



ISBN: 978-958-5471-52-8



COMPONENTES FILOGENÉTICOS Y ECOLÓGICOS DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL CRÁNEO DE MAMÍFEROS • Jimena Bohórquez Herrera

La evolución craneal de los mamíferos ha estado caracterizada por la modificación de sus estructuras anatómicas, para el desarrollo de complejas estructuras; sin embargo, a pesar de la composición de algunos arreglos ecomorfológicos craneales y mandibulares; la historia evolutiva de este grupo muestra convergencias iterativas a lo largo del tiempo, demostrando que algunos fenómenos evolutivos surgen como respuesta a condiciones similares.

Desde el punto de vista filogenético, se ha demostrado que existe una relación compleja entre la cercanía filogenética, la integración y la función; sobre la definición de las formas del cráneo de los mamíferos a lo largo de la evolución. La probabilidad de comprobar la influencia de la historia evolutiva en la morfología craneal de los organismos, se incrementa cuando se analizan niveles taxonómicos bajos o cuyas secuencias de divergencia moleculares son pequeñas; contrario a cuando se analizan grupos más lejanos con divergencias mayores.

La estructura craneal también se ve influenciada por factores externos durante la ontogenia de los individuos; como resultado de los ajustes evolutivos y ecológicos entre el fenotipo y el ambiente. El hábitat ha sido una de las principales fuentes de variación morfológica, mostrando especializaciones complejas para especies que viven o pasan partes de sus ciclos de vida en ambientes acuáticos, terrestres y aéreos. La dieta por su parte también es otro factor que ha determinado la evolución del tamaño, forma y robustez del cráneo y mandíbula, al igual que la forma, el tamaño y la disposición de los dientes; proporcionando especializaciones específicas para cada tipo de dieta. Las conductas de agresión también han modelado el cráneo de este grupo animal, dado que se usa como un mecanismo de ofensa, defensa, y para sus exhibiciones ritualísticas frente a las hembras.



COMPONENTES FILOGENÉTICOS Y ECOLÓGICOS DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL CRÁNEO DE MAMÍFEROS

Jimena Bohórquez Herrera

Jimena Bohórquez Herrera

(Bogotá, Colombia, 1982), es graduada de Biología Marina de la Universidad Jorge Tadeo Lozano (2000-2006), desarrollando sus estudios posgraduales en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (La Paz, B.C.S., México) obteniendo su título de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos en el año 2009 y su Doctorado en Ciencias en el año 2014.

Desde su formación inicial, ha dedicado su trabajo a entender “¿qué?” y “¿cuáles?” eventos ocurren en la biología de las especies estudiando aspectos biológicos de especies marinas. Con estudios posteriores, su investigación se enfocó en el “¿cómo?” funcionan las estructuras de los sistemas biológicos, así como el impacto del desempeño de los organismos sobre el funcionamiento de los ecosistemas; usando herramientas como la morfología funcional, ecomorfología, biomecánica y cinemática. Sus estudios doctorales buscaron responder no solamente el cómo funcionan las estructuras, si no el “¿por qué?” hay diferencias morfológicas entre estructuras biológicas, incluyendo análisis de la historia evolutiva de las especies, permitiendo el desarrollo de teorías que permitan entender los procesos de diversidad fenotípica y sus mecanismos a distintas situaciones ambientales. Por medio de estas herramientas, actualmente trabaja también con el análisis de vulnerabilidad ecosistémica y de especies, tratando de obtener información sobre los procesos evolutivos y las presiones de selección que operan sobre los organismos en los ecosistemas que habitan.



UNIVERSIDAD SANTO TOMÁS
PRIMER CLAUSTRO UNIVERSITARIO DE COLOMBIA
T U N J A



UNIVERSIDAD LIBRE
Vigencia por seis años



ediciones
USTA

UNIVERSIDAD
SANTO TOMÁS



UNIVERSIDAD SANTO TOMÁS
PRIMER CLAUSTRO UNIVERSITARIO DE COLOMBIA
T U N J A



Componentes filogenéticos y ecológicos de la variación morfológica del cráneo de mamíferos

Jimena Bohórquez Herrera



Componentes filogenéticos y ecológicos de la variación morfológica del cráneo de mamíferos.

Bohórquez-Herrera, Jimena. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Libre, Seccional Barranquilla. Tunja: Búhos Editores Ltda., 2019. 84 páginas; 17x24 cms. Incluye referencias bibliográficas ISBN: 978-958-5471-52-8

Comité editorial

Fr. Álvaro José ARANGO RESTREPO, O.P.
Rector

Fr. Omar Orlando SÁNCHEZ SUÁREZ, O.P.
Vicerrector Académico

Fr. Héctor Mauricio VARGAS RODRÍGUEZ, O.P.
Vicerrector Administrativo y Financiero

María Ximena ARIZA GARCÍA
Directora Ediciones Usta Tunja

Sandra Consuelo DÍAZ BELLO
Directora Unidad de Investigación e Innovación

Juan Carlos CANOLES VÁSQUEZ
Director Centro de Recursos para el Aprendizaje y la Investigación

Primera edición, 2019
ISBN: 978-958-5471-52-8

Corrección de Estilo
Erika Liliana Martínez Bahamón

Diagramación e impresión: Búhos editores Ltda.

Todos los derechos reservados conforme a la ley. Se permite la reproducción citando fuente.

El pensamiento que se expresa en esta obra, es exclusiva responsabilidad de los autores y no compromete la ideología de la Universidad Santo Tomás.



Ediciones Usta
Universidad Santo Tomás
2019



UNIVERSIDAD
LIBRE®

Departamento Ediciones Usta Tunja
Universidad Santo Tomás, Seccional Tunja

Queda prohibida la reproducción parcial o total de este libro por cualquier proceso reprográfico o fónico, especialmente por fotocopia, microfilme, offset o mimeógrafo. Ley 23 de 1982.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es producto del esfuerzo conjunto de muchas personas e instituciones que permitieron su desarrollo y exitosa conclusión. Específicamente su financiación fue apoyada por los proyectos “estado de salud, uso sustentable y conservación del Golfo de California. 2010-2012. (Proyecto de red del IPN)”, “estrategias de conducta materna y supervivencia de crías de lobo marino de California en la colonia Los Islotes, B.C.S. (SIP 20100911)”, “estudios isotópicos en mamíferos marinos. Fase II: Variabilidad regional de valores isotópicos en el Golfo de California (SIP-IPN 20110297)”, “estudio sobre la lactancia en el lobo marino de California, *Zalophus californianus* (SIP-IPN 20110299)”, “monitoreo de la población y condición de salud del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) en las colonias de reproducción del Golfo de California. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (PROMOBI 2011)”, “relación entre la biomagnificación y el enriquecimiento isotópico en la trama trófica frente a Bahía Magdalena (SIP 1451)”, “valores isotópicos de carbono y nitrógeno y estimación de niveles tróficos de organismos marinos frente a Bahía Magdalena (SIP 20120061 y SIP 20120363)”, “población, hábitat y dieta de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en la región de Bahía Magdalena, Baja California Sur (SIP 20120069 y SIP 20130402)”, “monitoreo de la población del lobo marino de California (*Zalophus californianus*) en colonias reproductivas del Golfo de California y estudio de la interacción con las pesquerías artesanales; tres casos de estudio. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (PROMOBI 2012)” y “monitoreo de la población del lobo marino de California (*Zalophus californianus*); análisis de la variación interanual del nicho isotópico y refuerzo a promotores comunitarios de Bahía Kino (RB Isla San Pedro Mártir) e Isla San Jorge (APFF Islas del Golfo de California). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (PROMOBI 2013)”.

Gracias a los Doctores David Aurióles Gamboa, Claudia J. Hernández Camacho (Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, México), Dean C. Adams (Iowa State University), Jim Dines, David

Janiger (Natural History Museum of Los Angeles County) y Maureen Flannery (California Academy of Sciences); quienes apoyaron y guiaron el paso a paso de varios años dedicada a la investigación de mamíferos, y de los cuales aprendí el deleite de la investigación con excelencia, exigencia y pasión.

A la fundación SQUALUS (Colombia) y a la Universidad Santo Tomás, Seccional Tunja, quienes han apoyado los procesos de investigación constantemente con maravillosas enseñanzas y apoyos.

A mis padres, hermanas y sobrinas, a mi bello esposo y a mi hija; quienes son mi motor de vida y quienes realmente son mi empuje, mis mayores creyentes y mi mejor ejemplo. Gracias por creer en mí, por permitirme soñar y apoyarme a pesar de todo. Por nunca dejar de amarme y por ayudarme a seguir creyendo. A Dios y la vida, por ponerme grandes oportunidades en mi camino y darme la fuerza para enfrentar cada reto y salir victoriosa. Por las muchas bendiciones y ángeles que han puesto en mi camino.

“Felix Qui Potuit Rerum Cognoscere Causas”

Virgilio

DEDICATORIA

A mi esposo Fredy, por permitirme construir este bello camino a su lado;

A mi hermosa Elizabeth, por ser mi mayor orgullo y el motor de mi vida;

A mis padres, hermanas y sobrinas por su amor y apoyo incondicional,

A Dios y la Virgen por sus constantes ángeles y bendiciones.

Prólogo

Los vertebrados son abundantes y visibles en la experiencia de las personas del mundo natural, al mencionar la palabra animal es común que estas asocien el concepto a un vertebrado y usualmente a un mamífero. Los vertebrados son también notablemente diversos, a partir del registro fósil se puede rastrear la evolución a lo largo de 150 millones de años de mamíferos desde sus pequeños antepasados ectotérmicos y sin pelo hasta los mamíferos endotérmicos y peludos.

Las estructuras del cráneo y especialmente los dientes de mamíferos son los fósiles más abundantes, y es en estas estructuras que los científicos han basado sus estudios sobre los procesos evolutivos de estos animales. El cráneo de los mamíferos se ha estudiado, durante décadas, en sus variadas componentes funcionales, en los últimos años ha integrado a estos estudios los componentes filogenéticos y ecológicos, los cuales aportan a la comprensión de los patrones de la variabilidad morfológica, esta es la temática principal del presente libro, donde la Dra. Jimena Bohórquez mediante un enfoque integrador y examinando las técnicas más recientes ecomorfológicas y filogenéticas, nos presenta detalladamente en el desarrollo del libro estudios desde la convergencia evolutiva craneal hasta los procesos adaptativos que modelan las interacciones ecomorfológicas de los mamíferos actuales, lo cual está estrechamente ligado a la línea de investigación de la Dra. Bohórquez quien ha realizado estudios en esta área desde su pregrado en biología marina, seguido de sus estudios en ecomorfología de vertebrados marinos realizados tanto de maestría, doctorales, y a lo largo de su carrera profesional.

Dr. Hugo A. Benítez

Laboratorio de Ecología y Morfometría Evolutiva
Universidad Católica del Maule, Chile

Tabla de contenido

Biografía del Autor	
Texto Contracarátula	
Agradecimientos	3
Dedicatoria	5
Prólogo	7
Introducción	9
Capítulo I. El cráneo y su forma.....	14
Capítulo II. Relación entre la filogenia y la morfología craneal de los mamíferos.....	20
<i>Filogenia de mamíferos: Conciliación entre la información morfológica y molecular.</i>	<i>22</i>
<i>La evolución de la morfología craneal de los mamíferos.....</i>	<i>28</i>
<i>Asociación entre variables filogenéticas y morfológicas.....</i>	<i>33</i>
Capítulo III. Convergencias evolutivas en la morfología craneal y mandibular de los mamíferos.....	36
Capítulo IV. Mecanismos ecológicos que influyen en la morfología craneal de los mamíferos.....	42
<i>Hábitat, clima y geografía.....</i>	<i>44</i>
<i>La dieta</i>	<i>49</i>
<i>Conductas de agresión</i>	<i>52</i>
<i>Caso de estudio: Lobo marino de California (Zalophus californianus).....</i>	<i>55</i>
Epílogo	64
Glosario	65
Tabla de figuras	74
Referencias	77

Introducción

La diversificación biológica de los organismos resulta de la división de una población ancestral, cuyos descendientes experimentan procesos de selección, deriva genética y mutación; mientras limitan su divergencia debido al flujo genético (Stalkin, 1987). Para su mejor comprensión, este proceso requiere la consideración de múltiples dimensiones como las relaciones evolutivas, la variación morfológica y la diversidad ecológica (variables bióticas y abióticas) (Schluter, 2000).

El diseño biológico de los organismos define su supervivencia y debe proveer lo necesario para suplir sus necesidades (ej. escape a depredadores, la obtención de alimento y la resistencia a climas o ambientes extremos), así como estar acorde con las exigencias físicas del ambiente (ej. gravedad, presión) (Kardong, 2001). Por su parte, el tamaño corporal de los organismos determina en gran medida su metabolismo, pues al incrementar el tamaño corporal; tanto las tasas metabólicas como el consumo de oxígeno disminuyen. De esta manera, al aumentar el tamaño de un animal, las modificaciones en su diseño biológico para soportar su peso, son también mayores. Generalmente, un mayor tamaño se asocia con el aumento en la robustez de su sistema esquelético; razón por la cual en los vertebrados terrestres existe un límite superior de tamaño, cuando el peso y robustez de sus extremidades de soporte sean tan grandes, que la locomoción no sea práctica (Kardong, 2001).

Las asociaciones de rasgos en el diseño de cada organismo influyen las vías evolutivas en muchas formas, que pueden ir desde la limitación de la variabilidad de los rasgos individuales, hasta la facilitación de transformaciones en los conjuntos funcionales (Bolker, 2000; Goswami, 2006). A este respecto, Mayr (1956) precisó que la regla general en evolución es que existen múltiples soluciones para las necesidades biológicas; por lo que la protección de un individuo a un depredador no se basa ni en su velocidad, ni en su ar-

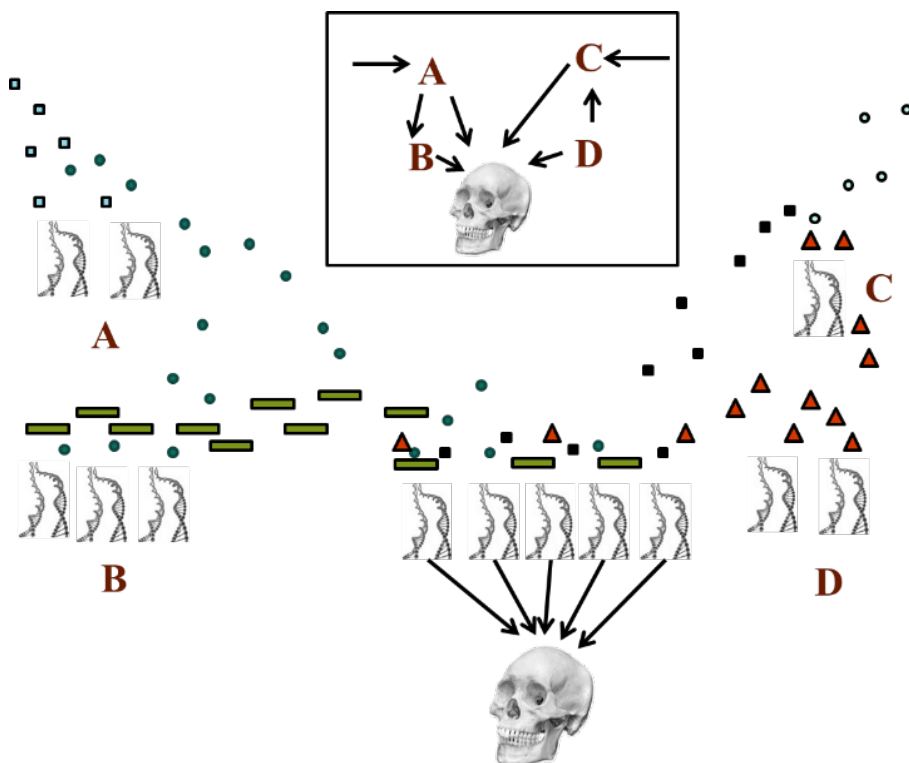
madura, ni en su coloración críptica, ni en su veneno, ni en su mal sabor, ni por sus capacidades para ocultarse, ni por sus hábitos nocturnos; si no por la combinación de muchos de estos aspectos.

El fenotipo de un organismo es entonces, el resultado de múltiples presiones de selección que actúan mediante interacciones complejas entre la constitución genética y epigenética, y el ambiente externo con el que se interacciona; involucrando así la historia filogenética y el ajuste “reciente” a los ambientes locales (Mayr, 1956; Straney & Patton, 1980; Caumul & Polly, 2005).

Los caracteres biológicos son el producto tanto de la historia proximal como de la más antigua. La primera se refiere a la historia de desarrollo intra generacional de un individuo específico; mientras que la segunda involucra la historia evolutiva inter generacional entre individuos (Buchanan et al. 2009). La estructura genética de cada estructura de un organismo, es uno de los aspectos que ayudan a entender cómo una especie responde a las presiones de selección, así como los procesos evolutivos de las especies. A pesar de esto, son pocos los estudios que se han enfocado en comprender las bases genéticas involucradas en la evolución de las diferencias morfológicas de los organismos (Wilmore et al. 2009).

La estructura genética de un rasgo con alta complejidad, es el resultado de múltiples procesos relacionados, que involucran genes, células y tejidos a lo largo del desarrollo. En el caso del cráneo, la diferenciación morfológica típicamente se basa en el envío y respuesta de señales, incluyendo las interacciones entre las diversas células durante el tiempo del desarrollo; en las cuales algunos factores pueden ser consecutivos, mientras que otros pueden estar distribuidos en el organismo (ej. células circulatorias, las señales extracelulares paracrinas, autocrinas, endocrinas, entre otros.) (Buchanan et al. 2009). De esta manera, cientos de elementos genómicos funcionales están involucrados, tanto intra como inter celularmente; y la cantidad de estos elementos, así como su variabilidad natural son independientes para cada individuo (Figura 1). Si bien es cierto que aún falta mucha investigación para la identificación exacta de los procesos genómicos; algunos trabajos actuales intentan por lo pronto, analizar el flujo de información, por medio de las señales que se emiten (Buchanan et al. 2009).

Figura 1. Ejemplo de las interacciones entre los elementos funcionales genómicos que se basan en el envío, recepción y respuesta de señales, que pueden afectar la formación de una estructura o de un rasgo de la misma. El ejemplo involucra cuatro tipos de células con sus respectivos elementos genómicos que mandan y reciben señales para el desarrollo de un determinado tejido de interés como el hueso que forma el cráneo.

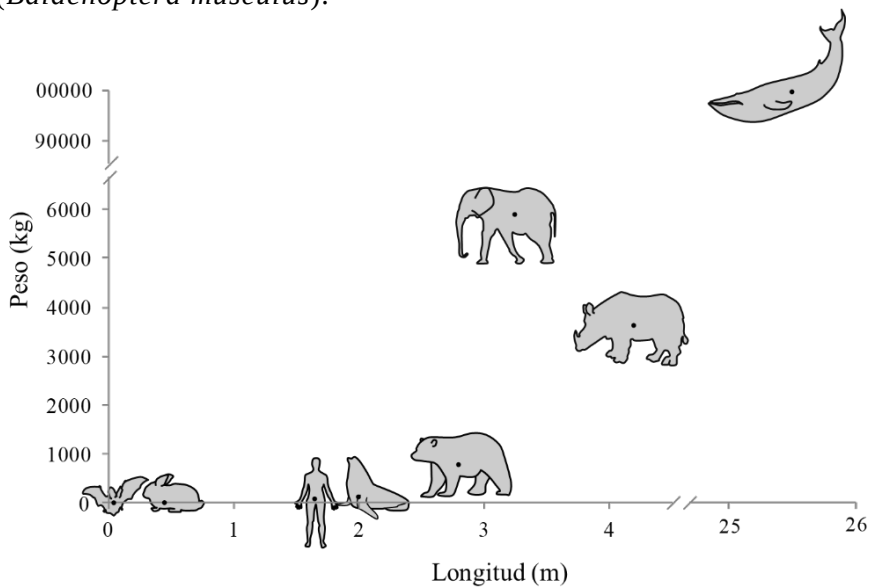


Fuente. Tomado y editado de Buchanan *et al.* 2009.

Los mamíferos conforman un grupo de organismos con alrededor de 5.400 especies existentes y 4.000 géneros fósiles, que habitan ecosistemas muy diversos que imponen presiones físicas y ambientales completamente distintas. Los mamíferos comparten la misma arquitectura esquelética, órganos, rutas metabólicas y temperatura corporal; sin embargo han desarrollado una gran diversidad de especializaciones ecomorfológicas, en forma y tamaño, que se ajustan a las necesidades de cada especie (Figura 2). Si bien la mayoría

de mamíferos son terrestres, muchos de ellos también han logrado emplear los sistemas acuáticos y aéreos para completar gran parte de sus ciclos vitales; estando sometidos a presiones físicas muy distintas y por ende ajustando sus diseños biológicos a las mismas. De esta manera se han alcanzado formas extremas como el murciélago moscardón (*Craseonycteris thonglongyai*) cuyo peso no excede los dos gramos, o la musaraña (*Suncus etruscus*) de 1.8 a 3 g de biomasa con longitudes que no exceden los 50 mm; hasta organismos como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) que alcanza un peso mayor a las 100 toneladas (Kardong, 2001; Luo, 2007) (Figura 2).

Figura 2. Relación longitud - peso de algunas especies de mamíferos. De izquierda a derecha según su longitud: murciélago moscardón (*Craseonycteris thonglongyai*), conejo común (*Oryctolagus cuniculus*), humano (*Homo sapiens*), lobo marino de california (*Zalophus californianus*), oso café (*Ursus arctos*), elefante africano (*Loxodonta africana*), rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y ballena azul (*Balaenoptera musculus*).



Fuente. Elaboración propia.

El entendimiento completo del diseño de los organismos requiere involucrar análisis funcionales, históricos y ecológicos, integrando información proveniente de numerosas disciplinas que han sido consideradas “independientes” en biología (Wainwright & Reilly, 1994). Por esta razón, durante

décadas los morfólogos han buscado patrones que permitan correlacionar la forma con la función, para entender la significancia adaptativa y biomecánica de las diferencias morfológicas entre especies. De esta manera, entre más alta sea la correlación, más fuerte será la hipótesis de que la morfología evolucionó bajo la selección natural, como una adaptación al papel biológico y ecológico que desempeña esa especie (Radinsky, 1985). La integración morfológica es medida por medio de análisis estadísticos de patrones de covariación y correlación, la cual refleja la tendencia de los caracteres que varían de manera coordinada (Goswami, 2006).

De esta manera, este texto pretende exponer los componentes tanto de la historia evolutiva de las especies, representados en la historia filogenética; así como aquellos aspectos ecológicos, que participan en la variación morfológica craneal de los mamíferos. Para esto, el presente escrito muestra en principio una descripción general de la estructura craneal de los mamíferos, resaltando la importancia de la misma; como un elemento esencial que recopila información sobre la historia de vida de los organismos.

