

Pautas programadas que limitan la diversidad en la evolución de las especies: caso de Cetáceos Odontocetos.

Por

Antonio Palanca Soler*

*Laboratorio de Anatomía Animal. C/Julia Minguillón 2, 2º C, 36201, Vigo (Pontevedra)

Resumen:

Existen formas paramétricas multimodales preestablecidas en la morfogénesis que son consecuencia de un potente mecanismo evolutivo que por un lado limita la selección natural de las especies, reduciendo la diversidad, y por otro establece diseños característicos que definen los grandes taxones (teoría de A. Palanca, 2019).

During morphogenesis, certain preestablished multimodal parametric structures arise as a consequence of a powerful evolutionary mechanism which, on the one hand, limits the diversity of forms upon which natural selection can act and, on the other hand, establishes characteristic morphological patterns that define the great taxons (theory of A. Palanca, 2019).

Contenido

1.-Introducción.....	3
2.-Material.....	5
3.-Métodos.....	6
3.1.- <i>Recopilación de datos</i>	6
3.2.- <i>Proceso de datos</i>	10
3.2.a- <i>Desarrollo de nuestro prototipo de cráneo en 3D</i>	10
3.2.b <i>Geometría morfométrica de landmarks: reconstrucción geométrica y matemática de nuestros prototipos.</i>	23
3.2.c Ingeniería inversa aplicada a los cráneos reales de delfines.....	35
4.-Resultados.....	38
4.1-Plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template).	38
4.2-Landmarks anatómicos.	45
4.3.-Análisis de componentes principales y discriminante.	46
4.4-Landmarks matemáticos.....	47
4.5.-modelo geométrico.....	47
4.6.-modelos aritméticos.	50
4.7.-Relación del modelo con la biometría.	53
4.8.-Límites paramétricos.	54
4.8.1-Límites paramétricos del modelo	55
4.8.2- Límites paramétricos observados	55
4.8.3- Ajuste del modelo a cráneos de otros mamíferos	56
4.9.-Filogenia.....	58
6.-Referencias.....	59

1.-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 Klingenberg (2005, 2014), 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, 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”.

Las modificaciones discretas mencionadas anteriormente se refieren al llamado equilibrio puntuado, teoría evolucionista publicada por Stephen Jay Gould y Niels Eldredge en 1972 que propone que hay periodos en los que las especies están en equilibrio y no sufren cambios, mientras que en determinados momentos se producen muchas especies nuevas a partir de las existentes “puntuaciones”.

En el marco de jerarquías modulares tendrían cabida los “sprandels” de Gould y Lewontin (1979), que serían caracteres fenotípicos que surgen como subproductos secundarios de adaptaciones y que no son adaptativos en sí mismos.

Esta es la primera vez que se propone una teoría filogenética, que podría ser extrapolada al resto de los animales, utilizando la geometría solida constructiva en el estudio de la modularidad del cráneo de Odontocetos. Partimos de la hipótesis de que si el cráneo del delfín está formado por x módulos, que a su vez cada uno de ellos puede estar formado por una serie de primitivas que expliquen la morfología del conjunto, cuya proyección dará una serie de puntos que explicarán los módulos existentes o identificados y sus interacciones. Para ello vamos a ver una serie de ejemplos de módulos y de cómo se pueden reflejar en un plano en forma de puntos (landmarks) o perfiles.

A partir de la proyección de las primitivas de dichos modulos en un plano (fotografía) y la identificación en la foto de perfiles y de landmarks homologos en todos los individuos estudiados obtenemos una plantilla geométrica que nos permite transformar la variables (parámetros) biológicas en variables (parámetros) matemáticas, obteniendo un Modelo.

Dicho modelo matematico explica la variabilidad de la estructura estudiada en su conjunto. Es decir explicando la filogenia de los taxones estudiados y de los posibles taxones extintos y futuros.

2.-Material

Para este estudio 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).

Mediante fotografías de las vistas dorsal y caudal del cráneo estudiamos las pautas de transformación 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.

Utilizamos fotografías de cráneos de Odontoceti en vistas dorsal y caudal (Museo de Paris), Medidas morfométricas de craneos de museos de L.A. (Los Angeles), Washington, y de Paris, rayos X de L.A., y cortes de *Phocena phocena* de Whale Museum de Iceland. Para comparar los resultados con otros mamíferos utilizamos fotografías de cráneos de ejemplares de distintas razas de perros, cain terrier, collie, pastor aleman, pekines y podenco portugues, y en un ejemplar de zorro en vista caudal, ventral y dorsal, preparados en el laboratorio de Anatomía Animal (Universidad de Vigo).

3.-Métodos

Para explicar los métodos utilizaremos ejemplos sencillos con el fin de poder abordar la complejidad de los procesos y definir términos utilizados. Consideraremos dos apartados: 3.1.-Recopilación de datos y 3.2.-Proceso de datos.

3.1.-Recopilación de datos

Vamos a suponer que el **cráneo real** sea una estructura “fabricada” a partir del ensamblaje de un número desconocido de “**piezas**” que serían los **módulos** o **unidades elementales**. Y queremos saber cuáles son las piezas que la están formando pero no disponemos del patrón del diseño.

Como no somos fabricantes de cráneos, tenemos que deducirlo desde el producto final que es el cráneo. ¿Qué hacemos con el cráneo? Partimos de una **estructura final en 3D (cráneo real)** y la proyectamos en un plano para poder encontrar **puntos** (landmarks) y **perfiles clave** en la fabricación, que nos proporciona la información imprescindible en la identificación de

las **unidades elementales principales** y las **leyes de interacción entre ellas**.

Creamos una **estructura** muy simple compuesta en un principio por cuatro primitivas, dos pirámides, una esfera y un cilindro hueco. Esta **estructura** la usaremos como ejemplo para desarrollar nuestro **prototipo de cráneo en 3D** (Figura 1).

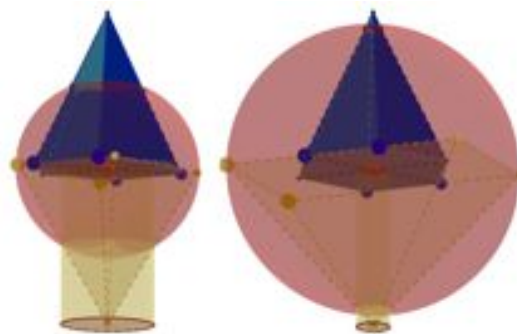


Figura 1.- Prototipo de craneo hipotético con la misma estructura y dos formas diferentes

Al comparar este **prototipo de cráneo 3D** con los **cráneos hipotéticos** de otras posibles especies (Figura 1, A y B), vemos que los tamaños de las “**piezas**” que componen nuestra **estructura** (pirámides, cilindro y esfera) cambian.

Por lo que a nuestro **prototipo de cráneo 3D** le vamos a adjudicar unas **características paramétricas** de diseño para que pueda simular cambios observados en la evolución de los cráneos de las especies reales. Al aplicar estas características obtenemos un **prototipo de cráneo 3D paramétrico**, en el que definimos un “**parámetro rector**” (GPA) que actúa como una **variable** a la que al darle valores diseña todas las posibles formas del prototipo (epígrafe 3.2.a de métodos).

Esto nos da un abanico infinito de **formas posibles de nuestro prototipo**. Para simplificar el proceso de datos, donde el

muestreo sea representativo de todas las posibles formas y obtener unos resultados estadísticamente robustos y significativos, elegimos al azar un número de **formas posibles del prototipo** superior a 10, incluyendo formas intermedias y las formas que se originan al tomar valores extremos del parámetro rector GPA. Mostramos nuestras formas elegidas en vistas dorsal y caudal en las **figuras 2 y 3** respectivamente.

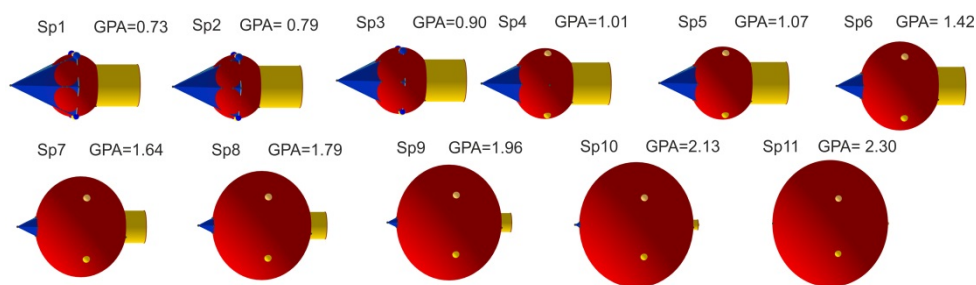


Figura 2. Once formas posibles en vista dorsal del prototipo indicando la especie representada por un número y el valor del parámetro rector (GPA) que permite la variación de la forma.

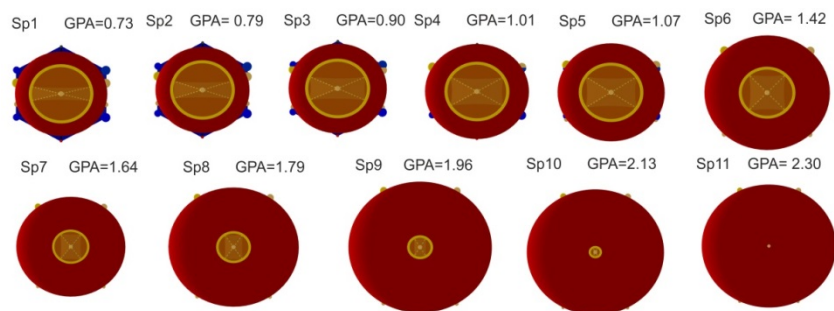


Figura 3. Once formas posibles en vista caudal del prototipo indicando la especie representada por un número y el valor del parámetro rector (GPA) que permite la variación de la forma.

En los más de diez **prototipos de cráneo 3D de nuestro muestreo al azar**, que representan nuestras especies simuladas, **definimos perfiles de las proyecciones de las primitivas y landmarks** (puntos de intersección de las primitivas y puntos

singulares de las mismas). Donde tanto los perfiles como los landmarks marcados sobre los puntos singulares de los perfiles son homólogos en todos nuestros prototipos (**Figura 4**).

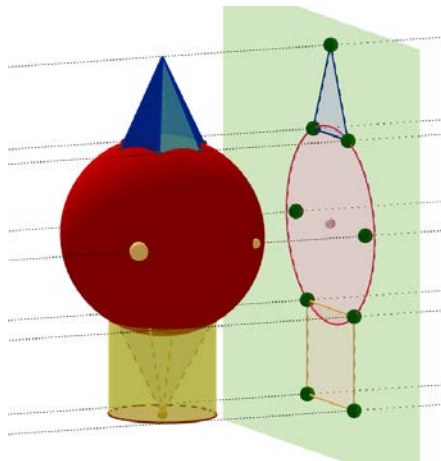


Figura 4.-Proyección en un plano de los perfiles de una forma del prototipo.

A partir de la **proyección en un plano** de los perfiles de **nuestros prototipos de cráneo 3D** vamos a intentar **reconstruirlos** mediante geometría morfométrica, utilizando landmarks (**epígrafe 3.2.b** de métodos).

Como en esta reconstrucción sí podemos actuar como un supuesto “fabricante” de cráneos, uno de los resultados, aportación original de este estudio, son las **deducciones (corolarios)** necesarios para la comprensión del diseño y las variaciones de la forma que dan lugar a **nuestros prototipos de cráneos**.

A partir de este momento utilizamos las **deducciones** obtenidas con los **prototipos de cráneos 3D** para empezar a procesar los **cráneos reales de delfines** que han permanecido a la espera.

Mediante **ingeniería inversa** aplicamos estas **deducciones** indispensables en la **interpretación y comprensión** de las

unidades elementales (módulos) principales y las leyes de interacción entre ellas en los **cráneos reales** de los delfines (**epígrafe 3.2.c** de métodos). Estudiaremos las principales por una cuestión de optimización de tiempo.

¿En dónde aplicaremos la **ingeniería inversa**? La aplicaremos a planos de proyección obtenidos a partir de fotografías, cortes anatómicos, digitalizaciones en 3D y rayos X as de los **cráneos reales de delfines**, **utilizando el software tpsDig [1], MorphoJ [2] , GeoGebra[3], SPSS [4] y MatLab [5].**

3.2.-Proceso de datos

Dentro de este apartado trataremos el desarrollo de nuestro prototipo de cráneo en 3D (3.2.a); la geometría morfométrica de landmarks y la reconstrucción de nuestros prototipos (3.2.b) y nuestros métodos de Ingeniería inversa aplicada a los cráneos reales de delfines (3.2.c.).

3.2.a-Desarrollo de nuestro prototipo de cráneo en 3D.

Para el desarrollo de nuestro prototipo empezamos nuestro diseño con una estructura simple formada por dos sólidos primitivos, una pirámide y una esfera (**Figura 5**) utilizando los métodos de la **geometría solida constructiva**.

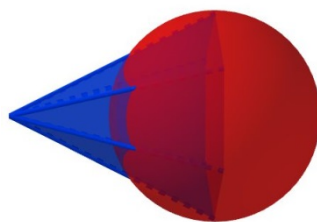


Figura 5.-Estructura simple formada por dos solidos primitivos

La geometría sólida constructiva consiste en construir sólidos más complejos a partir de sólidos básicos, sólidos primitivos, aplicando los **operadores booleanos unión, intersección y diferencia (Figura 6).**

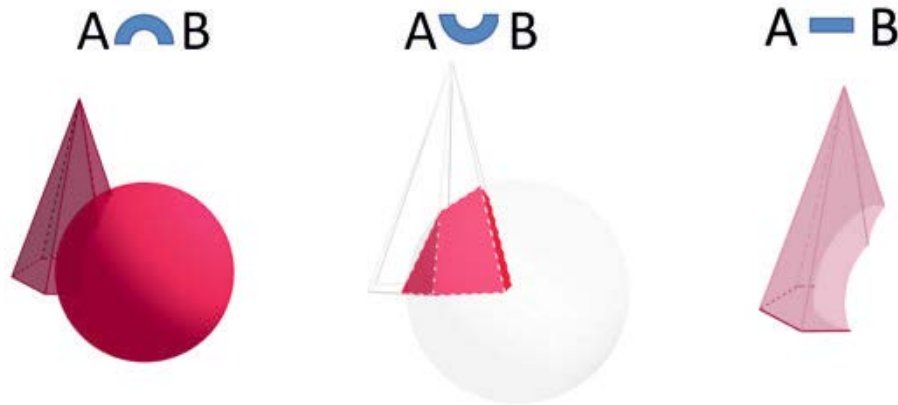


Figura 6.- Representación de los operadores booleanos: unión, intersección y diferencia.

Los sólidos primitivos son: esfera, pirámide, cubo, cilindro, cono, toro, etc.... Nosotros utilizamos una pirámide rectangular y otra hexagonal, una esfera y un cilindro (**Figure 7**).

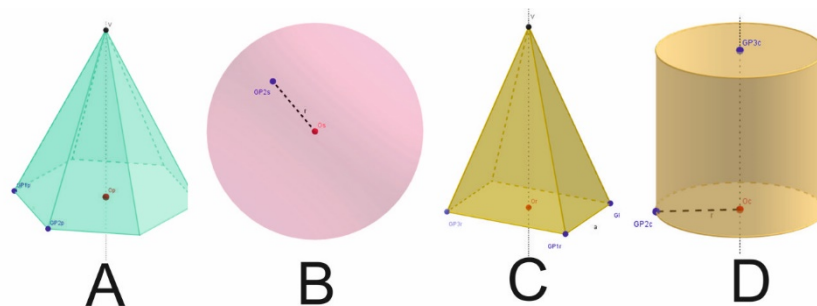


Figura 7.- Sólidos primitivos utilizados en nuestro prototipo: A)pirámide hexagonal, B) esfera, C) pirámide rectangular, d) cilindro.

La **pirámide hexagonal (Figura 7A)** tiene como base un hexágono regular generado por la distancia “a” entre dos vértices consecutivos (**puntos generadores** GP1p y GP2p) y como altura una distancia OV entre el centro de su base “Op” y el vértice “V”, punto generador GP3p, igual a 2a en nuestro modelo.

La **esfera (Figura 7B)** tiene de radio una distancia “r” siendo sus puntos generadores el centro, GP1s = Os, y el punto extremo del radio “r”, GP2s.

