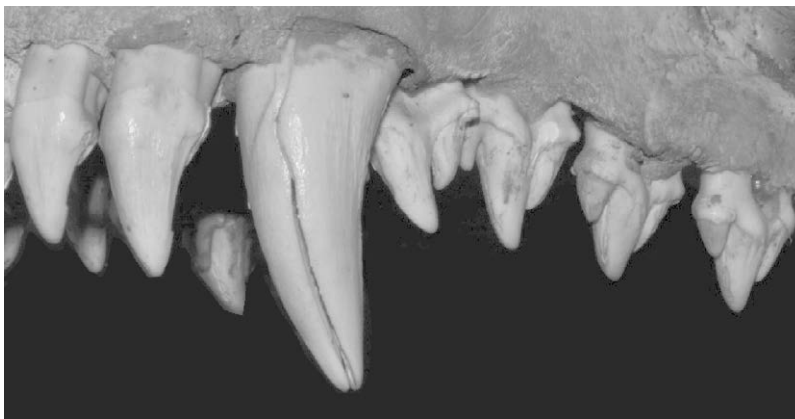


Figura 440. I denti sono forniti di punte e lame per poter creare fratture nella sostanza del cibo. Emiarcata superiore sinistra di foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*). Reperto del Museo di Zoologia dell'Università di Firenze.

- *Lama*: la capacità di taglio è data sia dall'affilatura dei bordi (ovvero dalla curvatura del bordo della lama: minore sarà il raggio di curvatura, maggiore sarà la nitidezza del tagliente; minore sarà l'area di contatto e maggiore sarà lo stress nel cibo), sia dall'azione definita dagli angoli di spoglia superiore e inferiore e dall'angolo di lavoro, con la quale le lame dentali (creste) agiscono, reciprocamente e sul cibo (Evans 2003) (Fig. 441).

Le cuspidi quindi devono essere considerate come adattamenti per rompere il cibo e possono presentare una diversa acutezza a seconda del tipo di alimentazione dell'a-

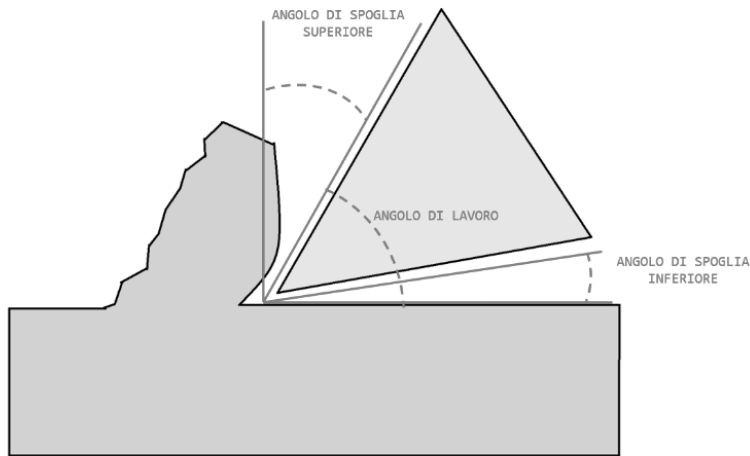


Figura 441. Caratteristiche fisiche di una lama.

nimale: nei mammiferi bunodonti dalla dieta onnivora, come i suidi e numerosi primati tra cui l'uomo, i premolari e i molari presentano cuspidi basse, arrotondate e non molto rilevate sulla superficie coronale. Sulla superficie di questi rilievi cuspidali ogni versante svolge un ruolo specifico in precisi momenti funzionali. Le cuspidi si dividono in cuspidi di supporto, dette anche di lavoro o di stampo, e cuspidi di bilanciamento o di taglio (Fig. 442).



Figura 442. Cuspidi di stampo superiori che incastrano nelle corrispettive fosse antagoniste. Cranio 318 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



- *Cuspidi di supporto, o lavoranti, o di stampo*: classificate nella nomenclatura antropologica come 'protocono' per il superiore e 'protoconide' inferiormente, possono essere considerate l'ideale prosecuzione evolutiva nei mammiferi dell'arcaico dente conico rettiliano. Sono le cuspidi più voluminose e robuste, adattate a sopportare il maggior carico della masticazione e sostenute da un importante supporto radicolare: ad esempio nei molari superiori, che sono gli elementi dentali che svolgono lo sforzo masticatorio maggiore, la radice palatina è la più voluminosa perché sostiene gli sforzi della cuspidi di supporto/lavoro (Berkovitz, Shellis 2018). Le cuspidi di supporto hanno un ruolo primario sia nella massima intercuspidazione, quando prendendo contatto con l'antagonista stabiliscono la dimensione verticale di occlusione, sia durante la masticazione quando le loro superfici attive tagliano schiacciano e frantumano il cibo interposto.
- *Cuspidi bilancianti, o di taglio*: durante la masticazione tranciano il bolo e, dopo una fisiologica usura del canino, coadiuvano, attraverso una funzione di gruppo, la guida dei cicli masticatori (Luke 1983).

Dovendo delineare i fisiologici rapporti tra le superfici dentali è necessario definire quando e in che modo queste devono entrare in contatto l'una coll'altra: innanzitutto va chiarito che il carico puntiforme non esiste nel mondo fisico (Benazzi et al. 2011), per cui i contatti puntiformi tanto cari a una certa gnatologia non sono possibili in natura. I denti antagonisti una volta finito il loro percorso di eruzione giungono a contattarsi tramite aree molto piccole, che solo idealmente possiamo considerare puntiformi; su di esse si concentra tutta la forza espressa dalla muscolatura masticatoria. Come già esposto, tanto più piccola sarà l'area di un contatto dentale, tanto più precoce sarà la sua usura e la conseguente formazione di una faccetta funzionale (Fig. 443).

L'usura dei denti è un fenomeno fisiologico e adattativo (Benazzi et al. 2013) che non influenza la dimensione verticale dell'occlusione, perché il complesso dento-facciale compensa per tutta la vita la potenziale perdita di dimensione verticale data dall'usura (Levartovsky et al. 2015) (Fig. 444).

#### 5.1.2.1 Masticazione monolaterale alternata

La masticazione di tutti i mammiferi (primati e uomo compresi) si contraddistingue per essere monolaterale e alternata, e ciò li differenzia dagli altri vertebrati; questa caratteristica, e il movimento trasversale durante la fase di potenza che le si associa, costituiscono due delle più importanti innovazioni funzionali (Wall, Smith 2001).

Fin dalla loro comparsa nei mammiferi si strutturò la masticazione monolaterale alternata, allo scopo di aumentare l'efficienza della triturazione del bolo grazie a un preciso controllo differenziato della muscolatura di entrambi i lati (Langenbach, van Eijden 2001; Grossnickle 2017; Farias Gomes et al. 2010). La masticazione monolaterale alternata consente un maggior controllo e una migliore precisione dei movimenti della mandibola, che aumentano la sua efficacia (Langenbach, van Eijden 2001), grazie a un reclutamento della muscolatura di entrambi i lati. Nella masticazione monolaterale si sviluppano movimenti più precisi che generano forze più efficaci ed evitano una eccessiva sollecitazione delle strutture dentali, parodontali, ossee, muscolari e articolari, proteggendole da stress troppo forti.

L'incredibile radiazione evolutiva dei mammiferi e l'adattamento ad ambienti ecologici molto diversi ha consentito loro di poter sfruttare innumerevoli fonti di cibo; all'interno di questa classe le singole specie si differenziano molto tra di loro per la va-

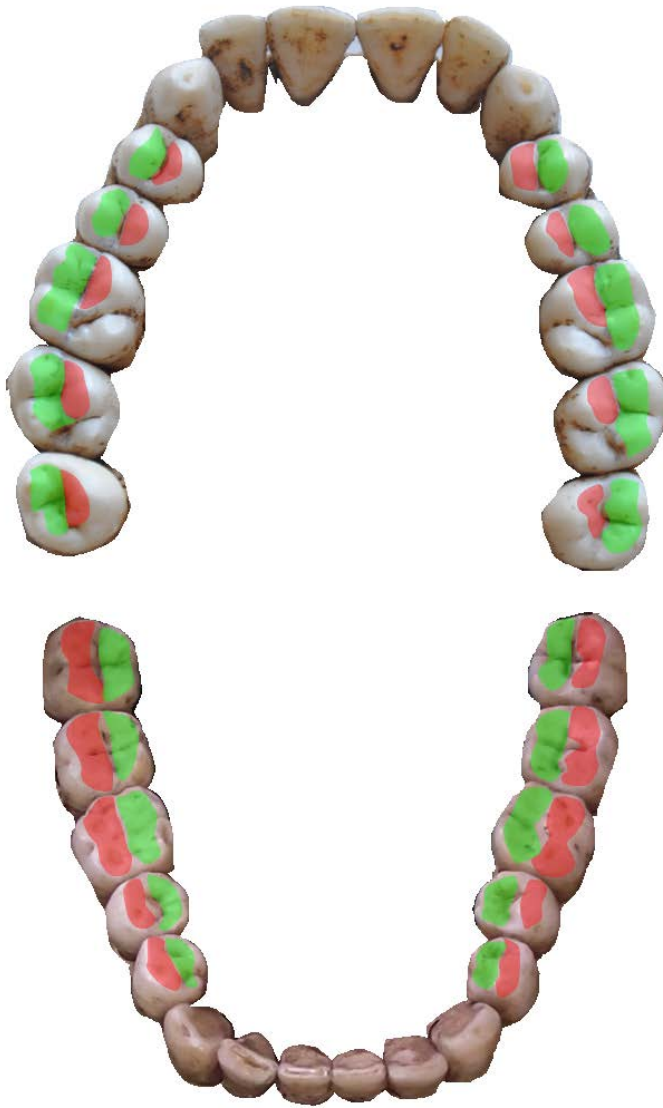


Figura 443. Superfici occlusali delle cuspidi: di lavoro (rosse), e di bilanciamento (verdi). Si noti la forma squadrata dell'arco mandibolare, frutto di una corretta maturazione occlusale (Planas, 1994).

rietà delle morfologie dento-scheletriche e delle dinamiche masticatorie, varietà grande quasi quanto la straordinaria gamma di piumaggi differenti tra gli uccelli (Ungar 2010). Nei mammiferi la masticazione monolaterale alternata è pressoché la regola, nonostante vi sia un'ampia gamma di approcci a questa funzione, e pur considerando che la masticazione bilaterale si verifica in alcuni roditori. Il movimento masticatorio monolaterale alternato, pur implicando dinamiche asimmetriche della mandibola (Miyawaki et al. 2001; Hylander 1979), richiede una simmetria funzionale che permette l'alternanza del lato masticatorio.



Figura 444. Si noti come tutto il complesso dento-parodonto-alveolare postero-superiore sia migrato inferiormente alla disperata ricerca di un contatto oclusale stabilizzante.

Nei vertebrati le funzionalità esterne mostrano un elevato grado di simmetria bilaterale (Ilard 2009) e spesso il loro corpo appare dall'esterno essenzialmente simmetrico sui due lati (Raya, Belmonte 2006). La simmetria bilaterale si riferisce alla simmetria corporea, valutata rispetto a un asse cranio-caudale che si riscontra in oltre il 99% degli animali moderni, compreso l'uomo (Oxilia et al. 2021); questa simmetria anatomico-funzionale dell'apparato locomotore si realizza anche in quello masticatorio, con l'alternanza del lato di masticazione. L'alternanza del lato di masticazione, con lo sviluppo del caratteristico ciclo funzionale, caratterizza in modo univoco la classe dei mammiferi, con alcune eccezioni come gli odontoceti (Hiiemae 1978); prima dell'avvento dei mammiferi, nei vertebrati i movimenti mandibolari erano essenzialmente verticali, di apertura e di chiusura: questo ci porta a considerare i movimenti orizzontali, di protrusiva e di lateralità, come i più recenti da un punto di vista evolutivo. Da questa nuova dinamica muscolare, presente già nei mammiferi primitivi, si svilupparono nuovi schemi motori, diminuendo (i carnivori) oppure aumentando (gli erbivori) il movimento asimmetrico della mandibola (Langenbach, van Eijden 2001). I cicli masticatori nel loro sviluppo raramente oltrepassano di molto la linea mediana sagittale; questo modello masticatorio, soggetto a lievi variazioni, è fondamentale per tutti i mammiferi (Fish 1982).

Nella masticazione gli schemi individuali di movimento sono determinati istante per istante dalla somma delle singole vettorialità dei muscoli coinvolti, che stabilisce sia la direzione del movimento sia la forza masticatoria (Weijs 1994). L'armonizzazione della componente oclusale con quella muscolare e articolare consentirà lo svolgersi di quella miriade di variazioni di movimento necessaria per affrontare le innumerevoli situazioni biomeccaniche. In un corretto rapporto dinamico le inclinazioni dei versanti cuspidali permettono ai denti di scivolare reciprocamente dalle posizioni eccentriche alla massima intercuspidazione, senza interferenze e senza l'introduzione di forze traumatiche per le strutture dento-parodontali (Rangarajan et al. 2015). Già nella maggior parte dei mammiferi primitivi le cuspidi dei denti antagonisti si presentavano perfettamente reciproche, in modo da ottimizzare lo sminuzzamento del cibo ed evitare che anche solo un bordo fuori posto potesse squilibrare l'intera occlusione (Crompton 1971).

Nell'uomo l'enorme adattabilità della dinamica masticatoria fa sì che i movimenti, pur rimanendo all'interno di uno schema sia specie-specifico che individuale, mutino istante per istante adeguandosi alle necessità biomeccaniche del singolo colpo masticatorio, ottenendo il massimo dell'efficacia triturante ed evitando che forze incontrollate danneggino i denti. L'eterogeneità anatomica e funzionale dei singoli gruppi dentali (incisivi, canini, e denti posteriori) determina nei cicli di masticazione un loro diverso ruolo; abbiamo visto come la masticazione dei mammiferi si fondi sulla conquista

dell'orizzontalità da parte della dinamica mandibolare, e su questo piano durante la masticazione gli incisivi svolgono la regolazione dei movimenti in antero-posteriorità, mentre durante i movimenti di lateralità la funzione di guida viene assunta dai denti morfologicamente e neurologicamente più adatti, i canini.

#### 5.1.2.2 Guide funzionali della masticazione: canina pura, di gruppo, sfioramento di bilanciamento

Nella comunità odontoiatrica non vi è un comune accordo su quali siano i principi base secondo i quali le arcate dentarie debbano rapportarsi tra loro durante la masticazione.

Sono stati proposti da diverse scuole gnatologiche diversi concetti su come appunto le arcate dentali debbano fisiologicamente rapportarsi tra di loro durante la masticazione: *guida canina pura*, nella quale il canino disclude l'intera arcata senza altri sfioramenti né omolaterali né controlaterali; *guida di gruppo*, nella quale partecipano i premolari e i molari omolaterali ma non i controlaterali; *guida di gruppo con bilanciamento*, nella quale si realizzano anche degli sfioramenti progressivi sui molari controlaterali.

Per quanto riguarda la guida canina, abbiamo visto come il canino rappresenti un *unicum* anatomico e funzionale, e si differenzi dalle altre tipologie dentali da un punto di vista evolutivo, embriologico, anatomico e neurologico; quando il canino erompe in arcata con la sua particolare morfologia e posizione sul piano oclusale, diventa l'elemento principe che intercetta i movimenti di lateralità diventandone temporaneamente la guida esclusiva; l'aumento di verticalità, imposto dalle sue superfici in questo particolare periodo di sviluppo dell'organismo, crea uno stimolo di crescita che attraverso la matrice di Moss contribuisce a completare il corretto sviluppo delle basi ossee. Lo stress meccanico che le guide canine pure concentrano sulle loro superfici ne determina però l'inevitabile fisiologica usura, con una progressiva diminuzione della dimensione verticale dell'entrata del ciclo masticatorio e dei tragitti di lateralità sul piano frontale (identificati dagli AFMP: angoli funzionali masticatori di Planas). La diminuzione di verticalità data dall'usura della guida canina coinvolge, attraverso il reclutamento graduale di premolari e molari, le superfici palatali delle cuspidi di taglio dei denti posteriori, formando una guida di gruppo sul lato lavorante (Vaahtoniemi 2020) (Fig. 445, 446, 447). La guida di gruppo si trova costantemente nella dentatura delle popolazioni passate, ma anche in quelle contemporanee, oramai rarissime, che a causa del loro isolamento non hanno adottato una dieta 'industrializzata'.

Figura 445. A sinistra guida canina nella quale, durante la fase di entrata del ciclo masticatorio, l'arcata dentale inferiore prende contatto con quella superiore inizialmente solo con i denti canini; a destra guida di gruppo nella quale l'arcata dentale inferiore si interfaccia con quella superiore attraverso una simultaneità di contatti di tutti gli elementi cuspidati.

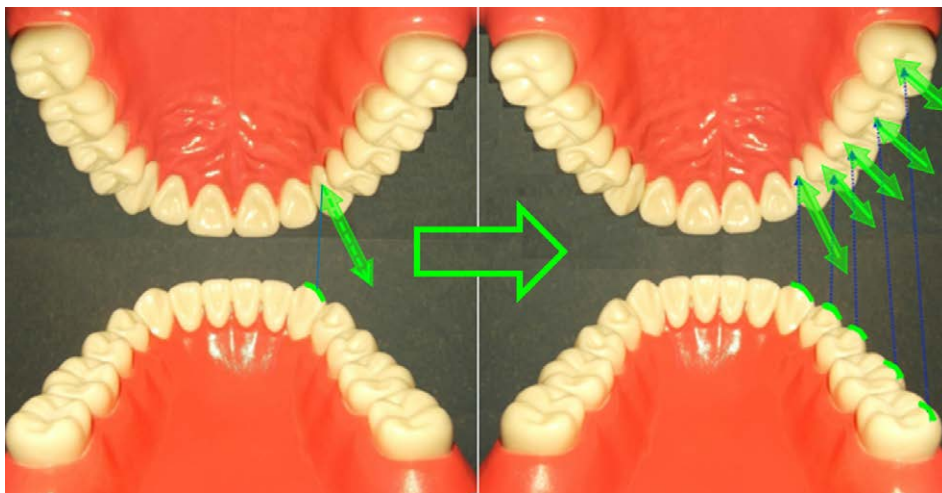


Figura 446. Usure delle superfici dentali posteriori dei premolari e del primo molare inferiore, coinvolte nella fase di entrata del ciclo masticatorio di destra. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

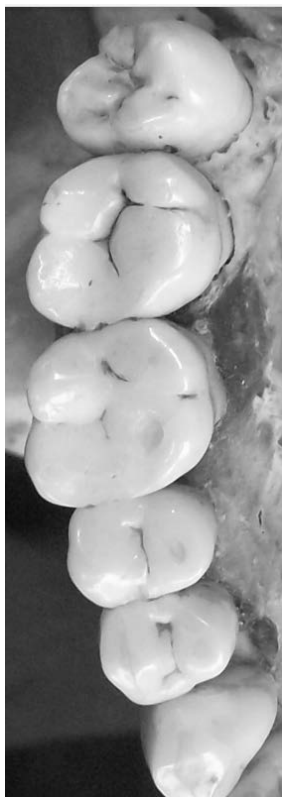


Figura 447. Usure progressive delle superfici dentali posteriori superiori: anche le superfici palatali delle cuspidi di taglio dei premolari e dei molari, coinvolte nella fase di entrata del ciclo masticatorio, si presentano usurate; si noti come l'usura non abbia ancora coinvolto il terzo molare. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



La stessa usura, associata alla maturazione delle curve occlusali, determina poi nel tempo lo sfioramento di bilanciamento nei molari controlaterali: è la legge ineludibile dell'usura che, assieme all'intima struttura dello smalto, alla funzione masticatoria e all'alimentazione con la quale la nostra specie si è evoluta, matura una funzione masticatoria guidata dai canini assieme al gruppo posteriore sul lato lavorante, stabilizzata dal lato opposto da un leggero sfioramento di bilanciamento sui versanti linguali delle cuspidi vestibolari dei molari controlaterali. Una guida masticatoria sul lato lavorante, associata a uno sfioramento controlaterale, oltre ad aumentare la capacità triturante permette una migliore dissipazione delle forze muscolari proteggendo denti, parodonto, muscoli e ATM. Questo sfioramento di bilanciamento inizierà sul primo molare perché è il primo dente a erompere in arcata e per questo è quello più a lungo sottoposto all'attrito masticatorio e alla conseguente usura (Fig. 448).

Man mano che la dentatura viene modellata e maturata da una fisiologica usura funzionale, gli sfioramenti di bilanciamento interesseranno progressivamente tutti i denti posteriore al canino (Fig. 449).

Questa maturazione occlusale, che comprende anche il progressivo coinvolgimento degli elementi posteriori nella guida sia dal lato lavorante che dal lato bilanciante, è

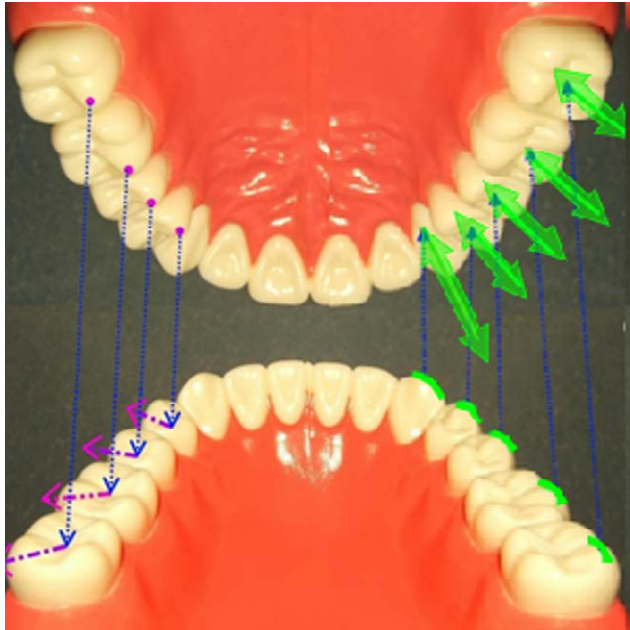


Figura 448. Una occlusione maturata da una fisiologica usura presenterà, durante la fase di entrata del ciclo masticatorio, una guida di gruppo (frecce verdi), alla quale si assoceranno contatti di sfioramento bilancianti (frecce tratteggiate viola), che stabilizzeranno il sistema muscolo-articolare della mandibola.

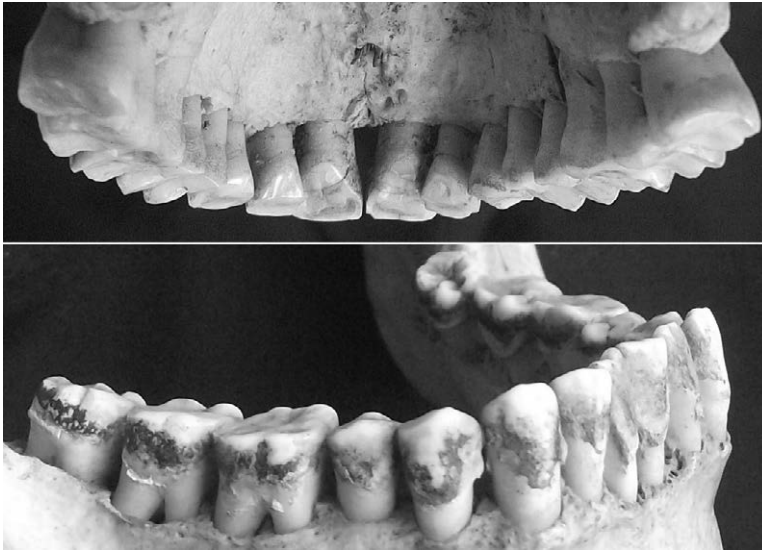


Figura 449. Superfici occlusali modellate dalla funzione: sia i versanti di lavoro che quelli di bilanciamento sono scolpiti in modo da permettere la massima efficacia triturante nonché la migliore dissipazione delle forze e la migliore stabilità. Cranio 3895 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

stato lo schema funzionale dei rapporti occlusali progressivi fin dall'inizio della storia dell'uomo (Fig. 450, 451).



Figura 450. Usure dei versanti cuspidali che sostengono la guida di gruppo dei denti trituranti. Cranio 5049 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Solo intorno alla fine dell'Ottocento la maturazione dell'occlusione iniziò a interrompersi per una drastica riduzione dell'usura fisiologica legata all'alimentazione; ciò avvenne immancabilmente in tutti i gruppi umani che avevano adottato il diverso regime alimentare legato all'assunzione di cibi elaborati, prodotti dall'industria alimentare (Price 1945).

Il coinvolgimento della muscolatura del lato di bilanciamento è una caratteristica della masticazione dei mammiferi; nell'uomo le forze di reazione dal lato bilanciante sono grandi quanto quelle dal lato lavorante, con la rigida zona sinfisaria che trasferisce le forze di adduzione del lato di lavoro al lato opposto (Thomason 1997). Durante il colpo di forza masticatorio, quando il cibo interposto tra le arcate dentarie viene frantumato dal massimo sforzo muscolare, l'attività del massetere profondo di bilanciamento serve a mantenere, sia le capacità trasversali di movimento della mandibola sia la forza occlusale (Ravosa 2000); secondo Hylander durante la masticazione e



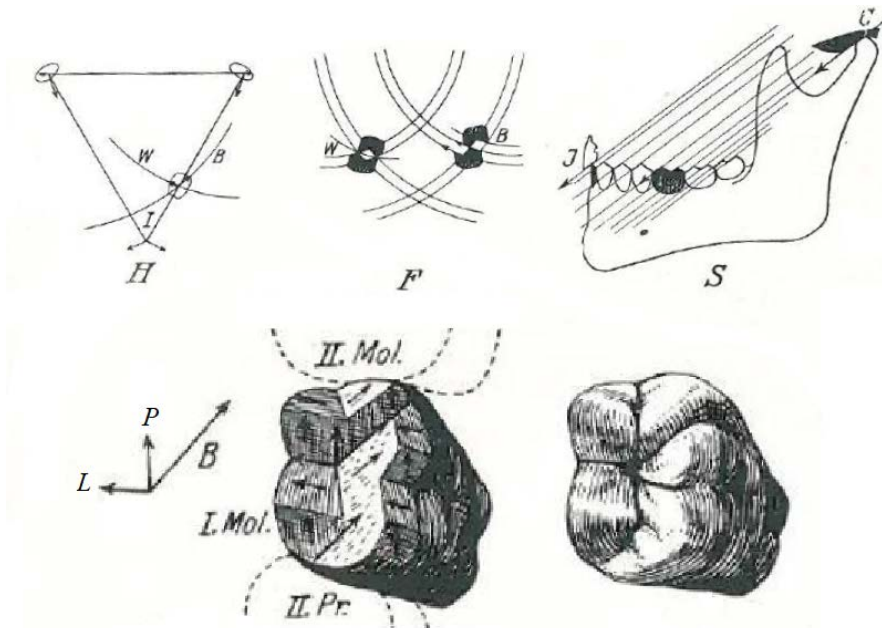


Figura 451. Illustrazione di A. Gysi tratta dal libro “Zahnärztliche Prothetik”, 1930, di Bruhn, Christian, et al., presente nella raccolta della Fondazione Castagnola. Si noti come già all’inizio del secolo scorso Alfred Gysi avesse evidenziato l’azione modellante dei movimenti della mandibola nei tre piani dello spazio: la dinamica mandibolare scolpisce le superfici occlusali determinandone i versanti funzionali che si attivano selettivamente nelle diverse fasi del ciclo masticatorio. Il lettore non deve essere tratto in inganno dal fatto che queste relazioni anatomico-funzionali siano state descritte oltre cento anni fa: la fisiologia masticatoria della nostra specie e i principi che la guidano sono rimasti immutati dalla sua origine, circa duecentomila anni fa, fino all’avvento della dieta ‘industrializzata’. La correttezza di una affermazione, di una descrizione, di una scoperta, è insita nella sua qualità, non nel tempo trascorso dalla sua enunciazione – altrimenti le basi della matematica, della fisica, della biologia, sarebbero ineludibilmente obsolete e non più corrette.

durante il morso molare isometrico le forze sono maggiori sull’ATM del lato di bilanciamento (Hylander 1979), e all’aumentare della forza masticatoria la maggior parte dei soggetti tende a impiegare da questo lato quantità relativamente maggiori di forza muscolare (Hylander 2006).

Anche le ATM subiscono sollecitazioni che sono distribuite su entrambi i lati: la forza di reazione condilare totale su ambedue le ATM può essere il 75% della forza del morso, e il 70-80% della forza di reazione condilare totale può essere a carico del condilo bilanciante (Smith 1978). Il carico differenziale dei condili mandibolari durante la masticazione è fortemente dipendente da piccoli spostamenti nei modelli di reclutamento muscolare: se la forza muscolare del lato di lavoro è indicativamente il doppio che sul lato di bilanciamento, la forza sul condilo lavorante è circa 1,4 volte più grande della reazione sul condilo bilanciante; ma, se la forza muscolare sul lato lavorante diventa 1,5 volte più grande che sul lato di bilanciamento, il carico si inverte, con la forza sul condilo bilanciante che diventa circa 1,4 volte più grande che sul condilo di lavoro (Hylander 2006). I contatti di bilanciamento sono una soluzione

biomeccanica che consente di dissipare gli intensi carichi che si sviluppano durante il colpo di forza masticatorio.

Quando i canini erompono in arcata impongono con la loro morfologia un aumento della verticalità dei movimenti di entrata del ciclo della masticazione, escludendo tutte le altre superfici dentali dalla funzione di supporto del movimento. La guida esclusiva del canino durante i movimenti di lateralità ha ingenerato la falsa idea che essa possa essere il riferimento assoluto con cui guardare alla funzione masticatoria e con cui impostare le riabilitazioni odontoiatriche; questa convinzione probabilmente affonda le sue radici nel fatto che la guida canina pura si instaura in giovane età, presumibilmente prima che *'il male di vivere'* abbia compiuto i suoi danni su di un organismo ancora integro: danni tra i quali viene spesso ed erroneamente annoverata l'usura, ancorché fisiologica, come se finisse per ledere l'integrità del dente e dell'apparato stomatognatico. In questa visione imprecisa ogni altro contatto di sfioramento verrà sempre interpretato come un'interferenza patologica e da ciò nasce la considerazione che anche un grano di cibo sul lato lavorante sia in grado di distanziare le arcate eliminando qualsiasi sfioramento sul lato bilanciante: *«Enter bolus, exit balance»* (Sheppard 1968). Questa errata prospettiva funzionale trova una altrettanto errata verifica nei movimenti eseguiti da un qualsiasi articolatore, strumento usato in odontotecnica per riprodurre i movimenti della mandibola ma che non può esprimere tutta la complessa e meravigliosa elasticità dinamica del nostro sistema masticatorio. Un articolatore, per quanto possa essere raffinato, può solo rispondere alle sollecitazioni con la sua dinamica, non biomeccanica ma semplicemente meccanica e pertanto rigida: tale risposta risulta viziata dall'assenza appunto dell'elasticità, fondamento della resistenza ossea (un osso completamente rigido sarebbe un osso fragile). Inoltre va considerata l'incapacità di un sistema meccanico di riprodurre la resilienza parodontale e articolare: quando durante il colpo di forza masticatorio un bolo rigido si interpone tra i denti delle emiarcate lavoranti, i denti del lato opposto si avvicinano tra loro – fino a 1 mm (Bruna 2013) – a causa di questi tre fattori:

- l'intrusione dei denti legata alla comprimibilità del legamento parodontale (Martinez Choy 2017);
- la comprimibilità dei tessuti intrarticolari;
- l'elasticità ossea del corpo mandibolare.

Nei mammiferi arcaici e tutt'oggi nei mammiferi carnivori contemporanei, nonostante l'esistenza di rapporti condilo-fossa molto vincolanti, l'emimandibola non lavorante si adatta dinamicamente al colpo di forza masticatorio, potendo ruotare sull'asse lungo delle emimandibole grazie all'adattabilità del legamento sinfisario (Crompton 1989) (Fig. 452).

Anche nei primati non umani il corpo mandibolare si torce sia durante il colpo di forza masticatorio sia durante il morso isometrico (Hylander 2006); nell'uomo il numero e la frequenza dei contatti occlusali sul lato bilanciante varia con la distanza tra l'arcata mandibolare e quella mascellare, aumentando significativamente quando le arcate si trovano vicino alla massima intercuspidação; nella guida canina pura l'aumentata disclusione rende gli sfioramenti bilancianti significativamente meno frequenti rispetto alla funzione di gruppo (Ogawa, Ogimoto, e Koyano 2001).

Un'analisi dello stress della mandibola dei primati suggerisce che i mascellari profondi nella regione molare sono un adattamento per contrastare l'aumento dello stress flettente sagittale sul corpo mandibolare del lato di bilanciamento durante la masticazione monolaterale, stress causato da un'intensa forza muscolare bilanciante (Hylander

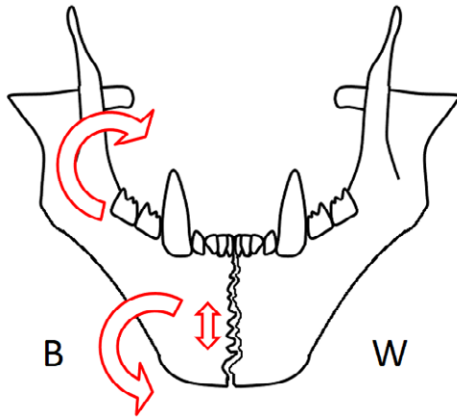


Figura 452. Torsione della emimandibola di bilanciamento nella mandibola di un generico mammifero carnivoro.

1979). Nei primati antropoidi la fusione della sinfisi mandibolare è una risposta adattativa per trasferire la forza muscolare dal lato bilanciante a quello masticante (Hylander 1979), in modo da aumentare l'efficienza della masticazione monolaterale (Dean 1990; Hylander 1979). L'ossificazione della sinfisi rafforza la mandibola contro le intense sollecitazioni, da flessione e da taglio, provocati dal reclutamento dei muscoli adduttori del lato di bilanciamento, capaci di sviluppare forze elevate specialmente durante la masticazione di alimenti meccanicamente 'esigenti' (Luschei 1974; Hylander 1992; 1994).

La regione molare della mandibola è trasversalmente spessa per un adattamento atto a contrastare una maggiore torsione attorno all'asse lungo del corpo dell'emimandibola dal lato di lavoro. Nell'uomo l'osso alveolare, specialmente quello della mandibola, durante la masticazione si deforma, esitando in un maggiore avvicinamento dei denti posteriori dal lato di bilanciamento (Pilecikiene, Surna 2004) (Fig. 453).

Le intense forze muscolari sollecitano la mandibola causandone distorsioni (Hylander 1979; Koriath 1997): l'eversione del bordo inferiore della mandibola; l'inversione del processo coronoide; la parte laterale del condilo mandibolare che aumenta la sua pressione contro l'eminanza articolare rispetto alla sua parte mediale. La zona laterale dell'ATM umana è sottoposta a stress più intensi e a una maggiore 'usura' rispetto all'aspetto mediale: la maggior parte delle perforazioni del disco articolare si verificano nella sua porzione laterale (Oberg 1971; Kopp 1976; 1978; Werner 1991; Hylander 1992; Beek 2000). Anche il corpo mandibolare con i versanti occlusali interni subisce una rotazione interna (Fig. 454).

Il cibo si comporta (inizialmente) come un fulcro e i muscoli dal lato di lavoro tendono a comprimere l'articolazione omolaterale e a distrarre quella controlaterale, mentre quelli dal lato di bilanciamento svolgono un'azione opposta (Hylander 1979). Durante la masticazione avviene la sovrapposizione/successione di più tipi di leve a seconda delle condizioni in atto nello specifico istante, e il complesso equilibrio tra la muscolatura del lato di lavoro e quella del lato di bilanciamento ha anche lo scopo di impedire qualsiasi effetto distrattivo o compressivo dei tessuti articolari durante la triturazione del cibo, mantenendo la pressione intrarticolare entro un *range* fisiologico.

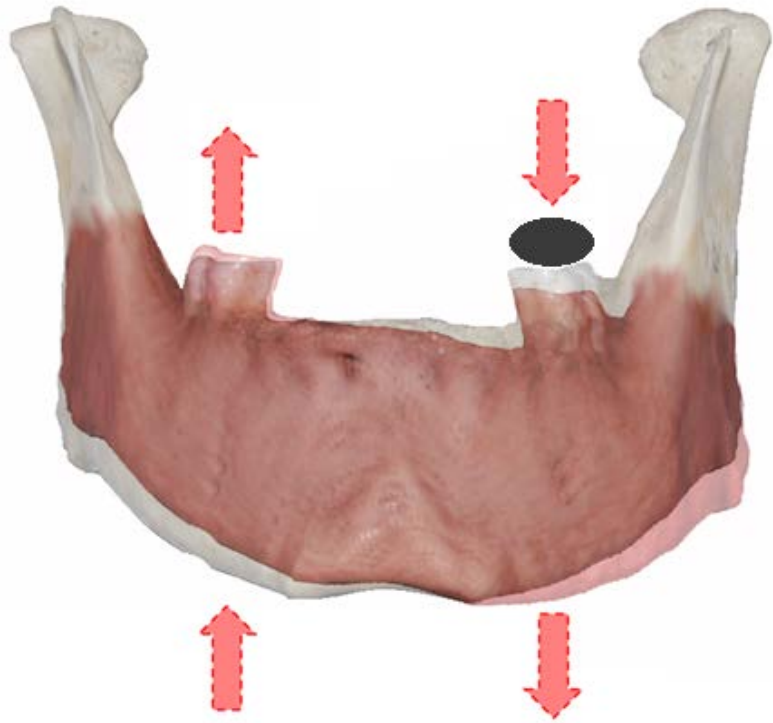


Figura 453. Flessione sul piano frontale del corpo mandibolare.

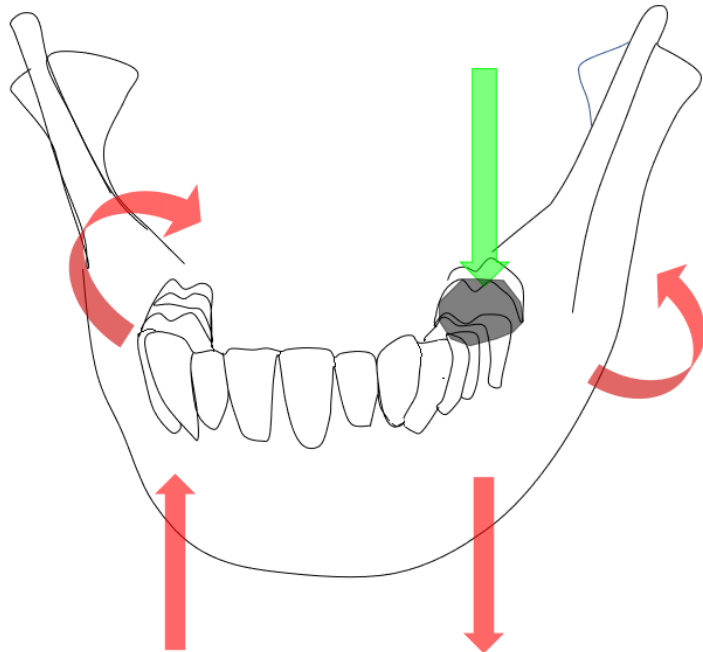


Figura 454. L'elasticità del corpo mandibolare fa sì che subisca, durante il colpo di forza masticatorio, delle deformazioni adattative, dovute alle forze muscolari sia dal lato di lavoro che da quello di bilanciamento.

L'ATM si comporta in modo differente a seconda del momento funzionale in cui si trova: dal lato di lavoro il condilo si comporta come una cerniera, con essenzialmente una rotazione attorno a un asse verticale, mentre dal lato di bilanciamento il condilo funziona come un carrello che percorre una traiettoria anteriore e mediale sotto l'azione della contrazione del muscolo pterigoideo esterno omolaterale (Fig. 455).

Valutando gli stress che si verificano sulla mandibola e sulle ATM in diverse condizioni di carico (come occlusione bilanciata, occlusione non bilanciata, digrignamento e serramento), si evidenzia uno stress minore sulle teste condilari durante l'occlusione bilanciata rispetto alle altre situazioni misurate (Ingawalé 2012).

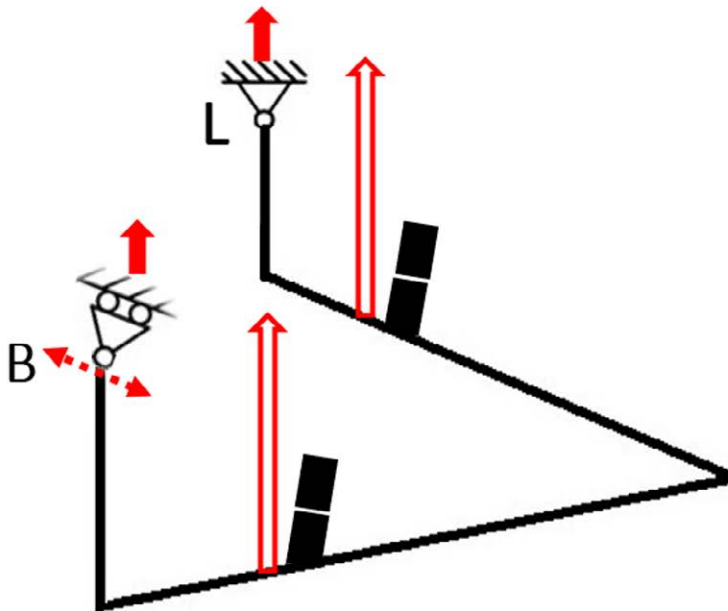
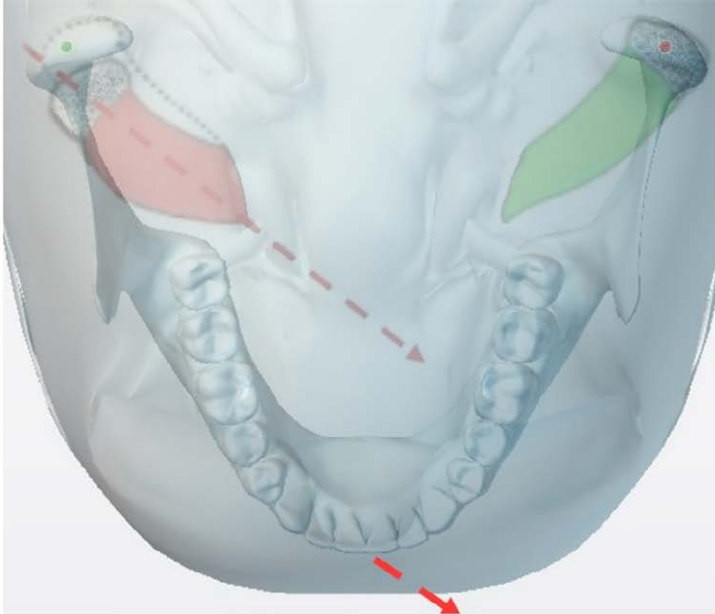


Figura 455. Durante la masticazione il condilo lavorante effettua sostanzialmente una rotazione – non considerando il limitato movimento di Bennett – e può essere paragonato a un giunto capace di ruotare sul proprio asse; mentre il condilo di bilanciamento può essere visto come un carrello capace di traslare antero-posteriormente e latero-medialmente. Un corretto sfioramento delle superfici occlusali di bilanciamento sostiene e fornisce stabilità alla relativa ATM nel suo fisiologico movimento (la renderebbe meno stabile la mancanza di sfioramenti bilancianti); ma un eccessivo contatto può provocare importanti tensioni muscolari, e dannose concentrazioni di forze intrarticolari. In basso schema biomeccanico (rettangoli neri: contatti occlusali posteriori; frecce a contorno rosso: vettori muscolari di chiusura della bocca; L: condilo lavorante con sovrastante simbolo di vincolo a cerniera; B: condilo bilanciante con sovrastante simbolo di vincolo a carrello; piccole frecce rosse: tendenza intrusiva per condilo nella fossa – affossamento provocato dalle forze muscolari di chiusura della bocca e contrastato dai contatti occlusali posteriori di entrambi i lati).

Uno sfioramento di bilanciamento protegge l'ATM da forze che tendono a intrudere e a posteriorizzare il condilo nella fossa durante il colpo di forza del ciclo masticatorio; il bilanciamento è tanto più efficace quanto più è posteriore, per questo la cuspidate disto-vestibolare del terzo molare inferiore sarà più efficace rispetto a uno sfioramento di bilanciamento sulla cuspidate disto-vestibolare del secondo premolare inferiore (Fig. 456, 457).

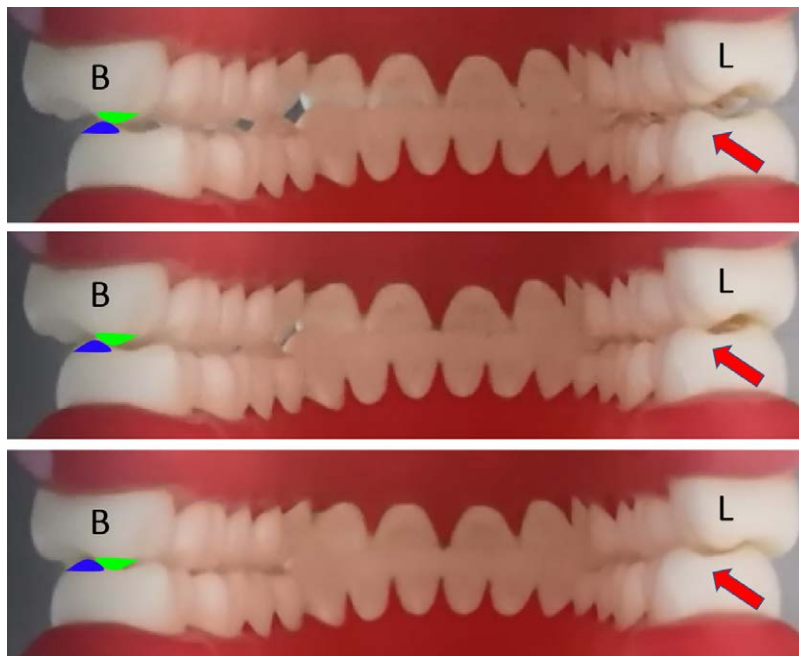


Figura 456. Colpo di forza masticatorio, lato destro: si noti sulla parte sinistra di bilanciamento il progressivo scivolamento della cuspidate di supporto del molare superiore (verde) sul versante linguale della cuspidate di supporto inferiore (blu).

Da un punto di vista biomeccanico si può concludere che la geometria delle superfici occlusali, congiuntamente a un'occlusione ben bilanciata, garantisce una distribuzione fisiologica e una compensazione delle forze di masticazione, assicurando così stabilità al sistema stomatognatico e un duraturo funzionamento della dentatura (Pileicikiene, Surna 2004).

Se le forze masticatorie non vengono dissipate efficacemente, potranno essere lesive per una o più strutture del sistema masticatorio: ad esempio quando è presente un dolore unilaterale sull'ATM, spesso la masticazione viene effettuata dallo stesso lato del dolore, sia perché le forze bilancianti possono superare l'intensità delle forze lavoranti (Jacobson 1986), sia perché (più probabilmente) i pazienti preferiscono masticare sul lato dolente per minimizzare i dolorosi movimenti condilari antero-mediali che si avrebbero se questo lato traslasse in bilanciamento (Hylander 1992 1975 1980).

## 5.2 Biomeccanica delle inserzioni muscolari

Come tutte le articolazioni le ATM sono regolate da leve muscolari che muovono i segmenti ossei con dinamiche legate alla forza, alla vettorialità, e al punto di inserzione dei muscoli stessi. Le ATM hanno diversi aspetti che le distinguono dalle altre articolazioni e anche da un punto di vista biomeccanico, embriologico, istologico e funzionale sono articolazioni che presentano caratteristiche peculiari:

- sono dinamicamente ridondanti (Scarr 2017);



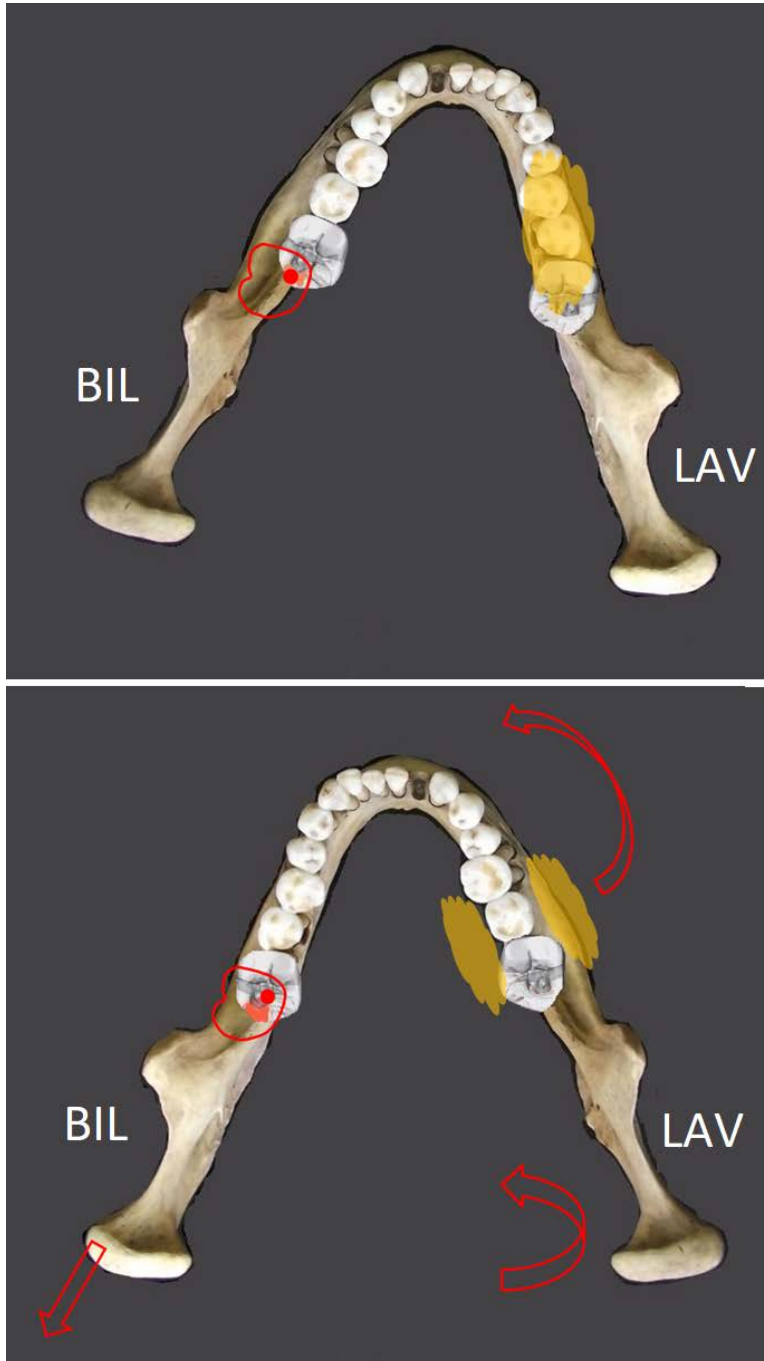


Figura 457. Colpo di forza masticatorio, lato destro: l'emimandibola, portatasi in avanti e di lato durante le prime fasi del ciclo, all'inizio del colpo di forza atto a rompere il bolo si sposta medialmente per raggiungere la massima intercuspidação; si noti sulla parte sinistra di bilanciamento il progressivo scivolamento della cuspidi di supporto del molare superiore (punto rosso all'interno della sagoma bordata in rosso del primo molare superiore) sul versante linguale della cuspidi di supporto inferiore. Sempre in rosso, la superficie di bilanciamento del primo molare inferiore.