Para explicar la relación entre la filogenia y la morfología craneal de los mamíferos, primero se detalla la filogenia del grupo y se propone una posible conciliación entre la información morfológica y molecular, basada en estudios recientes. También se describen las variaciones de los caracteres morfológicos craneales y mandibulares; así como las convergencias de los mismos, que han ocurrido a lo largo de su historia evolutiva. Por último, se analizan algunos ejemplos que permiten identificar las razones por las cuales pueden o no encontrarse relaciones significativas entre la filogenia y la forma del cráneo, de los distintos grupos de mamíferos.

Con respecto a los mecanismos ecológicos que influyen en la morfología craneal de estos organismos; se consideran y explican la influencia del hábitat, el clima y los rangos geográficos, como variables que intervienen en la determinación de las formas craneales a nivel evolutivo. La dieta por su parte, es descrita como uno de los factores con mayor influencia en las distintas formas tanto del cráneo, mandíbula y dientes. Por último, se detalla la asociación entre la morfología craneal y las conductas de agresión entre machos, siendo un aspecto de gran importancia dentro de la historia de vida de los individuos. A este respecto, se presentan los resultados del caso de estudio enfocado a la relación entre las variaciones morfológicas craneales y las conductas de agresión entre machos adultos del lobo marino de California en México.

Capítulo I.

El cráneo y su forma

“... Puede decirse metafóricamente que la selección natural está haciendo diariamente, y hasta por horas, en todo el mundo, el escrutinio de las variaciones más pequeñas; desechando las que son malas, conservando y acumulando las que son buenas, trabajando insensible y silenciosamente donde y cuando se presenta una oportunidad, en el mejoramiento de todo ser orgánico en relación con sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida”.

(Charles Darwin. El Origen de las Especies [1809-1882])



El proceso de cefalización que ocurre en los vertebrados y algunos invertebrados, permite la agrupación de numerosos órganos vitales como el cerebro, los sentidos, las estructuras para la obtención del alimento y gran parte del sistema respiratorio. Este proceso permite a los individuos obtener rápidamente la información sobre el ambiente que lo rodea y actuar acorde a los beneficios o amenazas que le sean impuestos. El cráneo, por ende, es una estructura esquelética que debe ser lo suficientemente robusta para proteger la vulnerabilidad de estos órganos; pero también debe permitir la estimulación de ojos, oídos y nariz, así como el consumo de alimento, la obtención de oxígeno y la termorregulación del cerebro, durante una actividad sostenida o una elevación de la temperatura ambiental. En muchos organismos esta estructura también sostiene la caja sonora, la cual permite amplificar o amortiguar los sonidos. Es así como el cráneo muestra una alta y compleja diversidad estructural en razón a la presión de la selec-

ción natural que moldea cada rasgo, en los distintos ambientes (Webster & Webster, 1974; Kardong, 2001).

Una de las modificaciones anatómicas de mayor relevancia en la evolución del cráneo de los mamíferos, fue el desarrollo de un paladar secundario. Esta estructura se forma de prolongaciones óseas que crecen hacia el interior del premaxilar, maxilar y palatino; fusionando a su vez, ambos lados del cráneo (izquierdo y derecho) e impidiendo movimientos en o a través de la caja craneana (acinesias craneales) (Kardong, 2001). Estas modificaciones filogenéticas craneales favorecen algunas actividades como el amamantamiento, cuyo proceso se basa en la succión de la leche mediante movimientos ascendentes y descendentes de la lengua, que bombean la leche materna desde las glándulas mamarias hacia la cavidad bucal de la cría. Este proceso es la base de los primeros estadios de vida de los mamíferos y requiere que las crías mantengan firme sujeción al pezón de la madre por tiempos prolongados, lo cual es posible gracias a que el paladar secundario aísla la boca de la cámara nasal; permitiendo la succión de la leche sin interrupciones para respirar (Kardong, 2001).

Este cráneo acinético derivó en una estructura firme que permite la inserción de potentes músculos que cierran la mandíbula; así como también habilita una fuerte y precisa oclusión dental. La anterior está basada en el desarrollo de la difiodoncia, la cual implica que los organismos únicamente presentan dos tipos de dientes (“de leche” y “permanentes”), como una probable estrategia evolutiva para evitar la desorganización en la oclusión dental. De esta manera, la fuerte musculatura, la dentición especializada y la lengua musculosa, dan a los mamíferos condiciones especialmente favorables para la masticación (Kardong, 2001).

El desarrollo del cráneo se construye alrededor del cerebro y de las placas sensoriales, con el desarrollo semi-independiente de la caja craneal, la región auditiva, las órbitas, la cavidad nasal y las mandíbulas (Rowe *et al.* 2005). El desarrollo de la mandíbula está relacionado con la región facial del cráneo, sin embargo, la mandíbula tiene menos módulos de desarrollo que el cráneo (Atchley & Hall, 1991). El desarrollo de los dientes por su parte, está parcialmente influenciado por la regionalización de la cara, pero cada diente tiene un proceso de morfogénesis dentro del folículo enterrado en el tejido de la mandíbula (Coburne & Sharpe, 2003; Polly, 2000).

El cráneo, la mandíbula y los dientes, son estructuras que responden de manera distinta al ambiente y a la selección; puesto que están controladas por distintos controles genéticos, de desarrollo y funcionales (Caumul & Polly, 2005; Rychlik *et al.* 2006). La duración del desarrollo ontogénico de cada

una de estas estructuras, es una diferencia importante en la determinación morfológica de las mismas. Para la mayoría de los mamíferos, las coronas dentarias no pueden cambiar después de que se haya completado la mineralización del esmalte, lo cual ocurre antes de la erupción de los dientes; de modo que una vez que la dentición permanente está en su lugar, no habrá reemplazo ni crecimiento en longitud (Hillson, 1986; Kardong, 2001). Existen algunas excepciones como el caso de los roedores y lagomorfos en los cuales los incisivos, continúan creciendo desde sus raíces, a la vez que las coronas de los dientes se desgastan; de manera similar, los molares de los elefantes emergen durante un prolongado periodo de tiempo. A pesar de algunas excepciones, para la mayoría de los mamíferos, el cambio ontogénico de la forma de los dientes se detiene antes de que el diente esté expuesto de manera directa, al ambiente externo o en los primeros años de vida (Kardong, 2001).

A diferencia del corto desarrollo ontogénico de los dientes, el cráneo y la mandíbula crecen y continúan su desarrollo durante el ciclo de vida de cada individuo; respondiendo plásticamente a través del crecimiento o remodelación, al estrés físico y metabólico de acuerdo a las condiciones a las que cada organismo ha sido expuesto (Kardong, 2001; Rychlik *et al.* 2006). La diferenciación ontogénica de la morfología craneal, ha sido objeto de varios estudios cuyos resultados han demostrado que la mayor variación, se exhibe durante la pubertad de los individuos y está concentrada principalmente en la región neurocraneal, más que en la zona orofacial (Zelditch & Carmichael, 1989).

Las diferencias también se hacen evidentes teniendo en cuenta la función que cada estructura desempeña. El tamaño está relacionado con la tasa metabólica, la alimentación y la competencia (Schmidt-Nielsen, 1984). La forma mandibular y craneal se acoplan a la mecánica del aparato mandibular, el tamaño cerebral y la olfacción (Monteiro *et al.* 2003). La forma dentaria se define por el entrelazamiento de la oclusión dental durante la masticación (Evans & Sanson, 2003). De esta manera, el cráneo y la mandíbula son estructuras que moldean su desarrollo a lo largo de la vida de los individuos, por lo que conllevan la variación ecofenotípica de cada organismo (Caumul & Polly, 2005).

La varianza ecofenotípica no involucra la varianza genética, y es resultado de estímulos ambientales durante la vida de un organismo. El ecofenotipo es conocido como el componente ambiental de la variación fenotípica; diferenciándose de la adaptación evolutiva al ambiente, pues ésta última es un proceso genético heredable (Caumul & Polly, 2005). En algunos mamíferos como marmotas, musarañas y ratones, se ha demostrado que la mandíbula es la estructura cuya forma está más influenciada por la historia de vida y los

efectos ecofenotípicos; mientras que el cráneo y la dentición parecen llevar de manera precisa la señal filogenética de las especies (Straney & Patton, 1980; Caumul & Polly, 2005).

Con respecto al desarrollo embrionario, la región craneofacial presenta una elevada complejidad funcional, morfológica y de desarrollo que involucra numerosos sistemas como el sistema nervioso central (SNC), los órganos de los sentidos craneales y los sistemas esquelético y muscular que se coordinan para el desarrollo de la misma (Smith, 1997); estando controlada por pequeñas variaciones en la señal del factor de crecimiento (Szabo-Rogers *et al.* 2010). De acuerdo al desarrollo de las estructuras craneales, pueden distinguirse diferencias significativas entre los mamíferos euterios (placentarios) y los metaterios (marsupiales); que están relacionadas con sus estrategias de reproducción y de historia de vida (Smith, 1997).

Los caracteres que distinguen a los euterios de los metaterios indican dos grandes heterocronías o cambios en la secuencia de cómo se desarrollan los eventos de la morfogénesis craneofacial en estos grupos. La primera se concentra en los elementos somáticos y la mesénquima de la cabeza, pues tanto el inicio como la tasa de desarrollo de algunos elementos de la cabeza, son distintos entre marsupiales y placentarios. La segunda y más evidente diferencia es un cambio completo en la diferenciación del SNC y los órganos sensoriales asociados a la cabeza (Smith, 1997).

La razón de estas notables diferencias se debe a que en los marsupiales algunos elementos de la región craneofacial deben ser funcionales, cuando la mayor parte de esta región se encuentra en los primeros estados de la morfogénesis. La morfogénesis del SNC en los mamíferos euterios, está muy adelantada a la diferenciación en el desarrollo de los tejidos somáticos de la cabeza; mientras que en los metaterios hay un retraso considerable, aunque algunos elementos del sistema esquelético-muscular están muy avanzados (Smith, 1997).

Los mamíferos metaterios nacen después de una gestación corta y un proceso particularmente pequeño de organogénesis. La morfología de estos individuos al nacer es un estado embrionario prematuro de desarrollo, con relación a los euterios. Los neonatos metaterios viajan desde el canal vaginal hasta el marsupio y completan su desarrollo durante el amamantamiento. De esta manera la mayor proporción de la morfogénesis y la inversión materna ocurren durante un periodo prolongado de lactancia. Por el contrario, en los euterios la inversión materna se divide entre el desarrollo intrauterino (en el que se realiza la mayoría de la morfogénesis) y el periodo de lactancia (Smith, 1997). Por esta razón, el desarrollo temprano de algunos elementos somáticos

como la lengua, el esqueleto facial y del paladar secundario en el desarrollo de los marsupiales, son una adaptación a los requerimientos del neonato. Estos organismos deben tener el paladar secundario cerrado al nacer (para amamantar y respirar al tiempo), así como una osificación suficiente que permita rigidez craneal y adhesión muscular, una musculatura funcional oral (lengua y músculos orales y faríngeos) y un medio que soporte la mandíbula baja puesto que al nacer no hay ningún contacto dentario-escamoso (Nelson, 1992; Clark & Smith, 1993, Smith, 1997).

Como adultos también se hacen evidentes las diferencias craneales entre los mamíferos placentarios y los marsupiales. La primera diferencia se enfoca en que el paladar de los mamíferos placentarios es suave, mientras que en los marsupiales presenta una serie de huecos o vacuidades diagnósticas. Adicionalmente, la morfología dentaria de los euterios tiene un reemplazamiento serial de los dientes temporales (de leche), con los dientes permanentes; mientras que, en los metaterios, únicamente un diente de cada mandíbula es reemplazado (Ginsberg, 2000).

En síntesis, las características propias del cráneo de los mamíferos son la fusión de los postparietales de los reptiles en un único interparietal mediano que puede fusionarse con los huesos occipitales. Los monotremas (ej. el ornitorrinco) retienen algunas características ancestrales como los huesos prefrontales, posfrontal y pleurosfenoides; así como los occipitales sin fusionar y un anillo timpánico que encierra los huesos del oído medio. Los terios por su parte, no poseen huesos lagrimales, los yugales son pequeños y el anillo timpánico es más grande formando la bula auditiva, la cual es una cápsula dilatada que aloja los osículos del oído medio (Kardong, 2001).

En los mamíferos placentarios se fusionan los centros de osificación, formando huesos compuestos en el cráneo. El hueso occipital (fusión del basioccipital, dos exoccipitales, supraoccipital e interparietal) cierra la caja craneana en su zona posterior y define el foramen magnum. Hacia la zona ventral del mismo, el cóndilo occipital bilobulado, se articula con el atlas; mientras que en la zona dorsal se encuentra la cresta nugal, la cual permite la fijación robusta de los músculos y ligamentos del cuello que sostienen la cabeza. Por otra parte, en la zona media del cráneo, se forma el hueso esfenoides que constituye la fusión del orbitosfenoides, presfenoides, basifenoides y alisfenoides (Kardong, 2001).

En la zona lateral del cráneo posterior a la órbita, se encuentra el hueso temporal, el cual se forma por la fusión de tres partes del cráneo. El escamoso y la bula timpánica provienen del dermatocráneo; el petroso y su apófisis mastoide que proviene de su zona ventral, es aportado por el condro-

cráneo; mientras que el esplanocráneo aporta los huesos del oído medio y el estiloides (Kardong, 2001). Con respecto a la cápsula nasal, en los mamíferos la porción etmoidea se osifica para formar los turbinales (cornetes), que pueden ser de tres tipos de acuerdo a su punto de sujeción (nasoturbinado, maxiloturbinado y etmoturbinado). La membrana mucosa al interior del conducto nasal está soportada por las paredes enrolladas por los turbinales, de modo que el aire al entrar es calentado y humedecido en estos conductos, antes de llegar a los pulmones. La región mesetmoidea generalmente forma el tabique cartilaginoso que se ubica entre las cápsulas nasales y está presente en la mayoría de los órdenes (*ej.* roedores, carnívoros y primates) con excepción de los ungulados. Por último, la placa cribiforme, es una estructura transversa y delicadamente perforada que se sitúa entre el área nasal y la cavidad craneal; permitiendo el paso de los nervios olfativos (cápsula nasal) al bulbo olfativo del cerebro (Kardong, 2001).

Capítulo II.

Relación entre la filogenia y la morfología craneal de los mamíferos

“... las variaciones, por pequeñas que sean, y cualquiera que sea el origen del que provengan, si en algo son provechosas a los individuos de una especie en sus relaciones infinitamente complejas con otros seres orgánicos y con sus condiciones físicas de vida, tenderán a la conservación de dichos rasgos, que serán generalmente heredados por la descendencia”.

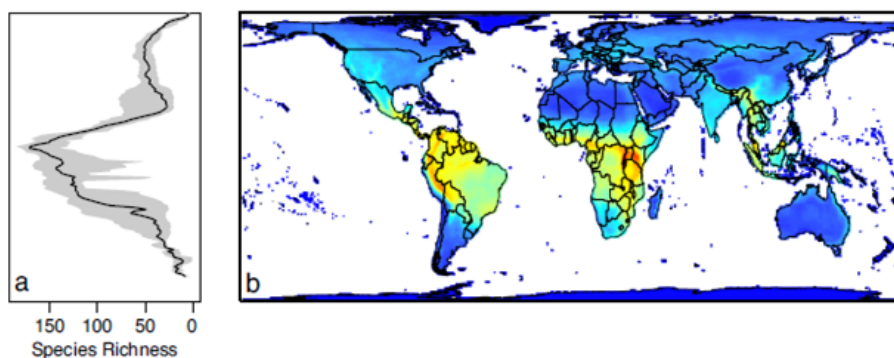
(Charles Darwin. El Origen de las Especies [1809-1882])



La filogenia puede ser descrita como el resultado de los procesos evolutivos que se han integrado sobre la historia de la vida y que, al ser analizados, permiten entender cómo ha sido conformada la biota actual (Davies et al. 2008). La filogenia entonces, cuenta una parte importante de la historia evolutiva de los grupos, y por ende se asume una correlación significativa con la morfología craneal de las especies; dado que esta estructura ósea refleja muchos aspectos de la historia de vida de las especies (Goswami, 2006).

A nivel geográfico, los mamíferos presentan un fuerte gradiente de diversidad latitudinal (Figura 3a), donde la mayor riqueza de especies se encuentra en los trópicos (ej. Amazonas, la gran falla de África, Himalaya). Este gradiente parece estar correlacionado con la productividad y la dinámica de energía del agua (Figura 3b); sugiriendo que la heterogeneidad topográfica también ha direccionado el patrón de riqueza de las especies (Davies et al. 2008). Por lo anterior, los ecosistemas tropicales han sido descritos como una “casa de poder evolutivo” que actúa como cuna de la diversidad (Stebbins, 1974).

Figura 3. Patrones geográficos en la biodiversidad de mamíferos. (a) El gradiente latitudinal de la riqueza de especies. (b) Mapa de la riqueza de especies, cuyo rango de coloración va desde azul oscuro (mínimo: 0 especies) hasta rojo oscuro (máximo: 258 especies).



Fuente. Davies *et al.* 2008

La biodiversidad de los mamíferos tiene una historia compleja que involucra procesos de especiación, extinción, anagénesis y dispersión; los cuales han sido definidos por patrones geográficos y filogenéticos, así como por la diversificación reciente y la variación de caracteres (ej. morfología) (Davies *et al.* 2008).

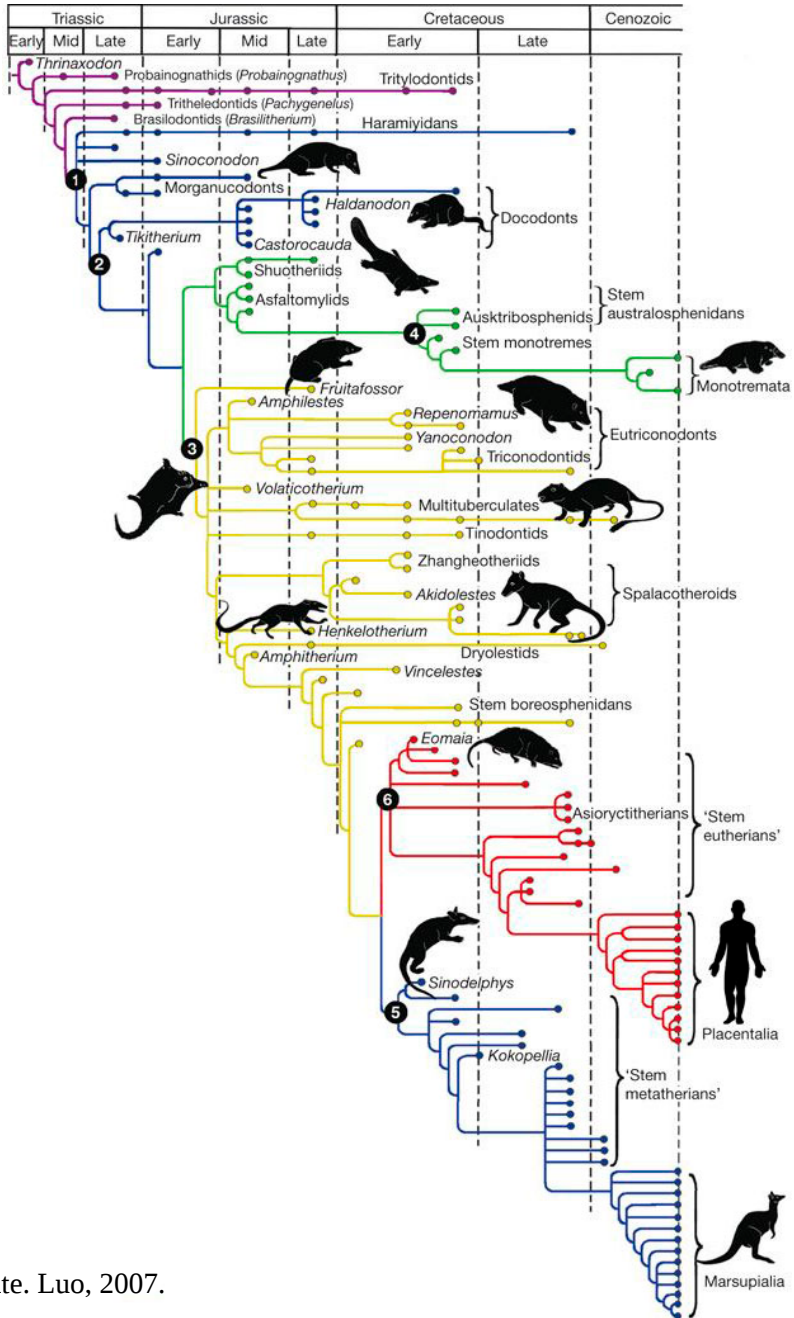
Filogenia de mamíferos: Conciliación entre la información morfológica y molecular

Los mamíferos han sido considerados como un grupo modelo para estudiar la filogenia de las especies dado que cuentan con gran cantidad de información disponible, como lo es una taxonomía madura a nivel específico, una evaluación extensa y completa del riesgo de extinción de especies, una gran base de datos de información ecológica, de historia de vida y geográfica; así como un estimado comprensible de las relaciones filogenéticas a nivel de especies (Davies et al. 2008). Por mucho tiempo se ha empleado el registro fósil para estimar los tiempos de diversificación de las especies, estimándose el momento de diversificación de los mamíferos actuales después del evento de extinción masiva en la barrera entre el Cretácico/Terciario (K/T por sus siglas en inglés), hace 65 millones de años (Es evidente entonces que la edad mínima que los estudios fósiles proveen, difiere de su origen actual; pero hay un gran desacuerdo en la magnitud de esta diferencia (Luo, 2007). Las fechas muy antiguas determinadas por los estudios moleculares, predecirían una filogenia conformada por gran abundancia de brazos largos, y un retraso prolongado en la diversificación de cada brazo, después del origen del mismo (Figura 6, Bininda-Emons et al. 2007). Sin embargo, los estudios que emplean información morfológica, tanto de grupos fósiles como actuales, demuestran que son muy pocos (Archibald & Deutschmann, 2001) o no hay ese tipo de linajes con un lapso de tiempo evolutivo tan largo (Asher et al. 2005; Wible et al. 2007). Esto último puede observarse en la filogenia y diversificación de este grupo (Figura 4, Luo, 2007), en la cual casi todos los clados de las formas de mamíferos del mesozoico son de relativamente corta vida, agrupados en numerosos episodios de diversificación acelerada; de modo que los brazos cortos que salen de cada episodio de diversificación son principalmente “terminaciones muertas” (Luo, 2007).

Figura 5. abajo) (Alroy, 2000; Archibald & Deutschmann, 2001; Asher et al. 2005).

Los principales episodios de diversificación de los mamíferos están resumidos de la siguiente manera (Figura 4). La diversificación de los pre-mamíferos con forma de mamíferos (parientes extintos que no son mamíferos), durante el Triásico tardío y el Jurásico temprano (nodo 1); la diversificación de los mamíferos docodontos y teriformes, así como los australosfedianos que son el grupo basal de los monotremas, durante el Jurásico medio (nodo 2); la diversificación entre los grupos teriformes extintos del Jurásico tardío (nodo 3), que son más cercanos a los marsupiales y placentarios, que a los monotremas (nodo 4) y finalmente la divergencia del linaje de los marsupiales (nodo 5) y del linaje de los placentarios (nodo 6) en el Cretácico temprano (Figura 4) (Luo, 2007).