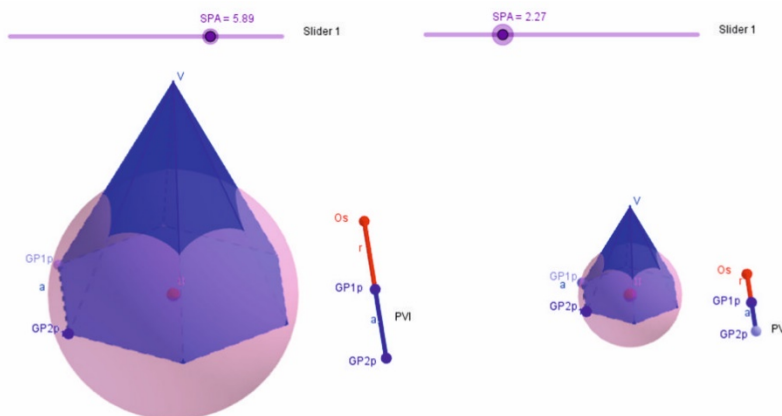
La **pirámide rectangular (Figura 7C)** tiene como base un rectángulo generado por la distancia “a” entre los vértices de la arista más corta (GP1r y GP2r), y la arista más larga que es la distancia entre GP1r y GP3r. La altura entre el centro de la base “Or” y el vértice “V”, punto generador GP4r, igual a 2a en nuestro modelo.

El **cilindro (Figura 7D)** tiene de radio una distancia “r” siendo sus puntos generadores el centro, GP1c = Oc, y el punto extremo del radio “r”, GP2c. La altura entre el centro de la base “Oc” y el centro del segundo círculo, punto generador GP3C, igual a 2a en nuestro modelo (altura de ambas pirámides).

Utilizaremos el llamado diseño paramétrico que es un proceso de diseño basado en un esquema algorítmico que permite expresar parámetros y reglas que definen, codifican y clarifican la relación entre las primitivas básicas utilizados en la geometría constructiva.

A continuación exponemos algunos ejemplos de relaciones entre primitivas básicas utilizadas en la geometría constructiva utilizados para el desarrollo de nuestro prototipo: 1) Relación univoca y directamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se unen; 2) Relación univoca e inversamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se unen; 3) Relación univoca e inversamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se restan y 4) Relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen

En este primer ejemplo mostramos la unión de **dos sólidos primitivos** (pirámide hexagonal y esfera) con el mismo centro “O”, “O”= “Op” =”Os”, y donde el perímetro de la esfera está circunscrito a la base de la pirámide, por lo que su radio “r” es igual a una arista de esta base hexagonal de la pirámide (“a”), coincidiendo un punto generador GP2s de la esfera con el de la pirámide GP2p y siendo iguales las distancias entre los puntos generadores de ambas figuras. En nuestra pirámide la distancia desde el centro de la base “Op” al vértice (GP3p=”V”) es el doble de “a”. La pirámide hexagonal tiene una relación unívoca y directamente proporcional con la esfera (**Figura 8**).



13

= (deslizador 1) parámetro escalador. PVI = indicador de la variación de los parámetros.
GP1 y GP2 = puntos generadores de la estructura.

Cuando la relación entre las primitivas es unívoca directamente proporcional la **“Forma”** del conjunto de ambas no cambia, **forma estática**, entendiendo como **“Forma”** la información geométrica que resulta de retirar los efectos de la posición, escala y rotación de un objeto (proceso llamado análisis generalizado de **Procustes**). **En este caso se cumple que la “Forma” y la estructura no varían.**

Las dos primitivas mientras permanecen unidas por alguna parte de sus volúmenes forman una **geometría sólida constructiva estática (estructura simple)** que define un sólido nuevo a partir de las dos primitivas y que funcionará como un único **módulo** en un posible conjunto **multimodular**.

Este módulo puede alcanzar en principio infinitos tamaños que dependen de la **modificación de la distancia “a” entre dos puntos generadores de la pirámide (GP1p y GP2p)** a la que llamamos **parámetro escalador (SPA = deslizador 1)** y que en este caso coincide con el **parámetro rector (GPA)**. El **parámetro rector** nos permite modificar la distancia entre los puntos **GP1p y GP2p** sin que cambie la forma global de la estructura del módulo. Por lo que los puntos generadores de la pirámide son en este caso los **puntos generadores de toda la estructura (GP1 y GP2)**.

No obstante pueden aparecer **restricciones** en los valores que puede alcanzar el **parámetro escalador**. **Estas restricciones pueden deberse a** diversos motivos: físicos (resistencia de materiales, etc...), biológicos (**hipertelia***, etc...), etc... que originan los **límites paramétricos del tamaño del diseño de la estructura**.

El límite paramétrico superior del tamaño (**tamaño mayor posible**) de la **estructura formada por las dos primitivas** está a una determinada **escala** respecto a su límite paramétrico inferior del tamaño (**tamaño menor posible**), única **regla** que codifica la relación entre los dos sólidos considerados.

Corolario 1.- Cuando existe una relación univoca y directamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se unen, las sucesivas distancias “a” entre dos puntos generadores de la estructura (GP1 y GP2) dividido por los valores del parámetro escalador (SPA) son igual a uno para todo valor del parámetro rector (GPA=SPA en este caso) (gráfico 1).

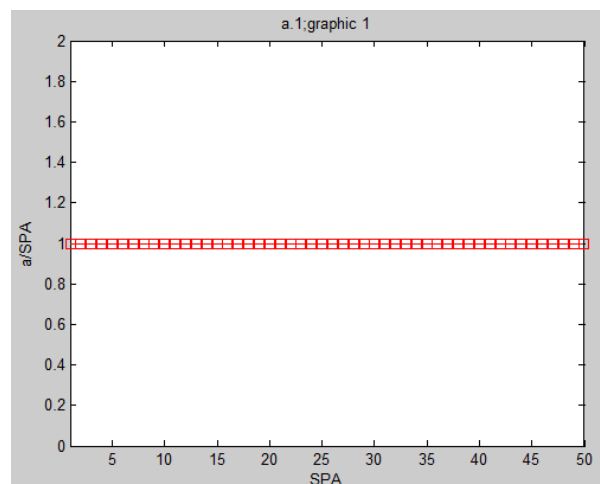


Gráfico 1.- Representa en el eje “y” la distancia “a” entre los puntos generadores GP1 y GP2 dividido por el valor del parámetro escalador (SPA) y en el eje “X” los valores del parámetro escalador (iguales a los del parámetro rector GPA), en una relación unívoca y directamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se unen.

3.2.a.2.- Relación unívoca e inversamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se unen.

Cuando la relación entre las primitivas es unívoca e inversamente proporcional (**Figura 9**), la “Forma” del conjunto de ambas cambia, “**Forma dinámica**”. En este caso la **Forma varía y la estructura original no varía**.

En este caso el **parámetro rector (GPA)** no coincide con el **parámetro escalador (SPA)** y aparecen **parámetros generadores secundarios (SGPA)** en cada primitiva que dependen del parámetro rector.

Los puntos generadores de la pirámide **GP1p** y **GP2p**, que en el caso anterior (**epígrafe a1**) también eran puntos generadores de toda la estructura (**GP1 y GP2**), pasan a ser **puntos generadores secundarios** cuya **distancia** entre ellos “a” se llama ahora **parámetro generador secundario (SGPAp)**.

La esfera está definida matemáticamente por un **punto** y un radio de **longitud “r”**. Dicha longitud “r” es otro **parámetro generador secundario (SGPAs)**.

Los **parámetros generadores secundarios (SGPA)**, **distancias entre los puntos generadores secundarios GP1p y GP2p (SGPAp)**, **GP1s y GP2s (SGPAs)**, rigen la posición y tamaño de cada primitiva.

Los **indicadores de la variación de los parámetros (PVI)** en nuestros **modelos dinámicos** de los **prototipos**, que nos permiten visualizar de manera inmediata el valor de los **parámetros generadores secundarios** a medida que cambia el **parámetro rector**.

En la **relación univoca inversamente proporcional** entre estas dos primitivas se cumple que **“a+r” es constante**, por lo que al aumentar “a” disminuye “r” y viceversa generando una **geometría sólida constructiva dinámica**, que define una **forma dinámica** correspondiente a un **módulo dinámico**.

Los **límites paramétricos** aparecen cuando “a” o “r” tienden a 0. En el primer caso, cuando “a” tiende a 0, la pirámide desaparece dentro de la esfera. Cuando r es menor que “2a” la pirámide también desaparece dentro de la esfera antes de que “a” llegue a 0. En el segundo caso, cuando “r” tiende a 0, la esfera desaparece dentro de la pirámide. Por lo que los **límites paramétricos no son simétricos**.

En la **figura 9** la relación entre “a” y “r” está regida por un deslizador 2 que modifica la relación $a / a+r$ (con valores de 0 a 1) siendo $a+r$ una constante definida por el parametro escalador (SPA) y el resultado queda patente en el **PVI**.

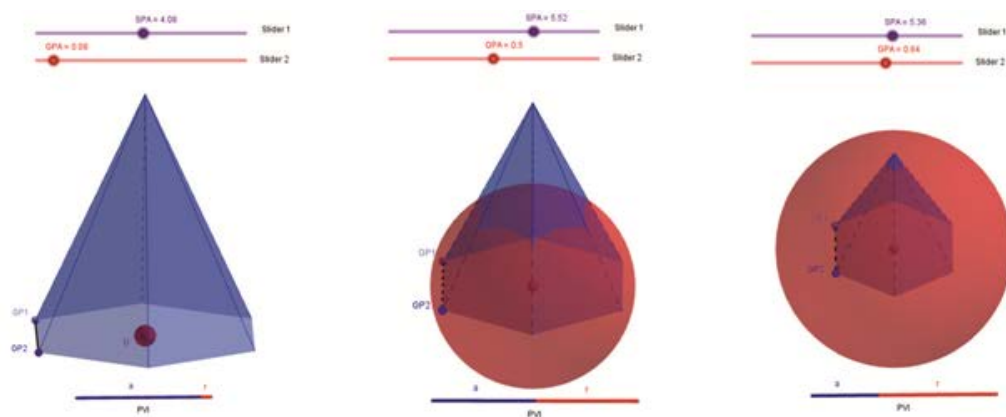


Figura 9.- Relación univoca inversamente proporcional entre dos primitivas. SPA = (deslizador 1) parámetro escalador. PVI = indicador de la variación de los parámetros. GPA = parámetro rector (deslizador 2 que modifica la relación entre la distancia “a” (GP1 a GP2) y la misma distancia “a” mas el radio de la esfera “r” (GP3)).

Ver corolario 2 en el siguiente epígrafe.

3.2.a.3. Relación univoca e inversamente proporcional de dos sólidos concéntricos que se restan.

Si consideramos la geometría sólida constructiva anterior pero formada por solidos primitivos que se restan, siendo el de menor tamaño el que resta del mayor, podemos observar dos formas dinámicas alternativas, cada una con sus propios límites paramétricos (0,44-0,47 y 0,62-0,95), originándose un salto durante el cual la estructura ni es pirámide ni es esfera y podríamos considerarla como inviable (0,47 a 0,62). Observamos pues que un mismo módulo puede tener varias **formas alternativas** aparentemente muy distintas entre sí (**Figura 10**).

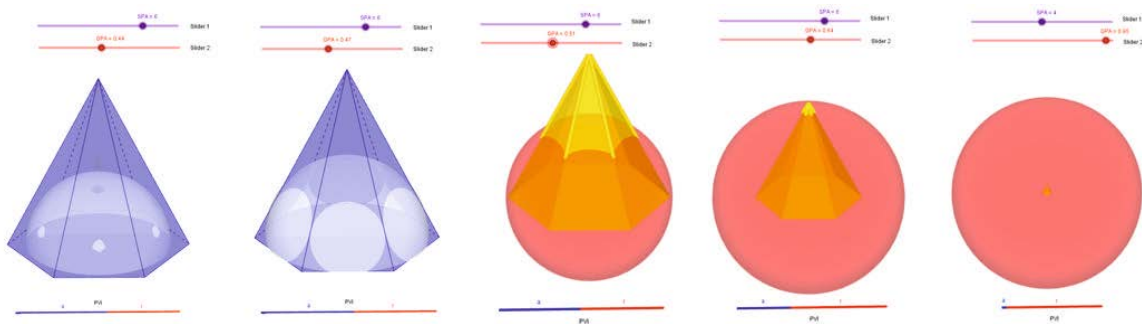


Figura 10.- Formas alternativas de dos solidos primitivos que se restan el mayor del menor. SPA = (deslizador 1) parámetro escalador. PVI = indicador de la variación de los parámetros. GPA = parámetro rector (deslizador 2 que modifica la relación entre la distancia "a" (GP1 a GP2) y la misma distancia "a" mas el radio de la esfera "r" (GP3)).

Corolario 2.- Cuando existe una relación univoca e inversamente proporcional de dos sólidos concéntricos tanto que se unan o se resten, los sucesivos valores del parámetro rector (GPA=relación entre a y a+r) no alteran los valores de "a+r" que es una constante definida por el parámetro escalador (SPA) (SPA=50, gráfico 2)

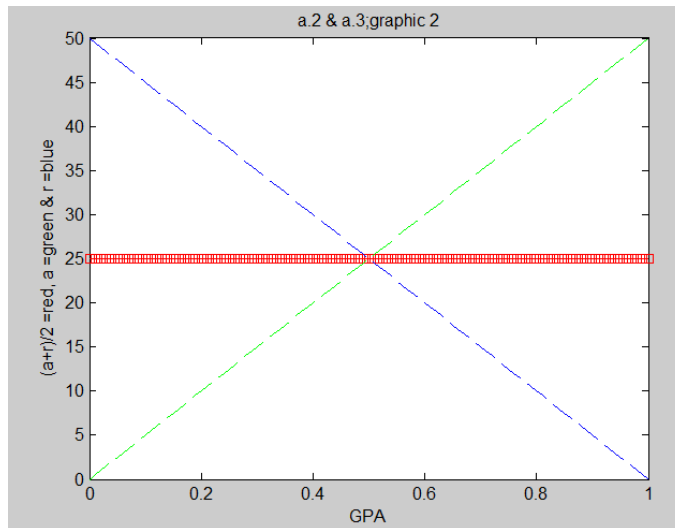


Gráfico 2.- Representa en el eje “y” la distancia “ $a+r / 2$ ” (en rojo), “a” (verde) y “r” (azul) y en el eje “x” los valores del parametro rector (GPA), en una relación univoca e inversamente proporcional de dos sólidos concéntricos tanto que se unan o se resten.

3.2.a.4. Relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen

Vamos a analizar un ejemplo expuesto en la figura 11 donde distinguimos: SPA = (deslizador 1) parámetro escalador; GPA = parámetro rector (deslizador 2 que modifica los parámetros generadores secundario de la pirámide SGPAp y de la esfera SGPAs. Esta modificación está regida por las constantes modulares Kp (deslizador 3) y Ks (deslizador 4), que definen junto con el parámetro rector el factor escala de las homotecias (GPA & K) que dan valor, junto al parámetro escalador, a los parámetros generadores secundarios de la pirámide y esfera respectivamente. El punto a escalar y el centro de homotecia pueden ser los mismos en ambos casos (o no) y su distancia depende siempre del parámetro escalador SPA.

El cálculo de los parámetros generadores secundario de la pirámide (SGPAp=a) y de la esfera (SGPAs=r sería):
 $SGPAp = SPA1 - (GPA * Kp * SPA1)$ y $SGPAs = SPA2 - (GPA * Ks * SPA2)$

relativos a las dos homotecias independientes (Figura 11 y Graficos 3 y 4).

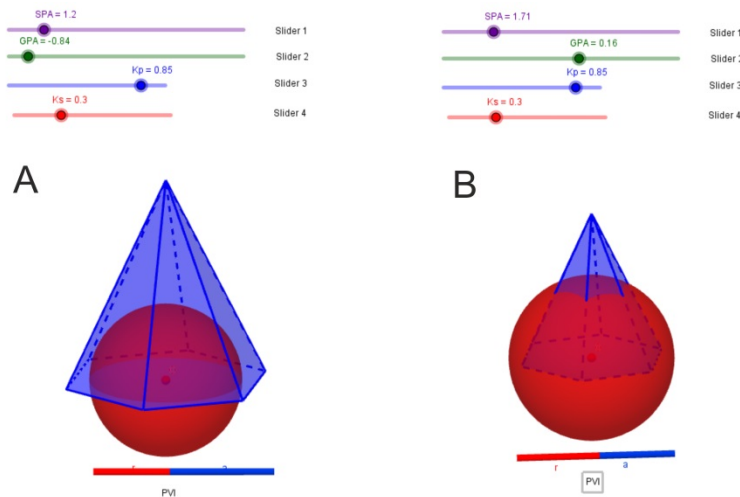


Figura 11.- Relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen, con homotecias independientes. Constantes modulares fijas: Kp (0.85) y Ks (0.3) y parámetro rector GPA con dos valores -0.84 (Figura 11, A) y 0.16 (Figura 11,B). PVI = indicador de la variación de los parámetros.