- sono anatomicamente poco congruenti (Koolstra 1999);
- presentano un punto di arresto della loro fisiologica escursione, determinato da elementi anatomici extra-articolari (le superfici occlusali dei denti);
- si presentano doppie, speculari e interdipendenti.

Quest'ultima caratteristica la fa entrare a pieno diritto nelle articolazioni dello scheletro assile, assieme a quelle della colonna vertebrale e a quella atlanto-occipitale: lo scheletro assile rappresenta l'asse portante del nostro corpo ed è costituito dalle ossa del cranio, della colonna vertebrale, della gabbia toracica, oltre all'osso ioide e alla catena ossiculare di ciascun orecchio (martello, incudine e staffa); le sue strutture articolari, interrelate fra di loro, sono elementi fondamentali della catena posturale. Su questa parte dello scheletro si inseriscono muscoli e tendini che lo utilizzano come fulcro e consentono la mobilità dello scheletro appendicolare collegato ad esso (lo scheletro appendicolare è formato dalle ossa dei cinti e degli arti) (Fig. 458).

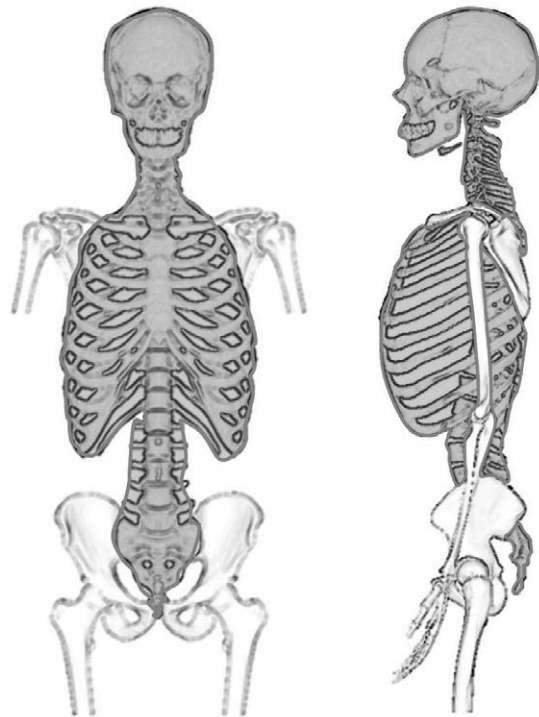


Figura 458. Articolazioni dello scheletro assile: l'articolazione cranio-mandibolare è da considerare a tutti gli effetti facente parte dello scheletro assile dei mammiferi, in quanto le ATM presentano la duplicità, la specularità rispetto alla linea mediana e l'interdipendenza dinamica che caratterizzano le articolazioni di questa parte portante dello scheletro così determinante per la nostra postura.

Forma e funzione sono caratteristiche indistinguibili, complementari, che si illuminano reciprocamente (Schwenk 2000), e, anche se esistono numerose asimmetrie nella disposizione e nella collocazione degli organi interni, i vertebrati all'esterno sono essenzialmente simmetrici bilateralmente (Raya 2006). La disposizione simmetrica delle parti rispetto a un piano mediano garantisce una complementarità funzionale, l'ottimale esecuzione delle funzioni, un migliore equilibrio meccanico strutturato attorno al campo gravitazionale e una eguale capacità percettiva e motoria dai due lati: le funzionalità esterne mostrano un elevato grado di simmetria bilaterale (Ilard 2009).

Il ruolo che l'articolazione cranio-mandibolare gioca nell'equilibrio posturale viene evidenziato dalla frequente associazione tra la patologia dell'ATM e sintomi di dolore cronico poli-articolare: pazienti con disturbi di ATM, comparati con pazienti senza tali disturbi, hanno un rischio 5,5 volte maggiore di avere dolore in altre articolazioni. Questa associazione è più forte in età avanzata, e il dolore alle ginocchia rappresenta la comorbilità più frequentemente riscontrata (Bonato 2017). Importante è la correlazione tra la muscolatura masticatoria e quella cervicale: nei movimenti craniali e mandibolari queste due articolazioni interagiscono regolandosi reciprocamente; la presenza di patologia dell'ATM si correla con l'angolo fra C7 e il piano orizzontale: la posizione della testa è più avanzata in pazienti con disturbi all'ATM rispetto a un gruppo di controllo (Lee 1995). In pazienti con patologia articolare degli arti inferiori, modificando il rapporto cranio-mandibolare, ad esempio con l'uso di un *bite*, si può normalizzare l'arco di oscillazione (comunemente ROM, *range of motion*) dell'articolazione coxo-femorale durante il cammino (Chung 2016).

Comunque nonostante queste caratteristiche che la rendono unica non dobbiamo dimenticare che le regole che determinano le strutture articolari in artrologia, in fisiologia e in patologia valgono anche per le ATM; nel concetto di articolazione tra due segmenti ossei è implicito il concetto di movimento reciproco permesso dal giunto articolare, che consente all'articolazione di muoversi liberamente per tutta la sua capacità estensiva, senza alcun impedimento e senza dolore. Da un punto di vista biomeccanico la dinamica delle ATM è regolata non soltanto dalla raffinata e ridondante vettorialità di contrazione che i muscoli masticatori sono in grado di esprimere, ma anche dalla loro geometria di inserzione. È interessante notare come l'esigenza, propria della masticazione, di unire forze intense e raffinata precisione venga supportata da precise inserzioni muscolari che soddisfano entrambe le necessità. Le prestazioni di un muscolo dipendono anche dal suo punto di inserzione ossea, e quindi dal sistema di leva che si viene a creare: il punto d'inserzione influenza anche l'arco di oscillazione (ROM) dell'articolazione stessa.

Una mera applicazione della fisica newtoniana basta per esprimere in modo efficace una forza: tutti i muscoli scheletrici sviluppano forze rotazionali con spostamenti dei segmenti ossei sui quali si inseriscono; sviluppo e forma delle ossa dipendono molto anche dalla forza esercitata dalle inserzioni muscolari (Lieberman 2001), e ciò vale anche per la mandibola. Un muscolo che si inserisce lontano dal fulcro articolare è maggiormente adatto a esercitare forze intense, e molto controllate, ma con una minore estensione e minore velocità e immediatezza (esplosività) di movimento (Fig. 459).

A parità di contrazione, un muscolo con un'inserzione più vicina al fulcro articolare, per il suo particolare braccio di leva tende a sviluppare movimenti più ampi ed esplosivi ma di minor forza (Fig. 460).

I più importanti muscoli masticatori della mandibola (temporale, massetere e pterigoidei interno ed esterno) esercitano un'azione di leva di terzo genere, in cui la forza (P) è interposta tra il fulcro articolare (F) e la resistenza occlusale (R) (Fig. 461).

Questo tipo di leva consente di mantenere grande controllo e precisione sulla forza esercitata; l'azione di questi muscoli è quella di una leva svantaggiosa ma al contempo molto precisa. Comunque questi muscoli riescono a sviluppare ugualmente delle forze notevoli perché le loro inserzioni si trovano relativamente lontano dal fulcro articolare, in modo da aumentare il braccio della potenza: ciò consente di esercitare al contempo forze intense e una ulteriore elevata capacità di controllo del movimento (Fig. 462). Questo controllo molto raffinato dei movimenti è assolutamente necessario per evitare traumi involontari, con possibili danni strutturali permanenti durante la potente frantumazione del cibo.

La regolazione sul piano orizzontale dei movimenti mandibolari è sostanzialmente a carico dei due pterigoidei esterni, a loro modo muscoli unici perché svolgono la propria azione su un piano diverso da quello di tutti gli altri muscoli masticatori: la loro inserzione si può considerare adiacente al fulcro articolare, a una distanza di gran lunga inferiore a quella delle inserzioni degli altri muscoli della masticazione (Fig. 463).

Gli pterigoidei esterni si presentano sviluppatissimi nei primati e nell'uomo, e sono quelli che più caratterizzano il nostro ciclo masticatorio; analizzando la geometria mandibolare sul piano orizzontale, dobbiamo considerare fulcro della forza di questo muscolo non il condilo sul quale si inserisce, e che sotto la sua contrazione trasla in avanti e medialmente, ma quello controlaterale sul quale ruota l'intero corpo osseo. Con questo modello dinamico l'inserzione dello pterigoideo esterno è più distante dal fulcro articolare rispetto ai muscoli adduttori, permettendo notevole forza e alto controllo, entrambi necessari per la raffinatissima regolazione dinamica dell'occlusione (Fig. 464).

A differenza dei muscoli elevatori gli pterigoidei esterni non contengono fusi muscolari, recettori di stiramento che impediscono un eccessivo allungamento delle fibre muscolari e che rilevano qualsiasi cambiamento nella lunghezza e nella velocità di lavoro del muscolo (Rathee, Jain 2020); quando assistita dai muscoli sovra- e sotto-ioidei, la contrazione bilaterale dei muscoli pterigoidei esterni contribuisce alla depressione della mandibola, anche se questa loro azione svolge un ruolo secondario.

### 5.3 Movimenti mandibolari

Sin dagli albori della gnatologia si è cercato di studiare e riprodurre i movimenti della mandibola anche attraverso lo studio del punto mediano anteriore del gruppo incisivo, visto che i movimenti mandibolari possono essere definiti dal percorso tridimensionale effettuato dal punto interincisivo (PI) centrale inferiore (Lewin 1985): William G.A. Bonwill, Francis Balkwill, Rupert Hall, Alfred Gysi, Ulf Posselt, Pedro Planas, Bernard Jankelson sono alcuni dei padri della gnatologia che a questo particolare punto fecero riferimento per i loro studi.

Se partendo dalla massima intercuspidação facciamo effettuare alla mandibola i movimenti più ampi ed estesi possibile di apertura, lateralità, protrusiva e retrusiva, il PI delinea delle traiettorie che sono i limiti funzionali del movimento mandibolare, e che definiscono un volume descritto per primo da Ulf Posselt (Posselt 1962) (Fig. 465).

All'interno di questo volume avvengono la gran parte dei movimenti che la mandibola è normalmente in grado di esprimere durante la funzione masticatoria, e proprio per questo il volume di Posselt rappresenta una chiara cartina di tornasole dello stato di salute delle due ATM. Come già osservato, per quanto le ATM possano essere delle articolazioni molto particolari, la loro fisiopatologia rientra nei canoni di tutte le articolazioni: movimenti ampi, simmetrici, privi di interruzioni o di bruschi cambi di direzione, e senza dolore, sono indice di una buona salute articolare. Eccettuate le articolazioni fisse, ogni articolazione ha la sua ragion d'essere nel fisiologico movimento dei suoi capi ossei espresso tramite il ROM. Questo parametro definisce il pieno potenziale di movimento di qualsiasi articolazione mobile o semimobile: se migliora la mobilità articolare, tutti i movimenti possono essere eseguiti con maggiore forza, rapidità, facilità e fluidità. A questa condizione consegue un miglioramento qualitativo e quantitativo di: esecuzione del movimento, capacità coordinativa e tecnica, processo di apprendimento motorio, forza, rapidità, resistenza, recupero degli squilibri muscolari, prevenzione posturale e regolazione psichica (una muscolatura contratta, generalmen-



Figura 459. Inserzione muscolare lontano dal fulcro articolare: aumentano forza e controllo del movimento.



Figura 460. Inserzione muscolare vicino al fulcro articolare: aumentano esplosività e ampiezza del movimento.

Figura 461. Colorate le aree di inserzione dei muscoli adduttori della mandibola. In questa prospettiva la mandibola lavora come una leva di terzo genere; questo tipo di leva risulta sempre svantaggiosa perché il braccio della potenza è sempre minore di quello della resistenza, come è ben rappresentato dalla sottostante figura della pinzetta, strumento che consente grande precisione ma non grande forza di presa.

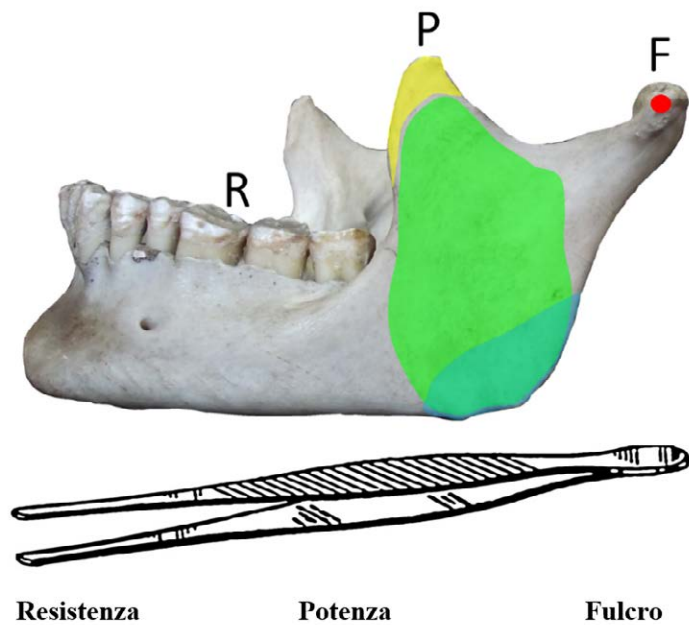
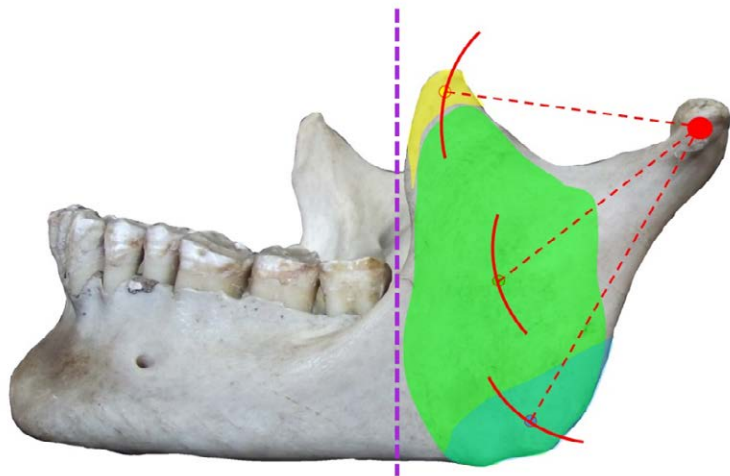


Figura 462. Colorate le aree di inserzione dei muscoli adduttori della mandibola. In questa prospettiva la mandibola lavora come una leva di terzo genere; questo tipo di leva risulta sempre svantaggiosa perché il braccio della potenza è sempre minore di quello della resistenza, come è ben rappresentato dalla sottostante figura della pinzetta, strumento che consente grande precisione ma non grande forza di presa.



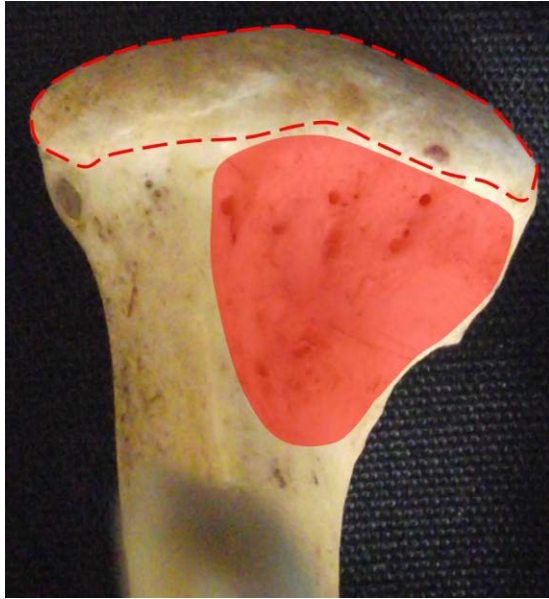


Figura 463. Il muscolo pterigoideo esterno si inserisce in una depressione detta fovea (o fossa o depressione) pterigoidea (area rossa), situata sul lato mediale superiore del collo condilare, posteriormente all'incisura mandibolare e immediatamente sotto la superficie articolare del condilo mandibolare (linea rossa tratteggiata). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

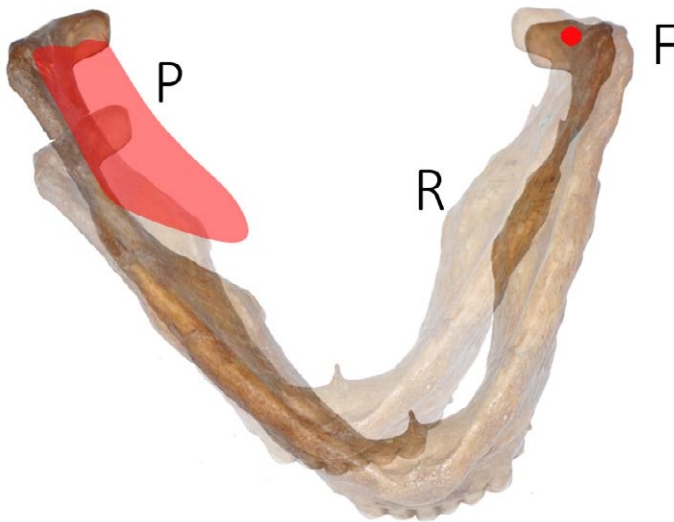


Figura 464. L'inserzione dello pterigoideo esterno in adiacenza alla superficie articolare (unico tra i muscoli masticatori) conferisce un elevato controllo, necessario per modulare i raffinati spostamenti della mandibola durante la masticazione; inoltre il braccio della potenza, maggiore di quello della resistenza, incrementa così la forza sviluppata.

te, è accompagnata da uno stato di tensione psichica). Come abbiamo visto nei capitoli precedenti l'ATM è un'articolazione che è caratterizzata da una fossa mandibolare profonda con una superficie articolare inclinata anteriormente e in basso; i muscoli adduttori che serrano la mandibola contro il cranio tendono a creare, sui condili che si rapportano coll'inclinazione del tetto glenoideo, una spinta posteriorizzante (Fig. 466).

La superficie articolare anteriore della fossa mandibolare è preposta a sopportare i carichi masticatori, sia per la presenza di idonei tessuti molli (fibrocartilagine), sia per gli adeguati spessori dell'osso; la fibrocartilagine che riveste i capi articolari dell'ATM, formata anche da un tessuto fibroso denso, risulta essere più elastica e facilmente deformabile della cartilagine ialina. Se sottoposto a pressione il tessuto fibrocartilagineo

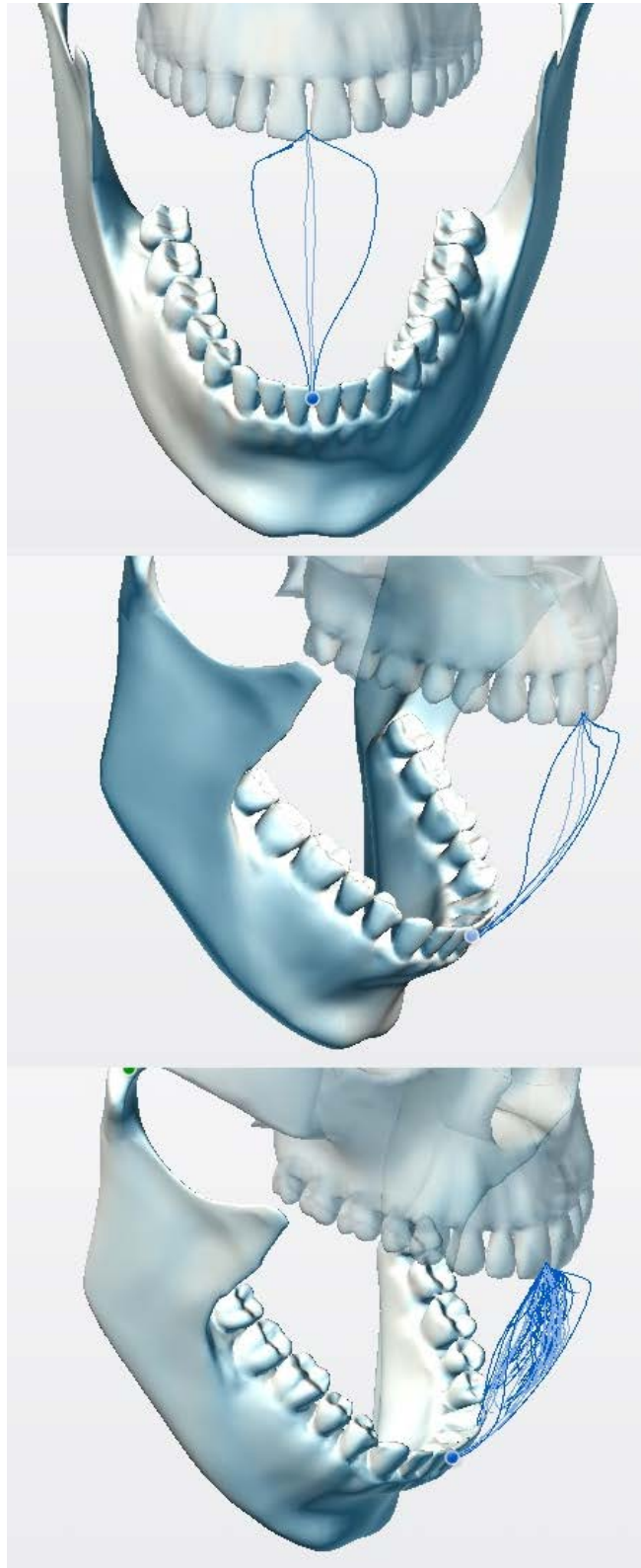


Figura 465. Volume di Posselt, delineato dagli estremi movimenti escursivi della mandibola. Nell'immagine in basso i movimenti della masticazione formano una matassa di linee che rimangono all'interno del volume.



si deforma adattandosi in modo da creare un aumento della superficie di contatto articolare, diminuendo così lo stress sulla singola unità di superficie.

L'interposizione del disco articolare serve anche per evitare che questa caratteristica si trasformi in uno svantaggio dinamico, a causa di un aumento eccessivo dell'attrito dovuto a un cambiamento della micro-architettura della superficie articolare (Yamada, Evans 1970). Se l'articolazione fosse ricoperta invece da cartilagine ialina, molto meno deformabile, si avrebbe una minor deformazione del tessuto articolare, con un maggior scorrimento delle superfici articolari e una migliore efficienza dinamica, ma con una superficie di contatto così ridotta da determinare eccessive concentrazioni di stress pressorio sulla superficie articolare. Le forze articolari che agiscono sull'ATM svolgono un ruolo importante nella graduale maturazione di questo distretto, continuando a svolgerlo durante tutta la vita adulta (Hylander 2006).

Le altre pareti ossee della fossa mandibolare, quella superiore e quella posteriore, sono inadatte a sopportare forze compressive (Saratti 2021 B); la parete superiore della fossa mandibolare è costituita da un sottile spessore osseo che la separa dalla fossa cranica media (Fig. 467, 468, 469).

Anche la parete ossea posteriore della cavità glenoidea non presenta spessori adatti a sopportare compressioni (Fig. 470, 471, 472).

La porzione posteriore dell'ATM è un'area delicata anche per quanto riguarda i suoi tessuti molli, istologicamente inadatti a sopportare compressioni legate a spinte posteriori del condilo: il cuscinetto retrodiscale è ricco di terminazioni nervose, vasi sanguigni, di fibre collagene scarsamente addensate e di fibre elastiche. I tessuti retrodiscali, che si trovano posteriormente al disco articolare dell'ATM, si possono suddividere in tre regioni: superiore o temporale, intermedia, e inferiore o condilare. La porzione temporale si inserisce in alto, posteriormente sull'osso omonimo e anteriormente sulla parte superiore del disco; mentre la porzione inferiore si inserisce sulla superficie condilare inferiore del disco. La parte centrale è altamente innervata, e vascolarizzata (Coombs et al. 2017) da un plesso venoso insolitamente ricco che agendo come un martinetto idraulico controlla la dinamica condilare attraverso le variazioni di pressione: esse modulano lo svuotamento e il riempimento di sangue durante i movimenti antero-posteriori del condilo (Fig. 473).

L'area posteriore dell'ATM è altamente adattabile alle variazioni di volume legate alla posizione del condilo nella fossa, e in base a questa riorganizza al suo interno sangue, fluidi tissutali e liquido sinoviale (Scapino 1991). L'anatomia e l'istologia dei tessuti retrodiscali li mettono in grado di sopportare e dissipare le forze tensive determinate dalla loro trazione; il plesso vascolare retrodiscale è capace di funzionare come il mantice di una fisarmonica alternando uno stato di replezione a uno di collasso. Quando il condilo si muove anteriormente, i tessuti retrodiscali si estendono aumentando il loro volume e richiamando sangue al loro interno; allorché il condilo ritorna nella sua posizione di riposo nella fossa, i tessuti riducono il loro volume svuotandosi del sangue accumulato.

Le sollecitazioni date dai movimenti mandibolari sulle strutture retrodiscali possono essere continue come durante il serramento, oppure dinamiche e intermittenti come durante la masticazione. Per la crescita, lo sviluppo e l'omeostasi del tessuto articolare delle ATM sono necessarie fisiologiche sollecitazioni biomeccaniche, e in generale il caricamento dinamico conduce a un effetto anabolico per i tessuti articolari, mentre il carico statico, se prolungato o eccessivo, induce un effetto catabolico (Tanaka 2008).

La delicata zona bilaminare dei tessuti retrodiscali, se sottoposta a ripetute compressioni traumatiche, produce una reazione di tipo infiammatorio causa di dolori artrogeneri; l'infiammazione poi esita in una fibrosi del tessuto connettivo lasso (Stasolla

Figura 466. Il piano inclinato del tetto glenoideo (linea rossa) sotto l'azione della muscolatura di chiusura della bocca (freccia verde) tende a far scorrere il condilo nella parte posteriore della fossa (freccia rossa). Cranio 327 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

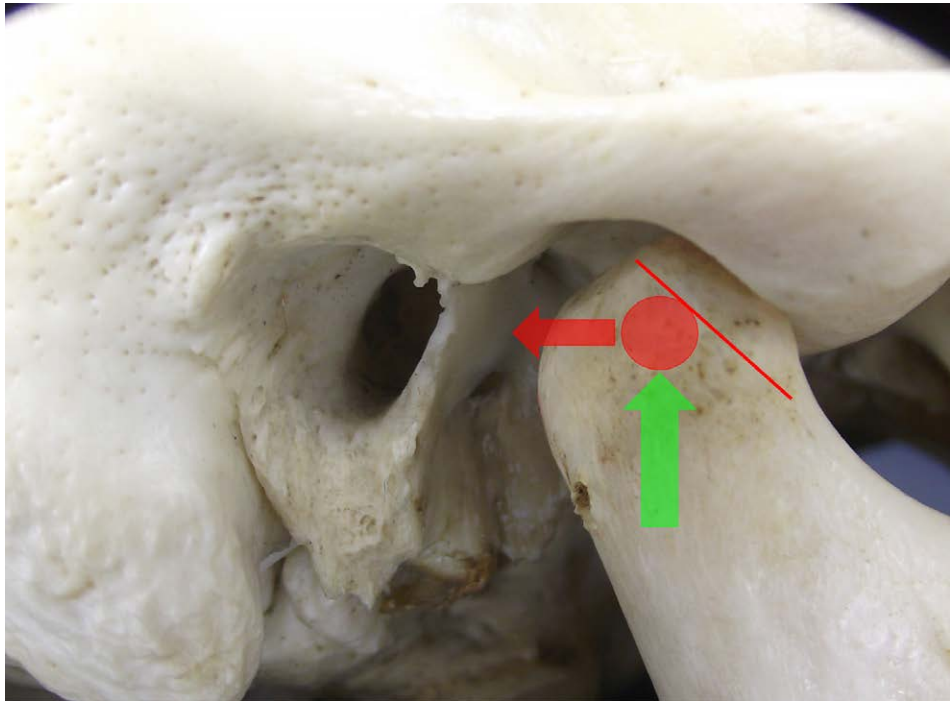


Figura 467. Pavimento della cavità cranica: fosse craniche medie di destra e di sinistra. Si noti per transilluminazione la trasparenza del sottile spessore osseo rappresentato dal tetto della fossa mandibolare. Cranio 311 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

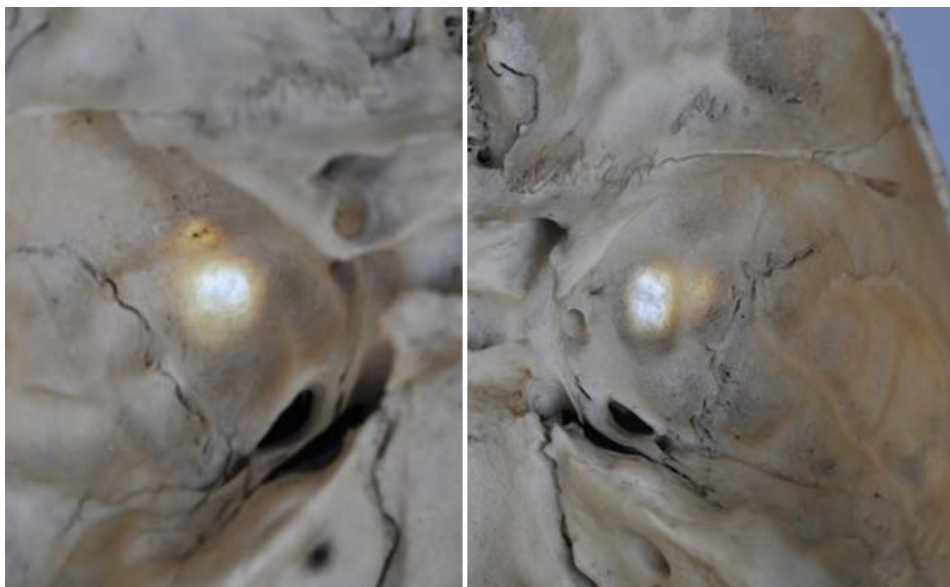




Figura 468.  
Trasparenza per  
transilluminazione  
del sottile spessore  
osseo del tetto della  
fossa mandibolare.  
Cranio 311  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

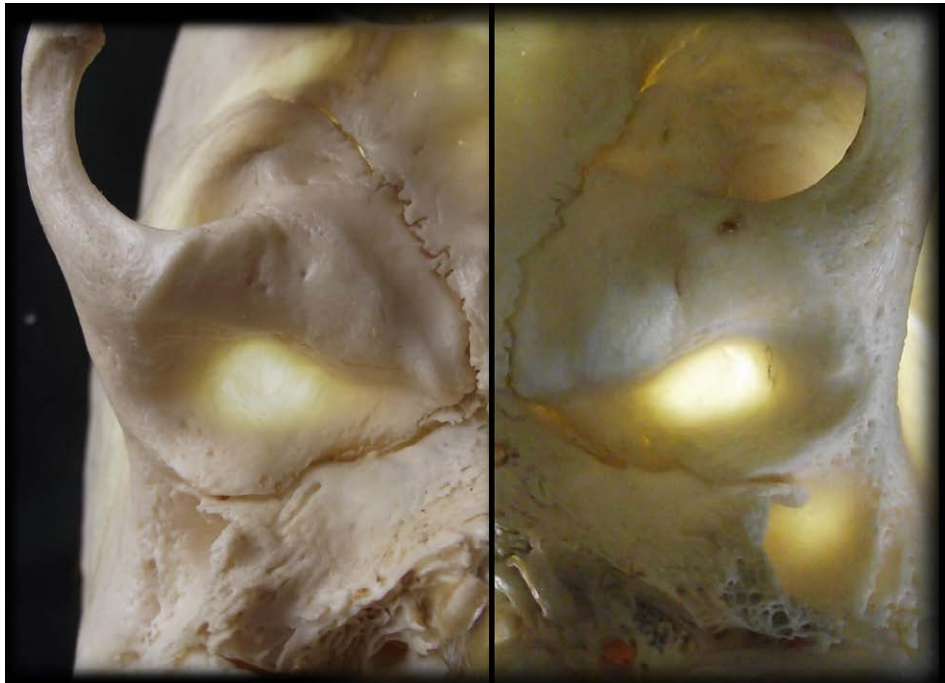


Figura 469.  
Trasparenza per  
transilluminazione  
del sottile spessore  
osseo del tetto della  
fossa mandibolare.  
Cranio 311  
del Museo di  
Antropologia  
dell'Università di  
Firenze.

Figura 470. Fossa mandibolare, visione dal basso: si noti – a separare la porzione anteriore della fossa (giallo) da quella posteriore (viola) – l'area della fessura petrotimpanica (verde). Cranio 311 del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.



Figura 471. Fossa mandibolare e meato acustico, visione sagittale: si noti il sottile spessore osseo che separa le due strutture. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.







Figura 472. Rapporti tra condilo, fossa mandibolare e meato acustico: visione latero-postero-inferiore; si noti ancora il sottile spessore osseo che separa la parete posteriore del condilo dal meato acustico e dalla cavità timpanica; in primo piano il processo mastoideo e dietro posteriormente il processo stiloideo. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

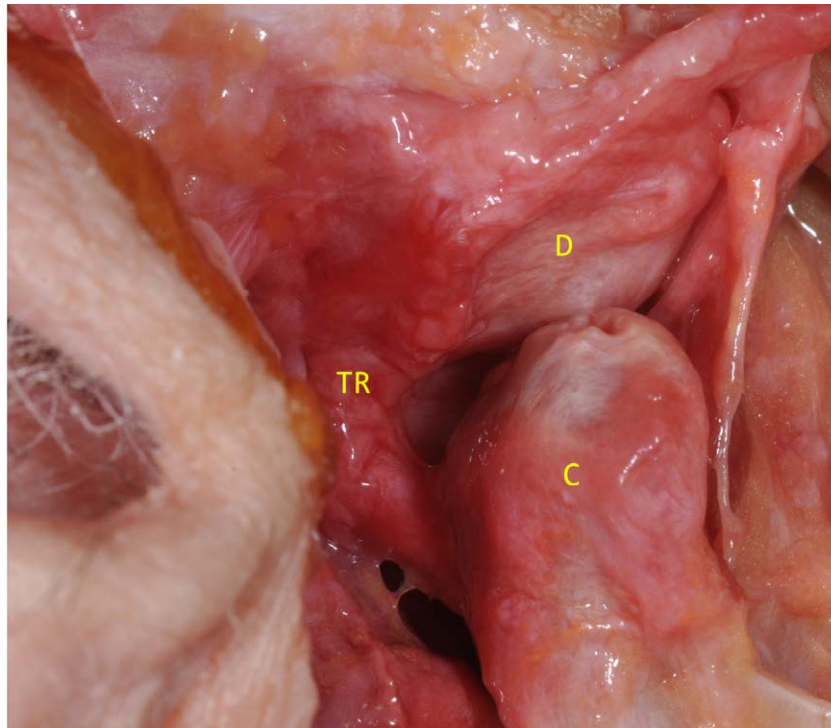


Figura 473. Porzione posteriore dell'ATM. TR: tessuti retrodiscali; C: condilo; D: disco.

2004; Lianjia 1992), con significativo aumento della densità dei fibroblasti, riduzione e obliterazione dei lumi arteriosi, e una netta diminuzione delle fibre elastiche (Pereira 1996). Queste modificazioni istologiche conducono tutte a una diminuita elasticità dei tessuti retrodiscali, elasticità che è fondamentale per un corretto funzionamento di tutte le altre componenti articolari: una dinamica articolare alterata modifica e riduce la circolazione del liquido sinoviale, con un deficit della sua azione lubrificante e ammortizzante e il conseguente aumento dell'attrito tra le superfici articolari; nelle aree di ridotto flusso di liquido sinoviale si ha un accumulo di fattori infiammatori che accelerano localmente la progressione della sofferenza articolare (Xu 2013).

Perciò durante i movimenti mandibolari, e specialmente durante il colpo di forza masticatorio, non si dovrebbe creare alcuna compressione dei tessuti retrodiscali causata da un eccessivo arretramento dei condili rispetto alla posizione omeostatica che occupano fisiologicamente nella fossa mandibolare.

#### 5.4 Arco gotico e schema di Posselt

I primi pionieristici studi gnatologici si appuntarono anche sul tentativo di riprodurre i movimenti mandibolari sul piano orizzontale, cercando di ridurre la morfologia mandibolare a una forma di triangolo: Francis Balkwill nel 1866 descrisse per primo un triangolo equilatero con i vertici sulla faccia occlusale dei secondi molari inferiori e sul punto interincisivo (PI) (Balkwill 1866); nel 1899 William Gibson Arlington Bonwill estese il triangolo a tutto il corpo mandibolare, ponendo i due vertici posteriori sui condili e descrivendo un triangolo equilatero di 100 mm di lato, anche se spesso la correttezza di queste misure è stata messa in discussione (Christensen 1959; Nikolopoulou et al. 2019).

I due triangoli si rapportano tra di loro con un angolo detto di Balkwill, che ha una media di 26 gradi, maggiore nei maschi rispetto alle femmine (Ohm 1982) (Fig. 474).

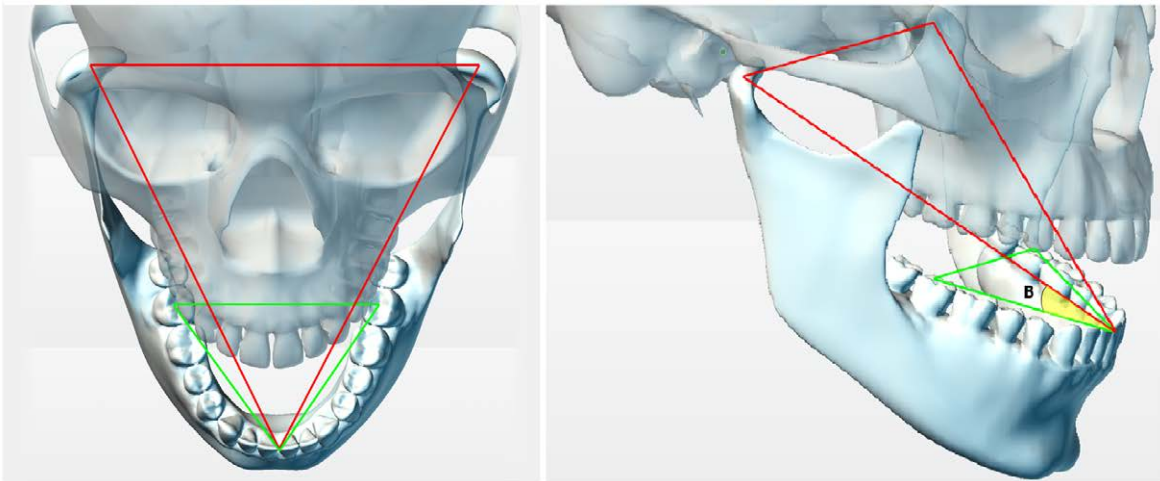


Figura 474. Triangolo di Balkwill (verde) e triangolo di Bonwill (rosso). L'angolo di Balkwill (B, giallo) è l'angolo formato dai due triangoli.

Il vertice anteriore del triangolo di Bonwill viene utilizzato per la registrazione e la conseguente analisi dei movimenti mandibolari. Alfred Gysi con le sue registrazioni

dei movimenti mandibolari sul piano orizzontale fu il primo a descrivere il tracciato ('arco gotico') che il PI percorre con i movimenti limite della mandibola in lateralità e protrusiva, nell'intento di riuscire a interpretare e descrivere anche i conseguenti movimenti condilari (Gysi 1930) (Fig. 475, 476).

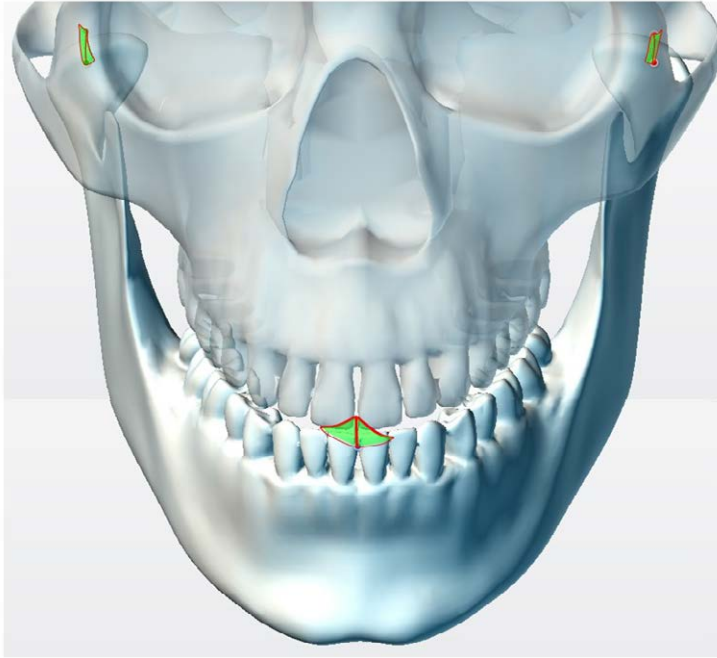


Figura 475. Arco gotico (in verde) delineato sul piano orizzontale dai movimenti limite di protrusiva e lateralità effettuati dal punto interincisivo. L'arco gotico è l'espressione della capacità di movimento della mandibola sul piano orizzontale, piano che, ricordiamo, è essenziale per lo sviluppo delle dinamiche masticatorie: a un arco gotico ampio e simmetrico corrispondono degli altrettanto ampi e simmetrici movimenti articolari; per contro un arco gotico limitato nella sua estensione e asimmetrico rifletterà un'incapacità delle ATM a eseguire correttamente i fisiologici movimenti funzionali, innescando così una situazione potenzialmente patologica.

Alfred Gysi è stato un gigante, uno scienziato eclettico e la più alta personalità nella storia dell'odontoiatria: fu uno dei fondatori dell'istologia e dell'embriologia dentale nonché della gnatologia. Le sue ricerche riguardarono la dinamica mandibolare, il rapporto tra la forma dei denti e le articolazioni, l'influenza meccanica dell'altezza delle cuspidi, il bilanciamento nell'articolazione, l'influenza delle curve di compensazione e pure lo studio degli articolatori dentali: ne ideò e fabbricò personalmente undici tipi. Inoltre brevettò tra l'altro un filtro e un sistema per foto a colori a luce polarizzata, studiò con microfotografie cristalli di neve e diatomee, realizzò studi sull'oscillazione del pendolo (che poi furono stampati sulle banconote svizzere); scoprì una stella, che porta il suo nome (Perrini 1992).

L'arco gotico, descritto come si è detto per primo da Gysi, evidenzia i movimenti estremi che la mandibola è in grado di compiere sul piano orizzontale: il tracciato dell'arco gotico classicamente viene realizzato con l'ausilio di placche intraorali che eliminano il vincolo occlusale, ottenendo le traiettorie date dai vettori di contrazione dei muscoli pterigoidei esterni (Fig. 477).



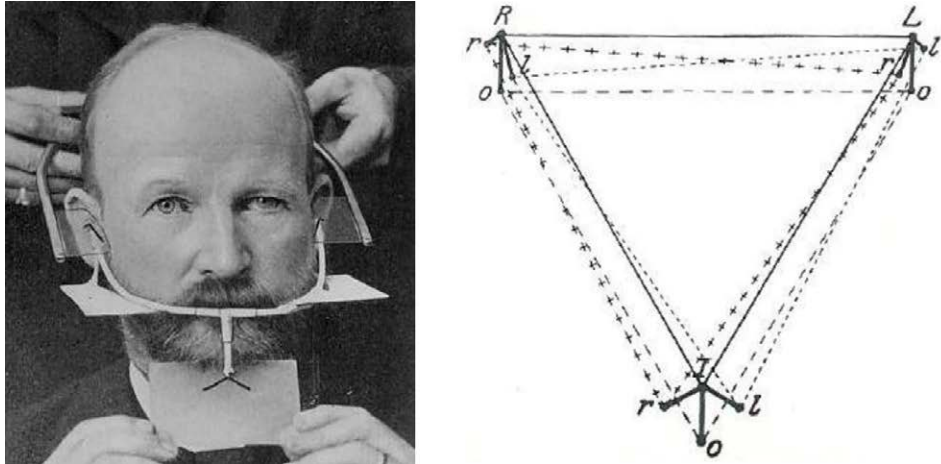


Figura 476. A sinistra il Prof. Alfred Gysi mentre effettua le sue registrazioni; a destra un disegno originale dei movimenti del PI in relazione ai movimenti condilari. Illustrazioni tratte dal libro “Zahnärztliche Prothetik”, 1930, di Bruhn, Christian, et al., presente nella raccolta della Fondazione Castagnola.

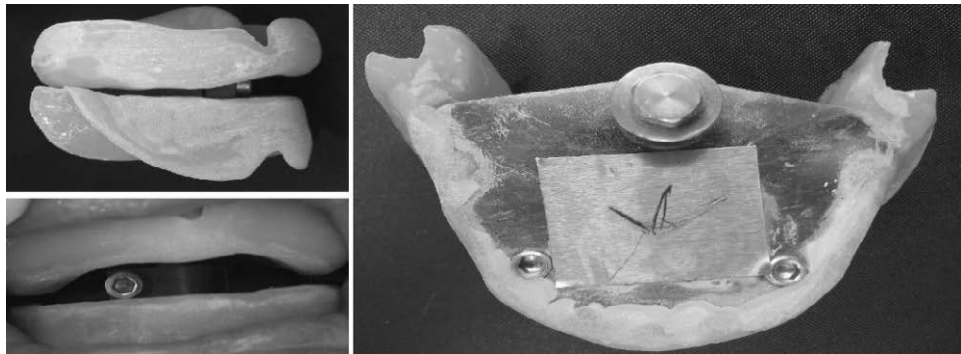


Figura 477. Placche intraorali per la registrazione dell'arco gotico in un paziente edentolo: sono state confezionate delle basi di resina per le due arcate, nelle quali sono state inserite una punta scrivente nella base superiore, e una placca registrante nella base inferiore; dopo averle inserite in bocca al paziente e fategli eseguire i movimenti limite di protrusiva e lateralità, la punta superiore ha disegnato sulla placca inferiore le direttrici dell'arco gotico.

Contraendo lo pterigoideo esterno di un lato si ottiene il movimento antero-laterale del PI inferiore; contraendo entrambi i muscoli si ottiene un tragitto rettilineo e anteriore di protrusiva (Fig. 478).

I classici dispositivi per la registrazione dell'arco gotico escludono i contatti dentali (se presenti) e costringendo, con il loro ingombro, la lingua in una posizione arretrata, modificano così il rapporto fra tutte le strutture a lei collegate: mandibola, cranio, osso ioide, rachide cervicale. Una registrazione dei movimenti mandibolari con la minor interferenza possibile si ottiene con il kinesiografo, strumento per mezzo del quale possono essere rilevati diversi movimenti mandibolari, tra i quali quelli che compongono l'arco gotico e il volume di Posselt (cfr. *supra* fig. 465). Il kinesiografo utilizza un magnete posto sulla superficie vestibolare degli incisivi inferiori, che permette di regi-

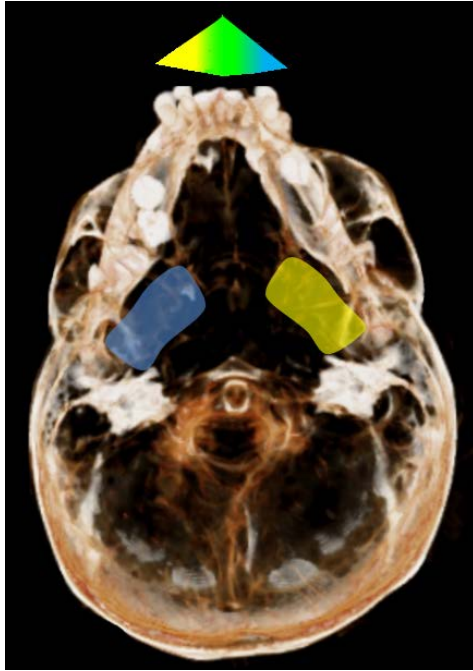


Figura 478. La contrazione dei muscoli pterigoidei esterni (in blu lo pterigoideo esterno destro, in giallo lo pterigoideo esterno sinistro) determina il movimento di lateralità opposto; la contrazione contemporanea di entrambi i muscoli porta la mandibola in protrusiva, e il sovrapporsi delle due contrazioni e dei loro diversi vettori di forza posiziona la mandibola in ogni singolo punto dell'area dell'arco gotico: la colorazione (in alto) dell'arco gotico vuol rappresentare il sommarsi in ogni punto delle azioni dei due muscoli (giallo, lateralità destra data dalla contrazione dello pterigoideo sinistro; blu, lateralità sinistra data dalla contrazione dello pterigoideo destro; verde, protrusiva data dalla contrazione simultanea di entrambi gli pterigoidei).

strare i movimenti mandibolari senza interferenze occlusali riducendo al minimo gli ingombri che, se più consistenti, potrebbero falsare la registrazione.