Figura 4. Filogenia y diversificación de los principales grupos mamíferos actuales y del mesozoico.



Fuente. Luo, 2007.

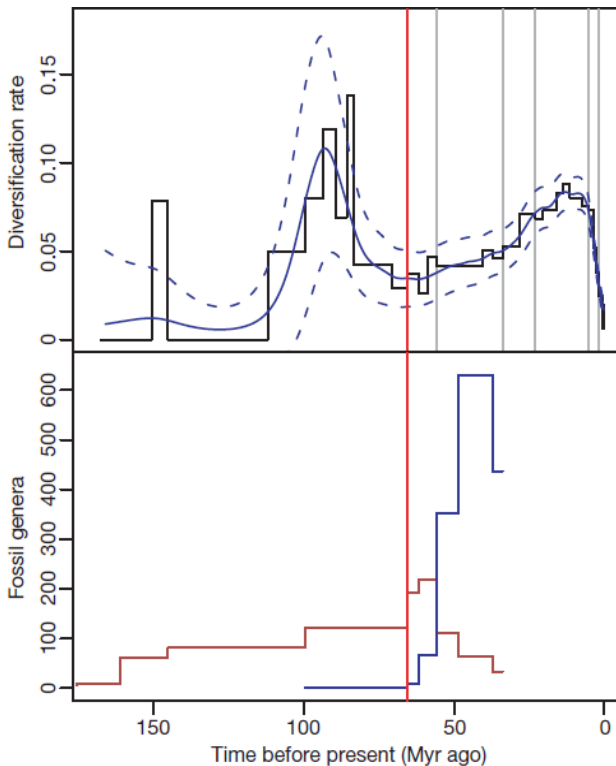
Recientemente y con el empleo de técnicas moleculares, estos resultados han sido debatidos. Bininda-Emons et al. (2007), analizaron las tasas de diversificación netas encontrando dos momentos claves en la diversificación de los linajes actuales, mucho tiempo antes de que la extinción del K/T sucediera. El primero de estos momentos se ubica entre 100 y 85 Ma atrás y el segundo durante o después del Eoceno temprano. En su estudio, los autores determinan que tanto los monotremas (hace 166.2 Ma), como los marsupiales y placentarios (hace 147.7 Ma) son las dos primeras divisiones en la filogenia que se formaron; sin embargo, el punto clave temporal de la diversificación de los euterios, es entre 100 y 85 Ma atrás. Es evidente entonces que la edad mínima que los estudios fósiles proveen, difiere de su origen actual; pero hay un gran desacuerdo en la magnitud de esta diferencia (Luo, 2007). Las fechas muy antiguas determinadas por los estudios moleculares, predecirían una filogenia conformada por gran abundancia de brazos largos, y un retraso prolongado en la diversificación de cada brazo, después del origen del mismo (Figura 6, Bininda-Emons et al. 2007). Sin embargo, los estudios que emplean información morfológica, tanto de grupos fósiles como actuales, demuestran que son muy pocos (Archibald & Deutschmann, 2001) o no hay ese tipo de linajes con un lapso de tiempo evolutivo tan largo (Asher et al. 2005; Wible et al. 2007). Esto último puede observarse en la filogenia y diversificación de este grupo (Figura 4, Luo, 2007), en la cual casi todos los clados de las formas de mamíferos del mesozoico son de relativamente corta vida, agrupados en numerosos episodios de diversificación acelerada; de modo que los brazos cortos que salen de cada episodio de diversificación son principalmente “terminaciones muertas” (Luo, 2007).

(Es evidente entonces que la edad mínima que los estudios fósiles proveen, difiere de su origen actual; pero hay un gran desacuerdo en la magnitud de esta diferencia (Luo, 2007). Las fechas muy antiguas determinadas por los estudios moleculares, predecirían una filogenia conformada por gran abundancia de brazos largos, y un retraso prolongado en la diversificación de cada brazo, después del origen del mismo (Figura 6, Bininda-Emons et al. 2007); sin embargo, los estudios que emplean información morfológica, tanto de grupos fósiles como actuales, demuestran que son muy pocos (Archibald & Deutschmann, 2001) o no hay ese tipo de linajes con un lapso de tiempo evolutivo tan largo (Asher et al. 2005; Wible et al. 2007). Esto último puede observarse en la filogenia y diversificación de este grupo (Figura 4, Luo, 2007), en la cual casi todos los clados de las formas de mamíferos del mesozoico son de relativamente corta vida, agrupados en numerosos episodios de diversificación acelerada; de modo que los brazos cortos que salen de cada episodio de diversificación son principalmente “terminaciones muertas” (Luo, 2007).

(Figura 5 arriba), coincidiendo con algunos eventos importantes en la historia de la Tierra (ej. la aparición de las angiospermas y la reducción general de las temperaturas globales).

Es evidente entonces que la edad mínima que los estudios fósiles proveen, difiere de su origen actual; pero hay un gran desacuerdo en la magnitud de esta diferencia (Luo, 2007). Las fechas muy antiguas determinadas por los estudios moleculares, predecirían una filogenia conformada por gran abundancia de brazos largos, y un retraso prolongado en la diversificación de cada brazo, después del origen del mismo (Figura 6, Bininda-Emons et al. 2007); sin embargo, los estudios que emplean información morfológica, tanto de grupos fósiles como actuales, demuestran que son muy pocos (Archibald & Deutschmann, 2001) o no hay ese tipo de linajes con un lapso de tiempo evolutivo tan largo (Asher et al. 2005; Wible et al. 2007). Esto último puede observarse en la filogenia y diversificación de este grupo (Figura 4, Luo, 2007), en la cual casi todos los clados de las formas de mamíferos del mesozoico son de relativamente corta vida, agrupados en numerosos episodios de diversificación acelerada; de modo que los brazos cortos que salen de cada episodio de diversificación son principalmente “terminaciones muertas” (Luo, 2007).

Figura 5. Patrones temporales de la diversificación de los mamíferos. Arriba: Tasas de diversificación neta [línea negra recta: tasa en cada edad o sub-época; línea curvada azul: tasa inferida por un GAM de la tasa contra el tiempo; líneas punteadas: intervalos del 95% de confianza. Abajo: Conteos de géneros de mamíferos en cada sub-época (Triásico tardío a Eoceno tardío). Líneas rojas y azules representan los géneros cuyas familias diversificaron predominantemente antes o después de la barrera entre Paleoceno/Eoceno, respectivamente. La línea vertical roja es la barrera K/T y las líneas grises separan las épocas Cenozoicas.

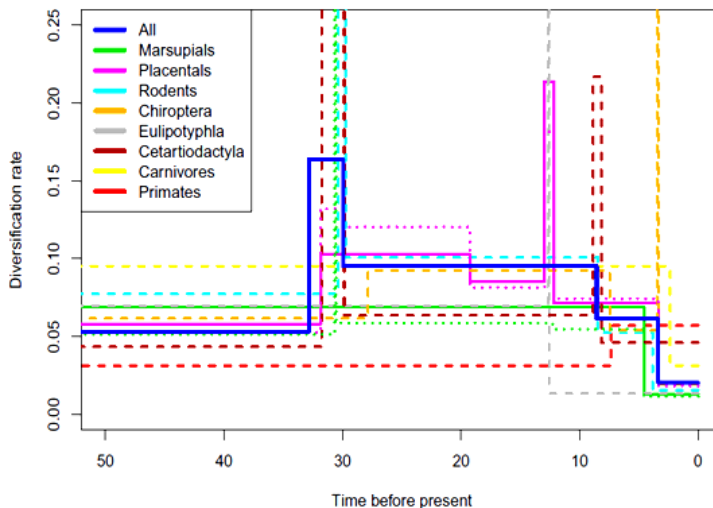


Fuente. Bininda-Emonds *et al.* 2007

Esta gran discrepancia entre los fósiles “jóvenes” y la datación molecular “vieja” de los linajes marsupiales y placentarios, es explicada actualmente por Stadler (2011), quien debate los resultados moleculares encontrados previamente; basándose en que la metodología empleada por Bininda-Emonds y colaboradores (2007), no tiene poder suficiente para detectar los cambios en las tasas, cuando existen un gran número de especies. De esta manera Stadler (2011) propone un modelo evolutivo (“birth-death-shift process”) que permite

La información que provee Stadler (2011) en su trabajo, da entonces un panorama “molecular” de la filogenia de los mamíferos, que se acerca mucho más al panorama “morfológico” que proveen los estudios fósiles (Luo, 2007). De esta manera, parece haberse encontrado un punto de conciliación entre la información molecular y fósil; las cuales por décadas se han contradicho, que podría interpretarse con dos momentos de diversificación de especies: (1) la barrera K/T después del evento de extinción masiva y (2) hace aproximadamente 33 Ma, probablemente como respuesta al inicio de la glaciación en la Antártica y la expansión de praderas.

Figura 7. Estimados de las tasas de diversificación de máxima verosimilitud (por millones de años) para la filogenia de mamíferos y los subgrupos placentarios, marsupiales y los seis subgrupos placentarios más grandes



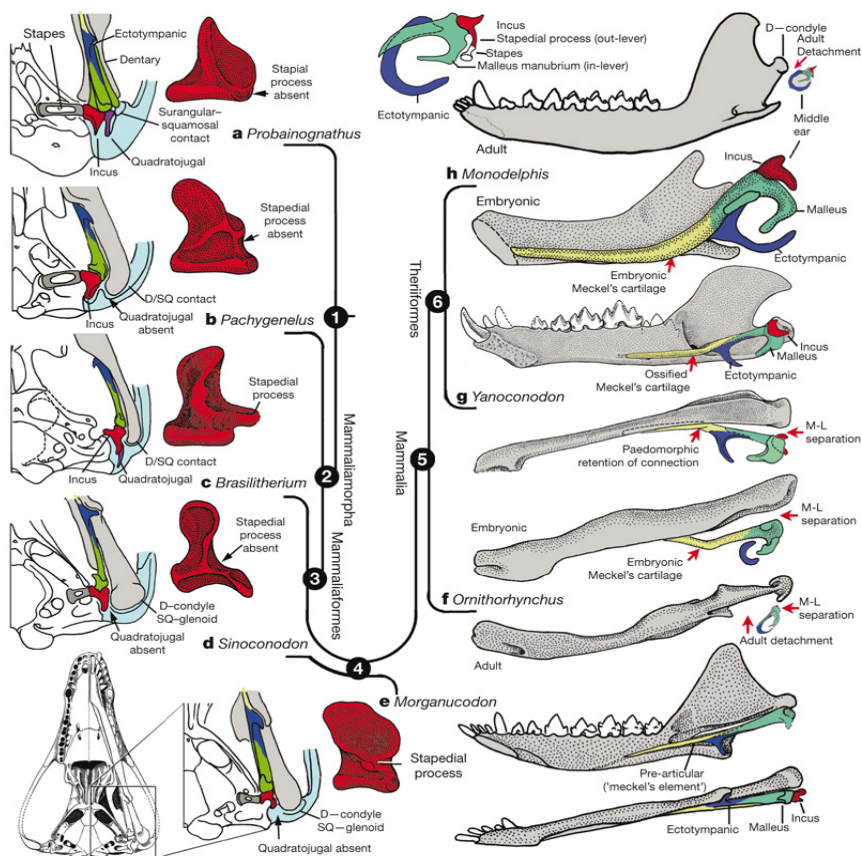
Fuente. Stadler, 2011.

La evolución de la morfología craneal de los mamíferos

La evolución de los pre-mamíferos sinápsidos, hasta las formas mamíferas actuales, muestra un incremento en la adquisición de apomorfias. Cada paso del ensamblaje del incremento de las condiciones precursoras, para lograr las complejas estructuras de los mamíferos; son paradigmas evolutivos de adaptaciones funcionales y diversificación taxonómica de este grupo. Las mayores transformaciones que ocurrieron se desarrollaron en el cráneo, destacándose el desarrollo de tres pequeños huesos en el oído medio, el cierre mandibular (Figura 8) y la evolución de los molares tribosfénicos (tres cúspides) (Figura 10) (Rich et al. 2005; Luo, 2007).

Con respecto a las homoplasias en el oído medio; en los pre-mamíferos cinodontes, los huesos postdentarios en la parte posterior de la mandíbula generan el cierre mandibular, así como el oído medio mandibular (Figura 8a). A lo largo de los taxa sucesivos más cercanos a los mamíferos, estos huesos muestran una reducción gradual de la mandíbula, mientras que el dentario muestra un alargamiento paulatino (Figura 8a-e). En el pre-mamífero más derivado y cercano a la forma mamífera (Sinoconodon, Figura 8d), el dentario se alarga lo suficiente para formar un cóndilo que articule con el glenoide escamoso formando un cierre mandibular real, conocido como la unión temporo-mandibular. Después de esto, en la evolución de los mamíferos actuales, el oído medio se separó de la mandíbula para formar el “oído medio craneal”, que es equivalente al oído medio definitivo (Figura 8f, h) (Luo, 2007).

Figura 8. Evolución de la unión cráneo-mandibular y del oído medio definitivo de los mamíferos en la transición cinodonte – mamífero



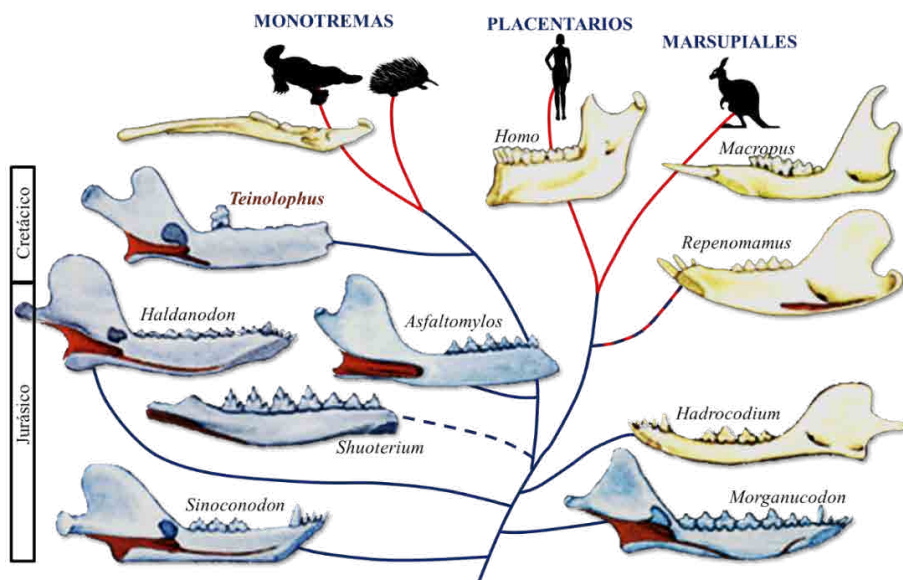
Fuente. Luo, 2007.

El desprendimiento del oído medio de la mandíbula y la suspensión móvil del mismo por medio del yunque hacia el cráneo; son cruciales para la sensibilidad del oído medio en los mamíferos, otorgándoles una audición sofisticada que les permitió la explotación de nichos nocturnos. La transmisión de sonido desde la membrana timpánica a través del oído medio, también requirió la disposición del manubrio del martillo en un nivel interno y del proceso del estribo del yunque en un nivel externo; con el fin de lograr la adaptación de impedancias (equilibrio entre el nivel de sonido que entra y sale) y la amplificación del sonido en el aire (Figura 8) (Luo, 2007).

La suspensión del yunque ágil y móvil en el cráneo, contribuye a la función sensitiva de escuchar. Ancestralmente el yunque se asocia con el hueso cuadro-yugal, formando una articulación con el cráneo que reforzaba el yunque como un punto de apoyo para la función de la bisagra mandibular, pero a su vez, reduce la sensibilidad en la audición (Figura 8a, c). A diferencia de las formas primitivas, la mayoría de mamíferos actuales presentan el proceso del estribo; que funciona como el punto de nivelación externa del oído medio, para adaptar las impedancias y amplificar el sonido; sin embargo, esta apomorfia no tiene una distribución congruente a lo largo de la transición de los taxa (Figura 8). Esta última evidencia que los experimentos evolutivos ocurrieron de manera repetida durante la transformación de la estructura del yunque, para lograr una mejor nivelación de las impedancias y de la sensibilidad auditiva (Luo, 2007).

Como se distingue, los grupos de pre-mamíferos, tienen el oído medio adherido al dentario, por el pre-articular y el ectotímpano (Figura 8e); sin embargo, se ha generado gran polémica sobre si el desprendimiento del oído medio de los mamíferos ocurrió una sola vez o más de una vez durante la evolución de este grupo; y si se trata de una reversión atavística (carácter ancestral) o de una adquisición convergente (Luo, 2007). Al respecto, Rich et al (2005), describieron una forma fósil (*Teinolophos trusleri*) ancestral de los monotremas actuales (Figura 9), que vivió después del momento de separación entre los monotremas actuales y los grupos placentarios y marsupiales; cuya mandíbula carece de esta estructura del oído formada por tres huesos. De esta manera, los autores prueban que la selección natural, debe haber derivado de esta misma transformación morfológica compleja (oído medio), en grupos independientes después de la separación de los monotremas (Rich et al. 2005).

Figura 9. Filogenia de los mamíferos actuales mostrando la ubicación del género *Teinolophos* cuya mandíbula carece del oído formado por tres huesos.

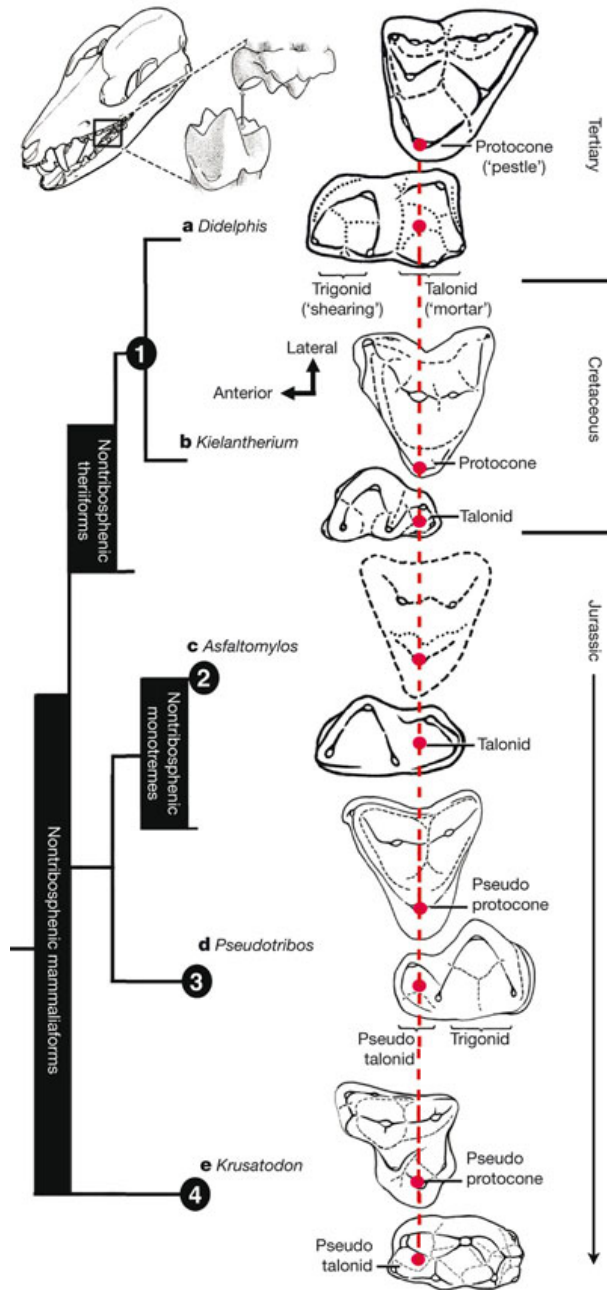


Fuente. Tomado y editado de Rich et al. 2005

La evolución de los molares tribosfénicos y pseudo-tribosfénicos es otra de las importantes transformaciones evolutivas de los mamíferos. Los molares tribosfénicos de los marsupiales y placentarios basales, tienen el protocono del molar superior, encajando en la concavidad talónida del molar inferior. Esta compleja estructura tiene mayores funciones versátiles, y ayuda en la función de morder; convirtiéndose en una innovación dental más efectiva para la omnivoría y faunivoría; conllevando a la diversificación basal de los marsupiales y placentarios (Luo, 2007).

Los molares tribosfénicos y los pseudotribosfénicos, lograron funciones análogas (deshacer, aplastar y moler) gracias a los arreglos opuestos de sus estructuras principales: en los molares tribosfénicos el protocono del molar superior se alinea con la concavidad talónida posterior al trigónido primitivo del inferior; al igual que en los molares pseudotribosfénicos, el pseudoprotocono análogo se alinea con la concavidad pseudo-talónida anterior del mismo trigónido del molar inferior. El protocono y su cúspide análoga son desarrollados de manera independiente por sus ancestros inmediatos (Luo, 2007).

Figura 10. Evolución convergente e iterativa de protoconos y pseudo-protoconos en los mamíferos del Mesozoico



Fuente. Luo, 2007.

Asociación entre variables filogenéticas y morfológicas

Numerosos estudios han sido realizados para entender el nivel de asociación entre las características morfológicas del cráneo y la filogenia del grupo, con resultados muy variados. Muchos de estos sugieren que el patrón de variación morfológica craneal y la divergencia es significativamente similar entre los rasgos genéticos neutros (filogenia) y los rasgos craneométricos (morfológica), demostrando una correlación positiva entre la filogenia y la morfología craneal de mamíferos. Algunos ejemplos de esto es la relación cercana encontrada entre pinnípedos y carnívoros, mediante el análisis de dos procesos óseos craneales (“bony tentorium y bony falx”) (Nojima, 1990); al igual que los resultados obtenidos por Radinsky (1984), quien analizó 26 especies de la familia Equidae en las que se encontró una reorganización estructural en el cráneo de los caballos acorde con la transformación filogenética de este taxón. De manera similar Messenger y McGuire (1998), encontraron una buena asociación entre los datos morfológicos y moleculares de las especies de cetáceos, permitiendo el desarrollo de una filogenia con bases fuertes. Los úrsidos por su parte mostraron una fuerte congruencia entre la morfología craneal y la filogenia de las especies (Sacco & Van Valkenburgh, 2004).

En marsupiales carnívoros pudo observarse nuevamente, una fuerte influencia filogenética sobre la forma craneal de los individuos, resaltando cuatro características básicas, con respecto a otros mamíferos carnívoros: alargamiento y ensanchamiento de los nasales en dirección posterior, unión temporomandibular ubicada más posteriormente, arcos cigomáticos más largos y robustos y en general el cráneo más aplanado y menos flexionado (Wroe & Milne, 2007). Otros estudios como el desarrollado por Asher *et al.* (2005) muestran cómo el análisis de la morfología craneal del fósil *Gomphos elkema*, permitió situarlo como el taxón base de los lagomorfos, proponiendo que los roedores y lagomorfos radiaron durante el Cenozoico y divergieron de otros mamíferos placentarios cerca al K/T. Un estudio reciente comprueba una vez más esta relación positiva, al analizar numerosas especies de felinos concluyendo que la radiación de diferentes diseños craneales y sus desempeños funcionales, parecen seguir el modelo de evolución Browniano, que considera que un clado cuyo ancestro común más cercano es más antiguo y con mayor longitud total de su brazo; se espera que tenga mayor varianza de caracteres, incluso cuando las tasas de evolución morfológica no difieren (Lencastre & Oliveira, 2011).

