

FACTORES INTRÍNSECOS EN LA EVOLUCIÓN DEL CRÁNEO DE CETÁCEOS ODONTOCETOS

Antonio Palanca Soler¹, Luz Calia
Miramontes Sequeiros¹ y Nicolás
Palanca Castán¹

¹ Fundación Laboratorio de Anatomía Animal, Laboratorio de Anatomía Animal, Departamento de Ecología y Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de Vigo, España. <http://www.anatolab.es>

Palabras clave: Cetáceos odontocetos, cráneo, modularidad, evolución, anatomía, modelos geométricos.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia se ha debatido sobre la importancia de los factores internos de los organismos y externos a ellos como claves de la evolución (Gould, 2002). En los últimos años este debate se ha centrado en si la selección natural es la que dirige la evolución operando a través de la optimización adaptativa de los caracteres o si, por el contrario, tanto la tasa como la dirección de la evolución están controladas por factores intrínsecos del organismo (Gould y Lewontin, 1979; Alberch, 1989; Parker y Smith, 1990; Rose y Lauder, 1996; Gould, 2002).

Toda estructura anatómica está compuesta por módulos que, tal y como opina Klinbergen (2005), son el resultado del desarrollo de campos morfogenéticos espacialmente diferentes que presentan entre ellos interacciones múltiples.

Nosotros pensamos que los factores intrínsecos que diseñan las pautas de transformación geométrica durante la morfogénesis crean un mosaico de elementos individuales o módulos que forman una anatomía. De modo que un pequeño cambio en cualquiera de éstas pautas daría lugar a que las complejas interrelaciones entre las unidades modulares básicas y las unidades jerárquicas superiores tuvieran en su conjunto o en cualquiera de sus módulos un éxito adaptativo, neutro o por lo contrario no fueran viables. Estas pautas serían más difíciles de alterar cuando las anatomías, a lo largo de la evolución, se hicieran más complejas y aumentarían las jerarquías modulares. No obstante la alteración de los valores de un parámetro de cualquier módulo modificaría todo el conjunto, pues para seguir manteniendo las homologías y las pautas se tendrían que modificar otros parámetros pertenecientes al mismo o al resto de los módulos.

Esta alteración permitiría modificaciones rápidas, continuas o discretas, pero totalmente controladas por las pautas de transformación modulares estables que limitarían el diseño de los taxones. A partir de estas pautas y su posible modificación, viable o neutra, se podrían definir una serie de "Leyes anatómicas".

En este marco de jerarquías modulares tendrían cabida los "sprandels" de Gould y Lewontin (1979), que serían caracteres fenotípicos que surgen como sub-productos secundarios de adaptaciones y que no son adaptativos en sí mismos.

Nuestro objetivo es demostrar la estabilidad de las pautas de transformación geométrica (continua o discreta) que caracterizan y limitan las modificaciones de parámetros que dan lugar a las *Formas* anatómicas.

Para ello hemos elegido el grupo de los Cetáceos odontocetos (delfines) debido a su particular historia evolutiva de transición de formas terrestres a acuáticas para lo que sufrieron modificaciones en su forma corporal, en sus músculos, en sus órganos internos, en su fisiología, en su esqueleto y en su cráneo (Kellogg, 1928; Fraser & Purves, 1960; McLeod et al. 1989; Barnes, 1990 y Fordyce & Barnes, 1994).

Dentro de todas estas modificaciones nos centramos en el estudio de los cráneos de delfines por la importancia de sus estructuras en la audición direccional en el agua (Fahlke et al., 2011) y en la ecolocación (Carwadine et al., 1999; Paulin, 1993). Estudiamos las pautas de transformación geométrica que caracterizan al conjunto de los cráneos de los delfines, y limitan las modificaciones de parámetros que dan lugar a las *Formas* craneales de las especies que integran este taxón.

MATERIAL Y METODOS

1. Material

Visitamos el Laboratorio de Anatomía Comparada del Museo Nacional de Historia Natural de Paris donde trabajamos con su colección de cráneos de mamíferos marinos. Fotografiamos 179 especímenes de 32 especies de Cetáceos con una cámara digital Nikon (COOLPIX 995, 3.34 megapíxeles). Obtuvimos 414 imágenes de la proyección de las anatomías del cráneo sobre dos planos, uno en vista dorsal paralelo a la parte apical del maxilar y premaxilar y otro en vista caudal paralelo al supraoccipital y exoccipital.