Le superfici occlusali influenzano in modo fondamentale non solo i movimenti di scorrimento reciproco dei denti, ma anche quelli che si svolgono in assenza di contatto dentale, come ad esempio la massima apertura: la massima intercuspidação influenza e diversifica il modello di occlusione dinamica (Al-Nimri 2010). Le superfici occlusali che regolano e guidano lateralità e protrusiva sono determinanti sia per la forma dell'arco gotico che per quella del volume di Posselt.

L'arco gotico può essere interpretato come una sezione sul piano orizzontale del volume di Posselt, così come il volume di Posselt può essere considerato come il sovrapporsi di infiniti piani orizzontali nei quali si sviluppa l'arco gotico (Fig. 479). All'interno di tale volume, formato dai movimenti limite di apertura lateralità e protrusiva, si esprime la possibilità dinamica della mandibola durante la masticazione (Posselt 1962).

L'arco gotico è formato dai movimenti estremi di lateralità e protrusiva eseguiti grazie alla contrazione selettiva di uno dei due muscoli pterigoidei esterni (lateralità), oppure dalla loro contrazione contemporanea (protrusiva); la contrazione degli pterigoidei esterni sviluppa i movimenti della mandibola sul piano orizzontale, spostamenti essenziali per la masticazione, che caratterizzano la dinamica mandibolare dei mammiferi. Nella gnatologia classica sia il volume di Posselt (Fig. 480) che l'arco gotico (Fig. 481), vengono rappresentati in modo regolare e simmetrico, con lateralità speculari e una protrusiva lineare.

Una masticazione fisiologica determina nel tempo delle usure selettive, modellate sul piano orizzontale sostanzialmente dai vettori muscolari degli pterigoidei esterni che delimitano l'arco gotico (Fig. 482).

L'arco gotico è l'espressione geometrica sul piano orizzontale dei ROM (ranges of motion) delle ATM, così come il volume di Posselt rappresenta la sua espressione tridimensionale.

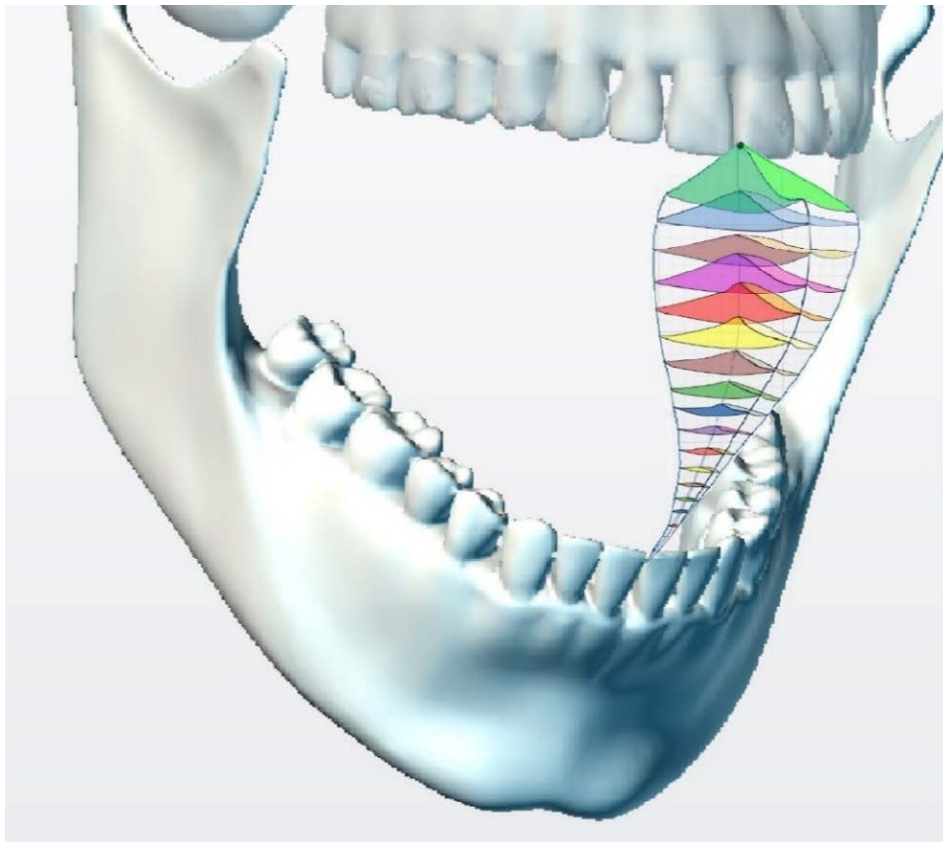


Figura 479. Il volume di Posselt è dato dalla sovrapposizione di infiniti piani orizzontali nei quali si possono sviluppare i movimenti limite che delineano l'arco gotico.

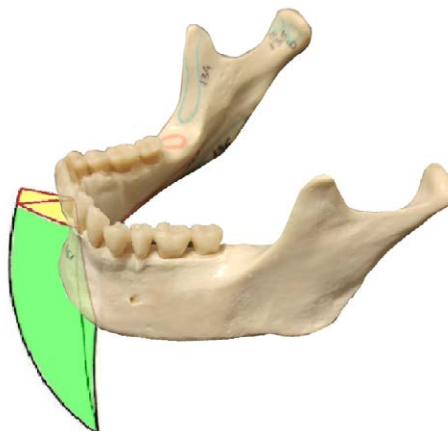


Figura 480. Volume di Posselt.

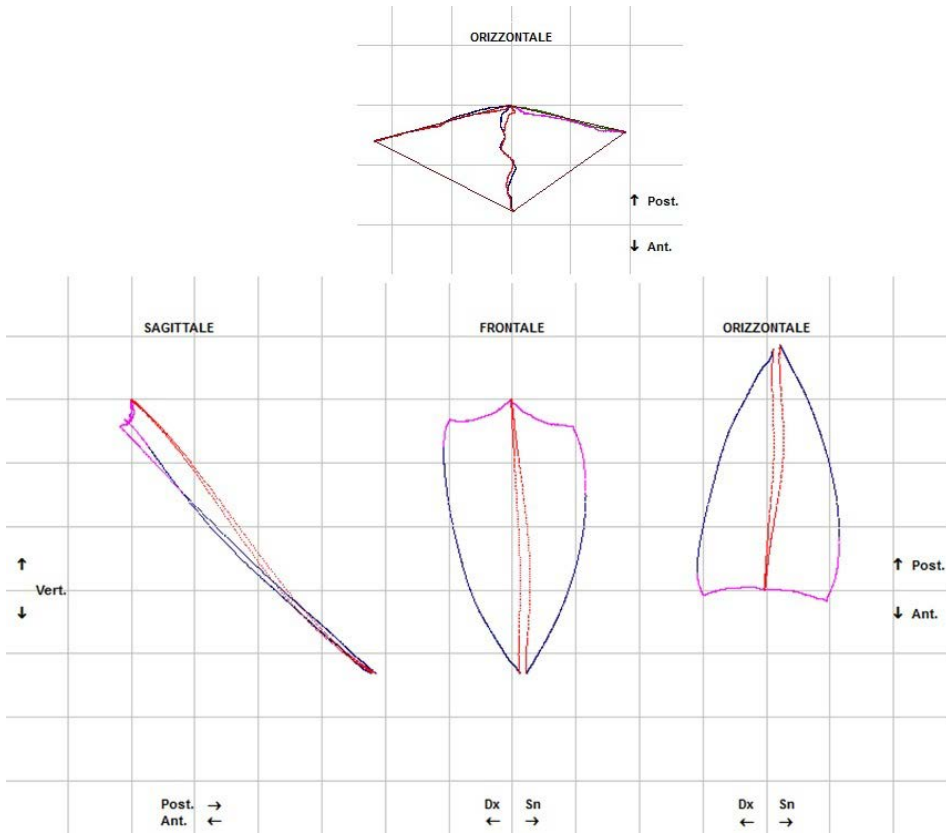


Figura 481. Traccati kinesiografici che il punto interincisivo disegna sui tre piani dello spazio: in alto arco gotico, sul piano orizzontale; in basso schema di Posselt, a sinistra sul piano sagittale, al centro sul piano frontale, a destra sul piano orizzontale. Questi traccati dell'arco gotico e del volume di Posselt, che presentano traiettorie ampie regolari e simmetriche, evidenziano la possibilità che la mandibola ha di esprimere i fisiologici movimenti della masticazione monolaterale alternata.



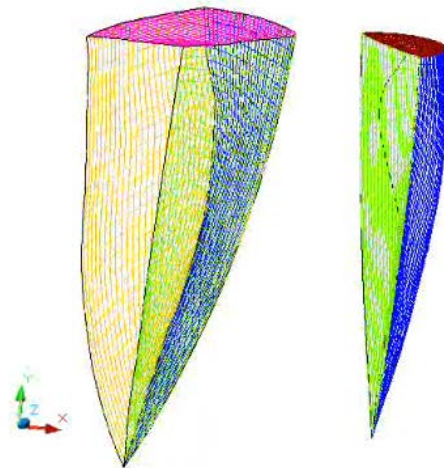
Figura 482. A sinistra vettori muscolari degli pterigoidei esterni. Al centro e a destra le usure modellate da una fisiologica masticazione. Reperti del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

Tutti gli interventi odontoiatrici che vadano verso un ampliamento e una simmetrizzazione dell'arco gotico e del volume di Posselt permettono al sistema articolare di esprimere il suo fisiologico *range* recuperando una fisiologica attività masticatoria.

Abbiamo osservato come il ROM sia un indice della flessibilità di un'articolazione, che si esprime con l'ampiezza del movimento compiuto dalla posizione iniziale quella finale: un ROM fisiologico contribuisce a mantenere una corretta postura, a sviluppare correttamente la forza muscolare e a prevenire gli infortuni muscolo-tendineo-articolari. Il ROM viene influenzato da fattori anatomici come la struttura dell'articolazione, i suoi legamenti, la capsula articolare, i muscoli, i tendini, il tessuto adiposo circostante e la cute sovrastante; influenzano il movimento articolare anche fattori fisiologici come sesso, età, temperatura esterna, condizioni psicologiche.

Ogni articolazione possiede un'ampiezza fisiologica di movimento che dipende dal dall'equilibrio delle tensioni muscolari che vi si applicano; facendo variare i vettori di queste forze si modificano la statica, la dinamica e la libertà di movimento (Busquet 2002): disturbi del ROM e della forza del morso accompagnano i disturbi all'ATM (Dinsdale et al. 2020). Un volume di Posselt ampio e simmetrico è indice di una ampia e simmetrica libertà di movimento delle strutture muscolari della mandibola e di un fisiologico ROM articolare delle ATM, essenziale in una fisiologica masticazione monolaterale alternata (Fig. 483).

Figura 483. Volumi di Posselt elaborati col CAD (*computer-aided drafting*): a sinistra un volume ampio e simmetrico, indice di una fisiologica possibilità di sviluppo dei movimenti masticatori; a destra un volume ridotto e asimmetrico, caratteristico di una situazione disfunzionale.



Come indice della capacità del sistema di essere in grado di effettuare una masticazione alternata indifferentemente sul lato destro o su quello sinistro Pedro Planas individuò gli AFMP (angoli funzionali masticatori di Planas), che valutano sul piano frontale la verticalità del movimento laterale del punto interincisivo: il movimento di lateralità centrifuga (ovverosia quello eseguito partendo dalla massima intercuspidação e facendo scorrere le superfici oclusali verso l'esterno) non è altro che il movimento della fase di entrata del ciclo masticatorio eseguito in senso inverso (Fig. 484).

Maggiore è la verticalità della fase di entrata dei cicli masticatori e più questi saranno limitati nella loro componente orizzontale con una diminuzione della capacità triturante delle superfici oclusali; una corretta verticalità degli AFMP consente invece di sviluppare la componente orizzontale dei cicli masticatori aumentandone l'efficacia, e inoltre la loro simmetria consente di attuare spontaneamente l'alternanza del lato di masticazione: più ci si discosta dalla simmetria e da una corretta inclinazione



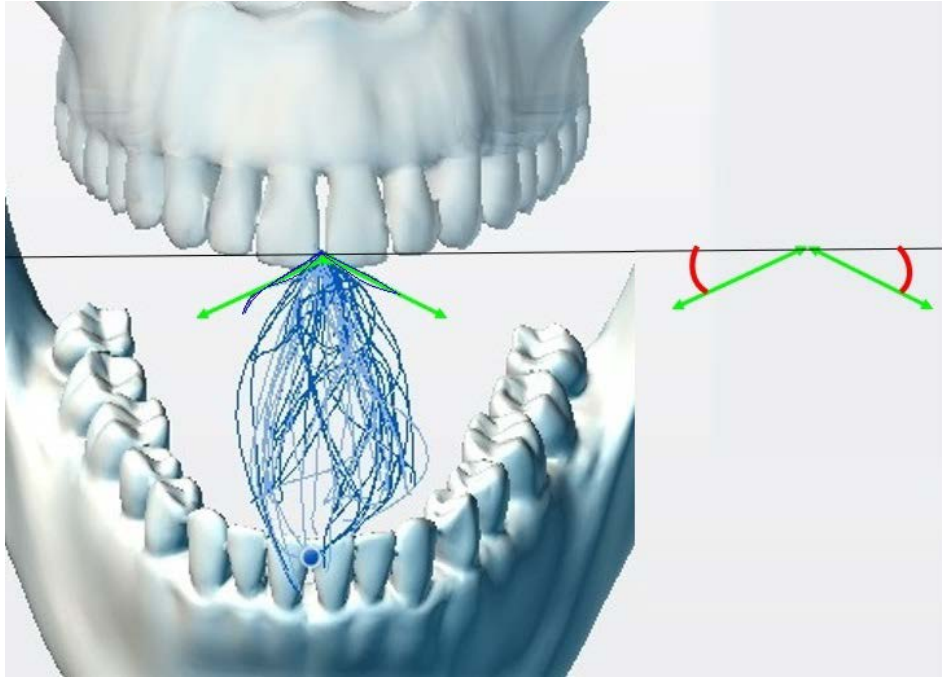


Figura 484. In verde: AFMP (angoli funzionali masticatori di Planas), sovrapposti ai tracciati di lateralità e ai tracciati dei cicli masticatori, che su questi angoli trovano il tragitto di entrata della fase occlusale del colpo di forza masticatorio.

degli AFMP più il sistema si deve adattare per riuscire a compensare le difficoltà funzionali e così assolvere al suo compito. L'ampiezza di ciascun AFMP esprime quindi la dinamica della masticazione da quel lato: maggiore è l'angolo, maggiore è la verticalità nella fase di entrata del ciclo masticatorio, e più la dinamica mandibolare (e i ROM delle ATM) ne risultano penalizzati.

Qual è allora la giusta inclinazione degli AFMP? Questa domanda non è posta correttamente perché sottintende una immutabilità delle superfici dentali e del sistema stomatognatico in generale, come se la dentatura fosse destinata a una eterna giovinezza: i nostri denti non sono entità immutabili ma modificano la loro forma e la loro posizione adattandosi alla loro funzione; un adattamento allo scorrere del tempo che è proprio di tutte le altre componenti del nostro corpo. Durante il corso della vita di un individuo l'inclinazione degli AFMP dovrebbe variare, in seguito a una fisiologica usura, sia nella dentatura di latte che in quella permanente; riportando graficamente l'andamento della variazione degli AFMP noteremo che il loro valore è massimo sia intorno ai 3 anni, al completamento della dentatura decidua, sia a circa 13 anni, quando si completa la dentatura permanente. In seguito all'usura fisiologica, legata a una corretta funzione, gli angoli si riducono progressivamente, fino a raggiungere il loro valore minimo all'età di 6 anni per la dentatura decidua e intorno ai 60 anni per la dentatura permanente (Fig. 485).

Ogni movimento in realtà non si compie mai esclusivamente su un singolo piano ma si esprime tridimensionalmente anche sugli altri piani, e a ogni AFMP sul piano frontale corrisponde, proiettandosi sul piano orizzontale, un altro angolo funzionale, definito dall'autore AFMO (angolo funzionale masticatorio orizzontale) (Papini 2017). Gli AFMO sono gli angoli che si creano sul piano orizzontale fra le traiettorie dei tragitti di lateralità del punto interincisivo (PI) e il piano frontale (Fig. 486).

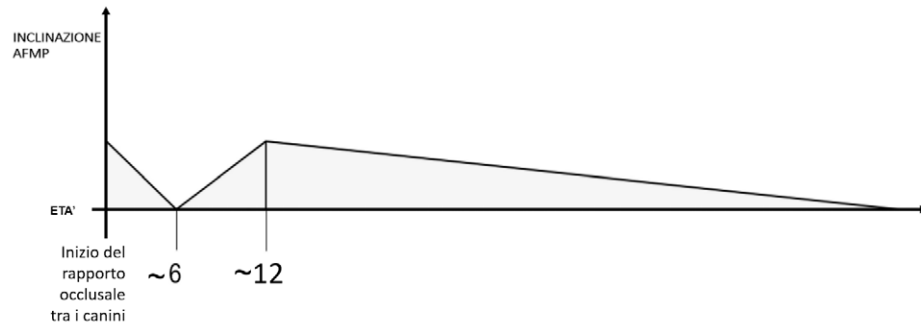


Figura 485. Andamento della pendenza degli AFMP durante la vita di un individuo la cui dentatura vada incontro a una fisiologica usura. Questo grafico può essere interpretato anche come l'andamento, durante la vita di un individuo, dell'inevitabile usura conseguente a una corretta funzione masticatoria.

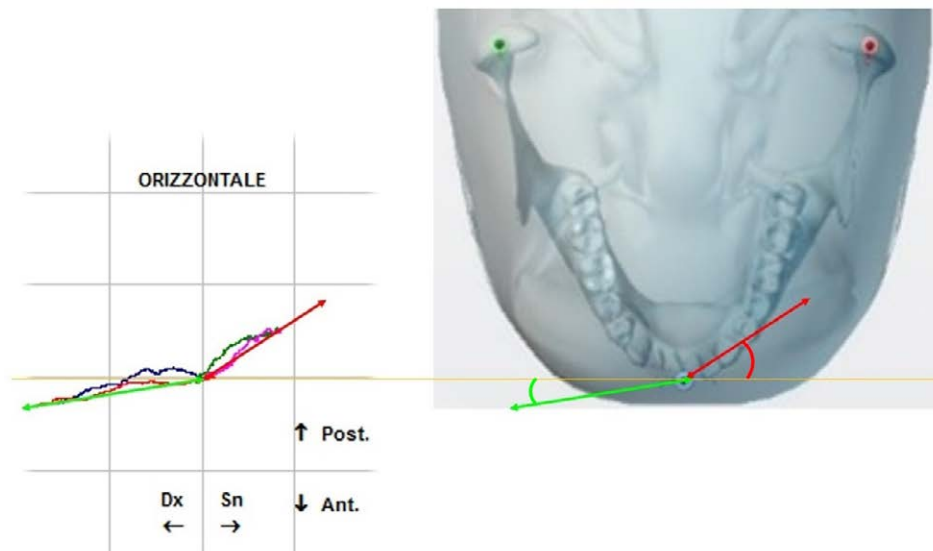


Figura 486. Visualizzazione degli AFMO, angoli funzionali masticatori orizzontali: si formano sul piano orizzontale fra le traiettorie dei tragitti di lateralità del PI e il piano frontale.

Gli AFMO possono essere evidenziati nei tracciati kinesiografici o assiografici, e, come potremo constatare, sono di grande aiuto per comprendere la dinamica non solo del PI ma anche del condilo di lavoro; essi possono avere il fisiologico andamento antero-laterale, oppure presentare un andamento postero-laterale: ma come vedremo in questo caso allo spostamento posteriore del PI corrisponde una posteriorizzazione, potenzialmente patologica, del condilo di lavoro. Se sul piano frontale gli AFMP destro e sinistro presentano andamenti e inclinazioni simili, questa simmetria si riflette anche sul piano orizzontale, con gli AFMO di ogni lato che saranno ugualmente simili e regolari (Fig. 487).

In una corretta funzione masticatoria i movimenti orizzontali di lateralità oltre che simmetrici dovrebbero essere ampi, a eccezione di alcuni periodi di sviluppo nei quali



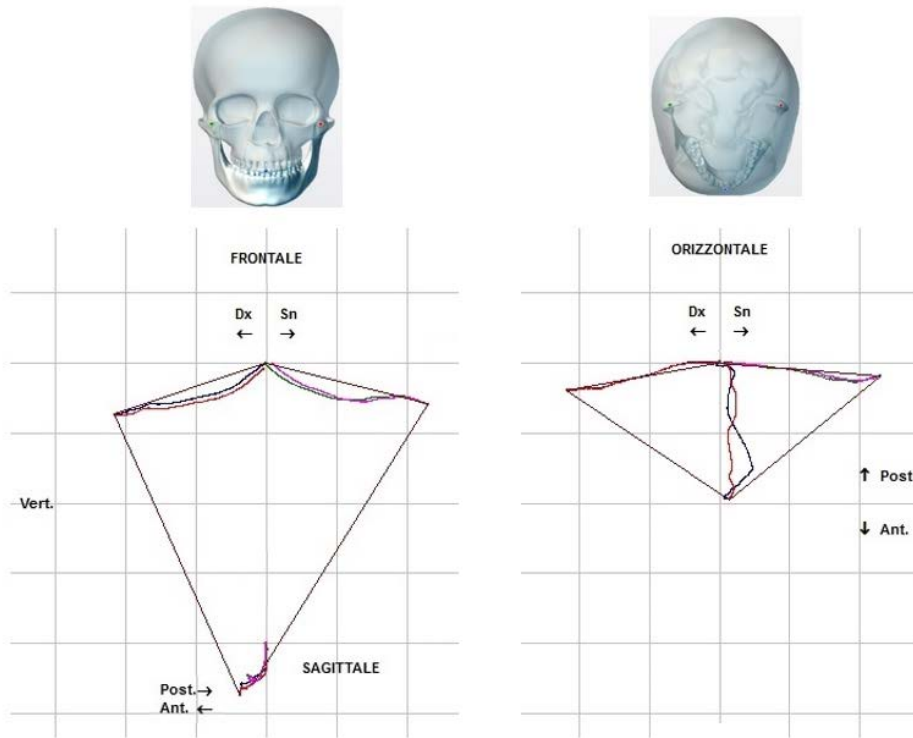


Figura 487. A sinistra, sul piano frontale, AFMP: tracciato kinesiografico dei tragitti di lateralità; a destra, sul piano orizzontale, AFMO: tracciato di lateralità e protrusiva (arco gotico). Si noti a sinistra la regolarità e la simmetria degli AFMP sul piano frontale, che si riproduce sul piano orizzontale con gli AFMO.

l'aumento degli AFMP è un funzionale stimolo di crescita – come ad esempio il momento in cui erompono gli incisivi centrali o i canini.

Se gli AFMP destro e sinistro si equivalgono, ovvero quando l'inclinazione destra è uguale a quella sinistra, l'individuo mastica sui due lati con una fisiologica funzione monolaterale alternata, perché le fasi di entrata del ciclo masticatorio si equivalgono sia a destra che a sinistra (Fig. 488).

Arco gotico e schema di Posselt sono perciò dei riferimenti immediati della capacità muscolo-articolare che il sistema masticatorio è in grado di esprimere, e quindi sono indici diretti per una valutazione del suo stato di salute (Papini 2018).

### 5.5 Lateralità retrusiva

La simmetria funzionale della masticazione, ovvero sia l'alternanza del lato masticante, è subordinata alla 'facilità' nella fase di entrata del ciclo masticatorio: uno stimolo nocicettivo, la perdita di funzionalità legata alla mancanza di uno o più elementi dentali, dei traumi, l'odontoiatria iatrogena, tutti questi elementi possono far sì che un lato masticatorio diventi più 'comodo' o efficiente rispetto all'altro; nel tempo il lato di masticazione preferito si può strutturare anatomicamente in modo progressivo differenziandosi morfologicamente dal controlaterale. Questa differenziazione morfologica avviene attraverso una modifica dei diversi distretti anatomici, come le basi ossee, i condili, le fosse mandibolari, i piani occlusali, le curve di compenso (Dettori 2001) (Fig. 489).

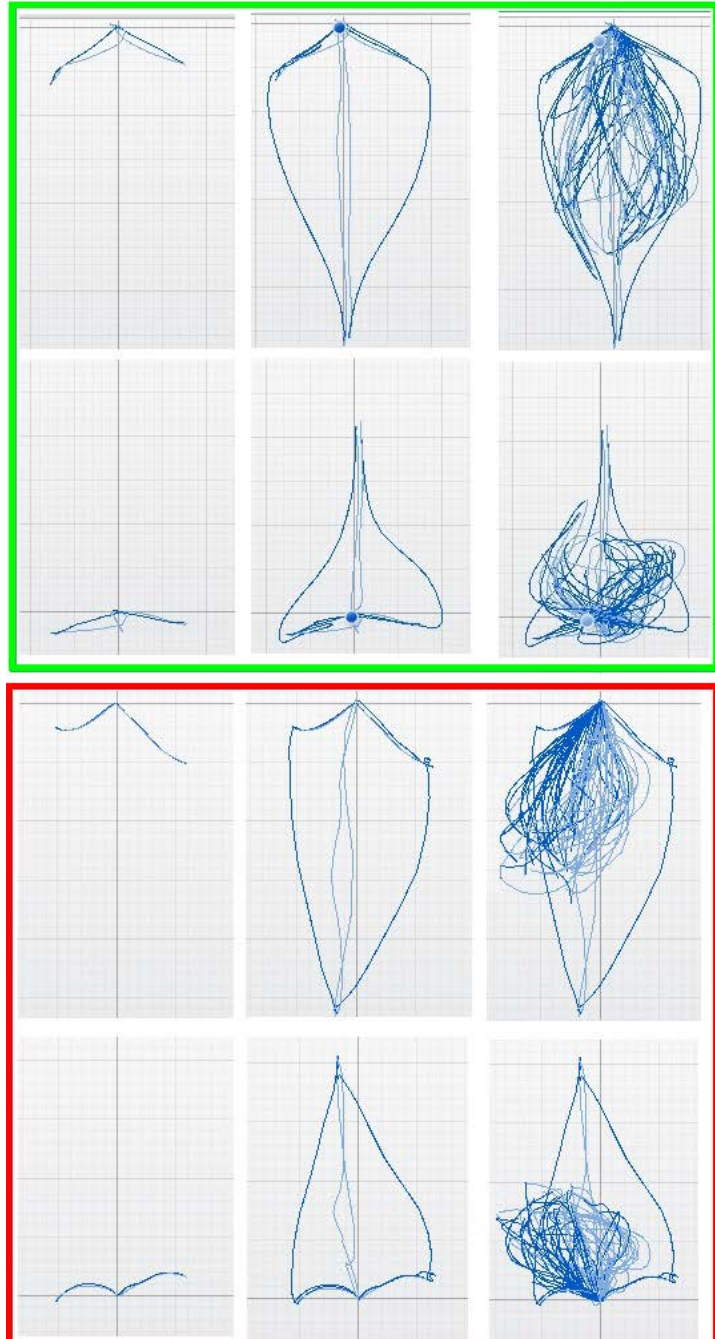


Figura 488. Tracciati assiografici; nel riquadro verde registrazione assiografica di lateralità simmetriche.

In alto i tre tracciati si sviluppano sul piano frontale; sotto gli stessi tracciati, sul piano orizzontale. Gli

AFMP coincidono e delineano la parte supero-anteriore del volume di Posselt; a sinistra tracciati di lateralità simmetrici; al centro la sovrapposizione dello schema di Posselt, anch'esso ampio e simmetrico; a destra ulteriore sovrapposizione dei cicli masticatori, che disegnano una 'matassa' equamente distribuita sui due lati. Nel riquadro rosso sottostante registrazione assiografica di lateralità asimmetriche che generano dinamiche asimmetriche.

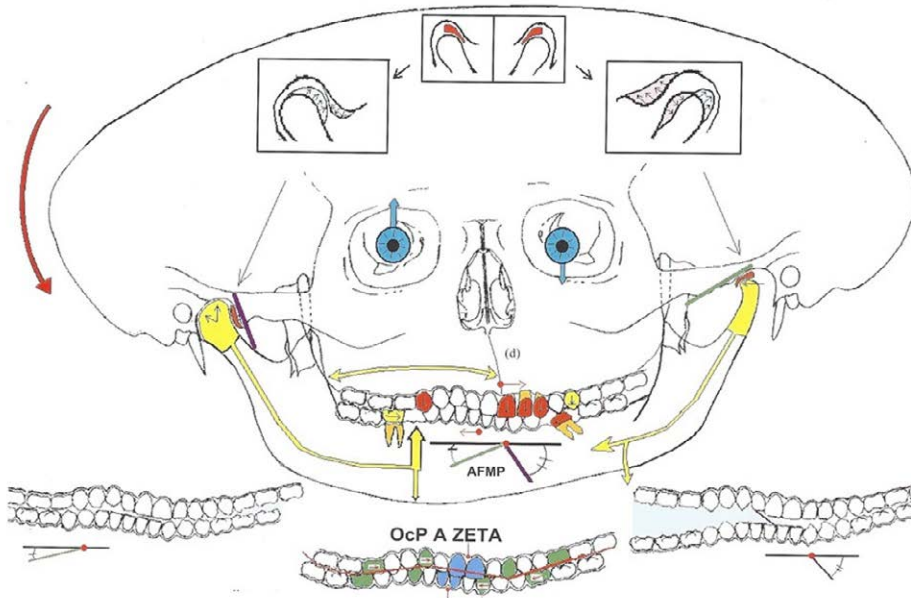


Figura 489. Adattamento delle strutture maxillo-facciali a una masticazione asimmetrica dovuta a una asimmetria degli AFMP. Disegno tratto da "Evoluzione del rapporto dinamico funzionale tra occlusione e ATM", S. Dettori, A. Confaloni, 2001.

Se gli AFMP sono diversi l'aumento della verticalità nella fase di entrata e nella fase di uscita del ciclo non è uguale tra i due lati, e il soggetto tende a porre il bolo dalla parte dove la verticalità è minore e la masticazione più efficace; questo ingenera una masticazione monolaterale fissa alla quale il soggetto si può anche adattare (spesso inconsapevolmente), ma che comunque rientra in un *pattern* masticatorio disfunzionale che non rispecchia l'alternanza masticatoria comune alla classe dei mammiferi (Fig. 490).

Nei pazienti disfunzionali la masticazione si realizza prevalentemente su di un lato con il sistema muscolo-articolare che non è in grado di esprimere un corretto e ampio movimento, simmetrico e alternato; l'asimmetria del movimento si esprime non solo sul piano frontale ma anche su quello orizzontale, con un arco gotico e un volume di Posselt deformati e asimmetrici (Todić, Lazić, e Radosavljević 2011) (Fig. 491).

Questa asimmetria dell'arco gotico e dello schema di Posselt caratterizza i tracciati di pazienti disfunzionali, che risultano ben diversi dalle rappresentazioni che si trovano normalmente sui libri di gnatologia (Papini 2017) (Fig. 492, 493).

Nei pazienti disfunzionali con un lato masticatorio prevalente, l'asimmetria funzionale si evidenzia con tragitti di lateralità anch'essi asimmetrici sia sul piano frontale che su quello orizzontale. Le differenze tra AFMP destro e sinistro corrisponderanno sul piano orizzontale ad AFMO diversi: sul piano frontale il lato coll'AFMP meno inclinato (lato della lateralità più facile nonché lato di masticazione abituale), tenderà a corrispondere sul piano orizzontale al lato coll'AFMO che si sviluppa in anteriorità; viceversa il lato coll'AFMP più ripido tenderà ad avere in corrispondenza un AFMO più retrusivo (Fig. 494, 495).

L'asimmetria sul piano orizzontale quindi si manifesta frequentemente con una delle tracce di lateralità (e in alcuni casi con entrambe) che presenta una direzione non più antero-laterale, ma esprime una direzione posteriore (Fig. 496).

Il lato di masticazione abituale, che presenta un ciclo masticatorio con una dimensione verticale minore e con un AFMP meno inclinato, tenderà ad avere un AFMO con una traccia anteriore rispetto al lato non masticante. Il lato non masticante in-

Figura 490.  
Tracciati  
kinesiografici  
di lateralità: si  
noti a sinistra  
l'asimmetria degli  
AFMP sul piano  
frontale, che si  
riproduce sul piano  
orizzontale con  
AFMO altrettanto  
asimmetrici.

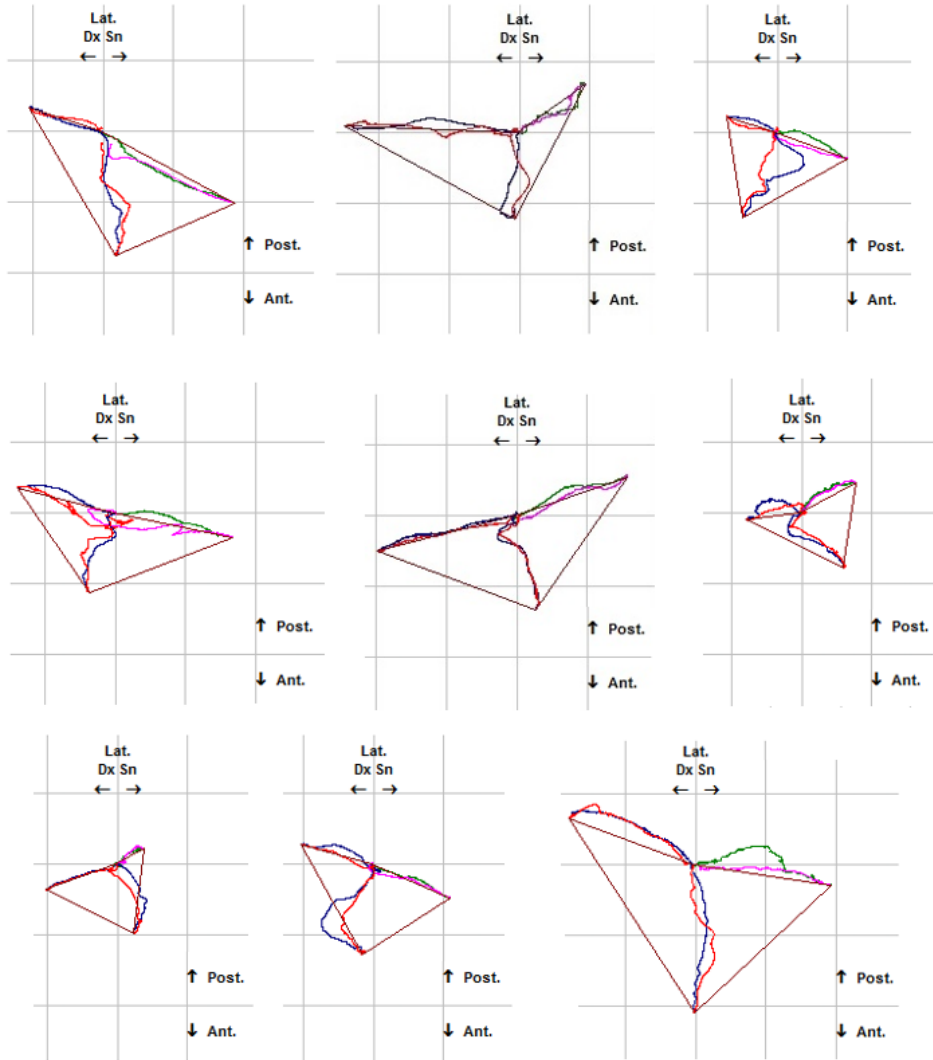
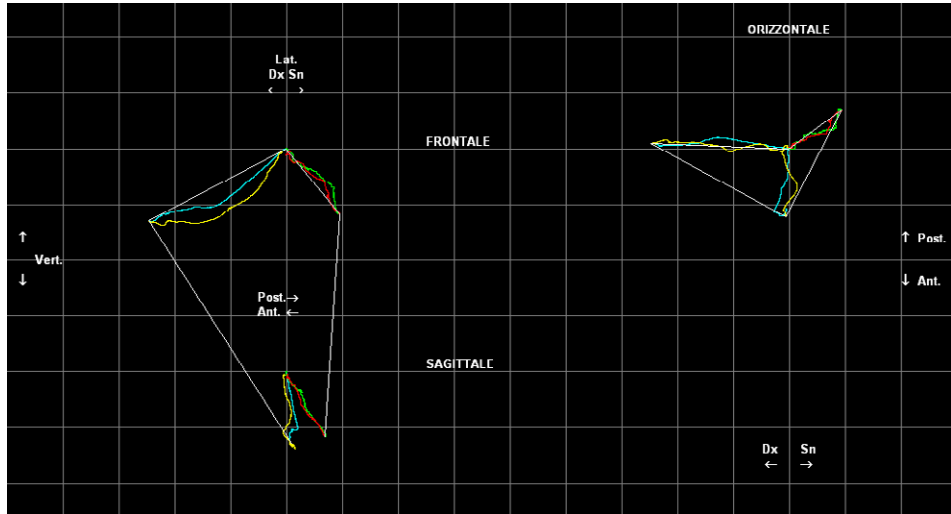


Figura 491.  
Tracciati  
kinesiografici  
di lateralità e  
protrusiva sul  
piano orizzontale,  
in pazienti  
disfunzionali: si  
noti come l'arco  
gotico si presenti  
deformato e come  
una delle due  
lateralità abbia  
un andamento  
retrusivo.

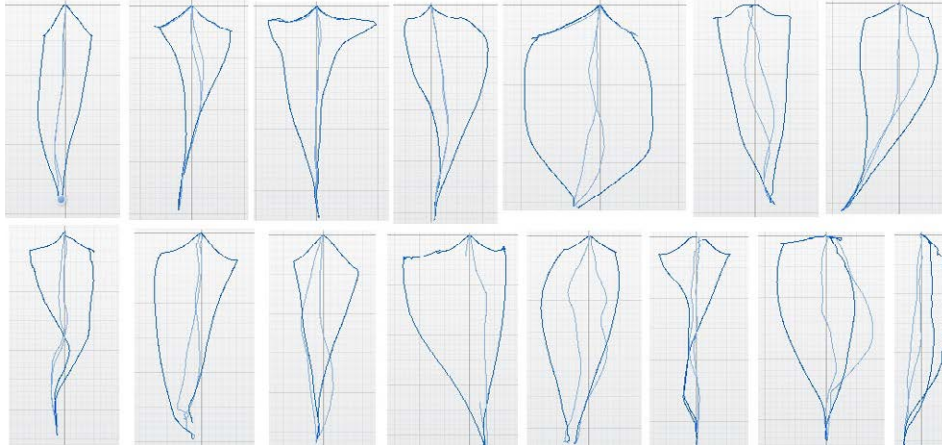


Figura 492. Tracciati di Posselt sul piano frontale, in pazienti disfunzionali: si noti come le lateralità che rappresentano il 'tetto' del tracciato si presentino asimmetriche, e come la stessa asimmetria si rifletta nello schema di Posselt.

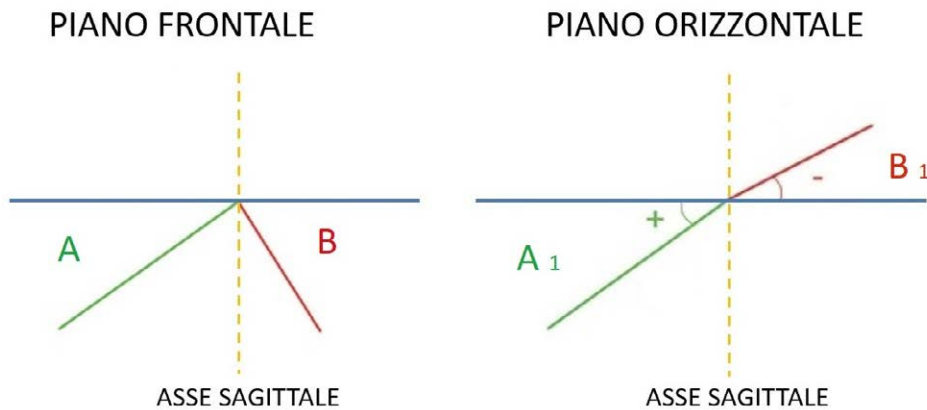


Figura 493. Sul piano frontale l'AFMP meno ripido (A) tende a corrispondere sul piano orizzontale all'AFMO più in anteriorità (A1); l'AFMP più ripido (B) tende a corrispondere all'AFMO più retrusivo (B1).

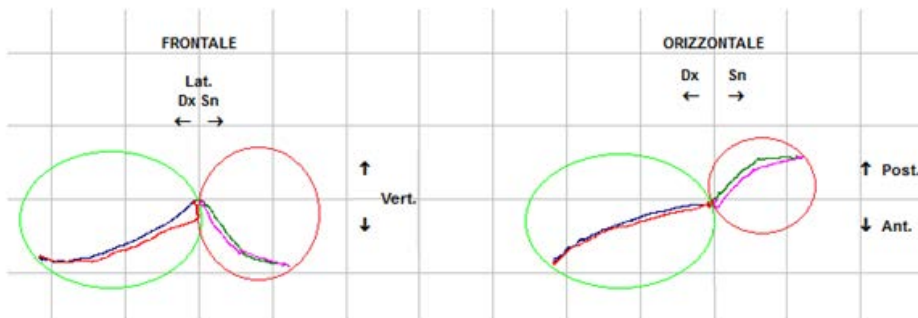
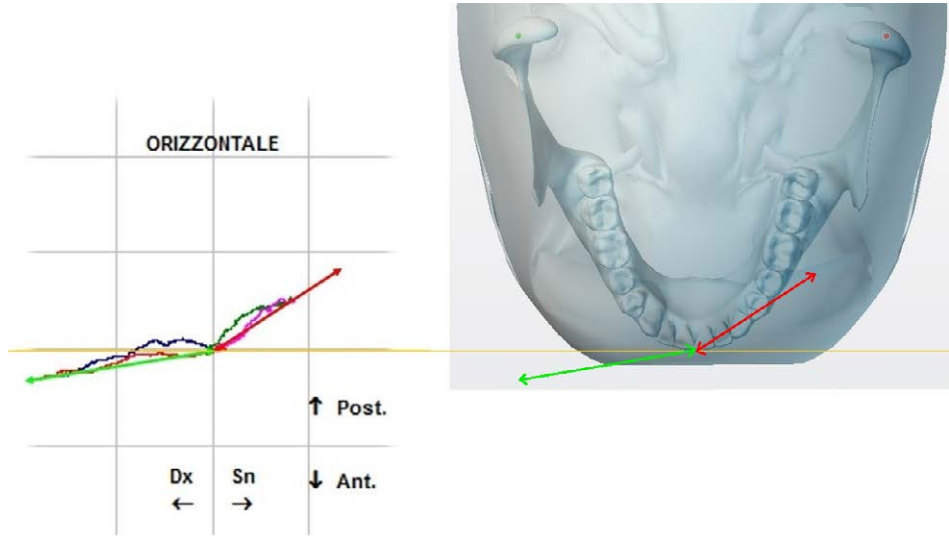


Figura 494. Nei cerchi verdi troviamo l'AFMP meno ripido, che è in corrispondenza con l'AFMO più in anteriorità; nei cerchi rossi l'AFMP più ripido, in corrispondenza con l'AFMO più retrusivo.



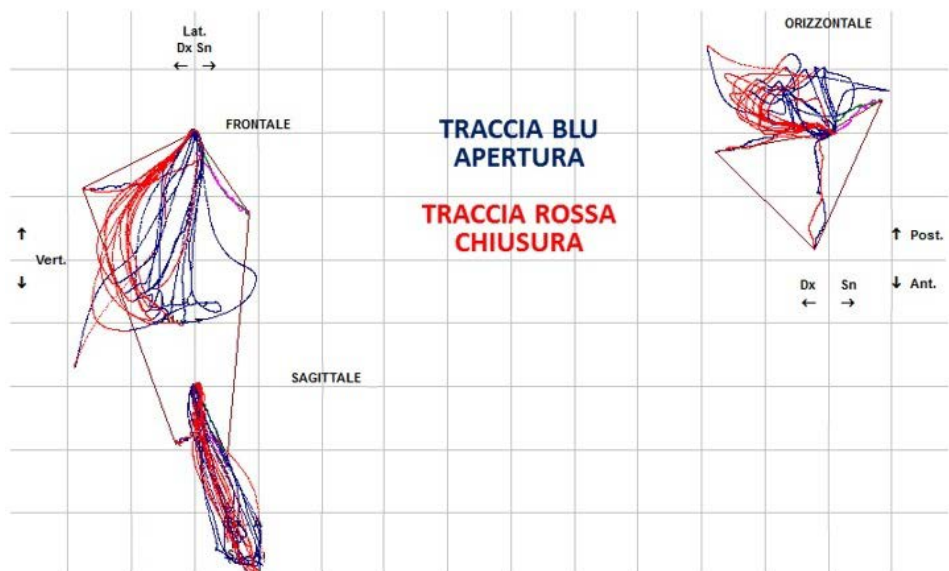
Figura 495. Lateralità retrusiva: si noti come la lateralità sinistra presenti una direzione posteriore.



vece presenta un ciclo masticatorio con una dimensione verticale maggiore e con un AFMP più inclinato, e tenderà ad avere un AFMO con una traccia più orientata posteriormente (Fig. 496).

Uno studio eseguito dall'autore su 115 esami kinesiografici eseguiti su pazienti disfunzionali ha evidenziato che nell'85% dei tracciati vi è una corrispondenza tra la maggior ripidità dell'AFMP e la posteriorizzazione della traccia dell'AFMO. In accordo con la legge di Planas, secondo la quale la masticazione si effettua dal lato che presenta l'AFMP meno ripido, sul piano orizzontale la funzione masticatoria tende a realizzarsi dal lato che presenta l'AFMO con lo sviluppo più anteriore (Papini 2017). Questa considerazione funzionale trova un riscontro nell'anatomia e nella fisiologia dell'ATM

Figura 496. Asimmetria degli AFMP e AFMO con sovrapposti i cicli di una masticazione di tipo monolaterale; in ogni ciclo masticatorio è tracciata in blu la fase di apertura e in rosso quella di chiusura.



che, come abbiamo visto, si mostra del tutto inadatta a sopportare forze compressive legate a spinte posteriori del condilo.

La valutazione clinica del movimento di lateralità, effettuata facendo eseguire al paziente il movimento che va dalla massima intercuspidação fino al limite estremo della guida occlusale, è importante perché indica come le guide dentali regolino lo scorrimento della mandibola; questa laterotrusione è un movimento di comodo perché di facile esecuzione (in genere) per i pazienti, ma va detto che usualmente questo è vero dal lato di masticazione abituale, mentre dal lato opposto risulta più difficoltoso e a volte impossibile eseguirlo. Questo movimento di lateralità centrifuga è praticamente lo stesso del colpo di forza masticatorio che ha però il verso opposto, centripeto, che va dalla porzione più esterna delle guide di lateralità alla massima intercuspidação: è proprio in questa fase che le forze dei muscoli adduttori si scaricano con la maggiore intensità.

Se sul piano orizzontale proviamo a mettere in relazione tra loro due concetti sui quali si basa la gnatologia moderna, il triangolo di Bonwill e l'arco gotico di Gysi, si può stabilire una connessione tra quest'ultimo e lo spostamento del vertice del triangolo di Bonwill corrispondente al condilo lavorante: la traccia di lateralità interincisiva può essere messa in relazione al movimento del condilo dello stesso lato. Il movimento del punto interincisivo (PI) è correlato al movimento del condilo lavorante; se il movimento del PI fosse dovuto essenzialmente al condilo di bilanciamento, con la sola rotazione del condilo lavorante, la sua traiettoria sarebbe sempre anteriore e laterale (Fig. 497).

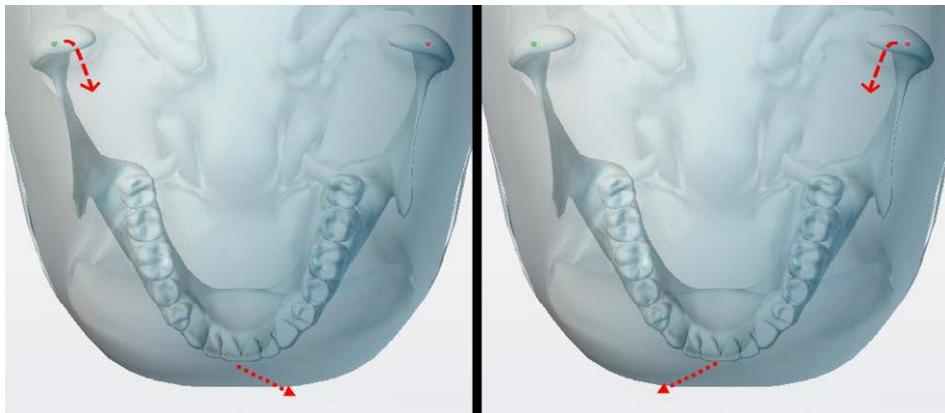


Figura 497. Nelle figure si noti come la sola rotazione del condilo lavorante, associata a un movimento anteriore e mediale del condilo di bilanciamento, porterebbe costantemente a una traiettoria anteriore e laterale del PI.

Il condilo lavorante però non effettua solo una rotazione ma compie anche una traslazione laterale: questo slittamento di lato del condilo potrebbe essere considerato come la residua traccia funzionale dell'arcaico movimento di lateralità che nei primi mammiferi consentiva ai molari inferiori del lato lavorante di interagire efficacemente con quelli superiori, compensando il minor diametro dell'arcata inferiore, inscritta nel perimetro di quella superiore.

La possibilità di spostamento laterale fu descritta da Niles F. Guichet nel 1970 come all'interno di un cono di 60 gradi, con asse corrispondente all'asse intercondilare e apice coincidente con il centro di rotazione condilare; all'interno di questo cono vi sono tutte le possibili posizioni del condilo lavorante (Molina et al. 1980) (Fig. 498).