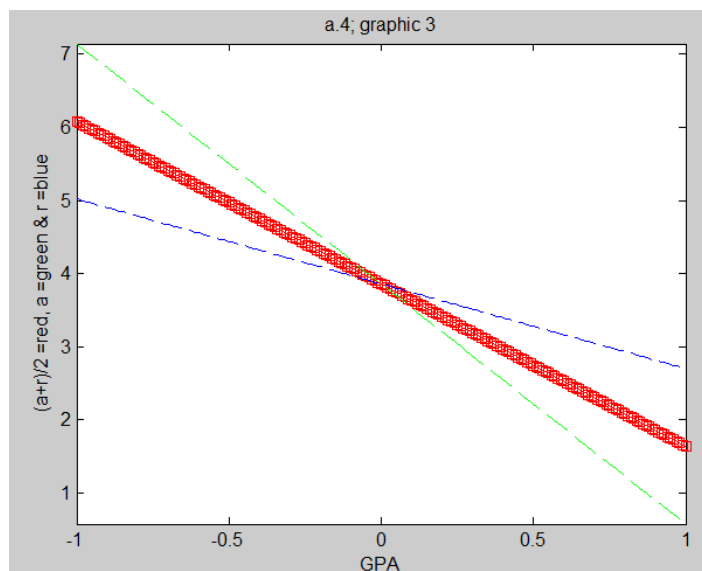


Grafico 3.- Representa en el eje "y" la distancia " $a+r / 2$ " (en rojo), " a " (verde) y " r " (azul) y en el eje "x" los valores del parametro rector (GPA), en una relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen con homotecias independientes. Siendo las constantes modulares fijas que rigen las homotecias: Kp (0.85) y Ks (0.3). El punto a

2021 (1).- A. Palanca Soler.-Pautas programadas que limitan la diversidad en la evolución de las especies: caso de Cetáceos Odontocetos

escalar y el centro de homotecia son los mismos en ambos casos y su distancia depende del parámetro escalador ($SPA1=SPA2$).

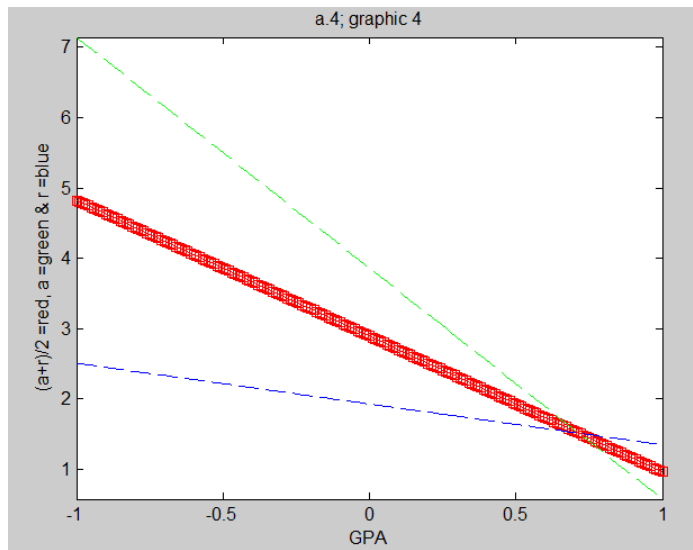


Gráfico 4.- Representa en el eje y la distancia “ $a+r / 2$ ” (en rojo), “ a ” (verde) y “ r ” (azul) y en el eje x los valores del parámetro rector (GPA), en una relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen con homotecias independientes. Siendo las constantes modulares fijas que rigen las homotecias: K_p (0.85) y K_s (0.3). El punto a escalar y el centro de homotecia son diferentes y su distancia depende del parámetro escalador; siendo la de la esfera la mitad de la de la pirámide ($SPA2=SPA1/2$).

Cuando el punto a escalar y el centro de homotecia son diferentes y su distancia depende de una función que implica tanto al parámetro escalador como a los sucesivos valores que toma el parámetro rector GPA, los valores de $a+r$ se ajustan a una curva (Gráfico 5).

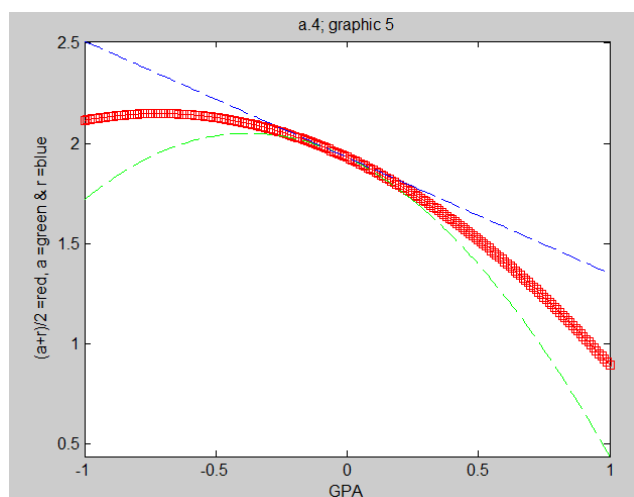


Grafico 5.- Representa en el eje “y” la distancia “ $a+r / 2$ ” (en rojo), “a” (verde) y “r” (azul) y en el eje “x” los valores del parametro rector (GPA), en una relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen con homotecias independientes. Siendo las constantes modulares fijas que rigen las homotecias: K_p (0.85) y K_s (0.3). El punto a escalar y el centro de homotecia son diferentes y su distancia depende del parámetro escalador; siendo la de la esfera una distancia fija correspondiente a la mitad del valor dado al parámetro escalador ($SPAr=SPA/2$) y la de la pirámide una variable función del valor fijo del parametro escalador mas los valores que va adquiriendo el parámetro rector GPA.

Corolario 3: En una relación variable de dos sólidos concéntricos que se unen existen tantas homotecias como módulos y cada uno de ellos posee una constante modular fija. El tamaño del conjunto puede variar en función del parámetro rector independientemente de la variación debida al parametro escalador y pueden surgir límites . La suma de $a+r$ no es constante y puede ajustarse a una recta o a una curva.

3.2.b Geometría morfométrica de landmarks: reconstrucción geométrica y matemática de nuestros prototipos.

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 (3.2.b.1) y los landmarks matemáticos (3.2.b.2). Los landmarks matemáticos están situados en función de propiedades matemáticas y/o geométricas de las Formas estudiadas a partir de las que haremos la reconstrucción geométrica de nuestros prototipos (3.2.b.3) y la reconstrucción aritmética de los mismos (3.2.b.4).

3.2.b.1.- Landmarks anatómicos:

Para seleccionar un número mínimo de landmarks anatómicos que representen todas las formas que queremos relacionar proyectamos las formas 3D sobre un plano donde la totalidad de las formas a estudiar queden visibles en su mayor parte. En nuestro ejemplo escogeríamos la proyección dorsal (Figura 2) en primer lugar, dejando a parte la proyección caudal (Figura 3) para posteriores procesos si hicieran falta.

Con el fin de seleccionar landmarks anatómicos homólogos confeccionamos una plantilla mediante figuras geométricas que se adapten lo mejor posible a los perfiles de todas las formas objeto de estudio (Figura 12). Esta primera plantilla para obtener landmarks anatómicos la llamaremos ALT (Anatomic Landmarks Template).

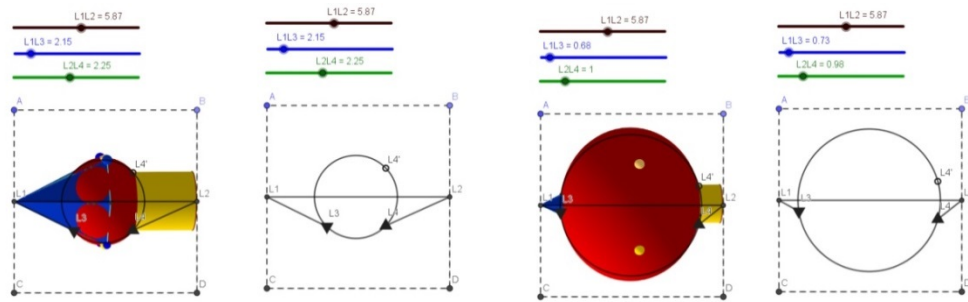


Figura 12.- Plantilla (LAT) adaptada a dos formas Sp1 y Sp7 del prototipo estudiado (Figura 2).

Observamos que las formas, en su proyección dorsal, están compuestas básicamente por un triángulo, una circunferencia y un rectángulo. Esta plantilla está formada por un cuadrilátero (ABCD) cuya longitud del lado está controlada por el deslizador L1L2. El eje de la forma se hace coincidir con el eje del cuadrilátero quedando así definidos dos puntos L1 y L2 cuya distancia entre ellos corresponde a la longitud total de la forma. A partir del punto L1 parte un segmento de longitud L1L3 definido por el segundo deslizador, cuya longitud y ángulo se ajusta hasta que coincida con el punto de intersección del triángulo con la circunferencia. Seguidamente y a partir del punto L2 se ajusta otro segmento marcando distancia (tercer deslizador) y ángulo entre los puntos L2 y L4. El punto L4 queda definido por la intersección entre el rectángulo y la circunferencia. Los ángulos de los segmentos L1L3 y L2L4 se ajustan moviendo directamente los puntos marcados con triángulos negros. En la plantilla queda marcado automáticamente el punto L4' por simetría radial (ya que las formas objeto de estudio son simétricas respecto al eje central) al igual que la circunferencia definida por tres puntos L3, L4 y L4'.

Así quedarían definidos un mínimo de cuatro landmarks anatómicos L1,L2,L3 y L4 que caracterizarían todas las formas objeto de estudio (Figura 13).

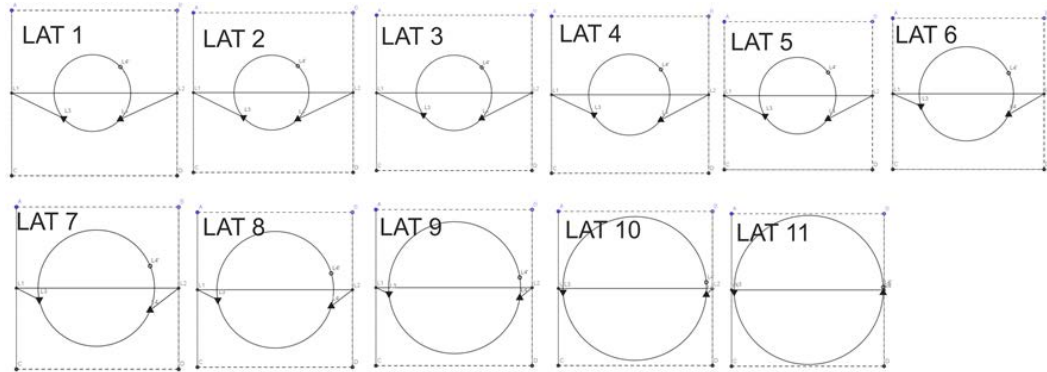


Figura 13.- plantillas LAT con landmarks anatómicos (Anatomic Landmarks Template) correspondientes a las once formas en vista dorsal del prototipo eestudiado (Figura 2).

Una vez identificados en las Formas los lugares exactos que reúnen las condiciones de ser homólogos (landmarks anatómicos) en toda la serie objeto de estudio (Figura 13), creamos ficheros, uno por Forma estudiada, con la información espacial de los puntos. Para ello utilizamos el programa informático Tpsdig [1] (Figura 14).

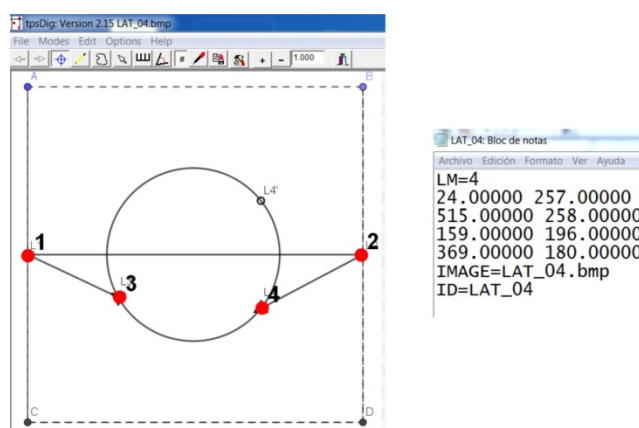


Figura 14.- Identificación de 4 landmarks anatómicos aplicables a la serie objeto de estudio (figura 13). Izquierda: puntos marcados mediante el Software Tpsdig. Derecha: Fichero (*.tps) en txt generado automáticamente.

A continuación incluimos toda la información de los 11 ficheros generados mediante el software Tpsdig 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, definimos grupos anatómicos basándonos en los resultados y realizamos un análisis discriminante comparando la variación entre los grupos extremos (Figura 15).

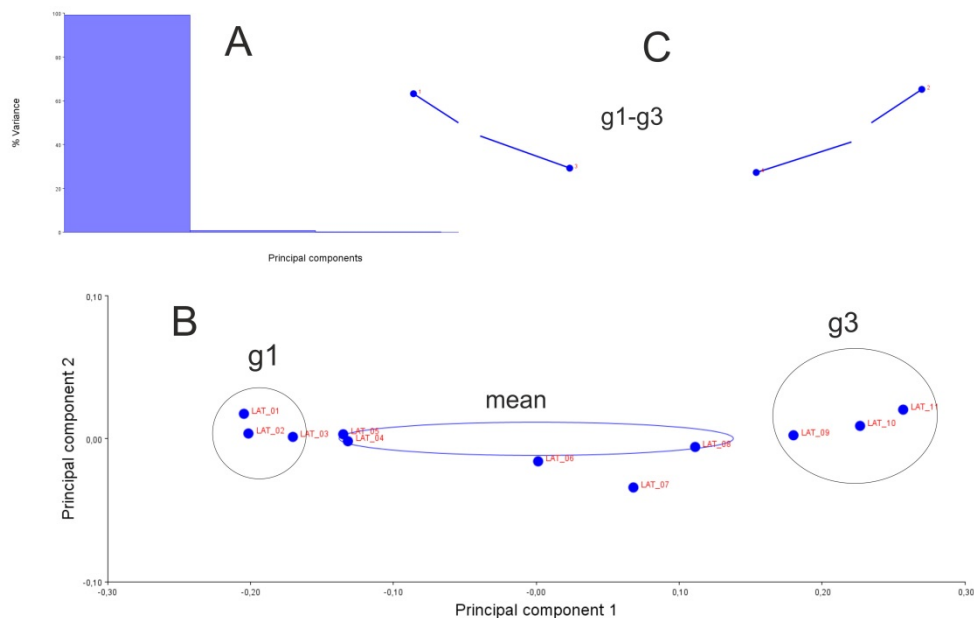


Figura 15.- Análisis de componentes principales: A- explicación de la varianza, B- definimos grupos anatómicos basándonos en los resultados. Realizamos un análisis discriminante: C-comparamos la variación entre los grupos extremos g1 y g3 del anterior análisis.

3.2.b.2.- Landmarks matemáticos:

La unión entre los puntos de inicio por un lado y punto finales por otro de los vectores (figura 15,C) obtenidos mediante la comparación de la variación entre los grupos extremos g1 y g3

definidos en el análisis de componentes principales de todas las formas estudiadas, forma en nuestro ejemplo dos cuadriláteros escalenos (Figura 16).

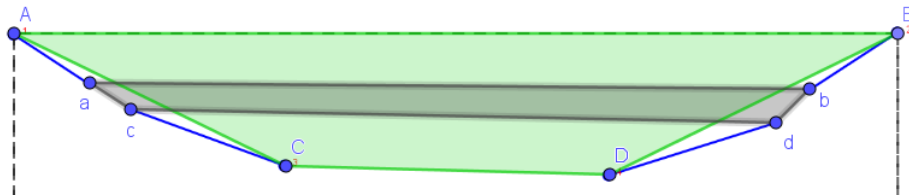


Figura 16.- La unión entre los puntos de inicio por un lado y punto finales por otro de los vectores (figura 15,C) obtenidos mediante la comparación de la variación entre los grupos extremos g1 y g3 definidos en el análisis de componentes principales de todas las formas estudiadas.

Si hacemos coincidir geoméricamente un lado y dos vértices de los dos cuadriláteros escalenos. Los vértices resultantes de los dos cuadriláteros escalenos representan los Landmarks matemáticos, de tal forma que los 4 landmarks anatómicos variables de cada especie estudiada ($4 \times 11 = 44$) quedan resumidos por 6 landmarks matemáticos únicos (figura 17).