De entre las 414 imágenes elegimos dos fotografías de cada una de las siguientes especies: (*Delphinidae*) *Cephalorhynchus comersonii*, *Grampus griseus*, *Tursiops truncatus*, *Sotalia fluviatilis*, *Stenella attenuata*, *Stenella coeruleoalba*, *Stenella longirostris*, *Stenella frontalis*, *Tursiops aduncus*, *Lissodelphis peroni*, *Peponocephala electra*, *Lagenorhynchus acutus*, *Delphinus delphis*, *Orcaella brevirostris*, (*Kogiidae*) *Cogia breviceps*, (*Phocoenidae*) *Phocena phocena* y (*Zyphidae*) *Mesoplodon bidens*.

2. Métodos

a). Generalidades

Entendemos como *Forma* la información geométrica que resulta de retirar los efectos de la posición, escala y rotación de un objeto (Kendall, 1977). La manera más común de minimizar las diferencias entre las *Formas* de varios objetos corresponde al método generalizado de mínimos cuadrados, más conocido en Morfometría Geométrica como análisis generalizado de Procrustes.

Para analizar las *Formas* definimos en los objetos, o anatomías en nuestro caso, puntos homólogos de referencia o "landmarks". Diferenciamos dos tipos: los landmarks anatómicos y los landmarks matemáticos. Los landmarks matemáticos están situados en función de propiedades matemáticas y/o geométricas de las *Formas* estudiadas.

A partir de landmarks anatómicos diseñamos *Modelos preliminares* y con los landmarks matemáticos diseñamos los *Modelos finales*. Estos *Modelos* son el resultado de generar un árbol de relaciones matemáticas y geométricas utilizando variables y algoritmos que permitan llegar a un *diseño paramétrico* con todo el rango de posibles soluciones. La base de nuestro *diseño paramétrico* es la generación de geometrías primitivas a partir de la definición de una familia de parámetros iniciales y la programación de las relaciones formales que guardan entre ellos.

b). Primera parte: proceso de landmarks anatómicos:

Una vez identificados en las *Formas* (representadas en las fotografías) los lugares exactos que reúnen las condiciones de ser homólogos (landmarks anatómicos) en toda la serie objeto de estudio, creamos ficheros, uno por *Forma* estudiada, con la información espacial de los puntos. Para ello utilizamos el programa informático Tpsdig [1].

A continuación incluimos toda la información en una matriz de morfocoordenadas utilizando el software MorphoJ [2] que combina el Procrustes con una amplia gama de métodos para el análisis multivariante estándar. Con este software hacemos un análisis de componentes principales (PCA) y definimos módulos anatómicos basándonos en los resultados.

Utilizando la información sobre la variación espacial, reflejada en vectores, de los landmarks de cada componente principal diseñamos un *Modelo preliminar* mediante el software Geogebra [3]. Este *Modelo* se utiliza como plantilla y se ajusta a cada una de las imágenes que representan la serie objeto de estudio. Para facilitar este ajuste podemos incluir deslizadores que nos permitan definir con precisión las distancias o permitir que las figuras geométricas primitivas representadas se modifiquen homotéticamente de forma continua aplicando un centro de homotecia y un factor escala. Igualmente el *Modelo* puede rotar o trasladarse sin alterar las reglas impuestas en su elaboración.

c). Segunda parte: proceso de landmarks matemáticos:

El *Modelo preliminar* una vez ajustado a las *Formas* se representa en una nueva serie de imágenes. En esta serie de imágenes se identifican los puntos homólogos matemáticos, landmarks matemáticos, que definen cada una de las figuras geométricas primitivas consideradas en el *Modelo preliminar*. Así las circunferencias quedarían definidas por su radio, las elipses por su excentricidad, etc...

Los landmarks matemáticos del conjunto de la serie se convierten en una matriz de morfocoordenadas y con los resultados obtenidos al analizar los componentes principales (PCA) de la serie de homologías anatómicas estudiadas se organizan grupos de *Formas*.

Analizamos la varianza entre los grupos de *Formas* y obtenemos el gráfico de los vectores que muestran la variación de la posición de los landmarks matemáticos. Asociando entre sí los extremos de los vectores por un lado y los orígenes de los mismos por otro, obtenemos dos geometrías homólogas que son la base de los *Modelos definitivos*. Con

varios *Modelos definitivos* en 2D y utilizando diferentes planos se podrían diseñar mediante geometría sólida constructiva y paramétrica un *Modelo definitivo* en 3D.

RESULTADOS

a). Primera parte: proceso de landmarks anatómicos.

Para analizar la diversidad de las *Formas* del cráneo en las distintas especies estudiadas seleccionamos una serie de landmarks anatómicos: puntos en la sutura del frontal con la cresta nugal (landmarks 1, 2, 3 y 4), opistion (landmark 5), punto medio de las suturas nasales anterior y posterior (landmarks 6 y 7), borde de la cresta maxilar a la altura de los procesos postorbitales (landmarks 8 y 9) y forámenes premaxilares (landmarks 10 y 11), véase en la figura 1 la imagen superior izquierda. En esta selección hemos omitido los landmarks de la parte distal de la premaxila ya que su longitud es muy variable entre especies y enmascara la varianza del resto de los landmarks.