Quando la mandibola esegue il movimento centrifugo di lateralità, si muove secondo forze e vincoli che determinano spostamenti dei condili e del PI prevedibili entro certi limiti. Sul piano orizzontale:

- il condilo bilanciante esegue sempre uno spostamento antero-mediale;



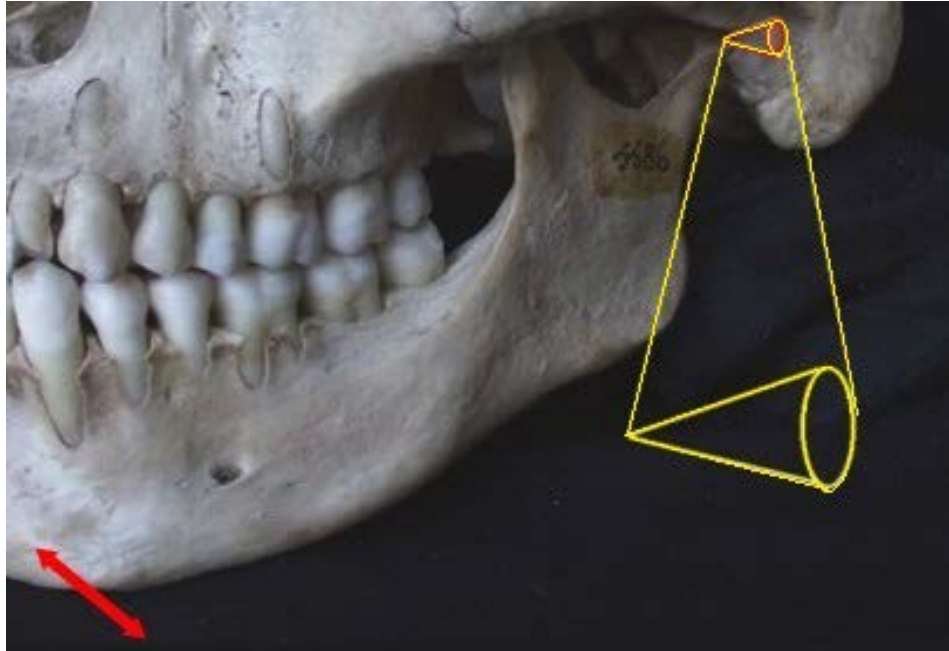


Figura 498 Cono di Guichet. Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

- il punto inter-incisivo potrà eseguire una lateralità con un AFMO ad andamento anteriore o posteriore;
- il condilo lavorante può eseguire uno spostamento antero-laterale oppure postero-laterale condizionato dal tipo di AFMO (Fig. 499).

Se il condilo durante il ciclo masticatorio tende ad arretrare dalla sua fisiologica posizione di omeostasi nella fossa mandibolare, si possono creare delle compressioni dei delicati tessuti retrodiscali contro la parete posteriore della fossa mandibolare (Fig. 500, 501).

Se il tracciato dell'arco gotico presenta una lateralità retrusiva, da quel lato il condilo omolaterale tende a posteriorizzarsi creando una compressione dannosa per i delicati tessuti retrodiscali.

Sul piano orizzontale durante il movimento di lateralità il condilo bilanciante – come già osservato – effettua sempre un movimento mediale e in avanti, mentre il condilo lavorante ruota con il suo polo laterale oscillando verso l'esterno (Aiello, Dean 1990), trattenuto dallo scivolare posteriormente dall'azione della banda orizzontale del legamento temporo-mandibolare (LTM). Durante il colpo di forza tale componente legamentosa gioca un ruolo fondamentale entrando in tensione a causa della rotazione posteriore del polo laterale del condilo lavorante, che gli impedisce di scivolare posteriormente e lo costringe a orbitare e oscillare verso l'esterno (Dean 1990).

Questo piccolo spostamento laterale (effettuato dal condilo di lavoro, ma anche dalla mandibola in toto) è conosciuto come movimento o spostamento di Bennett (Fig. 502 ma vedi anche fig. 379) – di cui abbiamo già trattato nel capitolo 4.

Considerando il tragitto del condilo di bilanciamento idealmente come ripetitivo perché sempre antero-mediale, si evidenzia una relazione diretta tra lo spostamento del PI e quello del condilo di lavoro; una piccola variazione nell'antero-posteriorità dell'AFMO si riflette in modo accentuato nello spostamento posteriore del condilo lavorante (Fig. 503).

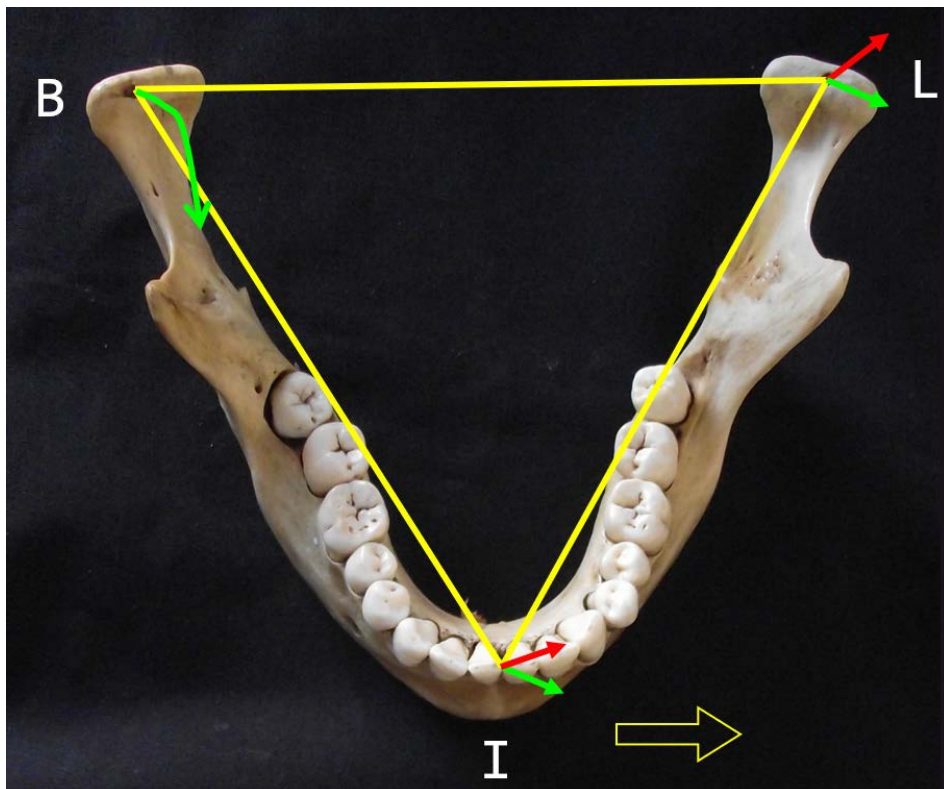


Figura 499.  
Possibilità di spostamento sul piano orizzontale del punto interincisivo (I) e del condilo di lavoro (L). Reperto del Museo di Antropologia dell'Università di Firenze.

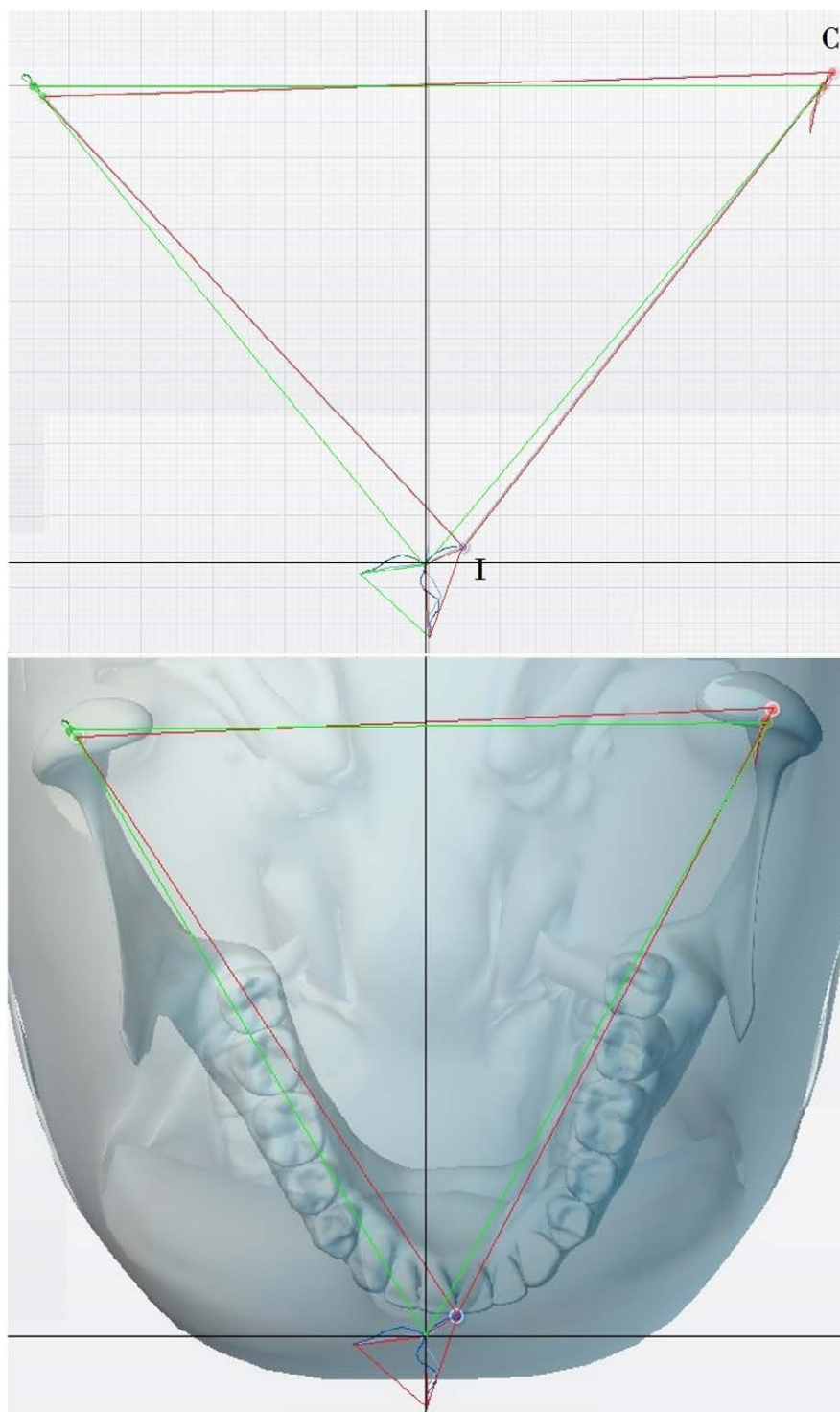


Figura 500. Nel tracciato dell'arco gotico la lateralità retrusiva tende a corrispondere a una spinta posteriore del condilo omolaterale, potenzialmente dannosa per i delicati tessuti retrodiscali.

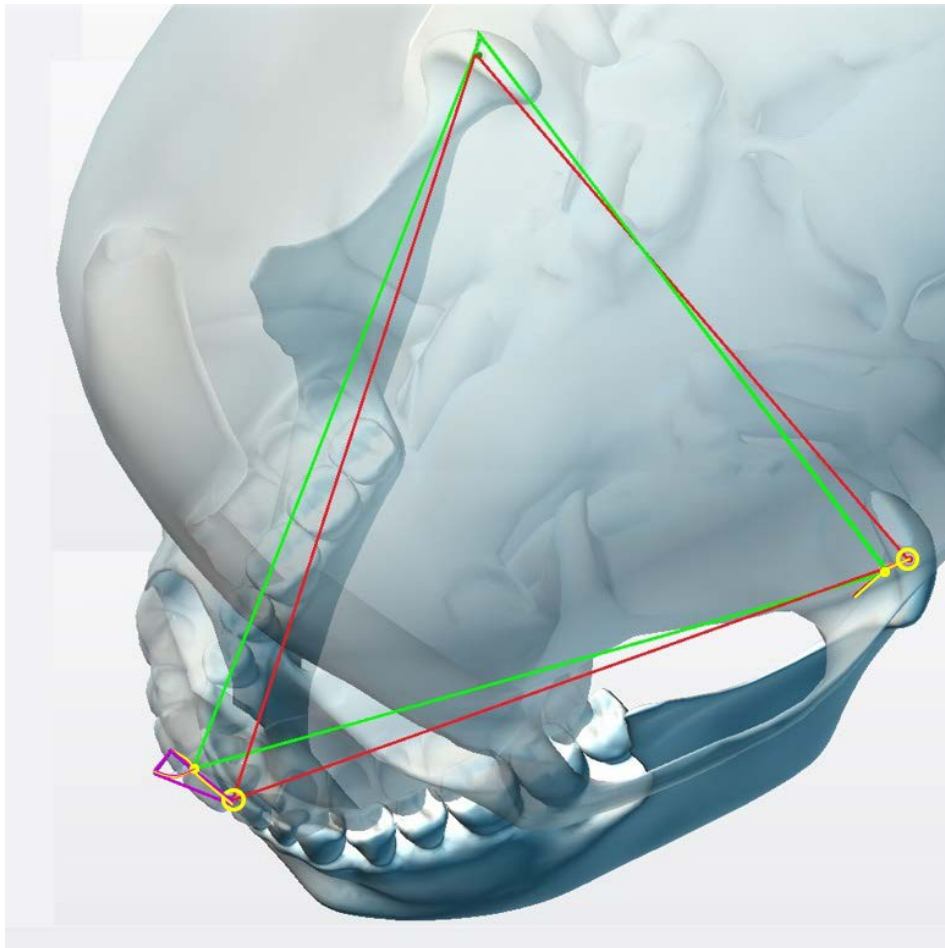


Figura 501. Diversa prospettiva di una lateralità retrusiva: si noti come nel tracciato dell'arco gotico una traiettoria posteriore della lateralità tenda a corrispondere a una spinta posteriorizzante del condilo omolaterale; questo arretramento del condilo nella fossa mandibolare è – come dicevamo – potenzialmente dannoso per i delicati tessuti retrodiscali.



Figura 502. Durante il movimento di lateralità sul piano orizzontale il condilo lavorante ruota, spostando posteriormente il suo polo laterale; ciò determina l'entrata in tensione della banda orizzontale del legamento temporo-mandibolare (LTM) che impedisce l'arretramento del condilo nella fossa, facendolo slittare verso l'esterno (movimento di Bennett): linea verde, asse del condilo di lavoro con la mandibola in massima intercuspidação; banda verde, porzione orizzontale del LTM in uno stato deteso; linea rossa, asse del condilo di lavoro con la mandibola ruotata in lateralità; banda gialla, porzione orizzontale del LTM in tensione.

Queste valutazioni sulla dinamica mandibolare e sull'arretramento del condilo di lavoro in relazione alla lateralità effettuata dal PI furono già tratteggiate dal Prof. Alfred Gysi in un lavoro del 1930 (Fig. 504).

Sebbene quanto descritto possa sembrare un argomento molto teorico e astratto, la valutazione delle relazioni sul piano orizzontale tra PI e condilo di lavoro, sia in intercuspidação (Mongini 1984) sia durante i movimenti di lateralità, è molto importante tanto per la diagnosi quanto per la terapia dei pazienti disfunzionali. Se nel movimento di lateralità il PI presenta una traiettoria retrusiva (assoluta, o relativa rispetto al controlaterale), il condilo di lavoro corrispondente tende alla retrusione; durante la fase del colpo di forza masticatorio (momento funzionale nel quale, come sappiamo, si sviluppano le forze più intense) una retrusione condilare può essere traumatica per i delicati tessuti dalla porzione posteriore dell'ATM, e questa situazione potenzialmente lesiva può di per sé indurre una masticazione monolaterale fissa sul lato opposto.

Va altresì considerato che ogni movimento mandibolare avviene contemporaneamente nei tre piani dello spazio e che lo spostamento su di un piano influenza lo sviluppo dinamico sugli altri due; per questo motivo la lateralità retrusiva del PI può sì essere messa in relazione alla retrusione condilare, ma non può essere determinata in modo rigorosamente geometrico, poiché la posteriorizzazione del condilo subirà l'influenza degli altri fattori dimensionali. Possiamo comunque stabilire delle relazioni nelle quali la retrusione condilare, rispetto a quella del PI, si presenterà:



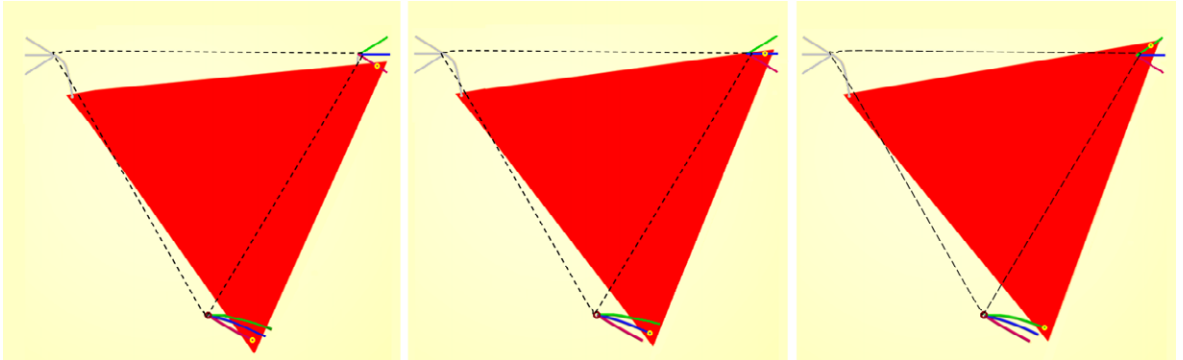


Figura 503. Elaborazione col CAD (*computer-aided drafting*) del movimento di un corpo triangolare che segue le dinamiche condilari durante il movimento di lateralità sul piano orizzontale: vi è una relazione fra l'arretramento della traccia corrispondente al PI e la retrusione del punto corrispondente al condilo di lavoro, con un incremento proporzionale della posteriorizzazione condilare.

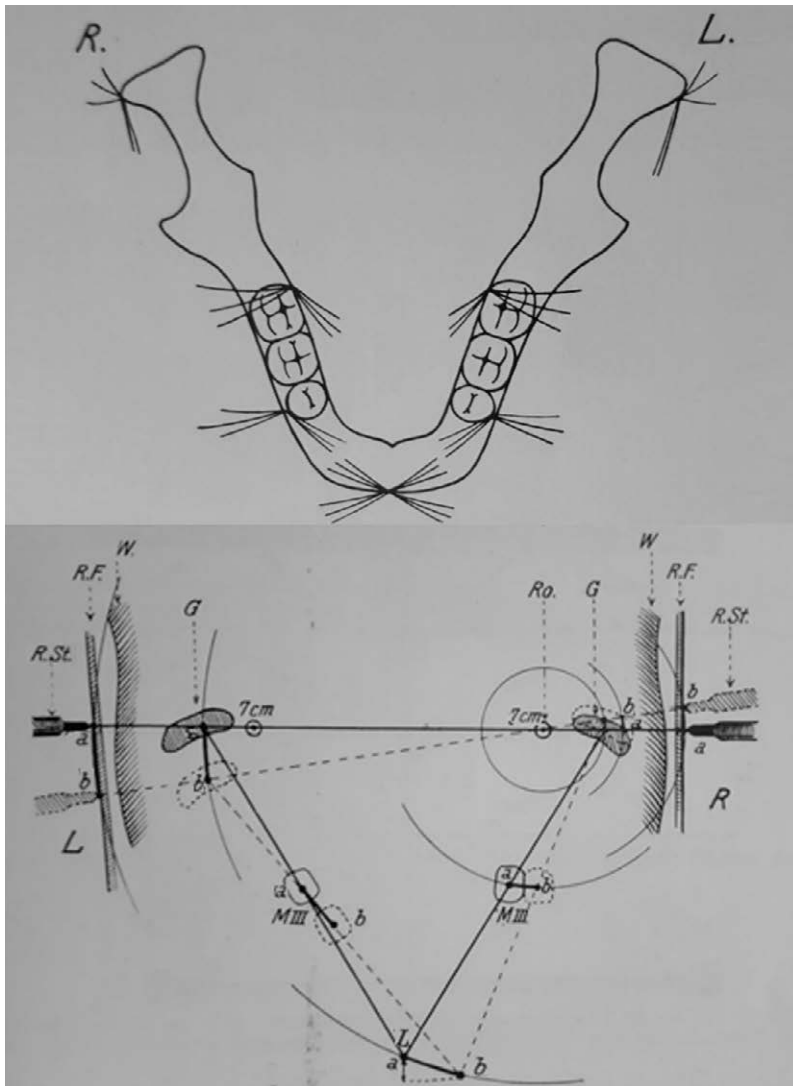


Figura 504. Disegni del Prof. A. Gysi inerenti alla dinamica mandibolare sul piano orizzontale: nella figura in alto le traiettorie sul piano orizzontale di diversi punti mandibolari in relazione ai movimenti di lateralità; in basso l'arretramento del condilo di lavoro (sinistro) durante la lateralità omolaterale. Illustrazioni tratte dal libro "Zahnärztliche Prothetik", 1930, di Bruhn, Christian, et al., presente nella raccolta della Fondazione Castagnola.

- a) direttamente proporzionale alla posteriorizzazione della traccia di lateralità (Fig. 505, 506);

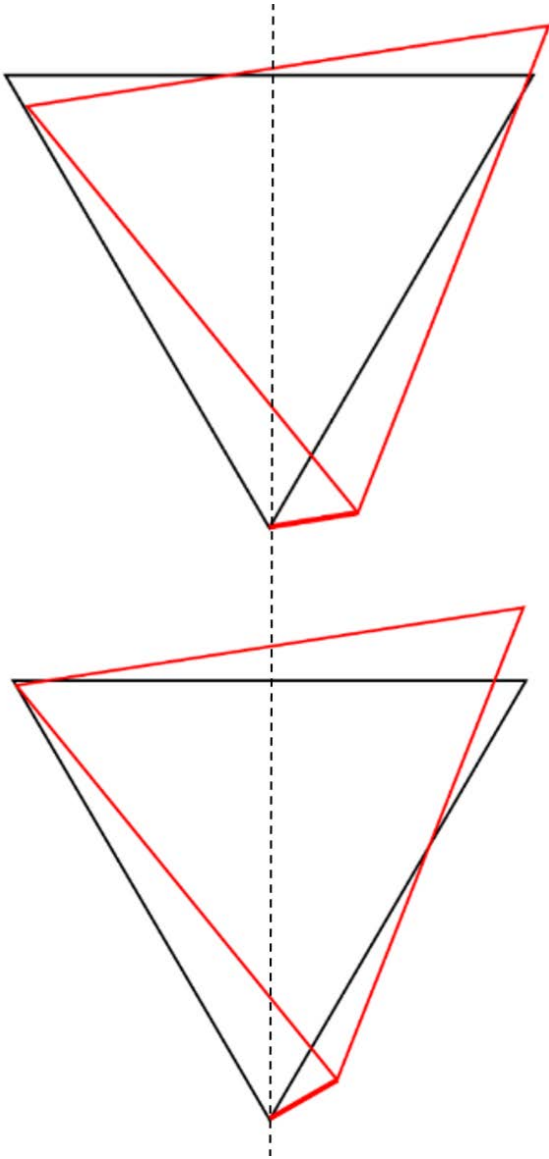


Figura 505. Più tende ad arretrare la traccia del PI, più tende a posteriorizzarsi il condilo lavorante.

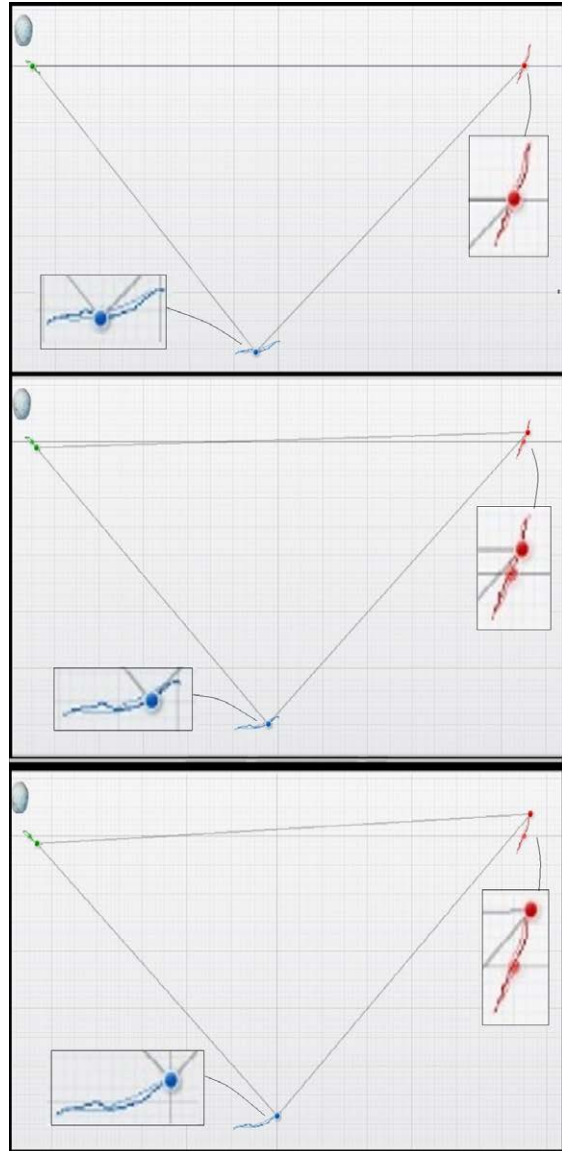


Figura 506. Tracciati assiografici di lateralità sul piano orizzontale: si noti la retrusione del condilo di lavoro in relazione alla retrusione del PI.



- b) direttamente proporzionale alla sua estensione (Fig. 507, 508);

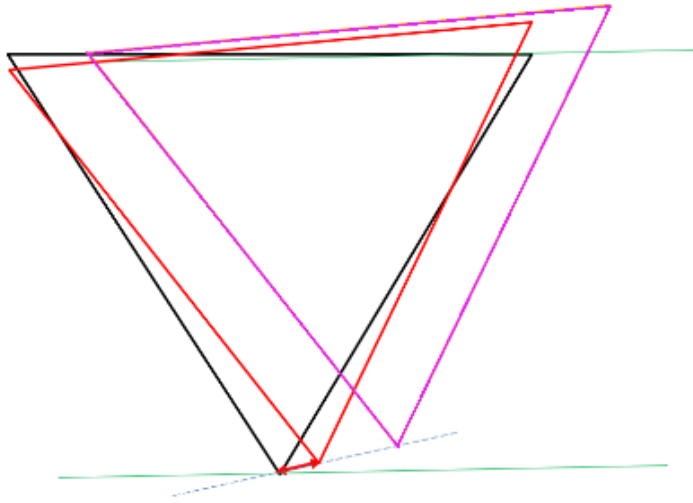


Figura 507. Più estesa è la traccia del PI, più tende ad arretrare il condilo lavorante.

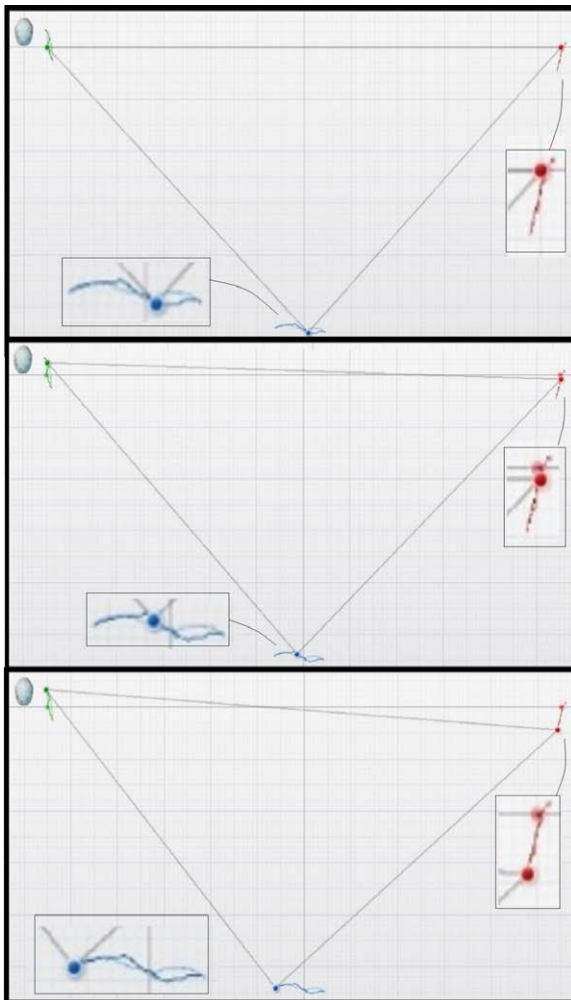


Figura 508. Tracciati assiografici di lateralità sul piano orizzontale: si noti la retrusione del condilo di lavoro che risulta accentuata dalla estensione delle lateralità.

- c) inversamente proporzionale alla verticalità del movimento del PI sul piano frontale (Fig. 509, 510).

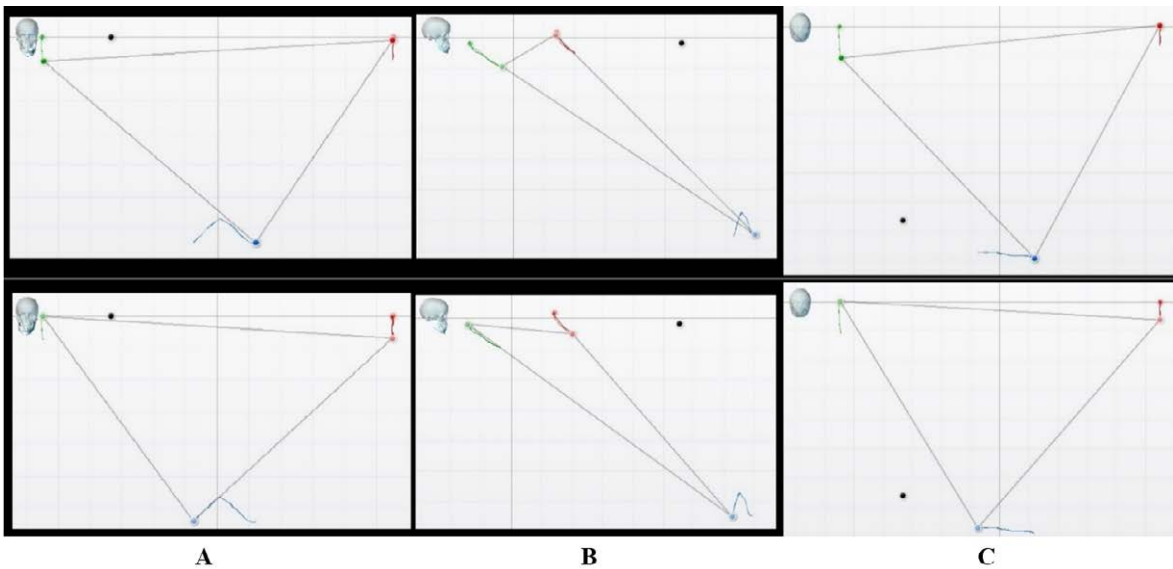
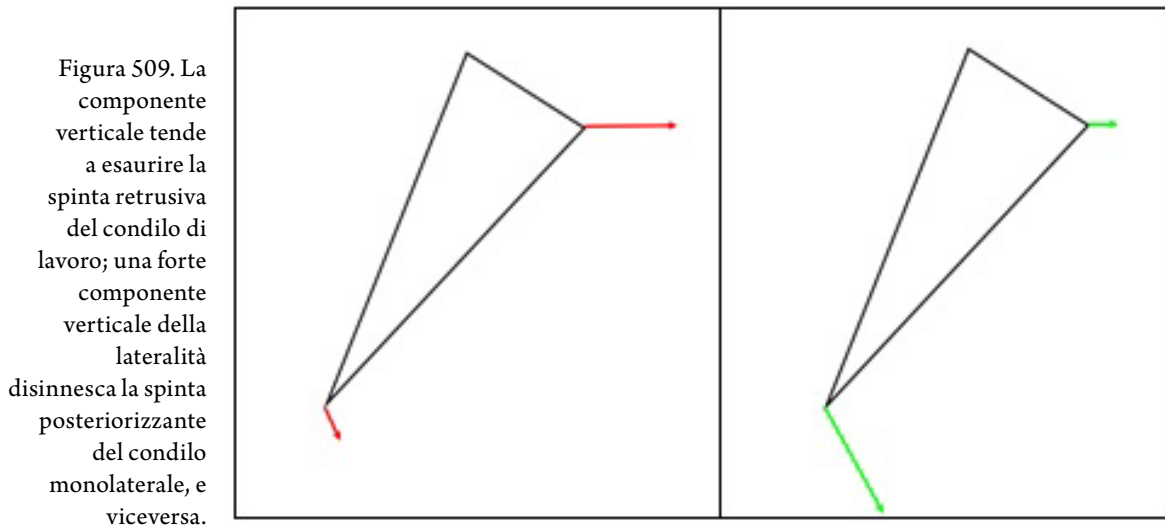


Figura 510. Traccati assiografici di lateralità: A piano frontale, B piano sagittale, C piano orizzontale; si noti come la componente verticale delle lateralità in parte disinneschi la retrusione dei condili di lavoro, che non mostrano nessuna posteriorizzazione.

I tragetti di lateralità, sovrapponibili in sostanza alle guide della fase di entrata del ciclo masticatorio, sono indici della funzionalità masticatoria di quel lato: sono importanti parametri propriocettivi sui quali si impostano sia i cicli masticatori che la loro fisiologica alternanza.

Una interferenza occlusale, un precontatto, un morso coperto, un'alterazione del piano occlusale o lavori iatrogeni possono provocare una retrusione della fase di entrata del ciclo masticatorio, potenzialmente compressiva dei soffici tessuti retrodiscali, e dunque far sì che il sistema adotti uno schema protettivo spostando la masticazione in modo prevalente sul lato

opposto. L'eliminazione dell'ostacolo funzionale che liberi i movimenti orizzontali bloccati permetterà un riequilibrio degli AFMP, favorendo il ripristino di una masticazione fisiologicamente alternata e la possibilità di un recupero di un fisiologico *range* di movimento muscolo-articolare delle ATM; questo recupero funzionale si avrà non solo sul piano frontale ma anche su quello orizzontale, con un ampliamento e una simmetrizzazione dell'arco gotico e con esso dell'intero volume di Posselt. In una situazione di lateralità asimmetriche con una masticazione monolaterale fissa possiamo intervenire simmetrizzando i tragitti di lateralità sul piano frontale, spesso diminuendo l'eccessiva inclinazione del tragitto di lateralità più ripido: in questo modo si tenderà a ridurre anche la componente retrusiva degli AFMO corrispondenti, disinnescando così la tendenza retrusiva del condilo di lavoro (Fig. 511, 512, 513, 514).

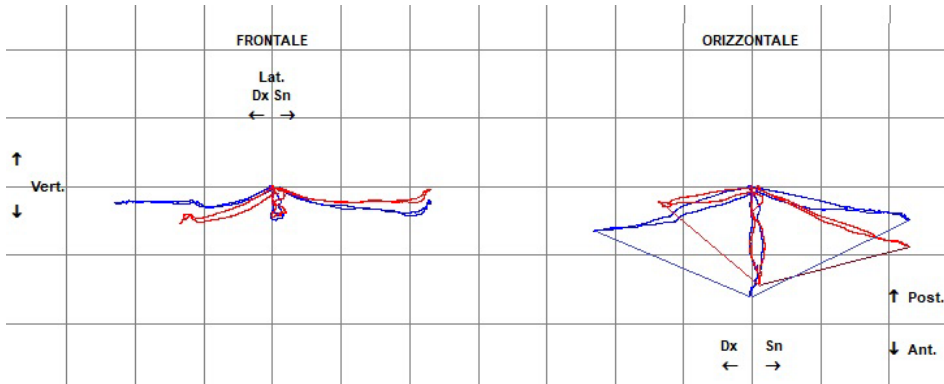


Figura 511. In questa e nelle tre seguenti figure quattro diversi esempi di come, ampliando e simmetrizzando gli AFMP, si ampliano e si simmetrizzano gli AFMO e l'arco gotico: a sinistra i tracciati kinesiografici di lateralità sul piano frontale, a destra quelli sul piano orizzontale e l'arco gotico; in rosso i tracciati prima della correzione oclusale, in blu i tracciati dopo la correzione oclusale.

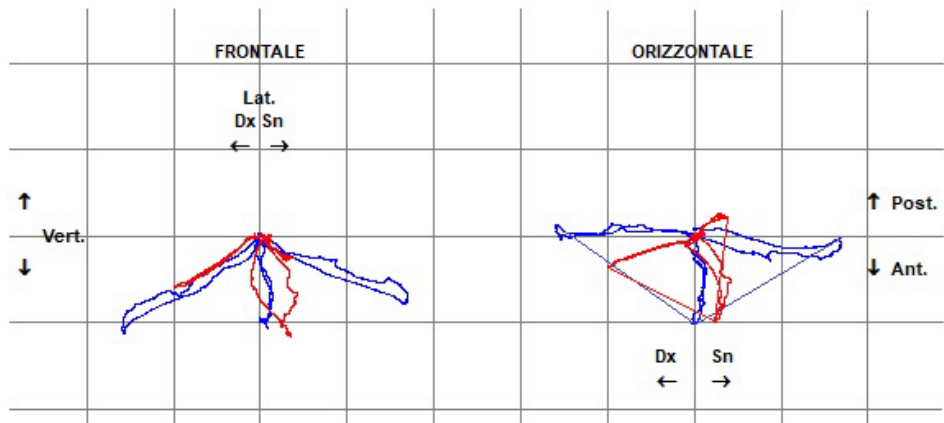


Figura 512. Tracciati kinesiografici di lateralità sul piano frontale (sinistra) e sul piano orizzontale (destra): in rosso i tracciati prima della correzione oclusale; in blu i tracciati dopo la correzione oclusale.

Simmetrizzando e ampliando gli AFMP si simmetrizza e si amplia non solo gli AFMO ma, come abbiamo osservato, l'intero arco gotico e di conseguenza tutto il

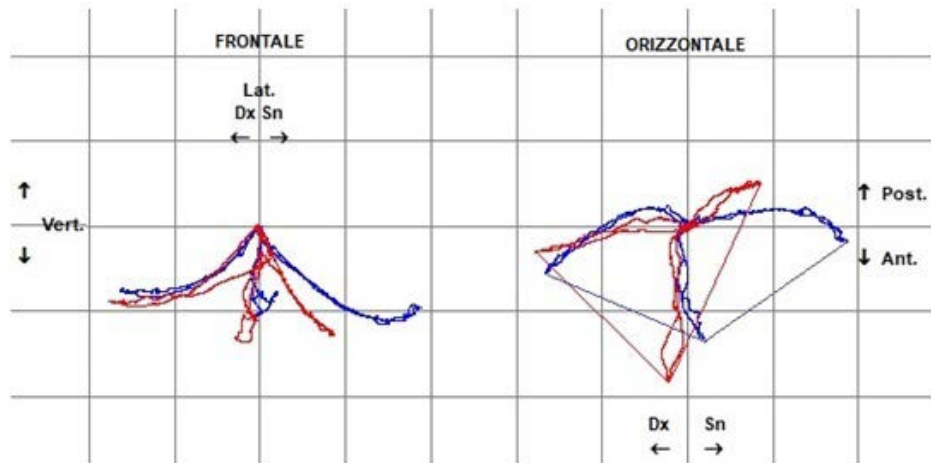


Figura 513. Tracciati kinesiografici di lateralità sul piano frontale (sinistra) e sul piano orizzontale (destra): in rosso i tracciati prima della correzione occlusale; in blu i tracciati dopo la correzione occlusale.

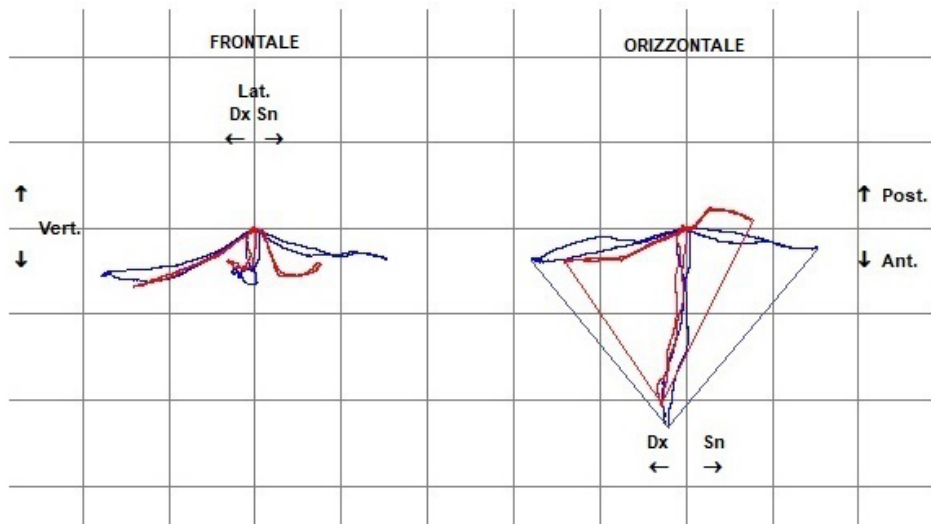


Figura 514. Tracciati kinesiografici di lateralità sul piano frontale (sinistra) e sul piano orizzontale (destra): in rosso i tracciati prima della correzione occlusale; in blu i tracciati dopo la correzione occlusale.

volume di Posselt. In ognuno di questi tracciati si vedono sovrapposti lo schema di Posselt prima della terapia oclusale (in rosso) e dopo la terapia (in blu). I tracciati di Posselt sul piano sagittale sono stati realizzati senza indurre una retrusione mandibolare, avendo come punto di inizio e di arrivo la massima intercuspideazione (Fig. 515).

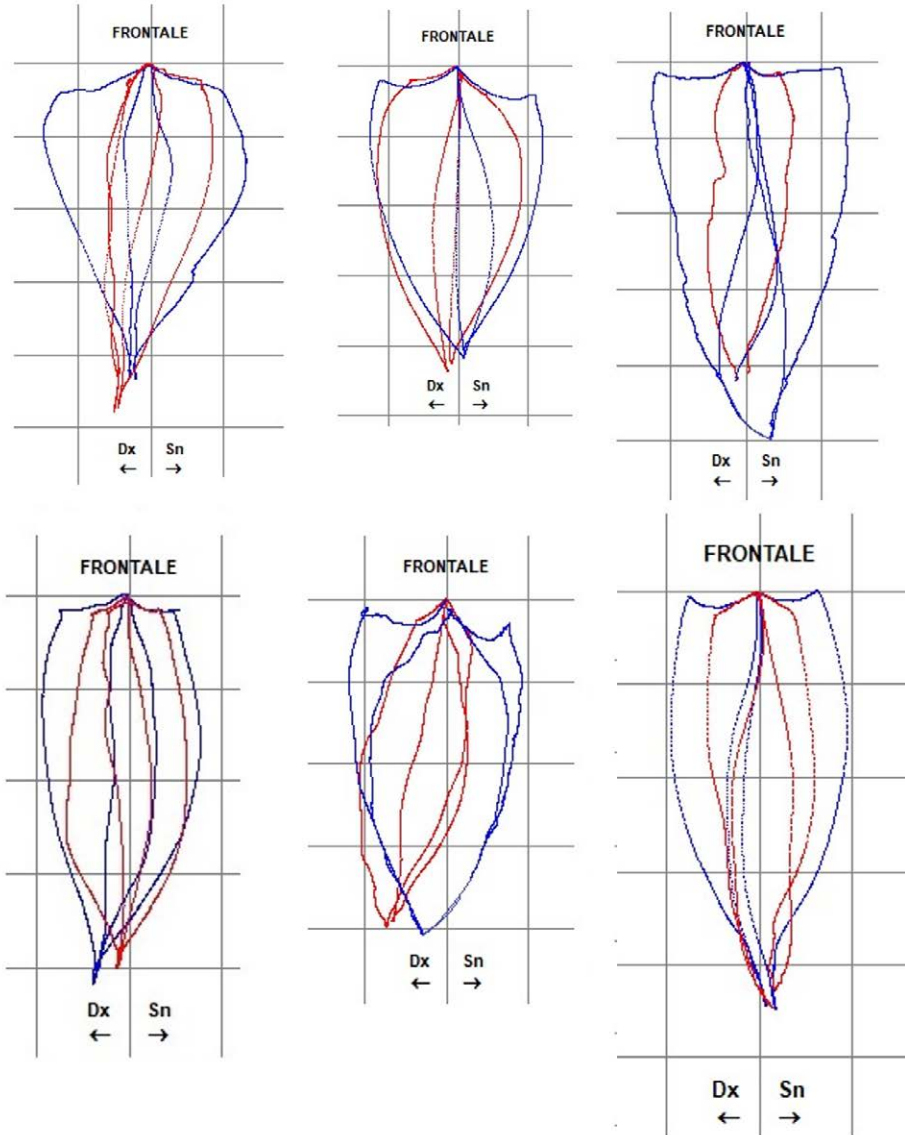
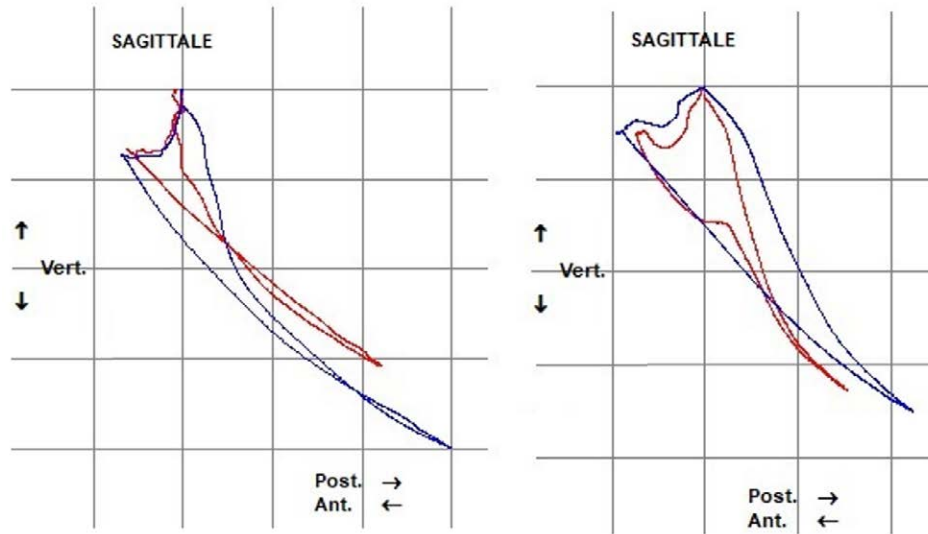


Figura 515. Tracciati kinesiografici dello schema di Posselt sul piano frontale: in rosso i tracciati prima della correzione oclusale; in blu i tracciati dopo la correzione oclusale.

Anche sul piano sagittale lo schema di Posselt si amplia e si allunga confermando un aumento della mobilità muscolo-articolare (Fig. 516).

Lo studio delle superfici oclusali, degli AFMP, degli AFMO, e le loro eventuali correzioni, possono permettere di modificare l'entrata del ciclo masticatorio, ampliandone le traiettorie e riducendo l'asimmetria in modo da ridurre anche la lateralità bloccata. Possiamo così condizionare tutta la dinamica mandibolare comprese le fasi del ciclo masticatorio lontane dalla superficie di contatto oclusale. Si può aumentare e regola-

Figura S16.  
Tracciati  
kinesiografici  
dello schema di  
Posselt sul piano  
sagittale: in rosso  
i tracciati prima  
della correzione  
occlusale; in blu  
i tracciati dopo  
la correzione  
occlusale.



rizzare il volume che la mandibola ha a disposizione cosicché possa esprimere una più libera capacità di movimento; ciò permette all'articolazione temporo-mandibolare di recuperare dinamiche precedentemente bloccate e di incrementare l'ampiezza dei suoi movimenti possibili, disinnescando la retrusione condilare e ripristinando la masticazione monolaterale alternata.

Un'articolazione che è in grado di eseguire nel suo range fisiologico movimenti ampi, simmetrici, scorrevoli e senza blocchi è un'articolazione che esprime appieno il suo potenziale fisiologico, con una capacità di distribuire lo sforzo su tutta l'ampiezza della sua superficie, permettendo al liquido sinoviale di raggiungere tutte le zone della rima articolare, evirando concentrazioni di forze che ne danneggerebbero la struttura.

Dal punto di vista terapeutico ristabilire la simmetria degli AFMP (a volte inclinando maggiormente quello più piatto ma più sovente, come si è visto, riducendo l'eccessiva inclinazione del più ripido) porta a recuperare una fisiologica masticazione monolaterale alternata (Santana-Mora et al. 2013; Okeson 2014).

## Conclusioni

La fisiologia della nostra masticazione monolaterale si basa sull'alternanza del lato di trattamento del bolo, con cicli masticatori che vengono guidati inizialmente dal canino: guida che poi, a causa dell'usura fisiologica, si trasforma in una funzione di gruppo con progressivi sfioramenti di bilanciamento controlaterali. La spiegazione del perché questi essenziali parametri funzionali siano alla base della fisiologia della nostra masticazione è stato il filo conduttore di questo lavoro, scritto con l'intento di iniziare a considerare la gnatologia non più come campo di affermazione delle varie teorie propugnate dalle diverse scuole, ma come una disciplina con delle radici anatomiche e funzionali scientificamente condivisibili.

Visitando i pazienti l'odontoiatra dovrebbe tener conto della eventuale presenza di una masticazione monolaterale: il paziente spesso è inconsapevole di questo suo adattamento, ma la riabilitazione – ortodontica, protesica, implanto-protesica – dovrebbe essere finalizzata a mantenere o ripristinare l'alternanza della masticazione e sostenere le dinamiche fisiologiche dei muscoli e dell'ATM.