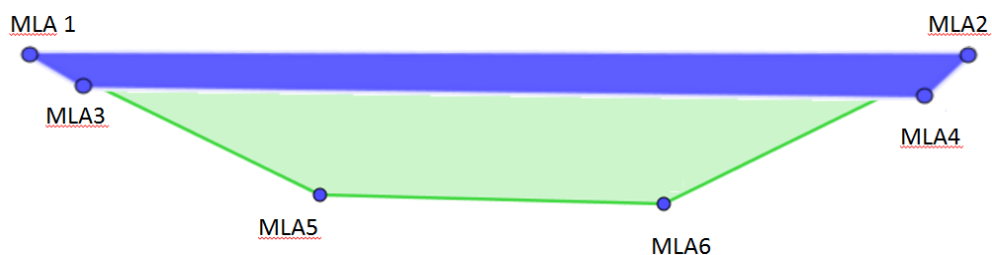


Figura 17.- Landmarks matematicos correspondientes a los 4 landamarks anatómicos variables de cada especie estudiada ($4 \times 11 = 44$).

3.2.b.3.- Reconstrucción geométrica de nuestros prototipos:

A partir de los 6 landmarks matemáticos (Figura 17) confeccionamos un modelo geométrico (Figura 18) con el fin de reproducir las formas objeto de estudio.

Para poder comparar con otras estructuras debemos normalizar las variables empleadas en la obtención del modelo.

Normalización:

La longitud total LM1-LM2 la utilizaremos como parámetro escalador SPA y le daremos un valor de 10. Creamos un deslizador que irá dando 2000 posibles valores al parámetro rector GPA cuyo recorrido será de 0.001 a 2 con intervalos de 0.001. Las distancias “D” entre el centro de las homotecias CH y el punto objeto a escalar OE serán igual a una constante “d” multiplicada por el parámetro escalador SPA y dividido por 10 . El valor de la homotecia “h” sería igual a la constante “k” por el parámetro escalador SPA, por la distancia “D” y por el parámetro rector GPA. Las distancias “h” menos las distancias “D” nos da los valores de los parámetros generadores secundarios (SGPA) que pueden ser positivos o negativos según sean directa o inversamente proporcional al valor del parámetro rector.

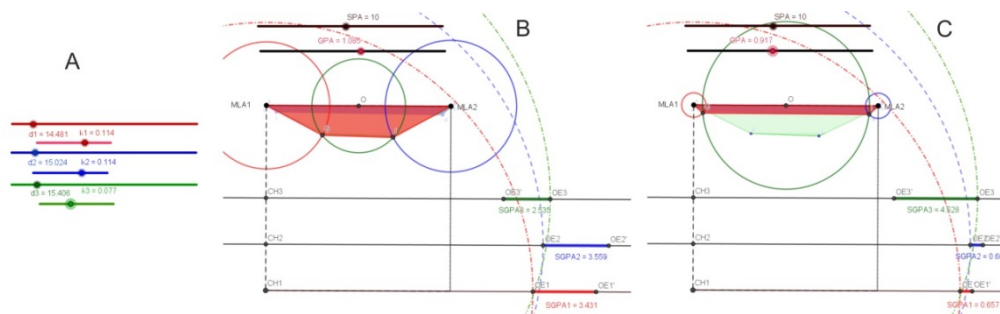


Figura 18.- Modelo geométrico dinámico que reproduce los landmarks matemáticos y las formas intermedias entre el escaleno mayor (B) y el menor (C) (Figura 17) al variar el valor GPA (parámetro rector). Las homotecias están representadas en colores al igual que las constantes cuyos valores son definidos en los deslizadores (A). El valor de la escala SPA es 10.

Para obtener el modelo geométrico interactivo (Figura 18) que reproduce los sucesivos valores de los landmarks anatómicos objeto de estudio obtenidos mediante las plantillas LAT (Figura 13) seguimos los siguientes pasos:

- 1) Sobre un cuadrilátero regular de lado igual a SPA (parámetro escalar) al que damos valor de 10, valor arbitrario elegido tanto para estandarizar nuestros cálculos como para hacer la representación gráfica en el software GEOGEBRA, construimos todas figuras geométricas que formarán parte del modelo.
- 2) Mediante un deslizador definimos los valores del parámetro rector GPA que en un principio tendrá un recorrido entre 0.001 y 2 con intervalos de 0.001.
- 3) Con el lado superior del cuadrilátero haremos coincidir los dos cuadriláteros escalenos que representan los Landmarks matemáticos (figura 17). De tal forma que los landmarks matemáticos MLA1 y MLA2 sean los vértices superiores del cuadrilátero base.
- 4) Calculamos tres homotecias y el valor de los parámetros rectores secundarios SGPA. Cada homotecia normalizada tal y como se expone mas arriba, esta definida mediante dos deslizadores que dan valores a las distancias entre el punto objeto a escalar OE y el centro de las homotecias CH y a una constante típica de cada módulo que compone la estructura multimodular objeto de estudio.
- 5) Dibujamos tres circunferencias con centros en el vértice MLA1, en el vértice MLA2 y en el punto medio entre ambos (punto O). Cada una de ellas tendrá un radio de valor igual a los valores de los parámetros rectores secundarios

SGPA1, SGPA2 y SGPA3 respectivamente y que son resultado de tres homotecias.

- 6) Ajustamos por tanteo los valores de las constantes que rigen las homotecias de tal forma que los puntos de intersección entre las tres circunferencias junto con los puntos MLA1 y MLA2 dibujen los dos cuadrilateros escalenos que definen los landmarks matemáticos (Figura 18 B y C).
- 7) Optimizamos el ajuste definiendo las distancias “d” entre el punto objeto a escalar OE y el centro de las homotecias CH y las constantes modulares “k”.

Nuestro modelo (Figura 18) tienen valores para d: $d_1=14.481$, $d_2=15.024$ y $d_3=15.406$ y valores para “k”: $k_1=0.114$, $k_2=0.114$ y $k_3=0.077$. Los landmarks matemáticos quedan explicados cuando el parámetro rector GPA toma los valores entre 0.917 y 1.085.

El conjunto de formas estudiadas, correspondientes a las especies de la Figura 2, quedaría definido por los valores de “d” y de “k” entre los límites de GPAinferior y GPAsuperior. Y sus proyecciones en un plano dorsal pueden ser recreadas a partir de este modelo (Figura 19).

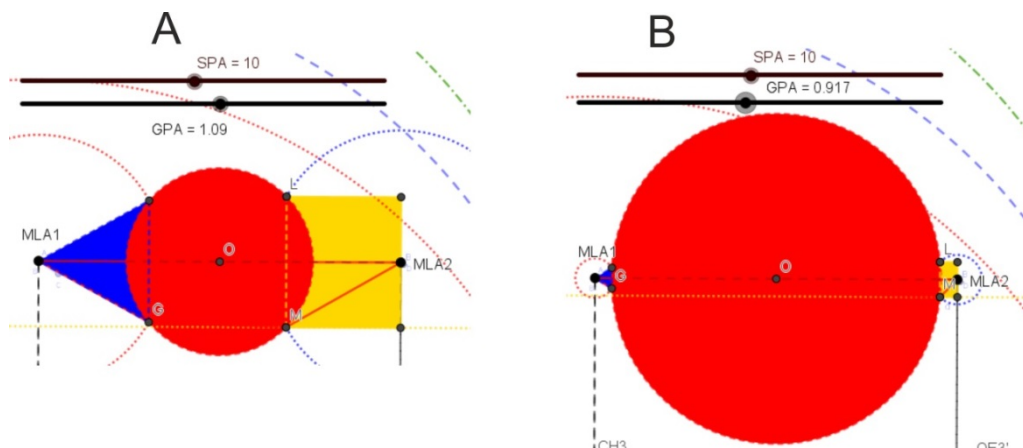


Figura 19.-Simulación de las formas de la figura 2 mediante un modelo obtenido mediante landmarks matemáticos, y cuyas constantes tienen los siguientes valores: $d1=14.481$, $d2=15.024$ y $d3= 15.406$, y $k1= 0.113$, $K2= 0.114$ y $K3= 0.077$. La variable “parámetro rector” GPA tendría los valores de 1.09 para el GPA (A) y 0.917 para el GPA (B).

La vista caudal (Figura 3) sería fácilmente reconstruida a partir de este modelo tomando como radios de las dos circunferencias concéntricas, el del círculo central y la mitad de la altura del rectángulo (Figura 20).

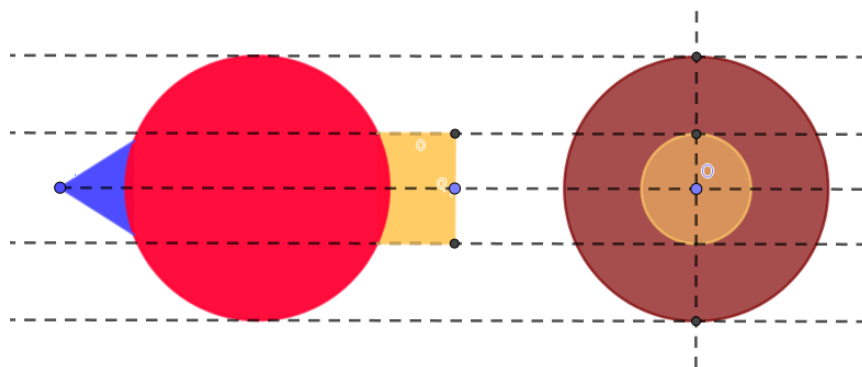


Figura 20.- Reconstrucción de la vista caudal (Figura 3) a partir del modelo creado para la vista dorsal (Figura 19) y tomando como radios de las dos circunferencias concéntricas, el del círculo central y la mitad de la altura del rectángulo.

Para comparar los valores del parámetro rector para cada especie observada en 3D (Figura 2 y 3) con los del parámetro rector de las formas calculadas en 2D (Figura 19), utilizamos las plantillas LAT de los landmarks anatómicos (Figura 13) y vemos la correspondencia con las formas calculadas de las mismas especies (Figura 21, A). La correlación lineal entre los valores de los GPAs (parámetros rectores) de ambas formas: 3D observadas y 2D calculadas mediante el modelo, tiene una beta de -0.974 y significación 0.000 (Figura 21,B).

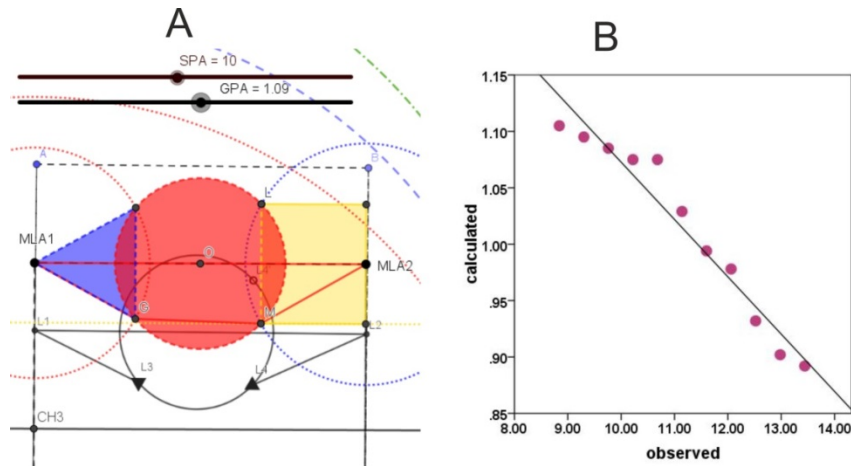


Figura 21.- Comparación entre las formas observadas en 3D (Figura 2) representadas en 2D por las plantillas LAT de los landmarks anatómicos (Figura 13) y las formas obtenidas con el modelo (Figura 19). A) ejemplo de comparación geométrica. B) Correlación lineal entre los valores de los GPAs (parámetros rectores) de ambas formas: 3D observadas y 2D calculadas mediante el modelo, con una beta de -0.974 y significación 0.000.

El conjunto de especies simuladas de la Figura 19 definidas por los valores de “d” y “k” entre los límites de GPA 1.085 y 0.917 de nuestro modelo (Figura 18) permite simular otras especies (Figura 22) fuera del límite superior observado hasta el límite absoluto superior de la estructura que estaría en 1.187, manteniendo el mismo límite inferior observado como absoluto inferior. Estas especies no observadas serían posibles.

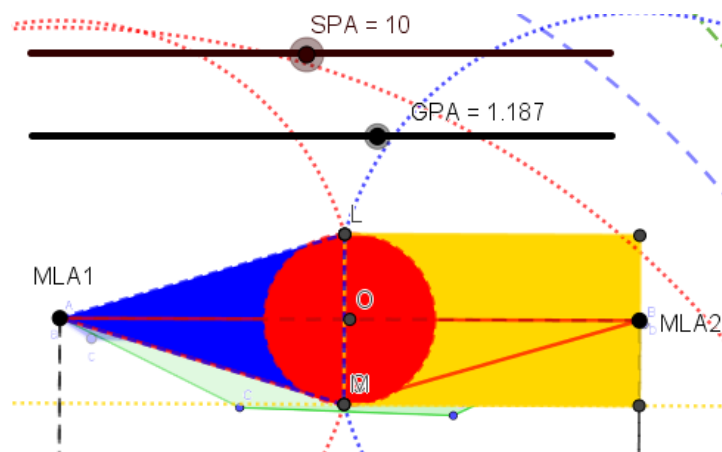


Figura 22.- Límite absoluto superior de la estructura con un GPA de 1.187 en el modelo utilizado (Figura 18).

3.2.b.4.- Reconstrucción aritmética de nuestros prototipos:

Partiremos de las constantes obtenidas con las simulaciones geométricas: $d_1=14.481$, $d_2=15.024$ y $d_3= 15.406$ y $k_1= 0.114$, $K_2= 0.114$ y $K_3= 0.077$. Para un GPA entre 0.917 y 1.085 que define nuestros modelos y un valor máximo posible para mantener la estructura de 1.187.

Tendremos en cuenta que: SPA (parámetro escalador) = 10; GPA entre 0.900 a 1.100 con 200 valores a intervalos de 0.001; Las distancias “D” entre el centro de las homotecias CH y el punto objeto a escalar OE serán igual a una constante “d” multiplicada por el parámetro escalador SPA y dividido por 10; El valor de la homotecia “h” sería igual a la constante “k” por el parámetro escalador SPA, por la distancia “D” y por el parámetro rector GPA; El valor de “h” menos las distancias “D” nos da los valores de los parámetros generadores secundarios (SGPA) que pueden ser positivos o negativos según sean directa o inversamente proporcional al valor del parámetro rector.

Una matriz única “TM” define un conjunto de especies (taxón superespecífico) y la variación del parámetro rector GPA define cada una de ellas dentro del mencionado conjunto. El número de columnas se corresponde con el número de módulos que integran la estructura parcial o global de la especie.

Secuencias de Matlab:

```
>> TM=[14.481 0.114; 15.024 0.114; 15.406 0.077];

>> SPA=10; matriz=zeros(5,200);

>> for n=0:199 suma=0; suma=n*0.001; GPA=0.900+suma;

D1=TM(1,1)*SPA/10;D2=TM(2,1)*SPA/10;D3=TM(3,1)*SPA/10;

h1=TM(1,2)*GPA*SPA*D1;h2=TM(2,2)*GPA*SPA*D2;

h3=TM(3,2)*GPA*SPA*D3; SGPA1=abs(D1-h1);

SGPA2=abs(D2-h2); SGPA3=abs(D3-h3); matriz(1,n+1)=GPA;

matriz(2,n+1)=SGPA1;matriz(3,n+1)=SGPA2;

matriz(4,n+1)=SGPA3;matriz(5,n+1)=(SGPA1+SGPA2+SGPA3)/3;

end;

>> plot(matriz(1,1:200),matriz(5,1:200),'s-r',matriz
(1,1:200),matriz(2,1:200),'--g',matriz (1,1:200),matriz(3,1:200),'--
b',matriz (1,1:200),matriz(4,1:200),'--m' );

>> title('3.2.b.4;graphic 6');axis tight;xlabel('GPA') ; ylabel('SGPA
sum/3=red,SGPA1=green,SGPA2=blue,SGPA3=magenta');
```

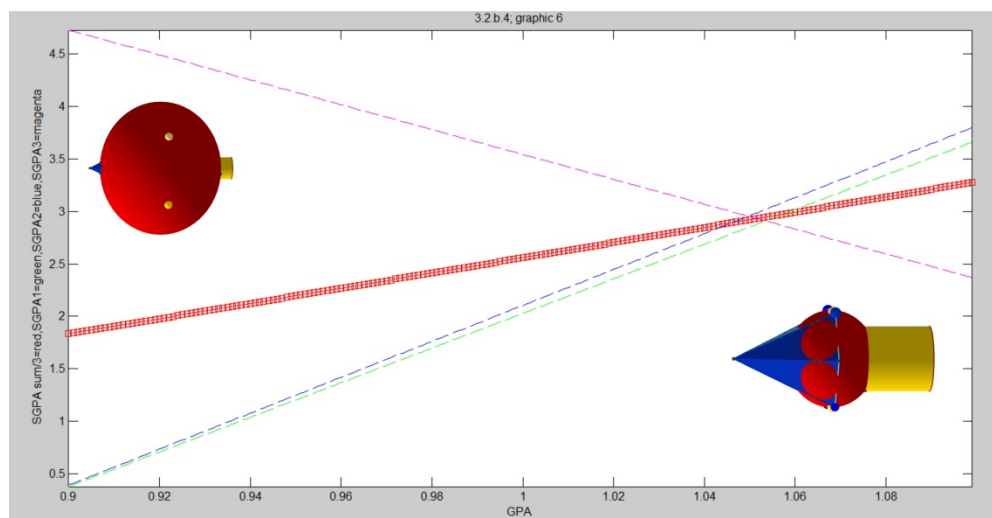


Gráfico 6: valores continuos de los parámetros generadores secundarios SGPA y evolución de la media de los mismos a lo largo de los valores de GPA entre 0.9 y 1.1.