En el análisis de componentes principales (PCA) el primer componente (PC1) explica el 32% de la varianza e incluye los landmarks 2, 3, 6 y 7, y el segundo componente (PC2) que explica el 22% de la varianza incluye a los restantes landmarks (1, 4, 5, 8, 9 y 11).

Basándonos en los resultados del PCA definimos dos módulos que representan el esqueleto dérmico del cráneo en vista dorsal: un primer módulo formado por los huesos frontal y nasal, representados en el primer componente principal (PC1), y un segundo módulo formado por la parte posterior del *Rostrum* formado por la parte posterior de premaxilas y maxilas, huesos frontales, huesos nasales y hueso supraoccipital, representados en el segundo componente principal (PC2). Definimos también un tercer módulo formado por la parte anterior del *Rostrum* que no incluimos en el análisis del PCA y está formado por la parte anterior de maxilas y premaxilas y el vómer (Figura 1).

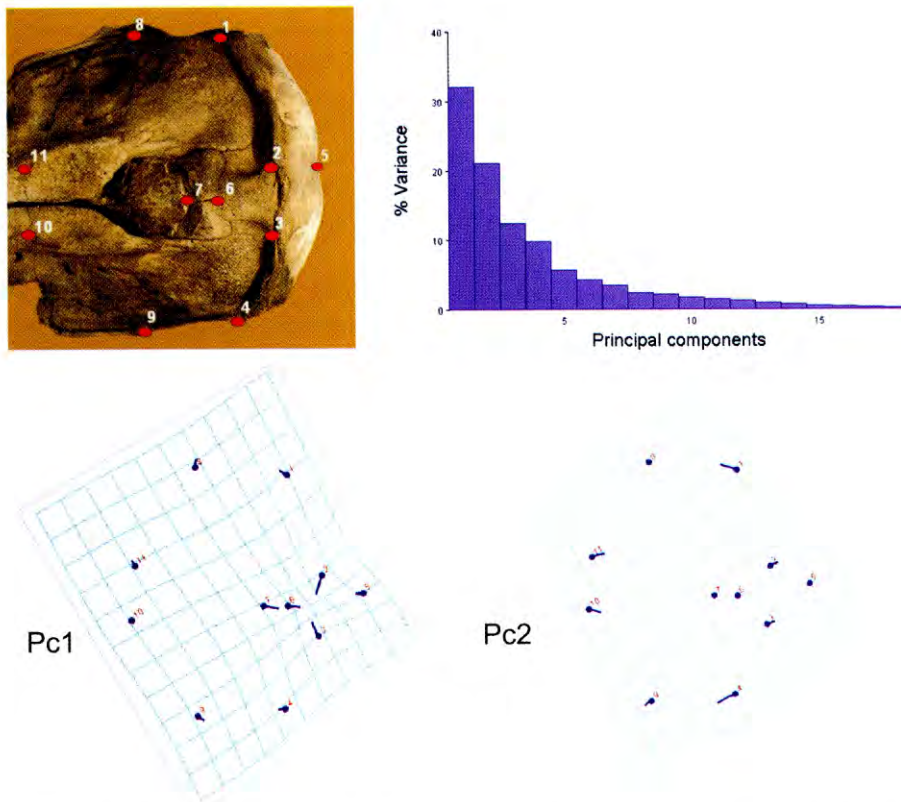


Figura 1.- Arriba a la izquierda: situación de los landmarks anatómicos en los cráneos de las distintas especies estudiadas. Arriba a la derecha: % de la varianza explicada por cada componente principal obtenido mediante el análisis de las formas definidas mediante los landmarks anatómicos. Abajo: vectores del primer componente y del segundo componente que explican la variación de las formas.

Teniendo en cuenta estos primeros resultados hemos diseñado un *Modelo preliminar* que permite ajustar a todos los cráneos de las 17 especies estudiadas una serie de figuras geométricas primitivas integradas en un diseño paramétrico único (Figura 2, izquierda). Este *Modelo preliminar* está compuesto por tres módulos representados por figuras geométricas primitivas: un *Rectángulo*, una *Elipse* y un *Triángulo*. A estas tres figuras geométricas primitivas añadimos otras auxiliares que permiten el ajuste paramétrico del *Modelo preliminar*: una línea o eje del cráneo en la que se sitúa un punto o centro craneal (CC), tres elipses iguales y una circunferencia.