L'odontoiatria moderna ha sviluppato procedure e tecniche raffinatissime che consentono di raggiungere risultati estetici impensabili fino a qualche decennio fa, ma se affrontiamo l'aspetto funzionale di una riabilitazione studiando i moderni concetti occlusali, dovremmo considerare come tali principi si siano evoluti: i diversi approcci alla gnatologia sviluppati nel tempo da eminenti personalità hanno creato scuole che si basano su impostazioni diversificate. I principi fondamentali dell'occlusione vengono accettati o rifiutati, o più spesso ignorati, dai professionisti che si dedicano alla materia; e questo in base alla formazione passata (scuola odontoiatrica), alla personalità e all'autorevolezza di chi presenta la teoria, alla facilità della tecnica, alle prove scientifiche, all'ultima moda. Però tutti i concetti occlusali sono basati in parte sulla teoria, e tutte queste teorie sono prese in parte in prestito dal passato (Becker, Kaiser 1993). Nonostante i diversi approcci ai problemi gnatologici ogni scuola presenta la sua percentuale di successi: probabilmente perché, grazie alla sua enorme adattabilità, il nostro sistema masticatorio riesce a svolgere i propri compiti in un ampio *range* funzionale,

Andrea Papini, papini.a@gmail.com, 0000-0003-2728-2768

Referee List (DOI 10.36253/fup\_referee\_list)

FUP Best Practice in Scholarly Publishing (DOI 10.36253/fup\_best\_practice)

Andrea Papini, *Origini, forma e (dis)funzioni dell'apparato masticatorio in Homo sapiens. Una prospettiva darwiniana*, © 2023 Author(s), CC BY 4.0, published by Firenze University Press, ISBN 979-12-215-0260-2, DOI 10.36253/979-12-215-0260-2



sicuramente maggiore della idealità omeostatica descritta dalla gran parte delle scuole odontoiatriche. È indiscutibile il fatto che il nostro sistema stomatognatico sia in grado di esprimere quotidianamente una enorme versatilità adattativa, anche nei confronti di innumerevoli interventi odontoiatrici; ciò però non preclude il concetto altrettanto inconfutabile che la nostra specie abbia evoluto una forma e una funzione specifiche, alle quali è oggi, alla luce delle conoscenze paleoantropologiche, è imprescindibile guardare terapeuticamente.

In questo libro si è cercato di delineare come la fisiologia della masticazione umana sia il prodotto di uno sviluppo evolutivo che affonda le sue radici in quello dei primati che furono nostri progenitori e, prima ancora, in quello dei mammiferi; in questo percorso la funzione masticatoria ha modellato il nostro apparato stomatognatico con peculiarità anatomico-funzionali specie-specifiche date non solo dalla dieta, ma anche e soprattutto dalla singolare postura dell'uomo (postura eretta e bipedismo obbligato) unita alla estrema encefalizzazione globulare, caratteristica specifica per *Homo sapiens*.

Come per interpretare correttamente l'iconografia artistica è necessaria la conoscenza dei suoi percorsi evolutivi, così per capire appieno come siamo fatti e perché funzioniamo così, è indispensabile essere consapevoli dei mutamenti anatomico-funzionali che succedendosi ci hanno resi quello che siamo oggi. Quando però si renda necessario un nostro intervento nel sistema stomatognatico, dobbiamo essere consapevoli che ogni trattamento, seppur minimo, si inserisce in un sistema sensibilissimo e altamente individuale, con cui dobbiamo interagire 'in punta di fioretto', in modo accorto e delicato, cercando di interpretare individualmente gli schemi di cura precostituiti, troppo spesso rigidi e uniformati. La deriva terapeutica che la nostra attività sta rischiando di imboccare prevede dei protocolli standardizzati che poco hanno a che vedere con il compito di risolvere al meglio un problema clinico, ma sono piuttosto connessi alla tutela nei confronti di eventuali contestazioni medico-legali.

Come ogni essere che, pur rientrando in schemi e parametri caratteristici della specie, è unico e diverso dagli altri, così anche il nostro modo di intervenire sulla funzione occlusale dovrà interpretare la singola individualità funzionale ed esserne rispettoso, sempre tenendo presente la locuzione ippocratica: «*La vita è breve, l'arte (medica) è lunga, l'occasione (intuitiva) fuggevole, l'esperimento pericoloso, il giudizio difficile*».

Lavoro di *editing*: Carlo Adalberto Silenzi e Jacopo Falchi Picchinesi

## Postfazione

Il possesso di ogni nuova conoscenza  
non è un punto di arrivo  
ma una ripartenza.  
(Anonimo pratese sec. XXI)

Con l'augurio che chiunque si sia soffermato a leggere questo libro possa aver provato un poco di quello stupore che spesso ho sentito nello scriverlo, concludo cercando di essere un po' meno pesante rispetto alle pagine precedenti: questo desiderio nasce dal fatto che il nostro appassionante lavoro, e la sua necessaria professionalità, non escludono di per sé quel pizzico di empatia e leggerezza (intesa non come superficialità ma come alternativa gioiosa alla pesantezza) che può alleviare il nostro impegno e aiutare i nostri pazienti a superare il loro disagio.

Questo testo è stato in gran parte scritto nel triste periodo della pandemia e del conseguente confinamento sociale, nonché nel centenario della nascita di Gianni Rodari: Maestro di leggerezza, sempre capace con ineffabile bellezza di coniugare con le sue parole alla giocosità la profondità, con la levità necessaria a tutte le età, delicatezza che darà in tutti i momenti e in tutti i continenti, comunque i suoi frutti, nei momenti belli ma anche forse e soprattutto in quelli brutti.

*Andrea Papini*



Andrea Papini, papini.a@gmail.com, 0000-0003-2728-2768

Referee List (DOI 10.36253/fup\_referee\_list)

FUP Best Practice in Scholarly Publishing (DOI 10.36253/fup\_best\_practice)

Andrea Papini, *Origini, forma e (dis)funzioni dell'apparato masticatorio in Homo sapiens. Una prospettiva darwiniana*, © 2023 Author(s), CC BY 4.0, published by Firenze University Press, ISBN 979-12-215-0260-2, DOI 10.36253/979-12-215-0260-2

*Il dentista gentilmente  
rivolgendosi al paziente:  
«Devo dir che son spiacente  
ma c'è un piccolo buchino  
da curar nel suo canino».  
Rimanendo a lui vicino  
sì con garbo e tatto fino,  
il paziente rincuorato  
fu senz'ansia poi curato.*

*Il dentista un po' trombone  
rivolgendosi al paziente:  
«Che mi venga un accidente!  
Per la sua disattenzione  
or nel dente c'è un bucone!»  
Affrontò la situazione  
declamando parolone,  
e il paziente spaventato  
fu, tremante, poi curato.*

*Non c'è, sai, nessun arcano:  
ché se noi con noi stiam bene  
e sereni modi usiamo,  
i pazienti han meno pene  
e i timor fuggon lontano.*

*Alla fin della licenza  
con creanza e con misura  
senza perder la pazienza  
una cura, non paura,  
resta con riconoscenza.*

(Anonimo pratese sec. XXI)  
Prato, 11/12/2022



## Bibliografia

- Abitbol, Maurice M. 1988. "Effect of posture and locomotion on energy expenditure." *American Journal of Physical Anthropology* 77, 2: 191-99.
- Aboitiz, Francisco. 1994. "The evolution of brain size and organization in vertebrates. A program for research." *Biological research* 27: 15-27.
- Ackermann, François. 1953. *Le mécanisme des mâchoires (naturelles et artificielles): de la théorie a la pratique, de la clinique a la technique*. Paris: Masson.
- Ahmed, Imtiaz, Rozina Nazir, and Ahsan Tabassum. 2011. "Influence of malocclusion on the depth of curve of Spee." *JPMA. The Journal of the Pakistan Medical Association* 61, 11: 1056-59.
- Aiello, Leslie, and Christopher Dean. 1990. *An introduction to human evolutionary anatomy*. Cambridge: Academic Press.
- Akobo, Seleipiri, et al. 2015. "The odontoid process: a comprehensive review of its anatomy, embryology, and variations." *Child's Nervous System* 31, 11: 2025-34.
- Albanese, Carlina V., and Roberto Passariello, eds. 2010. *Osteoporosi e malattie metaboliche dell'osso. Clinica e diagnostica*. Berlin: Springer.
- Alghadir, Ahmad H., Hamayun Zafar, and Zaheen A. Iqbal. 2015. "Effect of three different jaw positions on postural stability during standing." *Functional neurology* 30, 1: 53.
- Allard, Patrich, and Clifford J. Tabin. 2009. "Achieving bilateral symmetry during vertebrate limb development." *Seminars in cell & developmental biology* 20, 4: 479-84.
- Al-Nimri, Kazem S., Anwar B. Bataineh, and Sawsan Abo-Farha. 2010. "Functional occlusal patterns and their relationship to static occlusion." *The Angle Orthodontist* 80, 1: 65-71.
- Alves, Nilton. 2008. "Study about the development of the temporomandibular joint in the human fetuses." *International Journal of Morphology* 88, 3: 89-101.
- Anastasi, Michele Runci, et al. 2020. "The discomalleolar ligament: anatomical, microscopical, and radiologic analysis." *Surgical and Radiologic Anatomy* 42, 5: 559-65.
- Anderson, Paul, and Stephen Creanor. 2016. "Enamel." *Essential Clinical Oral Biology* 23, 11.
- Ang, Siang Fung, et al. 2012. "Comparison of mechanical behaviors of enamel rod and interrod regions in enamel." *Journal of Materials Research* 27, 2: 448-56.
- Angelo, David F., et al. 2016. "Choosing sheep (*Ovis aries*) as animal model for temporomandibular joint research: Morphological, histological and biomechanical characterization of the joint disc." *Morphologie* 100, 331: 223-33.
- Angle, Edward H. 1981. "Treatment of malocclusion of the teeth." In *The Classics of Dentistry Library*. Birmingham Alabama Division of Gryphon Editions Ltd. 198-262.

- Anirudh, B. V. M., K. Yuvaraj Babu, and Karthik Ganesh Mohanraj. 2018. "Comparing the dimensions of canine tooth in different species." *Drug Invention Today* 10, 3: 3311-13.
- Anochin, P. K., and W. G. Agafonow. 1961. "Current problems in the physiology, morphology, pharmacology and clinical aspects of the reticular formation of the brain. (A survey of the problem based on the contributions of the 1st scientific conference on the reticular formation of the brain)." *Sowjetwissenschaft; Naturwissenschaftliche Beitrage* 787.
- Anthwal, Neal, Leena Joshi, and Abigail S. Tucker. 2013. "Evolution of the mammalian middle ear and jaw: adaptations and novel structures." *Journal of anatomy* 222, 1: 147-60.
- Anthwal, Neal, Heiko Peters, and Abigail S. Tucker. 2015. "Species-specific modifications of mandible shape reveal independent mechanisms for growth and initiation of the coronoid." *EvoDevo* 6, 1: 1-14.
- Anthwal, Neal, et al. 2017. "Meckel's cartilage breakdown offers clues to mammalian middle ear evolution." *Nature ecology & evolution* 1, 4: 1-6.
- Anson, Barry J., Theodore H. Bast, and Shafik F. Richany. 1955. "LXXVI The Fetal and Early Postnatal Development of the Tympanic Ring and Related Structures in Man." *Annals of Otolaryngology, Rhinology & Laryngology* 64, 3: 802-23.
- Arai Hiroshi, and Iwao Sato. 2011. "Anatomical study of the human discomalleolar ligament using computed tomography imaging and morphological observation" *Okajimas Folia Anat Jpn* 88, 3: 89-101.
- Aristeguieta, Luis Miguel Ramirez, Luis Ernesto Ballesteros Acuña, and Germán Pablo Sandoval Ortiz. 2010. "Tensor veli palatini and tensor tympani muscles: anatomical, functional and symptomatic links." *Acta Otorrinolaringologica (English Edition)* 61, 1: 26-33.
- Arlegi, Mikel, et al. 2017. "The role of allometry and posture in the evolution of the hominin subaxial cervical spine." *Journal of Human Evolution* 104: 80-99.
- Arlegi, Mikel, Aida Gómez-Robles, and Asier Gómez-Olivencia. 2018. "Morphological integration in the gorilla, chimpanzee, and human neck." *American journal of physical anthropology* 166, 2: 408-416.
- Armfield, Brooke A., et al. 2013. "Development and evolution of the unique cetacean dentition." *PeerJ* 1: e24.
- Arnold, Patrick. 2020. "Evolution of the mammalian neck from developmental, morpho-functional, and paleontological perspectives." *Journal of Mammalian Evolution* 28: 173-83.
- Arshavsky, I., Tatiana G. Deliagina, and G. N. Orlovsky. 2015. "Central Pattern Generators: Mechanisms of the Activity and Their Role in the Control of Automatic Movements." *Zhurnal vysshei nervnoi deiatelnosti imeni IP Pavlova* 65, 2: 156-87.
- Ashton, E. H., and Solly Zuckerman. 1954. "The anatomy of the articular fossa (fossa mandibularis) in man and apes." *American journal of physical anthropology* 12, 1: 29-62.
- Atchley, William. 1993. "Genetic and developmental aspects of variability in the mammalian mandible." *The Skull* 1: 207-47.
- Aung, Phyto A., et al. 2021. "Effects of low occlusal loading on the neuromuscular behavioural development of cortically-elicited jaw movements in growing rats." *Scientific reports*, 11, 1: 1-12.
- Ayuse, Takao, et al. 2004. "Mouth-opening increases upper-airway collapsibility without changing resistance during midazolam sedation." *Journal of dental research* 83, 9: 718-22.
- Bajaj, Devendra, and Dwayne D. Arola. 2009. "On the R-curve behavior of human tooth enamel." *Biomaterials* 30, 23-24: 4037-46.
- Becker, Curtis M., and David A. Kaiser. 1993. "Evolution of occlusion and occlusal instruments." *Journal of Prosthodontics* 2, 1: 33-43.
- bestOdont Soc Great Britain 5 (1866): 133-58.
- Baragar, F. A., and J. W. Osborn. 1984. "A model relating patterns of human jaw movement to biomechanical constraints." *Journal of biomechanics* 17, 10: 757-67.
- Barrera, José M., et al. 2013. "Wilson maxillary curve analyzed by cbct. a study on normocclusion and malocclusion individuals." *Medicina oral, patología oral y cirugía bucal* 18, 3: e547.
- Beaudet, Amélie, et al. 2020. "The atlas of StW 573 and the late emergence of human-like head mobility and brain metabolism." *Scientific reports* 10, 1: 1-13.

- Baumel, J. J. 1974. "Trigeminal-facial nerve communications: Their function in facial muscle innervation and reinnervation." *Archives of Otolaryngology* 99, 1: 34-44.
- Bechtle, Sabine, et al. 2012. "Hierarchical flexural strength of enamel: transition from brittle to damage-tolerant behaviour." *Journal of The Royal Society Interface* 9, 71: 1265-74.
- Beecher R.M., Corruccini R.S. 1981. "Effects of dietary consistency on craniofacial and occlusal development in the rat." *Angle Orthod* 51: 61-69.
- Beek M., et al. 2000. "Three-dimensional finite element analysis of the human temporomandibular joint disc." *J Biomech* 33: 307-16.
- Begg, P. Raymond. 1954. "Stone age man's dentition: with reference to anatomically correct occlusion, the etiology of malocclusion, and a technique for its treatment." *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 40, 4: 298-312.
- Been, Ella, et al. 2017. Evolution of spinopelvic alignment in hominins. *The Anatomical Record*, 300, 5: 900-11.
- Been, Ella, Asier Gómez-Olivencia, and Patricia Ann Kramer, eds. 2019. *Spinal Evolution: Morphology, Function, and Pathology of the Spine in Hominoid Evolution*. Berlin: Springer.
- Bels, Vincent. 2019. *Feeding in Vertebrates: Evolution, Morphology, Behavior, Biomechanics*. Berlin: Springer.
- Bemis, William E., Anne Giuliano, and Betty McGuire. 2005. "Structure, attachment, replacement and growth of teeth in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, a teleost with deeply socketed teeth." *Zoology* 108, 4: 317-27.
- Ben-Bassat, Yocheved, et al. 2006. "Occlusal patterns in patients with idiopathic scoliosis." *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 130, 5: 629-33.
- Benazzi, Stefano, et al. 2011. "Using occlusal wear information and finite element analysis to investigate stress distributions in human molars." *Journal of Anatomy* 219, 3: 259-72.
- Benazzi, Stefano, et al. 2012. "Brief communication: comparing loading scenarios in lower first molar supporting bone structure using 3D finite element analysis." *American journal of physical anthropology* 147, 1: 128-34.
- Benazzi, Stefano, et al. 2013. "The evolutionary paradox of tooth wear: simply destruction or inevitable adaptation?" *PLoS One* 8, 4: e62263. a.
- Benazzi, Stefano, et al. 2013. "Unravelling the functional biomechanics of dental features and tooth wear." *PLoS One* 8, 7: e69990.
- Benazzi, Stefano, et al. 2013. "Individual tooth macrowear pattern guides the reconstruction of *Sts 52* (*Australopithecus africanus*) dental arches." *American Journal of Physical Anthropology* 150: 324-29.
- Bennett, Albert F., and John A. Ruben. 1979. "Endothermy and activity in vertebrates." *Science* 206, 4419: 649-54.
- Benoît R. 2004. "Génétique et arcades dentaires." *Orthod Fr* 75, 2: 107-21.
- Benoît, Roland, and Jean Granat. 2010. "The canine in the dento-alveolar system." *Journal of Dentofacial Anomalies and Orthodontics* 13, 1: 11-39.
- Benton, Michael J. 2000. *Paleontologia dei vertebrati*. Milano: Lucisano.
- Bergqvist, Lilian Paglarelli. 2003. "The role of teeth in mammal history." *Brazilian Journal of Oral Sciences* 2, 6: 249-57.
- Berry, D.C., and D.F.G. Poole. 1976. "Attrition: possible mechanisms of compensation." *Journal of oral rehabilitation* 3, 3: 201-06.
- Berkovitz, Barry K.B. 2004. "Periodontal ligament: structural and clinical correlates." *Dental update* 31, 1: 46-54.
- Berkovitz, Barry K.B., and Robert Peter Shellis. 2016. "The teeth of non-mammalian vertebrates." New York: Academic Press.
- Berkovitz, Barry K.B., and Shellis, Peter. 2018. *The Teeth of Mammalian Vertebrates*. New York: Academic Press.
- Bertsen, Wouter, McCulloch, Christopher A.G. and Jaroslav Sodek. 2000. "The periodontal ligament: a unique, multifunctional connective tissue." *Periodontology* 13, 1: 20-40.
- Bhullar, Bhart-Anjan S., et al. 2019. "Rolling of the jaw is essential for mammalian chewing and tribosphenic molar function." *Nature* 566, 7745: 528.

- Biavati, Piero Silvestrini. 2019. *Trattamento semplificato in gnatologia. Il metodo Global Occlusion*. Milano: Edra.
- Bimler, Barbara. 2007. *Die 'Speesche Kurve' bei einigen Säugetieren*.
- Biewener, Andrew A. 1991. "Musculoskeletal design in relation to body size." *Journal of Biomechanics* 24: 19-29.
- Bodic, François, et al. 2005. "Bone loss and teeth." *Joint Bone Spine* 72, 3: 215-21.
- Bonato, Leticia Ladeira, et al. 2017. "Association between temporomandibular disorders and pain in other regions of the body." *Journal of oral rehabilitation* 44, 1: 9-15.
- Bono, Davide. 2020. *Intraoral somatosensation: A NASCENT perspective*. Doctoral dissertation. London: UCL.
- Bosshardt, Dieter D., and Knut A. Selvig. 1997. "Dental cementum: the dynamic tissue covering of the root." *Periodontology 2000* 13, 1: 41-75.
- Bosshardt, Dieter D., et al. 2008. "Regional structural characteristics of bovine periodontal ligament samples and their suitability for biomechanical tests." *Journal of anatomy* 212, 3: 319-29.
- Boucher, Louis, and Jay Jacoby. 1961. "Posterior border movements of the human mandible." *The Journal of Prosthetic Dentistry* 11, 5: 836-41.
- Boyde, Alan. 1984. "Dependence of rate of physical erosion on orientation and density in mineralised tissues." *Anatomy and embryology* 170, 1: 57-62.
- Boyde, Alan, et al. 1988. "Basis of the structure and development of mammalian enamel as seen by scanning electron microscopy." *Scanning microscopy* 2, 3: 1479-90.
- Brace, C. Loring. 1977. "Occlusion to the anthropological eye." *The biology of occlusal development* 7: 179-209.
- Braly, A., et al. 2007. "The effect of prism orientation on the indentation testing of human molar enamel." *Archives of oral biology* 52, 9: 856-60.
- Bramble, Dennis M., and Daniel E. Lieberman. 2004. "Endurance running and the evolution of Homo." *Nature* 432, 7015: 345.
- Bresin A., Johansson C., and S. Kiliaridis. 1994. "Effects of occlusal strain on the development of the dentoalveolar process in the growing rat. A morphometric study." *Eur J Musculoskel Res* 3: 112-122.
- Brinkworth, Russell S., Male Courtney, and Kemal S. Türker. 2004. "Response of human jaw muscles to axial stimulation of a molar tooth." *Experimental brain research* 159, 2: 214-24.
- Bromley, Keith M., et al. 2011. "Dissecting amelogenin protein nanospheres: characterization of metastable oligomers." *Journal of Biological Chemistry* 286, 40: 34643-53.
- Brookes, Steven J., et al. 2017. "Structure of Mature Enamel." *Dental Enamel Formation to Destruction*. 165-180.
- Brown, Warwick A.B., and Norma G. Chapman. 1991. "The dentition of red deer (*Cervus elaphus*): a scoring scheme to assess age from wear of the permanent molariform teeth." *Journal of zoology* 224, 4: 519-36.
- Brown, E. C., et al. 2013. "Tongue and lateral upper airway movement with mandibular advancement." *Sleep* 36, 3: 397-404.
- Brown, Jeffery G. 2014. "Jaw function in *Smilodon fatalis*: a reevaluation of the canine shear-bite and a proposal for a new forelimb-powered class 1 lever model." *PloS one* 9, 10: e107456.
- Bruna E., et al. 2013. "Occlusione in odontoiatria restaurativa". *Quaderno di aggiornamento odontoiatrico* 31.
- Bruner, Emiliano, Giorgio Manzi, and Juan Luis Arsuaga. 2003. "Encephalization and allometric trajectories in the genus Homo: evidence from the Neandertal and modern lineages." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 26: 15335-40.
- Bruner, Emiliano. 2015. "Functional craniology and brain evolution." In *Human paleoneurology*. 57-94. Berlin: springer.
- Buffoli, Barbara, et al. 2014. "Morphometric analysis of Huguier's canal by Cone Beam CT." *Italian Journal of Anatomy and Embryology* 118, 2: 36.
- Burch, J.G. 1970. "Activity of the accessory ligaments of the temporomandibular joint." *The Journal of prosthetic dentistry* 24, 6: 621-28.



- Burrows, Anne M. 2008. "The facial expression musculature in primates and its evolutionary significance." *Bioessays* 30, 3: 212-25.
- Busquet, Léopold. 2002. *Le catene muscolari*. Roma: Marrapese.
- Butler, P.M. 1952. "The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion." *Proceedings of the zoological Society of London* 121, 4: 777-817.
- Butler, P.M. 1972. "Some functional aspects of molar evolution." *Evolution* 26, 3: 474-83.
- Byers, Margaret R. 1984. "Dental sensory receptors." *International review of neurobiology* 25: 39-94.
- Byers, Margaret R., and Willie K. Dong. 1989. "Comparison of trigeminal receptor location and structure in the periodontal ligament of different types of teeth from the rat, cat, and monkey." *Journal of Comparative Neurology* 279, 1: 117-27.
- Byers, Margaret R., and Leanne M. Cornel. 2018. "Multiple complex somatosensory systems in mature rat molars defined by immunohistochemistry." *Archives of oral biology* 85: 84-97.
- Cai, Mingshu, et al. 2016. "Effect of head and jaw position on respiratory-related motion of the genioglossus." *Journal of Applied Physiology* 120, 7: 758-65.
- Campbell, Thomas Draper. 1923. *Dentition and palate of the Australian aboriginal from observations on the skull: A study in physical anthropology and dental pathology*. [Adelaide]: [sn].
- Cárabe Fernández, Laura. 2014. *Análisis tridimensional de la inclinación bucolingual de primeros y segundos molares superiores en los distintos patrones faciales*. Oviedo: Universidad de Oviedo.
- Carlson, David S. 1985. "Craniofacial biology as normal science." In *New vistas in orthodontics*. 12-37. Philadelphia: Lea & Febiger.
- Carlson, David S. 1999. "Growth modification: from molecules to mandibles." *Craniofacial Growth Series* 35: 17-62.
- Carlson, Sandra J. 1990. "Vertebrate dental structures." *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends* 1: 531-56.
- Cash, R. M., and R. W. Linden. 1982. "The distribution of mechanoreceptors in the periodontal ligament of the mandibular canine tooth of the cat." *The Journal of physiology* 330, 1: 439-447.
- Casteyde, Jean-Pierre. 1977. "Étio-pathogénie et symptomatologie des syndromes dysfonctionnels de l'appareil manducateur." *Revue d'Odonto-Stomatologie* 6, 6: 477-86.
- Casteyde, Jean-Pierre. 2008. "L'occlusion de la canine. Importance, options de réglages, risques et précautions." *Actualités Odonto-Stomatologiques* 244: 355-66.
- Cawood, J. I., and R. A. Howell. 1988. "A classification of the edentulous jaws." *International journal of oral and maxillofacial surgery* 17, 4: 232-36.
- Cerny, Robert, et al. 2004. "Developmental origins and evolution of jaws: new interpretation of 'maxillary' and 'mandibular'." *Developmental biology* 276, 1: 225-36.
- Cerny, Robert, et al. 2010. "Evidence for the prepatter/cooption model of vertebrate jaw evolution." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 40: 17262-67.
- Chang, Yen-Hsiang, et al. 2009. "Mechanical interactions of cuspal-coverage designs and cement thickness in a cusp-replacing ceramic premolar restoration: a finite element study." *Medical & biological engineering & computing* 47, 4: 367.
- Chen, Xingbin. 1998. "The instantaneous center of rotation during human jaw opening and its significance in interpreting the functional meaning of condylar translation." *American journal of physical anthropology: the official publication of the american association of physical anthropologists* 106, 1: 35-46.
- Chen, Y.C., et al. 1998. "Physical training modifies the age-related decrease of GAP-43 and synaptophysin in the hippocampal formation in C57BL/6J mouse." *Brain research* 806, 2: 238-45.
- Cheyne, F., et al. 2003. "Discomalleolar and malleomandibular ligaments: anatomical study and clinical applications." *Surgical and Radiologic Anatomy* 25, 2: 152-57.
- Cho, Moon-Il, and Phanoilias R. Garant. 2000. "Development and general structure of the periodontium." *Periodontology* 2000 24, 1: 9-27.
- Choi, Dong-Soon, et al. 2012. "Three-dimensional finite element analysis of occlusal stress distribution in the human skull with premolar extraction." *The Angle Orthodontist* 83, 2: 204-11.

- Choi, Hyeonki, Keshner Emily, and Barry W. Peterson. 2003. "Comparison of cervical musculoskeletal kinematics in two different postures of primate during voluntary head tracking." *KSME International Journal* 17: 1140-47.
- Choi, Hyeonki, et al. 2017. "The brain activation pattern of the medial temporal lobe during chewing gum: a functional MRI study." *Neural Regen Res* 12: 812-4.
- Christensen, Finn Tengs. 1959. "The effect of Bonwill's triangle on complete dentures". *The Journal of Prosthetic Dentistry* 9, 5: 791-96.
- Chun, Keyoung Jin, H. H. Choi, and Jun-Young Lee. 2014. "Comparison of mechanical property and role between enamel and dentin in the human teeth." *Journal of dental biomechanics* 5, 1: 1758736014520809.
- Chung, Gu-Yeung, et al. 2016. "Gait changes after using a temporomandibular joint exerciser in patients who underwent lower limb joint surgery." *Journal of physical therapy science* 28, 5: 1584-87.
- Clark, Glenn T., et al. 1993. "Co-activation of sternocleidomastoid muscles during maximum clenching." *Journal of dental research* 72, 11: 1499-502.
- Clark, J. R., and R. D. Evans. "Functional occlusion: I. A review." *Journal of orthodontics* (2001).
- Clinton, T., and L. E. Lanyon. 1984. "Regulation of bone formation by applied dynamic loads." *J Bone Joint Surg Am* 66: 397-402.
- Cobourne, Martyn T., and Thimios Mitsiadis. 2006. "Neural crest cells and patterning of the mammalian dentition." *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 306, 3: 251-60.
- Constantino, Paul J., et al. 2009. "The influence of fallback foods on great ape tooth enamel." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 140, 4: 653-60.
- Constantino, Paul J., et al. 2016. "On the evolutionary advantage of multi-cusped teeth." *Journal of The Royal Society Interface* 13, 121: 20160374.
- Coombs, M. C., et al. 2017. "Structure-function relationships of temporomandibular retrodiscal tissue." *Journal of dental research* 96, 6: 647-53.
- Cooper, J. S., and D. F. G. Poole. 1973. "The dentition and dental tissues of the agamid lizard, *Uromastyx*." *Journal of Zoology* 169, 1: 85-100.
- Corneil, Brian D., et al. 2001. "Neck muscles in the rhesus monkey. II. Electromyographic patterns of activation underlying postures and movements." *J. Neurophysiol.* 86: 1729e1749.
- Corruccini, Robert S., and Robert M. Beecher. 1982. "Occlusal variation related to soft diet in a nonhuman primate." *Science* 218, 4567: 74-76.
- Corruccini, Robert S., et al. 1983. "Epidemiological survey of occlusion in North India." *British journal of orthodontics* 10, 1: 44-47.
- Corruccini, Robert S. 1984. "An epidemiologic transition in dental occlusion in world populations." *American journal of orthodontics* 86, 5: 419-26.
- Corruccini, R. S., and R. M. Beecher. 1984. "Occlusofacial morphological integration lowered in baboons raised on soft diet." *Journal of craniofacial genetics and developmental biology* 4, 2: 135-42.
- Corruccini, Robert S., Louisa B. Flander, and Samvit S. Kaul. 1985. "Mouth breathing, occlusion, and modernization in a north Indian population: An epidemiologic study." *The Angle Orthodontist* 55, 3: 190-96.
- Corruccini, Robert S. 1991. "Anthropological aspects of orofacial and occlusal variations and anomalies." In M.A. Kelley and C.S Larsen. eds. *Advances in dental anthropology*.
- Corruccini, Robert S. 1999. *How anthropology informs the orthodontic diagnosis of malocclusion's causes*. Lewinston: Edwin Mellen Press.
- Costa, Anna K., et al. 2014. "Influence of occlusal contact area on cusp deflection and stress distribution." *The Journal of Contemporary Dental Practice* 15, 6: 699-704.
- Cowin, Stephen C. 1986. "Wolff's law of trabecular architecture at remodeling equilibrium." *J Biomech* 108, 1: 83-88.
- Cowin, Stephen C. 2007. "The significance of bone microstructure in mechanotransduction" *J Biomech* 40, 1: S105-S109.

- Cox, Philip G., and Nathan Jeffery. 2015. "The muscles of mastication in rodents and the function of the medial pterygoid." *Evolution of the rodents: advances in phylogeny, functional morphology and development* 5: 350-72.
- Craddock F.W. 1948. "The muscles of mastication and mandibular movements." *NZ Dent J* 44: 233-39.
- Crompton, A.W. 1963. "The evolution of the mammalian jaw." *Evolution* 17, 4: 431-39.
- Crompton, A.W., and Farish A. Jenkins. 1968. "Molar occlusion in Late Triassic mammals." *Biological Reviews* 43, 4: 427-58.
- Crompton, A.W. "The origin of the tribosphenic molar." *Early mammals* 50 (1971): 65-87.
- Crompton, A.W., and W. L. Hylander. 1986. "Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation." *The ecology and biology of mammal-like reptiles* 263: 282.
- Crompton, A.W. 1989. "The evolution of mammalian mastication." *Complex organismal functions: Integration and evolution in vertebrates* 2340.
- Crompton, A.W., C.B. Wood, and D.N. Stern. 1994. "Differential wear of enamel: a mechanism for maintaining sharp cutting edges." *Biomechanics of Feeding in Vertebrates*. 321-346. Berlin: Springer.
- Cuccia, A.M., Caradonna, C., and Caradonna, D. 2011. "Manual therapy of the mandibular accessory ligaments for the management of temporomandibular joint disorders." *The Journal of the American Osteopathic Association* 111, 2: 102-12.
- Cui, Fu-Zhai, and Jun Ge. 2007. "New observations of the hierarchical structure of human enamel, from nanoscale to microscale." *Journal of tissue engineering and regenerative medicine* 1, 3: 185-91.
- Cuy, Janet L., et al. 2002. "Nanoindentation mapping of the mechanical properties of human molar tooth enamel." *Archives of oral biology* 47, 4: 281-91.
- Currey, John D. 2006. *Bones: structure and mechanics*. Princeton: Princeton University Press.
- Daculsi, G., Menanteau, J., Kerebel, L. M., and Mitre, D. 1984. "Length and shape of enamel crystals." *Calcified tissue international* 36, 1: 550-55.
- D'Incau, Emmanuel, and Paul Saulue. 2012. "Understanding dental wear." *J Biomech* 108, 1: 83-88.
- D'Incau, Emmanuel, Christine Couture, and Bruno Maureille. 2012. "Human tooth wear in the past and the present: tribological mechanisms, scoring systems, dental and skeletal compensations." *Archives of oral biology* 57, 3: 214-29.
- Dart, Raymond A. 1934. "The Dentition of Australopithecus Africanus." *Folia anatomica japonica* 12, 4: 207-21.
- Darwin, Charles. 1964. *On the origin of species: A facsimile of the first edition*. Harvard: Harvard University Press.
- Davis, Brian M. 2011. "Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the 'dual-origin' hypothesis." *Journal of Mammalian Evolution* 18, 4: 227.
- Daegling, David J. 1993. "Functional morphology of the human chin." *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 1, 5: 170-77.
- Dawson, Peter E. 2006. *Functional Occlusion-E-Book: From TMJ to Smile Design*. Elsevier Health Sciences.
- De Toffol, L. 2004. "P Cozza M di Girolamo F Cirillo." *Virtual Journal of Orthodontics* 6, 2: 1-8.
- Dean, Christopher. 1990. *An introduction to human evolutionary anatomy*. New York: Academic Press.
- Defraia, E. G., Baroni, A. Marinelli. 2006. "Dimensioni delle arcate dentali in dentizione mista: uno studio su bambini italiani nati negli anni '50 e '90." *Angle Orthodontist* 6, 3.
- Deitch J.S, Rubel E.W. 1989. "Rapid changes in ultrastructure during deafferentation-induced atrophy." *Journal of Comparative Neurology* 281, 2: 234-58.
- Delezène, Lucas K. 2015. "Modularity of the anthropoid dentition: Implications for the evolution of the hominin canine honing complex." *Journal of human evolution* 86: 1-12.
- Del Palomar, A. Perez, and M. Doblare. 2006. "Finite element analysis of the temporomandibular joint during lateral excursions of the mandible." *Journal of Biomechanics* 39, 12: 2153-63.

- Deter, Christina A. 2009. "Gradients of occlusal wear in hunter-gatherers and agriculturalists." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 138, 3: 247-54.
- Dettoni, Salvatore, Angelo Confaloni, e Tonio Pazzola. 2017. *RNO. Evoluzione del rapporto dinamico funzionale tra occlusione ed ATM*. Mercurio.
- De Toffol, L., P. Cozza, M. Di Girolamo, F. Cirillo. 2004. "Il condilio mandibolare." *Virtual Journal of Orthodontics*, 6, 2: 1-8.
- Dhakray, V., et al. 2012. "Evolution And History Of The Periodontal Ligament-A." *Internet Journal of Medical Technology* 6, 1.
- Di Vincenzo, F. 2011. "Evoluzione: da *Australopithecus* a *homo*." *Nutrirsi* 9: 68-80.
- Di Vincenzo, F., e G. Manzi. 2013. "E poi venne il cervello: evoluzione umana ed encefalizzazione." In *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia. Cervello in evoluzione* (Roma, 27-28 febbraio 2013).
- Dickerson, W. G., C. A. Chan, and J. Carlson. 2001. "The human stomatognathic system: a scientific approach to occlusion." *Dentistry today* 20, 2: 100.
- Dickson, G. C. 1970. "The natural history of malocclusion." *The Dental practitioner and dental record* 20, 6 (1970): 216-232.
- Diekwisch, Thomas G.H. 2016. "Our periodontal tissue: a masterpiece of evolution." *Journal of clinical periodontology* 43, 4: 320-22.
- Dinsdale, A. et al. 2020. "Are jaw range of motion, muscle function and proprioception impaired in adults with persistent temporomandibular disorders? A systematic review and meta-analysis." *Journal of Oral Rehabilitation*, 47, 11: 1448-78.
- Diogo, R. et al. 2009. "On the origin, homologies and evolution of primate facial muscles, with a particular focus on hominoids and a suggested unifying nomenclature for the facial muscles of the Mammalia." *Journal of Anatomy*, 215, 3: 300-19.
- Diogo, R., and V. Powell. 2019. "The Origin and Evolution of Mammalian Head Muscles with Special Emphasis on the Facial Myology of Primates and Modern Humans." In *Heads, Jaws, and Muscles*, pp. 253-293. Cham: Springer.
- Dong, Willie K., et al. 1993. "Static and dynamic responses of periodontal ligament mechanoreceptors and intradental mechanoreceptors." *Journal of neurophysiology* 69, 5: 1567-82.
- Dreier, F.G. 1994. "Age at death estimates for the protohistoric Arikara using molar attrition rates: a new quantification method." *Int J Osteoarchaeol* 4, 2: 137-47.
- Du Brul, E. Lloyd. 1964. "Evolution of the temporomandibular joint in Sarnat, BG." *The temporomandibular joint*.
- Du Brul, E. Lloyd. 1977. "Early hominid feeding mechanisms." *American Journal of Physical Anthropology* 47, 2: 305-20.
- Dumont, Elizabeth R. 1995. "Enamel thickness and dietary adaptation among extant primates and chiropterans." *Journal of Mammology* 76: 1127-36.
- Dumont, Elizabeth R., and Anthony Herrel. 2003. "The effects of gape angle and bite point on bite force in bats." *Journal of Experimental Biology* 206, 13: 2117-23.
- Dunbar, Donald C. et al. 2004. "Stabilization and mobility of the head and trunk in wild monkeys during terrestrial and flat-surface walks and gallops." *Journal of Experimental Biology* 207, 6: 1027-42.
- Dunbar, Donald C. et al. 2008. "Stabilization and mobility of the head, neck and trunk in horses during overground locomotion: comparisons with humans and other primates." *Journal of Experimental Biology* 211, 24: 3889-907.
- Duncan, R. L., and C. H. Turner. 1995. "Mechanotransduction and the functional response of bone to mechanical strain." *Calcified tissue international* 57, 5: 344-58.
- Dupont, Sirio et al. 2011. "Role of YAP/TAZ in mechanotransduction." *Nature* 474, 7350: 179-83.
- Durband, Arthur C. 2008. "Mandibular fossa morphology in the Ngandong and Sambungmacan fossil hominids." *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 291, 10: 1212-20.

- Ebben, William P., Eamonn P. Flanagan, and Randall L. Jensen. 2008. "Jaw clenching results in concurrent activation potentiation during the countermovement jump." *The Journal of Strength & Conditioning Research* 22, 6: 1850-54.
- Eckerdal, Olof. 1991. "The petrotympanic fissure: a link connecting the tympanic cavity and the temporomandibular joint." *CRANIO* 9, 1: 15-22.
- Engelberth Sarah A. et al. 2018. "Progression of Self-Assembly of Amelogenin Protein Supramolecular Structures in Simulated Enamel Fluid." *Biomacromolecules*. 19, 10: 3917-24. DOI: 10.1021/acs.biomac.8b00808 (retrieved 09-04-2023).
- Eriksson, P.O. et al. 2000. "Co-ordinated Mandibular and Head-Neck Movements during Rhythmic Jaw Activities in Man." *Journal of Dental research* 79, 6: 1378-84.
- Eriksson P. O., H. Zafar, e E. Nordh. 2009. "Concomitant mandibular and head-neck movements during jaw opening-closing in man." DOI: 10.1046/j.1365-2842.1998.00333.X (retrieved 09-04-2023).
- Esteve-Altava, Borja. 2017. "In search of morphological modules: a systematic review." *Biological Reviews* 92, 3: 1332-47.
- Evans, Alistair R., and Gordon D. Sanson. 2003. "The tooth of perfection: functional and spatial constraints on mammalian tooth shape." *Biological Journal of the Linnean Society* 78, 2: 173-91.
- Evans, Alistair R., and Mikael Fortelius. 2008. "Three-dimensional reconstruction of tooth relationships during carnivoran chewing." *Palaeontologia Electronica* 11, 2: 1-11.
- Fang, Ping-An et al. 2011. "Hierarchical self-assembly of amelogenin and the regulation of biomineralization at the nanoscale." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 34: 14097-102.
- Fantner, Georg E. et al. 2005. "Sacrificial bonds and hidden length dissipate energy as mineralized fibrils separate during bone fracture." *Nature materials* 4, 8: 612-16.
- Fanucci, Ezio et al. 2008. "Bennett movement of mandible: a comparison between traditional methods and a 64-slices CT scanner." *ORAL & implantology* 1, 1: 15.
- Federici, E., and S. Centofanti. 1977. "Occlusion according to neuromuscular function." *Mondo odontostomatologico* 19, 4: 8.
- Farella Mauro et al. 2002. "The curve of spee and craniofacial morphology: A multiple regression analysis." *Eur J Oral Sci* 110: 277-81.
- Farias Gomes, Simone Guimarães et al. 2010. "Correlation of mastication and masticatory movements and effect of chewing side preference." *Brazilian dental journal* 21, 4: 351-55.
- Fasanella, Antonio, and Simona Colarusso. 2017. *Co-authorship e reti di collaborazione: un caso di studio*. Roma: Università La Sapienza.
- Feldman, Esther, et al. 2015. "Mandibular changes secondary to serial extractions compared with late premolar extractions and controls." *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 148, 4: 633-40.
- Fernandes, Claudio Pinheiro, and Orlando Chevitaese. 1991. "The orientation and direction of rods in dental enamel." *The Journal of prosthetic dentistry* 65, 6: 793-800.
- Ferguson, Mark W.J. 1988. "Palate development." *Development* 103, Supplement: 41-60.
- Fidler, Brett C., et al. 1995. "Long-term stability of Angle Class II, division 1 malocclusions with successful occlusal results at end of active treatment." *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 107, 3: 276-85.
- Fincham, A. G., et al. 1995. "Evidence for amelogenin nanospheres as functional components of secretory-stage enamel matrix." *Journal of structural biology* 115, 1: 50-59.
- Fiorenza, Luca, et al. 2019. "Dental macrowear and cortical bone distribution of the Neanderthal mandible from Regourdou (Dordogne, Southwestern France)." *Journal of human evolution* 132: 174-88.
- Fiorenza, L., et al. 2020. "Diet and cultural diversity in Neanderthals and modern humans from dental macrowear analyses." In *Dental Wear in Evolutionary and Biocultural Contexts*, pp. 39-72. Academic Press.
- Fish D., e F. Mendel. 1982. "Mandibular movement patterns relative to food types in common tree shrews (*Tupaia glis*)." *American journal of physical anthropology* 58, 3: 255-69.

- Flower, Stanley S. 1925. "Contributions to our Knowledge of the Duration of Life in Vertebrate Animals. III. Reptiles." *Proceedings of the Zoological Society of London* 95, 3. Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Flower, Stanley S. "12. Contributions to our Knowledge of the Duration of Life in Vertebrate Animals. V. Mammals." *Proceedings of the Zoological Society of London* 101, 1. Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Fortelius, Mikael. 1985. "Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations." *Acta Zoologica Fennica* 180: 1-76.
- Foglio-Bonda, P. L., et al. 2006. "Incisor and mandibular movement during retrusion." *Archives of oral biology* 51, 7: 581-86.
- Fricano, Ellen E. I. 2018. *The primate ectotympanic tube: Correlates of structure, function, and development* (Doctoral dissertation, Johns Hopkins University).
- Fritz, Julia, et al. 2009. "Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores." *Oikos* 118, 11: 1623-32.
- Fueki, Kenji, et al. 2013. "Association between occlusal curvature and masticatory movements with different test foods in human young adults with permanent dentitions." *Archives of oral biology* 58, 6: 674-80.
- Galis, F., et al. 2006. "Extreme selection in humans against homeotic transformations of cervical vertebrae." *Evolution* 60: 2643-54.
- Narita, Yuichi, and Shigeru Kuratani. 2005. "Evolution of the vertebral formulae in mammals: A perspective on developmental constraints." *Molecular and developmental evolution*. Doi: <https://doi.org/10.1002/jez.b.21029> (retrieved 09-04-2023).
- Galli, M., et al. 2018. "Assessment of Atlanto-Axial and Mandibular Rotation by Cone Beam Computed Tomography." *Journal of Craniofacial Surgery* 29, 8: 2237-40.
- Galton, Peter M. 1973. "The cheeks of ornithischian dinosaurs." *Lethaia* 6, 1: 67-89.
- Galway-Witham, Julia, and Chris Stringer. 2018. "How did Homo sapiens evolve?" *Science* 360, 6395: 1296-98.
- Gangloff, Pierre, and Philippe P. Perrin. 2002. "Unilateral trigeminal anaesthesia modifies postural control in human subjects." *Neuroscience letters* 330, 2: 179-82.
- Gans, Carl, Fritz de Vree, and Gerard C. Gorniak. 1978. "Analysis of mammalian masticatory mechanisms: progress and problems." *Anatomia, histologia, embryologia* 7, 3: 226-44.
- Gao, Xianhua, et al. 2016. "Micro-CT evaluation of apical delta morphologies in human teeth." *Scientific reports* 6: 36501.
- García-Castellano, José M., Pilar Díaz-Herrera, and José A. Morcuende. 2000. "Is bone a target-tissue for the nervous system?: New advances on the understanding of their interactions." *The Iowa orthopaedic journal* 20: 49.
- Gaspard, M. 1979. "L'appareil manducateur et la manducation. Première partie: anatomie descriptive, ontogénèse et phylogénèse de la mandibule humaine." Paris: Julien Prêlatédit.
- Ge, J., et al. 2005. "Property variations in the prism and the organic sheath within enamel by nanoindentation." *Biomaterials* 26, 16: 3333-39.
- German, Rebecca Z., and Jeffrey B. Palmer. 2006. "Anatomy and development of oral cavity and pharynx." *GI Motility online*.
- Gerstner, Geoffrey, Shashi Madhavan, and Elizabeth Crane. 2011. "Mammalian oral rhythms and motor control." *Biomechanics in applications*.
- Gilbert, Richard J., et al. 2007. "Anatomical basis of lingual hydrostatic deformation." *Journal of Experimental Biology* 210, 23: 4069-82.
- Ghodrati, Maryam, et al. 2020. "Adding Temporomandibular joint treatments to routine physiotherapy for patients with non-specific chronic neck pain: A randomized clinical study." *Journal of Bodywork and Movement Therapies* 24, 2: 202-12.
- Goel, Atul, et al. 2011. "Comparative quantitative analysis of osseous anatomy of the craniovertebral junction of tiger, horse, deer, and humans." *Journal of Craniovertebral Junction and Spine* 2, 1: 32.

- Goldberg, Michel, et al. 2014. "Comparative studies between mice molars and incisors are required to draw an overview of enamel structural complexity." *Frontiers in physiology* 5: 359.
- Gómez-Olivencia, Asier, et al. 2007. "Metric and morphological study of the upper cervical spine from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)." *Journal of Human Evolution* 53, 1: 6-25.
- Gómez-Olivencia, Asier, et al. 2013. The Neandertal vertebral column 1: The cervical spine. *Journal of Human Evolution* 64, 6: 608-30.
- Gotthard Karl, and Sören Nylin. 1995. "Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: A selective review of plasticity in animal morphology and life history." *Oikos* 74: 3-17.
- Gould, Stephen Jay, and Elisabeth S. Vrba. 1982. "Exaptation—a missing term in the science of form." *Paleobiology* 8, 1: 4-15.
- Gould, Stephen Jay. 2002. *I have landed*. Harvard: Harvard University Press.
- Goulet, R. W., et al. 1994. "The relationship between the structural and orthogonal compressive properties of trabecular bone." *Journal of biomechanics* 27, 4: 375-89.
- Gow, Barry S. 1980. "Circulatory correlates: vascular impedance, resistance, and capacity." *Comprehensive Physiology*.
- Granat, Jean, Roland Benoit, and Évelyne Peyre. 2008. "La canine. Première partie: Définition et évolution durant l'Ère secondaire." *Actualités Odonto-Stomatologiques* 244: 309-16.
- Grassel, Susanne. 2014. "The role of peripheral nerve fibers and their neurotransmitters in cartilage and bone physiology and pathophysiology." *Arthritis research & therapy* 16, 6: 1-13.
- Greet, De Gueldre, and Frits De Vree. 1984. "Movements of the mandibles and tongue during mastication and swallowing in *Pteropus giganteus* (Megachiroptera): a cineradiographical study." *Journal of morphology* 179, 1: 95-114.
- Gregersen, Gary G., and Donald B. Lucas. 1967. "An in vivo study of the axial rotation of the human thoracolumbar spine." *JBJS* 49, 2: 247-62.
- Grieznis, Linards, Peteris Apse, and Leons Blumfelds. 2010. "Passive tactile sensibility of teeth and osseointegrated dental implants in the maxilla." *Stomatologija* 12, 3: 80-86.
- Gross M.D. 2008. "Occlusion in implant dentistry. A review of the literature of prosthetic determinants and current concepts." *Aust Dent J* 53(Suppl 1): S60-8.
- Grossnickle, David M. 2017. "The evolutionary origin of jaw yaw in mammals." *Scientific reports* 7: 45094.
- Guichard, Pascal, Bertrand Mafart, and Jean Daniel Orthlieb. 2001. "Comparison of occlusion in medieval and present-day populations in southeast France." *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics* 120, 6: 585-87.
- Guy, Franck, et al. 2015. "To what extent is primate second molar enamel occlusal morphology shaped by the enamel-dentine junction?" *PLoS One* 10, 9: e0138802.
- Gysi A. 1930. *Handbuch der Zahnheilkunde*. München: Verlag von J.F. Bergmann.
- Haggard, Patrick, and Lieke de Boer. 2014. "Oral somatosensory awareness." *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 47: 469-84.
- Häggman-Henrikson, Birgitta, and P-O. Eriksson. 2004. "Head movements during chewing: relation to size and texture of bolus." *Journal of dental research* 83, 11: 864-68.
- Häggman-Henrikson, Birgitta, et al. 2006. "Head immobilization can impair jaw function." *Journal of dental research* 85, 11: 1001-05.
- Hakkinen, Teemu J., et al. 2019. "Modeling enamel matrix secretion in mammalian teeth." *Biorxiv*: 525162.
- Haider, Haula. 2015. "Management of Tinnitus Patients." *Journal of Hearing Science* 5, 4.
- Hannam, Alan G., et al. 2008. "A dynamic model of jaw and hyoid biomechanics during chewing." *Journal of Biomechanics* 41, 5: 1069-76.
- Han, Jian, et al. 2017. "Meiofaunal deuterostomes from the basal cambrian of shaanxi (China)." *Sonaw Nature* 542, 7640: 228.
- Hanau, Rudolph L. 1926. "Articulation defined, analyzed and formulated." *Journal of the american dental association* 13, 12: 1694-1709.
- Hansson, Stig, and Snders Halldin. 2012. "Alveolar ridge resorption after tooth extraction: a consequence of a fundamental principle of bone physiology." *Journal of dental biomechanics* 3.