Mediante el gráfico 6 y a partir de cualquier valor de un parámetro generador secundario puede obtenerse los valores que alcanzan el resto de los parámetros que definen los módulos de la estructura estudiada.

3.2.c Ingeniería inversa aplicada a los cráneos reales de delfines.

Para aplicar la ingeniería inversa a los cráneos reales de Odontocetos, nos basaremos en 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. La cámara fotográfica se situó a 40 cm del cráneo en ambos planos. En la interpretación de los resultados tendremos en cuenta morfometrías obtenidas de craneos del museo de Paris, del museo L.A. (Los Angeles) y del de Washington, rayos X del L.A., cortes de *Phocena phocena* del Whale Museum de Iceland y cráneos de otros mamíferos pertenecientes al Laboratorio de Anatomía Animal (U. de Vigo).

Se estudia en primer lugar un individuo representante de cada una de las siguientes 17 especies pertenecientes a cuatro familias: *Delphinidae*: *Cephalorhynchus comersonii*, *Grampus griseus*, *Tursiops truncatus*, *Sotalia fluviatilis*, *Stenella attenuata*, *Stenella coeruleoalba*, *Stenella longirostris*, *Delphinus delphis*, *Lagenorhynchus acutus*, *Tursiops aduncus*, *Stenella frontalis*, *Lissodelphis peroni*, *Peponocephala electra*, *Orcaella*

brevirrostris. Kogiidae: Cogia breviceps. Phocoenidae: Phocena phocena. Zyphidae: Mesoplodon bidens.

Posteriormente aplicamos los primeros resultados a 169 individuos pertenecientes a 26 especies y 5 familias aumentando el número de especies consideradas: *Delphinidae: Pseudorca crassidens, Lagenorhynchus albirrostris, Lagenorhynchus cruciger, Lagenorhynchus obscurus. Steno bredanensis, Sousa chinensis, Sousa teuszii. Monodontidae: Delphinapterus leucas. Monodon monoceros.*

Para comparar los resultados con otros mamíferos utilizamos fotografías de ejemplares de distintas razas de perros, cain terrier, collie, pastor aleman, pekines y podenco portugues, y en un ejemplar de zorro en vista caudal, ventral y dorsal.

Seguiremos los mismos pasos que empleamos en los epígrafes anteriores para reconstruir una estructura hipotética y simple.

Con el fin de seleccionar landmarks anatómicos homólogos confeccionamos una plantilla mediante figuras geométricas que se adapten lo mejor posible a los perfiles de todas las formas objeto de estudio. Esta primera plantilla para obtener landmarks anatómicos la llamaremos ALT (Anatomic Landmarks Template).

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

A continuación incluimos toda la información de los 18 ficheros generados mediante el software Tpsdig en una matriz de

morfofocoordenadas 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, definimos grupos anatómicos basándonos en los resultados y realizamos un análisis discriminante comparando la variación entre los grupos extremos.

Definimos dos figuras geométricas resultantes de la unión entre los puntos de inicio por un lado y puntos finales por otro de los vectores que explican la variación entre grupos extremos.

Hacemos coincidir geométricamente un lado y dos vértices de las dos figuras geométricas similares obtenidas. Los vértices y puntos singulares resultantes de la unión de estas dos figuras representan los Landmarks matemáticos, de tal forma que los landmarks anatómicos variables de cada especie estudiada quedan resumidos por un pequeño número de landmarks matemáticos únicos a partir de los cuales se puede reconstruir las plantillas que representan cada una de las especies estudiadas.

Tomando como base las plantillas diseñamos un modelo geométrico interactivo que reproduzca los Landmarks matemáticos.

Ajustamos dicho modelo a los sucesivos valores de los landmarks anatómicos objeto de estudio obtenidos mediante las plantillas LAT.

Intentamos mediante este modelo reconstruir también detalles de la vista caudal y si ello aporta nuevas correlaciones creamos un segundo modelo. Aplicamos este segundo modelo al estudio

inter e intraespecífico utilizando el material fotografico perteneciente a los 169 individuos estudiados

Con los datos que resume el 2º modelo definimos los valores superior e inferior del parámetro rector GPA que explican las formas del cráneo de las especies objeto de estudio. Mediante el software MATLAB y SPSS diseñamos gráficas que representen los valores continuos de los parámetros generadores secundarios SGPA y su evolución al ir cambiando los valores del parámetro generador GPA, así como las relaciones entre las especies consideradas.

Relacionamos los datos del modelo con datos biométricos y vemos las correlaciones posibles.

Estudiamos los limites parámetros del modelo que explica la forma de los 169 individuos considerados y seguidamente los límites naturales que estos individuos exhiben en su conjunto y la posibilidad de aplicar este modelo a otros mamíferos

Finalmente relacionamos una filogénia fenotípica obtenida a partir de nuestros datos con filogenias genéticas obtenidas por otros autores.

4.-Resultados

4.1-Plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template).

Hemos diseñado una plantilla ALT (Figura 23) que permite seleccionar landmarks anatómicos homólogos ajustando a todos los cráneos de las 18 especies estudiadas una serie de figuras geométricas primitivas integradas en un diseño paramétrico único.

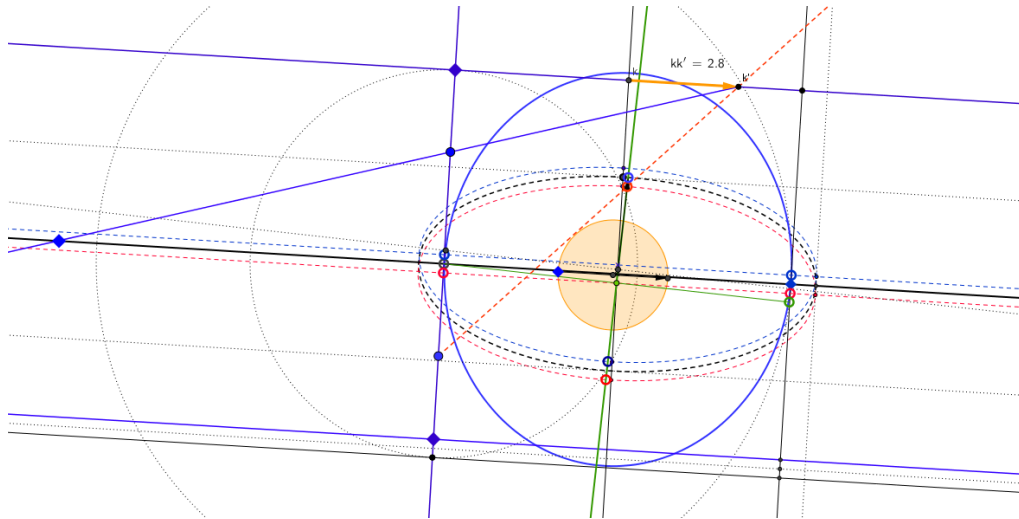


Figura 23.- plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) que permite seleccionar landmarks anatómicos homólogos en todos los odontocetos estudiados.

Esta plantilla está compuesta por tres figuras geométricas primitivas: un Rectángulo, una Elipse y un Triángulo. A estas tres figuras geométricas primitivas añadimos otras auxiliares que permiten el ajuste paramétrico: una línea o eje del cráneo en la que se sitúa un punto o centro craneal (CC), tres elipses iguales y una circunferencia.

La plantilla tiene 6 figuras geométricas que se ajusta a la Forma del cráneo de la siguiente manera:

1.- Rectángulo (Figura 24): Los lados derecho e izquierdo se ajustan a los bordes derecho e izquierdo de las crestas maxilares.

El lado posterior pasa por el opistion. El lado anterior pasa por las fosas anteorbitales. Las foraminas premaxilares no suelen coincidir con los puntos de este segmento quedando no obstante a poca distancia.

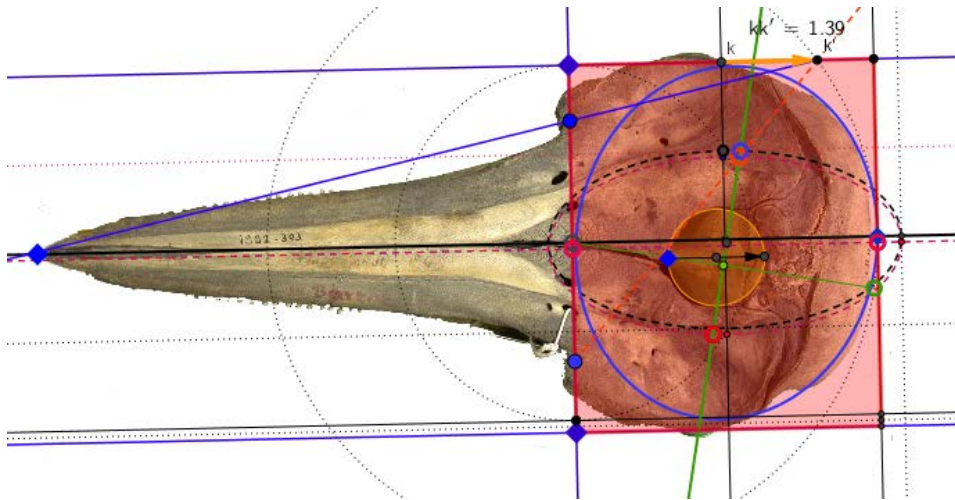


Figura 24.- Ajuste del rectángulo (en rojo) de la plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) al cráneo de un delfín (*Stenella coeruloalba*).

2.- Eje del cráneo, recta que pasa por el opistion (O) y el canal mesorostral, y corta perpendicularmente el lado anterior del rectángulo en un punto al que llamaremos centro craneal (CC), coincidente internamente (en una sección longitudinal medial del cráneo) con la base del vómer (FIGURA 25).

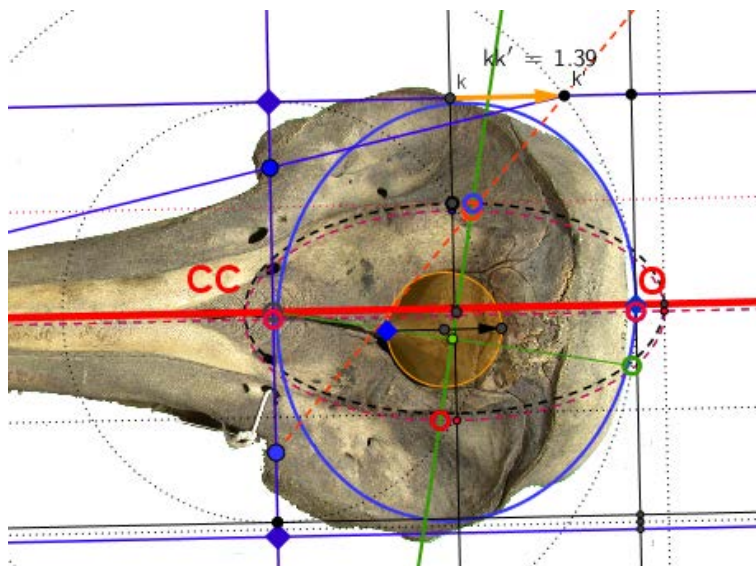


Figura 25.- Ajuste del eje (en rojo) de la plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) al cráneo de un delfín (*Stenella coeruloalba*), indicando el punto central CC y el opistion (O).

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 “As” 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 (Figura 26).

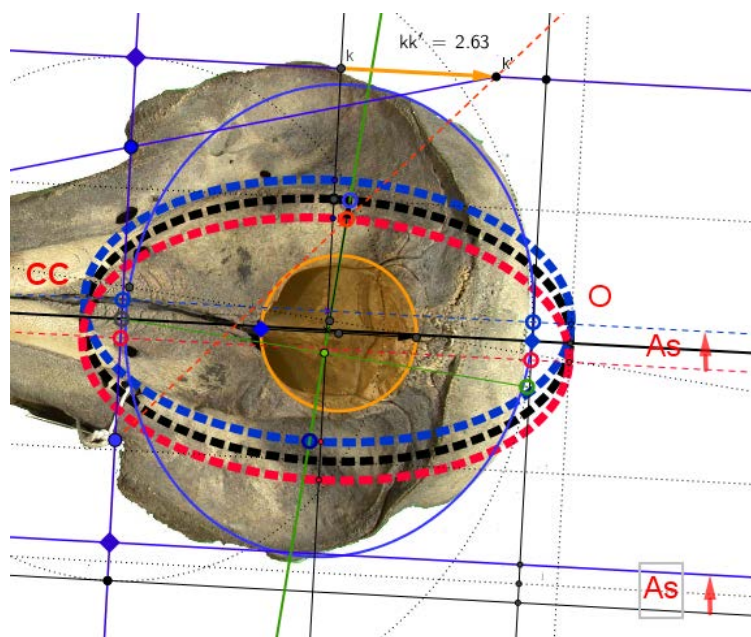


Figura 26.- Ajuste de tres elipses de la plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) al cráneo de un delfín (*Stenella coeruleoalba*). El eje mayor de la primera (negro) está situado sobre el eje del cráneo y los focos en los puntos CC (al que consideramos Centro del cráneo) y O (opistion), el eje menor llega hasta $\frac{1}{2}$ del cuadrante superior del rectángulo. las otras dos, paralelas a la anterior, (azul y rojo) con los ejes mayores paralelos al eje del cráneo y distantes uno de otro en función de la asimetría (As) de los lados del rectángulo.

4.- Elipse principal definida por un punto y dos focos: uno de los puntos pasa siempre por el opistion, su eje menor se sitúa sobre una recta 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 (O). 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 (F1) con la elipse auxiliar central (negra) y el izquierdo (F2) con la elipse auxiliar derecha. Hacemos coincidir parte de la elipse con la curvatura del supraoccipital (Figura 27).

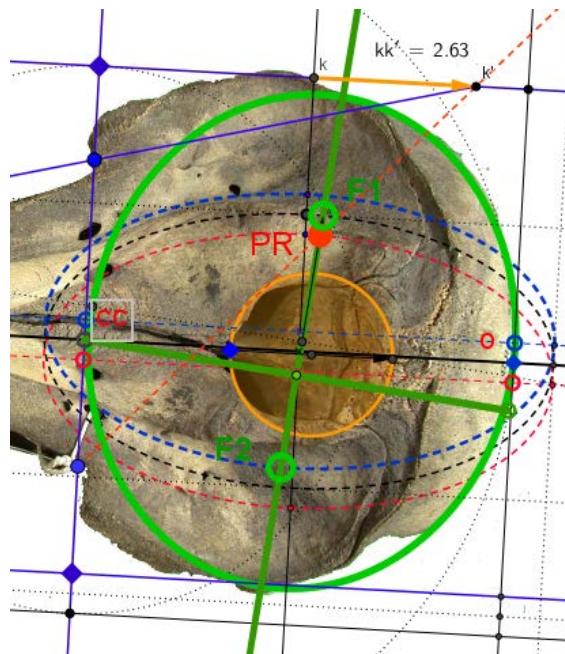


Figura 27.- Ajuste de la elipse principal (verde) de la plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) al cráneo de un delfín (*Stenella coeruloalba*). El foco derecho (F1) esta sobre la elipse auxiliar central (negra) y el izquierdo (F2) sobre la elipse auxiliar derecha (azul). Ejes marcados en verde. Centro craneal (CC) y punto rostral PR (sobre la elipse auxiliar roja).

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 ajustar el Triángulo .