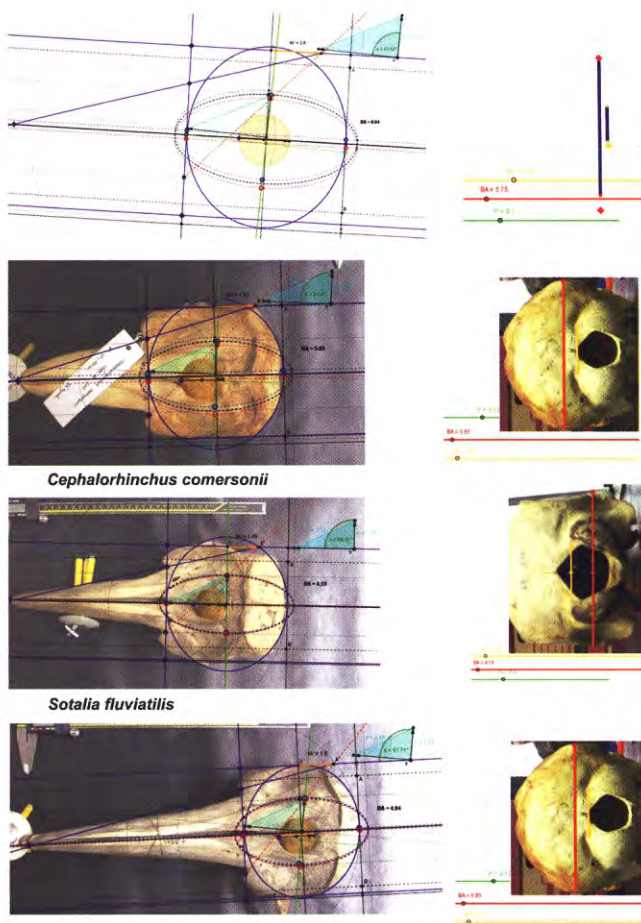


Figura 2.- Izquierda: Modelo preliminar y ejemplos de ajuste a diversos cráneos. Derecha: Ajuste de la forma en vista caudal mediante la plantilla superior para comprobar que el diámetro de la circunferencia auxiliar considerada en la vista dorsal es igual a la distancia entre las fosas condilares dorsales.

El *Modelo preliminar* se ajusta a la *Forma* del cráneo de la siguiente manera:

1.- *Rectángulo*: Los lados derecho e izquierdo se ajustan a los bordes derecho e izquierdo de las crestas maxilares, pasando por los landmarks anatómicos 8 y 9. El lado posterior pasa por el opistion, landmark 5. El lado anterior pasa por las fosas anterorbitales. Las foraminas premaxilares (landmarks 10 y 11) no suelen coincidir con los puntos de este segmento quedando no obstante a poca distancia.

2.- Eje del cráneo, recta que pasa por el opistion y el canal mesorostral, y corta perpendicularmente el lado anterior del rectángulo en un punto al que llamaremos centro craneal (CC), imprescindible para el diseño de la elipse y coincidente internamente (en una sección longitudinal medial del cráneo) con la base del vómer.

3.- Tres elipses auxiliares: dos de ellas con los ejes mayores paralelos al eje del cráneo y situadas a la derecha y a la izquierda del mismo. Los ejes mayores distan uno de otro en función de la asimetría de los lados del rectángulo (generalmente se produce una asimetría al acortarse la distancia entre el lado izquierdo del rectángulo y el eje del cráneo). Sus focos se sitúan en puntos homólogos al punto CC y opistion. La tercera, situada en el centro, es igual a las anteriores pero construida sobre el eje del cráneo. Los ejes menores se sitúan sobre la recta que divide transversalmente en dos partes iguales al rectángulo anteriormente definido y sus longitudes son iguales a la distancia entre el lado derecho del rectángulo y el eje del cráneo.

4.- *Elipse* definida por un punto y dos focos: uno de los puntos pasa siempre por el opistion, su eje menor se sitúa sobre una recta paralela a un segmento (CC-O) que pivota en el centro craneal (CC) y sigue la dirección del septo nasal y la sutura frontal. Este eje tiene una longitud igual a la distancia entre el CC y el opistion. Su eje mayor se sitúa sobre una recta perpendicular al segmento (CC-O) en su punto céntrico. Los focos se sitúan en la intersección del eje mayor con dos de las elipses auxiliares: el foco derecho con la elipse auxiliar central y el izquierdo con la elipse auxiliar derecha. Hacemos coincidir parte de la elipse con la curvatura del supraoccipital.