- Harcourt-Smith, William He. "The first hominins and the origins of bipedalism." *Evolution: education and outreach* 3, 3: 333.
- Harris, Carrie K., Justin P. Broussard, and Jerry K. Keska. 2002. "Determination of wear in a tribosystem." *Proceedings of the asee gulf-south western annual conference*.
- Hartstone-Rose, Adam, Jonathan MG Perry, and Caroline J. Morrow. 2012. "Bite force estimation and the fiber architecture of felid masticatory muscles." *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 295, 8: 1336-51.
- Harvey, Paul H., and Mark D. Pagel. 1992. "Scaling of brain mass on body mass." *Neuroscience Year-Supplement* 2: 139-41.
- Hasegawa YI, et al. 2011. "Influence of voluntary control of masticatory side and rhythm on cerebral hemodynamics." *Clin Oral Investig*. 15, 1: 113-18.
- Hashimoto T., Ojiri H., and Y. Kaway. 2011. "The foramen of Huschke: age and gender specific features after childhood." *Int J Oral Maxillofac Surg*. 40, 7: 743-46. Doi: 10.1016/j.ijom, 2011.03.017 (retrieved 09-04-2023).
- He, Tailun, et al. 2004a. "Craniofacial morphology and growth in the ferret: effects from alteration of masticatory function." *Swedish dental journal*. Supplement 165: 1-72.
- He, Tailun, et al. 2004b. "Functional influence of masticatory muscles on the fibre characteristics and capillary distribution in growing ferrets (*Mustela putorius furo*) — a histochemical analysis." *Archives of oral biology* 49, 12: 983-89.
- He, Tailun, et al. 2004c. "Functional influence of masticatory muscles on the fibre characteristics and capillary distribution in growing ferrets (*Mustela putorius furo*) — a histochemical analysis." *Arch oral biol* 49: 983-989.
- He, Li Hong, and Michael V. Swain. 2007. "Contact induced deformation of enamel." *Applied physics letters* 90, 17: 171916.
- He, Li Hong, and Michael V. Swain. 2008. "Understanding the mechanical behaviour of human enamel from its structural and compositional characteristics." *Journal of the mechanical behavior of biomedical materials* 1, 1: 18-29.
- He, Li Hong, and Michael V. Swain. 2009. "Nanoindentation creep behavior of human enamel." *Journal of Biomedical Materials Research Part A: An Official Journal of The Society for Biomaterials, The Japanese Society for Biomaterials, and The Australian Society for Biomaterials and the Korean Society for Biomaterials*. 91, 2: 352-59.
- Heffner, Mollie A., Damian C. Genetos, and Blaine A. Christiansen. 2017. "Bone adaptation to mechanical loading in a mouse model of reduced peripheral sensory nerve function." *PloS one* 12, 10: e0187354.
- Heffner, Henry E., and Rickye S. Heffner. 2018. "The evolution of mammalian hearing." *AIP Conference Proceedings*. 1. AIP Publishing LLC.
- Herring, Susan W., and T.C. Lakars. 1982. "Craniofacial development in the absence of muscle." *Journal of craniofacial genetics and development biology*. 1, 4: 341-57.
- Herring, Susan W. 1993. "Functional morphology of mammalian mastication." *American zoologist* 33, 3: 289-99.
- Herring, Susan W., et al. 1996. "Patterns of bone strain in the zygomatic arch." *The Anatomical Record: An Official Publication of the American Association of Anatomists* 246, 4: 446-57.
- Herring, Susan W., and Shengyi Teng. 2000. "Strain in the braincase and its sutures during function." *American journal of physical anthropology: the official publication of the american association of physical anthropologists* 112, 4: 575-93.
- Herring, Susan W., et al. 2001. "Jaw muscles and the skull in mammals: the biomechanics of mastication." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 131, 1: 207-19.
- Herring, Susan W., and Z.J. Liu. 2001. "Loading of the temporomandibular joint: anatomical and in vivo evidence from the bones." *Cells tissues organs* 169: 193-200.
- Herring, Susan W. 2003. "Tmj anatomy and animal models." *J musculoskel neuron interact* 3: 391-94.
- Herring, Susan W. 2007. "Masticatory muscles and the skull: a comparative perspective." *Archives of oral biology* 52, 4: 296-99.

- Herzberg, Fred, and Richard Holic. 1943. "An anthropologic study of face height." *American Journal of Orthodontics and Oral Surgery* 29, 2: 90-100.
- Hiiemae K.M. 1968. "A cinefluorographic study of mandibular movement during feeding in the rat (*rattus norvegicus*)." *J zool lond* 1154: 139-54.
- Hiiemae K.M. 1978. "Mammalian mastication: a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing." *Development, function and evolution of teeth*: 359-98.
- Hiiemae, Karen. 1984. "Functional aspects of primate jaw morphology. Food acquisition and processing in primates". *Springer us*. 257-81.
- Hiiemae, Karen, and Alfred W. Crompton. 1985. "Mastication, food transport and swallowing." *Functional vertebrate morphology*. 262-90.
- Hiiemae, Karen, and Jeffrey B. Palmer. 2003. "Tongue movements in feeding and speech." *Critical reviews in oral biology & medicine* 14, 6: 413-29.
- Hiiemae, Karen. 1984. "Functional aspects of primate jaw morphology." In *Food acquisition and processing in primates*, pp. 257-281. Boston: Springer.
- Hildebrand, Milton, George E. Goslow, and Viola Hildebrand. 1995. *Analysis of vertebrate structure*. New York: John Wiley & Sons.
- Hinton, Robert J. 1981. "Changes in articular eminence morphology with dental function." *American Journal of Physical Anthropology* 54, 4: 439-55.
- Hogervorst, Tom, Heinse W. Bouma, and John De Vos. 2009. "Evolution of the hip and pelvis." *Acta orthopaedica* 80, Sup. 336: 1-39.
- Hopson, James A., and James W. Kitching. 2001. "A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts." *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156, 1: 5-35.
- Hopson, James A., and James W. Kitching. 1972. "A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida)." *Palaeontologia Africana* 14: 71-85.
- Hosoda, Masataka, et al. 2007. "Effect of occlusion status on the time required for initiation of recovery in response to external disturbances in the standing position." *Clinical Biomechanics* 22, 3 (2007): 369-373.
- Huang, Xiaofeng, et al. 2009. "Fate of hers during tooth root development." *Developmental Biology* 334, 1: 22-30.
- Hunt Jr, Edward E. 1961. "Malocclusion and civilization." *American Journal of Orthodontics* 47, 6: 406-22.
- Humphrey T. 1968. "The development of mouth opening and related reflexes involving the oral area of human fetuses." *Ala J Med Sci* 5, 2: 126-57.
- Hylander, William L. 1975. "The human mandible: lever or link?" *American Journal of Physical Anthropology* 43, 2: 227-42.
- Hylander, William L. 1979a. "The functional significance of primate mandibular form." *Journal of Morphology* 160, 2: 223-39.
- Hylander, William L. 1979b. "Mandibular function in *Galago crassicaudatus* and *Macaca fascicularis*: an in vivo approach to stress analysis of the mandible." *Journal of Morphology* 159, 2: 253-96.
- Hylander, William L. 1979c. "An experimental analysis of temporomandibular joint reaction force in macaques." *American Journal of Physical Anthropology* 51, 3: 433-56.
- Hylander, William L., and A.W. Crompton. 1980. "Loading patterns and jaw movement during the masticatory power stroke in macaques." *American Journal of Physical Anthropology* 52: 239-39.
- Hylander, William L. 1980. "Functional anatomy." In Sarnat B.G., Laskin D.M. (eds), *The temporomandibular joint: a biological basis for clinical practice*, pp. 85-113. Springfield: Thomas.
- Hylander, William L. 1984. "Stress and strain in the mandibular symphysis of primates: a test of competing hypotheses." *American Journal of Physical Anthropology* 64, 1: 1-46.
- Hylander, William L. 1985. "Mandibular function and biomechanical stress and scaling." *American Zoologist* 25: 315-30.

- Hylander, William L., and A.W. Crompton. 1986. "Jaw movements and patterns of mandibular bone strain during mastication in the monkey macaca fascicularis." *Archives of oral biology* 31, 12: 841-48.
- Hylander, William L. 1992. "Functional anatomy of the temporomandibular joint." In Sarnat B.G., Laskin D.M. (eds), *The temporomandibular joint: a biological basis for clinical practice*, pp. 60-92. Philadelphia: Saunders.
- Hylander, William L., Johnson K.R., and A.W. Crompton. 1992. "Muscle force recruitment and biomechanical modeling: an analysis of masseter muscle function during mastication in macaca fascicularis." *American Journal of Physical Anthropology* 88: 365-87.
- Hylander, William L., and K.R. Johnson. 1994. "Jaw muscle function and wishboning of the mandible during mastication in macaques and baboons." *American Journal of Physical Anthropology* 94: 523-47.
- Hylander, William L. 2006. "Functional anatomy and biomechanics of the masticatory apparatus." In *Temporomandibular disorders: an evidenced approach to diagnosis and treatment*. New York: Quintessence Pub.
- Hylander, William L. 2013. "Functional links between canine height and jaw gape in catarrhines with special reference to early hominins." *American Journal of Physical Anthropology* 150, 2: 247-59.
- Ichim, I., M. V. Swain, and J. A. Kieser. 2006. "Mandibular stiffness in humans: numerical predictions." *Journal of Biomechanics* 39, 10: 1903-13.
- Igarashi, N., et al. 2000. "Head movements and neck muscle activities associated with the jaw movement during mastication in the rabbit authors." *Brain research* 871, 1: 151-55.
- Ingawalé, Shirish M., and Tarun Goswami. "Biomechanics of the temporomandibular." In *Human Musculoskeletal Biomechanics*. Doi: 10.5772/33702 (retrieved 09-04-2023).
- Ingber, Donald E., Ning Wang, and Dimitrije Stamenović. 2014. "Tensegrity, cellular biophysics, and the mechanics of living systems." *Reports on Progress in Physics* 77, 4: 046603.
- Inoue, T. 2015. "Neural mechanisms of mastication." *Brain and nerve = Shinkei kenkyu no shinpo* 67, 2: 141-56.
- Iordansky, N. N. 2010. "Pterygoideus muscles and other jaw adductors in amphibians and reptiles." *Biology bulletin* 37, 9: 905-14.
- Irish, Joel D., and G. Richard Scott. 2015. *A companion to dental anthropology*. New York: John Wiley & Sons.
- Isberg, Annika, et al. 1986. "Hyperplastic soft-tissue formation in the temporomandibular joint associated with internal derangement: a radiographic and histologic study." *Oral surgery, oral medicine, oral pathology* 61, 1: 32-38.
- Ishiyama, M. 1987. "Enamel structure in odontocete whales." *Scanning microscopy* 1, 3: 1071-79.
- Ito, H., et al. 1995. "Studies on the development of the articular part of the temporal bone with special reference to the postglenoid process." *The Bulletin of Tokyo Dental College* 36, 3: 145-58.
- Ito, H., et al. 1997. "A clinical study of the relationship between occlusal curvature and craniomandibular disorders." *Int J Prosthodont* 10: 78-82.
- Ivanovski, S., et al. 2006. "Stem cells in the periodontal ligament." *Oral diseases* 12, 4: 358-63.
- Iwasaki, Shin-Ichi. 2002. "Evolution of the structure and function of the vertebrate tongue." *Journal of anatomy* 201, 1: 1-13.
- Izzo, R., et al. 2013. "Biomechanics of the spine. Part I: spinal stability." *European journal of radiology* 82, 1: 118-26.
- Jacob, F. 1977. "Evolution and tinkering". *Science* 196: 1161-66.
- Jacobson, Alex. 1986. "Relationship of the muscles of mastication to the articular disc of the temporomandibular joint." *Odont. Acta from Schweizerische Monatsschrift für Zahnmedizin* 96: 815-23, 1986; *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 90, 6: 522.
- Janssen, Michiel M.A., et al. 2010. "Pre-existent vertebral rotation in the human spine is influenced by body position." *European Spine Journal* 19, 10: 1728-34.
- Jeng, Yeau-Ren, et al. 2011. "Human enamel rod presents anisotropic nanotribological properties." *Journal of the mechanical behavior of biomedical materials* 4, 4: 515-22.

- Jenkins, Farish A. 1969. "The evolution and development of the dens of the mammalian axis." *The Anatomical Record* 164, 2: 173-84.
- Jennings, J. S., and N. H. Macmillan. 1986. "A tough nut to crack." *Journal of materials science* 21, 5: 1517-24.
- Jernvall, Jukka, et al. 2002. "Evidence for the role of the enamel knot as a control center in mammalian tooth cusp formation: non-dividing cells express growth stimulating Fgf-4 gene." *International Journal of Developmental Biology* 38, 3: 463-69.
- Jia, Yunfei, et al. 2014. "Finite element analysis of the cyclic indentation of bilayer enamel." *Journal of Physics D: Applied Physics* 47, 17: 175401.
- Jiang, Y., I. R. Spears, and G. A. Macho. 2003. "An investigation into fractured surfaces of enamel of modern human teeth: a combined SEM and computer visualisation study." *Archives of oral biology* 48, 6: 449-57.
- Johanson, Donald, and Maitland Armstrong Edey. 1990. *Lucy: The beginnings of humankind*. New York: Simon and Schuster.
- Johnsen, Skjalg E., and Mats Trulsson. 2003. "Receptive field properties of human periodontal afferents responding to loading of premolar and molar teeth." *Journal of neurophysiology* 89, 3: 1478-87.
- Johnsen, Skjalg E., and Mats Trulsson. 2005. "Encoding of amplitude and rate of tooth loads by human periodontal afferents from premolar and molar teeth." *Journal of neurophysiology* 93, 4: 1889-97.
- Jones, David, et al. 2012. "The sharpest tools in the box? Quantitative analysis of conodont element functional morphology." *Proc. R. Soc.* 279, 1739: 2849-54.
- Jones, Henry H., et al. 1977. "Humeral hypertrophy in response to exercise." *J Bone Joint Surg Am* 59, 2: 204-08.
- Jones, S. J. 1981. "Dental Tissues." In J.W. Osborn (ed.). *Dental Anatomy and Embryology*, pp. 66-209.
- Isono, S., et al. 2004. "Influences of head positions and bite opening on collapsibility of the passive pharynx." *Journal of Applied Physiology* 97, 1: 339-46.
- Julià-Sánchez, Sonia, et al. 2015. "Dental Occlusion Influences the Standing Balance on an Unstable Platform." *Motor Control* 19, 4: 341-54.
- Julià-Sánchez, Sonia, et al. 2016. "The influence of dental occlusion on the body balance in unstable platform increases after high intensity exercise." *Neuroscience letters* 617: 116-21.
- Julià-Sánchez, Sonia, et al. 2019. "Dental occlusion and body balance: A question of environmental constraints?" *Journal of oral rehabilitation* 46, 4: 388-97.
- Izzo, Roberto, et al. 2013. "Biomechanics of the spine. Part I: spinal stability." *European journal of radiology* 82, 1: 118-26.
- Jugessur, A., P. G. Farlie, and N. Kilpatrick. 2009. "The genetics of isolated orofacial clefts: from genotypes to subphenotypes." *Oral diseases* 15, 7: 437-53.
- Kaidonis, John A. 2008. "Tooth wear: the view of the anthropologist." *Clinical oral investigations* 12, 1: 21-26.
- Kaifu, Yousuke. 1996. "Edge-to-edge bite and tooth wear." *Bull Natn Sci Mus Tokyo D* 22: 45-54.
- Kaifu, Yousuke. 1999. "Changes in the pattern wear from prehistoric to recent periods in Japan." *Am J Phys Anthropol* 109, 4: 485-99.
- Kaifu, Yousuke, et al. 2003. "Tooth wear and the 'design' of the human dentition: a perspective from evolutionary medicine." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 122, S37: 47-61.
- Karani Jyoti, et al. 2018. "Comparative evaluation of the depth of curve of Spee between individuals with normal dentition and individuals with occlusal wear using conventional and digital software analysis techniques: An in vivo study." *J Indian Prosthodont Soc* 18: 61-67.
- Kardong, Kenneth V. 1995. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. McGraw-Hill.
- Katona, Thomas R. 2009. "An engineering analysis of dental occlusion principles." *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 135, 6: 696-e1.
- Katsavrias, Elias G. 2002. "Changes in articular eminence inclination during the craniofacial growth period." *The Angle Orthodontist* 72, 3: 258-64.

- Katsavrias, Elias G., and J. M. H. Dibbets. 2002. "The postglenoid tubercle: prevalence and growth." *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger* 184, 2: 185-88.
- Kaul, Samvit S., and Robert S. Corruccini. 1984. "The epidemiological transition in dental occlusion in a North Indian population." *The People of South Asia*, pp. 201-216. Boston: Springer.
- Kay, Richard F., and Karen M. Hiiemae. 1974. "Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates." *American Journal of Physical Anthropology* 40: 227-56.
- Kay, Richard F. 1981. "The nut-crackers: a new theory of the adaptation of the Ramapithecine." *American Journal of Physical Anthropology* 55: 141-51.
- Kelley, Jay, Peter Andrews, and Berna Alpagut. 2008. "A new hominoid species from the middle Miocene site of Paşalar, Turkey." *Journal of Human Evolution* 54, 4: 455-79.
- Kemp, Anne. 2002. "Hyaline tissue of terminally unaltered conodont elements and the enamel of vertebrates." *Alcheringa* 26, 1: 23-36.
- Kemp, T.S. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. New York: Academic Press.
- Kemp, T.S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford: Oxford University Press.
- Kemp, T.S. 2006. "The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure." *Zoological Journal of the Linnean Society* 147, 4: 473-88.
- Kermack, K. A. 1972. "Evolution of Mammalian Dental Structures: The Origin of Mammals and the Evolution of the Temporomandibular Joint." *Journal of the Royal Society of Medicine* 65, 4: 389-92.
- Kieser, J. A. 1997. "Basicranial flexion, facial reduction and temporomandibular joint dysfunction." *Medical hypotheses* 49, 5: 409-11.
- Kikuchi M., Koriotoh T.W.P., and Hannam A.G. 1997. "The association among occlusal contacts, clenching effort and bite force distribution in man." *J Dent Res* 76: 1316-22.
- Kiliaridis, Stavros, C. Engström, and Birgit Thilander. 1988. "Histochemical analysis of masticatory muscle in the growing rat after prolonged alteration in the consistency of the diet." *Archives of Oral Biology* 33, 3: 187-93.
- Kiliaridis, Stavros. 1995. "Masticatory muscle influence on craniofacial growth." *Acta Odontologica Scandinavica* 53, 3: 196-202.
- Kiliaridis, Stavros, et al. 1996. "Effects of masticatory muscle function on bone mass in the mandible of the growing rat." *Acta Anat* 155: 200-05.
- Kim, S. K., et al. 2001. "A study of the effects of chewing patterns on occlusal wear." *Journal of oral rehabilitation* 28, 11: 1048-55.
- Kim Y., et al. 2005. "Occlusal considerations in implant therapy: Clinical guidelines with biomechanical rationale." *Clin Oral Implants Res* 16: 26-35.
- Klein-MacPhee, G. 2002. "Bluefish, Family Pomatomidae." In *Bigelow and Schroeder's fishes of the Gulf of Maine*, pp. 400-06. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Kimbel, William H., et al. 1986. "On the phylogenetic analysis of early hominids." 361-65.
- Kinzey, Warren G. 1971. "Evolution of the Human Canine Tooth 1." *American Anthropologist* 73, 3: 680-94.
- Klemetti, Esa. 1996. "A review of residual ridge resorption and bone density." *The Journal of prosthetic dentistry* 75, 5: 512-14.
- Klineberg, I., and G. Murray. 1999. "Osseoperception: sensory function and proprioception." *Advances in dental research* 13, 1: 120-29.
- Kodaka, Tetsuo, Masayuki A.B.E., and Shohei Higashi. 1996. "Alternative appearance of spiral prisms in the gnarled enamel of human teeth." *The Journal of Showa University Dental Society* 16, 1: 1-3.
- Koebke, Jürgen. 1979. "Morphological and functional studies on the odontoid process of the human axis." *Anatomy and embryology* 155, 2: 197-208.
- Koenigswald, W. von. 1982. "Enamel structure in the molars of Arvicolidae (Rodentia, Mammalia), a key to functional morphology and phylogeny." *Teeth: Form, Function, and Evolution*. 109-122.

- Koenigswald, Wighart V., and W.A. Clemens. 1992. "Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics." *Scanning microscopy* 6, 1: 195-217.
- Koenigswald, Wighart V. 2020. "Evolutionary trends in the differentiation of mammalian enamel ultrastructure." In *Tooth Enamel Microstructure: Proceedings of the enamel microstructure workshop, University of Bonn, Andernach, Rhine, 24-28 July 1994*. CRC Press.
- Koenigswald, Wighart V., and P. Martin Sander. 2020. "Schmelzmuster differentiation in leading and trailing edges, a specific biomechanical adaptation in rodents." In *Tooth Enamel Microstructure: Proceedings of the enamel microstructure workshop, University of Bonn, Andernach, Rhine, 24-28 July 1994*. CRC Press.
- Kohno, S., et al. 2001a. "Functional-rhythmical coupling of head and mandibular movements." *Journal of oral rehabilitation* 28, 2: 161-67.
- Kohno, S., et al. 2001b. "Rotational head motion concurrent to rhythmical mandibular opening movements." *Journal of Oral Rehabilitation* 28, 8: 740-47.
- Koldehoff, Jasmin, Michael V. Swain, and Gerold A. Schneider. 2020. "The geometrical structure of interfaces in dental enamel: A FIB-STEM investigation." *Acta biomaterialia* 104: 17-27.
- Kolta, A., K-G. Westberg, and J. P. Lund. 2000. "Identification of brainstem interneurons projecting to the trigeminal motor nucleus and adjacent structures in the rabbit." *Journal of chemical neuroanatomy* 19, 3: 175-95.
- Kono, Reiko T., and Gen Suwa. 2008. "Enamel distribution patterns of extant human and hominoid molars: occlusal versus lateral enamel thickness." *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. D* 34: 1-9.
- Kondo K., Niino M., and K. Shido. 1995. "A case-control study of Alzheimer's disease in Japan: significance of life-styles." *Dementia* 5, 6: 314-26.
- Koolstra, J. H., and T. M. G. J. Van Eijden. 1996. "Influence of the dynamical properties of the human masticatory muscles on jaw closing movements." *Eur J Morphol* 34: 11-18.
- Koolstra, J. H., and T. M. G. J. Van Eijden. 1997. "Dynamics of the human masticatory muscles during a jaw open-close movement." *Journal of Biomechanics* 30, 9: 883-89.
- Koolstra, J. H., and T. M. G. J. Van Eijden. 1999. "Three-dimensional dynamical capabilities of the human masticatory muscles." *J Biomech* 32: 145-52.
- Kopp S. 1978. "Topographical distribution of sulfated glycosaminoglycans in the surface layers of the human temporomandibular joint. A histochemical study of an autopsy material." *J Oral Pathol* 7: 283-94.
- Kopp S. 1976. "Topographical distribution of sulphated glycosaminoglycans in human temporomandibular joint disks. A histochemical study of an autopsy material." *J Oral Pathol* 5: 265-76.
- Korioth T.W.P. 1997. "Simulated physics of the human mandible." In McNeill C. (ed). *Science and Practice of Occlusion*, pp. 179-86. Chicago: Quintessence.
- Kumar, K.P. Senthil, and S. Tamizharasi. 2012. "Significance of curve of Spee: An orthodontic review." *Journal of pharmacy & bioallied sciences* 4. Suppl 2: S323.
- Kupczik, Kornelius Florian. 2004. *Tooth root morphology in primates and carnivores*. Diss. UCL (University College London).
- Knight-Sadler, Jordan, and Luca Fiorenza. 2017. "Tooth wear inclination in great ape molars." *Folia Primatologica* 88, 2: 223-36.
- Krahl H., et al. 1994. "Stimulation of bone growth through sports. A radiologic investigation of the upper extremities in professional tennis players." *Am J Sports Med* 22, 6: 751-57.
- Kranjčić, Josip, et al. 2012. "Differences in articular-eminence inclination between medieval and contemporary human populations." *Archives of oral biology* 57, 8: 1147-52.
- Kumagai, H., et al. 1999. "Occlusal force distribution on the dental arch during various levels of clenching." *Journal of Oral Rehabilitation* 26, 12: 932-35.
- Kuratani, S. 2005. "Craniofacial development and the evolution of the vertebrates: the old problems on a new background." *Zoological science* 22, 1: 1-19.
- Langenbach, Geerling E.J., and Theo M.G.J. van Eijden. 2001. "Mammalian feeding motor patterns." *American Zoologist* 41, 6: 1338-51.

- Lianjia, Y. A. N. G., W. A. N. G. Huiyun, and W. A. N. G. Meiqing. 1992. "Development Of Collagen Fibers And Vasculature of the Fetal TMJ." *Okajimas Folia Anatomica Japonica* 69, 4: 145-55.
- Lanyon L.E. 1987. "Functional strain in bone tissue as an objective, and controlling stimulus for adaptive bone remodeling." *Journal of Biomechanics* 20, 11-12: 1083-93.
- Laplanche, Olivier, et al. 2010. "Evolution of the incisal relationship in a Central European population (1870/1970)." *International journal of stomatology & occlusion medicine* 3, 1: 2-9.
- Larsen, Clark Spencer. 2002. "Post-Pleistocene human evolution: bioarchaeology of the agricultural transition." In *Human diet: its origin and evolution*, pp. 19-36. Westport: Bergin and Garvey.
- Lautenschlager, S.P., et al. 2016. "Morphological evolution of the mammalian jaw adductor complex: Mammalian jaw muscle evolution." *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 92, 4. Doi: 10.1111/brv.12314.
- Lavelle, C.L.B. 1973. "Variation in the secular changes in the teeth and dental arches." *The Angle Orthodontist* 43, 4: 412-21.
- Lavelle, C.L.B., et al. 1994. "The serrated teeth of Sebecus and the Iberocitanian crocodile, a morphological and ultrastructural comparison." *Studia Geologica Salmanticensia* 29: 127-44.
- Lawn, Brian R., James J.W. Lee, and Herzl Chai. 2010. "Teeth: among nature's most durable biocomposites." *Annual Review of Materials Research* 40: 55-75.
- LeBlanc, Aaron R.H., et al. 2020. "Unique tooth morphology and prismatic enamel in Late Cretaceous sphenodontians from Argentina." *Current Biology* 30: 1755-61.
- Le Douarin, Nicole M. 2004. "The avian embryo as a model to study the development of the neural crest: a long and still ongoing story." *Mechanisms of development* 121, 9: 1089-102.
- Le Huec, J. C., et al. 2011. "Equilibrium of the human body and the gravity line: the basics." *European Spine Journal* 20, 5: 558.
- Lesot, Hervé, et al. 1982. "Immunofluorescent localization of vimentin, prekeratin and actin during odontoblast and ameloblast differentiation." *Differentiation* 21, 1-3: 133-37.
- Ledogar, Justin A., et al. 2016. "Human feeding biomechanics: performance, variation, and functional constraints." *Peer J.* e2242.
- Lee, Won-You, Jeffrey P. Okeson, and John Lindroth. 1995. "The relationship between forward head posture and temporomandibular disorders." *Journal of orofacial pain* 9, 2: 161-67.
- Lee, T. C., and D. Taylor. 1999. "Bone remodelling: Should we cry wolf?" *Irish journal of medical science* 168, 2: 102.
- Lee, James J.W., et al. 2010. "Properties of tooth enamel in great apes." *Acta Biomaterialia* 6, 12: 4560-65.
- Le Gall, Marcel G., Jean-François Lauret. 2002. *Occlusion et fonction: une approche clinique rationnelle*. Éditions CdP.
- Lester, K. S. 1989. "Crystallite orientation discontinuities and the evolution of mammalian enamel--or, when is a prism?" *Scanning microscopy* 3, 2: 645-62.
- Levartovsky, S., et al. 2015. "The association between dental wear and reduced vertical dimension of the face: a morphologic study on human skulls." *Archives of oral biology* 60, 1: 174-80.
- Lewin, Arthur, and Guido Ramadori. 1985. *Electrognathographics: atlas of diagnostic procedures and interpretation*. Berlin: Quintessence.
- Lieberman, Daniel E., Brandeis M. McBratney, and Gail Krovitz. 2002. "The evolution and development of cranial form in Homo sapiens." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 3: 1134-39.
- Lieberman, Daniel E., et al. 2004. "Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face." *Journal of human evolution* 46, 6: 655-77.
- Lieberman, Daniel E. 2011. *The evolution of the human head*. Harvard: Harvard University Press.
- Lieberman, Daniel E. 2014. *The story of the human body: evolution, health, and disease*. New York: Vintage.
- Liem, Karel F., et al. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. Cengage Learning.



- Limme, Michel. 2002. "Conduites alimentaires et croissance des arcades dentaires." *Revue d'Orthopédie Dento-Faciale* 36, 3: 289-309.
- Line, Sergio Roberto Peres, and Pedro Duarte Novaes. 2017. "The development and evolution of mammalian enamel: structural and functional aspects." *Journal of Morphological Sciences* 22, 2: 67-72.
- Loch, Carolina, et al. 2014. "Elemental and chemical characterization of dolphin enamel and dentine using X-ray and Raman microanalyzes (Cetacea: Delphinoidea and Iniioidea)." *Journal of structural biology* 185, 1: 58-68.
- Loch, Carolina, Jules A. Kieser, and R. Ewan Fordyce. 2015. "Enamel ultrastructure in fossil cetaceans (Cetacea: Archaeoceti and Odontoceti)." *PloS one* 10, 1: e0116557.
- Lockwood, Charles A., John M. Lynch, and William H. Kimbel. 2002. "Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics." *Journal of Anatomy* 201, 6: 447-64.
- Lombardi, A. Vincent. 1982. "The adaptive value of dental crowding: a consideration of the biologic basis of malocclusion." *American journal of orthodontics* 81, 1: 38-42.
- Lorenzon G. 2010. *Implantologia funzionale*. Martina.
- Lovejoy, C. Owen. 2005. "The natural history of human gait and posture: Part 1. Spine and pelvis." *Gait & posture* 21, 1: 95-112.
- Loughner, Barry A., Lynn H. Larkin, and Parker E. Mahan. 1989. "Discomalleolar and anterior malleolar ligaments: possible causes of middle ear damage during temporomandibular joint surgery." *Oral surgery, oral medicine, oral pathology* 68, 1: 14-22.
- Luan, Xianghong, Yoshihiro Ito, and Thomas G.H. Diekwisch. 2006. "Evolution and development of Hertwig's epithelial root sheath." *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists* 235, 5: 1167-80.
- Luan, X., et al. 2009. "The mosasaur tooth attachment apparatus as paradigm for the evolution of the gnathostome periodontium." *Evolution & development* 11, 3: 247-59.
- Lucas, Peter W. 1979. *The dental-dietary adaptations of mammals*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. Monatshefte.
- Lucas, Peter W. 1982. "Basic principles of tooth design." In Kurtén B. (ed). *Teeth: Form, Function And Evolution*. Newyork: Columbia University-Press.
- Lucas, Peter W., et al. 1991. "The ecology of Mezzettia leptopoda (Hk. f. et Thoms.) Oliv. (Annonaceae) seeds as viewed from a mechanical perspective." *Functional Ecology*. 545-53.
- Lucas, Peter W., et al. 1995. "The toughness of plant cell walls." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 348, 1325: 363-72.
- Lucas, Peter W. 2004. "Dental functional morphology: how teeth work." Cambridge University Press.
- Lucas, Peter W., P. Constantino, B. Wood, and B. Lawn. 2008. "Dental enamel as a dietary indicator in mammals." *BioEssays* 30, 4: 374-85.
- Lucas, Peter W., et al. 2013. "Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets." *Journal of the Royal Society Interface* 10, 80: 20120923.
- Lucas, Peter W. 2015. "The Masticatory System and Its Function." In Irish, Joel D., and G. Richard Scott. *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons.
- Luddleston A.L., et al. 1980. "Bone Mass in Lifetime Tennis Athletes" *JAMA*. 244, 10: 1107-09.
- Luke, D. A., and Peter W. Lucas. 1983. "The significance of cusps." *Journal of oral rehabilitation* 10, 3: 197-206.
- Lumsden, A. G. S., and MA J. W. Osborn. 1977. "The evolution of chewing: a dentist's view of palaeontology." *Journal of Dentistry* 5, 4: 269-87.
- Lumsden, A. G. S., and James M. Morris. 1968. "An in vivo study of axial rotation and immobilization at the lumbosacral joint." *JBJS* 50, 8: 1591-602.
- Lund, James P., and Arlette Kolta. 2006. "Generation of the central masticatory pattern and its modification by sensory feedback." *Dysphagia* 21, 3: 167-74.
- Luo, Zhe-Xi, Z. O. F. I. A. Kielan-Jaworowska, and Richard L. Cifelli. 2004. "Evolution of dental replacement in mammals." *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 159-175.

- Luschei, Erich S., and G. M. Goodwin. 1974. "Patterns of mandibular movement and jaw muscle activity during mastication in the monkey." *Journal of Neurophysiology* 37, 5: 954-66.
- Lynch, Christopher Daniel, et al. 2011. "Hunter-Schreger band patterns and their implications for clinical dentistry." *Journal of oral rehabilitation* 38, 5: 359-65.
- Maas, Mary Carol, and Elizabeth R. Dumont. 1999. "Built to last: the structure, function, and evolution of primate dental enamel." *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews* 8, 4: 133-52.
- Macho, Gabriele A., Yong Jiang, and Iain R. Spears. 2003. "Enamel microstructure—a truly three-dimensional structure." *Journal of Human Evolution* 45, 1: 81-90.
- Mack P.J. 1984. "A functional explanation for the morphology of the temporomandibular joint of man." *J Dent* 12: 225-30.
- Maier, W., J. Van den Heever, and F. Durand. 1996. "New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate of mammals." *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 34, 1: 9-19.
- Maier, Wolfgang, and Irina Ruf. "Evolution of the mammalian middle ear: a historical review." *Journal of anatomy* 228, 2: 270-83.
- Mammoto, Tadanori, Akiko Mammoto, and Donald E. Ingber. 2013. "Mechanobiology and developmental control." *Annual review of cell and developmental biology* 29: 27-61.
- Mancuso, Stefano, and Alessandra Viola. 2013. *Verde brillante: Sensibilità e intelligenza del mondo vegetale*. Giunti.
- Manfreda, E., Mitteroecker, P., Bookstein, F. L., & Schaefer, K. 2006. "Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates." *Anat Rec B New Anat* 289, 5: 184-94.
- Manns, Arturo, Clifford Chan, and Rodolfo Miralles. 1987. "Influence of group function and canine guidance on electromyographic activity of elevator muscles." *The Journal of prosthetic dentistry* 57, 4: 494-501.
- Manzi, Giorgio. 2006. *Homo sapiens. Breve storia naturale della nostra specie*. Bologna: Il Mulino.
- Manzi, Giorgio. 2007. *L'evoluzione umana: ominidi e uomini prima di Homo sapiens*. Bologna: Il Mulino.
- Manzi, Giorgio. 2013. *Il grande racconto dell'evoluzione umana*. Bologna: Il Mulino.
- Manzi, Giorgio. 2017. *Ultime notizie sull'evoluzione umana*. Bologna: Il Mulino.
- Manzi, Giorgio. 2018. "Le scienze." (giugno).
- Mao, Jeremy J., and Hyun-Duck Nah. 2004. "Growth and development: hereditary and mechanical modulations." *Review Am J Orthod Dentofacial Orthop* 125, 6: 676-89.
- Mapelli, Andrea, et al. 2009. "Translation and rotation movements of the mandible during mouth opening and closing." *Clinical Anatomy* 22, 3: 311-18.
- Marchi, Damiano. 2016. *Il mistero di Homo naledi*. Milano: Mondadori.
- Marshall, Steven D., et al. 2008. "Development of the curve of Spee." *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 134, 3: 344-52.
- Martinez Choy, S. E., et al. 2017. "Realistic kinetic loading of the jaw system during single chewing cycles: a finite element study." *Journal of Oral Rehabilitation* 44, 5: 375-84.
- Martinez-Gomis, Jordi, et al. 2009. "Relationship between chewing side preference and handedness and lateral asymmetry of peripheral factors." *Archives of oral biology* 54, 2: 101-07.
- Matalová, Eva, Vlasta Lungová, and Paul Sharpe. 2015. "Development of Tooth and Associated Structures." In *Stem Cell Biology and Tissue Engineering in Dental Sciences*, pp. 335-46. Academic Press.
- Mays S. 2002. "The relationship between molar wear and age in an early 19th Century AD archaeological human skeletal series of documented age at death." *J Archaeol Sci* 29, 8: 861-71.
- Mayya, Ashwaj, Anuradha Banerjee, and R. Rajesh. 2013. "Mammalian cortical bone in tension is non-Haversian." *Scientific reports* 3: 2533.
- McCollum, Melanie A., et al. 2010. "The vertebral formula of the last common ancestor of African apes and humans." *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 314, 2: 123-34.

- McCormack, Steven William. 2016. *Biomechanical function of the periodontal ligament in biting and orthodontic tooth movement*. Diss. University of Hull.
- McIntosh, James E., et al. 2002. "Caiman periodontium as an intermediate between basal vertebrate ankylosis-type attachment and mammalian 'true' periodontium." *Microscopy research and technique* 59, 5: 449-59.
- McNamara Jr, James A., and Robert E. Moyers. 1973. "Electromyography of the oral phase of deglutition in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*)." *Archives of oral biology* 18, 8: 995-1002.
- McNeill, Charles. 1999. *L'Occlusione: basi scientifiche e pratica clinica*. Scienza e tecnica dentistica. Edizioni internazionali.
- McNulty, Kieran P. 2010. "Apes and tricksters: the evolution and diversification of humans' closest relatives." *Evolution: Education and Outreach* 3, 3: 322.
- Menegaz, Rachel A., et al. 2009. "Phenotypic plasticity and function of the hard palate in growing rabbits." *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 292, 2: 277-84.
- Mérida Velasco J.R., Rodriguez Vázquez J.F., Jimenez Collado J. 1993. "The relationships between the TMJ disc and related masticatory muscles in humans." *Maxillofac Surg.* 51, 4: 390-5.
- Mérida Velasco J.R., et al. 1999. "Development of the human temporomandibular joint." *Anat. Rec.* 255, 1: 20-33.
- Mérida-Velasco, J.R., et al. 2012. "Histological study of the extratympanic portion of the discomalleolar ligament in adult humans: a functional hypothesis." *Journal of anatomy* 220, 1: 86-91.
- Mew, John R.C. 2004. "The postural basis of malocclusion: a philosophical overview." *American journal of orthodontics and dentofacial orthopedics* 126, 6: 729-38.
- Miyahara, T. 1991. "Modulation of soleus H-reflex by teeth clenching." *Kokubyo Gakkai zasshi. The Journal of the Stomatological Society* 58, 4: 670-86.
- Mintenko, R., et al. 2020. "Mandibular dental changes following serial and late extraction of mandibular second premolars." *The Angle Orthodontist* 90, 2: 187-93.
- Miyawaki, S., et al. 2000. "Effect of food size on the movement of the mandibular first molars and condyles during deliberate unilateral mastication in humans." *Journal of Dental Research* 79, 7: 1525-31.
- Miyawaki, S., et al. 2001. "Motion of the human mandibular condyle during mastication." *J Dent Res* 80: 437-42.
- Misra, A., et al. 2011. "Consensus dietary guidelines for healthy living and prevention of obesity, the metabolic syndrome, diabetes, and related disorders in Asian Indians." *Diabetes technology & therapeutics* 13, 6: 683-94.
- Mjor, Ivar Andreas. 1980. "Histology of the human tooth." *Munksgaard Copenhagen*.
- Modesto, Sean, et al. 2001. "A second varanopseid skull from the Upper Permian of South Africa: implications for Late Permian 'pelycosaur' evolution." *Lethaia* 34, 4: 249-59.
- Moggi-Cecchi, Jacopo, Phillip V. Tobias, and A. D. Beynon. 1998. "The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenile fossil hominid from Sterkfontein, South Africa." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 106, 4: 425-65.
- Moggi Cecchi, Jacopo, and Roscoe Stanyon. 2014. *Il Museo di Storia Naturale dell'Università degli Studi di Firenze. Le collezioni antropologiche ed etnologiche/The Museum of Natural History of the University of Florence. The Anthropological and Ethnological Collections: Le collezioni antropologiche ed etnologiche*. Firenze: Firenze University Press.
- Moggi-Cecchi, Jacopo. 2017. "Human evolution: the hard evidence of an ever-changing bush." *PARADIGMI*.
- Mohan M., et al. 2011. "Comparative evaluation of the curve of spee in two age groups and its relation to posterior teeth disclusion." *Indian J Dent Res* 22: 179.
- Molina, Mario, et al. 1980. *Concetti fondamentali di gnatologia moderna*. Ilic'.
- Molnar S. 1971. "Human tooth wear, tooth function and cultural variability." *Am J Phys Anthropol* 34, 2: 175-89.

- Molnar, Stephen, and Steven C. Ward. 1977. "On the hominid masticatory complex: biomechanical and evolutionary perspectives." *Journal of Human Evolution* 6, 6: 557-68.
- Molnar, Stephen, and David G. Gantt. 1977. "Functional implications of primate enamel thickness." *American Journal of Physical Anthropology* 46, 3: 447-54.
- Molnar, Stephen, Jeffrey K. McKee, and Iva Molnar. 1983. "Measurements of tooth wear among Australian Aborigines: I. Serial loss of the enamel crown." *American Journal of Physical Anthropology* 61, 1: 51-65.
- Mongini, Franco. 1972. "Remodelling of the mandibular condyle in the adult and its relationship to the condition of the dental arches." *Cells Tissues Organs* 82, 3: 437-53.
- Mongini, Franco. 1975. "Dental abrasion as a factor in remodeling of the temporomandibular joint and occlusion." *Acta. Anat.* 92, 2: 292-300.
- Mongini, Franco. 1977. "Anatomic and clinical evaluation of the relationship between the temporomandibular joint and occlusion." *The Journal of prosthetic dentistry* 38, 5: 539-51.
- Mongini, Franco. 1980. "Rimodellamento condilare dopo terapia oclusale". *The Journal of Prosthetic Dentistry* 43, 5: 568-77.
- Mongini, Franco. 1984. "L'Apparato stomatognatico: funzione disfunzione e riabilitazione." *Scienza e tecnica dentistica edizioni internazionali.*
- Montemurro, N., et al. 2019. "The Y-shaped trabecular bone structure in the odontoid process of the axis: a CT scan study in 54 healthy subjects and biomechanical considerations." *Journal of Neurosurgery: Spine* 30, 5: 585-92.
- Moon, H. S., et al. 2004. "The three-dimensional microstructure of the trabecular bone in the mandible." *Surgical and Radiologic Anatomy* 26, 6: 466-73.
- Moore W.J., Lavelle C.L.B., and T.F. Spence. 1968. "Changes in the size and shape of the human mandible in Britain". *Br Dent J* 125: 163-69.
- Moradian-Oldak, Janet, and Michel Goldberg. 2005. "Amelogenin supra-molecular assembly in vitro compared with the architecture of the forming enamel matrix." *Cells Tissues Organs* 181, 3-4: 202-18.
- Moradian-Oldak J. 2012. "Protein-mediated enamel mineralization." *Front. Biosci. Landmark Ed.* 17, 6: 1996-2023.
- Morquette, Philippe, et al. 2012. "Generation of the masticatory central pattern and its modulation by sensory feedback." *Progress in neurobiology* 96, 3: 340-55.
- Moss, Melvin L. 1962. *The functional matrix. Vistas in orthodontics.* Philadelphia: Lea & Febiger.
- Moss, Melvin L., and Mark R. Simon. 1968. "Growth of the human mandibular angular process: a functional cranial analysis." *American journal of physical anthropology* 28, 2: 127-38.
- Moss, Melvin L. 2007. "The differential roles of periosteal and capsular functional matrices in orofacial growth." *The European Journal of Orthodontics* 29. Suppl. 1: i96-i101.
- Moss, Michael. 2013. *Salt, sugar, fat: How the food giants hooked us.* New York: Random House.
- Mossey, Peter A., et al. 2009. "Cleft lip and palate." *The Lancet* 374, 9703: 1773-85.
- Motoyoshi, Mitsuru, et al. 2000. "Biomechanical influences on the upper vertebrae during mastication, an examination using the finite element method." *Orthodontic waves: journal of the Japanese Orthodontic Society: 日本矯正歯科学会雑誌* 59, 3: 183-90.
- Mrör, Ivar A. 2001. "Pulp-dentin biology in restorative dentistry. Part 5: Clinical management and tissue changes associated with wear and trauma." *Quintessence International* 32, 10.
- Mudry, Albert. 2015. "Glaser fissure, Huguier canal, and Civinini canal: a confused eponymical imbroglio." *Otology & Neurotology* 36, 6: 1115-20.
- Murray, Greg M., et al. 2001. "The role of the human lateral pterygoid muscle in the control of horizontal jaw movements." *J Orofac Pain* 15, 4: 279-92.
- Myers, L.J. 1988. "Possible Inflammatory Pathways Relating Temporomandibular Joint Dysfunction to Otic Symptoms: An Anatomical Hypothesis." *CRANIO*® 6, 1: 64-70.
- Nakamura, Yoshio, and Nobuo Katakura. 1995. "Generation of masticatory rhythm in the brainstem." *Neuroscience research* 23, 1: 1-19.
- Nakashima, A., et al. 2018. "Jaw asymmetry may cause bad posture of the head and the spine—A preliminary study." *Journal of oral and maxillofacial surgery, medicine, and pathology* 30, 3: 242-46.

- Naples, Virginia L. 1985. "Form and function of the masticatory musculature in the tree sloths, *Bradypus* and *Choloepus*." *Journal of Morphology* 183, 1: 25-50.
- Naples, Virginia L. 1999. "Morphology, evolution and function of feeding in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*)." *J Zoo* 249: 19-41.
- Nazzi, F., and A. Vianello. 2018. *L'altruismo. Competizione e cooperazione dalla biologia all'economia, dalla filosofia alle neuroscienze*. Udine: Forum.
- Nikolopoulou, Fotoula, et al. 2019. "Bonwill' s Triangle in Greek Human Mandibles." *Advances in Dentistry & Oral Health* 11, 4: 123-25.
- Nishikawa, Sumio, and Hironori Kitamura. 1983. "Actin filaments in the ameloblast of the rat incisor." *The Anatomical Record* 207, 2: 245-52.
- Norman, D.B. 1984. "On the cranial morphology and evolution of ornithopod dinosaurs." *Symposia of the Zoological Society of London. No. 52*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oberg T., Carlsson G.E., and C.M. Fajers. 1971. "The temporomandibular joint. A morphologic study on a human autopsy material." *Acta Odontol Scand* 29: 349-84.
- Ogawa, Takahiro, Tatsuo Ogimoto, and Kiyoshi Koyano. 1998. "Pattern of occlusal contacts in lateral positions: canine protection and group function validity in classifying guidance patterns." *The Journal of prosthetic dentistry* 80, 1: 67-74.
- Ogawa, Takahiro, Tatsuo Ogimoto, and Kiyoshi Koyano. 2001. "The relationship between non-working-side occlusal contacts and mandibular position." *Journal of oral rehabilitation* 28, 10: 976-81.
- Ogutchen-Toller M., and R.P.J. Juniper. 1993. "The embryologic development of the human lateral pterygoid muscle and its relationships with the temporomandibular joint disc and Meckel's cartilage." *Oral Maxillofac Surg* 51, 7: 772-8; discussion 778-9.
- Ögütçen-Toller, Melahat. 1995. "The morphogenesis of the human discomalleolar and sphenomandibular ligaments." *Journal of Cranio-Maxillofacial Surgery* 23, 1: 42-46.
- Ohm, E., and J. Silness. 1982. "The size of the Balkwill angle and the height of the Bonwill triangle." *Journal of oral rehabilitation* 9, 4: 301-06.
- Okeson, Jeffrey P. 2014. *Management of Temporomandibular Disorders and Occlusion-E-Book*. Elsevier Health Sciences.
- Onozuka, M., et al. 2008. "Interactions between chewing and brain activity in humans." In *Novel trends in brain science*, pp. 99-113. Tokyo: Springer.
- Osborn, Henry Fairfield. 1907. *Evolution of mammalian molar teeth*. Vol. 1. New York: Macmillan.
- Osborn, J.W. 1982. "Helicoidal plane of dental occlusion." *American Journal of Physical Anthropology* 57, 3: 273-81.
- Osborn J.W. 1987. "Relationship between the mandibular condyle and the occlusal plane during hominid evolution: Some of its effects on jaw mechanics." *Am J Phys Anthropol* 73: 193-207.
- Osborn, J.W. 1989. "The temporomandibular ligament and the articular eminence as constraints during jaw opening." *Journal of oral rehabilitation* 16, 4: 323-33.
- Osborn, J.W. 1993. "A model to describe how ligaments may control symmetrical jaw opening movements in man." *Journal of oral rehabilitation* 20, 6: 585-604.
- Osborn, J.W. 1993. "Orientation of the masseter muscle and the curve of Spee in relation to crushing forces on the molar teeth of primates." *American journal of physical anthropology* 92, 1: 99-106.
- Ota, Masato S., et al. 2009. "Patterning of molar tooth roots in mammals." *Journal of Oral Biosciences* 51, 4: 193-98.
- Owen, C. P., R. J. C. Wilding, and L. P. Adams. 1992. "Dimensions of the temporal glenoid fossa and tooth wear in prehistoric human skeletons." *Archives of oral biology* 37, 1: 63-67.
- Oxilia, G., et al. 2018. "The physiological linkage between molar inclination and dental macrowear pattern." *American journal of physical anthropology* 166, 4: 941-51.
- Oxilia, G., et al. 2021. "Exploring directional and fluctuating asymmetry in the human palate during growth." *American Journal of Physical Anthropology*.
- Padoa, Emanuele. 1991. *Manuale di anatomia comparata dei vertebrati*. Vol. 4. Milano: Feltrinelli.
- Panek, Halina, et al. 2008. "Dynamic occlusions in natural permanent dentition." *Quintessence International* 39, 4 : 337-42.