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 anteorbital izquierda y el punto rostral PR y a la vez coincide con la intersección de la recta que parte del punto rostral y pasa por la fosa anteorbital derecha, situándose en el lado derecho del Rectángulo definido más arriba. El lado derecho del Triángulo está formado por un segmento con origen en el eje mayor de la elipse y cuya prolongación pasa por K. Este segmento 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 eje mayor de la elipse (Figura 28).

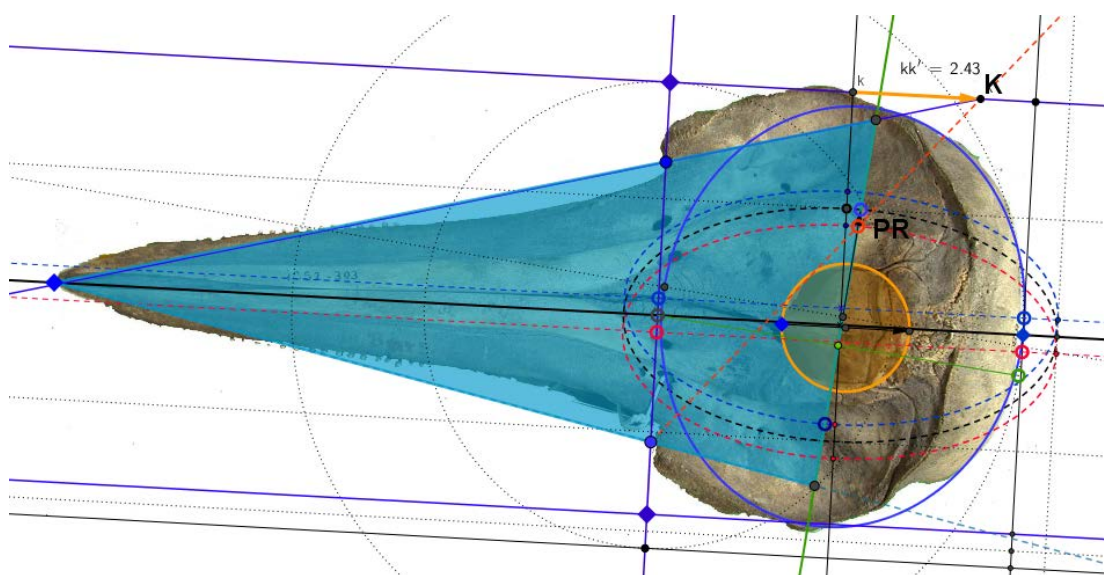


Figura 28.- Ajuste del triángulo (azul) de la plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) al cráneo de un delfín (*Stenella coeruloalba*).

6.- Circunferencia cuyo diámetro es igual a la longitud entre el punto K, anteriormente definido, y el punto medio del lado derecho del Rectángulo, punto K1. Su centro CN (centro de las narinas externas) es aleatorio y se sitúa próximo al eje menor de la elipse principal. Se considera ajustado cuando la circunferencia marca los bordes internos de premaxilas y maxilas en la escotadura donde se alojan las narinas externas (Figura 29).

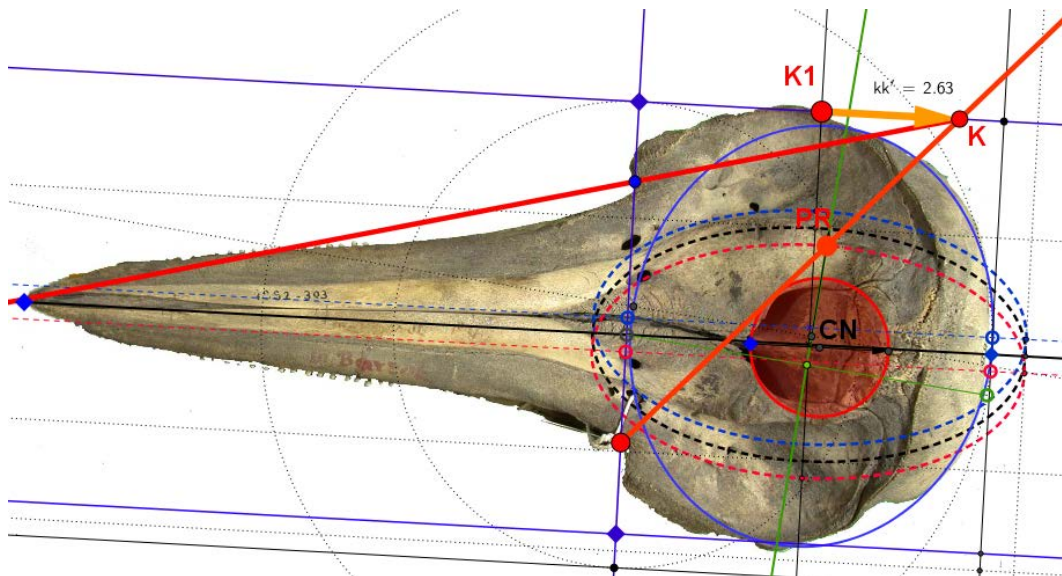


Figura 29.- Ajuste del círculo (rojo) de la plantilla ALT (Anatomic Landmarks Template) al cráneo de un delfín (*Stenella coeruloalba*). Punto rostral PR, Distancia entre el punto K y K1 que es igual al diámetro del círculo cuyo centro es CN.

Tanto el punto CC como el PR están bien definidos tanto dorsal como ventralmente (Figura 30). CC sobre el el surco palatino de las maxilas, por delante de la superficie palatina del pterigoides donde termina la porción rostral de las maxilas y el PR sobre la bulla timpánica.

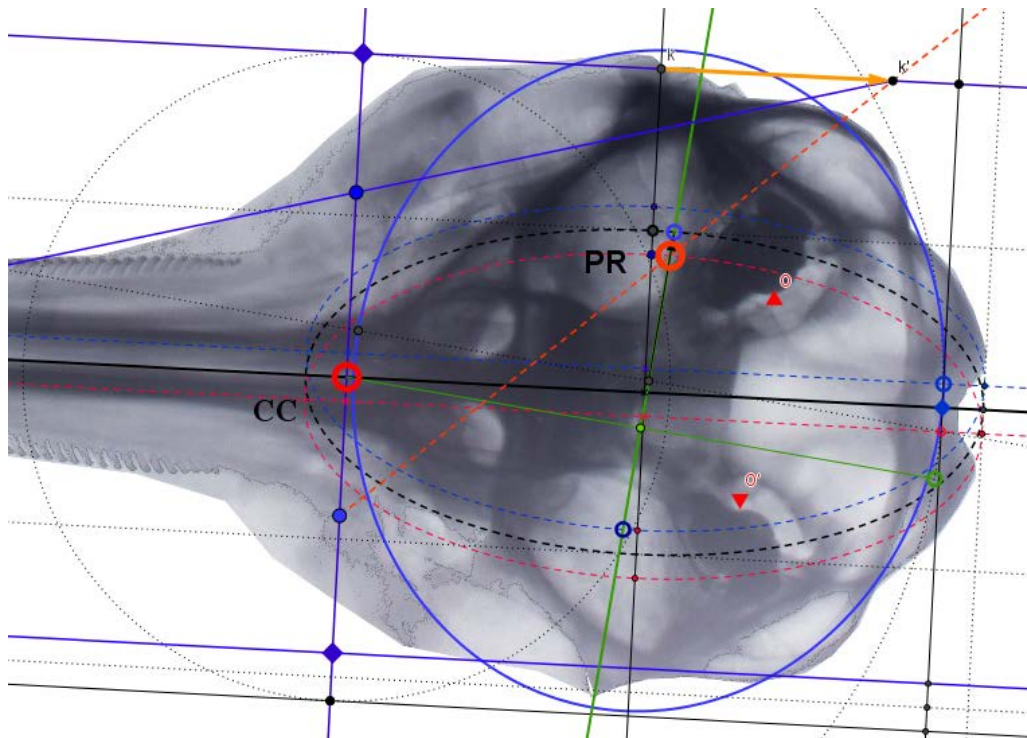


Figura 30.-Plantilla ajustada a una radiografía de *Delphinus delphis*. CC sobre el surco palatino de las maxilas, por delante de la superficie palatina del pterigoides, y el PR sobre la parte anterior de la bulla timpánica.

4.2-Landmarks anatómicos.

La plantilla se ajustó bien a las 17 especies estudiadas, representadas por un individuo de cada una, seleccionando posteriormente 7 landmarks anatómicos sobre las plantillas (Figura 31) creando ficheros con la información espacial de los landmarks mediante el programa informático Tpsdig [1].

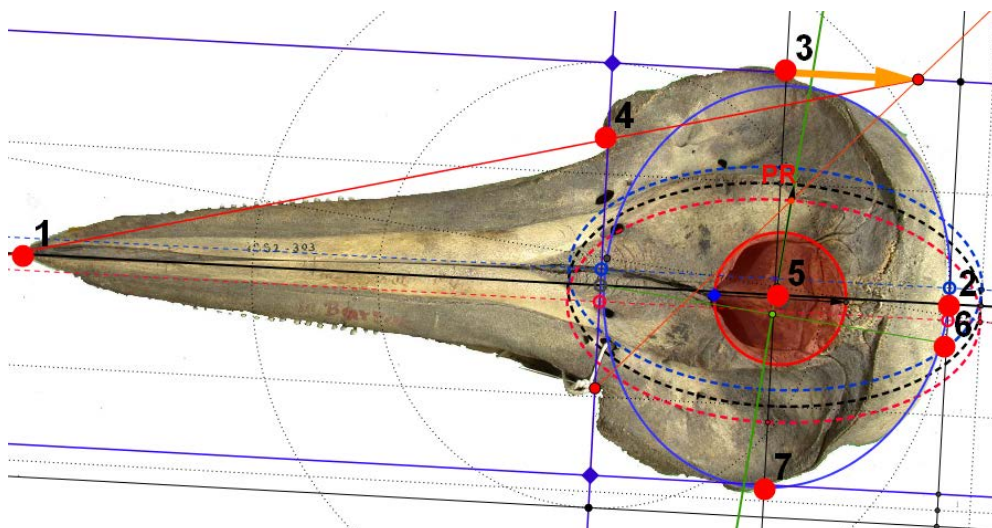


Figura 31.- Landmarks anatómicos seleccionados sobre la plantilla ALT. El 5, 6 y el 7 dependen de las asimetrías. *Stenella coeruloalba*.

4.3.-Análisis de componentes principales y discriminante.

Con la información de los 17 ficheros generados con el software Tpsdig y procesados mediante el software MorphoJ [2] obtenemos un análisis de componentes principales, definimos grupos anatómicos basándonos en los resultados y realizamos un análisis discriminante comparando la variación entre los grupos extremos (Figura 32). Los dos primeros componentes explican el 90% de la varianza. El procustes utilizado con el MorphoJ unifica las distancias entre el L1 (ápice rostral) y L2 (opistión).

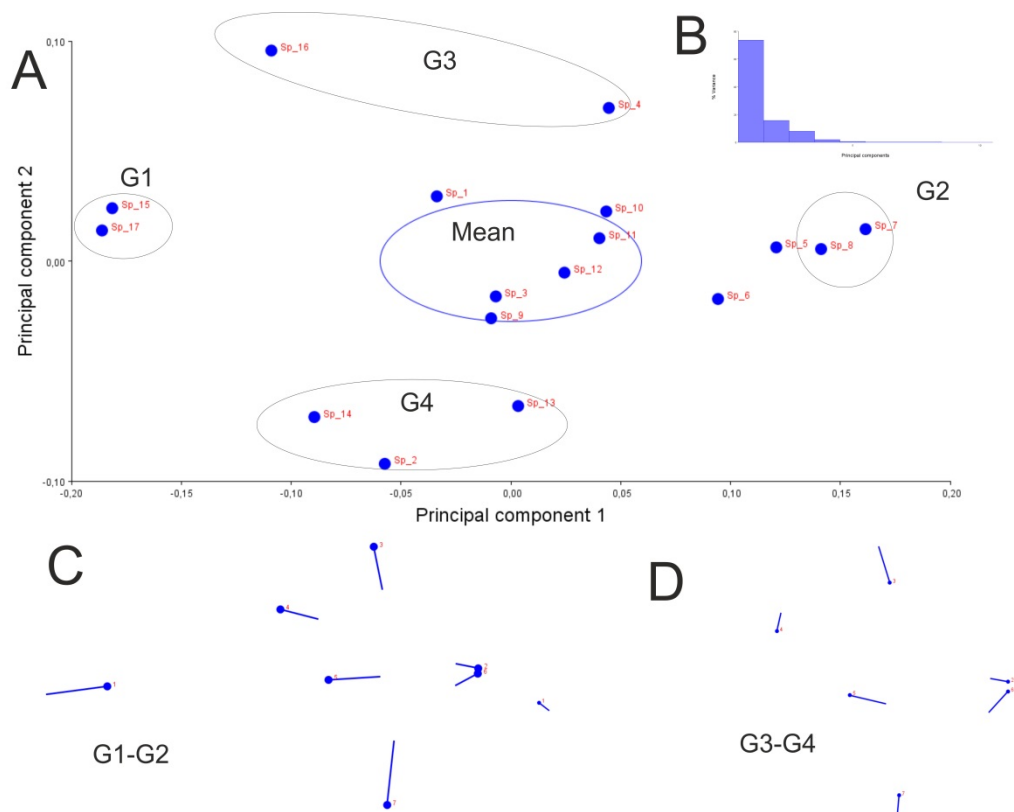


Figura 32.- A) componentes principales; B) varianza explicada; C) variación entre los grupos G1 y G2; D) variación entre los grupos G3 y G4. Los números color rojo representan un individuo seleccionado de cada una de las especies (Sp_): 1 *Cephalorhynchus comersonii*, 2 *Grampus griseus*, 3 *Tursiops truncatus*, 4 *Sotalia fluviatilis*, 5 *Stenella attenuata*, 6 *Stenella coeruloalba*, 7 *Stenella longirostris*, 8 *Delphinus delphis*, 9 *Lagenorhynchus acutus*, 10 *Tursiops aduncus*, 11 *Stenella*

2021 (1).- A. Palanca Soler.-Pautas programadas que limitan la diversidad en la evolución de las especies: caso de Cetáceos Odontocetos

frontalis, 12 *Lissodelphis peroni*, 13 *Peponocephala electra*, 14 *Orcaella brevirostris*. 15 *Cogia breviceps*, 16 *Phocena phocena* y 17 *Mesoplodon bidens*.

4.4-Landmarks matemáticos.

Obtenemos cuatro figuras geométricas resultantes de la unión entre los puntos de inicio por un lado y punto finales por otro de los vectores que explican la variación entre los dos grupos extremos definidos (G1-G2 y G3.G4, figura 32 C y D). Estas cuatro figuras se integran en dos que representan las variaciones del primer y segundo componente principal. Los vértices y puntos singulares resultantes de la unión de estas dos figuras representan los Landmarks matemáticos (Figura 33).

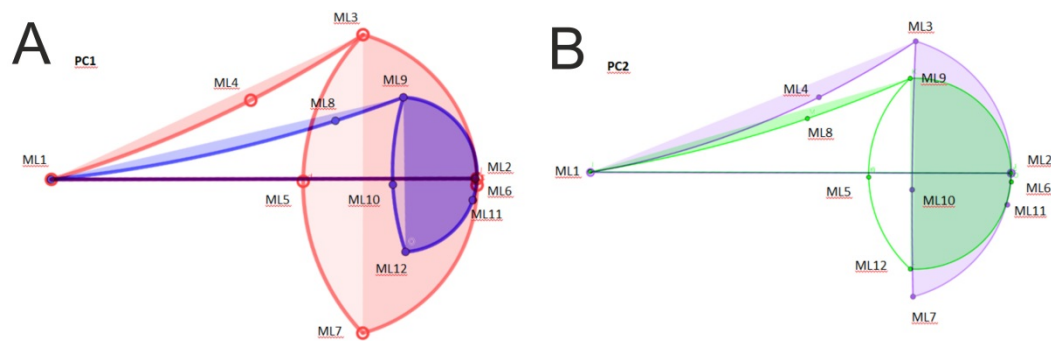


Figura 33.-Landmarks matemáticos (ML)en el primer componente principal (A) y en el segundo (B).

4.5.-modelo geométrico.

Tomando como base las plantillas hemos diseñado un primer modelo geométrico interactivo que reproduce los Landmarks matemáticos mediante el ajuste de los parámetros rectores GPA1 (para el primer componente principal), GPA2 (para el segundo componente principal) y el ajuste fino (para el tercer componente), explicando así el 98 % de la varianza (Figura 34).