El punto de intersección del eje mayor con la elipse izquierda, en su lado derecho, es un punto crítico al que llamamos punto rostral (PR) cuya posición permitirá trazar al *Triángulo*. Tanto el punto CC como el PR tienen una gran importancia en la relación de los huesos craneales con la anatomía interna como demostraremos en futuros trabajos.

5.- *Triángulo*: Se trata de un triángulo que es escaleno cuando hay asimetrías craneales, e isósceles cuando no existen asimetrías craneales. Para ajustarlo hemos de definir primero un punto importante K que corresponde a la intersección de la recta que pasa por la fosa anterorbital izquierda y el punto rostral PR, con el lado derecho del

Rectángulo definido más arriba. El lado derecho del *Triángulo* está formado por el segmento con origen en K, y que pasa por la fosa anteorbital derecha y termina en la parte distal del *Rostrum*. El lado izquierdo es un segmento que va de la parte distal del *Rostrum*, pasa por la fosa anteorbital izquierda y termina en la intersección con el lado izquierdo del *Rectángulo*.

6.- Circunferencia auxiliar que permite ajustar el *Triángulo* y cuyo diámetro es igual a la longitud entre el punto K, anteriormente definido, y el punto medio del lado derecho del *Rectángulo*, punto K1. Se considera ajustado cuando la circunferencia marca los bordes internos de premaxilas y maxilas en la escotadura donde se alojan las narinas externas.

b). Segunda parte: proceso de landmarks matemáticos.

Las *Formas* de los cráneos ajustados al *Modelo preliminar* se representan en una nueva serie de imágenes en las que se identifican los puntos homólogos matemáticos que definen las figuras geométricas primitivas consideradas

(Figura 3): El rectángulo definido por tres puntos (landmarks 1, 4 y 7); la Elipse definida por un punto que corresponde al *Opistion* (landmark 5), y por el punto de intersección del segmento CC-O con el lado posterior del *Rectángulo* (landmark 6), que permite definir la posición de los focos; y el *Triángulo* definido por el ápice del *Rostrum* (landmark 8), las fosas anteorbitales derecha e izquierda (landmarks 9 y 10) y los puntos K y K1 (landmarks 2 y 3), cuya distancia entre ellos es igual al diámetro de la circunferencia que permite el ajuste fino del conjunto. Los tres módulos del *Modelo preliminar* los representamos en el *Modelo definitivo Md1* por dos figuras geométricas primitivas: un *Rectángulo Md1* y un *Triángulo Md1*. Los landmarks 2, 3, 5 y 6, situados en los lados del *Rectángulo Md1* permiten trazar la *Elipse* del *Modelo preliminar* y sustituyen pues su figura geométrica.

En el análisis de componentes principales (PCA) de los landmarks matemáticos el primer componente (PC1) explica el 79% de la varianza, y el segundo componente principal (PC2) explica el 18% de la varianza. Representando el PC1 en el eje x y el PC2 en el eje y, dividimos las nubes de puntos en cuatro grupos de *Formas* (GR1, GR2, GR3 y GR4) (Figura 3).