- Pang, Dachling, and Veetai Li. 2004. "Atlantoaxial rotatory fixation: part 1—biomechanics of normal rotation at the atlantoaxial joint in children." *Neurosurgery* 55, 3: 614-26.
- Papini, A., et al. 2012. "Studio delle simmetrie e asimmetrie ossee mascellari in collezioni italiane presenti nella cranioteca del Museo di Storia Naturale dell'Università di Firenze tramite CBCT." *Museologia scientifica memorie* 14: 87-90.
- Papini, A., G. Cesaretti, and P. Defabianis. 2017. "Kinesiographic analysis of lateral excursive movement on the horizontal plane: the retrusive component." 60-67.
- Papini, A., et al. 2018. "Condylar retrusion on the horizontal plane associated with retrusive lateral excursion: A retrospective clinical axiographic study." *J Oral Science Rehabilitation* 4, 3: 16-23.
- Parfitt, Gilbert J. 1960. "Measurement of the physiological mobility of individual teeth in an axial direction." *Journal of Dental Research* 39, 3: 608-18.
- Parfitt, A. Michael. 1997. "Genetic effects on bone mass and turnover-relevance to black/white differences." *Journal of the American College of Nutrition* 16, 4: 325-33.
- Parilov, V.V. 1989. "The relationship of Christensen's phenomena to the structure of the temporomandibular joints." *Stomatologija* 68, 2: 49-50.
- Parnia, Freidoun, et al. 2008. "Pattern of occlusal contacts in eccentric mandibular positions in dental students." *Journal of dental research, dental clinics, dental prospects* 2, 3: 85.
- Pearson, Osbjorn M., and Daniel E. Lieberman. 2004. "The aging of Wolff's "law": ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone." *American journal of physical anthropology* 125.S39: 63-99.
- Pekala, Jakub R., et al. 2018. "Incidence of foramen Tympanicum (of Huschke): comparing cadaveric and radiologic studies." *Journal of Craniofacial Surgery* 29, 8: 2348-52.
- Penfield W., Boldrey E. 1937. "Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation." *Brain* 60: 389-443.
- Pereira, C.B., and H. Evans. 1975. "Occlusion and attrition of the primitive Yanomami Indians of Brazil." *Dental Clinics of North America* 19, 3: 485-98.
- Pereira F. J., et al. 1996. "Microscopic changes in the retrodiscal tissues of painful temporomandibular joints." *Journal of oral and maxillofacial surgery* 54, 4: 461-68.
- Pérez-Pérez, A., et al. 2010. "Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos." *Rev Esp Antropol Fís* 31: 167-92.
- Perrini, N. 1992. "Alfred Gysi: 70 anni di storia dell'odontoiatria: nel centenario della pubblicazione delle prime microfotografie di istologia dentaria: (1892-1992)" Fondazione Prof. Luigi Castagnola.
- Piancino, Maria Grazia, et al. 2017. "From periodontal mechanoreceptors to chewing motor control: A systematic review." *Archives of oral biology* 78: 109-21.
- Piancino, M. G., and S. Kyrkanides. 2018. *La funzione masticatoria nei morsi incrociati monolaterali*. Ermes.
- Pievani, Telmo. 2019. *Imperfezione: una storia naturale*. Milano: Raffaello Cortina.
- Picq, Pascal. 2010. "The human canine-Its evolution and adaptive significance." *Journal of Dentofacial Anomalies and Orthodontics* 13, 1: 4-10.
- Pileikiene, Gaivile, and Algimantas Surna. 2004. "The human masticatory system from a biomechanical perspective: a review." *Stomatologija* 6, 3: 81-84.
- Planas, Pedro. 1994. *Rehabilitación neuro-oclusal*. Barcelona: Salvat.
- Plomp K.A., et al. 2015. "The ancestral shape hypothesis: an evolutionary explanation for the occurrence of intervertebral disc herniation in humans." *BMC Evol Biol* 15: 68.
- Pompa, Giorgio, et al. 2010. "Control factors in removable complete dentures: from the articulation quintet to kinetic contact." *Annali di stomatologia* 1, 2: 14.
- Popowics, T. E., and S. W. Herring. 2006. "Teeth, jaws and muscles in mammalian mastication." In *Feeding in domestic vertebrates from Structure to behaviour*, pp. 61-83. Cambridge: CABI.
- Porto, Gabriela Granja, et al. 2010. "Comparison between human and rat TMJ: anatomic and histopathologic features." *Acta cirurgica brasileira* 25, 3: 290-93.
- Powell, V., et al. 2018. "Primate modularity and evolution: first anatomical network analysis of primate head and neck musculoskeletal system." *Scientific reports* 8, 1: 1-10.

- Price, Weston A. 1934. "Relation of nutrition to dental caries among Eskimos and Indians in Alaska and Northern Canada." *Journal of Dental Research* 14: 227-29.
- Price, Weston A. 1936. "Field studies among some African tribes on the relation of their nutrition to the incidence of dented caries and dental arch deformities." *Journal of the American Dental Association* 23: 876-90.
- Price, Weston A. 1945. *Nutrition and Physical Degeneration: A Comparison of Primitive and Modern Diets and Their Effects*. Price-Pottenger Nutrition Foundation.
- Proffit, William R., et al. 2006. *Contemporary orthodontics*. Elsevier Health Sciences.
- Proença, Heloísa Helena Filipe Alves, et al. 2014. "A 3D computerized tomography study of changes in craniofacial morphology of Portuguese skulls from the eighteenth century to the present." *International journal of stomatology & occlusion medicine* 7, 2: 33-45.
- Proops, D., et al. 1984. "The anterior process of the malleus." *The Journal of otolaryngology* 13, 1.
- Puech, Pierre-Francois, Francois Cianfarani, and Francesc Ribot I Trafi. 1989. "Maxillary canine microwear in *Dryopithecus* from Spain." *American journal of physical anthropology* 80, 3: 305-12.
- Posselt, Ulf. 1962. *Physiology of occlusion and rehabilitation*. Blackwell.
- Radlanski, Ralf J., Sepadi Lieck, and Nancy E. Bontschev. 1999. "Development of the human temporomandibular joint. Computer-aided 3D-reconstructions." *Eur J Oral Sci* 107, 1: 25-34.
- Puech P.-F. et al. 1989. "Maxillary canine microwear in *Dryopithecus* da Sp. Phys. Anthropol." *Am J Phys Anthropol* 80, 3: 305-12.
- Quam, R. M., et al. 2013. "Early hominin auditory ossicles from South Africa." In *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 22: 8847-51.
- Qiao, Y., et al. 2019. "The role of nervous system in adaptive response of bone to mechanical loading." *Journal of cellular physiology* 234, 6: 7771-80.
- Radlanski, Ralf J., Sepadi Lieck, and Nancy E. Bontschev. 1999. "Development of the human temporomandibular joint. Computer-aided 3D-reconstructions." *European journal of oral sciences* 107, 1: 25-34.
- Raia, P., et al. 2018. "Unexpectedly rapid evolution of mandibular shape in hominins." *Scientific reports* 8, 1: 7340.
- Raya, Á., and J.C.I. Belmonte. 2006. "Left-right asymmetry in the vertebrate embryo: from early information to higher-level integration." *Nature Reviews Genetics* 7, 4: 283-93.
- Rak, Yoel, Avishag Ginzburg, and Eli Geffen. 2007. "Gorilla-like anatomy on *Australopithecus afarensis* mandibles suggests Au. afarensis link to robust australopiths." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 16: 6568-72.
- Rak, Yoel, and W.L. Hylander, 2008. "What Else Is the Tall Mandibular Ramus of the Robust Australopiths Good for?" In C. Vinyard, M.J. Ravosa, and C. Wall (ed.). *Primate Craniofacial Function and Biology*, pp. 431-42. Boston: Springer.
- Rangarajan, V., et al. 2015. "Concepts of occlusion in prosthodontics: A literature review, part I." *The Journal of the Indian Prosthodontic Society* 15, 3: 200.
- Rasch, Liam J., et al. 2016. "An ancient dental gene set governs development and continuous regeneration of teeth in sharks." *Developmental biology* 415, 2: 347-70.
- Rashed, Fatma. 2015. "A Comparative Study of the Dentition and Temporomandibular Joint Anatomy and Histology Adult Dogs." *Biol syst Open Access* 4, 147: 2.
- Ratnasari, A., et al. 2011. "Manifestation of preferred chewing side for hard food on TMJ disc displacement side." *Journal of oral rehabilitation* 38, 1: 12-17.
- Rathee, Manu, and Prachi Jain. 2020. *Anatomy, Head and Neck, Lateral Pterygoid Muscle*. StatPearls.
- Ravosa, Matthew J., et al. 2000. "Evolution of anthropoid jaw loading and kinematic patterns." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 112, 4: 493-516.
- Ravosa, Matthew J., et al. 2008. "Adaptive Plasticity in the Mammalian Masticatory Complex: You Are What, and How, You Eat." *Primate craniofacial function and biology*, pp. 293-328. Boston: Springer.



- Rees, Leonard A. 1954. "The structure and function of the mandibular joint." *Br Dent, J* 96: 125-33.
- Reif, W.E. 1984. "Pattern Regulation in Shark Dentition." In G.M. Malacinski and W.B. Bryant (eds.), *Pattern Formation: A Primer in Developmental Biology*, pp. 603-21. New York: Macmillan.
- Reilly, S.M., L.D. McBrayer, and T. D. White. 2001. "Prey processing in amniotes: biomechanical and behavioral patterns of food reduction." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 128, 3: 397-415.
- Ren, Yan-Fang, and Annika Isberg. 1995. "Tinnitus in patients with temporomandibular joint internal derangement." *CRANIO* 13, 2: 75-80.
- Rensberger, John M., and Wighart V. Koenigswald. 1980. "Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses." *Paleobiology* 6, 4: 477-95.
- Richards, L. C., and T. Brown. 1986. "Development of the helicoidal plane." *Human Evolution* 1, 5: 385-98.
- Richman, Joy M., Marcela Buchtová, and Julia C. Boughner. 2006. "Comparative ontogeny and phylogeny of the upper jaw skeleton in amniotes." *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists* 235, 5: 1230-43.
- Richman, Joy M., and Gregory R. Handrigan. 2011. "Reptilian tooth development." *Genesis* 49, 4: 247-60.
- Riga, Maria, et al. 2010. "Aural symptoms in patients with temporomandibular joint disorders: multiple frequency tympanometry provides objective evidence of changes in middle ear impedance." *Otology & Neurotology* 31, 9: 1359-64.
- Riga, A., et al. 2020. "In situ observations on the dentition and oral cavity of the Neanderthal skeleton from Altamura (Italy)." *Plos one* 15, 12: e0241713.
- Rodriguez Vázquez J.F., Mérida Velasco J.R., Jimenez Collado J. 1992. "Development of the human sphenomandibular ligament." *The Anatomical Record* 233, 3: 453-60.
- Rodriguez Vázquez F., Merida Velasco, and J. Jiménez Collado. 1993. "Relationships between the temporomandibular joint and the middle ear in human fetuses." *Journal of dental research* 72, 1: 62-66.
- Rodriguez Vázquez F., Merida Velasco, and J. Jiménez Collado. 1998. "Anatomical consideration on the discomalleolar ligament." *J.Anat.* 192: 617-21.
- Ross, C. F., et al. 2007. "Modulation of intra-oral processing in mammals and lepidosaurs." *Integrative and Comparative Biology* 47, 1: 118-36.
- Rowe, Timothy. 1988. "Definition, diagnosis, and origin of Mammalia." *Journal of Vertebrate Paleontology* 8, 3: 241-64.
- Rowicki, T., and J. Zakrzewska. 2006. "A study of the discomalleolar ligament in the adult human." *Folia morphologica* 65, 2: 121-25.
- Rubidge, Bruce S., and Christian A. Sidor. 2001. "Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids." *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 1: 449-80.
- Rubin, Clinton T., and Lance E. Lanyon. 1987. "Osteoregulatory nature of mechanical stimuli: function as a determinant for adaptive remodeling in bone." *Journal of orthopaedic research.*
- Ruff, Christopher B., Alan Walker, and Erik Trinkaus. 1994. "Postcranial robusticity in Homo. III: ontogeny." *American Journal of Physical Anthropology* 93, 1: 35-54.
- Saccucci, M., et al. 2011. "Scoliosis and dental occlusion: a review of the literature." *Scoliosis* 6, 1: 1-15.
- Sahni, A. S. H. O. K. 1981. "Enamel ultrastructure of fossil mammalia: Eocene Archaeoceti from Kutch." *Journal of the palaeontological society of India* 25: 33-37.
- Sakaguchi, Katsuyoshi, et al. 2012. "Relationship between occlusal curvatures and bite force in humans." *Orthodontic Waves* 71, 3: 79-84.
- Saito Poles, et al. 2013. "Development of hybrid three-dimensional jaw motion diagnostic system for occlusion therapy support (Analysis of contact condition of upper and lower teeth using individual hybrid jaw bone model)." *Journal of the Japan Society of Mechanical Engineers* 79, 807: 4121-30.

- Samman, Tanya. 2006. *Craniocervical functional morphology of several North American coelurosaurian dinosaurs*. Doctoral thesis, University of Calgary.
- Sánchez-Villagra, Marcelo R., and Kathleen K. Smith. 1997. "Diversity and evolution of the marsupial mandibular angular process." *Journal of Mammalian Evolution* 4, 2: 119-44.
- Sanders, William J. 1998. "Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41." *Journal of Human Evolution* 34, 3: 249-302.
- Sahni, A. 1987. "Evolutionary aspects of reptilian and mammalian enamel structure." *Scanning microscopy* 1, 4: 1903-12.
- San Juan, Juan, and Gregory J. Basura. 2019. "Tinnitus management in lateral skull base lesions." *Journal of Neurological Surgery Part B: Skull Base* 80, 2: 125-31.
- Santana-Mora, Urbano, et al. 2013. "Temporomandibular disorders: the habitual chewing side syndrome." *PloS one* 8, 4: e59980.
- Saratti, C. M., et al. 2021a. "Functional assessment of the stomatognathic system. Part 1: The role of static elements of analysis." *Quintessence International* 1: 920-32.
- Saratti, C. M., et al. 2021b. "Functional assessment of the stomatognathic system. Part 2: The role of dynamic elements of analysis." *Quintessence International* 1: 2-14.
- Sarnäs, Karl V. 1957. "Growth changes in skulls of ancient man in North America: an X-ray cephalometric investigation of some cranial and facial changes during growth in the Indian Knoll skeletons." *Acta Odontologica Scandinavica* 15, 3: 213-71.
- Sarrafpour, Babak, et al. 2013. "Tooth eruption results from bone remodelling driven by bite forces sensed by soft tissue dental follicles: a finite element analysis." *PLoS One* 8, 3: e58803.
- Scarr, Graham, and Helen Harrison. 2017. "Examining the temporo-mandibular joint from a biotensegrity perspective: a change in thinking." *Journal of Applied Biomedicine* 15, 1: 55-62.
- Scapino, Robert P. 1991. "The posterior attachment: its structure, function, and appearance in TMJ imaging studies. Part 1." *Journal of Craniomandibular Disorders* 5, 2.
- Scheidegger, Rolf, Despina Koletsi, and Theodore Eliades. 2018. "The impact of dietary consistency on structural craniofacial components: Temporomandibular joint/condyle, condylar cartilage, alveolar bone and periodontal ligament. A systematic review and meta-analysis in experimental in vivo research." *Archives of oral biology* 94: 33-47.
- Schierz, Oliver, et al. 2014. "Occlusal tooth wear in the general population of Germany: effects of age, sex, and location of teeth." *The Journal of prosthetic dentistry* 112, 3: 465-471.
- Schindler H. J., et al. 2010. "Influence of neck rotation and neck lateroflexion on mandibular equilibrium." *Journal of oral rehabilitation* 37, 5: 329-35.
- Schroeder, Hubert E. 1986. "Development, structure, and function of periodontal tissues." In *The periodontium*, pp. 23-323. Berlin: Springer.
- Schwartz, Gary T., Amanda McGrosky, and David S. Strait. 2020. "Fracture mechanics, enamel thickness and the evolution of molar form in hominins." *Biology letters* 16, 1: 20190671.
- Scott, Jeremiah Ezekiel. 2010. *Nonsocial influences on canine size in anthropoid primates*. Arizona State University.
- Scott, Nadia A., et al. 2018. "Covariation of the endocranium and splanchnocranium during great ape ontogeny." *PloS one* 13, 12.
- Sedwick, Caitlin. 2009. "Amelogenin: a protein to smile about." *PLoS Biol* 7, 12: e1000263.
- Şencimen, M., et al. 2008. "Anatomical and functional aspects of ligaments between the malleus and the temporomandibular joint." *International journal of oral and maxillofacial surgery* 37, 10: 943-47.
- Sencimen, Metin, et al. 2009. "Histological characteristics of ligaments between middle ear and temporomandibular joint." *European journal of dentistry* 3, 4: 280.
- Senter, Phil. 2010. "Were Australopithecines Ape Human Intermediates or Just Apes? A Test of Both Hypotheses Using the Lucy Skeleton." *The american biology Teacher* 72, 2: 70-76.
- Seo, Hyejin, et al. 2017. "Regulation of root patterns in mammalian teeth." *Scientific reports* 7, 1: 1-13.
- Sergi, Sergio, and A. Ascenzi. 1974. *Il cranio neandertaliano del Monte Circeo*. Roma: Accademia Nazionale dei Lincei.

- Sforza, C., et al. 2006. "Occlusion, sternocleidomastoid muscle activity, and body sway: a pilot study in male astronauts." *CRANIO* 24, 1: 43-49.
- Shellock, Frank G. 1997. "Kinematic MRI of the joints." *Seminars in Musculoskeletal Radiology*. Vol. 1. Thieme Medical Publishers.
- Sheppard, Irving M., and Stephen M. Sheppard. 1968. "Denture occlusion." *The Journal of prosthetic dentistry* 20, 4: 307-18.
- Shimazaki, Takahisa, et al. 2003. "The effect of occlusal alteration and masticatory imbalance on the cervical spine." *The European Journal of Orthodontics* 25, 5: 457-63.
- Shimzu, Daisuke, Gabriele A. Macho, and Iain R. Spears. 2005. "Effect of prism orientation and loading direction on contact stresses in prismatic enamel of primates: implications for interpreting wear patterns." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 126, 4: 427-34.
- Sicher, Harry. 1937. "Phylogensis of human temporomandibular articulation (Abstr.)." *J Dent Res* 16: 339-40.
- Sicher, Harry. 1951. "Functional anatomy of the temporomandibular articulation." *The Australian journal of dentistry* 55, 2: 73-85.
- Sicher, Harry. 1953. "The biology of attrition." *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology* 6, 3: 406-12.
- Sicher, Harry, and E. Lloyd Du Brul. 1980. *Sicher's oral anatomy*. Mosby Incorporated.
- Silvertown, Jonathan. 2018. *A cena con Darwin: cibo, bevande ed evoluzione*. Torino: Bollati Boringhieri.
- Sidana, Venus, et al. 2012. "Group function occlusion." *Indian Jr. of Oral Sciences* 3, 3: 124-28.
- Silvestri, A., V. Mazzoli, and L. Ferraris. 2008. "La curva di Wilson. Concetti gnatologici e implicazioni terapeutiche." *Mondo Ortodontico* 101.
- Sisask, Gregor, et al. 1995. "Ontogeny of sensory nerves in the developing skeleton." *The Anatomical Record* 243, 2: 234-40.
- Sisask, G., et al. 2013. "Ontogeny of sensory and autonomic nerves in the developing mouse skeleton." *Autonomic Neuroscience* 177, 2: 237-43.
- Slavicek, R. 2002. "Organo Masticatorio." *Gamma medizinischwissenschaftliche fortbildungs-ag*.
- Slicox, M. T. 2014. "Primate Origins and the Plesiadapiforms." *Nature Education Knowledge* 5, 3: 1.
- Smith, Anne, et al. 1985. "Reflex responses of the human jaw-closing system depend on the locus of intraoral mechanical stimulation." *Experimental neurology* 90, 3: 489-509.
- Smith, B. Holly. 1986. "Development and evolution of the helicoidal plane of dental occlusion." *American journal of physical anthropology* 69, 1: 21-35.
- Smith, B. Holly. 1984. "Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists." *American Journal of Physical Anthropology* 63, 1: 39-56.
- Smith, J.M. and R.J.G. Savage. 1959. "The mechanics of mammalian jaws." *Sch sci rev* 141: 289-301.
- Smith, Patricia. 1972. "Diet and attrition in the Natufians." *American Journal of Physical Anthropology* 37, 2: 233-38.
- Smith, Richard J. 1978. "Mandibular biomechanics and temporomandibular joint function in primates." *American journal of physical anthropology* 49, 3: 341-49.
- Smith, Richard J. 1985. "Functions of condylar translation in human mandibular movement." *American journal of orthodontics* 88, 3: 191-202.
- Sockol, Michael D., David A. Raichlen, and Herman Pontzer. 2007. "Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism." *Proceedings of the national academy of sciences* 104, 30: 12265-69.
- Solovykh, E. A., Bugrovetskaya, O. G., & Maksimovskaya, L. N. 2012. "Information value of functional status of the stomatognathic system for postural balance regulation." *Bulletin of experimental biology and medicine* 153, 3: 401-05.
- Spee F.G. 1890. "Die verschiebungsbahn des unterkiefers am schadel." *Arch Anat Physiol* 16: 285-94.

- Spencer, Mark A. 2003. "Tooth-root form and function in platyrrhine seed-eaters." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 122, 4: 325-35.
- Sperber G.H. 1975. "The temporomandibular joint. In: Derrih D Ded." In *Craniofacial Embriology*, pp. 121-47. Chicago: John Wright & Sons.
- Spoor, Fred. 1997. "Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5." *South African journal of science* 93, 4: 182-86.
- Stelzer, Stefanie, et al. 2017. "Hominoid arcade shape: Pattern and magnitude of covariation." *Journal of human evolution* 107: 71-85.
- Stem, D. N., and A. W. Crompton. 1995. "A study of enamel organization, from reptiles to mammals." In *Aspects of dental biology*. Firenze: International Institute for the Study of Men.
- Stern, Doris, A. W. Crompton, and Ziedonis Skobe. 1989. "Enamel ultrastructure and masticatory function in molars of the American opossum, *Didelphis virginiana*." *Zoological Journal of the Linnean Society* 95, 4: 311-34.
- Stasolla Dario, et al. 2004. "Valutazione con RM delle alterazioni morfo-strutturali del tessuto retrodiscale nell'incoordinazione condilo-discale dell'ATM." *La radiologia medica* 107: 261-68.
- Stedman, Hansell H., et al. 2004. "Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage." *Nature* 428, 6981: 415.
- Stelzer, Stefanie, et al. 2017. "Hominoid arcade shape: Pattern and magnitude of covariation." *Journal of human evolution* 107: 71-85.
- Stevens-Sparks, Cathryn, and George M. Strain. 2014. "The canine jaw-ear connection: The malleomandibular and tympanomandibular ligaments." *The Anatomical Record* 297, 5: 876-91.
- Stewart, D. 1927. "The problem of the innervation of the dentine." *Journal of anatomy* 61, 4: 439.
- Ström, D., et al. 1988. "Gross anatomy of the craniomandibular joint and masticatory muscles of the dog." *Archives of oral biology* 33, 8: 597-604.
- Su, D. F. 2013. "The Earliest Hominins: Sahelanthropus, Orrorin, and Ardipithecus." *Nature Education Knowledge* 4, 4: 11.
- Sui, Tan, et al. 2014. "Hierarchical modelling of in situ elastic deformation of human enamel based on photoelastic and diffraction analysis of stresses and strains." *Acta biomaterialia* 10, 1: 343-54.
- Schwenk, Kurt (ed). 2000. *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. Elsevier.
- Takada, Yoshiyuki, et al. 2000. "Modulation of H reflex of pretibial muscles and reciprocal Ia inhibition of soleus muscle during voluntary teeth clenching in humans." *Journal of Neurophysiology* 83, 4: 2063-70.
- Tanaka, Eiji, et al. 2008. "Lubrication of the temporomandibular joint." *Annals of Biomedical Engineering* 36, 1: 14-29.
- Tardieu, Christine, Kazuhiro Hasegawa, and Martin Haeusler. 2017. "How did the pelvis and vertebral column become a functional unit during the transition from occasional to permanent bipedalism?" *The Anatomical Record* 300, 5: 912-31.
- Teaford, Mark F., and A. Walker. 1983. "Dental microwear in adult and still-born guinea pigs (*Cavia porcellus*)." *Archives of Oral Biology* 28, 11: 1077-81.
- Teaford, Mark F., and Peter S. Ungar. 2000. "Diet and the evolution of the earliest human ancestors." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 25: 13506-11.
- Teaford, Mark F., Moya Meredith Smith, and Mark WJ Ferguson (eds). 2007. *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Terhune, Claire E. 2011. "Modeling the biomechanics of articular eminence function in anthropoid primates." *Journal of anatomy* 219, 5: 551-64.
- Terhune, Claire E., Kimbel, W. H., and Lockwood, C. A. 2013. "Postnatal temporal bone ontogeny in Pan, Gorilla, and Homo, and the implications for temporal bone ontogeny in *Australopithecus afarensis*." *American journal of physical anthropology* 151, 4: 630-42.
- Terhune, Claire E., Chris A. Robinson, and Terrence B. Ritzman. 2014. "Ontogenetic variation in the mandibular ramus of great apes and humans." *Journal of morphology* 275, 6: 661-77.

- Terhune, Claire E., Siobhán B. Cooke, and Erik Otárola-Castillo. 2015. "Form and Function in the Platyrrhine Skull: A Three-Dimensional Analysis of Dental and TMJ Morphology." *The Anatomical Record* 298, 1: 29-47.
- Thielemann, K. 1958. *Biomécanique de la parodontose. L'équilibre de l'articulé par le meulage sélectif*. Traduction J autissier ed. Prelat.
- Thomason, Jeff, and A. P. Russell. 1986. "Mechanical factors in the evolution of the mammalian secondary palate: a theoretical analysis." *Journal of Morphology* 189, 2: 199-213.
- Thomason, Jeff (ed). 1997. *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Throckmorton, G. S. 1980. "The chewing cycle in the herbivorous lizard *Uromastix aegyptius* (Agamidae)." *Archives of Oral Biology* 25, 4: 225-33.
- Tiwari, Bhawana, et al. 2014. "Occlusal concepts in full mouth rehabilitation: an overview." *The Journal of Indian Prosthodontic Society* 14, 4: 344-51.
- Tjäderhane, Leo. 2019. "Dentin basic structure, composition, and function." In *The Root Canal Anatomy in Permanent Dentition*, pp. 17-27. Cham: Springer.
- Todić, Jelena, Dragoslav Lazić, and Radiovoje Radosavljević. 2011. "Correlation analysis of craniomandibular index and gothic arch tracing in patients with craniomandibular disorders." *Vojnosanitetski pregled* 68, 7: 594-601.
- Tomer, G., and R. Kishnani. 2011. "Correlation of antegonial notch depth with craniofacial morphology-A cephalometric and electromyographic study." *Journal of Pierre Fauchard Academy (India Section)* 25, 3: 163-71.
- Tomlinson, R. E., et al. 2020. "The Role of Nerves During Skeletal Development, Mechano-Adaptation, Fracture, and Aging." *Frontiers in Endocrinology* 11: 646.
- Torii, Shuhei. 1998. "Origin of enamel prisms and Hunter-Schreger bands in reptilian enamel." *Connective tissue research* 38, 1-4: 45-51.
- Torisu, T., et al. 2001. "Head movement properties during voluntary rapid jaw movement in humans." *Journal of Oral Rehabilitation* 28, 12: 1144-52.
- Towle, Ian. 2019. "Tertiary dentine frequencies in extant great apes and fossil hominins." *Open Quaternary* 5, 1.
- Trinkaus, Erik, Steven E. Churchill, and Christopher B. Ruff. 1994. "Postcranial robusticity in Homo. II: Humeral bilateral asymmetry and bone plasticity." *American journal of physical anthropology* 93, 1: 1-34.
- Trevizan, Mariana, and Alberto Consolaro. 2017. "Premaxilla: an independent bone that can base therapeutics for middle third growth!" *Dental press journal of orthodontics* 22, 2: 21-26.
- Trevizan, Mariana, et al. 2018. "Premaxilla: up to which age it remains separated from the maxilla by a suture, how often it occurs in children and adults, and possible clinical and therapeutic implications: Study of 1,138 human skulls." *Dental press journal of orthodontics* 23, 6: 16-29.
- Trulsson, Mats. 2006. "Sensory-motor function of human periodontal mechanoreceptors." *Journal of oral rehabilitation* 33, 4: 262-273.
- Tsuboi, A., et al. 2003. "Neurons of the trigeminal main sensory nucleus participate in the generation of rhythmic motor patterns." *European Journal of Neuroscience* 17, 2: 229-38.
- Türker, K. S., J. Yang, and Pal Brodin. 1997. "Conditions for excitatory or inhibitory masseteric reflexes elicited by tooth pressure in man." *Archives of oral biology* 42, 2: 121-28.
- Tucker, Abigail S. 2017. "Major evolutionary transitions and innovations: the tympanic middle ear." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 1713: 20150483.
- Tuisku, F., and C. Hildebrand. 1995. "Immunohistochemical and electron microscopic demonstration of nerve fibres in relation to gingiva, tooth germs and functional teeth in the lower jaw of the cichlid *Tilapia mariae*." *Archives of oral biology* 40, 6: 513-20.
- Turner, Charles H., Vital Anne, and Ramana MV Pidaparti. 1997. "A uniform strain criterion for trabecular bone adaptation: do continuum-level strain gradients drive adaptation?" *Journal of Biomechanics* 30, 6: 555-63.
- Tuthill, J. C., and E. Azim. 2018. "Proprioception." *Current Biology* 28, 5: R194-R203.

- Uhthoff, Hank K., & Jaworski, Z. F. 1978. Bone loss in response to long-term immobilisation. *The Journal of bone and joint surgery. British volume* 60, 3: 420-29.
- Uhthoff, Hans K., Gabriel Sékaly, and Z. F. Jaworski. 1985. "Effect of long-term nontraumatic immobilization on metaphyseal spongiosa in young adult and old beagle dogs." *Clinical orthopaedics and related research* 192: 278-83.
- Uhthoff, Hans K., Sékaly G, Jaworsky Z.F. 1985. "Effect of long-term nontraumatic immobilization on metaphyseal spongiosa in young adult and old beagle dogs." *Clin Orthop Relat Res* 192: 278-83.
- Ulhaas, L., Kullmer, O. and Schrenk, F. 2007. "Tooth wear and diversity in early hominid molars: a case study." In S.E. Bailey, and J.J. Hublin (eds). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*, pp. 369-90. Berlin: Springer.
- Ungar, Peter S. 2008. "Material Science: Strong theeth, strong seeds." *Nature* 452: 703-05.
- Ungar, Peter S., Frederick E. Grine, and Mark F. Teaford. 2008. "Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*." *PLoS one* 3, 4: e2044. *Clin Orthop Relat Res*. 1985. 192: 278-83. *J Bone Joint Surg. Br.* 1978. 60-B (3): 420-9.
- Ungar, Peter S. 2010. "Mammal teeth: origin, evolution, and diversity." JHU Press.
- Ungar, Peter S., and Matt Sponheimer. 2011. "The diets of early hominins." *Science* 334, 6053: 190-93.
- Lucas, Peter W., et al. 2013. "Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets." *Journal of the Royal Society Interface* 10, 80: 20120923.
- Ungar, Peter S. 2014. *Teeth: a very short introduction*. Oxford: Oxford University Press.
- Ungar, Peter S. 2015. "Mammalian dental function and wear: A review." *Biosurface and Biotribology* 1, 1: 25-41.
- Ungar, Peter S. 2017. *Evolution's Bite: A Story of Teeth, Diet, and Human Origins*. Princeton: Princeton University Press.
- Urban, D.J., et al. 2017. "A new developmental mechanism for the separation of the mammalian middle ear ossicles from the jaw." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20162416.
- Vaahntoniemi, L. 2020. "The reciprocal jaw-muscle reflexes elicited by anterior-and back-tooth-contacts—a perspective to explain the control of the masticatory muscles." *BDJ open* 6, 1: 1-10.
- Vallittu, P. K., et al. 2021. "Temporomandibular joint and Giant Panda's (Ailuropoda melanoleuca) adaptation to bamboo diet." *Scientific reports* 11, 1: 1-6.
- Valkenburgh, B. Van, and Christopher B. Ruff. 1987. "Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores." *Journal of Zoology* 212, 3: 379-97.
- Van der Linden, Abby, et al. 2019. "Head-turning morphologies: Evolution of shape diversity in the mammalian atlas-axis complex." *Evolution* 73, 10: 2060-71.
- Varrela, Juha. 1990. "Effects of attritive diet on craniofacial morphology: a cephalometric analysis of a Finnish skull sample." *The European Journal of Orthodontics* 12, 2: 219-23.
- Varrela, Juha. 2006. "Masticatory function and malocclusion: a clinical perspective." *Seminars in orthodontics* 12, 2.
- Veneziano, Alessio, et al. 2018. "Neuromandibular integration in humans and chimpanzees: Implications for dental and mandibular reduction in Homo." *American journal of physical anthropology* 167, 1: 84-96.
- Villmoare, B.A., et al. 2014. "Craniofacial modularity, character analysis, and the evolution of the premaxilla in early African hominins." *Journal of Human Evolution* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.06.014> (retrieved 09-04-2023).
- Villmoare, B.A., et al. 2015. "Early Homo at 2, 8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia." *Science* 347, 6228: 1352-55.
- Vishwakarma, Ajaykumar, et al. (ed.). 2014. *Stem cell biology and tissue engineering in dental sciences*. New York: Academic Press.
- Walczyńska-Dragon, K., et al. 2014. "Correlation between TMD and cervical spine pain and mobility: is the whole body balance TMJ related?" *BioMed research international*.

- Wall, Christine E. 1997. "The expanded mandibular condyle of the Megaladapidae." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 103, 2: 263-76.
- Wall, Christine E. 1999. "A model of temporomandibular joint function in anthropoid primates based on condylar movements during mastication." *American journal of physical anthropology* 109, 1: 67-88.
- Wall, Christine E., and Kathleen K. Smith. 2001. "Ingestion in mammals." *e LS*.
- Wall, Christine E., et al. 2006. "Phase II jaw movements and masseter muscle activity during chewing in *Papio anubis*." *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 129, 2: 215-24.
- Waltimo, Antti, and Mauno Könönen. 1995. "Maximal bite force and its association with signs and symptoms of craniomandibular disorders in young Finnish non-patients." *Acta Odontologica Scandinavica* 53, 4: 254-58.
- Walsh, J. H., et al. 2008. "Influence of head extension, flexion, and rotation on collapsibility of the passive upper airway." *Sleep* 31, 10: 1440-47.
- Wang, Lifeng, et al. 2009. "Anisotropic design of a multilayered biological exoskeleton." *Journal of Materials Research* 24, 12: 3477-94.
- Ward, Carol V., J. Michael Plavcan, and Fredrick K. Manthi. 2010. "Anterior dental evolution in the *Australopithecus anamensis*-*afarensis* lineage." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365, 1556: 3333-44.
- Washburn, Sherwood Larned, and Ruth E. Moore. 1973. *Ape into man: a study of human evolution*. Little, Brown.
- Watanabe K., et al 2002. "The molarless condition in aged SAMP8 mice attenuates hippocampal Fos induction linked to water maze performance." *Behavioral Brain Research* 128, 1: 19-25.
- Watson, Peter J., et al. 2018. "Mechanical adaptation of trabecular bone morphology in the mammalian mandible." *Scientific reports* 8, 1: 7277.
- Weidenreich, Franz. 1943. "The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull." *Science* 99, 2577: 408-09.
- Weijjs W.A. 1975. "Mandibular movements of the albino rat during feeding." *J morphol* 145: 107-124.
- Weijjs W.A., and R. Dantuma. "Electromyography and mechanics of mastication in the albino rat." *J morph* 146: 1-34.
- Weijjs, W. 1994. "Evolutionary approach of masticatory motor patterns in mammals." In *Biomechanics of feeding in vertebrates*, pp. 281-320. Berlin: Springer.
- Werner, Jochen A., Bernhard Tillmann, and Axel Schleicher. 1991. "Functional anatomy of the temporomandibular joint." *Anatomy and embryology* 183, 1: 89-95.
- Werth, A. J. 2000. "Feeding in marine mammals." *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates* 475-514.
- White, S. N., et al. 2001. "Biological organization of hydroxyapatite crystallites into a fibrous continuum toughens and controls anisotropy in human enamel." *Journal of dental research* 80, 1: 321-26.
- Whitcome, Katherine K., Liza J. Shapiro, and Daniel E. Lieberman. 2007. "Fetal load and the evolution of lumbar lordosis in bipedal hominins." *Nature* 450, 7172: 1075-78.
- Wilken, Alec T., et al. 2019. "The roles of joint tissues and jaw muscles in palatal biomechanics of the Savannah monitor (*Varanus exanthematicus*) and their significance for cranial kinesis." *Journal of Experimental Biology* 222, 18: jeb201459.
- Will, M. J., E. B. Franzblau, and A. E. Kelley. 2003. "Nucleus accumbens  $\mu$ -opioids regulate intake of a high-fat diet via activation of a distributed brain network." *Journal of Neuroscience* 23, 7: 2882-88.
- Williams, Scott A., and Gabrielle A. Russo. 2015. "Evolution of the hominoid vertebral column: the long and the short of it." *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 24, 1: 15-32.
- Williams, S. A., et al. 2016. "Vertebral numbers and human evolution." *American Journal of Physical Anthropology* 159: 19-36.



- Williamson, E.H., Lundquist D.O. 1983. "Anterior guidance: Its effect on electromyographic activity of the temporal and masseter muscles." *J Prosthet Dent* 49: 816-23.
- Williamson, L., and P. Lucas. 1995. "The effect of moisture content on the mechanical properties of a seed shell." *Journal of materials science* 30, 1: 162-66.
- Williamson, Eugene H. 1990. "The interrelationship of internal derangements of the temporomandibular joint, headache, vertigo, and tinnitus: A survey of 25 patients." *CRANIO* 8, 4: 301-06.
- Woda, A., A. M. Gourdon, and M. Faraj. 1987. "Occlusal contacts and tooth wear." *Journal of Prosthetic Dentistry* 57, 1: 85-93.
- Wolpoff, Milford H. 1971. "Interstitial wear." *American Journal of Physical Anthropology* 34, 2: 205-27.
- Woo, Sy-L., et al. 1981. "The effect of prolonged physical training on the properties of long bone: a study of Wolff's Law." *The Journal of bone and joint surgery. American volume* 63, 5: 780-87.
- Woronowicz, Katherine C., and Richard A. Schneider. 2019. "Molecular and cellular mechanisms underlying the evolution of form and function in the amniote jaw." *EvoDevo* 10, 1: 1-21.
- Xia, Jing, et al. 2017. "Enamel crystallite strength and wear: nanoscale responses of teeth to chewing loads." *Journal of The Royal Society Interface* 14, 135: 20170456.
- Xu, H. H. K., et al. 1998. "Indentation damage and mechanical properties of human enamel and dentin." *Journal of Dental Research* 77, 3: 472-80.
- Xu, Yue, et al. 2013. "Computational synovial dynamics of a normal temporomandibular joint during jaw opening." *Journal of the Formosan Medical Association* 112, 6: 346-51.
- Yang, J., and Kemal Sitki Turker. 1999. "Jaw reflexes evoked by mechanical stimulation of teeth in humans." *Journal of neurophysiology* 81, 5: 2156-63.
- Yamada, Hiroshi, and F. Gaynor Evans. 1970. *Strength of biological materials*.
- Yamamoto, Tsuneyuki, and A. Hirayama. 2001. "Effects of soft-diet feeding on synaptic density in the hippocampus and parietal cortex of senescence-accelerated mice." *Brain Research* 902, 2: 255-63.
- Yamamoto, Tsuneyuki, et al. 2016. "Histology of human cementum: Its structure, function, and development." *Japanese Dental Science Review* 52, 3: 63-74.
- Yang, Lianjia, et al. 1992. "Development of collagen fibers and vasculature of the fetal TMJ." *Okajimas folia anatomica Japonica* 69, 4: 145-55.
- Yilmaz, Ezgi D., Gerold A. Schneider, and Michael V. Swain. 2015. "Influence of structural hierarchy on the fracture behaviour of tooth enamel." *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 373, 2038: 20140130.
- Young, W. G., M. McGowan, and T. J. Daley. 1987. "Tooth enamel structure in the koala, *Phascolarctos cinereus*: some functional interpretations." *Scanning microscopy* 1, 4: 1925-34.
- Yoshizawa, H., et al. 2019. "Reciprocal cortical activation patterns during incisal and molar biting correlated with bite force levels: an fMRI study." *Scientific reports* 9, 1: 1-10.
- Zafar, Hamayun. 2000. "Integrated jaw and neck function in man. Studies of mandibular and head-neck movements during jaw opening-closing tasks." *Swedish Dental Journal* 143: 1-41.
- Zafar, Hamayun, E. Nordh, P.-O. Eriksson. 2002. "Spatiotemporal consistency of human mandibular and head-neck movement trajectories during jaw opening-closing tasks." *Research article experimental brain research* 146, 1: 70-76.
- Zafar, Hamayun, Ahmad H. Alghadir, and Zaheen A. Iqbal. 2019. "Effect of jaw functional status on neck muscle endurance." *Archives of oral biology* 101: 30-33.
- Zaytsev, Dmitry, and Peter Panfilov. 2014. "Deformation behavior of human enamel and dentin-enamel junction under compression." *Materials Science and Engineering: C* 34: 15-21.
- Zaytsev, Dmitry, and Peter Panfilov. 2015. "Anisotropy of the mechanical properties of human dental enamel." *Materials Letters* 159: 428-31.
- Zhang, M., and A. E. Kelley. 2000. "Enhanced intake of high-fat food following striatal mu-opioid stimulation: microinjection mapping and fos expression." *Neuroscience* 99, 2: 267-77.
- Zheng, S. Y., et al. 2011. "Investigation on the microtribological behaviour of human tooth enamel by nanoscratch." *Wear* 271, 9-10: 2290-96.

- Zeredo, J. L., K. Toda, and K. Soma. 2003. "Nature of neck motor unit activities evoked by different trigeminal inputs in rats." *Journal of dental research* 82, 5: 402-05.
- Zhou, Zhong-Rong, et al. 2013. *Dental biotribology*. New York: Springer.
- Zum Gahr, Karl-Heinz. 1987. "Classification of wear processes." In *Microstructure and Wear of Materials*, pp. 80-131. Siegen: Institute of Materials Technology, University of Siegen.