En este modelo la distancia entre L1 (en el ápice rostral) y L2 (opistión) es siempre de 10 unidades, por lo que el resto de las distancias son siempre relativas (tanto por 10). Los dos

parámetros rectores pueden variar de 0.001 a 10 unidades. La distancia del punto en que se sitúa la especie (Sp) al punto origen representa la distancia euclídea.

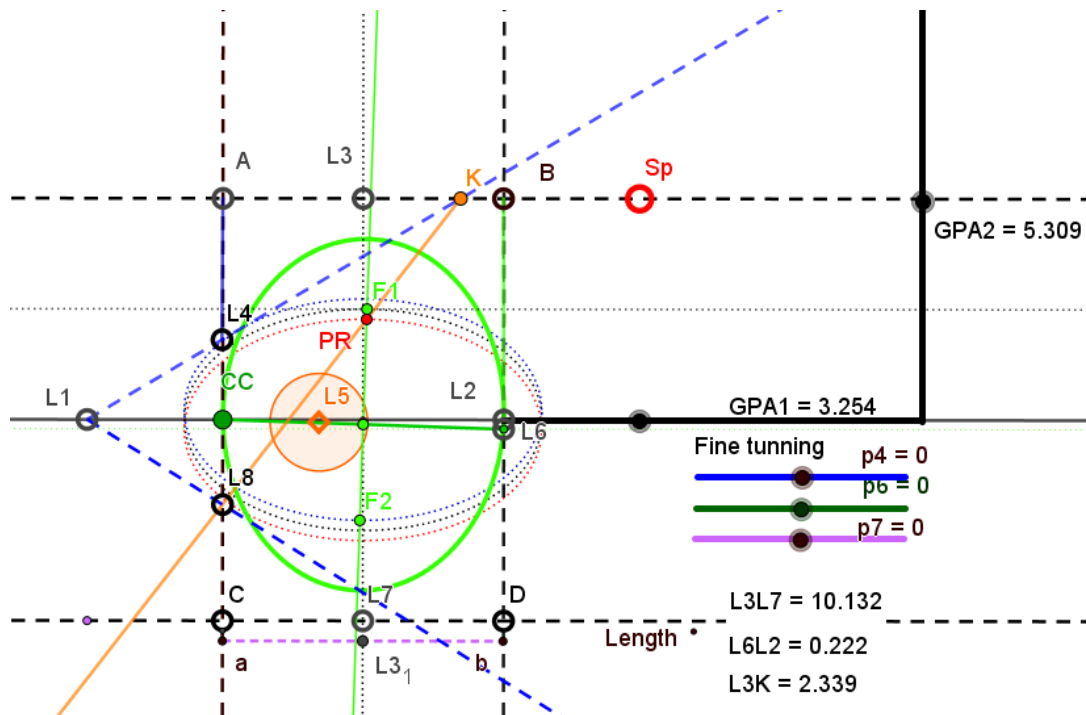


Figura 34.- Primer modelo geométrico interactivo que reproduce los Landmarks matemáticos mediante el ajuste de los parámetros rectores GPA1, GPA2 y el ajuste fino.

Ajustamos dicho modelo a los sucesivos valores de los landmarks anatómicos objeto de estudio obtenidos mediante las plantillas LAT aplicadas a los 17 individuos pertenecientes a las 17 especies consideradas.

Mediante este modelo reconstruimos también detalles de la vista caudal obteniendo nuevas correlaciones que permiten crear un segundo modelo donde aparece una línea de ajuste a la suma de valores GPA1+GPA2+L3K (Figura 35).

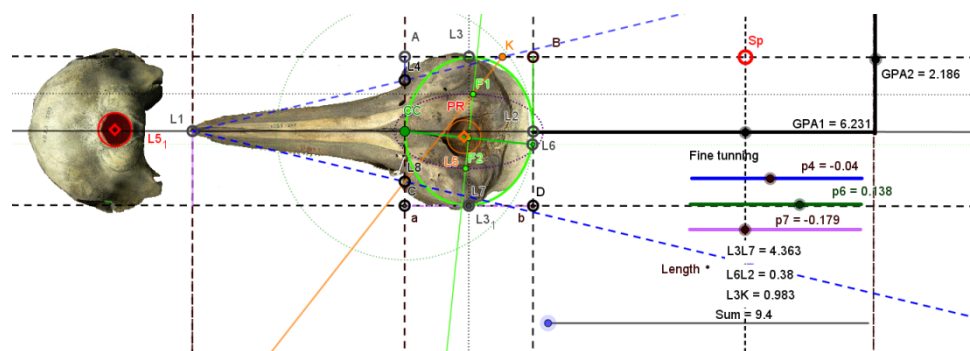


Figura 35.- Ajuste del modelo 2 al cráneo de *Stenella coeruloalba* en vista caudal y dorsal. Se ajusta a la suma de 9.4 correspondiente a las distancias GPA1+GPA2+L3K.

Aplicando este segundo modelo a los 169 individuos estudiados pertenecientes a 18 géneros y 5 familias, observamos que la anchura del foramen magnum en la vista caudal, es la misma que la distancia L3K, en la vista dorsal, que a su vez es igual o inferior al diámetro de la circunferencia que se ajusta a los bordes internos de premaxilas y maxilas en la escotadura donde se alojan las narinas externas. Así, cambiamos de criterio de ajuste respecto a la distancia L3K que en el primer modelo se considera ajustado cuando la circunferencia marca los bordes internos de premaxilas y maxilas en la escotadura donde se alojan las narinas externas (Figura 29) mientras que en el segundo modelo ajustamos al ancho del foramen magnum en vista caudal.

En este segundo modelo observamos que la suma de la distancia L3K, GPA1 y GPA2 da valores discontinuos y constantes según los géneros, siendo para el material utilizado de 8.4, 8.9 y 9.4. (Tabla 1).

Tabla 1.- Valores medios de GPA1, GPA2, L3K y de la suma de estas variables, obtenidos al aplicar el segundo modelo a los 169 individuos estudiados pertenecientes a 18 géneros y 5 familias. Se separan los bebés de los adultos.

Sp	Taxonomi			Age	GPA1		GPA2		L3K		Sum		N
	Familia	Genero	Especie		mean	dvt	mean	dvt	mean	dvt	mean	dvt	
1	Delphinidae	Cephalorhynchus	commersonii	adult	4.984	0.169	2.586	0.110	1.330	0.069	8.90	0.000	6
2	Delphinidae	Delphinus	delphis	bebe	5.546	0.116	2.174	0.081	1.180	0.039	8.90	0.000	3
3	Delphinidae	Delphinus	delphis	adult	6.358	0.077	2.028	0.069	1.014	0.028	9.40	0.000	17
4	Delphinidae	Grampus	griseus	adult	4.876	0.215	3.087	0.078	1.362	0.073	9.40	0.000	8
5	Delphinidae	Lagenorhynchus	acutus	adult	5.205	0.108	2.547	0.039	1.148	0.103	8.90	0.000	4
6	Delphinidae	Lagenorhynchus	albirostris	adult	5.038		2.623		1.239		8.90		1
7	Delphinidae	Lagenorhynchus	cruciger	adult	5.302		2.481		1.117		8.90		1
8	Delphinidae	Lagenorhynchus	obscurus	adult	5.423		2.325		1.152		8.90		1
9	Delphinidae	Lissodelphis	peroni	adult	5.660	0.182	2.497	0.115	1.244	0.097	9.40	0.000	6
10	Delphinidae	Orcaella	brevirostris	adult	4.666	0.108	3.230	0.066	1.504	0.051	9.40	0.000	7
11	Delphinidae	Peponocephala	electra	adult	5.508		2.640		1.252		9.40		1
12	Delphinidae	Pseudorca	crassidens	adult	4.364		2.695		1.341		8.40		1
13	Delphinidae	Sotalia	fluvialtillis	adult	5.755	0.226	2.213	0.089	1.333	0.114	9.40	0.000	4
14	Delphinidae	Sousa	chinensis	adult	6.346		1.908		1.146		9.40		1
15	Delphinidae	Sousa	teusii	adult	5.983		2.243		1.174		9.40		1
16	Delphinidae	Stenella	attenuata	bebe	5.756	0.291	2.075	0.177	1.069	0.118	8.90	0.000	3
17	Delphinidae	Stenella	attenuata	adult	6.317	0.150	2.041	0.089	1.063	0.049	9.40	0.000	29
18	Delphinidae	Stenella	coeruleoalba	adult	5.925	0.203	2.381	0.170	1.077	0.057	9.40	0.000	5
19	Delphinidae	Stenella	longirostris	bebe	5.762	0.307	2.009	0.099	1.129	0.207	8.90	0.000	2
20	Delphinidae	Stenella	longirostris	adult	6.568	0.096	1.841	0.070	0.991	0.046	9.40	0.000	16
21	Delphinidae	Stenella	frontalis	adult	5.995	0.124	2.255	0.068	1.150	0.072	9.40	0.000	4
22	Delphinidae	Steno	bredanensis	adult	6.042	0.173	2.167	0.113	1.191	0.079	9.40	0.000	5
23	Delphinidae	Tursiops	truncatus	adult	5.740	0.197	2.426	0.157	1.234	0.076	9.40	0.000	14
24	Delphinidae	Tursiops	aduncus	adult	6.055	0.153	2.234	0.115	1.112	0.055	9.40	0.000	6
25	Kogiidae	Kogia	breviceps	adult	4.421	0.295	3.597	0.167	1.383	0.129	9.40	0.000	3
26	Ziphiidae	Mesoplodon	bidens	adult	5.517	0.112	2.387	0.140	0.997	0.028	8.90	0.000	2
27	Monodontidae	Delphinapterus	leucas	adult	5.933	0.183	2.265	0.095	1.203	0.088	9.40	0.000	2
28	Monodontidae	Monodon	monoceros	adult	5.751		2.555		1.094		9.40		1
29	Phocoenidae	Phocoena	phocoena	bebe	4.704		2.464		1.232		8.40		1
30	Phocoenidae	Phocoena	phocoena	adult	4.608	0.117	2.541	0.079	1.251	0.068	8.40	0.000	13

4.6.-modelos aritméticos.

Diseño de gráficas mediante el software SPSS donde se representan las relaciones entre las especies consideradas (Figura 36).

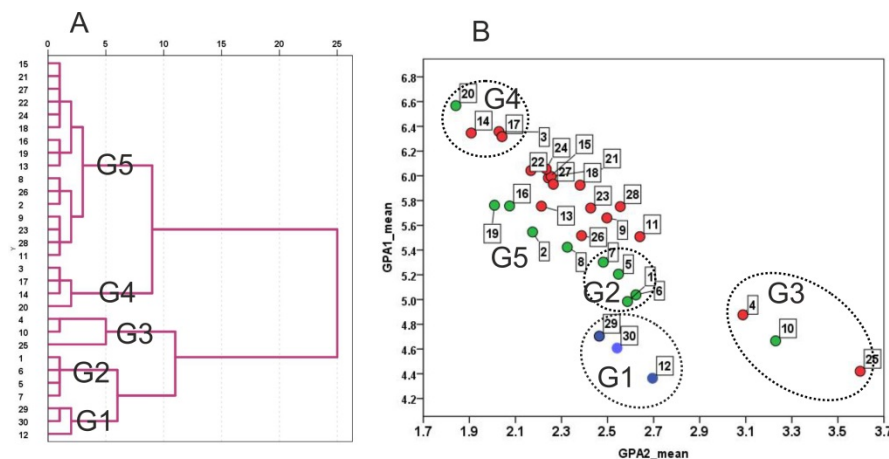


Figura 36.- A) Dendrograma que utiliza una vinculación media entre grupos, como intervalo la distancia euclídea y como variables GPA1 y GPA2; B) Diagrama de dispersión en el que se marcan mediante elipses los grupos según la distancia de 8% o superior del conglomerado. Las especies se corresponden a la numeración de la Tabla 1. Se indican los valores de la suma (GPA1+GPA2*L3K) igual al 8.4 (azul), 8.9 (verde) y 9.4 (rojo).

Diseño de gráfica en MATLAB que representa los valores continuos de los parámetros generadores GPA1 y GPA2 y su evolución al ir cambiando los valores del parámetro generador GPA (= GPA2), utilizando para ello todos los valores de los 169 individuos estudiados utilizando el modelo 2 (ver en la figura 35). Además se han representado (en círculos rojos) las medias de la Tabla 1 correspondientes a GPA1 y GPA2 (Figura 37).

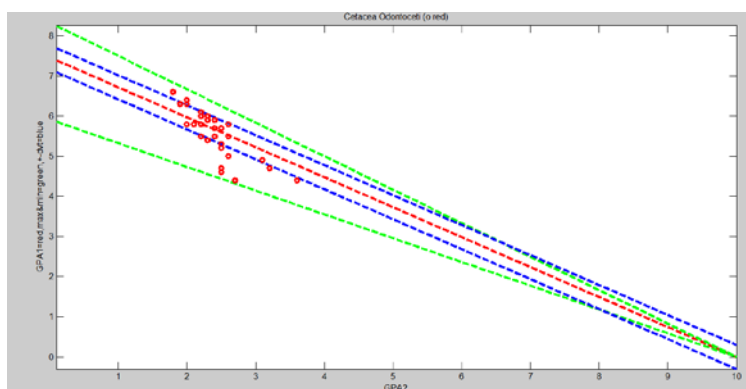


Figura 37.- Representación de valores extrapolados de GPA2 y GPA1 (GPA1mean=red,max&min=green,+dvt=blue). En círculos rojos la posición que ocupan las 30 medias correspondientes a las 26 especies (se incluyen 4 bebés).

La correlación entre GPA1 y GPA2 presenta constantes diferentes según sea la suma de GPA1+GPA2+L3K (Tabla 2 y Figura 38) manteniendo la pendiente b1.

Tabla 2.- Resumen del modelo y estimaciones de los parámetros

La variable dependiente es GPA1 y la independiente es GPA2

Sum	Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
		R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
8.400	Lineal	.770	43.448	1	13	.000	7.950	-1.316
8.900	Lineal	.894	176.878	1	21	.000	8.460	-1.310
9.400	Lineal	.964	3467.865	1	128	.000	8.996	-1.326

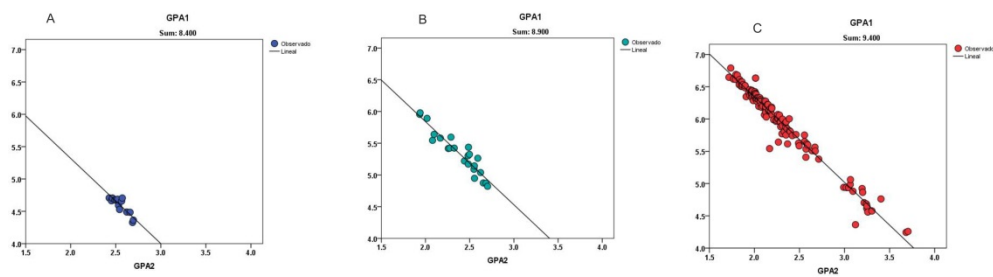


Figura 38.- Regresiones lineales entre GPA1 y GPA2 seleccionando individuos según sea la suma de GPA1+GPA2+L3K: A) 8.4: B) 8.9 y C) 9.4 (ver Tabla 2).

Además de la suma se puede observar diferencias en las proporciones del hemi-rectángulo que se ajusta al cráneo (Tabla 3 y Figura 39), donde se ven bien definidos los delfines cuya suma de las tres variables es 8.4 de los que la suma es 9.4.

Tabla 3.- Estadísticos descriptivos de la relación (10-GPA1) / GPA2

Sum GPA1+GPA2+L3K	N individuos	Mínimo	Máximo	Media	Desv. típ.
8.400	15	Fig 39 A 2.06	2.18	2.1224	.03663
8.900	23	1.83	2.14	1.9649	.08482
9.400	130	1.54	Fig 39 B 1.95	1.7757	.08059

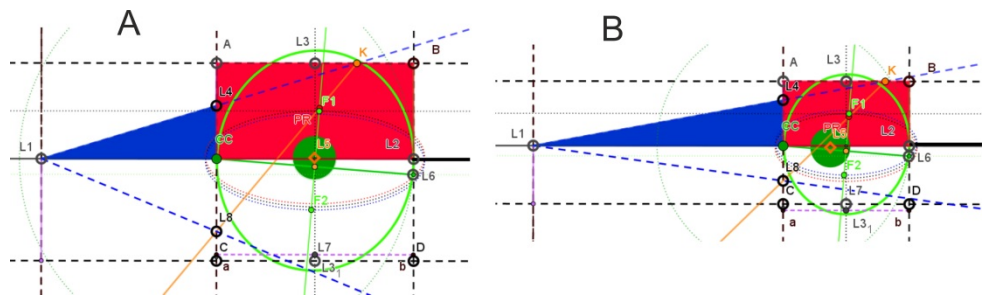


Figura 39.- Representación esquemática de dos hemicráneos ajustados al modelo 2 con valores parecidos para la relación (10-GPA1)/GPA2 y con dos sumas GPA1+GPA2+L3K distintas (ver tabla 3): A= 8.4 y B=9.4. La longitud del cráneo (L1L2) es la misma en ambas figuras.