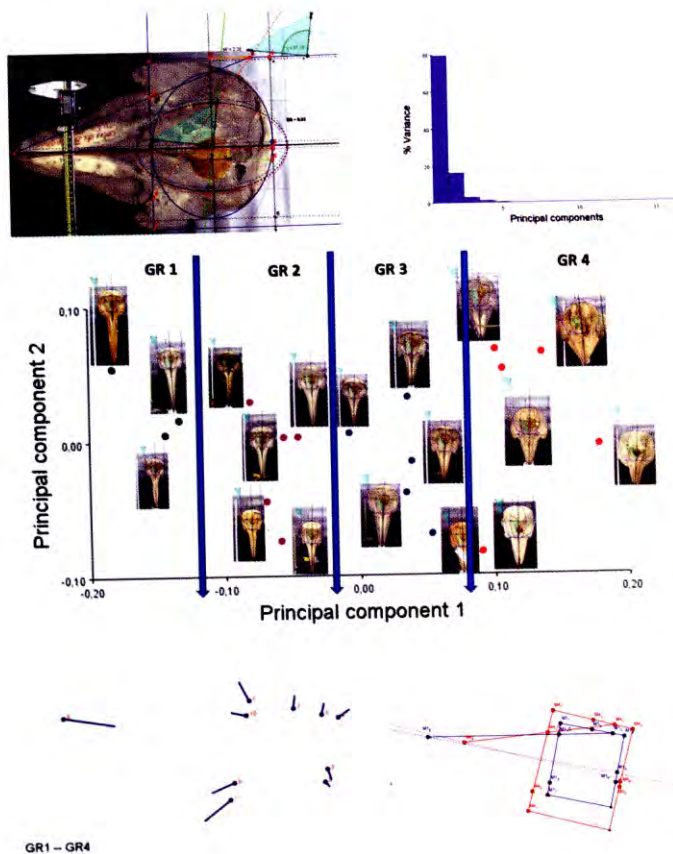


Figura 3.- Arriba a la izquierda: situación de los landmarks matemáticos en los cráneos de las distintas especies estudiadas. Arriba a la derecha: % de la varianza explicada por cada componente principal obtenido mediante el análisis de las formas definidas mediante los landmarks matemáticos. En medio: Cuatro grupos de cráneos en función de los componentes principales PC1 y PC2. Abajo izquierda: vectores que explican las diferencias entre el grupo 1 y el 4. Abajo derecha: geometrías homologas obtenidas asociando entre si los extremos de los vectores por un lado y los orígenes de los mismos por otro.

Analizamos la varianza entre los cuatro grupos de *Formas* para obtener el gráfico de los vectores que muestran la variación de la posición de los landmarks matemáticos entre los grupos más distantes (GR1 y GR4). Asociando entre sí los extremos de los vectores por un lado y los orígenes de los mismos por otro, obtenemos dos geometrías homólogas con las que diseñamos nuestro primer *Modelo definitivo* (*Md1*) en 2D.

b). Modelo definitivo (*Md1*)(Figura 4).

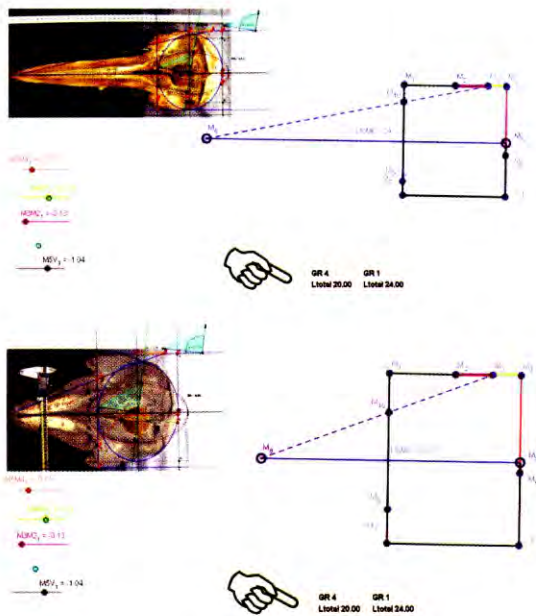


Figura 4.—Modelo definitivo interactivo (puede visualizarse en la dirección http://fundacionanatomia.es/MOOC/GEOGEBRA/Modelo_Interactivo1.html).

Programamos una transformación geométrica anamórfica, homología que permite pasar de la *Forma* media del primer grupo (GR1) a la del cuarto grupo (GR4), representando también las *Formas* medias de los grupos segundo y tercero, mediante la modificación de los valores de un solo parámetro, y obtenemos el primer *Modelo definitivo* (*Md1*) resumido en dos geometrías primitivas: *Rectángulo Md1* y *Triángulo Md1* que integran los tres módulos considerados en el *Modelo preliminar*.

http://fundacionanatomia.es/MOOC/GEOGEBRA/Modelo_Interactivo1.html

En esta homología utilizamos cinco homotecias que escalan otros tantos segmentos utilizando centros móviles y factores de escala fijos. Los centros están relacionados directa o inversamente con la modificación de los valores del parámetro en función del cual hemos programado la transformación geométrica anamórfica. Este parámetro función, “longitud total” (LT), representa la distancia entre el ápice del *Rostrum* (landmark 8) y el *Opistion* (landmark 5) y ha sido escogido por ser el valor que más fluctúa al considerar el PC1 del PCA de la serie de homologías de los landmarks matemáticos.

Analizando los valores obtenidos en este *Modelo definitivo Md1* observamos que cuando el parámetro LT aumenta de 20 a 24 unidades se originan todas las formas craneales definidas por los landmarks matemáticos considerados en las especies de delfines estudiadas.

Una rotación del eje mayor de la *Elipse* del *Modelo preliminar* queda definida en el *Modelo definitivo* por la distancia entre el opistion (Landmark 5 “M5”) y por el punto de intersección del segmento CC-O, con el lado posterior del *Rectángulo Md1* (landmark 6, “M6”) y mantiene una proporción constante $LT/M5M6 = 25$ para cualquier valor de LT.

Igualmente se mantiene constante, pero solamente dentro del intervalo entre 20 y 24 unidades del parámetro LT, la proporción entre la distancia entre los landmarks 2 y 3 (“M2M3”), diámetro de la circunferencia auxiliar, y la anchura del *Rectángulo Md1* (distancia entre landmarks 1 y 7, “M1M7”); $M2M3/M1M7 = 0,2$.