A pesar de esto, muchos otros estudios consideran que la morfología no es un indicador confiable de las relaciones filogenéticas puesto que son dinámicas que se llevan a cabo en cortos periodos de tiempo, por las caprichosas

adaptaciones que conllevan a la homoplasia, o también por la falta de diferenciación entre las poblaciones genéticamente distintas (Steppan, 1997; Caumul & Polly, 2005). Dentro de los ejemplos de esta falta de relación pueden nombrarse a los lémures (primates), en los que no se encontró ninguna conexión entre las variaciones en la forma mandibular y la filogenia del grupo, debido a la alta tasa de homoplasias (Viguier, 2002), así como los otáridos y fócidos quienes no mostraron una correlación fuerte entre las relaciones filogenéticas y la morfología craneal de algunas de sus especies (Jones & Goswami, 2010). También puede nombrarse el análisis craneofacial de las poblaciones humanas del sur de Suramérica, que mostró que la deriva genética no es el factor dominante en la diferenciación morfológica, considerando que las divergencias en la forma responden en mayor medida a factores no aleatorios (*ej.* ambiente), cuando existen grandes diferencias ecológicas (Pérez & Monteiro, 2009).

El que muchos estudios morfológicos no conlleven a una filogenia adecuada, indica que aún hay gran carencia de información biológica y morfológica de los individuos, o que la filogenia de las especies no se ha analizado de manera rigurosa en todas ellas (Asher *et al.* 2008). Así mismo los resultados opuestos de numerosos trabajos, también parecen responder a una ancestría común reciente (Caumul & Polly, 2005). La mayoría de los estudios que sí encuentran una señal filogenética significativa sobre la variación morfológica son poblaciones de las mismas especies o miembros de grupos de especies de divergencia reciente, cuyas secuencias de divergencia del ADNmt, no es mayor al 5 – 10%; mientras que aquellos estudios que no muestran una correlación filogenética y morfológica, la divergencia entre especies es mucho mayor (Caumul & Polly, 2005).

La información previamente expuesta sugiere que es mucho más plausible comprobar la influencia de la historia evolutiva en la morfología craneal de los organismos, cuando se analizan niveles taxonómicos bajos, a diferencia de cuando se analizan grandes grupos. Probablemente esto se relaciona con la calidad y cantidad de información disponible que permite una adecuada organización filogenética de los organismos; y que permitirá, por ende, encontrar una correlación positiva entre la morfología y la filogenia para las especies que se estén analizando. Adicionalmente la variación morfológica que es explicada por la filogenia puede ser mucho mayor (mayor relación) al analizar niveles taxonómicos bajos (*ej.* varias especies de un mismo género, o poblaciones de una misma especie); pues la variabilidad de la información filogenética (divergencia en la secuencia genética) es sin duda mucho menor, a la variabilidad que se incluye cuando esta información proviene de grupos a niveles taxonómicos mayores y que se encuentran evolutivamente más separados. En estos últimos, la variación fenotípica explicada por la filogenia

será menor (menor relación) en razón a que puede estar disimulada por otras variables (biológicas o ecológicas) que también influyen la definición de las formas.

Lo anterior es soportado por Caumul y Polly (2005), quienes proponen que los rasgos morfológicos probablemente tienen un rango óptimo finito para la reconstrucción filogenética. De este modo al tratar con organismos de divergencia reciente, el rango debe limitarse por el tiempo mínimo requerido para que en el taxón evolucionen diferencias medibles de los promedios poblacionales; mientras que cuando se analizan organismos con divergencias mucho mayores, el rango debe ser limitado por el tiempo requerido para que la estabilización o la selección adaptativa borren la historia filogenética profunda, a través de la convergencia. El principio que sustenta lo mencionado previamente, es que los genes evolucionan a diferentes tasas dependiendo de sus papeles funcionales; adicionalmente el rango de la utilidad filogenética de un gen particular es determinado por la tasa de mutación, la longitud de la secuencia y la selección de sitios no-sinónimos (Lemos *et al.* 2005). En el caso de los rasgos morfológicos, el rango será influenciado por la respuesta adaptativa del mismo, la cual es función del control genético y la fuerza de selección (Caumul & Polly, 2005).

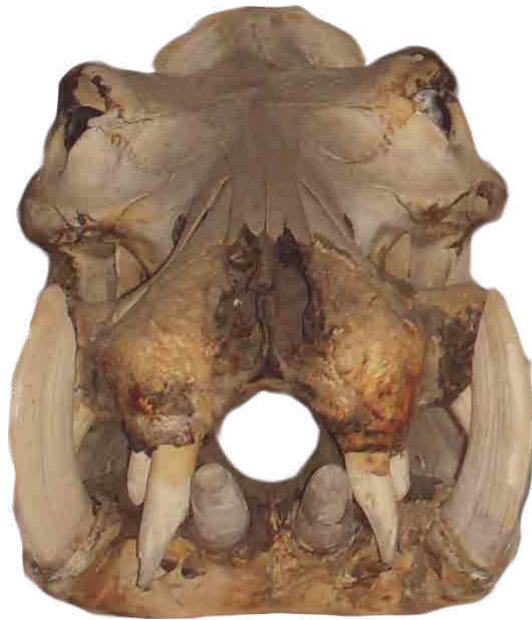
Capítulo III.

Convergencias evolutivas en la morfología craneal y mandibular de los mamíferos

“... las variaciones y diferencias individuales favorables, y la destrucción de aquellas que son nocivas, es lo que hemos llamado selección natural o supervivencia de los más aptos”.

(Charles Darwin. El Origen de las Especies [1809-1882])

Algunos estudios macroevolutivos se cuestionan si las divergencias de los linajes se correlacionan con diversificaciones ecológicas y morfológicas, con el fin de entender si el origen de los caracteres claves de los mamíferos, son eventos evolutivos sencillos, o son convergencias iterativas a pesar de su complejidad (Luo, 2007). No hay duda que la gran diversificación ecomorfológica de los mamíferos actuales, se vio acelerada en el Cenozoico temprano, como una radiación adaptativa de los mamíferos a los nichos desocupados por los dinosaurios extintos. A pesar de esto, dada la carencia de información fósil de mamíferos del Mesozoico, se creía un grupo sin especializaciones ecomorfológicas compuesto por animales pequeños con alimentación generalista y con una estructura poco especializada de sus miembros, para hábitos terrestres (Figura 11a); sin embargo, registros fósiles nuevos del Jurásico y Cretácico, describen mamíferos de grandes tamaños como el carnívoro semi acuático *Castorocauda* (500-800 g) (Figura

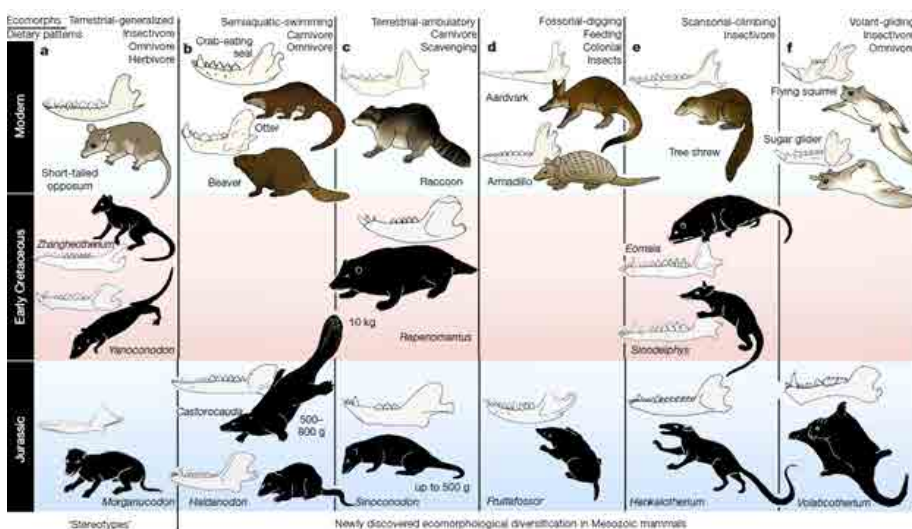


11a). Sin embargo, registros fósiles nuevos del Jurásico y Cretácico, describen mamíferos de grandes tamaños como el carnívoro semi acuático *Castorocauda* (500-800 g) (Figura

11b), o los carroñeros Sinocodon (más de 500 g) y Repenomamus (10 kg) (Figura 11c) (Luo, 2007).

De esta manera, estos nuevos descubrimientos fósiles han demostrado que muchos de los mamíferos del Mesozoico, tienen convergencias con mamíferos actuales altamente especializados (Figura 11) (Luo, 2007); poniendo en evidencia que durante los pasados 65 millones de años, algunos arreglos ecomorfológicos craneales y mandibulares, tan distintos como los del felino dientes de sable, los hipercarnívoros que rompen huesos, las formas parecidas a mapaches frugívoros y los especialistas en artrópodos; han evolucionado más de una vez (Van Valkenburgh, 2007). Esta convergencia entre especies lejanamente relacionadas, proveen fuerte evidencia de fenómenos evolutivos que ocurren en respuesta a condiciones similares (Van Valkenburgh, 2007).

Figura 11. Experimentos de la diversidad evolutiva de los mamíferos del mesozoico, y su convergencia ecológica con ecomorfotipos de mamíferos modernos.



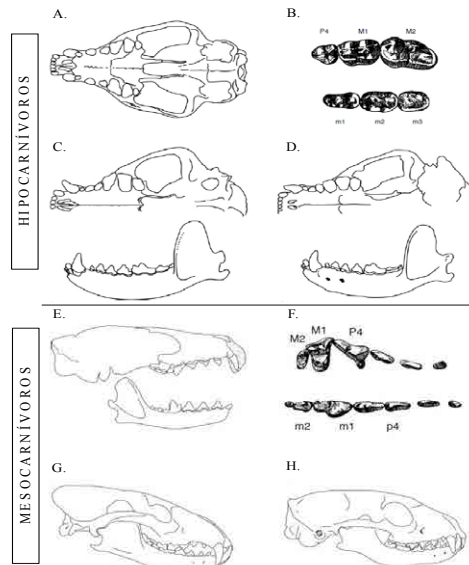
Fuente. Luo, 2007.

El orden Carnívora es un grupo de organismos con elevada diversidad ecológica, y muchos de sus miembros son especies clave en sus respectivos ecosistemas. La gran diversidad de dietas está reflejada por una elevada variedad de morfologías craneales y mandibulares, que ha permitido separar a los mamíferos en tres categorías principales: hipercarnívoros (dieta >70% de vertebrados), mesocarnívoros (dieta 50-70% de carne, y se balancea con in-

vertebrados) e hipocarnívoros (dieta >70% de invertebrados); y en cada una de estas categorías pueden notarse claros ejemplos de convergencia evolutiva (Van Valkenburgh, 2007).

En los hipocarnívoros; desde el cánido extinto (*Phlaocyon leucosteus*), hasta los úrsidos, vivérridos y mapaches actuales; comparten características similares como molares post-carnasiales cuadrados y extendidos para producir un área más efectiva para moler, así como caninos reducidos (Figura 12). Los mesocarnívoros, a lo largo de la historia se caracterizan por denticiones que permiten tanto rasgar como moler el alimento; mediante caninos más pronunciados, dientes incisivos bien desarrollados, así como molares con áreas grandes (Figura 12). Por otra parte, los hipercarnívoros se dividen en cuatro subgrupos según sus formas: dos son tipo felinos (dientes de sable y dientes caninos cónicos), y los otros dos corresponden a los tipos hiénidos y los grandes cánidos (Figura 13) (Van Valkenburgh, 2007).

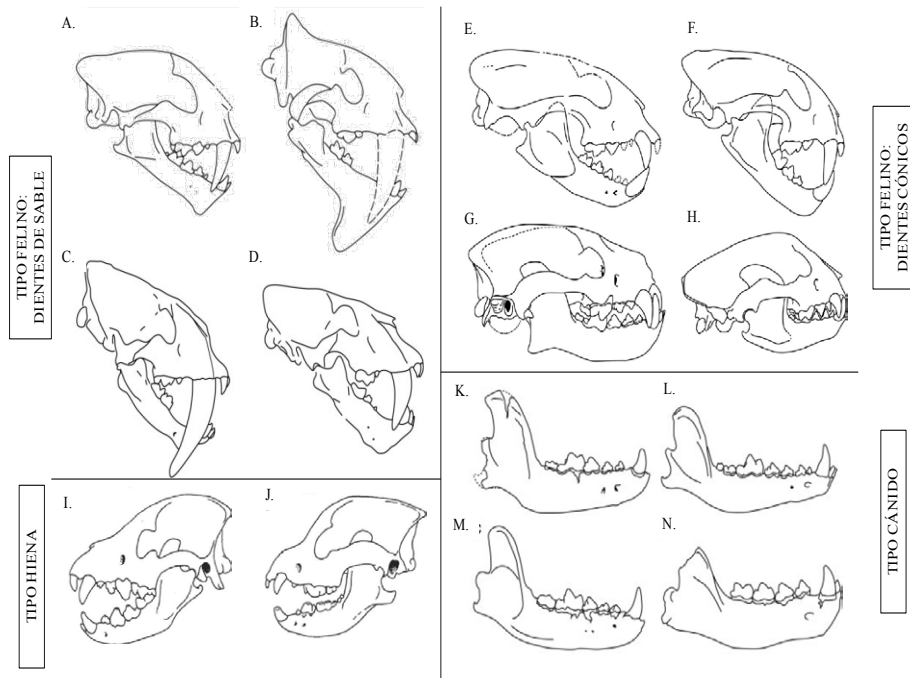
Figura 12. Convergencias morfológicas entre hipocarnívoros (arriba) [(A) Vista ventral del cráneo de *Arctictis binturong*; (B) vista oclusal de los dientes superiores e inferiores laterales de un oso úrsido; (C) cánido extinto *Phlaocyon leucosteus*; (D) el mapache actual *Procyon lotor*] y mesocarnívoros (abajo) [(E) Vista lateral del cráneo y (F) de los dientes del primer cánido *Prohesperocyon wilsoni*; (G) vista lateral de los cráneos del anficiónido *Daphoenus vetus*; (H) la mangosta de cola blanca *Ichneumia albicauda*.



Fuente. Van Valkenburgh, 2007.

El primer grupo conformado por el tipo felino “dientes de sable” (Figura 13), corresponde a animales extintos que tienen algunas características morfológicas extremas, destacándose los dientes caninos de gran longitud. De manera general se caracterizan por haber perdido tanto su dentición moledora post-carnasial, así como las cuencas talónidas de los carnasiales inferiores empleadas para moler alimento. Su rostro se acorta en longitud, lo cual da mayores ventajas mecánicas en los abductores mandibulares, para las mordidas hechas con los caninos; y también reduce el estrés de torsión en el cráneo, por las cargas no equilibradas de los caninos. La dentición anterior es larga, prominente y curvada, permitiendo el uso de los incisivos en la alimentación con las mandíbulas casi cerradas, así como durante la captura de presas (Figura 13A-D) (Van Valkenburgh, 2007). La evolución repetida de este morfotipo en los carnívoros (nimrávidos, felinos), así como en creodontos (Machaeroides) y marsupiales (Thylacosmilus), muestra que fue un diseño exitoso; a pesar de la pérdida aparente de la eficiencia biomecánica. Algunos ensayos realizados han puesto en evidencia que la extensión de los caninos de estas especies, les permitían dominar y matar a sus presas con mayor rapidez, minimizando así la probabilidad de salir herido; disminuyendo los costos energéticos de esta acción y optimizando el tiempo de alimentación, antes de que otros carroñeros llegaran a alimentarse de sus presas (Salesa et al. 2005, 2006; Van Valkenburgh, 2007).

Figura 13. Convergencias morfológicas craneales y mandibulares en los hipercarnívoros, según su grupo. 1. Tipo felino de dientes de sable (arriba izquierda) [vistas laterales del cráneo de los nimrávidos (A) *Dinictis felina* y (B) *Eusmilus sicarius*; y de los felinos (C) *Smilodon fatalis* y (D) *Homothe-rium serus*]. 2. Tipo felino de dientes cónicos (arriba derecha) [vistas laterales del cráneo (E) del primer felino *Proailurus lemanensis*; (F) la pantera nebulosa actual *Neofelis nebulosa*; (G) el cánido extinto *Enhydrocyon* sp. y (H) el mustélido extinto *Megalictis ferox*]. 3. Tipo hiena (abajo izquierda) [vistas laterales del cráneo de (I) la hiena moteada *Crocuta* y (J) el cánido boropagínido extinto *Borophagus secundus*]. 4. Tipo cánido (abajo derecha) [vistas laterales mandibulares de (K) el cánido boropagínido *Epicyon haydeni*; (L) el lobo gris actual *Canis lupus*; (M) el úrsido hemiciónido *Phoberocyon johnhenryi*; (N)] el hiénido extinto *Chasmoporthetes ossifragus*]



Fuente. Van Valkenburgh, 2007.

Por otra parte, la morfología del tipo felino de “dientes cónicos”, se caracteriza porque las filas de dientes se acortan por la pérdida de los molares post-carnasiales y por la disminución de los premolares anteriores. Adicionalmente, el rostro es corto, los dientes caninos son alargados y relativamente redondos en su sección transversal. Otras características adicionales de este morfotipo incluyen la expansión lateral de los arcos cigomáticos, la extensión del cerebro, así como el ensanchamiento y mayor altura del occipucio (Figura 13E-H). La combinación de dientes y mandíbulas fuertes, al igual que extremidades flexibles y garras retráctiles; convierten a estos animales en depredadores efectivos. Este morfotipo característico de la familia Felidae, ha evolucionado en por lo menos cuatro familias más; tres de las cuales son caniformes y una feliforme (Figura 13E-H) (Van Valkenburgh, 2007).

Los morfotipos de hipercarnívoros que conforman el tipo hiénido se destacan por presentar rostros un poco cortos (incrementando la ventaja mecánica de los abductores mandibulares); así como por la reducción en número y tamaño de los molares post-carnasiales, y la presencia de premolares masivos y cónicos. Estos organismos suelen romper huesos con sus premolares y dado que la apertura bucal es mayor con respecto al punto de unión mandibular, les

permite consumir huesos más grandes. Adicionalmente, el cráneo tiene una cresta sagital que crece detrás de las órbitas, cuya altura refleja la expansión del área de sujeción del músculo abductor mandibular primario (temporal); y también fortalece el cráneo al disipar las fuerzas de compresión que se generan al romper los huesos. Este morfotipo ha evolucionado por lo menos tres veces en los carnívoros: boropagínidos (caniformes), hiaénidos y percrocútidos (feliformes) (Figura 13I-J) (Van Valkenburgh, 2007).

Por último, los hipercarnívoros del tipo cánido, se caracterizan por tener rostros anchos, que dan mayor ventaja mecánica a los abductores mandibulares; mandíbulas más profundas, dientes caninos e incisivos alargados y molares post carnasiales reducidos. Adicionalmente este tipo, ha modificado su primer molar inferior en cuchillas alongadas (trigónido), permitiendo un mayor corte de la presa durante las mordidas (Figura 13K-N). Estos organismos suelen aplastar los huesos con los molares post-carnasiales, dándoles una ventaja mecánica en la musculatura abductora-mandibular; con respecto a los morfotipos hienidos. Estas características son de gran importancia en este grupo, dado que estos organismos matan a sus presas con las mandíbulas y dientes únicamente. Teniendo en cuenta que las modificaciones morfológicas de este tipo no son tan extremas como los nombrados anteriormente, es lógico que haya evolucionado numerosas veces en al menos cinco familias de los carnívoros (Feliformes: Hyaenidae. Caniformes: Canidae, Ursidae, Amphicyonidae, Ailuridae) (Van Valkenburgh, 2007).

Capítulo IV.

Mecanismos ecológicos que influyen en la morfología craneal de los mamíferos

*“... No es probable que sea la variabilidad un efecto inherente y necesario en todas las circunstancias. La mayor o menor fuerza de la herencia y la propensión a retroceder determinarán si las variaciones han de mantenerse. La variabilidad está regida por muchas leyes desconocidas entre las cuales el incremento correlativo es probablemente la más importante. Algo, aunque no sepamos cuánto hay que atribuirles a las condiciones de vida. Algún efecto, quizá grande puede atribuirse al uso o desuso de los órganos. **El resultado final es, pues, infinitamente complejo**”.*

(Charles Darwin. El Origen de las Especies [1809-1882])



La ecología y la morfología proveen expresiones alternativas, pero mutuamente consistentes, como resultado de los ajustes evolutivos y ecológicos entre el fenotipo y el ambiente (Bock, 1994). El ambiente incluye nu-

merosos factores que pueden influir en la morfología a través de procesos relacionados a factores físicos (*ej.* clima), la ubicación geográfica (*ej.* nivel de variabilidad ambiental), la estructura del hábitat (que puede relacionarse con las capacidades locomotoras), la amplitud de dieta y la repartición de los recursos (*ej.* alimentación) e incluso las características de historia de vida y comportamiento de cada población (*ej.* conductas de agresión entre machos) (Ricklefs & Miles, 2004).

Este proceso puede estar mediado por la plasticidad fenotípica, la cual puede definirse como la habilidad de un organismo para expresar diferentes fenotipos, dependiendo de las características ambientales (bióticas y abióticas) a las que se ve sometido. Para esto, ciertos genotipos pueden cambiar su química, fisiología, desarrollo, morfología o comportamiento en respuesta a las condiciones del ambiente; con el fin de maximizar el desempeño de cada estructura en ambientes variables (Agrawal, 2001, Garland & Kelly, 2006). Sin embargo, los cambios inducidos ambientalmente pueden ser o no reversibles, dependiendo del organismo, del rasgo, de la longitud del ciclo de vida y del tiempo de exposición al evento ambiental. A pesar de esto, algunas respuestas fenotípicas (especialmente las morfológicas) son canalizadas y no pueden ser revertidas al estado original, incluso cuando ya ha terminado el factor ambiental o la interacción que produjo el cambio (Agrawal, 2001; Garland & Kelly, 2006).

Desde un punto de vista ecológico, las relaciones ecomorfológicas permiten estimar las relaciones ecológicas de las especies, teniendo en cuenta su posición en el espacio morfológico; así como la funcionalidad de esta relación en términos del comportamiento y del diseño de los organismos. De esta manera, la morfología de las especies y sus caracteres estructurales, pueden mostrar factores selectivos en el ambiente; así como las limitaciones en la respuesta del fenotipo a estos factores. De este modo, la distribución ecológica y geográfica de una población y la coexistencia de poblaciones en una comunidad local, también pueden estar limitadas por el rango ecológico de un fenotipo (Ricklefs & Miles, 2004).