## Indice dei nomi

- Abitbol M. 257  
Aboitiz F. 263  
Ahmed I. 222, 224  
Aiello L. 137, 259, 261, 292, 325, 328, 348, 448  
Akobo S. 140  
Albanese C. V. 53  
Alghadir A. H. 287  
Al-Nimri K. S. 394, 435  
Alves N. 309  
Anastasi M. 318  
Anderson P. 191  
Angelo D. F. 107, 392  
Anirudh B. V. M. 357  
Anochin P. K. 392  
Anson B.J. 308  
Anthwal N. 61-62, 70, 96, 106, 111-113, 304  
Arai H. 319  
Aristeguieta L. M. R. 112  
Aristotele 26, 237  
Arlegi M. 245, 254, 259, 261  
Armfield B. A. 24, 149  
Arnold P. 132, 250  
Arshavsky I. 377  
Ashton E. H. 292, 323  
Atchley W. R. 92, 98  
Ayuse T. 343
- Balkwill F. H. 422, 432  
Baragar F. A. 321  
Baumel J. J. 43  
Bechtle S. 192  
Becker C. M. 461
- Beecher R. M. 60  
Beek M. 415  
Been E. 254, 260  
Begg P. R. 152, 163  
Bels V. 35  
Bemis W. E. 31, 115  
Benazzi S. 151-152, 154, 156, 173, 178-179,  
183, 230, 238, 403, 406  
Benjamin W. 19  
Bennett A. F. 110, 289, 347, 417, 448, 452  
Benoît R. 253, 252, 358, 365, 376, 378  
Benton M. J. 61, 112  
Berkovitz B. K. B. 32-33, 37-38, 69, 116-119,  
126-127, 129, 149, 406  
Berry D. C. 152  
Bertsen W. 117  
Bhullar Bhart-Anjan S. 24, 200  
Biewener A. A. 52  
Bimler B. 216, 218  
Bodic F. 92  
Boggioni M. 15, 22, 36, 45, 88, 90, 101-104,  
253, 255, 271-273, 342  
Bono D. 381  
Bosshardt D. D. 116-117  
Boyde A. 188, 194  
Braly A. 185  
Bramble D. M. 277, 282  
Bresin A. 60  
Brinkworth R. S. 397-398  
Bromley K. M. 192  
Brown E. C. 343  
Brown J. G. 361

- Brown W. A. B. 152  
 Bruna E. 414  
 Bruner E. 268  
 Buffoli B. 303, 308, 313  
 Burch J. 321  
 Burrows A. M. 42-43  
 Busquet L. 438  
 Butler P. M. 34, 38, 201  
 Byers M. R. 130, 367
- Cai M. 342  
 Carlson D. S. 60, 148  
 Carlson S. J. 216, 288, 384-385  
 Cash R. M. 367  
 Casteyde J.-P. 367, 373  
 Cawood J. I. 61  
 Cerny R. 70, 379  
 Chang Y.-H. 173, 179  
 Chen X. 286, 337, 403  
 Chen Y. C. 286, 337, 403  
 Cheynet F. 113, 320  
 Choi D.-S. 60  
 Choi H. 251, 403  
 Choi H. H. 155  
 Christensen F. T. 209, 432  
 Chung G.-Y. 421  
 Chun K. J. 127, 155  
 Clark G. T. 286, 392  
 Clinton T. 52  
 Cobourne M. T. 379  
 Constantino P. J. 33, 184  
 Coombs M. C. 427  
 Cooper J. S. 148  
 Corneil B. D. 251  
 Corruccini R. S. 60, 159-160, 162  
 Cowin S. C. 52, 56  
 Craddock F. W. 343  
 Crompton A. W. 25, 32, 39, 42, 45, 62, 80, 124, 189, 207, 408, 414  
 Cuccia A. 49, 337  
 Cui F.-Z. 183, 192  
 Currey J. D. 52  
 Cuy J. L. 185
- Daegling D. J. 88  
 Dart R. A. 388  
 Darwin C. 35, 242, 362  
 Davis B. M. 34  
 Dawson P. 130  
 Dean C. 25, 81, 106, 137, 259, 261, 292, 325, 328, 336, 343-345, 347-348, 415, 448  
 Deitch J. S. 403  
 Delattre A. 15  
 Deter C. A. 231
- De Toffol L. 110, 309  
 Dettori S. 68, 222, 335, 379, 382, 441, 443  
 Dickerson W. G. 216, 288, 384-385  
 Dickson G. C. 162  
 Diekwisch T. G. H. 92, 115, 117-118  
 Diogo R. 42, 47  
 Di Vincenzo F. 7, 13, 29, 244, 266, 276, 353, 356  
 Dong W. K. 367  
 Du Brul E. L. 30, 343  
 Dumont E. R. 124, 148, 157, 185, 189, 194, 207, 360  
 Dunbar D. 282-283  
 Duncan R. L. 52  
 Dupont S. 52  
 Durband A. C. 302, 323
- Ebben W. P. 287  
 Eckerdal O. 319  
 Engelberth S. A. 192  
 Enlow D. H. 15  
 Eriksson P. O. 343  
 Evans A. R. 34, 152, 163, 392, 404, 427
- Fantner G. E. 194  
 Fanucci E. 347  
 Farella M. 222  
 Farias Gomes S. G. 406  
 Federici E. 385  
 Feldman E. 222  
 Ferguson M. W. J. 64, 186  
 Fidler B. C. 224  
 Fincham A. G. 192, 194  
 Fiorenza L. 105  
 Fish D. R. 26, 38, 50, 107, 196, 201, 408  
 Foglio-Bonda P. L. 346  
 Fricano E. E. I. 304  
 Fritz J. 26  
 Fueki K. 224
- Galis F. D. 131, 251  
 Galli M. 133, 135, 143  
 Galton P. M. 44  
 Galway-Witham J. 268  
 Gangloff P. 287  
 Gans C. 195, 201, 392  
 Gao X. 122  
 García-Castellano J. M. 67, 381  
 Gaspard M. 163  
 Ge J. C. F. Z. 183  
 German R. Z. 378  
 Gerstner G. 198, 378, 398  
 Gilbert R. J. 46  
 Goldberg M. 185

- Gotthard K. 59  
 Gould S. J. 15, 23, 61, 150, 239  
 Gow B. S. 32  
 Granat J. 233, 352, 358, 365, 378  
 Gregersen G. G. 283  
 Grieznis L. 287  
 Gross M. D. 121, 163  
 Grossnickle D. M. 328, 406  
 Grassel S. 67, 381  
 Guy F. 126, 128  
 Gysi A. 413, 422, 432-434, 447, 452-453
- Hakkinen T. J. 126, 148, 183, 185  
 Hanau R. I. 213, 289  
 Han J. 23  
 Hannam A. G. 121, 280  
 Hansson S. 94  
 Harcourt-Smith W. 259, 362  
 Harris C. K. 156  
 Hartstone-Rose A. 41-42, 109  
 Harvey P. H. 263  
 Hashimoto T. 310  
 Heffner H. E. 62  
 Heffner M. A. 67, 381  
 He L. H. 60, 150, 188-189, 192, 194, 201  
 He T. 60, 150, 188-189, 192, 194, 201  
 Herring S. W. 33, 40, 42, 53-54, 57-58, 61, 81-82, 96, 104-106, 109-110, 124, 150, 189, 199, 221, 237, 401  
 Herzberg F. 152  
 Häggman-Henrikson B. 287  
 Hiiemae K. 45-46, 107, 194, 196, 198-199, 201, 377, 408  
 Hildebrand M. 64, 129  
 Hinton R. J. 328  
 Hogervorst T. 111, 150, 245, 257, 263  
 Holly Smith B. 213  
 Hopson James A. 352  
 Hosoda M. 288  
 Huang X. 119  
 Humphrey T. 308  
 Hunt Jr. E. E. 160, 162-163, 173  
 Hylander W. L. 62, 75, 81, 105, 107, 109, 201, 221, 350, 362, 383, 407, 412-415, 418, 427
- Ichim I. 88  
 Igarashi N. 284  
 Ingwalé S. M. 417  
 Inoue T. 26  
 Iordansky N. N. 39  
 Irish J. D. 27, 37-38, 104, 124  
 Isberg A. 63, 319  
 Ishiyama M. 149  
 Isono S. 343
- Ito H. 118, 224  
 Ivanovski S. 116  
 Iwasaki S.-I. 46  
 Izzo R. 254, 256
- Jacob F. 11, 19, 22  
 Janssen M. M. A. 283  
 Jeng Y.-R. 185  
 Jenkins F. A. 32, 111, 132, 140, 271  
 Jennings J. S. 126  
 Jiang Y. 190  
 Jia Y. 187, 190-191  
 Johanson D. 369  
 Johnsen S. E. 60, 382  
 Jones D. 23  
 Jones H. H. 52  
 Jones S. J. 117  
 Jugessur A. 65, 376
- Kaidonis J. A. 157, 179  
 Kaifu Y. 24, 123, 160, 209, 212-213, 397  
 Karani J. 221-222  
 Kardong K. V. 44, 277  
 Katona T. R. 154  
 Katsavrias E. G. 105, 212, 291, 323, 328, 339  
 Kaul S. S. 160  
 Kay R. F. 148, 201  
 Kelley J. 161, 362-363  
 Kemp A. 23, 148  
 Kemp T. S. 24-25, 62, 105, 148  
 Kermack K. A. 62, 105  
 Kieser J. A. 88, 149, 292, 325  
 Kikuchi M. 121  
 Kiliaridis S. 60, 162, 238  
 Kimbel W. H. 292, 323  
 Kim S. K. 180  
 Kim Y. 121, 163  
 Kinzey W. G. 367  
 Klein-MacPhee 115  
 Klemetti E. 61  
 Klineberg I. 288  
 Kodaka T. 197  
 Koebke J. 141  
 Koenigswald W. Von 183, 187  
 Kohno S. 284, 287, 343  
 Koldehoff J. 188  
 Kolta A. 24, 402  
 Kondo K. 403  
 Kono R. T. 184  
 Koolstra J. H. 104-105, 282, 393-394, 420  
 Kopp S. 415  
 Koriath T. W. P. 121, 415  
 Krahl H. 52  
 Kuratani S. 376

- Langenbach Geerling E. J. 376  
 Lanyon L. E. 52, 57, 60, 85  
 Larsen C. S. 160  
 Lautenschlager S. P. 39, 41  
 Lawn B. R. 186  
 LeBlanc 124  
 Le Douarin N.M. 70, 373  
 Lee J. J.-W. 128, 184, 186, 421  
 Lee T. C. 143  
 Lee W.-Y. 155  
 Le Gall M. G. -  
 Le Huec J. C. 244  
 Lesot H. 189  
 Levartovsky S. 406  
 Lewin A. 422  
 Lieberman D. E. 15, 21, 56, 70, 80-81, 124,  
 150, 160, 162, 184, 233, 238, 241, 257, 268,  
 277, 378, 421  
 Liem K. F. 23, 25, 39-40, 44, 51, 64, 68-69, 94,  
 96, 111, 131, 237, 245-250, 263, 284  
 Loch C. 149, 185  
 Lockwood C. A. 323  
 Lombardi A. V. 173  
 Lorenzon G. 60  
 Loughner B. A. 63, 319  
 Lovejoy C. O. 261  
 Luan X. 116, 118  
 Lucas P. W. 26, 34, 126, 150, 152, 157, 191,  
 283, 403-404  
 Luddleston A. L. 52  
 Luke D. A. 406  
 Lumsden A. G. S. 24, 283  
 Lumsden R. M. 25  
 Lund J. P. 24, 402  
 Luo Z.-X. 105  
 Luschei E. S. 415  
 Lynch C. D. 187, 190  
  
 Maas M. C. 124, 157, 185, 189, 194, 207  
 Macho G. A. 189-190, 201  
 Mack P. J. 328  
 Maier W. 61-62, 64, 111  
 Manns A. 397  
 Manzi G. 17, 33-34, 159, 240-244, 263-264,  
 266, 268-271, 276, 278, 310, 352-353,  
 359, 362, 384  
 Mao J. J. 309  
 Mapelli A. 338  
 Marchi D. 55, 258, 263  
 Marshall S. D. 216  
 Martinez Choy S. E. 414  
 Martinez-Gomis J. -  
 Matalová 119  
 Mategazza P. 20  
  
 Mayya A. 117  
 McCollum M. A. 252, 254  
 McCormack S. W. 117  
 McIntosh J. E. 37, 118  
 McNamara Jr J. A. 337  
 McNeill C. 391  
 McNulty K. P. 359  
 Menegaz R. A. 68  
 Mérida-Velasco, J.R., 308-309, 316  
 Mew J. R. C. 160  
 Mintenko R. 222  
 Misra A. 161  
 Miyahara T. 287  
 Miyawaki S. 198, 407  
 Mjor I. A. 78, 115  
 Moggi-Cecchi J. 241, 243, 388  
 Mohan M. 222  
 Molina M. 289, 394, 447  
 Molnar S. 125, 152, 160  
 Mongini F. 331, 335, 452  
 Montemurro N. 54, 78, 143  
 Monson G.S. 213, 218, 225  
 Moon H. S. 78  
 Moore W. J. 162  
 Moradian-Oldak J. 191-192  
 Morquette P. 377, 402  
 Mossey P. A. 378  
 Moss M. 160  
 Moss M. L. 15, 60, 96-97, 409  
 Motoyoshi M. 288  
 Mrör A. 127, 231  
 Mudry A. 304  
 Murray G. M. 110, 288  
 Myers L. J. 63, 319  
  
 Nakamura Y. 377  
 Naples V. L. 106, 196  
 Nietzsche F. 19  
 Nikolopoulou F. 432  
 Nishikawa S. 189  
 Norman D. B. 24  
  
 Oberg T. 415  
 Ogawa T. 414  
 O'Higgins P. 15  
 Ohm E. 432  
 Okeson J. 460  
 Onozuka M. 403  
 Osborn J. W. 24, 35, 37, 110, 152, 207, 213,  
 216, 218, 222, 225, 230, 321, 336-338,  
 385, 388, 403  
 Ota M. S. 38  
 Owen C. P. 328  
 Oxilia G. 50, 162, 217, 408

- Padoa E. 305, 378  
 Panek H. 370  
 Pang D. 140, 271  
 Papini A. 7, 9, 11, 13, 15, 101, 439, 441, 443, 446, 463  
 Parfitt G. J. 52, 163  
 Parilov V. V. 209  
 Pearson Osbjorn M. 53, 56  
 Pekala J. R. 310  
 Penfield W. 400  
 Pereira C. B. 163  
 Pereira F. J. 319, 432  
 Peres Line S. R. -  
 Perez Del Palomar A. -  
 Pérez-Pérez A. 23  
 Perrini N. 7, 11, 36, 433  
 Piancino M. G. 200, 378, 393  
 Picq P. 370  
 Pileicikiene G. 104-105, 121, 123, 163, 394, 403, 415, 418  
 Planas P. 68, 370, 374, 379, 382, 391, 407, 409, 422, 438-439, 446  
 Plomp K. A. 258  
 Pompa G. 385  
 Popowics T. E. 33, 40, 53, 81-82, 96, 105-106, 110, 124, 150, 189, 199, 221, 237, 401  
 Posselt U. 8, 200, 347, 422, 426, 432, 434-438, 441-443, 445, 457, 459-460  
 Powell V. 42, 263  
 Price Weston A. 151, 160, 412  
 Proença H. H. F. 162  
 Proops D. 321  
 Puech P.-F. 363
- Qiao Y. 66  
 Quam R. 316
- Raia P. 262, 366, 383, 388  
 Rak Y. 13, 15, 96, 240, 253  
 Rangarajan V. 18, 408  
 Rasch L. J. 32  
 Rashed F. 61  
 Ravosa M. J. 59, 412  
 Raya j. 408, 420  
 Rees L. A. 316, 336  
 Reif W. E. 31  
 Reilly S. M. 17, 392  
 Richards L. C. 225  
 Richman J. M. 65, 67  
 Riga M. 63, 152, 319  
 Rodriguez Vázquez J. F. 316, 320  
 Ross C. F. 30  
 Rowe T. 24  
 Rowicki T. 318
- Rubidge B. S. 39-40  
 Rubin C. T. 52, 57, 60  
 Ruff C. B. 52, 358
- Sahni A. 124, 149  
 Saito P. 154, 163  
 Sakaguchi K. 224  
 Samman T. 284  
 Sanders W. J. 249, 254, 257  
 Santana-Mora U. 335, 460  
 Sarnäs K. V. 152  
 Sarrafpour B. 120  
 Scapino R. P. 427  
 Scarr G. 392, 418  
 Scheidegger R. 335  
 Schindler H. J. 286  
 Schroeder H. E. 117  
 Schwartz G. T. 128, 183  
 Schwenk K. 44, 149, 237, 377, 420  
 Scott J. E. 362  
 Scott N. A. 37-38, 104, 124  
 Sedwick C. 192  
 Seilacher A. 15  
 Sencimen M. 318  
 Senter P. 258, 262, 264  
 Seo H. 38  
 Sergi S. 15, 323, 327  
 Sforza C. 288  
 Shellock F. G. 140  
 Sheppard I. M. 414  
 Shimazaki T. 288  
 Sicher H. 152, 291, 343  
 Silvertown J. 150  
 Silvestri A. 218, 221  
 Silvestrini Biavati P. 150  
 Simpson G. G. 13, 34  
 Sisask G. 67, 381  
 Slavicek R. 151  
 Smith A. 196  
 Smith Flower S. 42, 44-45, 64, 81, 97, 186, 196, 213, 217, 225, 259, 338, 343-344, 362, 385, 406, 413  
 Smith P. 225  
 Smith R. J. 338, 343-344, 413  
 Sánchez-Villagra M. R. 97  
 Sockol M. D. 241  
 Spee F. G. von 163, 213, 216, 218, 221-225, 373  
 Spencer M. A. 38  
 Sperber G. H. 309  
 Spoor F. 292  
 Stasolla D. 320, 427  
 Stedman H. H. 266  
 Stelzer S. 363, 384  
 Stem D. N. 119-121, 124



- Stern D. 189, 194  
 Stewart D. 129  
 Ström D. 41  
 Su D. F. 20, 162, 280, 364, 420  
  
 Takada Y. 287  
 Tanaka E. 105, 427  
 Tardieu C. 257  
 Teaforde M. F. 152, 186, 365, 403  
 Terhune C. E. 95, 110, 323, 328  
 Thielemann K. 384  
 Thomason J. 64, 412  
 Throckmorton G. S. 24  
 Tiwari B. 150  
 Tjäderhane L. 127  
 Todić J. 443  
 Tomer G. 98  
 Tomlinson R. E. 67, 381  
 Torii S. 188  
 Torisu T. 286  
 Towle I. 127  
 Trevizan M. 375  
 Trinkaus E. 52  
 Türker K. S. 397-399  
 Trulsson M. 60, 382  
 Tsuboi A. 402  
 Tucker A. S. 61-62, 70, 105-106, 111-113, 291, 304  
 Tuisku F. 129  
 Turner C. H. 52-53  
 Tuthill J. C. 402  
  
 Uhthoff H. 53, 57  
 Ungar Peter S. 25-26, 32, 34-35, 37, 39-40, 64, 69, 127, 147-148, 150-151, 156-157, 188, 237, 407  
 Urban D. J. 111-113  
  
 Vaahtoniemi L. 397, 409  
 Valkenburgh B. Van 358  
 Varrela J. 160  
 Veit O. 12  
 Veneziano A. 270, 383  
 Villmoare B. A. 65, 75  
 Vishwakarma A. 119-121  
  
 Vrba E. S. 23, 61  
  
 Wall C. E. 44, 64, 81, 201, 216, 218-219, 292, 300, 335-337, 406  
 Waltimo A. 154  
 Wang L. 78  
 Ward C.V. 125, 152, 365  
 Washburn S. L. 359  
 Watanabe K. 403  
 Watson P. J. 94  
 Weidenreich F. 323  
 Weijs W. A. 40, 42, 110, 196, 408  
 Werner J. A. 415  
 Werth A. J. 149  
 Whitcome K. K. 257  
 White S. N. 17, 189, 392  
 Wilken A. T. 58  
 Williamson E. H. 63, 222, 319  
 Williamson L. 126  
 Williams Scott A. 245, 252, 264  
 Will M. J. 161  
 Woda A. 179  
 Wolpoff Milford H. 163, 278  
 Woo S.-L. 56  
 Woronowicz K.C. 112  
  
 Xia J. 188, 191, 193-194  
 Xu H. H. K. 189, 432  
 Xu Y. 189, 432  
  
 Yamada H. 427  
 Yamamoto T. 117, 403  
 Yang J. 399  
 Yang L. 399  
 Yilmaz E. D. 159, 186  
 Yoshizawa H. 381, 400  
 Young W. G. 185, 193-194  
  
 Zafar H. 286-287  
 Zaytsev D. 194  
 Zeredo J. L. 284  
 Zhang M. 161  
 Zheng S. Y. 191, 193  
 Zhou Z.-R. 150, 152, 159, 187

## STUDI E SAGGI

### TITOLI PUBBLICATI

#### ARCHITETTURA, STORIA DELL'ARTE E ARCHEOLOGIA

- Acciai Serena, *Sedad Hakki Eldem. An aristocratic architect and more*
- Bartoli Maria Teresa, Lusoli Monica (a cura di), *Le teorie, le tecniche, i repertori figurativi nella prospettiva d'architettura tra il '400 e il '700. Dall'acquisizione alla lettura del dato*
- Bartoli Maria Teresa, Lusoli Monica (a cura di), *Diminuzioni e accrescimenti. Le misure dei maestri di prospettiva*
- Benelli Elisabetta, *Archetipi e citazioni nel fashion design*
- Benzi Sara, Bertuzzi Luca, *Il Palagio di Parte Guelfa a Firenze. Documenti, immagini e percorsi multimediali*
- Betti Marco, Brovadan Carlotta Paola (a cura di), *Donum. Studi di storia della pittura, della scultura e del collezionismo a Firenze dal Cinquecento al Settecento*
- Biagini Carlo (a cura di), *L'Ospedale degli Infermi di Faenza. Studi per una lettura tipo-morfologica dell'edilizia ospedaliera storica*
- Bologna Alberto, *Pier Luigi Nervi negli Stati Uniti. 1952-1979. Master Builder of the Modern Age*
- Eccheli Maria Grazia, Cavallo Claudia (a cura di), *Il progetto nei borghi abbandonati*
- Eccheli Maria Grazia, Pireddu Alberto (a cura di), *Oltre l'Apocalisse. Arte, Architettura, Abbandono*
- Fischer von Erlach Johann Bernhard, *Progetto di un'architettura storica. Entwurf einer Historischen Architectur*, a cura di Rakowitz Gundula
- Fрати Marco, *"De bonis lapidibus concis": la costruzione di Firenze ai tempi di Arnolfo di Cambio. Strumenti, tecniche e maestranze nei cantieri fra XIII e XIV secolo*
- Gregotti Vittorio, *Una lezione di architettura. Rappresentazione, globalizzazione, interdisciplinarietà*
- Gulli Riccardo, *Figure. Ars e ratio nel progetto di architettura*
- Lauria Antonio, Benesperi Beatrice, Costa Paolo, Valli Fabio, *Designing Autonomy at home. The ADA Project. An Interdisciplinary Strategy for Adaptation of the Homes of Disabled Persons*
- Lauria Antonio, Flora Valbona, Guza Kamela, *Five Albanian Villages. Guidelines for a Sustainable Tourism Development through the Enhancement of the Cultural Heritage*
- Lisini Caterina, *Lezione di sguardi. Edoardo Detti fotografo*
- Maggiore Giuliano, *Sulla retorica dell'architettura*
- Mantese Eleonora (a cura di), *House and Site. Rudofsky, Lewerentz, Zanuso, Sert, Rainer*
- Mazza Barbara, *Le Corbusier e la fotografia. La vérité blanche*
- Mazzoni Stefania (a cura di), *Studi di Archeologia del Vicino Oriente. Scritti degli allievi fiorentini per Paolo Emilio Pecorella*
- Méndez Baiges Maite, *Les Demoiselles d'Avignon and Modernism*
- Messina Maria Grazia, *Paul Gauguin. Un esotismo controverso*
- Paolucci Fabrizio (a cura di), *Epigrafia tra erudizione antiquaria e scienza storica. Ad honorem Detlef Heikamp*
- Pireddu Alberto, *In limine. Between Earth and Architecture*
- Pireddu Alberto, *In abstracto. Sull'architettura di Giuseppe Terragni*
- Pireddu Alberto, *The Solitude of Places. Journeys and Architecture on the Edges*
- Rakowitz Gundula, *Tradizione, traduzione, tradimento in Johann Bernhard Fischer von Erlach*
- Tonelli Maria Cristina, *Industrial design: latitudine e longitudine. Una prima lezione*
- Tonelli Maria Cristina (a cura di), *Giovanni Klaus Koenig. Un fiorentino nel dibattito nazionale su architettura e design (1924-1989)*

#### CULTURAL STUDIES

- Candotti Maria Piera, *Interprétations du discours métalinguistique. La fortune du sutra A 1 I 1 68 chez Patañjali et Bhartrhari*
- Castorina Miriam, *In the garden of the world. Italy to a young 19th century Chinese traveler*
- Castorina Miriam, Cucinelli Diego (edited by), *Food issues 食事. Interdisciplinary Studies on Food in Modern and Contemporary East Asia*
- Cucinelli Diego, Scibetta Andrea (edited by), *Tracing Pathways 雲路. Interdisciplinary Studies on Modern and Contemporary East Asia*
- Graziani Michela, Casetti Lapo, Vuelta García Salomé (a cura di), *Nel segno di Magellano tra terra e cielo. Il viaggio nelle arti umanistiche e scientifiche di lingua portoghese e di altre culture europee in un'ottica interculturale*
- Nesti Arnaldo, *Qual è la religione degli italiani?. Religioni civili, mondo cattolico, ateismo devoto, fede, laicità*
- Nesti Arnaldo, *Per una mappa delle religioni mondiali*

Pedone Valentina, *A Journey to the West. Observations on the Chinese Migration to Italy*  
 Pedone Valentina, Sagiyama Ikuko (edited by), *Transcending Borders. Selected papers in East Asian studies*  
 Pedone Valentina, Castorina Miriam (edited by), *Words and visions around/about Chinese transnational mobilities 流动*  
 Rigopoulos Antonio, *The Mahanubhavs*  
 Sagiyama Ikuko, Castorina Miriam (edited by), *Trajectories. selected papers in East Asian studies 軌跡*  
 Sagiyama Ikuko, Pedone Valentina (edited by), *Perspectives on East Asia*  
 Squarcini Federico (edited by), *Boundaries, Dynamics and Construction of Traditions in South Asia*  
 Vanoli Alessandro, *Il mondo musulmano e i volti della guerra. Conflitti, politica e comunicazione nella storia dell'islam*

#### DIRITTO

Allegretti Umberto (a cura di), *Democrazia partecipativa. Esperienze e prospettive in Italia e in Europa*  
 Campus Mauro, Dorigo Stefano, Federico Veronica, Lazzerini Nicole (a cura di), *Pago, dunque sono (cittadino europeo). Il futuro dell'UE tra responsabilità fiscale, solidarietà e nuova cittadinanza europea*  
 Cingari Francesco (a cura di), *Corruzione: strategie di contrasto. (legge 190/2012)*  
 Curreri Salvatore, *Democrazia e rappresentanza politica. Dal divieto di mandato al mandato di partito*  
 Curreri Salvatore, *Partiti e gruppi parlamentari nell'ordinamento spagnolo*  
 Federico Veronica, Fusaro Carlo (edited by), *Constitutionalism and democratic transitions. Lessons from South Africa*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Cavallo Perin Roberto, Police Aristide, Saitta Fabio (a cura di), *A 150 anni dell'unificazione amministrativa italiana. Vol. I. L'organizzazione delle pubbliche amministrazioni tra Stato nazionale e integrazione europea*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, De Giorgi Cezzi Gabriella, Portaluri Pier Luigi (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. II. La coesione politico-territoriale*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Marchetti Barbara, Renna Mauro (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. III. La giuridificazione*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Civitarese Matteucci Stefano, Torchia Luisa (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. IV. La tecnificazione*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Cafagno Maurizio, Manganaro Francesco (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. V. L'intervento pubblico nell'economia*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Chiti Edoardo, Gardini Gianluca, Sandulli Aldo (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. VI. Unità e pluralismo culturale*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Comporti Gian Domenico (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. VII. La giustizia amministrativa come servizio (tra effettività ed efficienza)*  
 Ferrara Leonardo, Sorace Domenico, Bartolini Antonio, Pioggia Alessandra (a cura di), *A 150 anni dall'unificazione amministrativa italiana. Vol. VIII. Cittadinanze amministrative*  
 Fiorita Nicola, *L'Islam spiegato ai miei studenti. Otto lezioni su Islam e diritto*  
 Fiorita Nicola, *L'Islam spiegato ai miei studenti. Undici lezioni sul diritto islamico. II edizione riveduta e ampliata*  
 Fossum John Erik, Menendez Agustin José, *La peculiare costituzione dell'Unione Europea*  
 Gregorio Massimiliano, *Le dottrine costituzionali del partito politico. L'Italia liberale*  
 Palazzo Francesco, Bartoli Roberto (a cura di), *La mediazione penale nel diritto italiano e internazionale*  
 Rago Francesca, *Il rispetto del principio di pari opportunità. L'annullamento della composizione delle giunte regionali e degli enti locali*  
 Sorace Domenico (a cura di), *Discipline processuali differenziate nei diritti amministrativi europei*  
 Trocker Nicolò, De Luca Alessandra (a cura di), *La mediazione civile alla luce della direttiva 2008/S2/CE*  
 Urso Elena (a cura di), *Le ragioni degli altri. Mediazione e famiglia tra conflitto e dialogo: una prospettiva comparatistica ed interdisciplinare*  
 Urso Elena, *La mediazione familiare. Modelli, principi, obiettivi*

#### ECONOMIA

Ammannati Francesco, *Per filo e per segno. L'arte della lana a Firenze nel Cinquecento*  
 Bardazzi Rossella (edited by), *Economic multisectoral modelling between past and future. A tribute to Maurizio Grassini and a selection of his writings*  
 Bardazzi Rossella, Ghezzi Leonardo (edited by), *Macroeconomic modelling for policy analysis*  
 Barucci Piero, Bini Piero, Conigliello Lucilla (a cura di), *Economia e Diritto in Italia durante il Fascismo. Approfondimenti, biografie, nuovi percorsi di ricerca*  
 Barucci Piero, Bini Piero, Conigliello Lucilla (a cura di), *Il Corporativismo nell'Italia di Mussolini. Dal declino delle istituzioni liberali alla Costituzione repubblicana*

Barucci Piero, Bini Piero, Conigliello Lucilla (a cura di), *Intellettuali e uomini di regime nell'Italia fascista*  
 Barucci Piero, Bini Piero, Conigliello Lucilla (a cura di), *I mille volti del regime. Opposizione e consenso nella cultura giuridica, economica e politica italiana tra le due guerre*  
 Barucci Piero, Bini Piero, Conigliello Lucilla (a cura di), *Le sirene del corporativismo e l'isolamento dei dissidenti durante il fascismo*  
 Bellanca Nicolò, Pardi Luca, *O la capra o i cavoli. La biosfera, l'economia e il futuro da inventare*  
 Bellanca Nicolò, *La forza delle comunità locali. Giacomo Becattini e la teoria della cultura sociale*  
 Cecchi Amos, Paul M. Sweezy, *Monopolio e finanza nella crisi del capitalismo*  
 Ciampi Francesco, *Come la consulenza direzionale crea conoscenza. Prospettive di convergenza tra scienza e consulenza*  
 Ciampi Francesco, *Knowing Through Consulting in Action. Meta-consulting Knowledge Creation Pathways*  
 Ciappei Cristiano (a cura di), *La valorizzazione economica delle tipicità rurali tra localismo e globalizzazione*  
 Ciappei Cristiano, Sani Azzurra, *Strategie di internazionalizzazione e grande distribuzione nel settore dell'abbigliamento. Focus sulla realtà fiorentina*  
 Ciappei Cristiano, Citti Paolo, Bacci Niccolò, Campatelli Gianni, *La metodologia Sei Sigma nei servizi. Un'applicazione ai modelli di gestione finanziaria*  
 Garofalo Giuseppe (a cura di), *Capitalismo distrettuale, localismi d'impresa, globalizzazione*  
 Laureti Tiziana, *L'efficienza rispetto alla frontiera delle possibilità produttive. Modelli teorici ed analisi empiriche*  
 Lazzeretti Luciana, Cinti Tommaso, *La valorizzazione economica del patrimonio artistico delle città d'arte. Il restauro artistico a Firenze*  
 Lazzeretti Luciana, *Nascita ed evoluzione del distretto orafico di Arezzo, 1947-2001. Primo studio in una prospettiva ecology based*  
 Lazzeretti Luciana (edited by), *Art Cities, Cultural Districts and Museums. An economic and managerial study of the culture sector in Florence*  
 Lazzeretti Luciana (a cura di), *I sistemi museali in Toscana. Primi risultati di una ricerca sul campo*  
 Mastronardi Luigi, Romagnoli Luca (a cura di), *Metodologie, percorsi operativi e strumenti per lo sviluppo delle cooperative di comunità nelle aree interne italiane*  
 Meade Douglas S. (edited by), *In Quest of the Craft. Economic Modeling for the 21st Century*  
 Perrotta Cosimo, *Il capitalismo è ancora progressivo?*  
 Simoni Christian, *Approccio strategico alla produzione. Oltre la produzione snella*  
 Simoni Christian, *Mastering the dynamics of apparel innovation*

#### FILOSOFIA

Baldi Massimo, Desideri Fabrizio (a cura di), *Paul Celan. La poesia come frontiera filosofica*  
 Barale Alice, *La malinconia dell'immagine. Rappresentazione e significato in Walter Benjamin e Aby Warburg*  
 Berni Stefano, Fadini Ubaldo, *Linee di fuga. Nietzsche, Foucault, Deleuze*  
 Borsari Andrea, *Schopenhauer educatore?. Storia e crisi di un'idea tra filosofia morale, estetica e antropologia*  
 Brunkhorst Hauke, *Habermas*  
 Cambi Franco, Mari Giovanni (a cura di), *Giulio Preti. Intellettuale critico e filosofo attuale*  
 Cambi Franco, *Pensiero e tempo. Ricerche sullo storicismo critico: figure, modelli, attualità*  
 Casalini Brunella, Cini Lorenzo, *Giustizia, uguaglianza e differenza. Una guida alla lettura della filosofia politica contemporanea*  
 Desideri Fabrizio, Matteucci Giovanni (a cura di), *Dall'oggetto estetico all'oggetto artistico*  
 Desideri Fabrizio, Matteucci Giovanni (a cura di), *Estetiche della percezione*  
 Di Stasio Margherita, *Alvin Plantinga: conoscenza religiosa e naturalizzazione epistemologica*  
 Giovagnoli Raffaella, *Autonomy: a Matter of Content*  
 Honneth Axel, *Capitalismo e riconoscimento*, a cura di Solinas Marco  
 Michelini Luca, *Il nazional-fascismo economico del giovane Franco Modigliani*  
 Mindus Patricia, *Cittadini e no. Forme e funzioni dell'inclusione e dell'esclusione*  
 Perni Romina, *Pubblicità, educazione e diritto in Kant*  
 Sandrini Maria Grazia, *La filosofia di R. Carnap tra empirismo e trascendentalismo. In appendice: R. Carnap Sugli enunciati protocollari Traduzione e commento di E. Palombi*  
 Solinas Marco, *Psiche: Platone e Freud. Desiderio, sogno, mania, eros*  
 Trentin Bruno, *La città del lavoro. Sinistra e crisi del fordismo*, a cura di Ariemma Iginio  
 Valle Gianluca, *La vita individuale. L'estetica sociologica di Georg Simmel*

FISICA

Arecchi Fortunato Tito, *Cognizione e realtà*

Pelosi Giuseppe, Selleri Stefano, *The Roots of Maxwell's A Dynamical Theory of the Electromagnetic Field. Scotland and Tuscany, 'twinned by science'*

LETTERATURA, FILOLOGIA E LINGUISTICA

Antonucci Fausta, Vuelta García Salomé (a cura di), *Ricerche sul teatro classico spagnolo in Italia e oltralpe (secoli XVI-XVIII)*

Bastianini Guido, Lapini Walter, Tulli Mauro (a cura di), *Harmonia. Scritti di filologia classica in onore di Angelo Casanova*

Battistin Sebastiani Breno, Ferreira Leão Delfim (edited by), *Crises (Staseis) and Changes (Metabolai). Athenian Democracy in the Making*

Berté Monica (a cura di), *Intorno a Boccaccio/Boccaccio e dintorni 2021. Atti del Seminario internazionale di studi (Certoaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 9-10 settembre 2021)*

Bilenchi Romano, *The Conservatory of Santa Teresa*, edited by Klopp Charles, Nelson Melinda

Bresciani Califano Mimma (Vincenza), *Piccole zone di simmetria. Scrittori del Novecento*

Caracchini Cristina, Minardi Enrico (a cura di), *Il pensiero della poesia. Da Leopardi ai contemporanei. Letture dal mondo di poeti italiani*

Cauchi Santoro Roberta, *Beyond the Suffering of Being: Desire in Giacomo Leopardi and Samuel Beckett*

Colucci Dalila, *L'Eleganza è frigidaeL'Empire des signes. Un sogno fatto in Giappone*

Dei Luigi (a cura di), *Voci dal mondo per Primo Levi. In memoria, per la memoria*

Fanucchi Sonia, Virga Anita (edited by), *A South African Conviviowith Dante. Born Frees' Interpretations of the Commedia*

Ferrara Enrica Maria, *Il realismo teatrale nella narrativa del Novecento: Vittorini, Pasolini, Calvino*

Ferrone Siro, *Visioni critiche. Recensioni teatrali da «l'Unità-Toscana» (1975-1983)*, a cura di Megale Teresa, Simoncini Francesca

Francese Joseph, *Vincenzo Consolo: gli anni de «l'Unità» (1992-2012), ovvero la poetica della colpa-espiazione*

Francese Joseph, *Leonardo Sciascia e la funzione sociale degli intellettuali*

Franchini Silvia, *Diventare grandi con il «Pioniere» (1950-1962). Politica, progetti di vita e identità di genere nella piccola posta di un giornalino di sinistra*

Francovich Onesti Nicoletta, *I nomi degli Ostrogoti*

Frau Ombretta, Gragnani Cristina, *Sottoboschi letterari. Sei "case studies" fra Otto e Novecento. Mara Antelling, Emma Boghen Conigliani, Evelyn, Anna Franchi, Jolanda, Flavia Steno*

Frosini Giovanna, Zamponi Stefano (a cura di), *Intorno a Boccaccio/Boccaccio e dintorni. Atti del Seminario internazionale di studi (Certoaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 25 giugno 2014)*

Frosini Giovanna (a cura di), *Intorno a Boccaccio / Boccaccio e dintorni 2020 . Atti del Seminario internazionale di studi (Certoaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 10-11 settembre 2020)*

Frosini Giovanna (a cura di), *Intorno a Boccaccio / Boccaccio e dintorni 2019. Atti del Seminario internazionale di studi (Certoaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 12-13 settembre 2019)*

Galigani Giuseppe, *Salomé, mostruosa fanciulla*

Gigli Daria, Magnelli Enrico (a cura di), *Studi di poesia greca tardoantica. Atti della Giornata di Studi Università degli Studi di Firenze, 4 ottobre 2012*

Giuliani Luigi, Pineda Victoria (edited by), *La edición del diálogo teatral (siglos XVI-XVII)*

Gori Barbara, *La grammatica dei clitics portoghesi. Aspetti sincronici e diacronici*

Gorman Michael, *I nostri valori, rivisti. La biblioteconomia in un mondo in trasformazione*, a cura di Guerrini Mauro

Graziani Michela (a cura di), *Un incontro lusofono plurale di lingue, letterature, storie, culture*

Graziani Michela, *Il Settecento portoghese e lusofono*

Graziani Michela, Abbati Orietta, Gori Barbara (a cura di), *La spugna è la mia anima. Omaggio a Piero Ceccucci*

Guerrini Mauro, Mari Giovanni (a cura di), *Via verde e via d'oro. Le politiche open access dell'Università di Firenze*

Guerrini Mauro, *De bibliothecariis. Persone, idee, linguaggi*, a cura di Stagi Tiziana

Keidan Artemij, Alfieri Luca (a cura di), *Deissi, riferimento, metafora. Questioni classiche di linguistica e filosofia del linguaggio*

López Castro Cruz Hilda, *America Latina aportes lexicos al italiano contemporaneo*

Mario Anna, *Italo Calvino. Quale autore laggiù attende la fine?*

Masciandaro Franco, *The Stranger as Friend: The Poetics of Friendship in Homer, Dante, and Boccaccio*

Nosilia Viviana, Prandoni Marco (a cura di), *Trame controluce. Il patriarca 'protestante' Cirillo Loukaris / Backlighting Plots. The 'Protestant' Patriarch Cyril Loukaris*

- Pagliari Annamaria, Zuccala Brian (edited by), Luigi Capuana: *Experimental Fiction and Cultural Mediation in Post-Risorgimento Italy*
- Pestelli Corrado, *Carlo Antici e l'ideologia della Restaurazione in Italia*
- Rosengarten Frank, *Through Partisan Eyes. My Friendships, Literary Education, and Political Encounters in Italy (1956-2013). With Sidelights on My Experiences in the United States, France, and the Soviet Union*
- Ross Silvia, Honess Claire (edited by), *Identity and Conflict in Tuscany*
- Totaro Luigi, *Ragioni d'amore. Le donne nel Decameron*
- Turbanti Simona, *Bibliometria e scienze del libro: internazionalizzazione e vitalità degli studi italiani*
- Vicente Filipa Lowndes, *Altri orientalism. L'India a Firenze 1860-1900*
- Virga Anita, *Subalternità siciliana nella scrittura di Luigi Capuana e Giovanni Verga*
- Zamponi Stefano (a cura di), *Intorno a Boccaccio / Boccaccio e dintorni 2015. Atti del Seminario internazionale di studi (Certaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 9 settembre 2015)*
- Zamponi Stefano (a cura di), *Intorno a Boccaccio / Boccaccio e dintorni 2018. Atti del Seminario internazionale di studi (Certaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 6-7 settembre 2018)*
- Zamponi Stefano (a cura di), *Intorno a Boccaccio / Boccaccio e dintorni 2016. Atti del Seminario internazionale di studi (Certaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 9 settembre 2016)*
- Zamponi Stefano (a cura di), *Intorno a Boccaccio / Boccaccio e dintorni 2017. Atti del Seminario internazionale di studi (Certaldo Alta, Casa di Giovanni Boccaccio, 16 settembre 2017)*

#### MATEMATICA

- De Bartolomeis Paolo, *Matematica. Passione e conoscenza. Scritti (1975-2016)*, a cura di Battaglia Fiammetta, Nannicini Antonella, Tomassini Adriano

#### MEDICINA

- Mannaioni Pierfrancesco, Mannaioni Guido, Masini Emanuela, *Club drugs. Cosa sono e cosa fanno*
- Saint Sanjay, Krein Sarah, Stock Robert W., *La prevenzione delle infezioni correlate all'assistenza. Problemi reali, soluzioni pratiche*, a cura di Bartoloni Alessandro, Gensini Gian Franco, Moro Maria Luisa, Rossolini Gian Maria
- Saint Sanjay, Chopra Vineet, *Le 30 regole per la leadership in sanità*, a cura di Bartoloni Alessandro, Boddi Maria, Damone Rocco Donato, Giusti Betti, Mechi Maria Teresa, Rossolini Gian Maria
- Andrea Papini, *Origini, forma e (dis)funzioni dell'apparato masticatorio in Homo sapiens. Una prospettiva darwiniana*

#### PEDAGOGIA

- Bandini Gianfranco, Oliviero Stefano (a cura di), *Public History of Education: riflessioni, testimonianze, esperienze*
- Mariani Alessandro (a cura di), *L'orientamento e la formazione degli insegnanti del futuro*
- Nardi Andrea, *Il lettore 'distratto'. Leggere e comprendere nell'epoca degli schermi digitali*
- Ranieri Maria, Luzzi Damiana, Cuomo Stefano (a cura di), *Il video a 360° nella didattica universitaria. Modelli ed esperienze*

#### POLITICA

- Attinà Fulvio, Bozzo Luciano, Cesa Marco, Lucarelli Sonia (a cura di), *Eirene e Atena. Studi di politica internazionale in onore di Umberto Gori*
- Bulli Giorgia, Tonini Alberto (a cura di), *Migrazioni in Italia: oltre la sfida. Per un approccio interdisciplinare allo studio delle migrazioni*
- Caruso Sergio, *"Homo oeconomicus". Paradigma, critiche, revisioni*
- Cipriani Alberto, Gramolati Alessio, Mari Giovanni (a cura di), *Il lavoro 4.0. La Quarta Rivoluzione industriale e le trasformazioni delle attività lavorative*
- Cipriani Alberto (a cura di), *Partecipazione creativa dei lavoratori nella 'fabbrica intelligente'. Atti del Seminario di Roma, 13 ottobre 2017*
- Cipriani Alberto, Ponzellini Anna Maria (a cura di), *Colletti bianchi. Una ricerca nell'industria e la discussione dei suoi risultati*
- Corsi Cecilia (a cura di), *Felicità e benessere. Una ricognizione critica*
- Corsi Cecilia, Magnier Annick (a cura di), *L'Università allo specchio. Questioni e prospettive*
- Cruciani Sante, Del Rossi Maria Paola (a cura di), *Diritti, Europa, Federalismo. Bruno Trentin in prospettiva transnazionale (1988-2007)*
- De Boni Claudio, *Descrivere il futuro. Scienza e utopia in Francia nell'età del positivismo*
- De Boni Claudio (a cura di), *Lo stato sociale nel pensiero politico contemporaneo. 1. L'Ottocento*

De Boni Claudio, *Lo stato sociale nel pensiero politico contemporaneo. Il Novecento. Parte prima: Da inizio secolo alla seconda guerra mondiale*

De Boni Claudio (a cura di), *Lo stato sociale nel pensiero politico contemporaneo. Il Novecento. Parte seconda: dal dopoguerra a oggi*

Del Punta Riccardo (a cura di), *Valori e tecniche nel diritto del lavoro*

Gramolati Alessio, Mari Giovanni (a cura di), *Bruno Trentin. Lavoro, libertà, conoscenza*

Gramolati Alessio, Mari Giovanni (a cura di), *Il lavoro dopo il Novecento: da produttori ad attori sociali. La città del lavoro di Bruno Trentin per un'«altra sinistra»*

Grassi Stefano, Morisi Massimo (a cura di), *La cittadinanza tra giustizia e democrazia. Atti della giornata di Studi in memoria di Sergio Caruso*

Lombardi Mauro, *Transizione ecologica e universo fisico-cibernetico. Soggetti, strategie, lavoro*

Lombardi Mauro, *Fabbrica 4.0: I processi innovativi nel Multiverso fisico-digitale*

Marasco Vincenzo, *Coworking. Senso ed esperienze di una forma di lavoro*

Molteni Tagliabue Giovanni, *Rationalized and Extended Democracy. Inserting Public Scientists into the Legislative/Executive Framework, Reinforcing Citizens' Participation*

Nacci Michela (a cura di), *Nazioni come individui. Il carattere nazionale fra passato e presente*

Renda Francesco, Ricciuti Roberto, *Tra economia e politica: l'internazionalizzazione di Finmeccanica, Eni ed Enel*

Spini Debora, Fontanella Margherita (a cura di), *Il sogno e la politica da Roosevelt a Obama. Il futuro dell'America nella comunicazione politica dei democrats*

Spinoso Giovanni, Turrini Claudio, *Giorgio La Pira: i capitoli di una vita*

Tonini Alberto, Simoni Marcella (a cura di), *Realtà e memoria di una disfatta. Il Medio Oriente dopo la guerra dei Sei Giorni*

Trentin Bruno, *La libertà viene prima. La libertà come posta in gioco nel conflitto sociale. Nuova edizione con pagine inedite dei Diari e altri scritti, a cura di Cruciani Sante*

Zolo Danilo, *Tramonto globale. La fame, il patibolo, la guerra*

#### PSICOLOGIA

Aprile Luigi (a cura di), *Psicologia dello sviluppo cognitivo-linguistico: tra teoria e intervento*

Luccio Riccardo, Salvadori Emilia, Bachmann Christina, *La verifica della significatività dell'ipotesi nulla in psicologia*

#### SCIENZE E TECNOLOGIE AGRARIE

Surico Giuseppe, *Lampedusa: dall'agricoltura, alla pesca, al turismo*

#### SCIENZE NATURALI

Bessi Franca Vittoria, Clauser Marina, *Le rose in fila. Rose selvatiche e coltivate: una storia che parte da lontano*

Friis Ib, Demissew Sebsebe, Weber Odile, van Breugel Paulo, *Plants and vegetation of NW Ethiopia. A new look at Rodolfo E.G. Pichi Sermolli's results from the 'Missione di Studio al Lago Tana', 1937*

Sánchez Marcelo, *Embrioni nel tempo profondo. Il registro paleontologico dell'evoluzione biologica*

#### SOCIOLOGIA

Alacevich Franca, *Promuovere il dialogo sociale. Le conseguenze dell'Europa sulla regolazione del lavoro*

Alacevich Franca, Bellini Andrea, Tonarelli Annalisa, *Una professione plurale. Il caso dell'avvocatura fiorentina*

Battiston Simone, Mascitelli Bruno, *Il voto italiano all'estero. Riflessioni, esperienze e risultati di un'indagine in Australia*

Becucci Stefano (a cura di), *Oltre gli stereotipi. La ricerca-azione di Renzo Rastrelli sull'immigrazione cinese in Italia*

Becucci Stefano, Garosi Eleonora, *Corpi globali. La prostituzione in Italia*

Bettin Lattes Gianfranco (a cura di), *Giovani Jeunes Jovenes. Rapporto di ricerca sulle nuove generazioni e la politica nell'Europa del sud*

Bettin Lattes Gianfranco (a cura di), *Per leggere la società*

Bettin Lattes Gianfranco, Turi Paolo (a cura di), *La sociologia di Luciano Cavalli*

Burroni Luigi, Piselli Fortunata, Ramella Francesco, Trigilia Carlo (a cura di), *Città metropolitane e politiche urbane*

Catarsi Enzo (a cura di), *Autobiografie scolastiche e scelta universitaria*

Leonardi Laura (edited by), *Opening the european box. Towards a new Sociology of Europe*

Miller Virginia, *Child Sexual Abuse Inquiries and the Catholic Church: Reassessing the Evidence*



Nuvolati Giampaolo (a cura di), *Sviluppo urbano e politiche per la qualità della vita*  
Nuvolati Giampaolo, *L'interpretazione dei luoghi. Flânerie come esperienza di vita*  
Nuvolati Giampaolo, *Mobilità quotidiana e complessità urbana*  
Ramella Francesca, Trigilia Carlo (a cura di), *Reti sociali e innovazione. I sistemi locali dell'informatica*  
Rondinone Antonella, *Donne mancanti. Un'analisi geografica del disequilibrio di genere in India*

#### STATISTICA E DEMOGRAFIA

Salvini Maria Silvana, *Globalizzazione: e la popolazione?. Le relazioni fra demografia e mondo globalizzato*

#### STORIA E SOCIOLOGIA DELLA SCIENZA

Angotti Franco, Pelosi Giuseppe, Soldani Simonetta (a cura di), *Alle radici della moderna ingegneria. Competenze e opportunità nella Firenze dell'Ottocento*  
Cabras Pier Luigi, Chiti Silvia, Lippi Donatella (a cura di), *Joseph Guillaume Desmaysons Dupallans. La Francia alla ricerca del modello e l'Italia dei manicomi nel 1840*  
Califano Salvatore, Schettino Vincenzo, *La nascita della meccanica quantistica*  
Cartocci Alice, *La matematica degli Egizi. I papiri matematici del Medio Regno*  
Fontani Marco, Orna Mary Virginia, Costa Mariagrazia, *Chimica e chimici a Firenze. Dall'ultimo de' Medici al padre del Centro Europeo di Risonanze Magnetiche*  
Guatelli Fulvio (a cura di), *Scienza e opinione pubblica. Una relazione da ridefinire*  
Massai Veronica, *Angelo Gatti (1724-1798). Un medico toscano in terra di Francia*  
Meurig Thomas John, *Michael Faraday. La storia romantica di un genio*  
Schettino Vincenzo, *Scienza e arte. chimica, arti figurative e letteratura*

#### STUDI DI BIOETICA

Baldini Gianni, Soldano Monica (a cura di), *Tecnologie riproduttive e tutela della persona. Verso un comune diritto europeo per la bioetica*  
Baldini Gianni, Soldano Monica (a cura di), *Nascere e morire: quando decido io? Italia ed Europa a confronto*  
Baldini Gianni (a cura di), *Persona e famiglia nell'era del Biodiritto. Verso un diritto comune europeo per la bioetica*  
Bucelli Andrea (a cura di), *Produrre uomini. Procreazione assistita: un'indagine multidisciplinare*  
Costa Giovanni, *Scelte procreative e responsabilità. Genetica, giustizia, obblighi verso le generazioni future*  
Galletti Matteo, Zullo Silvia (a cura di), *La vita prima della fine. Lo stato vegetativo tra etica, religione e diritto*  
Galletti Matteo, *Decidere per chi non può. Approcci filosofici all'eutanasia non volontaria*

#### STUDI EUROPEI

Bosco Andrea, Guderzo Massimiliano (edited by), *A Monetary Hope for Europe. The Euro and the Struggle for the Creation of a New Global Currency*  
Scalise Gemma, *Il mercato non basta. Attori, istituzioni e identità dell'Europa in tempo di crisi*



**Origini, forma e (dis)funzioni dell'apparato masticatorio in *Homo sapiens*. Una prospettiva darwiniana.** La struttura anatomo-funzionale di cui è dotato oggi l'essere umano affonda le sue radici nella nostra storia evolutiva: conoscere quest'ultima ci aiuta a capire perché il nostro corpo abbia questo aspetto e funzioni in questo modo. Ogni essere vivente, *Homo sapiens* compreso, è il risultato di una progressiva stratificazione di forme adattatesi alle pressioni ambientali che dal tempo profondo fino a oggi ne hanno plasmato la morfologia. Il nostro apparato masticatorio (evolutiveamente molto recente) iniziò a svilupparsi con l'avvento dei mammiferi circa 250 milioni di anni fa, strutturandosi con una morfologia e una funzione uniche, strettamente legate alla postura eretta tipica del genere *Homo* e alla encefalizzazione globulare, peculiarità caratterizzante *Homo sapiens*.

**Andrea Papini** lavora dal 1991 come odontoiatra a Prato, città dove vive; appassionato di gnatologia ha cercato nella paleoantropologia i fondamenti fisiologici specie-specifici che caratterizzano la masticazione dell'*Homo sapiens*. È autore e coautore di articoli scientifici di anatomia, gnatologia, paleoantropologia, neurochirurgia.

**Sommario:** Ringraziamenti – Prefazione (Nicola Perrini) – Prefazione (Fabio Di Vincenzo) – Introduzione – 1. A cosa servono i denti – 2. Caratteristiche del sistema stomatognatico nei mammiferi – 3. Usura dello smalto – 4. Il sistema stomatognatico nell'evoluzione umana: bipedismo ed encefalizzazione – 5. Funzione masticatoria – Conclusioni – Postfazione – Bibliografia – Indice dei nomi.

ISSN 2704-6478 (print)  
ISSN 2704-5919 (online)  
ISBN 979-12-215-0259-6 (Print)  
ISBN 979-12-215-0260-2 (PDF)  
ISBN 979-12-215-0261-9 (XML)  
DOI 10.36253/979-12-215-0260-2

[www.fupress.com](http://www.fupress.com)