La superficie del *Rectángulo Md1* aumenta al disminuir el valor del parámetro LT. La altura del *Triángulo Md1* es directamente proporcional a LT y su lado derecho respecto al izquierdo mantiene una proporción constante de 1,057 para cualquier valor de LT.

c). Comparación de las formas en vista dorsal con las de vista caudal.

Manteniendo en la misma escala las *Formas* proyectadas en los planos dorsal y caudal (Figura 2 derecha), comprobamos que en cada una de las 17 especies el diámetro de la circunferencia auxiliar es igual a la distancia entre las fosas condilares dorsales.

DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

La asimetría del cráneo producida por la torsión en tres dimensiones (efecto “telescoping” Miller, 1923), es una característica del grupo de ballenas modernas conocidas como “odontocetos” o ballenas dentadas. Fahlke *et al.* (2011) demostraron que esta asimetría evolucionó en los Archaeocetos, predecesores de delfines y ballenas, como parte de una serie de

rasgos relacionados con la audición direccional en el agua y no como una adaptación, más moderna, a la ecolocalización.

Los delfines no poseen oído externo y han desarrollado un mecanismo para recibir los sonidos a través de las mandíbulas y dirigirlos al oído interno donde la cóclea los detecta y los transmite al cerebro para ser procesados (Carwadine *et al.*, 1999).

Al igual que las lechuzas (Knudsen, 1982), los delfines pueden distinguir sutiles diferencias entre el sonido que llega a su oído izquierdo y el que llega al derecho por lo que las ondas acústicas se reciben con un leve desfase temporal. Debido al tipo de asimetría producida en delfines por la torsión en tres dimensiones, los oídos pueden calibrar la localización horizontal y determinar el azimut del sonido (Fahlke *et al.*, 2011).

La asimetría, relacionada con la audición direccional, queda definida en el *Modelo preliminar* por una rotación del eje mayor de la *Elipse*. Como consecuencia de la rotación, el hueso escamoso izquierdo se desplaza obligando a una restructuración de la mandíbula izquierda respecto a la derecha con el fin de respetar la dirección del eje del cráneo. Esta restructuración de las mandíbulas está representada en el *Modelo definitivo Md1* por los lados del *Triángulo Md1*, que mantienen una proporción constante (derecha/izquierda = 1,057) para cualquier valor de la longitud total del cráneo LT. A su vez la parte izquierda del hueso occipital debe ocupar una mayor superficie y cambiar su curvatura para compensar el desplazamiento del escamoso y mantener el *opistion*, cóndilos occipitales, *foramen magnum* y columna vertebral en línea con el *Rostrum*. En el *Modelo preliminar* se hace patente el aumento de la superficie del hueso occipital al ajustar tramos de diferente curvatura de la *Elipse* al perfil del occipital, ajuste obligado al rotar el eje mayor.

En el *Modelo definitivo Md1*, la pauta de transformación que mantiene la asimetría relacionada con la audición direccional en el agua tiene sus límites en los valores del diámetro de la "circunferencia auxiliar" que marca los bordes internos de premaxilas y maxilas en la escotadura donde se alojan las narinas externas, y es igual a la distancia entre las fosas condilares dorsales. En efecto, este diámetro, mantiene una proporción constante respecto la anchura del cráneo dentro del intervalo de valores 20 a 24 unidades del parámetro LT, relacionado con la longitud del *Rostrum*, y es dentro de estos valores donde se sitúan las especies de odontocetos estudiadas. Por encima de valores de 24 unidades para LT aumenta la proporción, el *Rostrum* se alarga mucho y la capacidad craneal se reduce.

El cerebelo de los Cetáceos juega un papel importante en la ecolocalización (Paulin, 1993) y su tamaño depende de la fosa caudal que lo alberga. Teniendo en cuenta que la distancia entre las fosas condilares dorsales está relacionada con la amplitud de esta fosa caudal y por lo tanto con el tamaño del cerebelo, observamos que existe una proporcionalidad óptima

entre cerebro y cerebelo que queda definida en nuestro *Modelo definitivo Md1* y que pone límite a la longitud del *Rostrum*.

En estudios anteriores de nuestro equipo (Palanca-Castán *et al.*, 2014) concluimos que la variabilidad de la región exoccipital y de las estructuras rombocefálicas que caracteriza a las especies de delfines tiene una clara influencia medioambiental. Si el estilo de vida de una especie determinada crea la necesidad de un biosonar más eficiente y preciso es de esperar que exista un incremento de tamaño en las estructuras cerebrales relacionadas con la ecolocalización debido al aumento de la cantidad de información espacial que debe ser manejada. Una escasez o falta total de luz, propia de animales que depredan en ríos, estuarios y zonas batipelágicas, necesita una mayor dependencia de la ecolocalización por parte del animal para comer y orientarse.