En el cráneo de mamíferos, el rostro (especialmente la maxila y el yugal) logra su tamaño y forma adulta, después que la base y la caja craneal lo han hecho; siguiendo el patrón del crecimiento somático relacionado con la inserción del músculo masticador, razón por la que el rostro está muy influenciado por el ambiente durante la ontogenia. La caja craneal por su parte, alcanza la forma y tamaño adulto relativamente rápido y actúa como estructura de soporte para el cerebro; pero crece por fuerzas mecánicas que regulan la transcripción de factores, en las suturas; por lo que también está influenciada

por el ambiente durante la ontogenia. La base craneal está sujeta en menor proporción a la influencia ambiental, debido a que es la primera región del cráneo en alcanzar su tamaño y forma adulta, y actúa como estructura de soporte para el cerebro, y como sitio de paso para múltiples vasos y nervios; por lo que las diferencias que se puedan encontrar pueden ser respuesta más a la selección direccional, que a la plasticidad fenotípica (Pérez & Monteiro, 2009).

Durante décadas se ha sugerido que la competencia entre las especies es el principio fundamental en la organización ecológica de las comunidades. Numerosos ecólogos consideran que las interacciones de competencia resultan en la repartición de los recursos, que busca disminuir la competencia interespecífica y facilitar la coexistencia; sin embargo, dado que la competencia ocurre en un amplio rango de hábitats y zonas que son parcialmente compartidas por cada par de especies interactuantes; se debería esperar encontrar un espaciamiento morfológico regular de tamaño o forma en una comunidad local (Ricklefs & Miles, 2004).

Teniendo en cuenta entonces que la competencia ecológica puede influenciar la forma de las especies; el rango de un carácter morfológico en una especie, puede estar limitado por la competencia de las especies vecinas, en cuyo caso puede darse un desplazamiento de caracteres. Este desplazamiento ecológico de caracteres es considerado una fuerza dominante en ecología evolutiva, y describe el patrón en el que las diferencias morfológicas entre las especies simpátricas son realizadas, a través de la competencia intraespecífica. Este suceso puede darse cuando las dos especies tienen un solapamiento en sus rangos geográficos; de modo que los individuos de las dos especies, difieren más si son muestreados en los lugares donde ambas especies están presentes (simpatria), que los individuos que son muestreados en lugares donde solo se encuentra una de estas especies (alopatria) (Adams & Rohlf, 2000).

A pesar de esto, la respuesta fenotípica a la competencia de recursos por dos especies (o poblaciones), depende del balance entre la especialización por el recurso (que asemeja los fenotipos de los organismos) y la selección para evitar la competencia (que los hace diferenciarse entre ellos). Así, bajo condiciones normales, la competencia de dos especies por los mismos recursos, no necesariamente conlleva a un desplazamiento de caracteres significativo (Stalkin, 1980).

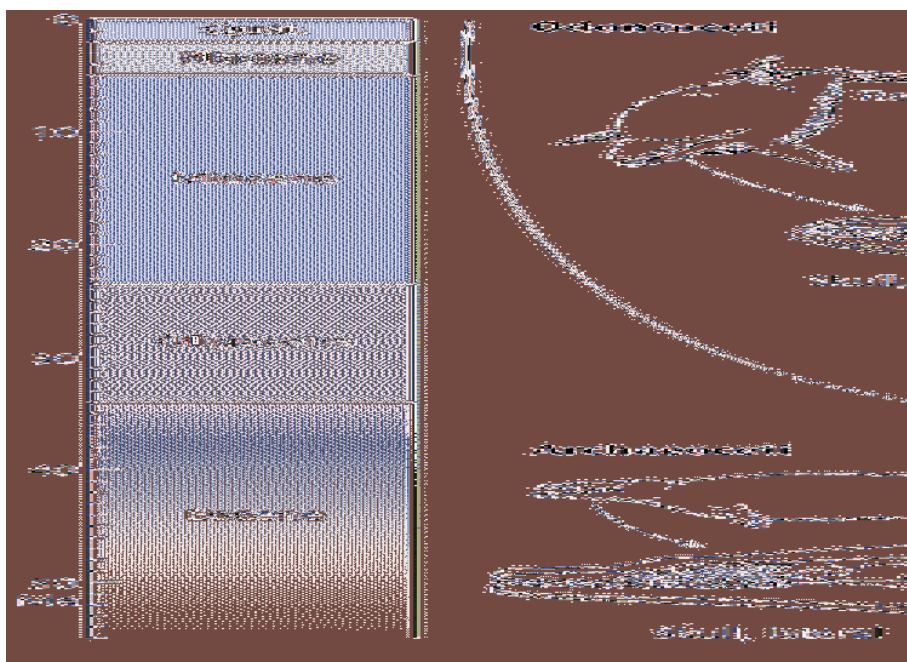
Hábitat, clima y geografía

Como se nombró previamente, el grupo de los mamíferos incluye especies que se han adaptado a vivir parte o sus ciclos de vida completos tanto

en tierra, agua y aire. La mayoría de las especies son terrestres, por lo que su morfología craneal se ajusta a las descripciones previas; sin embargo, pueden notarse diferencias anatómicas interesantes en las especies que se desenvuelven en hábitats diferentes.

Con respecto a los mamíferos marinos, la morfología craneal de pinípedos, nutrias y sirénidos, es muy similar a la de los mamíferos terrestres; sin embargo, los cetáceos son un grupo característico que exhibe modificaciones significativas en la morfología del cráneo, para el desarrollo de la vida en el ambiente acuático. Ambos grupos de cetáceos (odontocetos y misticetos), tienen un cráneo telescópico, en el que algunos huesos están comprimidos e incluso se solapan. Tanto odontocetos (delfines y marsopas), como misticetos (ballenas), muestran elongaciones en los huesos que forman el rostro (hocico) y tienen la caja craneal reducida (Figura 14) (Kardong, 2001; Berta et al. 2006).

Figura 14. Esquema de la evolución del cráneo de los cetáceos



Fuente. Fordyce, 2001.

Una de las principales modificaciones de los cetáceos es la ubicación de las narinas en la zona dorsal del cráneo; como una adaptación para la respiración de los organismos, sin tener que sacar la cabeza fuera del agua. Los huesos faciales de los odontocetos se expanden en dirección posterior;

mientras que en las ballenas, los huesos occipitales se expanden anteriormente (Figura 14). Las ballenas adicionalmente tienen una maxila considerablemente alargada de la cual cuelgan largas barbas que son especializaciones del epitelio oral, que actúan como un filtro que captura partículas de alimento, cuando el flujo de agua pasa a través de ellas (Figura 14) (Kardong, 2001, Berta et al. 2006).

Los cetáceos y sirénidos, son los dos únicos grupos de mamíferos marinos completamente acuáticos (no pueden moverse, reproducirse o alimentarse en tierra) y gracias a esto, han desarrollado cuellos muy cortos, en respuesta a una menor necesidad de musculatura “anti-gravitacional”, que soporte la cabeza como pasa en los mamíferos terrestres (Ketten, 1992; Kardong, 2001).

Los cetáceos adicionalmente se caracterizan por tener el sistema auditivo mejor adaptado entre los mamíferos marinos (Ketten, 1992). Este sistema emplea señales acústicas para la navegación y reconocimiento bajo el agua de las más de 80 especies de este grupo, que habitan océanos, lagos y ríos. A pesar de esto, hay diferencias notables en los comportamientos de alimentación y migraciones entre odontocetos y mysticetos; por lo que las frecuencias en las vocalizaciones que producen, están influenciadas por sus distintas historias de vida (Akamatsu, 2008).

En los odontocetos, dos canales de tejido blando conducen el sonido hasta el oído; mientras que en mysticetos, la conducción se hace por medio de tejido blando y hueso. El oído medio está relleno de aire, pero tiene mucosa extensible. Las estructuras cocleares se encuentran hipertróficas como una posible adaptación para los altos ruidos de fondo; mientras que los componentes vestibulares son reducidos, lo cual es consistente con la fusión cervical. Hay dos veces mayor densidad celular del ganglio auditivo (2000 – 4000 / mm) y el rango de longitudes de las membranas también tiene un gradiente mucho mayor (20 – 70 mm), que los mamíferos terrestres. Los odontocetos tienen entre 20 y 60% de membrana ósea de soporte y radios basales mayores a 0.6, lo cual se relaciona con una audición por encima de los 150 kHz. Los mysticetos tienen radios apicales menores a 0.002 y no tienen soporte lateral óseo, implicando una audición aguda infrasónica. Por último, los conteos excepcionalmente elevados de fibras auditivas, sugieren que tanto mysticetos como odontocetos, tienen oídos “cableados” como mecanismo para el procesamiento de señales complejas, que la mayoría de mamíferos terrestres no son capaces de percibir (Ketten, 1997).

Los delfines y las marsopas, tienen un sonar a partir de trenes de pulsos ultrasónicos, llamados ecolocalizaciones. Como depredadores de alto nivel trófico, los odontocetos requieren un sistema sensorial de gran exactitud

para capturar sus presas. Los delfines adicionalmente, cuentan con otro tipo de vocalización basada en silbidos con un ancho de banda pequeño y de larga duración, que se caracterizan por ser señales de baja frecuencia que viajan distancias mayores que el sonar. El papel de los silbidos es mantener el vínculo entre la madre y su cría, o reconocerse entre sí, en grupos de animales durante los nacimientos o migraciones (Akamatsu, 2008). Por su parte, las ballenas producen sonidos de muy baja frecuencia (hasta 17 Hz en las ballenas azules), que aparentemente son empleados para un gran rango de comunicaciones alcanzando decenas de kilómetros o más, desde la fuente de sonido. Esta herramienta de comunicación de gran alcance, es una ventaja evolutiva para estos organismos dadas sus grandes áreas de apareamiento, reproducción y alimentación; que se ajustan a las extensas migraciones que desarrollan (Akamatsu, 2008).

Aquellos mamíferos terrestres que eventualmente hacen uso de los ecosistemas acuáticos, también pueden mostrar variaciones morfológicas craneales y mandibulares; como el caso de la zarigüeya *Neomys fodiens*; cuyo basicráneo y cóndilo mandibular muestran variaciones morfológicas significativas. El basicráneo está asociado con el crecimiento cerebral, la flexión craneal y la postura; y su forma está definida por especializaciones acuáticas que permiten hacer más eficientes la alimentación bajo el agua (Rychlik et al. 2006).

Con respecto a las adaptaciones craneales de mamíferos que pasan parte de su ciclo de vida en el aire; los murciélagos son el único grupo de mamíferos que pueden volar, y constituyen cerca de un cuarto de todos los mamíferos existentes. La mayoría de adaptaciones para el vuelo en los murciélagos están dirigidas al esqueleto post-craneal, sin embargo, el cráneo también ha desarrollado una amplia gama de adaptaciones que tienen gran relación con su diversidad en la alimentación (insectos, frutas, granos, vertebrados, néctar y sangre) (Freeman, 1998, Dumont, 2007). Con respecto a las adaptaciones craneales para el vuelo, parece que la presión de selección está dirigida a poseer la masa craneal mínima requerida, que sea acorde con las demandas energéticas del vuelo. De este modo, esta estructura craneal podría considerarse como una “optimización anatómica” para alcanzar las demandas mecánicas; con respecto a otros mamíferos. Por esta razón, los murciélagos han sido propuestos como un sistema modelo único, para estudiar la evolución de la diversidad de la forma craneal y las implicaciones funcionales; enfocado a la evolución de las estrategias de alimentación en los mamíferos (Dumont, 2007).

Por otra parte, el clima es otro factor que también juega un papel clave en la definición del fenotipo de las especies, gracias a las adaptaciones ecotí-

picas de los organismos al medio donde se encuentren. Al revisar la evolución de las especies se hace evidente que la selección natural es particularmente eficiente durante catástrofes y periodos de gran estrés ambiental (Mayr, 1956); demostrando que las condiciones ambientales son un vector de gran fuerza en la variabilidad morfológica de las estructuras anatómicas de las especies.

La regla de Bergmann (1847, en: Mayr, 1956) con su respectiva reformulación realizada por Rensch (1938, en: Mayr, 1956), propone que las especies de vertebrados de sangre caliente que habitan climas más fríos tienden a tener mayor tamaño, que sus congéneres de ambientes más cálidos (Mayr, 1956). La explicación de esta regla se basa en que el incremento en el tamaño implica un aumento más rápido en el volumen de un animal con respecto a su área de superficie; haciendo que la pérdida de calor por superficie sea relativamente menor (Meiri & Dayan, 2003). Meiri y Dayan (2003) evaluaron la validez de esta regla en la actualidad, encontrando que, para los mamíferos, la regla es una generalización ecológica válida en los niveles de clase, orden y familia; excluyendo a los órdenes de insectívoros y roedores. A pesar de esto Dayan y Simberloff (1994), al analizar las mandíbulas de los roedores de la familia Heteromyidae, comprobaron el desplazamiento de caracteres que propuso Bergmann; sugiriendo que algunos caracteres estructurales de los organismos pueden ocultar los gradientes Bergmannianos (Meiri & Dayan, 2003).

Adicionalmente, numerosos estudios comparativos y experimentales han mostrado una asociación significativa entre la masa corporal, las proporciones corporales, y las tasas metabólicas basales (TMB), con la temperatura media anual o la latitud. El clima frío juega un papel importante en la variación morfológica y fisiológica de los individuos expuestos, elevando su TMB e incrementando su tamaño o masa corporal; lo cual a su vez involucra diferencias pequeñas, pero significativas en la forma craneofacial, que se asocian con grandes cambios en tamaño (Pearson & Millones, 2005; Pérez & Monteiro, 2009). Particularmente el estrés causado por bajas temperaturas, genera una disminución en el tamaño del cuerpo, una nariz más angosta y un neurocráneo más redondeado (Pérez & Monteiro, 2009).

En las poblaciones humanas del sur de Suramérica se encontró que la temperatura promedio anual se asocia con algunos rasgos de la variación morfológica de la caja y la base craneal; de modo que los grupos más sureños muestran cajas craneanas más robustas y largas, con respecto a sus congéneres que habitan zonas más norteñas (Pérez & Monteiro, 2009). Así mismo, la morfología craneal, mandibular y dentaria de los sorícidos acuáticos (musarañas), mostraron un gradiente de tamaño ajustándose a la regla de Bergmann, cuando no están en simpatria con sus congéneres (Rychlik et al. 2006).

Con respecto a la posición geográfica de los organismos, puede considerarse que la variación morfológica va a ser mayor cuando los individuos viven en los límites de sus distribuciones geográficas, pues generalmente están sujetos a condiciones sub-óptimas, cercanas a su límite de tolerancia (Yablokov, 1986). Algunos casos específicos donde se ha podido confirmar este tipo de asociaciones entre el ambiente y la morfología, incluyen el análisis de la variación en la forma mandibular del roedor *Thrichomys apereoides*, la cual se encontró fuertemente influenciada por la latitud en donde la población habitaba (Duarte et al. 2000). Un caso similar fue encontrado al revisar las variaciones morfológicas craneales de los lémures, quienes mostraron una estrecha relación con su biogeografía; que a su vez se define por las condiciones ambientales. Este grupo mostró que las características de forma están determinadas en gran medida por las barreras ecológicas, a través de adaptaciones, así como de variaciones ecofenotípicas (Viguier, 2002).

La dieta

La trofodinámica representa uno de los principales aspectos del funcionamiento de los ecosistemas (Pauly *et al.* 1998, 2000), por lo que entender los factores que determinan la dinámica trófica de los organismos y su relación con la morfología, contribuye a la comprensión del papel ecológico que desempeñan estos individuos en los sistemas en que se encuentran.

Numerosos factores interaccionan para determinar los patrones de uso de presas por parte de los depredadores; sin embargo, hay dos aspectos primordiales que interactúan y determinan lo que un depredador come. El primero es un factor ambiental definido por la presencia y disponibilidad de un tipo de presa particular. El segundo se refiere a una propiedad intrínseca del diseño del sistema de alimentación del depredador, que definirá su efectividad en la localización, captura, manejo y digestión de cada tipo de presa. Entendiendo entonces que la habilidad individual para explotar un recurso, tiene una fuerte base en el diseño de los sistemas morfológicos involucrados; la morfología funcional y la ecomorfología son importantes fuentes de explicaciones mecánicas de los patrones de uso de los recursos (Wainwright, 2004).

En mamíferos específicamente, la alimentación determina en gran medida el tamaño, forma y robustez del cráneo, así como la forma, tamaño y disposición de los dientes (Goswami, 2006). En términos funcionales, un cráneo relativamente corto, confiere una distancia reducida entre la unión temporo-mandibular y los puntos de mordida en la dentición, aumentando la fuerza de mordida. De manera similar un cráneo más ancho, generalmente se

correlaciona con mayores musculaturas abductoras mandibulares; permitiendo generar mayores fuerzas de mordida y resistir el alto estrés generado en la caza de sus grandes presas, o en la mordida de materiales duros como el hueso (Goswami *et al.* 2010).

Dentro de los mamíferos, el orden Carnívora es reconocido ecológicamente como el más diverso, incluyendo tamaños de cuerpo muy distintos que van desde comadreas de 30 g de peso corporal, hasta los osos polares y cafés cuyos pesos alcanzan los 1000 kg. Esta diversidad de organismos deriva de la gran variedad ecológica, puesto que habitan desde desiertos hasta bosques tropicales; por lo que incluyen múltiples espectros tróficos que van desde felinos y algunos canidos y mustélidos hipercarnívoros, hasta especies casi exclusivamente herbívoras como los pandas (Walker *et al.* 1975; Wozencraft, 1993; Van Valkenburgh, 2007). Christiansen y Wroe (2007) analizaron las fuerzas de mordida en relación a la ecología trófica del orden carnívoro, encontrando una tendencia evolutiva a incrementar la fuerza de mordida con la masa corporal, caracterizándose tanto hacia carnívoros de presas grandes, como hacia herbívoros cuya dieta se basa en material vegetal duro y fibroso. A pesar de que la fuerza de mordida provee información valiosa, los autores reconocen que deben ser considerados caracteres morfológicos del cráneo y la dentición; puesto que especializaciones a presas de gran tamaño vienen acompañadas con el desarrollo de dientes carniceros avanzados, mientras que las especies cuya dieta se basa en plantas mecánicamente resistentes, tienen una dentición altamente molarizada (Wroe *et al.* 2005; Christiansen & Wroe, 2007).

En algunos mamíferos carnívoros ha sido confirmada la correlación ecomorfológica, entre la longitud de la rama dentaria con la alimentación; de modo que aquellos individuos con rama dentaria corta (*ej.* mustélidos y félidos), suelen matar a sus presas con un mordisco poderoso; mientras que los que tienen la rama dentaria relativamente larga (*ej.* canidos), usan sacudidas y pequeños mordiscos (Radinsky, 1985; Wroe & Milne, 2007).

Otro ejemplo de esta relación se muestra al comparar la morfología de mamíferos carnívoros euterios y metaterios, en la cual puede notarse un arco cigomático más largo y robusto en los marsupiales; permitiendo la fijación de músculos masetéricos más poderosos, de gran importancia en la aducción mandibular y en la fuerza de mordida, ajustada al tamaño del cuerpo (Wroe & Milne, 2007). El desarrollo de mayores músculos mandibulares abductores primarios, parece relacionarse con un menor tamaño cerebral al dar mayor espacio para el desarrollo de estas musculaturas (y viceversa) (Wroe *et al.* 2005); por lo que los euterios carnívoros, pueden haber sacrificado la fuerza mandibular, para lograr una mayor cefalización (Wroe *et al.* 2005). Un caso

muy estudiado de este fenómeno, es la evolución de los homínidos, en el cual es evidente una reducción significativa en las masas musculares masticatorias y sus correspondientes incrementos en el tamaño cerebral. Este incremento de cerebro ha sido correlacionado de manera directa, con el desarrollo de la inteligencia (Ginsberg, 2000; Stedman *et al.* 2004).

En el caso de los humanos, también se ha comprobado que el incremento en la proporción de carbohidratos en la dieta, causa un decremento en el tamaño del cuerpo y la mandíbula, y por ende los cambios correspondientes en sus dimensiones faciales (Stynder *et al.* 2007). Trabajos experimentales y comparativos han mostrado que la desnutrición por proteínas y por calorías proteínicas, generan diferencias en tamaño (con cuerpos más pequeños cuando menos proteína es consumida) y se asocia con cambios alométricos en la forma (especialmente en la región facial) (Pérez & Monteiro, 2009). Específicamente las poblaciones de humanos modernos del sur de Suramérica, mostraron una correlación positiva entre el tamaño del centroide, la variación de la forma de la caja craneal y la variación morfológica facial, con la alimentación de las poblaciones. De este modo, los grupos de granjeros presentaron los cráneos más pequeños y rostros más cortos y menos robustos, reflejando diferencias craneales y faciales significativas entre los agricultores y los cazadores; como una expresión fenotípica dependiente del ambiente, durante la ontogenia que se relaciona con la desnutrición debida a la falta de proteína (Pérez & Monteiro, 2009).

De manera similar, esta relación ha sido encontrada en otros grupos de mamíferos como en los carnívoros actuales y extintos, donde la morfología craneal mostró claros patrones generales desde la hipercarnivoría, hasta las formas omnívoras e insectívoras; repitiéndose el mismo resultado al analizar todo el conjunto de organismos o cada clado por separado (Goswami *et al.* 2010). Caumul y Polly (2005) por su parte, también encontraron una estrecha relación entre la dieta y la forma craneal de las marmotas, detallando que la mayoría de sus estructuras se relacionan con la función masticatoria (posición de los dientes, la forma palatal y la posición de los orígenes zigomático y palatino de los músculos de masticación).

Así mismo, las respuestas ambientales de las variaciones ecofenotípicas de la zarigüeya *Neomys anomalus*, apuntaron a la longitud de la región entre la faringe y el basicráneo (cráneo) y al ángulo de la rama con respecto al cuerpo (mandíbula). Estas características biomecánicamente se relacionan con la fuerza mandibular, por lo que su variación debe estar coordinada con la selección de la dieta (Rychlik *et al.* 2006). La morfología cráneo-dental de cánidos, también permitió dividirlos según su alimentación, de modo que los

depredadores de grandes presas se caracterizaron por la reducción de áreas molidoras en su dentición, grandes caninos e incisivos, dentaduras fuertes, hocicos anchos y el incremento en la ventaja mecánica en los músculos maseter y temporal. Por otra parte, los cánidos con dietas más omnívoras tienen los caninos e incisivos reducidos, dentadura más frágil, y premolares con espacios más abiertos (Van Valkenburgh & Koepfli, 1993).

Los úrsidos por su parte también muestran diferenciación ecomorfológica entre grupos tróficos: (1) los carnívoros se distinguen por la reducción del tamaño de los molares, las mandíbulas flexibles y dientes carniceros pequeños; (2) los herbívoros se caracterizan por grandes áreas molidoras en los molares, mandíbulas rígidas y dientes carniceros grandes; (3) los insectívoros presentan una extrema reducción en los dientes poscaninos y (4) los omnívoros muestran una morfología intermedia entre carnívoros y herbívoros (Sacco & Van Valkenburgh, 2004).