4.7.-Relación del modelo con la biometría.

La igualdad entre la longitud relativa L3K (en tantos por 10) y la anchura W relativa (en tantos por 10) del foramen magnum permite estimar la longitud real del cráneo a partir de la anchura real del foramen magnum. Así podemos afirmar que L3k es a 10 (longitud del cráneo constante en el modelo) lo que W real es a la Longitud real estimada del Craneo.

En la región exoccipital definimos cuatro puntos. Los dos primeros corresponden a los puntos de los huesos exoccipitales izquierdo y derecho (respectivamente) donde la sutura parietosupraoccipital se junta con la cresta parietal (fontanelas mastoideas). En la parte interna del cráneo estos puntos (a y b) coinciden con el lugar donde las arterias meníngeas espinales se dividen en una serie de vasos menores que irrigan el cerebro. Los dos puntos restantes se corresponden a los puntos más externos (derecha e izquierda respectivamente) del diámetro transversal máximo del Foramen Magnum en vista posterior(Figura 39).

La distancia entre los puntos del lado derecho (L_r), sin considerar ningún plano, dividido por la longitud del cráneo se correlaciona positivamente con el parámetro generador GPA2 (regresión lineal con $R^2=0.810$ y $\text{sig}=0.000$). Los del lado izquierdo (L_l), dividido por la longitud del cráneo, tienen una correlación similar (regresión lineal con $R^2=0.806$ y $\text{sig}=0.000$). La distancia en línea recta entre los puntos a y b, dividida por la longitud del cráneo, tiene una correlación más alta (regresión lineal con $R^2=0.824$ y $\text{sig}=0.000$) y la suma de L_r+L_l+W , dividida por la longitud del cráneo, tiene la máxima correlación obtenida con nuestras medidas (regresión lineal con $R^2=0.838$ y $\text{sig}=0.000$).

Habiendo definido en publicaciones anteriores el Índice K = $[(L_{right} + L_{left} + W)/ab] \times 100$ (Miramontes-Sequeiros et al,2010) cuyos valores representan la variación en la concavidad de la región exoccipital, podemos también obtener una aproximación a la variable geométrica GPA2 a partir de las variables que originan este índice, preferentemente la distancia $Lr+LI+W$.

El valor de Kindex completa la caracterización del cráneo.

Posteriormente, asimilando L3K a la anchura del foramen magnum W, tendríamos la estimación de longitud del pico GPA1 considerando el tipo de delfín según sea la suma $GPA1+GPA2+L3K$ (valores de 8.4, 8.9 o 9.4, ver figura 38).

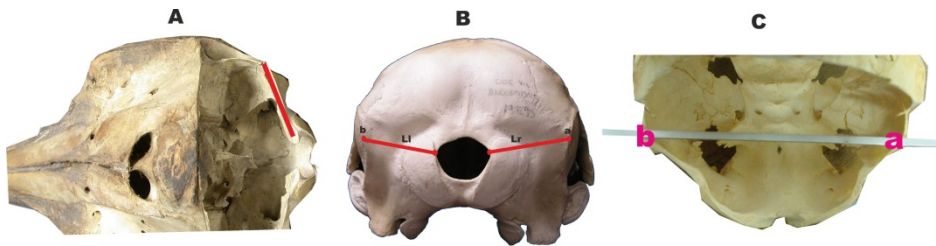


Figura 40 .- A) corresponden a un cráneo seccionado de *Grampus griseus* donde se destaca las distancias Lr y B) corresponde a una vista caudal de un cráneo de *Delphinus delphis*. En rojo se destaca las distancias Lr, LI W y C) que corresponde a un cráneo de *Stenella attenuata* seccionado donde se indica la distancia ab .

4.8.-Límites paramétricos.

En primer lugar estudiamos los límites paramétricos del modelo que explica la forma de los 169 individuos considerados (Figura 41), seguidamente los límites que estos individuos exhiben en su conjunto (Tabla 4) y finalmente la posibilidad de aplicar este modelo a otros mamíferos (Figura 42).

4.8.1-Límites paramétricos del modelo

El modelo 2 tiene una serie de límites a partir de los que se hace inviable. La suma de las variables GPA1+GPA2+L3K oscila entre 50% respecto a la longitud total del cráneo (fig. 41, B) y 190 % (fig. 41, C). La longitud del pico oscila entre 24.6 % respecto a la longitud total del craneo (Fig. 41,A) y el 89.9 % (Fig. 41,D). La mitad de la anchura del cráneo oscila entre el 4.4% (Fig. 41, B) y el 96% (Fig. 41, C). La variable L3K que sería equivalente al ancho del foramen magnum oscila entre el 4.2 % (Fig.41,B) y el 34% (fig. 41,D) siempre por debajo de GPA2, mitad de la anchura del cráneo, que lo limita.

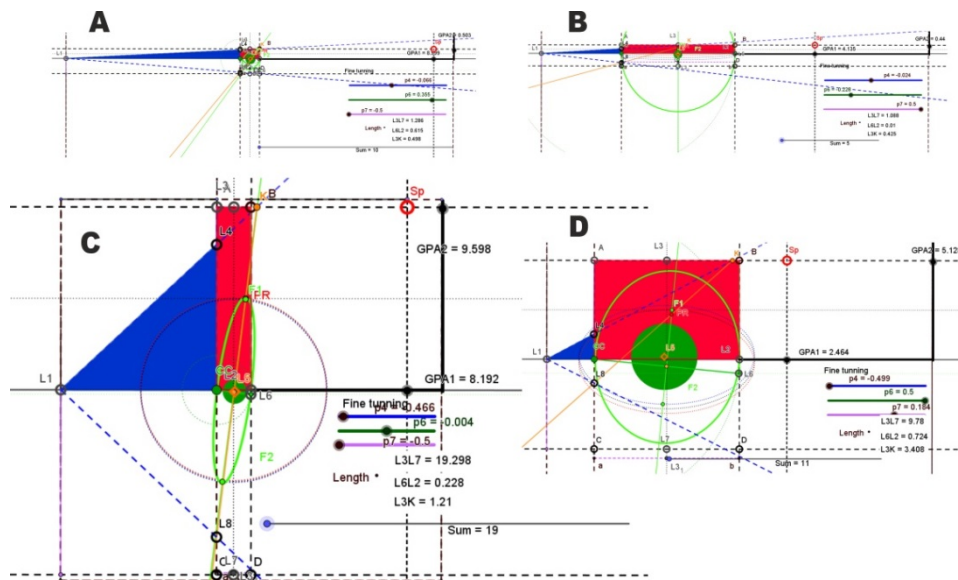


Figura 41.-Límites del modelo a partir de los que se hace inviable.

4.8.2- Límites paramétricos observados

Las variables GPA1, GPA2 y L34 presentan un promedio del 28% de la variación posible mientras que la suma de las tres está limitada a un 7% (ver tabla 4). Es pues esta suma el primer factor limitante de las relaciones entre los tres módulos considerados: el triángulo (con el parámetro rector GPA1) el rectángulo (con el

parámetro rector GPA2) y el círculo (con el parametro rector L3K).

Tabla 4.-Límites paramétricos observados comparados con los límites paramétricos del modelo.

variables	Estadísticos descriptivos en % respecto a la longitud del cráneo						PO/LP
	Parámetros observados (PO) en 168 individuos			Límites paramétricos (LP) del modelo			
	Mínimo	Máximo	Diferencia PO	Minimo	Máximo	Diferencia LP	
GPA1	42.4	67.9	25.5	24.60	89.9	65.3	0.39
GPA2	17.2	37.0	19.8	4.40	96.0	91.6	0.21
L3K	8.7	15.8	7.1	4.20	34.0	29.8	0.23
GPA1+GPA2+L3K	84.0	94.0	10.0	50.00	190.0	140.0	0.07

4.8.3- Ajuste del modelo a cráneos de otros mamíferos

En las fotografías de ejemplares de distintas razas de perros (cain terrier, collie, pastor aleman, pekines y podenco portugues) y en un ejemplar de zorro, ajustamos la arista anterior del rectángulo por delante de las apofisis cigomáticas del hueso frontal y pasando por la espina nasal caudal (punto CC), a la altura del meato nasofaringeo, al final de la parte horizontal del hueso palatino, por delante de los pterigoides, punto que hemos considerado homólogo al CC definido para odontocetos (Figura 42 y Tabla 5) y que se localiza sobre el surco palatino de las maxilas, por delante de la superficie palatina del pterigoides donde termina la porción rostral de las maxilas. Utilizamos para ello la vista ventral con la maxila totalmente horizontal para distinguir mejor los puntos de ajuste. El diámetro L3K del círculo lo hacemos coincidir con el ancho del foramen magnum al igual que en los ejemplares de odontocetos.

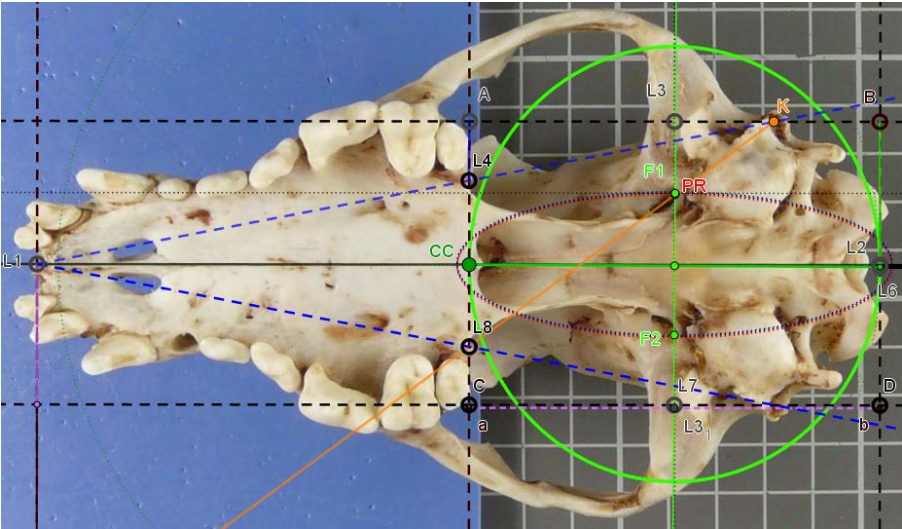


Figura 42.- Cráneo de perro Podenco portugues en vista ventral al que se le ha ajustado el modelo.

Tabla 5.- Variables correspondiente al ajuste de seis Carnivoros canidos al modelo.

genero	Especie	raza	GPA1	GPA2	L3K	suma
Canis	lupus familiaris	Carin Terrier	5.177	1.639	1.184	8.0
Canis	lupus familiaris	Collie	5.308	1.569	1.123	8.0
Canis	lupus familiaris	Pastor Aleman	5.576	1.413	1.011	8.0
Canis	lupus familiaris	Pekinés	5.420	1.538	1.042	8.0
Canis	lupus familiaris	Podenco Portugues	5.126	1.697	1.177	8.0
Vulpes	vulpes		5.317	1.598	0.885	7.8

4.9.-Filogénia

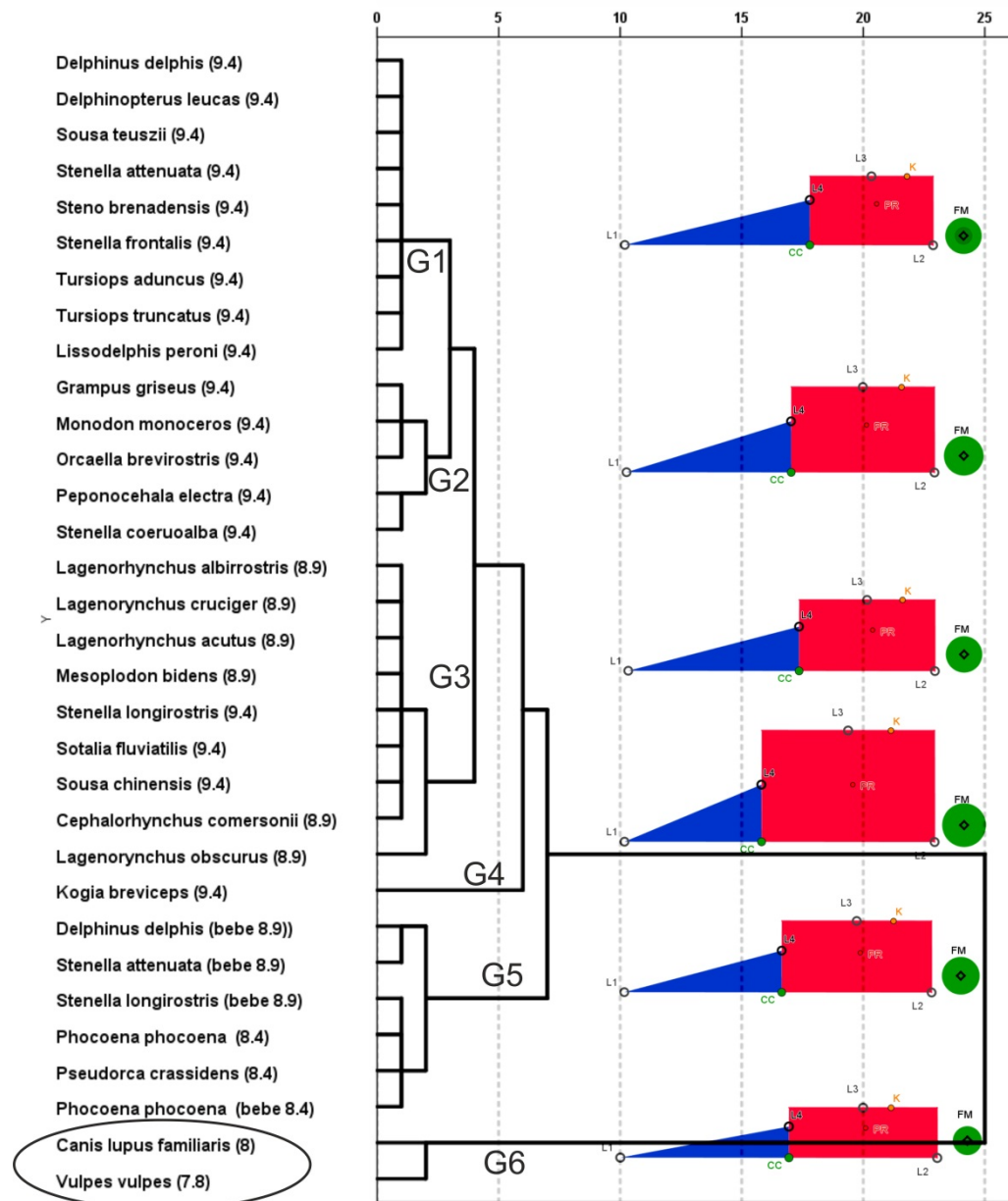


Figura 43.- Dendrograma que utiliza una vinculación media entre grupos, como intervalo la distancia euclídea y como variable $(10-GPA1)/GPA2$ (ver tabla 3). La suma $GPA1+GPA2+L3K$ se indica entre parentesis despues del nombre de la especie. Hemos añadido los datos de los carnívoros Canis y Vulpes (Tabla 5) para comparación. En color esquemas que representan la media de los hemisferios derechos de cada grupo considerado (G1 a G6).

No hay ninguna pauta filogenética que coincida con estos resultados. La anatomía de los odontocetos y posiblemente de

todos los mamíferos esta delimitada desde su aparición como tal a unas pocas posibilidades dentro de las cuales se diversifican. La evolución es adaptativa dentro de unos límites impuestos por leyes morfogénicas fijas.

6.-Referencias

[1] <http://www.morphometrics.org/>

[2] http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm

[3] <http://www.geogebra.org/>

[4] SPSS IBM Statistics

[5] MATLAB. (2010). version 7.10.0 (R2010a). Natick, Massachusetts: The MathWorks Inc.

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. Gingerich, Robert C. Welsh, and Aaron R. Wood, 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., 2005. Developmental constraints, modules and evolvability. In: Hallgrímsson B., Hall B K, editors. *Variation*. San Diego:Academic Press. Pp 219-247.
- Klingenberg, C. P., 2011. Morphoj: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, 353–357.
- Klingenberg CP., 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Phil. Trans. R. Soc. B* 369: 20130249.

- 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-Castan, 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.