El "Kalya Index" desarrollado por nosotros (Miramontes-Sequeiros *et al.*, 2010) y que incluye las anchuras de los huesos exoccipitales derecho e izquierdo y el diámetro transversal del *Foramen magnum*, valor muy similar y proporcional a la distancia entre las fosas condilares dorsales, permite demostrar la importancia de estos parámetros en comportamientos aberrantes como el varamiento (Miramontes-Sequeiros *et al.*, 2014).

Hemos expuesto un ejemplo de la estabilidad de las pautas de transformación geométrica paramétrica que caracterizan al conjunto de los delfines y de cómo éstas limitan las modificaciones de parámetros que dan lugar a las *Formas* craneales de las especies que integran este taxón.

En futuros trabajos vamos a seguir desarrollando los *modelos* en este taxón y en otros taxones de vertebrados actuales y/o extintos.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- [1] <http://www.morphometrics.org/>
 - [2] http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm
 - [3] <http://www.geogebra.org/>
- Alberch, P. The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios*, 12 (mémoire spécial), 21-57, 1989.
- Barnes, L.G. 1990. The fossil record and evolutionary relationships of the genus *Tursiops*. In: *The Bottlenose Dolphin*, (Eds. S. Leatherwood, R.R. Reeves), San Diego, Academic Press, pp. 3-26.
- Carwadine, M., Hoyt, E., Fordyce, R.E., Gill, P., 1999. *Ballenas, delfines y marsopas*. Ed. Omega, Barcelona.
- Fahlke, Julia M., Philip D. Gingericha, Robert C. Welshc, and Aaron R. Wooda, 2011. *Cranial*

asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water PNAS 108 (35): 14545-14548

Fordyce, R. E. & Barnes, L. G. 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 22:419-455.

Fraser, F.C. & Purves, P.E. 1960. Hearing in cetaceans: evolution of the accessory air sacs and the structure of the outer and middle ear in recent cetaceans. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.* 7:1-140.

Gould, S. J., & Lewontin, R., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Ciencia*: 205 (1161): 581-98.

Gould, S.J., 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press. ISBN 0-674-00613-5.

Kellogg, A.R. 1928. History of whales-their adaptation to life in the water. *Q. Rev. Biol.* 3: 29-76, 1 74-208.

Kendall, D. G., 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.*, 9:428-30.

Klingenberg, C. P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, 353-357.

Klingenberg, C.P., 2005. Developmental constraints, modules and evolvability. In: Hallgrímsson B., Hall B K, editors. *Variation*. San Diego:Academic Press. Pp 219-247.

Knudsen, E.I., 1982. El oído de la lechuza. *Investigación y Ciencia*, 65: 57-68.

McLeod, S.A., Brownell, R. L. Jr, Barnes, L.G. 1989. The classification of cetaceans: are all whales related? Fifth Int. Theriol. Congr., Abs. Pap. & Posters, Rome, Italy I: 490.

Miller, G. 1923. The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 76 (5): 1-71.

Miramontes-Sequeiros, L.C., Palanca-Castán, N., Palanca-Soler, A. 2010. Development of a new anatomic tool for the study of the occipital region in *Delphinus delphis*. *Mar. Mamm. Sci.* 26(4):982-989.

Miramontes-Sequeiros, L.C., N. Palanca-Castán, A. Palanca-Soler, 2014. Presence of Two Morphotypes in Populations of *Delphinus delphis*, in Joshua B. Samuels Editors, *Dolphins: Ecology, Behavior and Conservation Strategies*. NOVA SCIENCE PUBLISHERS: Marine Biology series, pag. 35-57.

Palanca Castán, N., Luz Calia Miramontes Sequeiros y Antonio Palanca Soler 2014.

Variabilidad de la región occipital en Cetáceos y su posible relación con factores medioambientales. *Investigación Cultura Ciencia y Tecnología*, 12:46-55.

Parker, G. A., & Smith, J. M., 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348: 27-33.

Paulin, M. G. 1993. The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain Behav. Evol.* 41:39-50.

Rose, M.R., and Lauder, G.V., 1996. *Adaptation*. San Diego: Academic Press.

Toro, I. M. V.; Manriquez, S. G. & Suazo, G., 2010. Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *Int. J. Morphol.*, 28(4):977-990.

INVESTIGACION

CULTURA CIENCIA Y TECNOLOGIA



VOLUMEN 7

Nº 14

2015