Aunque son escasos, algunos estudios no encuentran de manera clara esta relación entre la morfología y la alimentación. Goswami (2006) y Wroe y Milne (2007) analizaron las variaciones morfológicas en algunos mamíferos carnívoros; encontrando una influencia fuerte de la filogenia, pero la correlación significativa con la dieta se restringió a algunos conjuntos de taxa dentro del orden (Goswami, 2006; Wroe & Milne, 2007). Así mismo, los diseños craneales no parecen ser resultado de un ajuste ecomorfológico a un nicho específico en los miembros de la familia Felidae (Lencastre & Oliveira, 2011); y en la familia Mustelidae se encontró una variación intrafamiliar notable, en la morfología craneal, con poca correlación entre la forma del cráneo y la dieta (Radinsky, 1981).

Conductas de agresión

Las relaciones morfológicas entre especies simpátricas, pueden ser vistas como evidencia indirecta de la competencia; e involucra patrones que generalmente son interpretados como desplazamiento de caracteres. De esta manera, la relación entre la morfología y la competencia puede ser crucial para entender la evolución morfológica de los animales, así como el papel de la competencia en la estructuración de comunidades (Dayan & Simberloff, 1998). Las conductas intraespecíficas agonísticas o agresivas, son respuestas sociales que incluyen entre otros, competencia intra e inter específica por recursos, disputas entre machos en los límites territoriales, peleas entre hembras para proteger a sus crías, acoso de hembras, copulaciones forzadas, y abuso y muerte de infantes (Campagna, 2009).

Una de las conductas que más influyen en la morfología craneal de los mamíferos, es el comportamiento de agresión entre machos; con el fin de acceder a las hembras reproductivas (criterio determinante en la reproducción exitosa de estos organismos) (Jewell, 1976). Se ha probado que la competencia entre machos es una fuerza evolutiva selectiva, que ha derivado en un marcado dimorfismo sexual en tamaño (mayores tamaños corporales de los machos en relación a las hembras), en el desarrollo o modificación morfológica de sus estructuras (ej. colmillos, melenas, hocicos alargados, cuernos); así como en la variación de las características de comportamiento que confieran el estatus dominante de un individuo, permitiéndole obtener y mantener un territorio (Jewell, 1976; Campagna, 2009).

Las peleas entre los machos, han sido importantes en la evolución de muchas especies; definiendo a este sexo con características como mayor tamaño, fuerza, rapidez y agresividad, con respecto a las hembras. Esto ha generado que el esqueleto de los machos, particularmente su zona facial, sea más robusto; mostrando un buen diseño para la competencia entre ellos (Puts, 2010).

A nivel ecológico, algunos aspectos también influyen en el desarrollo de las actividades reproductivas de los mamíferos, como son la competencia por obtener recursos alimenticios, la disponibilidad de sitios adecuados en los que puedan establecerse las crías, la organización social, que incluye el sistema de apareamiento y el comportamiento asociado al grupo reproductivo (Jewell, 1976).

En algunos grupos de herbívoros que viven en manadas, los machos no mantienen territorios y pueden vivir separados de las hembras la mayoría del año; sin embargo, se reúnen ambos sexos en época reproductiva, formándose jerarquías que distinguen papeles específicos para cada macho. En estos casos los machos dominantes son los que tienen mayor éxito de apareamiento con las hembras (Jewell, 1976). El estatus social o rango de un individuo, depende en muchas especies de la morfología craneal y del tamaño de sus estructuras de defensa (ej. cuernos, astas y colmillos); así como su edad, peso y comportamiento (Shackleton & Shank, 1984). Estas estructuras son utilizadas para la ofensa, la defensa y para sus exhibiciones ritualísticas frente al sexo opuesto. En la ofensa son usadas para dar golpes fuertes, que generalmente involucran todo el peso del cuerpo que lo impulsa; para maximizar la fuerza del golpe. A nivel defensivo, estas mismas estructuras también ayudan a amortiguar y resistir el golpe recibido, en conjunto con el cráneo; para proteger el cerebro de cualquier daño (Shackleton & Shank, 1984; Spinage, 2010) (Figura 15).

Figura 15. Esquema que muestra los encuentros agonísticos entre machos de chivos y cabras.



Fuente. Shackleton & Shank, 1984.

Además de esto, una fuerte competencia interespecífica también puede causar mayor variación morfológica en la especie subordinada, en respuesta al estrés. Varios estudios con sorícidos (musarañas) han corroborado que el estrés es un factor que disminuye la estabilidad de desarrollo e incrementa la varianza fenotípica por el ambiente (Zaharov *et al.* 1991; Pankakoski *et al.* 1992; Rychlik *et al.* 2006).

Tanto en otáridos como en fócidos, se han encontrado fuertes correlaciones entre la forma craneal, varios aspectos de su historia de vida y algunas variables ambientales; sin embargo, los fócidos, muestran mayor correlación con las variables de historia de vida, lo cual refleja el gran rango de las estrategias reproductivas en este grupo (Jones & Goswami, 2010).

Caso de estudio: Lobo marino de California (*Zalophus californianus*)

El lobo marino de California (*Zalophus californianus*) es una especie ideal para estudiar patrones de divergencia fenotípica dadas las variaciones en las características del hábitat terrestre que ocupa y los patrones de distribución de hembras en la colonia, los cuales parecen estar relacionados con el comportamiento territorial de los machos reproductores. Esta especie exhibe un sistema de apareamiento poligínico por defensa de recursos, aunque también muestra algunas características que se asemejan a un sistema lek (Heath, 1989; Boness, 1991). En este sistema, los machos compiten y se exhiben frente a las hembras para aparearse, y los territorios son adquiridos a través de agresiones físicas (Robertson et al., 2008); sin embargo, observaciones empíricas sugieren diferencias en el desarrollo de estas agresiones, en las distintas colonias a lo largo de su distribución.

La población de *Z. californianus* en ambas costas de la Península de Baja California muestra una estructura por zonas definida por las distancias geográficas entre las colonias reproductoras; en razón a la fuerte filopatría de las hembras adultas que definen áreas de alimentación relativamente discretas y por el largo periodo de lactancia de sus crías (García-Rodríguez & Auriolles-Gamboa, 2004; Porras-Peters et al., 2008; Elorriaga-Verplancken, 2009; Auriolles-Gamboa et al., 2009). Esta diversificación se ha traducido en variaciones intraespecíficas de las secuencias de ADN, produciendo un aislamiento relativo de las poblaciones en relación a hábitats muy variados ambiental y topográficamente. Esta variabilidad de hábitats, sumada al efecto de agregación natural de la especie durante las temporadas reproductivas (King, 1983), así como al efecto del espacio disponible en las islas; influyen en la forma en que se llevan a cabo las agresiones territoriales entre machos adultos, en respuesta principalmente a las necesidades de termorregulación de los individuos (Bohórquez-Herrera et al., 2014).

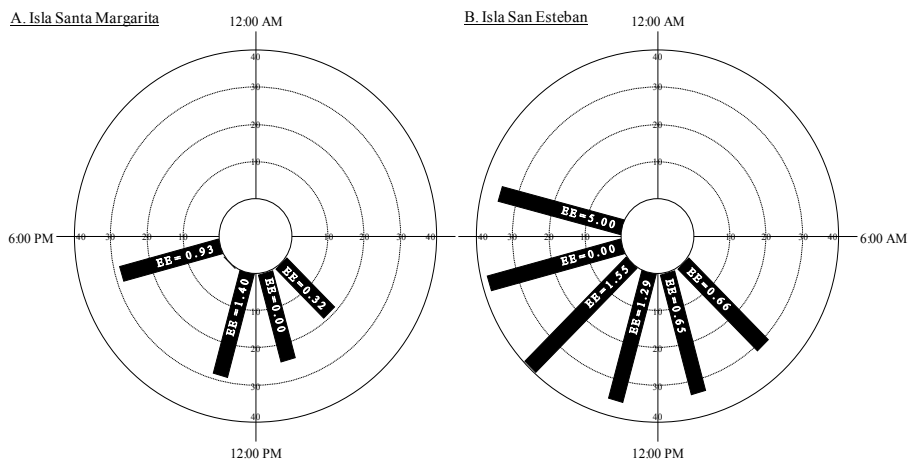
La presencia de fuerzas ambientales que se contraponen, pueden llevar a respuestas fenotípicas variadas (Kaliontzopoulou et al., 2012), sin embargo, dado que diferentes demandas funcionales no siempre pueden ser optimizadas por el mismo rasgo (Perrin & Travis, 1992; Walker, 2007); la respuesta dependerá de la selección natural y sexual, de los rasgos involucrados en los mecanismos de selección y de la fuerza de dependencia que exista entre los rasgos fenotípicos (Kaliontzopoulou et al., 2012). Así, las variaciones morfológicas craneales permitirán entender la interacción de diferentes fuerzas ecológicas y etológicas en la definición de la forma del cráneo; y el papel que juega el comportamiento dentro del proceso evolutivo.

Estudios previos han demostrado que las variaciones morfológicas craneales del lobo marino de California (*Zalophus californianus*) responden a variaciones de sus conductas. Específicamente Bohórquez-Herrera et al. (2014), desarrollaron un modelo logístico binomial que permitió la identificación de los factores que juegan un rol principal en la determinación de la conducta territorial de los machos adultos. Dicho estudio demostró que los factores: temperatura ambiental, densidad de hembras y tipo de agresión (ritualística o física) son decisivos al momento de determinar si dichos enfrentamientos se desarrollan en tierra o en el agua; demostrando el papel fundamental que juegan las condiciones ambientales sobre el comportamiento reproductivo de esta especie.

Así, las poblaciones de lobos marinos de California que habitan poblaciones con menores temperaturas (costa pacífica de la Península de California – Isla Santa Margarita) (Figura 16), mantienen las conductas de agresividad descritas ancestralmente para dicha especie, desarrollando los enfrentamientos entre machos adultos sobre las playas (Figura 17) en presencia de las hembras, (“Lek Like System”); como una estrategia de exponer sus rasgos físicos y habilidades para los procesos de selección sexual (Bohórquez-Herrera et al. 2014) (Figura 18).

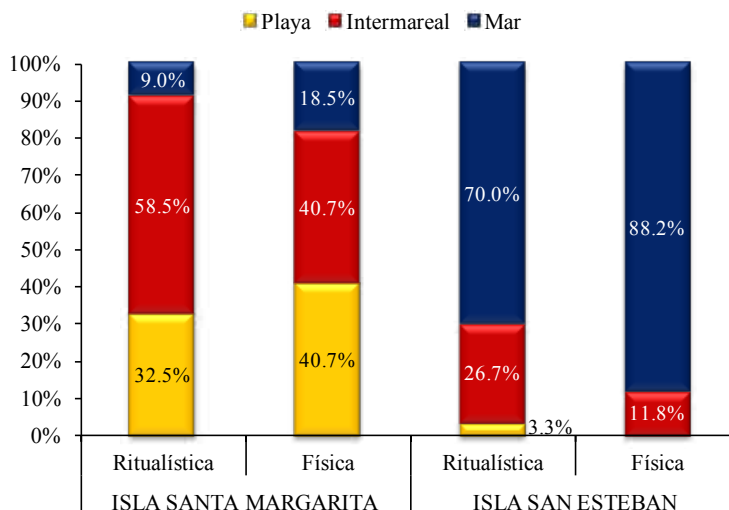


Figura 16. Variaciones de la temperatura en cada una de las islas muestreadas durante el día. Se muestran las temperaturas ambientales promedio ($^{\circ}\text{C} \pm \text{EE}$) tomadas durante los días de muestreo (intervalos de dos horas). Líneas circulares corresponden a las temperaturas. Cada barra corresponde a un intervalo de hora.



Fuente: elaboración propia

Figura 17. Porcentajes de interacciones ritualísticas y físicas en cada Isla, según el lugar donde se desarrollaron.



Fuente: elaboración propia

Figura 18. Fotografía de un encuentro agonístico sobre tierra, de dos machos adultos en la Isla Santa Margarita, ubicada al sur de la costa pacífica de la Península de California.



Fuente: Tomada por Bohórquez Herrera, Jimena (2015)

Sin embargo, Bohórquez- Herrera y colaboradores (2014) también identificaron que las poblaciones que se enfrentan a climas más hostiles con mayores temperaturas (Golfo de California – Isla San Esteban) (Figura 16), han modificado significativamente esta conducta en función de la temperatura, disminuyendo significativamente los enfrentamientos sobre la playa, y desarrollándolos mientras se encuentran sumergidos en el mar (Figura 17). Esta última estrategia representa un cambio drástico en el comportamiento reproductivo dado que la exhibición ante las hembras se reduce significativamente y los mecanismos de selección sexual variarán en función principalmente del territorio (acceso a lugares frescos y en la orilla del agua para termorregular) (Figura 19).

Figura 19. Fotografía de un encuentro agonístico de dos machos adultos, sumergidos en el agua en la Isla San Esteban, ubicada al norte del Golfo de California.



Fuente: Tomada por Bohórquez Herrera, Jimena (2015)

Un estudio posterior, analiza la variabilidad morfológica craneales entre las poblaciones del lobo marino de California y con la población del lobo marino de Galápagos, mostrando que las variaciones en la forma se concentraron principalmente en la zona dorsal de la maxila superior, la zona frontal del cráneo, los arcos cigomáticos, los procesos mastoides y la cresta sagital (Bohórquez-Herrera *et al.*, 2017).

El cráneo es una estructura compuesta por numerosas partes fuertemente integradas entre sí, dado su desarrollo, funcionamiento y evolución conjunta (Webster & Webster, 1974; Kardong, 2001, Chai & Maxson, 2006, Klingenberg, 2013a); sin embargo, la integración de estas partes no es total, por lo que el cráneo se compone por distintos módulos que son relativamente independientes (Klingenberg 2008, 2010, 2013a).

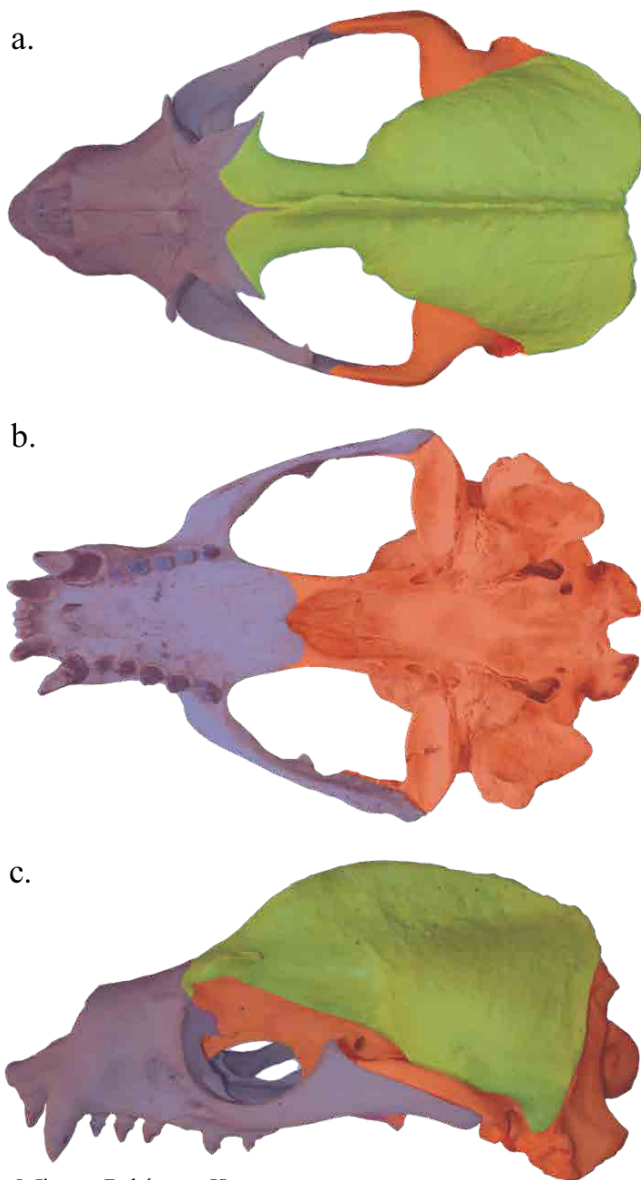
Así, el cráneo, la mandíbula y los dientes, son estructuras que responden de manera distinta al ambiente y a la selección natural; puesto que están controladas por distintos controles genéticos, de desarrollo y funciona-

les (Caumul & Polly, 2005; Rychlik et al., 2006, Hallgrímsson et al., 2007a, b). La duración del desarrollo ontogénico de cada una de estas estructuras, es una diferencia importante en la determinación morfológica de las mismas (Hillson, 1986; Kardong, 2001, Hallgrímsson et al., 2007 a, b); razón por la cual el cráneo ha sido dividido en tres unidades parcialmente independientes y embriológicamente distintas: 1. La base del cráneo que se deriva del condrocráneo; 2. El neurocráneo que se refiere a los huesos dermatocraneales de la caja craneal, y 3. El rostro, que se deriva inicialmente del esplanocráneo, con un posterior desarrollo de elementos dermatocraneales (Hallgrímsson et al., 2007a, b) (Figura 20).

La base craneal es considerada por varios estudios como la estructura integradora central del cráneo (Lieberman et al., 2000, Hallgrímsson et al., 2007a, b), ya que está localizada en el centro de toda la estructura craneal, por debajo del cerebro y del neurocráneo, así como por debajo y detrás del rostro. Por esta razón, la base craneal actúa indirectamente como transmisor de las variaciones morfológicas entre el rostro y el neurocráneo (Hallgrímsson et al., 2007a, b). Así mismo, la base craneal es la primera zona del cráneo que alcanza su forma y tamaño adulto, y crece principalmente por medio de la osificación endocondral, la cual produce tejido óseo a partir de tejido cartilaginoso. Después de la base craneal, prosigue el desarrollo del neurocráneo y posteriormente la zona del rostro, los cuales, a diferencia de la base del cráneo, se desarrollan a través de la osificación intramembranosa en las suturas, en donde a partir de una membrana permite la formación de hueso (periostio). Ese hueso puede formar y reabsorber el tejido óseo, permitiendo remodelaciones al mismo (Hallgrímsson et al., 2007a, b).

Los resultados obtenidos por Bohórquez-Herrera et al. (2017) son asociados con los módulos de desarrollo craneal (Figura 20), en donde la separación entre las dos especies tiene evidentes diferencias en los tres módulos de desarrollo craneal; permitiendo observar la señal filogenética en las variaciones de la base del cráneo (apófisis cigomáticas del hueso temporal, fosas mandibulares, los procesos mastoides y cóndilos occipitales) (primer eje de variación en Figura 21).

Figura 20. Módulos de desarrollo craneal en mamíferos, ejemplificados en las vistas (a) dorsal, (b) ventral y (c) lateral de un cráneo de *Zalophus californianus*. En azul se resalta la zona del rostro, en verde la zona del neurocráneo (caja craneal) y en rojo la base craneal.

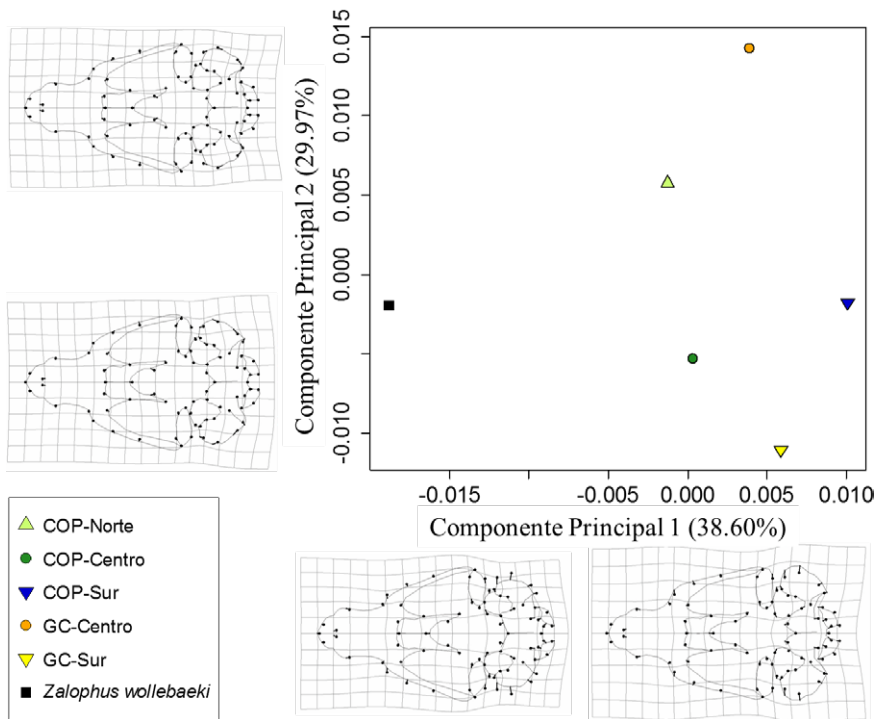


© Jimena Bohórquez Herrera

Fuente: Bohórquez-Herrera et al. 2017

Adicionalmente la separación morfológica entre las poblaciones del lobo marino de California consiste en la variabilidad en la forma de las apófisis mastoides, la zona anterior del rostro, los arcos cigomáticos y las crestas sagitales. Tomando en cuenta el desarrollo y establecimiento temprano de la base craneal, podría considerarse que las variaciones morfológicas en este módulo del cráneo en las poblaciones de *Zalophus californianus* en el Golfo de California; pueden estar reflejando procesos de selección direccional. Por otra parte, la poca variabilidad morfológica en la base craneal de machos adultos, de las poblaciones del lobo marino de California en la costa occidental de la Península de Baja California, permite inferir que están operando procesos de selección normalizadora en esta zona (segundo eje de variación, Figura 21) (Bohórquez-Herrera et al. 2017).

Figura 21. Análisis de componentes principales y placas finas de deformaciones máximas y mínimas de cada componente, en la vista ventral del cráneo de los individuos promedio de cada región.

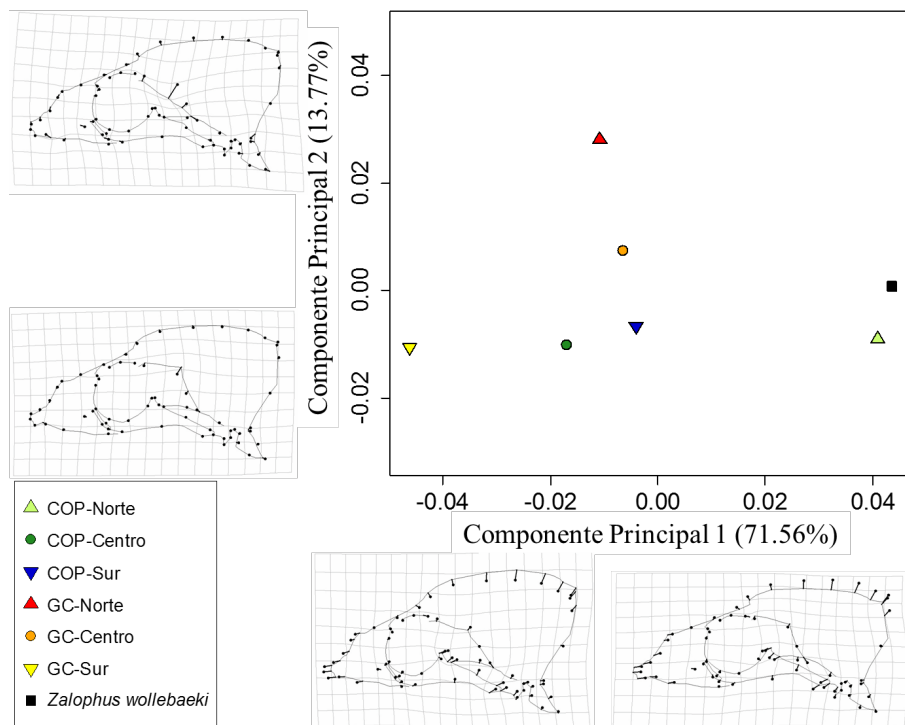


Fuente: Bohórquez-Herrera et al. 2017

Por su parte, la vista lateral del cráneo, al estar compuesta principalmente por los dos módulos de cráneo de desarrollo tardío, refleja mayor in-

fluencia de la variabilidad ambiental sobre la morfología craneal de *Zalophus californianus*, donde las poblaciones del Pacífico centro y sur, reflejaron las menores variaciones, y las poblaciones COP-Norte, GC-Norte y GC-Sur, fueron las responsables de la mayor variabilidad.

Figura 22. Análisis de componentes principales y placas finas de deformaciones máximas y mínimas de cada componente, en la vista lateral del cráneo de los individuos promedio de cada región.



Fuente: Bohórquez-Herrera et al. 2017

El análisis conjunto de las variaciones comportamentales y morfológicas de la especie, estableció una asociación clara entre la variabilidad morfológica y el comportamiento de agresión diferencial de las distintas poblaciones de lobo marino de California, en donde los organismos cuyas agresiones se desarrollan en el agua, tienen apófisis mastoides más largas, arcos cigomáticos ensanchados, crestas sagitales más altas, rostros más cortos y dientes caninos más anchos; que les permiten tener una mayor fuerza muscular en la mordida y en la capacidad de maniobrar el cuello y cabeza, en el medio acuático, donde existe una mayor resistencia física (Bohórquez-Herrera, 2014).

Epílogo

El cráneo de los mamíferos es una estructura de naturaleza compleja que acarrea excelente información sobre la filogenia y la ecología de las especies; proporcionando un excelente sistema para realizar estudios que involucren la integración morfológica a escalas macro evolutivas. Por esta razón, este libro busca exponer las relaciones que tiene tanto la historia evolutiva representada en la filogenia de las especies; como los aspectos ecológicos en la forma del cráneo de los mamíferos.

La determinación certera de las relaciones filogenéticas de los mamíferos ha mostrado grandes discrepancias entre la información genética y morfológica; sin embargo, información reciente provee información que permite sugerir dos momentos de diversificación de especies: el primero se dio en la barrera Cretácico/Triásico (K/T) después del evento de extinción masiva; seguido por un segundo momento de diversificación, hace aproximadamente 33 Ma, como una probable respuesta al inicio de la glaciación en la Antártica y a la expansión de praderas.

La evolución de los mamíferos ha estado caracterizada por la modificación de sus estructuras anatómicas, para el desarrollo de complejas estructuras. Durante este proceso, los mamíferos desarrollaron múltiples modificaciones craneales destacándose el desarrollo del oído medio, el cierre mandibular y la evolución de los molares tribosfénicos. A pesar de la complejidad de algunos arreglos ecomorfológicos craneales y mandibulares; la historia evolutiva de este grupo muestra convergencias iterativas a lo largo del tiempo, demostrando que algunos fenómenos evolutivos surgen como respuesta a condiciones similares.

Desde el punto de vista filogenético, se ha demostrado que existe una relación compleja entre la cercanía filogenética, la integración y la función; sobre la definición de las formas del cráneo de los mamíferos a lo largo de la evolución. La probabilidad de comprobar la influencia de la historia evolutiva en la morfología craneal de los organismos, se incrementa cuando se analizan niveles taxonómicos bajos o cuyas secuencias de divergencia moleculares son pequeñas; contrario a cuando se analizan grupos más lejanos con divergencias mayores.

El cráneo de los mamíferos es una estructura cuya morfología puede verse influenciada por factores externos durante la ontogenia de los individuos; como resultado de los ajustes evolutivos y ecológicos entre el fenotipo

y el ambiente. Evolutivamente en los mamíferos el hábitat ha sido una de las principales fuentes de variación morfológica, mostrando especializaciones complejas para especies que viven o pasan partes de sus ciclos de vida en ambientes acuáticos, terrestres y aéreos.

La dieta es sin duda otro de los factores que ha determinado la evolución del tamaño, forma y robustez del cráneo y mandíbula, al igual que la forma, el tamaño y la disposición de los dientes; proporcionando especializaciones específicas para cada tipo de dieta. La morfología craneal también parece estar respondiendo a las conductas de agresión entre machos, como un mecanismo de ofensa, defensa, y para sus exhibiciones ritualísticas frente a las hembras.

El estudio de caso del lobo marino de California es un claro ejemplo de cómo el ambiente influye sobre la forma del cráneo. Específicamente, la plasticidad fenotípica de esta estructura ósea en esta especie permite identificar una asociación clara entre la variabilidad morfológica y el comportamiento de agresión diferencial de las distintas poblaciones de lobo marino de California, en donde los organismos cuyas agresiones se desarrollan en el agua, tienen apófisis mastoides más largas, arcos cigomáticos ensanchados, crestas sagitales más altas, rostros más cortos y dientes caninos más anchos; que les permiten tener una mayor fuerza muscular en la mordida y en la capacidad de maniobrar el cuello y cabeza, en el medio acuático, donde existe una mayor resistencia física.

Glosario

Adaptación. Cualquier característica heredable de un organismo que mejora su habilidad para sobrevivir y reproducirse en su ambiente. También es usado para describir el proceso de cambio genético en una población, al estar influenciado por la selección natural (PBS, 2001).

ADN. Ácido desoxirribonucleico. Se refiere a la molécula que controla la herencia (PBS, 2001).

Análisis Procrustes Ordinario (APO). Análisis de las coordenadas de la forma generado por superposición de mínimos cuadrados de las configuraciones de los puntos homólogos para dos objetos.

Análisis Procrustes Generalizado (APG). Análisis de las coordenadas de la forma generado por superposición de mínimos cuadrados de las configuraciones de los puntos homólogos para más de dos objetos.

Centroide. Concepto que se refiere al centro geométrico de un objeto (lineal, plano o sólido), que no responde a propiedades físicas del material si no solo a la forma, por lo que el centroide nunca cambiará. En caso que el cuerpo tenga un eje de simetría, el centroide generalmente estará ubicado sobre este eje y coincidirá con el centro de gravedad de la forma (Zelditch et al., 2004).

Configuración Consenso. Corresponde a un grupo de puntos homólogos (coordenadas) que representan la tendencia central de una muestra para el proceso de superposición, la matriz de peso o cualquier otro propósito morfométrico. Generalmente es computada para optimizar alguna medida de ajuste a la muestra completa (Slice et al., 1998).

Deriva Genética. Se refiere a los cambios en las frecuencias alélicas en una población por procesos aleatorios, y no por selección natural (UCMP, 2006).

Diseño Externo (Form). Siguiendo la propuesta de Castro (1998), este término será considerado como la configuración externa de cualquier objeto u estructura.

Distancia Procrustes. Es considerada la medida que define la medición en el espacio de forma de Kendall. Corresponde a la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado entre las posiciones de los puntos homólogos en dos configuraciones óptimamente superimpuestas (por mínimos cuadrados), al tamaño del centroide.

Diversidad genética. En sentido amplio, se refiere al componente más básico de la biodiversidad y se define como las variaciones heredables que ocurren en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie (Piñero et al., 2008).

Diversidad nucleótida. Representa una medida del grado de polimorfismo de una población. Es la fracción promedio de las diferencias nucleótidas entre dos alelos escogidos aleatoriamente de una población. Puede ser calculado por la proporción de nucleótidos diferentes entre secuencias de ADN, multiplicado por sus frecuencias relativas.

Ecomorfología. Corresponde al estudio que analiza la relación entre la forma y el papel de las especies en su comunidad (Motta et al., 1995 a, b).

Efecto Fundador (Founder Effect). Se refiere a la pérdida de variación genética cuando una nueva colonia es formada por un número muy pequeño de individuos de una población más grande (PBS, 2001).

Energía de Torsión (Bending Energy). Es un término prestado metafóricamente de la mecánica de placas finas de metal, para la morfometría. Se considera como la forma cuadrática de una noción metafóricamente razonable de “distancia” en el espacio de ordenación y es minimizada en la construcción de las placas finas de deformación para medir el grado de torsión o hundimiento en el espacio interpolado entre los puntos homólogos. En física este término se refiere a una cantidad real ($(g \cdot \text{cm}^2) / \text{seg}^2$), y su fórmula alterna en morfometría sigue siendo significativa, y considera a la energía de torsión proporcional a la integral de la suma de cuadrados de la segunda derivada del desplazamiento “vertical” (Bookstein, 1991; Slice et al., 1998; Slice, 2007).

Espacio de Forma. Es un espacio en el cual la forma de una figura es representada por un punto sencillo. Con datos colectados en bi-dimensional, este espacio presenta $2p-4$ dimensiones, y en un espacio tri-dimensional considera $3p-7$ dimensiones (Slice et al., 1998).

Espacio de Forma de Kendall. Es la construcción geométrica fundamental que basa la morfometría geométrica (dada por David Kendall). El espacio de forma de Kendall aporta un juego completo de variables geométricas para análisis de distancias de Procrustes entre grupos arbitrarios de puntos homólogos. Cada punto en este espacio representa la forma de una configuración de puntos en el espacio euclidiano, después de haberse extraído la información de tamaño, posición y orientación (Slice et al., 1998).

Especiación. Cambios en organismos relacionados al punto donde hay una suficiente diferenciación para ser considerados especies distintas (PBS, 2001).

Especiación alopátrica. Se refiere a los procesos de especiación por aislamiento geográfico, en la cual factores externos a los organismos dificultan que dos o más grupos se apareen entre sí regularmente; causando eventualmente especiación en el linaje. En este tipo de especiación, la barrera física puede ser “permeable”, de modo que algunos individuos pueden cruzarla y aparearse con los miembros del otro grupo. Así, el flujo genético entre los grupos se verá significativamente reducido, pero no necesariamente debe ser completamente ausente (UCMP, 2006).

Especiación parapátrica. Se refiere a los procesos de especiación en donde no hay una barrera externa al flujo genético. En este caso, la población es continua, sin embargo, sus individuos no se aparean aleatoriamente; sino que

prefieren aparearse con vecinos geográficos, que con individuos en otras partes del rango poblacional. En la especiación parapátrica, la divergencia puede ocurrir por la reducción del flujo genético entre la población, así como presiones de selección variadas a lo largo del rango poblacional (UCMP, 2006).

Especiación simpátrica. Se refiere a los procesos de especiación en donde individuos se separan de una población por la explotación de un nuevo nicho; de modo que se reduce el flujo genético con los individuos explotando el otro nicho ecológico (UCMP, 2006).

Estrategia adaptativa. Se refiere a un modo de enfrentar la competencia o las condiciones ambientales en una escala de tiempo evolutivo. Las especies se adaptan cuando las siguientes generaciones destacan las características benéficas (PBS, 2001).

Evolución. Se refiere al cambio en un linaje de poblaciones entre generaciones. La evolución biológica, considera el proceso de cambio en el cual una nueva especie se desarrolla en el tiempo, de una especie pre-existente. En términos genéticos, la evolución es definida como el cambio en la frecuencia de alelos en poblaciones de organismos de generación en generación (PBS, 2001).

Fenotipo. Características observables de un organismo que resultan de las interacciones entre el genotipo y el ambiente (PBS, 2001).

Filogenia. Se refiere al estudio de las relaciones ancestrales entre las especies (PBS, 2001).

Forma (Shape). Para efectos del presente trabajo, se considera como aquellas propiedades geométricas de un objeto que no varían por diferencias en posición, orientación, ni escala (Slice, 2007). Esta palabra se ajusta al término de la palabra inglesa “shape”, de la cual no se tiene un término equivalente en el español.

Gen. Secuencia de nucleótidos que codifican una proteína o parte de ella. Es la unidad de la herencia (PBS, 2001).

Haplotipo. Es un conjunto de variaciones de ADN o polimorfismos, que tienden a ser heredados en conjunto. Un haplotipo puede referirse a la combinación de alelos o a un conjunto de polimorfismos nucleótidos simples encontrados en el mismo cromosoma (U.S. NLM, 2014).

Heredable. Característica o rasgo parcial o completamente determinado por genes, que es heredable de un individuo a su descendencia (PBS, 2001).

Homología. Es considerada como un atributo o característica derivada que comparten dos o más especies, que puede o no haberse modificado y que tiene un ancestro común. En la aplicación de la morfometría geométrica, las variables basadas en homología son las que están asociadas directamente con estructuras particulares que son biológicamente homólogas (Futuyma, 1986; Polly, 2008).

Integración de una Estructura Morfológica. Corresponde al nivel de covariación entre diferentes partes de dicha estructura. Si todos los componentes están perfectamente correlacionados, entonces la variación de las posiciones relativas de las marcas homólogas en una pequeña región, será suficiente para predecir perfectamente la variación de las posiciones relativas del resto de marcas homólogas (Klingenberg, 2013a).

Interacciones Epigenéticas. Interacciones entre las células y el ambiente, incluyendo otras células que influyen las mismas actividades celulares (Hallgrímsson et al., 2007a).

Lek. Se refiere a un área o campo dividido en territorios que es defendido por machos, con el fin de exhibirse ante parejas potenciales durante la temporada reproductiva. En este sistema, los machos dominantes ocupan los territorios en la zona central del lek, en donde tienen mayor probabilidad de atraer y copular con las hembras. Los territorios en los extremos son ocupados por los machos subordinados, quienes tienen menor probabilidad de reproducirse. En el sistema lek los territorios no contienen recursos de valor para las hembras, como comida o zonas especiales para sus crías (PBS, 2001).

Marcas Homólogas (Landmarks). En español hay registrada una variada gama de traducciones a la palabra inglesa “landmarks”, dentro de las que podrían destacarse, puntos anatómicos de referencia, hitos morfométricos, marcas, cotas morfométricas, puntos homólogos, entre otros. Para efectos del presente trabajo se utilizará esta última propuesta, con la precaución de que tal como se explica posteriormente, los puntos homólogos de tipo III, no tienen implícito el criterio de homología, pero se agrupan bajo el mismo nombre con el fin de distinguirlo de los semi-puntos deslizantes. Los puntos homólogos son marcas específicas en una forma biológica o imagen de una forma, ubicados de acuerdo a una escala (Slice et al., 1998). Estos pueden ser de tres tipos de acuerdo a la clasificación de Bookstein (1991):

Tipo I. También llamados tradicionales o anatómicos; son puntos matemáticos cuya homología de un caso a otro está soportada por evidencia robusta o significación biológica (e.g. parches de histología inusual, patrones de yuxtaposición de un tipo de tejido, intersección de suturas craneanas inserción de aletas).

Tipo II. Son puntos matemáticos cuya homología de un caso a otro está soportada únicamente por evidencia geométrica y no anatómica (e.g. cúspide de un diente, centroide o ápice de una estructura).

Tipo III. También son llamados puntos construidos o pseudolandmaks. Son puntos que caracterizan una región del diseño corporal o la forma general, pues tienen por lo menos una coordenada deficiente (e.g. puntos extremos del diámetro máximo del ojo, la zona más profunda de una concavidad). La estructura matemática de los análisis morfométricos, permiten la inclusión de estos puntos, pero la interpretación geométrica o biológica de los mismos debe hacerse con precaución.

Matriz de Peso. Es una matriz con los valores de las torsiones parciales, con los componentes uniformes, para una muestra de formas; y es computada como la rotación de las coordenadas de forma residuales del Procrustes (Slice et al., 1998).

Método de Procrustes. Es un término para los métodos de mínimos cuadrados para estimar la varianza en los parámetros de las transformaciones de la similitud Euclidiana. Este método ha tenido muchas transformaciones, siendo el análisis Procrustes ordinario el que actualmente es más utilizado y perfeccionado (Slice et al., 1998). El nombre Procrustes o en su traducción al español “estirador” se refiere a un bandido de la mitología griega que daba posada en su casa a viajeros y los acostaba en camas más grandes o más pequeñas que su tamaño, según era el caso; para después matarlos ajustándolos al tamaño de la cama ya fuera alargándolos a martillazos o cortándolos (Sánchez, 2005).

Mínimos Cuadrados Parciales. Es un método estadístico multivariado utilizado para determinar las relaciones entre dos o más grupos de variables medidas en las mismas entidades. En estos se analizan las covarianzas entre los grupos de variables más que optimizar las combinaciones lineales de las variables en varios grupos. Su cómputo generalmente no incorpora la inversión de las matrices (Slice et al., 1998).

Morfoespacio (Morphospace). Los espacios morfométricos son construcciones matemáticas para el arreglo adecuado de los fenotipos, usando una o más variables como criterio de ordenación. Los morfoespacios son utilizados para visualizar de manera multivariada, similitudes o diferencias del fenotipo, para análisis estadísticos, comparando entre sí los fenotipos, o con variables externas como el ambiente, sexo, edad o geografía, y para generar modelos teóricos fenotípicos (Bookstein, 1991; Polly, 2008).

Morfología. En biología, constituye el estudio de las formas de los seres orgáni-

cos y de las modificaciones o transformaciones que experimentan (PBS, 2004).

Morfología Funcional. Es el estudio que relaciona la forma de las estructuras de los organismos con sus funciones (Alexander, 1988).

Morfometría. Es el estudio cuantitativo de las formas de los órganos y de las partes del cuerpo, y examina la tendencia central, variaciones, diferencias y asociaciones de la forma, con factores extrínsecos. Esto lo hace estudiando la variación de la forma y su covariación con otras variables; es decir que su objeto no es la forma en sí misma, sino sus asociaciones, causas y efectos (Bookstein, 1991; Castro, 1998; Slice, 2007).

Morfometría Geométrica (MG). Técnica morfométrica que analiza la información morfológica basándose en coordenadas correspondientes a puntos homólogos, ubicados sobre las estructuras anatómicas; después de que las diferencias en tamaño, posición y orientación han sido matemáticamente removidas. Esta técnica posee mayores ventajas que las otras metodologías morfométricas, pues a través del análisis se preservan las relaciones geométricas, permitiendo además realizar comparaciones estadísticas de la forma y generar representaciones gráficas de la misma (Rohlf & Slice, 1990; Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993; Adams & Funk, 1997).

Morfometría Tradicional. Técnica morfométrica que considera la aplicación de análisis estadísticos multivariados a variables cuantitativas que generalmente corresponden a medidas lineales (e.g. longitud, ancho, altura), aunque también incluye conteos, radios y ángulos. Dado que las distancias lineales están muy correlacionadas con el tamaño de los individuos, esta técnica requiere un elevado esfuerzo matemático para hacer las correcciones de escala y poder analizar por sí solas las variables de forma y así elucidar las variaciones en los diseños corporales (Adams et al., 2004).

Nucleótido. Un nucleótido consiste en una molécula de azúcar (ya sea ribosa en el ARN o desoxirribosa en el ADN), adherida a un grupo fosfato y a una base nitrogenada. Las bases usadas en el ADN son la adenina (A), citosina (C), guanina (G) y timina (T); mientras que en el ARN la base uracilo (U) reemplaza la timina. Los nucleótidos son entonces los bloques básicos que sustentan los ácidos nucleicos. El ARN y el ADN son polímeros hechos de largas cadenas de nucleótidos (U.S. NLM, 2014)

Placa Fina de Deformación (Thin Plate Spline). También conocida como polinomios de placas delgadas o de torsión, es una herramienta gráfica de visualización de los cambios en la configuración de los puntos homólogos que pueden ser imaginados como deformaciones en un tejido en el cual los puntos

homólogos están embebidos. Este tejido, en mecánica se refiere a una placa metálica infinitamente delgada que puede ser estirada o contraída con el fin de minimizar la energía de torsión que se va a relejar biológicamente en las variaciones de forma (Bookstein, 1991; Slice et al., 1998; Slice, 2007).

Poliginia. Estrategia reproductiva en la cual un macho se aparea con varias hembras (PBS, 2001).

Presiones de Selección. Fuerzas ambientales como la escases de comida o temperaturas extremas que conllevan a la sobrevivencia de solo un grupo de organismos con características que les proporcionan resistencia (PBS, 2001).

Selección Natural. Constituye uno de mecanismos básicos de la evolución y se refiere a los procesos que ocurren en los seres vivos, en donde los individuos de acuerdo al ambiente que habitan, desarrollan un sistema de adaptación al mismo según sus capacidades. Esto con el fin de adaptarse a la variabilidad climática, defenderse exitosamente de los depredadores y obtener su alimento de manera efectiva. De esta manera, la selección natural incluye un diferencial en la sobrevivencia y reproducción de distintas clases de organismos que difieren uno del otro en una o más características heredables. A través de este proceso, las formas de los organismos en una población, que están mejor adaptados a su ambiente local, incrementan su frecuencia relativa, en relación a las formas menos adaptadas a lo largo de un número de generaciones. Esta diferencia en sobrevivencia y reproducción no se da de manera aleatoria (PBS, 2001).

Tipos de selección:

Selección Direccional. Tipo de selección que causa un cambio consistente y direccional en la forma de una población a través del tiempo (PBS, 2001).

Selección Disruptiva. Tipo de selección que favorece las formas que se desvían en cualquier dirección del promedio de la población. Esta selección favorece entonces formas más grandes o más pequeñas que los promedios, desfavoreciendo las formas promedio entre los extremos (PBS, 2001).

Selección estabilizadora (normalizadora). Es una forma de selección que tiende a mantener la forma de la población constante, de modo que los valores promedio de un carácter tienen un alto desempeño; mientras que los valores extremos tienen bajo desempeño (PBS, 2001).

Selección Sexual. Se refiere a la selección en el comportamiento de apareamiento.

miento, ya sea a través de competencia entre miembros del mismo sexo (usualmente machos) para tener acceso a los miembros del sexo opuesto; o a través de la selección de miembros de uno de los sexos (generalmente hembras) hacia ciertos miembros del otro sexo. En la selección sexual los individuos son favorecidos por su desempeño, en relación a otros miembros del mismo sexo; a diferencia de la selección natural, que trabaja sobre el desempeño del genotipo en relación a la población entera (PBS, 2001).

Semi-marcas Deslizantes (Sliding Semi-landmarks). Las semi-marcas deslizantes son definidas por estructuras biológicas para describir una curva que borde la forma analizada. Este tipo de marcas fueron desarrolladas después de la categorización de Bookstein de los puntos homólogos, por lo que en realidad su concepto no está incluido en ninguna de las tres categorías (Adams et al., 2004). Estos puntos son analizados bajo el mismo procedimiento matemático de Procrustes que los puntos homólogos, con la diferencia que pueden cambiar su posición en el espacio sobre las curvas con el fin de minimizar su energía y de esta manera aportan información únicamente en la dirección perpendicular de la curva (Pérez et al., 2006).

Tamaño del Centroide. Es una medida de tamaño usada para escalar una configuración de puntos homólogos, de modo que puedan ser graficados en un punto de espacio de forma de Kendall. Se usa en MG porque es poco correlacionado con cada variable de forma cuando los puntos homólogos están distribuidos alrededor de las posiciones medias por error independiente de la misma pequeña varianza hacia cada punto y en cada dirección. Es calculado como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de un grupo de puntos homólogos a su centroide.

Torsiones Parciales (Partial Warps). Son estructuras auxiliares para la interpretación de los cambios de forma y de la variación de la forma en grupos de puntos homólogos. Las torsiones parciales son consideradas como proyecciones o sombras de las torsiones principales (Slice et al., 1998)

Torsiones Principales (Principal Warps). Son funciones exigen de la matriz de energía de torsión interpretada como superficies con torsión (placa fina de deformación) sobre la fotografía de la configuración original de puntos homólogos. Este método expresa las diferencias entre puntos homólogos como la energía necesaria para deformar una lámina metálica infinitamente delgada (ver energía de torsión) (Castro, 1998; Slice et al., 1998).

Torsiones Relativas (Relative Warps). Las torsiones relativas (TR) corresponden a los ejes de los componentes principales (CP) en un espacio multivariado y se refieren a las variaciones principales ponderadas inversamente de la

matriz de la energía de torsión, definida por una configuración de puntos homólogos de referencia. Estos son equivalentes a la rotación de los residuales del análisis Procrustes alrededor de la configuración media. Para las torsiones relativas no uniformes, los coeficientes para la rotación son las torsiones principales, aplicadas primero a las coordenadas X de los residuales del análisis Procrustes, y después de las coordenadas Y Z (en caso de datos en tres dimensiones) (Slice et al., 1998).

Variables de Forma. Se refiere a cualquier medida de la geometría de una forma biológica o de la imagen de una forma, que no varía bajo condiciones similares como traslación, rotación o cambios geométricos de escala (Slice et al., 1998).

Tabla de figuras

Figura 1. Ejemplo de las interacciones entre los elementos funcionales genómicos que se basan en el envío, recepción y respuesta de señales, que pueden afectar la formación de una estructura o de un rasgo de la misma. El ejemplo involucra cuatro tipos de células con sus respectivos elementos genómicos que mandan y reciben señales para el desarrollo de un determinado tejido de interés como el hueso que forma el cráneo..... 11

Figura 2. Relación longitud - peso de algunas especies de mamíferos. De izquierda a derecha según su longitud: murciélago moscardón (*Craseonycteris thonglongyai*), conejo común (*Oryctolagus cuniculus*), humano (*Homo sapiens*), lobo marino de california (*Zalophus californianus*), oso café (*Ursus arctos*), elefante africano (*Loxodonta africana*), rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y ballena azul (*Balaenoptera musculus*)..... 12

Figura 3. Patrones geográficos en la biodiversidad de mamíferos. (a) El gradiente latitudinal de la riqueza de especies. (b) Mapa de la riqueza de especies, cuyo rango de coloración va desde azul oscuro (mínimo: 0 especies) hasta rojo oscuro (máximo: 258 especies)..... 21

Figura 4. Filogenia y diversificación de los principales grupos mamíferos actuales y del mesozoico..... 23

Figura 5. Patrones temporales de la diversificación de los mamíferos. Arriba: Tasas de diversificación neta [línea negra recta: tasa en cada edad o sub-época;

línea curvada azul: tasa inferida por un GAM de la tasa contra el tiempo; líneas punteadas: intervalos del 95% de confianza. Abajo: Conteos de géneros de mamíferos en cada sub-época (Triásico tardío a Eoceno tardío). Líneas rojas y azules representan los géneros cuyas familias diversificaron predominantemente antes o después de la barrera entre Paleoceno/Eoceno, respectivamente. La línea vertical roja es la barrera K/T y las líneas grises separan las épocas Cenozoicas.26

Figura 6. Representación parcial del súper árbol de mamíferos, mostrando la relación entre las familias. Todos los órdenes están etiquetados y los linajes mayores son coloreados de la siguiente manera: Monotremata: negro, Marsupialia: naranja, Afrotheria: azul, Xenarthra: amarillo, Laurasiatheria: verde y Euarchontoglires: rojo. La longitud de los brazos es proporcional al tiempo, con la barrera C-T indicada por el círculo negro punteado. La escala indica Ma atrás.....27

Figura 7. Estimados de las tasas de diversificación de máxima verosimilitud (por millones de años) para la filogenia de mamíferos y los subgrupos placentarios, marsupiales y los seis subgrupos placentarios más grandes.....28

Figura 8. Evolución de la unión cráneo-mandibular y del oído medio definitivo de los mamíferos en la transición cinodonte – mamífero.....29

Figura 9. Filogenia de los mamíferos actuales mostrando la ubicación del género *Teinolophos* cuya mandíbula carece del oído formado por tres huesos.....31

Figura 10. Evolución convergente e iterativa de protoconos y pseudo-protoconos en los mamíferos del Mesozoico32

Figura 11. Experimentos de la diversidad evolutiva de los mamíferos del mesozoico, y su convergencia ecológica con ecomorfotipos de mamíferos modernos.....

Figura 12. Convergencias morfológicas entre hipocarnívoros (arriba) [(A) Vista ventral del cráneo de *Arccictis binturong*; (B) vista oclusal de los dientes superiores e inferiores laterales de un oso úrsido; (C) cánido extinto *Phlaocyon leucosteus*; (D) el mapache actual *Procyon lotor*] y mesocarnívoros (abajo) [(E) Vista lateral del cráneo y (F) de los dientes del primer cánido *Prohesperocyon wilsoni*; (G) vista lateral de los cráneos del anciónido *Daphoenus vetus*; (H) la mangosta de cola blanca *Ichneumia albicauda*38

Figura 13. Convergencias morfológicas craneales y mandibulares en los hipercarnívoros, según su grupo. 1. Tipo felino de dientes de sable (arriba izquierda)

[vistas laterales del cráneo de los nimrávidos (A) *Dinictis felina* y (B) *Eusmilus sicarius*; y de los felinos (C) *Smilodon fatalis* y (D) *Homotherium serus*]. 2. Tipo felino de dientes cónicos (arriba derecha) [vistas laterales del cráneo (E) del primer felino *Proailurus lemanensis*; (F) la pantera nebulosa actual *Neofelis nebulosa*; (G) el cánido extinto *Enhydrocyon* sp. y (H) el mustélido extinto *Megalictis ferox*]. 3. Tipo hiena (abajo izquierda) [vistas laterales del cráneo de (I) la hiena moteada *Crocuta crocuta* y (J) el cánido boropagínido extinto *Borophagus secundus*]. 4. Tipo cánido (abajo derecha) [vistas laterales mandibulares de (K) el cánido boropagínido *Epicyon haydeni*; (L) el lobo gris actual *Canis lupus*; (M) el úrsido hemiciónido *Phoberocyon johnhenryi*; (N)] el hiénido extinto *Chasmoporthetes ossifragus*] .. 39

Figura 14. Esquema de la evolución del cráneo de los cetáceos 45

Figura 15. Esquema que muestra los encuentros agonísticos entre machos de chivos y cabras..... 54

Figura 16. Variaciones de la temperatura en cada una de las islas muestreadas durante el día. Se muestran las temperaturas ambientales promedio ($^{\circ}\text{C}\pm\text{EE}$) tomadas durante los días de muestreo (intervalos de dos horas). Líneas circulares corresponden a las temperaturas. Cada barra corresponde a un intervalo de hora. 57

Figura 17. Porcentajes de interacciones ritualísticas y físicas en cada Isla, según el lugar donde se desarrollaron..... 57

Figura 18. Fotografía de un encuentro agonístico sobre tierra, de dos machos adultos en la Isla Santa Margarita, ubicada al sur de la costa pacífica de la Península de California. 58

Figura 19. Fotografía de un encuentro agonístico de dos machos adultos, sumergidos en el agua en la Isla San Esteban, ubicada al norte del Golfo de California.... 59

Figura 20. Módulos de desarrollo craneal en mamíferos, ejemplificados en las vistas (a) dorsal, (b) ventral y (c) lateral de un cráneo de *Zalophus californianus*. En azul se resalta la zona del rostro, en verde la zona del neurocráneo (caja craneal) y en rojo la base craneal..... 61

Figura 21. Análisis de componentes principales y placas finas de deformaciones máximas y mínimas de cada componente, en la vista ventral del cráneo de los individuos promedio de cada región. 62

Figura 22. Análisis de componentes principales y placas finas de deformaciones máximas y mínimas de cada componente, en la vista lateral del cráneo de los individuos promedio de cada región. 63

Referencias

- Adams, D.C. & D.J. Funk. 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.* 46 (1): 180-194.
- Adams, D.C. & F.J. Rohlf. 2000. Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (8):4106-4111.
- Agrawal, A.A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294: 321-326.
- Akamatsu, T. 2008. Cetacean bioacoustics with emphasis on recording and monitoring. Part. XVII, p. 1897-1907. En: Havelock, D., S. Kuwano & M. Vorländer (Eds). Handbook of signal processing in acoustics. Nueva York, Springer.
- Alroy, J. 2000. New methods for quantifying macroevolutionary patterns and processes. *Paleobiology*, 26: 707-733.
- Archibald, J.D. & D.H. Deutschmann, 2001. Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders. *J. Mamm. Evol.*, 8: 107-124.
- Asher, R.J., J.H. Geisler & M.R. Sánchez-Villagra. 2008. Morphology, paleontology and placental mammal phylogeny. *Systematic Biology*, 57 (2): 311-317.
- Asher, R.J., J. Meng, J.R. Wible, M.C. McKenna, G. Rougier, D. Dashzeveg & M.J. Novacek. 2005. Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. *Science*, 307(5712): 1091-1094.
- Atchley, W.R., & B.K. Hall. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol. Rev.* 66: 101-157.
- Berta, A, J.L. Sumich & K.M. Kovacks. 2006. Marine mammals: evolutionary biology. Estados Unidos, Elsevier; 547 p.
- Bininda-Emonds, O. R., M. Cardillo, K.E. Jones, R.D.E. MacPhee, R.M.D. Beck, R. Grenyer, S.A. Price, R.A. Vos, J.L. Gittleman & A. Purvis. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446: 507-512.

- Bock, W.J. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *J. Biosci.* 19(4): 403-413.
- Bolker, J.A. 2000. Modularity in development and why it matters to evo-devo. *Am. Zool.* 40: 770-776.
- Buchanan, A.V., S.Sholtis, J. Richtsmeier & K.M. Weiss. 2009. What are genes “for” or where are traits “from”? What is the question? *BioEssays*; 31: 198-208.
- Campagna, C. 2009. Aggressive behavior, intraspecific; p. 18-24. En: Perrin, W.F., B. Würsig & J.G.M. Thewissen (Eds). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Estados Unidos, Academic Press. 1316 p.
- Caumul, R. & P.D. Polly. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: Skull mandible and molar shape in marmots (Marmot, Rodentia). *Evolution*, 59 (11): 2460-2472.
- Christiansen, P. & S. Wroe. 2007. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in Carnivores. *Ecology*, 88(2): 347-358.
- Clark, C.T. & K. Smith. 1993. Cranial osteogenesis in *Monodelphis domestica* (Didelphidae) and *Macropus eugenii* (Macropodidae). *J. Morph.*, 215: 119-149.
- Coburne, M.T. & P.T. Sharpe. 2003. Tooth and jaw: molecular mechanisms of patterning in the first bronchial arch. *Arch. Oral Biol.*, 48: 1-14.
- Dayan, T. & D. Simberloff. 1994. Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *American Naturalist*. 143: 462-477.
- _____. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Review*, 28 (3): 99-124.
- Davies, J.T, S.A. Fritz, R. Grenyer, C.D. Orme, J. Bielby, O.R. Bininda-Emonds, M. Cardillo, K.E. Jones, J.L. Gittleman, G.M. Mace & A. Purvis. 2008. Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. *PNAS*, 105 (1): 11556-11563.
- Duarte, L.C., L. Rabello, F.J. Von Zuben & S. Furtado. 2000. Variation in mandible shape in *Thrichomys apereoides* (Mammalia: Rodentia): Geometric analysis of a complex morphological structure. *Systematic Biology*, 49(3): 563-578.

- Dumont, E.R. 2007. Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integrative and comparative biology*, 47(1): 137-146.
- Evans, A.R. & G.D. Sanson. 2003. The tooth of perfection: Functional and spatial constraints on mammalian tooth shape. *Boil. J. Linn. Soc.* 78: 173-191.
- Fordyce, R.E. 2001. Cetacea (Whale, porpoises and dolphins). Wiley Online Library, Encyclopedia of Life Sciences; v. 658.
- Freeman, P.W. 1998. Form, function and evolution in skulls and teeth of Bats; p. 140-156. En: Kunz, T.H. & P.A. Racey (Eds). *Bat biology and conservation*. Washington DC, Smithsonian Institution Press.
- Garland, T. Jr. & S.A. Kelly. 2006. Review: phenotypic plasticity and experimental evolution. *The Journal of Experimental Biology*, 209: 2344-2361.
- Ginsberg, J.R. 2000. Biodiversity of mammals; v. 3, p. 77-810. En: Levin, S.A. (Ed). 2000. *Encyclopedia of Biodiversity*. Estados Unidos, Academic Press. 4666 p.
- Goswami, A. 2006. Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution*, 60(1): 169-183.
- Goswami, A., N. Milne & S. Wroe. 2010. Biting through constraints: cranial morphology, disparity and convergence across living and fossil carnivorous mammals. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*; 278: 1831-1839.
- Hillson, S. 1986. *Teeth*. Cambridge: Cambridge University Press
- Jewell, P.A. 1976. Selection for reproductive success, p. 71-109. En: Austin, C.R. & R.V. Short, Frs (Eds). *The evolution of reproduction*. London, Cambridge University Press. 189 p.
- Jones, K.E. & A. Goswami. 2010. Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *Journal of Zoology*; 280: 297-308.
- Kardong, K.V. 2001. *Vertebrados: Anatomía comparada, función, evolución*. España, McGraw-Hill/Interamericana. 732 p.
- Ketten, D.R. 1992. The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation, p. 717-750. En: Webster, D.B., R.R. Fay & A.N.

- Popper (Eds). The evolutionary biology of hearing. Nueva York, Springer-Verlag.
- _____. 1997. Structure and function in whale ears. *Bioacoustics*, 8: 103-135.
- Lencastre, F. & L. Oliveira. 2011. Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): a phylogenetic and evolutionary perspective. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161: 414-462.
- Lemos, B., C.D. Meiklejohn, M. Ciceres, & D.L. Hartl. 2005. Rates of divergence in gene expression profiles of primates, mice, and flies: stabilizing selection and variability among functional categories. *Evolution*, 59: 126-137.
- Luo, Z. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, 450: 1011-1019.
- Mayr, E. 1956. Geographical character gradients and climate adaptation. *Evolution*, 10(1): 105-108.
- Meiri, S. & T. Dayan. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*. 30: 331-351.
- Messenger, S.L. & J.A. McGuire. 1998. Morphology, molecules and the phylogenetics of cetaceans. *Systematic Biology*; 47(1): 90-124.
- Monteiro, L.R., L.C. Duarte & S.F. Reis. 2003. Environmental correlates of geographical variation in the skull and mandible shape of the punaré rat, *Thricomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *J. Zool. (Lond)*. 261:47-57.
- Nelson, J.E. 1992. Developmental staging in a marsupial *Dasyurus hallucatus*. *Anat. Embry.*, 185: 335-354.
- Nojima, T. 1990. A morphological consideration of the relationships of pinnipeds to other carnivorans, based on bony tentorium and bony falx. *Marine Mammal Science*, 6(1): 54-74.
- Pankakoski, E., I. Koivisto & H. Hyvarinen. 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew *Sorex araneus*. *Acta Zool. Fenn.* 191: 137-144.
- Pauly, D., R. Froese & V. Christensen. 1998. How pervasive is "Fishing down marine food webs": response to Caddy *Et al.* *Science* 282: 183.

- Pauly, D., V. Christensen & C. Walters. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*; 57: 697–706.
- Pearson, O.M. & M. Millones. 2005. Rasgos esqueléticos de adaptación al clima y a la actividad entre los habitantes aborígenes de tierra del fuego. *Magallania*; 33(1): 37-50.
- Pérez, S.I. & L.R. Monteiro. 2009. Nonrandom factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern south American populations. *Evolution*; 63(4): 978-993.
- Polly, P.D. 2000. Development and evolution occlude: evolution of development in mammalian teeth. *PNAS*, 97: 14019-14021.
- Puts, D.A. 2010. Beauty and the beast: mechanisms of sexual selection in humans. *Evolution and Human Behavior*, 31: 157-175.
- Radinsky, L.B. 1981. Evolution of skull shape in carnivores. I. Representative modern carnivores. *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 369-388.
- _____. 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution*, 38(1): 1-15.
- _____. 1985. Approaches in evolutionary morphology: A search of patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 1-14.
- Rich, T.H., J.A. Hopson, A.N. Musser, T.F. Flannery & P. Vickers-Rich. 2005. Independent origins of middle ear bones in monotremes and therians. *Science*, 307: 910-914.
- Ricklefs, R.E. & D.B. Miles. 2004. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective, p. 13-41. En: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (Eds). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. The Chicago University Press. Estados Unidos. 367 p.
- Rohlf, F.J. & D.E. Slice 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zool.*, 39:40-59.
- Rowe, T.B., T.P. Eiting, T.E. Macrini & R.A. Ketcham. 2005. Organization of the olfactory and respiratory skeleton of the nose of the Gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*. *J. Mammal. Evol.*, 12(3-4): 303-336.

- Rychlik, L., G. Ramalhinho & D. Polly. 2006. Response to environmental factors and competition: skull, mandible and tooth shapes in Polish water shrews (*Neomys*, Soricidae, Mammalia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 44(4): 339-351.
- Sacco, T. & B. Van Valkenburgh. 2004. Ecomorphological indicators of feeding behavior in the bears (Carnivora: Ursidae). *J. Zool., Lond.* 263: 41-54.
- Salesa, M.J., M. Antón, A. Turner & J. Morales. 2005. Aspects of the functional morphology in the cranial and cervical skeleton of the sabre-toothed cat *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain: implications for the origins of the machairodont killing bite. *Zoological Journal of the Linnean Society*; 144(3): 366-377.
- _____. 2006. Inferred behavior and ecology of the primitive sabre-toothed cat *Paramachairodus* (Felidae, Machairodontinae) from the late Miocene of Spain. *Journal of Zoology*; 268 (3): 243-254.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: Why is animal size so important?* Cambridge, Cambridge University Press.
- Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. New York, Oxford University Press. 292 p.
- Shackleton, D.M. & C.C. Shank. 1984. A review of the social behavior of feral and wild sheep and goats. *Journal of animal science*, 58(2): 500-509.
- Smith, K.K. 1997. Comparative patterns of craniofacial development in Eutherian and Metatherian mammals. *Evolution*; 51(5): 1663-1678.
- Spinage, C.A. 2010. Territoriality and social organization of the Uganda defassa waterbuck *Kobus defassa ugandae*. *Journal or Zoology*, 159 (3): 329-361.
- Stadler, T. 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *PNAS*; 108(15): 6187-6192.
- Stalkin, M. 1980. Ecological character displacement. *Ecology*, 61: 163-177.
- _____. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236(4803): 787-792.

- Stebbins, G.L. 1974. Flowering Plants: Evolution Above the Species Level. London, Belknap Press. 480 p.
- Stedman, H.H., B.W. Kozyac, A. Nelson, D.M. Thesier, L.T. Su, D.W. Low, C.R. Bridges, J.B. Shrager, N. Minugh-Purvis & M.A. Mitchell. 2004. Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the humane lineage. *Nature*, 428: 415-418.
- Steppan, S.J. 1997. Phylogenetic analysis of phenotypic covariance structure. II. Reconstructing matrix evolution. *Evolution*, 51 (2): 587-594.
- Straney, D.O. & J.L. Patton. 1980. Phylogenetic and environmental determinants of geographic variation of the pocket mouse *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution*, 34: 888-903.
- Stynder, D., R. Ackermann & J. Sealy. 2007. Craniofacial variation and population continuity during the South African Holocene. *American Journal of Physical Anthropology*, 164(4): 489-500.
- Szabo-Rogers, H.L., L.E. Smithers, W. Yakob & K.J. Liu. 2010. New directions in craniofacial morphogenesis. *Developmental Biology*, 341: 84-94.
- Van der Molen, S., N. Martínez & R. González. 2007. Introducción a la morfometría geométrica: Curso teórico-práctico. Centro Nacional Patagónico, Universitat de Barcelona. 82 p.
- Van Valkenburgh, B. 2007. *Déjà vu*: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology*; 47(1): 147-163.
- Van Valkenburgh, B. & K. Koepfli. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Zool. Soc. Lond. Symp.* 65: 15-37.
- Viguié, B. 2002. Is the morphological disparity of lemur skulls (Primates) controlled by phylogeny and/or environmental constraints? *Biological Journal of the Linnean Society*. 76: 577-590.
- Wainwright. 2004. Functional morphology as a tool in ecological research; p. 42-59. En: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (Eds). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. The Chicago University Press. Estados Unidos. 367 p.
- Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (Eds). 2004. *Ecological Morphology: Integrative organismal biology*. The Chicago University Press. Estados Unidos. 367 p.

- Walker, E.P., F. Warnick, S. Hamlet, K.I. Lange, M.A. Davis, H.E. Wible & P.F. Wright. 1975. *Mammals of the World*, 3a ed. Londres, The Johns Hopkins University Press. V. I y II, 1500 p.
- Webster, D. & M. Webster. 1974. *Comparative vertebrate morphology*. New York, Academic Press. 516 p.
- Wible, J.R., G.W. Rougier, M.J. Novacek & R.J. Asher. 2007. Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. *Nature*; 447: 1003-1006.
- Wilmore, K.E., C.C. Roseman, J. Rogers, J.T. Richtsemier & J.M. Cheverud. 2009. Genetic variation in Baboon craniofacial sexual dimorphism. *Evolution*; 63(3):799-806.
- Wozencraft, W.C. 1993. Carnivora; p. 279-348. En: Wilson, D.E. & D.M. Reeder (Eds). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.
- Wroe, S. & N. Milne. 2007. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull. *Evolution*, 61(5): 1251-1260.
- Wroe, S., C. McHenry & J. Thomason. 2005. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behavior in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B*. 272: 619-625.
- Yablokov, A.V. 1986. *Population biology. Progress and problems of studies on natural populations*. Moscú, Mir Publishers
- Zaharov, V.M., E. Pankakoski, B.I. Sheftel, A. Peltonen & A. Hanski. 1991. Developmental stability and population dynamics in the Common shrew, *Sorex araneus*. *American Naturalist*. 138: 797-810.
- Zelditch, M. L., and Carmichael, A. C. 1989. Ontogenetic variation in patterns of developmental and functional integration in skulls of *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*; 43: 1738-1747.